

Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla*

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

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen**

Band (Jahr): **18 (1943)**

PDF erstellt am: **17.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-584928>

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.

3.

KONSTANTE ART- UND RASSENBASTARDE IN DER GATTUNG POTENTILLA

von

A. RUTISHAUSER

(Mit 2 Tabellen, einer Tafel und 3 Abbildungen im Text)

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	Seite 111
I. Die Rassenbastarde von <i>P. verna</i>	„ 112
II. Artbastarde zwischen <i>P. arenaria</i> und <i>P. verna</i>	„ 118
1. Herkunft und Morphologie der Elternpflanzen	„ 118
2. Kastrations- und Kreuzungsversuche	„ 120
3. Cytologische u. embryologische Untersuchungen	„ 124
III. Die Entstehung der Polymorphie in der Gattung <i>Potentilla</i>	„ 128
IV. Zusammenfassung der Ergebnisse	„ 132
Zitierte Literatur	„ 133

Einleitung.

In einer vor kurzem veröffentlichten Arbeit (vergl. A. RUTISHAUSER, 1943) ist u. a. nachgewiesen worden, daß sich die Embryonen verschiedener Rassen von *P. verna* unter dem Einfluß des durch den Pollen zum Wachstum angeregten Endosperms aus unbefruchteten und nicht reduzierten Eizellen aposporer Embryosäcke entwickeln. Die aus Art- und Rassenbastardierungen hervorgegangenen F_1 -Nachkommen dieser Pflanzen wiesen infolgedessen nur mütterliche Eigenschaften auf. Eine pseudogame Rasse bildete hingegen außer vielen metamorphen Tochterpflanzen auch eine geringe Anzahl von Bastarden aus, die in der F_2 -Generation nicht aufspalteten, sich vermutlich also pseudogam fortpflanzten. Wegen des Fehlens cytologischer und embryologischer Untersuchungen war in-

dessen nicht mit Sicherheit festzustellen, ob sich wirklich neue, hybridogene, durch Apomixis konstant gewordene Rassen entwickelt hatten. Inzwischen sind nun eine Anzahl neuer Versuchsergebnisse erzielt worden, die es gestatten, über die Fortpflanzung dieser Rassenbastarde von *P. verna* bestimmtere Angaben zu machen.

Die vorliegende Arbeit enthält außerdem erste Ergebnisse cytologischer und embryologischer Untersuchungen, die in den Jahren 1939 bis 1942 an einigen in der Natur gesammelten Artbastarden zwischen *P. arenaria* und *P. verna* ausgeführt worden sind. Ein Teil des hierzu benötigten Materials ist mir von Herrn Dr. med. E. SULGER BÜEL, Zürich, übergeben worden. Auch die Herren Prof. Dr. W. KOCH, Zürich, und G. KUMMER, Schulinspektor, Schaffhausen, haben meine Arbeit durch Übermittlung einiger Versuchspflanzen und von Herbarmaterial unterstützt. Den genannten Herren möchte ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. h. c. A. ERNST, bin ich für die Erlaubnis, seine Bibliothek und die Einrichtungen des Instituts für allgemeine Botanik der Universität Zürich benutzen zu dürfen, zu größtem Dank verpflichtet.

I. Die Rassenbastarde von *P. verna*.

Die Rassenbastarde 38/5, 9 und 38/5, 24, über deren Fortpflanzung in der vorliegenden Arbeit berichtet wird, sind aus derselben Samenpflanze, einer der var. *typica* nahestehenden Form von *P. verna* hervorgegangen. Diese als *P. verna* 4 bezeichnete Stammpflanze erwies sich wie alle anderen embryologisch untersuchten Formen von *P. verna* als obligat apospor. Ihre weiblichen Gametophyten entstehen ausnahmslos aus Zellen des Archespors. Im Verlauf der Embryosackentwicklung wird die Chromosomenzahl nicht reduziert, die Eizellen, aus welchen sich die Embryonen entwickeln, enthalten infolgedessen die somatische Chromosomenzahl $2n = 42$ (Abb. 1a).

Bestäubt mit Pollen von drei anderen pseudogamen und generativ aposporen Rassen der gleichen Art, — sie sind mit den Nummern 10, 15 und 18 bezeichnet — entwickelte *P. verna* 4 insgesamt 107 F_1 -Pflanzen. Weitaus die größte Zahl, im ganzen 100, war metromorph. Von den übrigen 7 Nachkommen

können 6 ihrem morphologischen Aussehen nach mit Sicherheit als Bastarde bezeichnet werden; eine weitere abweichende F_1 -Pflanze, vermutlich ebenfalls eine Hybride, ging ein, bevor ich sie cytologisch untersuchen konnte.

Die meisten Bastarde stammen aus der Kreuzung *P. verna* 4 \times *P. verna* 10. Ihre Chromosomenzahl ist zu $2n = 63$, bzw. $2n = \pm 63$ bestimmt worden. Dieses Resultat läßt sich nur so erklären, daß eine der beiden Gameten, die an der Bildung der Hybride beteiligt waren, nicht reduziert worden ist. Da in den PMZ aller Rassen von *P. verna* mehr oder weniger regelmäßige Meiosen auftreten, darf geschlossen werden, daß alle Bastarde der Kombination *P. verna* 4 \times *P. verna* 10 aus der Befruchtung unreduzierter Eizellen durch den generativen Kern eines reduzierten Pollenkornes entstanden sind.

Nachträglich ist nun auch die somatische Chromosomenzahl des Bastardes 40/43, 12, F_1 -Nachkomme der Kreuzung *P. verna* 4 \times *P. verna* 18, bestimmt worden. Sie beträgt $2n = 63$ (Abb. 1c), dürfte also, da auch *P. verna* 18 hexaploid ist, in gleicher Weise zustande gekommen sein wie jene der Bastarde zwischen *P. verna* 4 und *P. verna* 10. *P. verna* 4 hat somit nur enneaploide Hybriden entwickelt, eine Tatsache, welche die schon früher (vergl. A. RUTISHAUSER, 1943, S. 75) geäußerte Ansicht bestätigt, daß diese Versuchspflanze zwar obligat apospor ist, Bastarde aber doch durch Befruchtung unreduzierter Eizellen erzeugen kann. Damit ist meines Wissens erstmals nachgewiesen worden, daß auch solche Pflanzen kreuzungsfähig sind, welche die Fähigkeit, reduzierte Embryosäcke zu entwickeln verloren haben, die also kaum mehr als partiell sexuell bezeichnet werden dürfen.

Im Gegensatz zu den von A. und G. MÜNTZING (1941, 1942) experimentell hergestellten Hybriden, die alle aus Kreuzungen zwischen partiell sexuellen und apomiktischen Pflanzen hervorgingen, stammen die in meinen Versuchen aufgetretenen Rassenbastarde von Eltern ab, die sich bezüglich der Cytologie und Entwicklungsgeschichte ihrer Gameten nicht wesentlich voneinander unterscheiden. Es war unter diesen Umständen eher zu erwarten, daß auch ihre Kreuzungsprodukte sich apomiktisch fortpflanzen. Die im Jahre 1941 an zwei Bastarden der Kombination *P. verna* 4 \times *P. verna* 10 durchgeführten Kastrations- und Kreuzungsversuche haben diese Vermutung bestätigt.

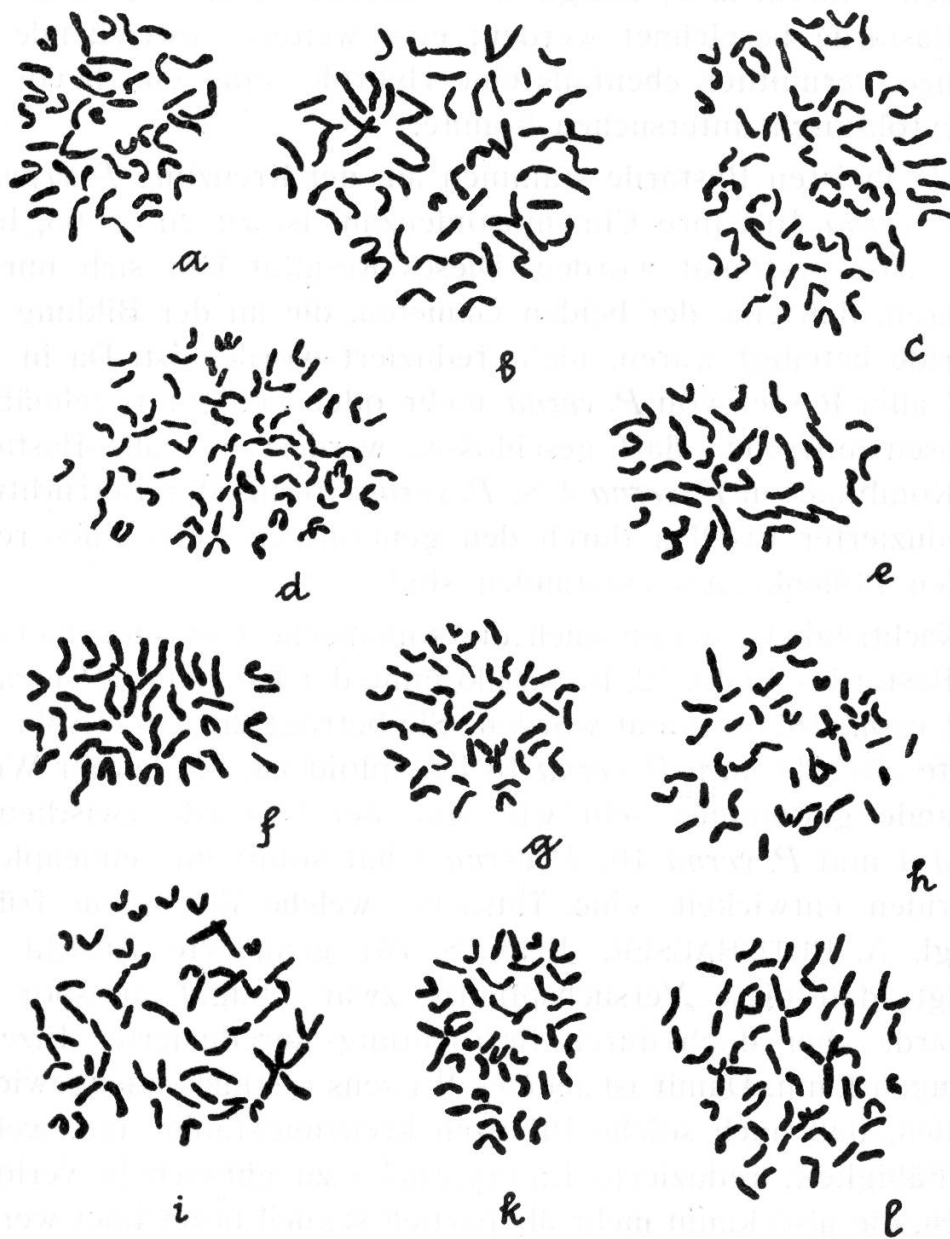


Abb. 1. Somatische Chromosomenzahlen. *a* *P. verna* 4 ($2n = 42$), *b* 41/50, 1 (*P. verna* 4 \times *P. verna* 10) \times *P. verna* 4, metromorphe F_2 — Pflanze ($2n = 63$). *c* 40/43, 12, *P. verna* 4 \times *P. verna* 18, Bastard ($2n = 63$). *d* *P. verna* var. *Billottii* ($2n = \pm 70$). *e* *P. arenaria* 25 ($2n = 35$). *f* 41/46, 2, *P. arenaria* 25 \times *P. verna* 10, metromorphe F_1 — Pflanze ($2n = 35$). *g* 41/46, 5, *P. arenaria* 25 \times *P. verna* 10, Bastard ($2n = 41$). *h* 39/42, 2, *P. arenaria* 29 \times *P. verna* 4, metromorphe F_1 — Pflanze ($2n = \pm 42$). *i* *P. arenaria* 37 ($2n = \pm 56$). *k* *P. arenaria* 29 ($2n = \pm 42$). *l* 39/38, 2, *P. arenaria* 37 \times *P. verna* 4, metromorphe F_1 — Pflanze ($2n = \pm 56$). (Vergr.: 1 : 2000).

Wie aus den in Tabelle 1 zusammengestellten Versuchsergebnissen hervorgeht, entwickeln kastrierte Blüten beider Bastarde ohne Bestäubung keine Früchte. Die Nüßchen bestäubter Blüten sind wieder, wie bei den Elternpflanzen, nicht gleichmäßig ausgebildet. Sie lassen sich in zwei Kategorien, schlecht- und gutentwickelte, einordnen. Das Mengenverhältnis der beiden Fruchtkategorien schwankt je nach Samenpflanze und Bestäubungsmodus erheblich. Doch können der geringen Anzahl geernteter Früchte wegen keine bindenden Schlüsse gezogen werden. Es scheint indessen, daß Bastard 38/5, 24 sowohl was Gesamtfruchtansatz, als auch Zahl gutentwickelter Nüßchen anbetrifft, sich von 38/5, 9 unterscheidet. Daß zwischen den verschiedenen Versuchspflanzen Unterschiede in der Samenfertilität bestehen, war übrigens zu erwarten; eine gewisse Variabilität herrscht ja auch bezüglich der Blütezeit und der Pollenfertilität (38/5, 9 hatte 3,8%, die Hybride 38/5, 24 dagegen 5,8% guten Pollen). Sie ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die männliche Elternpflanze der Bastarde leicht heterozygot war.

Die Keimfähigkeit der Früchte war durchschnittlich kleiner als die der Eltern. Die Zahl der Keimlinge beträgt in Prozent ausgelegter Nüßchen für die beiden F_1 -Pflanzen 38/5, 9 und 38/5, 24 in allen drei Kreuzungen 60% bzw. 59%, jene der Elternpflanzen *P. verna* 4 und *P. verna* 10 75% bzw. 83%. Der Unterschied ist indessen so gering, daß er in Anbetracht der kleinen Zahlen kaum reell sein dürfte.

Die durch Selbstbestäubung und Rückkreuzung mit den Eltern entstandene Nachkommenschaft der beiden Bastarde ist, da ein Teil der Keimlinge frühzeitig einging, noch sehr klein. So konnten von 38/5, 9 nur 5, von 38/5, 24 nur 8 blühende Tochterpflanzen aufgezogen werden. Die 25 F_2 -Individuen der Kreuzung 38/5, 24 \times *P. verna* 10 der Ernte 1942 befinden sich erst im Rosettenstadium und können noch nicht zu Vergleichen herangezogen werden. Sämtliche blühenden Nachkommen der beiden Bastarde sind vollkommen uniform und gleichen ausschließlich den Samenpflanzen. Es findet also keine Aufspaltung statt, ebensowenig kann ein Einfluß der Pollenpflanze beobachtet werden. Von drei Nachkommen des Bastardes 38/5, 9, nämlich zwei Individuen der Kombination 38/5, 9 ($2n = 63$) \times *P. verna* 4 ($2n = 42$) und einer durch Selbstbestäubung erhaltenen

F₂-Pflanze, ist die somatische Chromosomenzahl bestimmt worden. Sie beträgt $2n = 63$ (Abb. 1b), bzw. $2n = \pm 63$, entspricht also der somatischen Chromosomenzahl der Mutterpflanze.

Die morphologische und cytologische Untersuchung der F₂-Generation zeigt eindeutig, daß sich die enneaploiden Bastarde zwischen *P. verna* 4 und *P. verna* 10 apomiktisch fortpflanzen. Da Samenbildung nur dann eintritt, wenn die Blüten zuvor bestäubt worden sind, liegt, wie bei den Elternpflanzen induzierte Apomixis, wahrscheinlich Pseudogamie, vor. Daß dies tatsächlich der Fall ist, geht auch aus den Ergebnissen der embryologischen Untersuchungen hervor. Fünf isolierte Blüten des Bastardes 38/5, 24 wurden drei Wochen nach der Kastration fixiert und in Schnittserien zerlegt. Die Analyse von 33 Fruchtknoten ergab folgende Resultate: 29 Samenanlagen enthielten zwei- bis fünfzellige Embryonen (Tafel XI, Fig. 1), zwei weitere nur Eizellen, in den beiden übrigen konnten weder Eizellen noch Embryonen nachgewiesen werden. Endosperm kam, abgesehen von einem zweifelhaften Falle, nirgends zur Ausbildung. Die meisten Embryonen waren, wie dies schon für *P. praecox* beschrieben wurde (vergl. A. RUTISHAUSER, 1943, S. 56) meist anormal gebaut und stets bedeutend kleiner als gleichaltrige Keimlinge bestäubter Blüten. Einige wenigzellige Keimlinge schienen indessen morphologisch vollkommen normal zu sein. Wie die Kastrationsversuche zeigen, ist aber kein einziger von ihnen funktionsfähig. Bezüglich der Samenbildung verhält sich somit die Hybride 38/5, 24 genau gleich wie die Samenpflanze, aus welcher sie hervorgegangen ist: Die Eizellen entwickeln sich parthenogenetisch ohne äußeren Anstoß, stellen aber das Wachstum ein, wenn kein Endosperm gebildet worden ist. Der sekundäre Embryosackkern hingegen teilt sich erst nach erfolgter Bestäubung. Damit dürfte der Nachweis erbracht sein, daß sich 38/5, 24 pseudogam fortpflanzt. Das Gleiche trifft vermutlich auch für 38/5, 9 zu. Die Kreuzungen zwischen pseudogamen, obligat aposporen Rassen von *P. verna* haben also zur Bildung neuer, konstanter Sippen geführt. In ihren morphologischen Merkmalen halten diese neuen Formen etwa die Mitte zwischen den beiden Elternpflanzen, unterscheiden sich aber von ihren Erzeugern durch die höhere Chromosomenzahl und die daraus resultierende Vergrößerung einzelner Organe, so vor allem der Früchte und in geringerem Maße der Blüten und Blätter.

Tabelle I

Kastrations- und Kreuzungsversuche mit Rassenbastarden zwischen P. verna 4 und P. verna 10 (38/5,9 und 38/5,24).

s = schlechtentwickelte Früchte g = gutentwickelte Früchte

Samen- pflanze	Pollen- pflanze	Versuchsjahr	Zahl der kastr. oder best. Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der frucht- tragenden Blüten	Fruchtansatz				Aussattnummer	Zur Keimung ausgel. Früchte	Zahl der Keimlinge		Phäno- typus		
						s	g	s+g	total			in % der Fruchtkn.	total	in %	metromorph	Bastarde
38/5, 9	—	1941	5	149	—											
38/5, 9	38/5, 9	1941	3	84	3	10	4	14	11,9	4,8	16,7	4	3	75	1	1
38/5, 9	P. verna 4	1941	3	83	3	9	8	17	10,8	9,6	20,5	8	5	62	3	3
38/5, 9	P. verna 10	1941	3	78	3	12	3	15	15,4	3,8	19,2	3	1	33	1	1
			14	394								15	9	60	5	5
38/5, 24	—	1941/42	6	178	—											
38/5, 24	38/5, 24	1941	3	92	3	11	17	28	11,9	18,5	30,4	17	6	35	2	2
38/5, 24	P. verna 4	1941	3	96	3	4	3	7	4,2	3,1	7,3	3	1	33	1	1
38/5, 24	P. verna 10	1941	3	91	3	16	8	24				8	6	75	5	5
38/5, 24	P. verna 10	1942	3	82	3	6	36	42				36	25	69	—	—
		1941/42	6	173	6	22	44	66	12,7	25,4	38,1	44	31	70	5	5
			18	539								64	38	59	8	8

Enneaploide Vertreter von *P. verna* sind meines Wissens in der Natur noch nicht aufgefunden worden. Die vier von mir untersuchten Formen dieser Art hatten alle die Chromosomenzahl $2n = 42$. A. MÜNTZING (1931) beschrieb indessen eine duodecaploide *Vernarasse*, die sich von einer hexaploiden südschwedischen Form nur durch die Chromosomenzahl unterschied. Daß auch in der Schweiz höherpolyploide Rassen von *P. verna* vorkommen, zeigt die cytologische Untersuchung eines Individuums der var. *Billotii*, das Herr Dr. E. SULGER BÜHL in der Nähe von Ziegelbrücke (Kt. St. Gallen) gefunden hat. Die somatische Chromosomenzahl dieser Pflanze beträgt $2n = \pm 70$ (Abb. 1d). Da 7 als Grundzahl für die Gattung *Potentilla* betrachtet wird, haben wir es hier also wahrscheinlich mit einer decaploiden Rasse von *P. verna* zu tun. Für *P. verna* sind somit bisher, die experimentell hergestellten Formen mit eingerechnet, vier verschiedene Chromosomenzahlen, nämlich $2n = 42, 63, \pm 70$ und 84, gefunden worden.

II. Artbastarde zwischen *P. arenaria* und *P. verna*.

1. Herkunft und Morphologie der Elternpflanzen.

Nach TH. WOLF (1908) ist der in Mitteleuropa häufige Artbastard *P. arenaria* \times *P. verna* außerordentlich veränderlich. Obwohl die beiden Elternformen gut gegeneinander abgegrenzt sind — so ist *P. arenaria* durch den Besitz von Sternhaaren ausgezeichnet, während *P. verna* nur Striegelhaare aufweist — scheint es oft recht schwer zu sein, Bastarde und reine Arten auseinanderzuhalten. Da die hier zu besprechenden Versuchspflanzen nicht im Experiment entstanden, sondern an verschiedenen Orten der Nordschweiz im Freien eingesammelt worden sind, muß bezüglich ihrer systematischen Zugehörigkeit mit einem gewissen Grade von Unsicherheit gerechnet werden. Zumindest für eine der untersuchten Formen kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, ob wirklich ein Bastard oder eine abweichende Form von *P. arenaria* vorliegt. Der Einfachheit halber werden alle im Folgenden besprochenen Versuchspflanzen — sie sind mit den Nummern 25, 29 und 37 versehen worden — als *P. arenaria* bezeichnet.

P. arenaria 25 wurde von Herrn G. KUMMER, Schulinspektor, in der Nähe von Thayngen (Kt. Schaffhausen) entdeckt. An der

betreffenden Stelle wachsen nach Angabe von G. KUMMER und Prof. Dr. W. KOCH neben Bastarden der Kombination *P. arenaria* \times *P. verna* auch reine *P. arenaria* (vgl. auch A. BECHERER, 1932, S. 315). Die Ende Mai 1939 in Kultur genommene Pflanze stimmt in den meisten Merkmalen mit der für *P. arenaria* vorliegenden Diagnose überein. Sie unterscheidet sich indessen von Herbarbelegen reiner *P. arenaria* aus Ungarn, Böhmen, Schlesien und Österreich, die mir Herr Prof. Dr. W. KOCH freundlicherweise zum Vergleich zugestellt hat, vor allem in der Form der Sternhaare. Diese sind bei *P. arenaria* 25 fast immer mit einem langen mittleren Striegelhaare versehen, um das sich meist in zwei übereinanderliegenden Kreisen im Mittel 10 bis 11 dünnere, kürzere Seitenstrahlen gruppieren (Abb. 2g). Die Sternhaare der Vergleichspflanzen entwickeln hingegen meist nur an den Blatträndern oder auf den Blattnerven Striegelhaare. Zudem sind die Seitenstrahlen viel zahlreicher (im Mittel über 20 pro Haar) als bei *P. arenaria* 25. Diese Differenz zwischen *P. arenaria* aus Thayngen und den Herbarexemplaren scheint mir deshalb von einiger Bedeutung zu sein, weil sich bei den Bastarden zwischen *P. arenaria* und *P. verna* der Einfluß von *P. verna* gerade darin bemerkbar macht, daß das mittlere Haar auf Kosten der seitlichen stark ausgebildet und dafür die Zahl der Seitenstrahlen herabgesetzt wird. Es ist deshalb wohl nicht ausgeschlossen, daß die in meinen Versuchen verwendete Pflanze von Thayngen als Bastard aufgefaßt werden kann. Diese Ansicht wird auch durch die Resultate der cytologischen Untersuchung gestützt: *P. arenaria* 25 zählt in den vegetativen Zellen $2n = 35$ Chromosomen (Abb. 1e), ist also pentaploid. Da in den Meiosen der PMZ bisher nur wenige Multivalente entdeckt worden sind, muß angenommen werden, daß die Chromosomenzahl von *P. arenaria* 25 durch Kreuzbestäubung zwischen verschiedenen Arten zustande gekommen ist.

P. arenaria 29 ist mir von Herrn Dr. E. SULGER BÜEL unter der Bezeichnung *P. arenaria* \times *P. verna* übergeben worden. Die Pflanze wuchs innerhalb der Garide auf Kalkfelsen der Lägern oberhalb Wettingen (Kt. Aargau). Sie unterscheidet sich morphologisch erheblich von *P. arenaria* 25 durch die großen, vorn stark verbreiterten Blättchen und die viel tiefer eingeschnittenen Zähnen. Der Haarbesatz der Blattunterseite ist bedeutend spärlicher; ein geschlossener Haarfilz wird nicht mehr aus-

gebildet. Die Sternhaare sind gröber als bei *P. arenaria* 25 und tragen stets ein langes, dickes Striegelhaar (Abb. 2b). Nach diesen morphologischen Merkmalen zu urteilen, haben wir es hier also kaum mehr mit einer reinen Form von *P. arenaria*, sondern tatsächlich eher mit einem etwa intermediären Bastard zwischen *P. arenaria* und *P. verna* zu tun. Dieser Schluß ist umso mehr berechtigt, als in der Nähe der in Frage stehenden Form auch Pflanzen vorkommen, die morphologisch noch stärker von *P. arenaria* abweichen und sich mehr *P. verna* nähern.

Eine solche Form, *P. arenaria* 37, ist von Herrn Dr. E. SÜLGER BÜEL nur 500 m von *P. arenaria* 29 entfernt aufgefunden worden. Sie stimmt in fast allen Merkmalen mit einer großblättrigen Rasse von *P. verna* überein. An *P. arenaria* erinnert nur noch der spärliche Besatz mit Zackenhaaren. Das sind ziemlich grobe Striegelhaare, an deren Fuß sich nur wenige kurze Seitenstrahlen entwickelt haben (Abb. 2c, d). Eine Verwechslung mit *P. puberula*, die ebenfalls drei- bis zehnstrahlige Zackenhaare aufweist, ist aus verschiedenen Gründen ausgeschlossen. So sind z. B. die Zackenhaare bei *P. arenaria* 37 plump, mit nur ganz kurzen Seitenstrahlen versehen, bei *P. puberula*, die mir in der var. *virescens* zur Verfügung stand, wachsen dagegen die Seitenstrahlen zu langen schlanken Haaren aus (Abb. 2a). Der beste Beweis für die Ansicht, daß *P. arenaria* 37 als Bastard zwischen *P. arenaria* und *P. verna* aufgefaßt werden muß, ist aber durch die Kreuzungsexperimente mit *P. arenaria* 25 erbracht worden: in diesen Versuchen trat ein Bastard der Kombination *P. arenaria* 25 \times *P. verna* 10 auf, der, abgesehen von der niedrigeren Chromosomenzahl und der davon herrührenden geringeren Größe aller Organe, in den meisten Merkmalen mit der in der Natur aufgefundenen Hybride übereinstimmte. Wie ein Vergleich der Abbildungen 2c, d und 2e, f zeigt, trifft dies besonders für den Bau der Zackenhaare zu.

2. Kastrations- und Kreuzungsversuche.

Die Ergebnisse der an *P. arenaria* 25, 29 und 37 vorgenommenen Kastrations- und Kreuzungsversuche sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Wie daraus zu entnehmen ist, setzen kastrierte und isolierte Blüten aller drei Versuchspflanzen ohne Bestäubung keine Samen an. Nach Kreuzbestäubung mit Pollen ver-

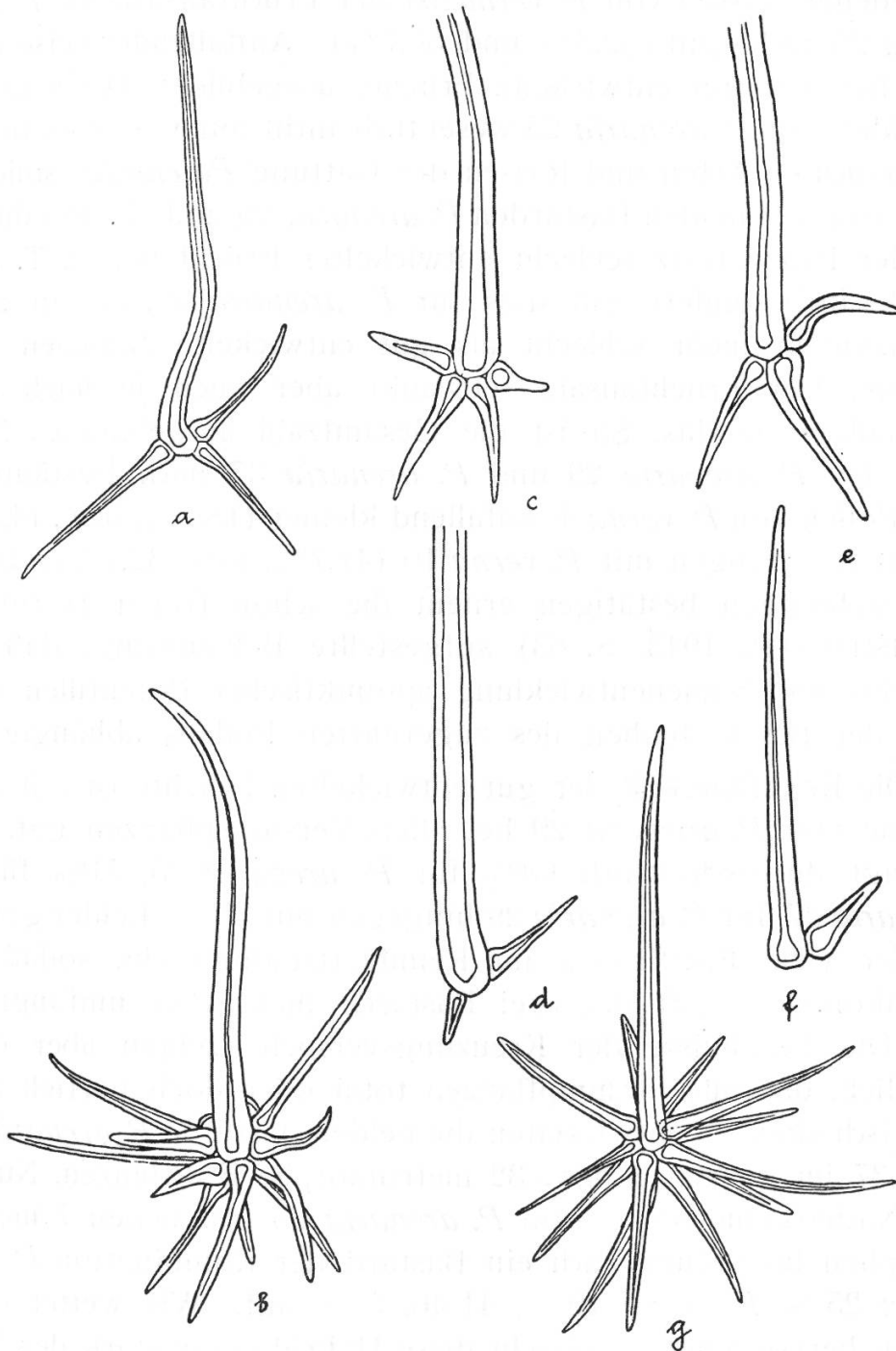


Abb. 2. Stern- und Zackenhaare von *P. puberula* und *P. arenaria*
 \times *P. verna*. *a* *P. puberula*. *b* *P. arenaria* 29. *c*, *d* *P. arenaria* 37.
e, *f* Bastard der Kombination *P. arenaria* 25 \times *P. verna* 10.
g *P. arenaria* 25. (Vergr.: 1 : 285).

schiedener Rassen von *P. verna* ist der Fruchtansatz für *P. arenaria* 25 recht gut (32,3% und 36,7%). Auffallenderweise werden fast nur gut entwickelte Früchte ausgebildet. Darin unterscheidet sich *P. arenaria* 25 wesentlich nicht nur von allen bisher untersuchten Arten und Rassen der Gattung *Potentilla*, sondern auch von den beiden Bastarden *P. arenaria* 29 und 37. Bei diesen ist der Prozentsatz schlecht entwickelter Früchtchen z. T. sehr groß. Insbesondere gilt dies für *P. arenaria* 29, die in allen Kreuzungen mehr schlecht als gut entwickelte Nüßchen ausbildete. Der Fruchtansatz schwankt aber auch je nach dem Bestäubungsmodus. So ist die Gesamtzahl ausgebildeter Nüßchen bei *P. arenaria* 29 und *P. arenaria* 37 nach Bestäubung mit Pollen von *P. verna* 4 auffallend kleiner (18,7%, bzw. 14,3%) als in Kreuzungen mit *P. verna* 10 (41,7%, bzw. 32,4%). Diese Beobachtungen bestätigen erneut die schon früher (vergl. A. RUTISHAUSER, 1943, S. 63) aufgestellte Behauptung, daß die Frucht- und Samenentwicklung apomiktischer Potentillen auch von der Beschaffenheit des zugeführten Pollens abhängig ist.

Die Keimfähigkeit der gut entwickelten Früchte ist mit Ausnahme von *P. arenaria* 29 bei allen Versuchspflanzen gut. Sie beträgt durchschnittlich 68% für *P. arenaria* 25, 71% für *P. arenaria* 37, für *P. arenaria* 29 hingegen nur 25%. Leider gingen wieder viele F₁-Pflanzen im Keimblattstadium ein, sodaß die Nachkommenschaft der drei Bastarde nicht sehr umfangreich ist. Die Ergebnisse der Kreuzungsversuche zeigen aber doch deutlich, daß alle Stammpflanzen total oder doch partiell apomiktisch sind. So entwickelten die beiden Bastarde *P. arenaria* 29 und 37 im ganzen 3 bzw. 32 metamorphe F₁-Pflanzen. Nur in der Nachkommenschaft von *P. arenaria* 25 trat neben 7 metamorphen Individuen auch ein Bastard der Kombination *P. arenaria* 25 × *P. verna* 10 — 41/46, 5 — auf. Wie weiter oben schon hervorgehoben, gleicht diese Hybride sehr stark der Versuchspflanze *P. arenaria* 37: an Stelle echter Sternhaare, wie sie in großer Zahl auf den Blättern von *P. arenaria* 25 ausgebildet werden, haben sich grobe, mit plumpen Seitenstrahlen versehene Zackenhaare entwickelt (Abb. 2e, f). Dazwischen sind auch zahlreiche einfache Striegelhaare eingestreut. Die Blätter der Hybride 41/46, 5 sind deshalb nicht grau-, sondern wie bei *P. verna* 10 und *P. arenaria* 37 grasgrün gefärbt. Im Vergleich zu *P. arenaria* 37 ist die Pflanze in allen Teilen etwas kleiner,

Tabelle II

Kastrations- und Kreuzungsversuche mit Bastarden zwischen *P. arenaria* und *P. verna* (*P. arenaria* 25, 29 und 37).
 s = schlechtentwickelte Früchte g = gutentwickelte Früchte

Samen- pflanze	Pollen- pflanze	Versuchsjahr	Zahl der kastr. oder best. Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der frucht- tragenden Blüten	Fruchtsatz				Aus- saatnummer	Zur Keimung aus- gelegte Früchte		Zahl der Keimlinge		Phäno- typus		
						total	s	g	s+g		in % der Fruchtkn.	s	g	s+g	total	in %	metromorph
<i>P. arenaria</i> 25	—	1941	6	190	—												
<i>P. arenaria</i> 25	<i>P. arenaria</i> 25	1941	2	47	—												
<i>P. arenaria</i> 25	<i>P. verna</i> 4	1941	2	62	2	—	20	—	32,3	32,3							
<i>P. arenaria</i> 25	<i>P. verna</i> 10	1941	2	53	2	2	19	21			19	13	68	8	7	1	
<i>P. arenaria</i> 25	<i>P. verna</i> 10	1942	2	56	2	—	19	19									
<i>P. arenaria</i> 25	<i>P. verna</i> 10	1941/42	4	109	4	2	38	40	1,8	34,9	36,7						
			14	408							19	13	68	8	7	1	
<i>P. arenaria</i> 29	—	1939	5	149	—												
<i>P. arenaria</i> 29	<i>P. verna</i> 4	1939	3	80	1	12	3	15	15,0	3,7	18,7						
<i>P. arenaria</i> 29	<i>P. verna</i> 10	1939	4	103	4	25	18	43	24,3	17,5	41,7	17	5	3	3	5	—
			12	332								20	5	3	3	5	—
<i>P. arenaria</i> 37	—	1939	3	106	—												
<i>P. arenaria</i> 37	<i>P. arenaria</i> 37	1939	4	136	3	6	15	21	4,4	11,0	15,4	15	12	11	11	—	—
<i>P. arenaria</i> 37	<i>P. verna</i> 4	1939	5	154	4	4	18	22	2,6	11,7	14,3	17	8	8	8	—	—
<i>P. arenaria</i> 37	<i>P. verna</i> 10	1939	3	105	3	10	24	34	9,5	22,9	32,4	24	20	15	15	—	—
			15	501								56	40	32	32	—	—

eine Eigenschaft, die wahrscheinlich auf die niedrigere Chromosomenzahl zurückzuführen ist.

Mit der F_1 -Pflanze 41/46, 5 ist meines Wissens zum ersten Mal ein Bastard zwischen *Arenaria*-ähnlichen Sippen und *P. verna* experimentell hergestellt worden. Damit ist der Beweis dafür erbracht, daß wenigstens die von TH. WOLF als *P. superverna* \times *P. arenaria* bezeichneten Übergangsformen zwischen den beiden Arten tatsächlich als Bastarde betrachtet werden können. Ob diese Pflanzen durch Befruchtung reduzierter oder unreduzierter Eizellen entstanden sind, läßt sich natürlich mit Sicherheit in den meisten Fällen nicht mehr entscheiden. Die hohe Chromosomenzahl von *P. arenaria* 37 — sie beträgt $2n = \pm 56$ — spricht indessen eher für die Verschmelzung einer „diploiden“ mit einer „haploiden“ Gamete. Es wäre z. B. denkbar, daß die unreduzierte Eizelle einer pentaploiden *P. arenaria*, wie sie in der Umgebung von Thayngen auftritt, durch den Pollen einer der vielen hexaploiden Rassen von *P. verna* befruchtet worden ist. *Verna*-ähnliche Übergangsformen zwischen *P. arenaria* und *P. verna* sind nach mündlicher Mitteilung von Herrn G. KUMMER, Schulinspektor, auch in der Nähe des Standortes von *P. arenaria* 25, sowie zwischen Thayngen und Herblingen an verschiedenen Stellen aufgefunden worden.

3. Cytologische und embryologische Untersuchungen.

Daß die drei Versuchspflanzen *P. arenaria* 25, 29 und 37 apomiktisch sind, geht auch aus dem Vergleich der Chromosomenzahlen der Eltern- und F_1 -Generation hervor. So weisen die 4 cytologisch untersuchten metromorphen Nachkommen der Kombination *P. arenaria* 25 \times *P. verna* 10, wie die Samenpflanze (Abb. 1e), $2n = 35$ Chromosomen auf (Abb. 1f). Da *P. verna* 10 hexaploid ist und in den PMZ dieser Pflanze mehr oder weniger regelmäßige Meiosen beobachtet wurden, muß geschlossen werden, daß sich die metromorphen F_1 -Individuen aus unreduzierten, nicht befruchteten Eizellen von *P. arenaria* 25 entwickelt hatten. Die gleiche Beobachtung ist auch an F_1 -Pflanzen von *P. arenaria* 37 gemacht worden. Je zwei Nachkommen der Kombinationen *P. arenaria* 37 \times *P. verna* 4 und *P. arenaria* 37 \times *P. verna* 10 hatten wie die Samenpflanze $2n = \pm 56$ Chromo-

somen (Abb. 1i und l). Leider ließ sich die Chromosomenzahl nicht mit genügender Sicherheit bestimmen. Doch schwanken die erhaltenen Zahlen nicht mehr als um ± 1 Einheit um den Mittelwert $2n = 56$. Das Gleiche gilt auch für *P. arenaria* 29, deren vegetative Zellen $2n = \pm 42$ Chromosomen enthalten (Abb. 1k). Zwei Nachkommen der Kreuzung *P. arenaria* 29 \times *P. verna* 10 wiesen ebenfalls die somatische Chromosomenzahl $2n = \pm 42$ auf (Abb. 1h).

In den Kreuzungsversuchen mit *P. arenaria* 25 ist, wie oben schon dargetan worden ist, auch eine Hybride aufgetreten. Im Gegensatz zu *P. arenaria* 37, der sie morphologisch in hohem Maße gleicht, beträgt ihre Chromosomenzahl nur $2n = 41$ (Abb. 1g). Da die hexaploide männliche Elternpflanze, *P. verna* 10, nur „haploide“ Pollenkörner ausbildet, müssen ca. 20 der 41 Chromosomen von *P. arenaria* 25 herkommen. Daraus geht hervor, daß diese Pflanze neben unreduzierten auch reduzierte Eizellen entwickelt. *P. arenaria* 25 ist also, wie einige von A. und G. MÜNTZING (1941, 1942) untersuchte Rassen von *P. argentea* und wie viele Rubusarten, partiell sexuell.

Um zu entscheiden, ob bei *P. arenaria* 25, 29 und 37 Pseudogamie (i. S. FOCKES) oder aber stimulative Nuzellarembryonie vorliege, habe ich bei allen Versuchspflanzen auch die hierzu notwendigen embryologischen Untersuchungen durchgeführt. Wie Abb. 3a zeigt, entwickelt sich das mehrzellige Archospor von *P. arenaria* 37 ähnlich wie jenes von *P. verna* (vergl. A. RUTISHAUSER, 1943). Die primären Archosporzellen geben zunächst eine Deckzelle ab und teilen sich darauf noch ein- bis zweimal, sodaß Reihen von drei bis vier untereinanderliegenden Zellen entstehen, die alle, mit Ausnahme der obersten, das Aussehen von EMZ haben können. Meist sind die Kerne der EMZ im Ruhestadium, seltener können deutliche Synapsisstadien beobachtet werden (Abb. 3b). Von einem bestimmten Alter der Samenanlagen an wandeln sich einige der EMZ in Embryosackzellen um, ohne dabei Reduktionsteilungen durchzuführen. Solche Umwandlungsstadien sind in den Abbildungen 3c und 3d dargestellt. In diesen unterscheiden sich die Embryosackzellen deutlich durch den mit großem Nucleolus versehenen Kern von den übrigen Zellen des Archospor. Leider konnte die erste Teilung der Embryosackzelle nicht verfolgt werden. Dagegen habe ich zwei Metaphaseplatten des dritten Teilungsschrittes der

Embryosackentwicklung untersucht. Die Chromosomenzahl der beiden Platten betrug etwa 52 und 54. Obwohl diese Zahlen mit den in den Mitosen der Wurzelspitzen aufgefundenen nicht ganz identisch sind, zeigen sie doch, daß eine Reduktionsteilung im Verlauf der Embryosackentwicklung nicht stattfindet. Aus den Ergebnissen der embryologischen Untersuchungen folgt also, daß sich die Embryosäcke von *P. arenaria* 37 apospor aus somatisch gewordenen EMZ entwickeln. Das weitere Wachstum des weiblichen Gametophyten, von welchem zwei Stadien in Abb. 3e und f dargestellt sind, geht, wie bei *P. verna* nach dem Antennariaschema.

Auch bei *P. arenaria* 25 scheint generative Aposporie vorzuliegen. Mediane Längsschnitte durch junge Samenanlagen zeigen etwa die gleichen Bilder wie ich sie oben für *P. arenaria* 37 und in einer früheren Arbeit für *P. verna* beschrieben habe (Abb. 3i). Da aber nur wenige Samenanlagen untersucht worden sind, kann ein abschließendes Urteil über die Entwicklung der Embryosäcke von *P. arenaria* 25 noch nicht gewagt werden. Die fertig ausgebildeten Embryosäcke dieser Pflanze sind meist vollkommen normal gebaut; ihr Eiapparat besteht aus zwei Synergiden und einer deutlich davon abweichenden Eizelle, darunter liegen in der Regel zwei nicht verschmolzene Polkerne (Abb. 3h).

Die Entwicklung der Embryonen aller drei Versuchspflanzen ist an kastrierten, sowie an selbstbestäubten Blüten verfolgt worden. Die Untersuchung hat ergeben, daß alle Keimlinge ohne Ausnahme aus den Eizellen hervorgehen. *P. arenaria* 25 und die Hybriden *P. arenaria* 29 und 37 sind also wie *P. verna* pseudogam i. S. FOCKES. Anzeichen für stimulative Nuzellarembryonie sind nicht aufgefunden worden.

Die Untersuchung kastrierter und nicht bestäubter Blüten hat zu folgenden Resultaten geführt: von 19 Samenanlagen von *P. arenaria* 25 enthielten 8 Embryonen, 9 fertig entwickelte Embryosäcke und 2 Entwicklungsstadien weiblicher Gametophyten. Die meisten Keimlinge waren zwei- bis dreizellig (Abb. 3g), der größte bestand aus 9 Zellen. Endosperm war in keinem der untersuchten Fruchtknoten ausgebildet worden. Von *P. arenaria* 29 wurden 17 Fruchtknoten analysiert. Davon haben 4 drei- bis siebenzellige Embryonen hervorgebracht (Tafel XI, Fig. 2), zwei Samenalgen enthielten Embryonensäcke, deren

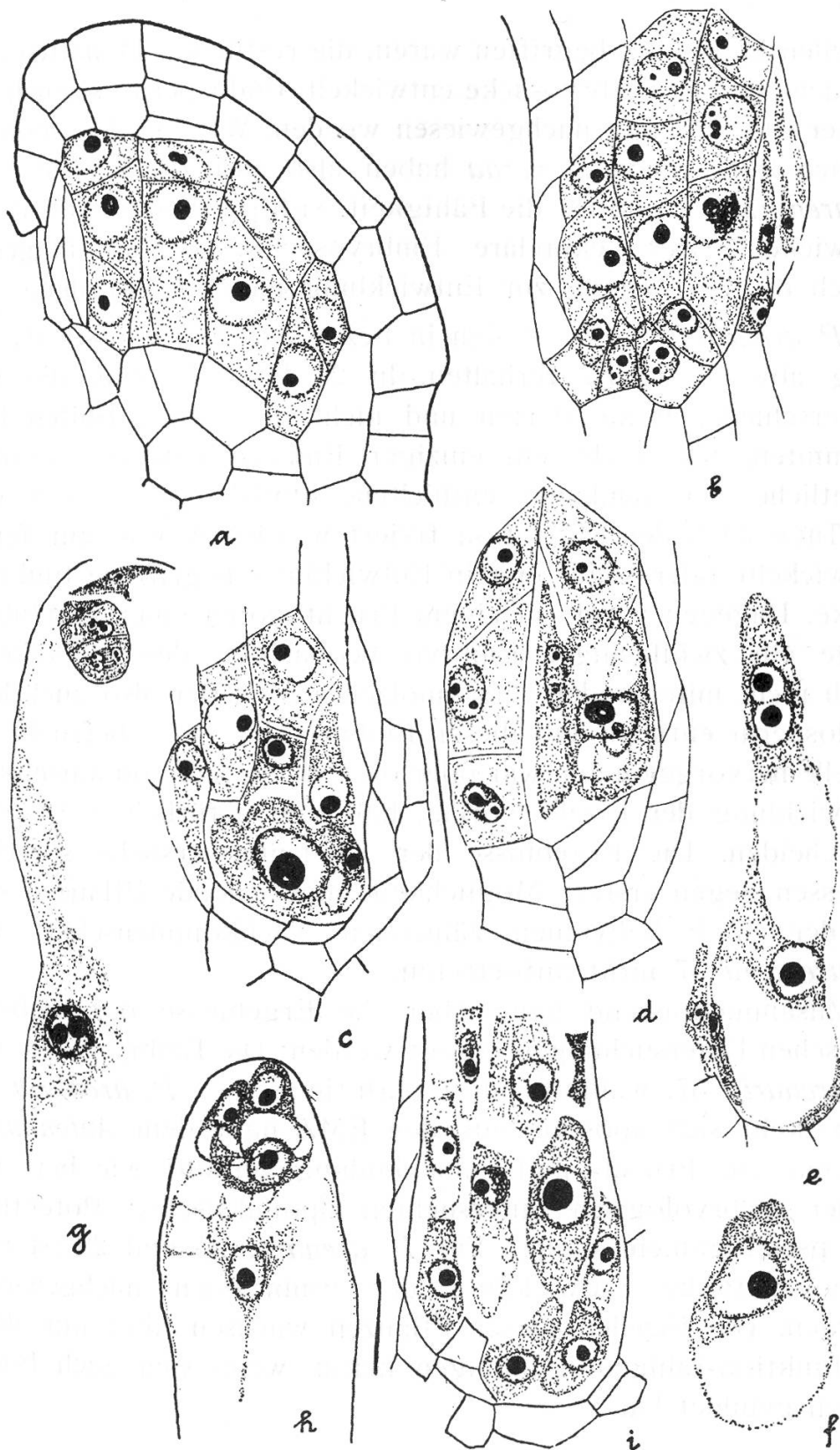


Abb. 3. Embryologie von Bastarden zwischen *P. arenaria* und *P. verna*. *a–f* *P. arenaria* 37. *a* Medianer Längsschnitt durch eine junge Samenanlage. *b* Archespor, darunter einige Zellen des Chalazagewebes. *c* Archespor mit Embryosackzelle. *d* Umwandlung einer EMZ in eine Embryosackzelle. *e* Zweikerniger, *f* einkerniger Embryosack. *g–i* *P. arenaria* 25. *g* Zweizelliger Embryo aus einer kastrierten, nicht bestäubten Blüte. *h* Eiapparat (nur ein Polkern eingezeichnet). *i* Umwandlung einer EMZ in eine Embryosackzelle. (Vergr.: *a–d, i* 1 : 700, *e, f, h* 1 : 470, *g* 1 : 285).

Eizellen in Teilung begriffen waren, die restlichen 11 hatten ein- bis achtkernige Embryosäcke entwickelt. Endosperm ist auch bei dieser Pflanze nicht nachgewiesen worden. Wie bei den apomiktischen Rassen von *P. verna* haben also auch die Eizellen von *P. arenaria* 25 und 29 die Fähigkeit, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Der sekundäre Embryosackkern muß hingegen durch die Bestäubung zur Entwicklung angeregt werden.

P. arenaria 37 scheint sich in bezug auf die Embryoentwicklung abweichend zu verhalten. In 23 Fruchtknoten, die von 4 verschiedenen kastrierten und nicht bestäubten Blüten stammten, war nicht ein einziger Embryo entdeckt worden. Sämtliche Samenanlagen enthielten, obwohl die Blüten erst 12 Tage nach der Kastration fixiert worden waren, nur fertig entwickelte oder sogar erst in Entwicklung begriffene Embryosäcke. Dagegen wurde in einem Fruchtknoten einer bestäubten Blüte ein zwölfcelliger Embryo beobachtet, dessen Polkerne noch nicht miteinander verschmolzen waren, der also auch kein Endosperm enthielt. Ob dieser Embryo aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangen war oder ob hier ein Fall von autonomer Entwicklung der Eizelle vorlag, läßt sich natürlich nicht mehr entscheiden. Die Ergebnisse der Kreuzungsversuche sprechen indessen gegen erstere Möglichkeit; abweichende Pflanzen sind in der 32 F₁-Individuen zählenden Nachkommenschaft von *P. arenaria* 37 nicht aufgetreten.

Zusammenfassend kann über die Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen gesagt werden: Die Embryosäcke von *P. arenaria* 37, wahrscheinlich auch jene von *P. arenaria* 25, entwickeln sich apospor aus den EMZ nach dem *Antennaria*-schema. Die Frucht- und Samenbildung verläuft wie bei allen bisher embryologisch untersuchten apomiktischen Potentillen auf pseudogamem Wege. Für *P. arenaria* 25 und 29 ist parthenogenetische Entwicklung der Embryonen nachgewiesen worden. Die Eizellen dieser Pflanzen wachsen aber nur dann zu funktionsfähigen Keimlingen heran, wenn sich auch Endosperm gebildet hat.

III. Die Entstehung der Polymorphie in der Gattung *Potentilla*.

Wie viele andere apomiktischen Pflanzengattungen, sind auch die Potentillen außerordentlich vielgestaltig. Der große

Formenreichtum dieser Gattung ist, wie aus der systematischen Literatur (vergl. TH. WOLF, 1908) hervorgeht, nicht zuletzt durch das Auftreten zahlreicher Übergangsformen zwischen Arten und Rassen bedingt. Aus diesem Grunde wird die Einordnung einzelner Individuen in die systematischen Einheiten unterster Ordnung, aber auch die Zusammenfassung der zahlreichen Arten in Formenkreise fast noch mehr erschwert als bei den ebenfalls extrem polymorphen *Rubus*- und *Hieracium*arten. Die Potentillen zählen deshalb zu den systematisch schwierigsten Pflanzengattungen.

Über den Ursprung der Formenmannigfaltigkeit dieses Genus lagen bis vor kurzem nur Äußerungen vor, die auf vergleichend morphologischen Untersuchungen basierten (vergl. TH. WOLF, 1908). Danach müssen Hybridisationsvorgänge bei der Entstehung der Polymorphie eine große Rolle gespielt haben. So sollen nach der Meinung namhafter Systematiker viele schwer klassifizierbare Sippen, ja, sogar ganze Artgruppen, wie die *Collinae*, aus Art- und Rassenkreuzungen hervorgegangen sein.

Daß Bastardierungsvorgänge tatsächlich mitgeholfen haben, den Formenreichtum der Potentillen zu vergrößern, haben nun auch die genetischen und cytologischen Untersuchungen der letzten Jahre dargetan. Zwar erwiesen sich die meisten Vertreter der besonders polymorphen Formenkreise, wie die *Collinae*, *Argenteae*, *Vernae*, und andere, im Experiment als obligat pseudogam. Daneben sind aber auch, allerdings nur selten, partiell und total sexuelle Sippen aufgefunden worden, die sich leicht mit apomiktischen Rassen der gleichen und anderer Arten kreuzen ließen. So entwickelte eine diploide, partiell sexuelle Rasse von *P. argentea* in den Versuchen von A. und G. MÜNTZING (1941, 1942) außer einigen metromorphen Nachkommen viele diploide und pentaploide Bastarde, deren Abstammung von reduzierten, aber auch unreduzierten Eizellen durch vergleichend-cytologische Untersuchungen nachgewiesen werden konnte. Merkwürdigerweise waren diese Hybriden fast durchwegs sexuell. Nur wenige wiesen auch Anzeichen apomiktischer Fortpflanzung, wie Entwicklung „diploider“ aber befruchtungsfähiger Eizellen auf. Aus den Kreuzungsversuchen der beiden schwedischen Genetiker geht also hervor, daß bei den pseudogamen Potentillen die apomiktische Fortpflanzung durch Hybridisationsvorgänge in der Regel aufgehoben und durch sexuelle Fortpflanzung ersetzt

wird. Es scheint dies aber nicht immer der Fall zu sein. So traten nach A. und G. MÜNTZING in Kreuzungen zwischen einer total apomiktischen, duodecaploiden und einer partiell apomiktischen, hexaploiden Form von *P. verna* auch Bastarde auf, die in der F₂-Generation konstant blieben. 70 F₂-Nachkommen zeigten wie die Samenpflanze $2n = 63$ Chromosomen.

Meine eigenen Untersuchungen an hexaploiden Rassen von *P. verna* haben zu etwas abweichenden Ergebnissen geführt. Die meisten Versuchspflanzen dieser Art waren obligat pseudogam. Eine von ihnen entwickelte aber mit Pollen anderer, total apomiktischer *Verna*-formen bestäubt, Bastarde, die in der F₂-Generation nicht aufspalteten und sich bezüglich der Samenentwicklung genau gleich verhielten wie die Elternpflanzen. Sämtliche Hybriden wiesen die Chromosomenzahl $2n = \pm 63$ auf, müssen somit, da beide Eltern hexaploid waren, durch Befruchtung unreduzierter Eizellen entstanden sein. Offenbar war also die als Samenpflanze benützte Rasse von *P. verna* obligat apospor. Daraus muß, wie schon in einer früheren Arbeit ausgeführt worden ist (vergl. A. RUTISHAUSER, 1943), geschlossen werden, daß auch solche pseudogame Pflanzen Bastarde ausbilden können, welchen die Fähigkeit reduzierte Embryosäcke zu entwickeln, vollständig abgeht. Totale Aposporie braucht also kein Hindernis für weitere Formenbildung zu sein. Im Gegenteil dürfte dadurch die Entwicklung neuer Formen eher gefördert werden: Wie die an partiell apomiktischen Potentillen bisher ausgeführten Bastardierungsversuche gezeigt haben, sind aus der Verbindung zwischen streng aposporen Rassen eher konstante Bastarde zu erwarten als aus Kreuzungen zwischen Pflanzen, die sich bezüglich der Fortpflanzung stark voneinander unterscheiden. Apomiktische Bastarde sind aber normal sexuellen gegenüber insofern im Vorteil, als sie weniger Gefahr laufen, durch weitere Kreuzung wieder aufgespalten zu werden. Sie haben somit mehr Aussicht erhalten zu bleiben (vergl. dazu auch TH. DOBZHANSKY, 1939, S. 226).

Bemerkenswerterweise sind aus Kreuzungen zwischen verschiedenen pseudogamen Arten bisher lediglich normal sexuelle Bastarde erhalten worden. Vermutlich wichen in diesen Versuchen die Elternformen nicht nur hinsichtlich der morphologischen Merkmale, sondern auch in bezug auf die den Ablauf der Samenentwicklung regulierenden Faktoren voneinander ab.

Daß etwa Unterschiede im Verwandtschaftsgrad zwischen den Chromosomensätzen der Elternarten auf die Fortpflanzungsweise der F_1 -Nachkommen einen Einfluß ausüben, scheint mir wenig wahrscheinlich zu sein. Gegen eine solche Annahme spricht schon die Tatsache, daß die Samenbildung einiger in der Natur aufgefundener Artbastarde in gleicher Weise erfolgt, wie bei allen bisher embryologisch untersuchten Arten der Gattung *Potentilla*. Die Fortpflanzung solcher Formen ist oben, S. 120, eingehend besprochen worden. Wie dort ausgeführt wurde, sind verschiedene Übergangsformen zwischen *P. arenaria* und *P. verna*, von denen mindestens eine als Bastard betrachtet werden darf, pseudogam. Eine der Elternarten, die an der Bildung dieser Pflanzen beteiligt war, hat sich in allen bisher untersuchten Rassen ebenfalls als pseudogam erwiesen. Es ist also wohl nicht ausgeschlossen, daß auch der Bastard zwischen *P. arenaria* und *P. verna* aus der Verbindung partiell und total apomiktischer Formen hervorgegangen ist. Bastardierungen zwischen pseudogamen Potentillen führen somit vermutlich nicht nur zur Entstehung konstanter Rassen, sondern auch zur Bildung neuer hybridogener Arten.

Auf Grund der oben mitgeteilten Untersuchungsergebnisse gelangen wir in Übereinstimmung mit M. CHRISTOFF (1939) zu der Auffassung, daß Hybridisationsvorgänge bei der Entwicklung der Formenmannigfaltigkeit der Gattung *Potentilla* tatsächlich eine große Rolle gespielt haben. Unserer Ansicht nach sind aber die hybridogenen Arten dieses Genus nicht, wie A. ERNST (1918) für autonom apomiktische Pflanzen annimmt, im Anschluß an die Artkreuzungen aufgetreten, die auch zur Entstehung der Apomixis geführt haben sollen. Unsere Versuche sprechen eher dafür, daß die Formenmannigfaltigkeit der Potentillen erst nach dem Auftreten der Pseudogamie durch Kreuzungen zwischen total und partiell apomiktischen Sippen entstanden ist. Wahrscheinlich hat schon A. ERNST an eine solche Möglichkeit gedacht, wenn er schreibt (vergl. A. ERNST, 1918, S. 599), daß von apomiktisch gewordenen Pflanzen aus neue Formenbildung „durch vegetative Spaltung und somatische Neukombination elterlicher Merkmale bei bestehenbleibender apomiktischer Fortpflanzung und durch Rückkehr zur sexuellen Fortpflanzung“ ausgehen kann.

Ob die Polymorphie autonom apomiktischer Arten und Gattungen gleichzeitig mit der Apomixis auftrat oder, wie bei den pseudogamen Potentillen, erst zustande gekommen ist, nachdem diese Fortpflanzungsweise in den betreffenden Pflanzen oder Tieren bereits manifestiert war, entzieht sich vorläufig noch unserer Kenntnis. E. SUOMALAINEN (1940) vermutet aber auf Grund cytologischer Untersuchungen, daß der letztere Weg auch bei parthenogenetischen Coleopterenarten eingeschlagen und dadurch die Entstehung tetraploider Formen ermöglicht worden ist. Daß Eizellen autonom apomiktischer Tiere und Pflanzen unter Umständen tatsächlich befruchtungsfähig sind, haben sowohl die Untersuchungen von J. SEILER (1927) an parthenogenetischen *Solenobia*-arten, wie auch jene von M. CHRISTOFF (1942) an Bastarden der Kombination *Hieracium auricula* × *Hieracium aurantiacum* erwiesen.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Eine hexaploide Rasse von *P. verna* entwickelte nach Kreuzbestäubung außer einer großen Zahl metamorpher Nachkommen sechs Rassenbastarde, die alle enneaploid waren. In Übereinstimmung mit den Resultaten embryologischer Untersuchungen haben die Kreuzungsexperimente ergeben, daß die als Samenpflanze verwendete Rasse von *P. verna* obligat apospor ist. Sämtliche Bastarde müssen aus der Befruchtung unreduzierter Eizellen hervorgegangen sein.

2. Zwei der sechs Rassenbastarde pflanzen sich apomiktisch fort. Für einen von ihnen ist pseudogame Fortpflanzung auf embryologischem Wege nachgewiesen worden.

3. Kastrations- und Kreuzungsversuche haben ergeben, daß drei verschiedene in der Nordschweiz aufgefundene Übergangsformen zwischen *P. arenaria* und *P. verna*, *P. arenaria* 25, 29 und 37, apomiktisch sind. Mindestens eine der drei Versuchspflanzen, *P. arenaria* 37, darf als Bastard der Kombination *P. arenaria* × *P. verna* betrachtet werden. *P. arenaria* 25 weist die Chromosomenzahl $2n = 35$ auf, *P. arenaria* 29 ist wahrscheinlich hexaploid, *P. arenaria* 37 oktoploid. Alle drei Übergangsformen pflanzen sich pseudogam fort. *P. arenaria* 25 entwickelte außer metamorphen F_1 -Pflanzen auch einen Bastard, dessen Chromosomenzahl zu $2n = 41$ bestimmt wurde. Diese

Stammpflanze ist also teilweise sexuell. Die Embryosäcke von *P. arenaria* 37 entwickeln sich apospor aus somatisch gewordenen EMZ nach dem *Antennariaschema*.

4. Aus den oben mitgeteilten Ergebnissen der Kreuzungsversuche wird geschlossen, daß Bastardierungsvorgänge bei der Entstehung der Polymorphie der Gattung *Potentilla* eine große Rolle gespielt haben. Wahrscheinlich sind die apomiktischen Rassen- und Artbastarde dieser Gattung zum größten Teil erst nach dem Auftreten der pseudogamen Fortpflanzung entstanden.

Zitierte Literatur.

- BECHERER, A. 1932. Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora (Gefäßpflanzen) in den Jahren 1930 und 1931. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. Bd. 41, H. 2, S. 296—334.
- CHRISTOFF, M. 1939. Polyploidy and apomictic development in the genus *Potentilla*. Proc. of the Seventh Internat. Genet. Congress. S. 88.
- 1942. Die genetische Grundlage der apomiktischen Fortpflanzung bei *Hieracium aurantiacum* L. Zeitsch. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 80, S. 103—125.
- DOBZHANSKY, Th. 1939. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena, 1939. 22 Abb. im Text. 252 S.
- ERNST, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918. 665 S., 172 Abb. und 2 Tafeln.
- FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Berlin 1881, 569 S.
- MÜNTZING, A. 1928. Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*. Hereditas, Bd. 11, S. 267—283.
- 1931. Note on the cytology of some apomictic *Potentilla* Species. Hereditas, Bd. 15, S. 166—178.
- MÜNTZING, A. und G. 1941. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla*. Bot. Not. S. 237—278.
- 1942. Recent results in *Potentilla*. Hereditas, Bd. 28. S. 232—235.
- ROSENBERG, O. 1930. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss., Bd. II, 66 S., 32 Abb.
- RUTISHAUSER, A. 1943. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer *Potentilla*. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 53, S. 5—83.

- SEILER, J. 1927. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. Biol. Zbl. Bd. 47, S. 426—446.
- SUOMALAINEN, E. 1940. Polyploidy in parthenogenetic Curculionidae. Hereditas, Bd. 26, S. 51—64.
- WOLF, Th. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibliotheca Botanica, Heft 71, 714 S.

Erklärungen zu Tafel XI.

Mediane Längsschnitte durch Samenanlagen kastrierter und nicht bestäubter Blüten.

- Fig. 1: Zweizelliger Embryo von 38/5, 24, Rassenbastard zwischen *P. verna* 4 und *P. verna* 10.
- Fig. 2: *P. arenaria* 29, vierzelliger Embryo; darunter einer der beiden nicht verschmolzenen Polkerne.

(Manuskript am 3. März 1943 eingegangen.)

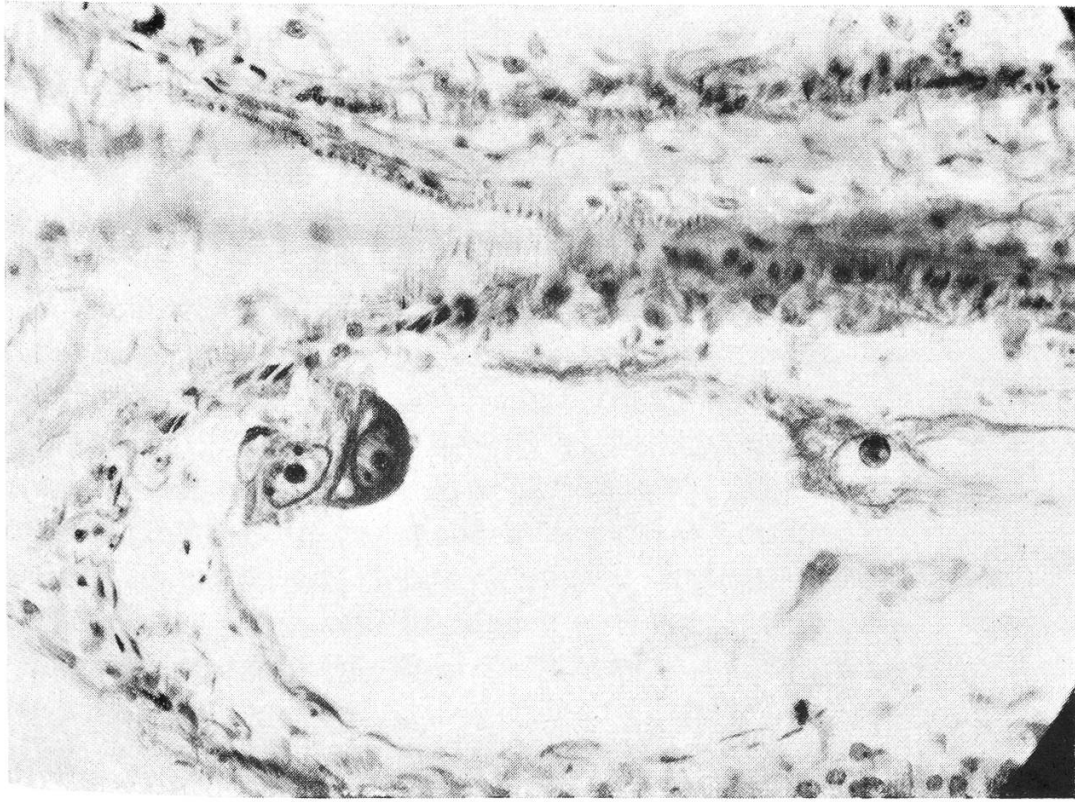


Fig. 1



Fig. 2

phot. K. Frank

