

(Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Sofia)

DIE GENETISCHE GRUNDLAGE DER APOMIKTISCHEN FORTPFLANZUNG BEI *HIERACIUM AURANTIACUM* L.

VON M. CHRISTOFF

Mit 11 Textfiguren

(Eingegangen am 23. Oktober 1941)

I. Einleitung

Das Wesen und die Ursachen der apomiktischen Fortpflanzung, die man an der Gattung *Hieracium* beobachtet, war seit mehreren Jahren Gegenstand der Forschungsarbeit des Institutes für landwirtschaftliche Botanik. Für die Zwecke dieser Forschungen wurden seit 1930 Arten aus den verschiedenen botanischen Gärten gesammelt. Die im Anfang vermuteten Schwierigkeiten, in bezug auf die erfolgreiche Ausführung experimenteller Untersuchungen, waren der Grund, aus dem wir mit dem karyologischen und embryologischen Studium der Arten dieser Gattung begannen (CHRISTOFF u. POPOFF 1933, GENTSCHOFF 1937, CHRISTOFF 1940). In der Zwischenzeit wurden jedoch Versuche angestellt, die die Aufgabe hatten, die mit den Vererbungsversuchen verbundenen Schwierigkeiten zu beheben. Zu diesem Zweck wurden Kreuzungen zwischen einigen dieser Arten vorgenommen. Ein großer Teil der Versuche ist nicht in einer Weise abgeschlossen, die einer umfassenden Betrachtung des Problems günstig wäre. Was jedoch einen Teil der erarbeiteten Tatsachen betrifft, sind wir der Meinung, daß sie zum Teil eine Bestätigung schon früher aufgestellter Hypothesen sind, die zum Ziel hatten, Ursache und Wesen der Erscheinungen zu erklären, die mit der obligaten Apomixis im Pflanzenreich zusammenhängen (ROSENBERG 1918, ERNST 1918, WINKLER 1920, SCHNARF 1929, BERGMAN 1935, CHRISTOFF 1940).

II. Material und Methode

Im Sommer 1938 nahmen wir zum Zwecke dieser Untersuchungen Kreuzungen zwischen *H. auricula* und *H. aurantiacum* vor. Diese Arten gehören der Untergattung *Pilosella* der Gattung *Hieracium* an. Beide vermehren sich vegetativ, indem sie Ausläufer aussenden. In der Blattform ähneln sie sich insofern, als beide lanzettliche Blätter haben. Dabei erscheinen die Blätter von *H. auricula* unbehaart oder schwach behaart, während sie bei *H. aurantiacum* stark behaart sind. Außerdem sind die Blätter von *H. auricula* ziemlich stark gekräuselt, während die von *H. aurantiacum* eine glatte Oberfläche haben. Beide Arten

unterschieden sich darin, daß die Blätter von *H. auricula* bläulichgrün, die von *H. aurantiacum* gelblichgrün sind. Auffallend ist der Unterschied zwischen ihnen in bezug auf Farbe und Form der Blütenstände. Während *H. auricula* mit kleinen, cremegelben Blütenkörbchen blüht, sitzen an dem verzweigten Stiel von *H. aurantiacum* rote Blütenkörbchen, die größer als die von *H. auricula* sind. Ebenso unterscheiden sich die beiden Arten in ihrer Fortpflanzungsweise. Wie in den Versuchen MENDELS (1869) und OSTENFELDS (1910), so erwies sich auch in unseren Versuchen die Art *H. auricula* als amphimiktisch. Die Blütenkörbchen von *H. aurantiacum* hingegen setzten nach Kastrierung reichlich an. Die karyologischen Studien zeigten, daß die beiden Arten sich auch in ihrer Chromosomenzahl unterscheiden. So hatte *H. auricula* in den somatischen Zellen seiner Wurzelspitzen $2n = 18$ Chromosomen, während sich *H. aurantiacum* durch $2n = 36$ Chromosomen kennzeichnet. In den Pollenmutterzellen beider Arten verläuft die Meiosis völlig normal, wobei *H. auricula* sich durch $n = 9^{\text{II}}$ (Fig. 1a) charakterisiert und *H. aurantiacum* durch $n = 18^{\text{II}}$ Chromosomen (Fig. 1c).

Bei der Aufzucht der Nachkommenschaft wurden die Samen in sterilisierte Erde gesät und später, in den Fällen, in denen karyologische Untersuchungen der Wurzelspitzen vorgenommen wurden, in Töpfe mit ebensolcher Erde umgepflanzt. Die Kastrierung wurde auf die von OSTENFELD (1910) beschriebene Weise ausgeführt, indem die einzelnen Blütenkörbchen 3—4 Tage vor dem Aufblühen von oben ausgeschnitten wurden. Darauf wurde ihre Entwicklung bis zum Verblühen täglich verfolgt. Jede unkastriert gebliebene Blüte wurde nachträglich kastriert und die Blüten, deren Narben unbeschnitten aussahen, entfernt. Es wurden fünf Körbchen jeder Pflanze kastriert.

Die Kreuzungen wurden so ausgeführt, daß die Körbchen, deren Blüten künstlich bestäubt werden sollten, vorher mit Pergamenttüten isoliert wurden, ehe noch die peripheren Blüthen aufgeblüht waren. Gleichzeitig wurden noch nicht erblühte Körbchen von den Pflanzen, die als Bestäuber dienen sollten, genommen, jedes für sich in ein Glas Wasser gestellt und mit einer Glasglocke bedeckt. Die unter der Glasglocke erblühten Körbchen sonderten reichlich Staub ab, der an ihren Blütenteilen kleben blieb, während die frei aufgeblühten ihren Staub meistens nicht festhalten.

Die Bestäubung wurde meistens morgens, mittags und abends vorgenommen, indem bei jeder Bestäubung die Pergamenttüte abgenommen und das Bestäuberkörbchen über dem zu bestäubenden ausgeschüttelt wurde. Die auf diese Weise ausgeführte Bestäubung wurde 2—3 und mehr Tage wiederholt, bis die Körbchen vollkommen verblühten, da die einzelnen Blüten nicht gleichzeitig blühten. Da mit dem Aufblühen der Blüthen die Narben herauskamen, ehe die Antheren sich geöffnet hatten, war bei dieser Art der künstlichen Bestäubung, bei der mehrmals täglich fremder Staub ausgeschüttet wurde, die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung größer als die der Selbstbestäubung. Wir sind geneigt, diesem Umstand die geringe Zahl unerwünschter Selbstbestäubungen zuzuschreiben. Nach dem völligen Abblühen wurden die Pergamenttüten abgenommen und das Körbchen samt dem Etikett, auf dem

das Datum der Bestäubung angegeben war, aufbewahrt. Wir achteten auf die rechtzeitige Einsammlung des Samens, da er sich sehr leicht ausstreut.

Bei den karyologischen und embryologischen Untersuchungen wurden die Wurzelspitzen sowie die nichterblühten und verblühten Blütenkörbchen in der Lösung von NAVASCHIN fixiert. Nach der üblichen Entwässerung wurde das fixierte Material in Paraffin eingebettet. Die Wurzelspitzen und Blütenkörbchen, die zur Untersuchung der Meiosis dienten, wurden auf $10\ \mu$ geschnitten und die Körbchen, die der embryologischen Untersuchung dienten, auf $25\ \mu$.

Die Blütenkörbchen, die der Erforschung der embryologischen Entwicklung vor dem Aufblühen dienten, wurden zu einem Datum ausgewählt, das auf dem ihnen angehängten Etikett vermerkt wurde. Man achtete darauf, daß die an diesem Datum ausgewählten Körbchen sich in einem sehr frühen Entwicklungsstadium befanden und möglichst gleich groß waren, was eine Gewähr dafür bietet, daß sie sich in einem annähernd gleichen Stadium ihrer Entwicklung befinden. Mit der tagtäglichen aufeinanderfolgenden Fixierung der einzelnen Körbchen beabsichtigten wir, eine größere Anzahl Entwicklungsphasen vor dem Erblühen zu erfassen. Die Fixierung wurde mit solchen Körbchen beendet, deren periphere Blüten aufzublühen begannen. Die Verfolgung der embryonalen Entwicklung nach dem Erblühen wurde ausgeführt, indem wir 8—10 Blütenkörbchen aussuchten, deren periphere Blüthen schon voll entwickelt waren. Darauf wurde 8—10 Tage hindurch täglich je eine davon fixiert.

III. Ergebnisse der Untersuchungen

1. Vererbungsversuche

Die Samen der Kreuzungen, die zwischen *H. auricula* und *H. aurantiacum* gemacht waren, wie auch die Samen eines einzigen Blütenkörbchens der reziproken Kreuzung, *H. aurantiacum* \times *auricula*, wurden im Frühling 1939 ausgesät. In allen Fällen wurden die Samen der einzelnen Blütenkörbchen in getrennte, mit sterilisierter Erde gefüllte Pfannen gesät.

Eine dieser Aussaatproben (X_1), die die Samen eines Körbchens enthielt, ergab 6 Pflanzen, die völlig mit *H. auricula* identisch waren. Ein anderes Körbchen, das die zweite Aussaat (X_2) lieferte, gab 9 Pflanzen, das dritte (X_3) — 10 Pflanzen, das vierte (X_4) — 22 Pflanzen, das fünfte (X_5) — 16 Pflanzen, das sechste (X_6) — 15 Pflanzen, das siebente (X_7) — 6 Pflanzen, das achte (X_{11}) und das neunte (X_{12}) gaben nur je eine Pflanze. Die reziproke Kreuzung, *H. aurantiacum* \times *auricula* (X_{10}), gab 19 Pflanzen, alle untereinander völlig gleich und *H. aurantiacum* ähnlich. Außer diesen Kreuzungen wurden zwei Blütenkörbchen von *H. aurantiacum* gleichzeitig mit Pollen von *H. auricula*, *H. sparsum* und *H. albidum* bestäubt. In unseren Versuchen hat sich erwiesen, daß diese drei Arten sich geschlechtlich fortpflanzen und $2n = 18$ Chromosomen haben. Von einem der beiden Körbchen (Aussaat X_{16}) erhielten wir 4 untereinander gleiche und mit *H. aurantiacum* völlig identische Pflanzen, von dem anderen (X_{17}) — 58 Pflanzen, ebenso untereinander gleich und *H. aurantiacum* völlig ähnlich. Diese Tatsache ist ein Beweis mehr, daß *H. aurantiacum* eine obligat apomiktische Art ist.

Die Nachkommenschaft der Aussaat X_1 ausgenommen, bei der alle 6 Pflanzen völlig *H. auricula* glichen, was auf eine unerwünschte Selbstbestäubung hindeutet, hatten alle Pflanzen der übrigen Aussaatproben der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* ausnahmslos hybriden Charakter. Beobachtungen über die Fertilität jeder einzelnen dieser F_1 -Pflanzen wurden bei freier Bestäubung und nach ihrer Kastrierung angestellt. Es wurden auch der morphologische Charakter dieser Pflanzen, ihre Größe, Form, Behaarung und Farbe der Blätter, und die Farbe der Körbchen berücksichtigt. Was die Farbe der Blütenkörbchen anbetrifft, wurden unter den F_1 -Pflanzen sechs Typen beobachtet, — angefangen von creme, die Farbe des einen der Eltern (*H. auricula*) bis zu Pflanzen mit roten Körbchen wie *H. aurantiacum*. Die Pflanzen wurden in bezug auf ihre Blattform wieder auf sechs Stufen verteilt, indem der ersten die mit sehr länglich lanzettlichen Blättern zugewiesen wurden, und der letzten solche mit breit lanzettlichen Blättern. In bezug auf die Farbe der Blätter wurden die Pflanzen wiederum auf sechs Stufen verteilt, angefangen von solchen mit blaugrünen, bis zu solchen mit gelbgrünen Blättern. Bezüglich der Größe der Blätter verteilten wir die Bastarde auf fünf Stufen, angefangen von den kleinblättrigen, ähnlich dem *H. auricula* — bis zu den größtblättrigen, ähnlich dem *H. aurantiacum*. Was den Grad der Behaarung anbetrifft, wurden die F_1 -Pflanzen auf drei Stufen verteilt. Nach diesen Variationsstufen rekombinierten sich die Merkmale derart, daß, wie OSTENFELD (1910) hervorhob, die einzelnen Individuen weder untereinander noch einem der Eltern ähnlich waren. Die Ergebnisse der beobachteten Variation zeigen, daß in diesem Falle Aufspaltung stattfindet, an der eine große Anzahl erblicher Anlagen teilhat. Angesichts der großen Mannigfaltigkeit der Nachkommenschaft und des Umstandes wegen, daß einige F_1 -Individuen in bezug auf die Fertilität Zwischenstufen zwischen durchaus fertilen und völlig sterilen Bastarden vorstellten, beschlossen wir, unsere Eindrücke durch Beobachtungen während des folgenden Jahres (1940) zu kontrollieren. Damit sie sich nicht vermischen, wurden die einzelnen F_1 -Pflanzen im Sommer einige Male von den Ausläufern, die sie entwickelten, gereinigt. Im Frühling des folgenden Jahres wurden die einzelnen Pflanzen, so wie sie im Plan angemerkt waren, in Töpfe verpflanzt und in das Vegetationshaus gebracht, zur individuellen Beobachtung und Bearbeitung, sowohl in bezug auf ihre Fertilität, wie auf die Art der Farbe ihrer Blütenkörbchen. Ihres quantitativen Charakters wegen, verzichteten wir auf eine detaillierte Untersuchung der Aufspaltung in bezug auf die übrigen morphologischen Unterschiede. Außerdem müssen wir bemerken, daß einige Pflanzen während des Winters eingegangen waren.

Einer Gegenüberstellung nach, der im Jahre 1940 vorgenommenen Beobachtungen mit denen von 1939, ist das Resultat auf Tabelle 1 eingetragen. Aus dieser Tabelle sieht man, daß von den 1940 beobachteten 59 Pflanzen, 27 sich als apomiktisch erwiesen haben, da sie sowohl bei freier Bestäubung als bei Kastrierung eine große Menge Samen gegeben haben. Die übrigen 32 Pflanzen waren größeren Teils völlig steril und nur einige Körbchen hatten ein paar Samen.

Wie schon betont, stellten wir im Jahre 1940 ausschließlich Beobachtungen über die Verteilung der Blütenkörbchen in bezug auf ihre Farbe an. Die Unter-

Tabelle 1

Das Verhalten der F₁-Bastarde der Kreuzung *H. auricula* × *aurantiacum* in bezug auf die Fertilität und die Farbe des Blütenkörbchens

Nr. der Reihe nach	Charakter der F ₁ -Apomikten in bezug auf die Farbe der Blütenkörbchen				Nr. der Reihe nach	Charakter der sterilen bzw. teilweise fertilen F ₁ -Bastarde nach der Farbe der Blütenkörbchen			
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
1	$X \frac{2}{2}$	$X \frac{2}{1}$	$X \frac{3}{4}$	$X \frac{2}{7}$	1	$X \frac{2}{4}$	$X \frac{2}{6}$	$X \frac{3}{10}$	$X \frac{2}{3}$
2	$X \frac{2}{5}$	$X \frac{2}{9}$	$X \frac{4}{6}$	$X \frac{3}{3}$	2	$X \frac{3}{7}$	$X \frac{3}{6}$	$X \frac{4}{5}$	$X \frac{3}{8}$
3	$X \frac{2}{8}$	$X \frac{3}{5}$	$X \frac{4}{14}$	$X \frac{4}{1}$	3	$X \frac{3}{9}$	$X \frac{4}{4}$	$X \frac{4}{12}$	$X \frac{4}{3}$
4	$X \frac{4}{7}$	$X \frac{6}{3}$	$X \frac{4}{18}$	$X \frac{4}{11}$	4	$X \frac{4}{2}$	$X \frac{4}{8}$	$X \frac{4}{20}$	$X \frac{8}{2}$
5	$X \frac{4}{9}$	$X \frac{6}{9}$		$X \frac{4}{15}$	5	$X \frac{4}{16}$	$X \frac{4}{10}$	$X \frac{4}{21}$	
6	$X \frac{4}{19}$			$X \frac{6}{6}$	6	$X \frac{6}{5}$	$X \frac{4}{17}$	$X \frac{8}{3}$	
7	$X \frac{4}{20}$			$X \frac{6}{15}$	7	$X \frac{6}{10}$	$X \frac{6}{1}$	$X \frac{8}{6}$	
8	$X \frac{4}{22}$			$X \frac{8}{4}$	8	$X \frac{6}{12}$	$X \frac{6}{2}$		
9	$X \frac{6}{11}$				9	$X \frac{6}{13}$	$X \frac{6}{4}$		
10	$X \frac{6}{14}$				10	$X \frac{8}{5}$	$X \frac{6}{8}$		
11					11		$X \frac{8}{1}$		
	10	5	4	8 = 27		10	11	7	4 = 32

suchungen von 1939 hatten uns unter dem Eindruck gelassen, daß die Blüten ein und derselben Pflanze hinsichtlich ihrer Farbe in gewissen Grenzen, je nach Alter und Entwicklungsbedingungen, sich verändern. Angesichts dessen hielten wir es für überflüssig, in dieser Hinsicht detaillierte Abgrenzungen vorzunehmen. Wir begnügten uns also damit, die Bastarde nach der Farbe ihrer Blütenkörbchen in vier Klassen zu teilen, wobei zwei von den vier Phänotypen den Elternpflanzen entsprachen und die übrigen beiden Übergangstypen darstellten, die mit den auf der entsprechenden Tabelle OSTENFELDS (1910) unter Nr. 17 und 25 bezeichneten identisch waren. In unserem Falle sind die wie *H. aurantiacum* blühenden, mit roten Blütenkörbchen, in Tabelle 1 und 2 mit der Ziffer I bezeichnet, und die zitronengelbblühenden, die mit *H. auricula* identisch waren, sind in der erwähnten Tabelle mit der Ziffer IV bezeichnet. Von den Übergangsstufen sind die, welche mit helleren Blütenkörbchen als *H. aurantiacum* blühten und auf OSTENFELDS Tabellen unter Nr. 25 stehen, in unseren Tabellen mit II bezeichnet. Die tiefgelben, die in OSTENFELDS Tabellen als Nr. 17 vermerkt sind, sind in unseren Tabellen mit III angegeben. Zwischen der Morphologie und der Fertilität bzw. Sterilität der Bastarde besteht, wie auch OSTENFELD (1910) bemerkt, keine Korrelation.

Schon im Sommer 1939 gelang es uns, Samen von einer Anzahl fertiler F_1 -Pflanzen zu sammeln, und zwar sowohl von den freibestäubten, wie von den kastrierten Blütenkörbchen. Die Samen der einzelnen Körbchen wurden getrennt ausgesät. Die Ergebnisse der Beobachtungen über die einzelnen F_2 -Pflanzen sind auf Tabelle 2 eingetragen. Aus den Daten, die sich auf Pflanzen der F_1 -Generation beziehen, die sich im Jahre 1939 als teilweise fertil erwiesen haben (Tab. 2), ersieht man, daß acht eine Nachkommenschaft hatten. Von diesen Pflanzen haben $X_{\frac{3}{10}}$, $X_{\frac{4}{12}}$, $X_{\frac{6}{13}}$, $X_{\frac{8}{3}}$ und $X_{\frac{8}{6}}$ je einen einzigen F_2 -Nachkommen gegeben, der sich von dem elterlichen F_1 -Bastard in der Farbe seiner Blütenkörbchen unterschied. So blühte die F_1 -Pflanze $X_{\frac{3}{10}}$ mit tiefgelben Blütenkörbchen (III) und der aus ihr erhaltene F_2 -Nachkomme blühte mit gelbroten Körbchen (II). Ebenso blühte auch die Pflanze $X_{\frac{4}{12}}$ mit tiefgelben Körbchen (III), während die von ihr erhaltene F_2 -Pflanze mit Körbchen blühte, die in ihrer Farbe wie die von *H. auricula* (IV) waren. Die Pflanze $X_{\frac{6}{13}}$ blühte mit Blütenkörbchen wie *H. aurantiacum* (I) und die aus ihr erhaltene F_2 -Pflanze blühte mit gelbroten Körbchen (II). Die Pflanze $X_{\frac{8}{3}}$ blühte mit tiefgelben Blütenkörbchen (III). Der einzige Nachkomme jedoch, der von ihr stammt, blühte mit gelben, dem *H. auricula* ähnlichen Blütenkörbchen (IV). Die Pflanze $X_{\frac{8}{6}}$ wies ebenso tiefgelbe Blütenkörbchen (III) auf und gab eine F_2 -Pflanze mit Blüten, die ebenso rot waren wie die des *H. aurantiacum* (I). Die Pflanze $X_{\frac{9}{7}}$ gab 7 F_2 -Nachkommen, die untereinander gleich, jedoch von der elterlichen F_1 -Pflanze verschieden waren. Die Pflanzen $X_{\frac{6}{1}}$ und $X_{\frac{6}{5}}$ wiederum hatten eine ungleichartige F_2 -Nachkommenschaft. So bestand die Nachkommenschaft von $X_{\frac{6}{1}}$ aus 5 Pflanzen, von denen drei mit gelbroten Blütenkörbchen (II) blühten. Eine der Pflanzen hatte rote Körbchen, wie *H. aurantiacum* (I), und die andere blühte mit tiefgelben Körbchen (III). Die Nachkommenschaft von $X_{\frac{6}{5}}$ bestand aus vier Pflanzen. Sie stellten in bezug auf die Farbe ihrer Blütenkörbchen je einen der vier Phänotypen dar. Aus der Darstellung geht hervor, daß nach der betonten Erscheinung in den Vererbungsuntersuchungen, die völlig sterilen und teilweise fertilen F_1 -Nachkommen der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* echte Artbastarde zwischen Arten mit verschiedener Chromosomenzahl darstellen.

Auf Grund der Kastrierungsversuche erwiesen sich 27 Pflanzen als apomiktisch. Außerdem gaben die Pflanzen $X_{\frac{2}{8}}$, $X_{\frac{4}{7}}$, $X_{\frac{4}{20}}$, $X_{\frac{6}{11}}$, $X_{\frac{6}{14}}$, $X_{\frac{2}{1}}$, $X_{\frac{2}{9}}$, $X_{\frac{3}{5}}$, $X_{\frac{6}{9}}$, $X_{\frac{4}{6}}$, $X_{\frac{4}{14}}$, $X_{\frac{4}{18}}$, $X_{\frac{2}{7}}$, $X_{\frac{3}{3}}$, $X_{\frac{4}{1}}$, $X_{\frac{6}{6}}$ und $X_{\frac{6}{15}}$ eine gleichartige Nachkommenschaft, die der elterlichen F_1 -Pflanze vollkommen glich (Tab. 2).

Aus Tabelle 2 geht hervor, daß weitere 7 F_1 -Pflanzen ($X_{\frac{2}{5}}$, $X_{\frac{4}{9}}$, $X_{\frac{4}{2}}$, $X_{\frac{3}{4}}$, $X_{\frac{4}{11}}$, $X_{\frac{4}{15}}$ und $X_{\frac{8}{4}}$ apomiktisch gewesen sind, denn sie haben trotz Kastrierung Nachkommenschaft erzeugt. Jedoch ist ihre bei freier Bestäubung erhaltene Nachkommenschaft ungleichartig gewesen. Die einzelnen F_2 -Nachkommen waren sowohl untereinander wie von den elterlichen F_1 -Pflanzen verschieden.

Unerwartet erscheinen die Beobachtungen, die sich auf die Nachkommenschaft der Pflanze $X_{\frac{2}{2}}$ beziehen. Diese Pflanze blühte im Jahre 1939 mit roten

Blütenkörbchen wie *H. aurantiacum* (I). Von ihm wurden Samen von frei bestäubten wie auch von kastrierten Blüten geerntet. Die Samen aus freier Bestäubung gaben eine aus 184 Pflanzen bestehende Nachkommenschaft, die untereinander gleich und mit der elterlichen F_1 -Pflanze völlig identisch waren. Aus den Samen des kastrierten Blütenkörbchens wurden 18 Pflanzen aufgezogen; von denen vier mit Blütenkörbchen wie das der Elternpflanzen blühten (I), und die übrigen vierzehn tiefgelbe Blütenkörbchen (III) hatten. Im Herbst wurde eine Rosette von dieser F_1 -Pflanze in einen Topf gepflanzt und ins Vegetationshaus gebracht. Im folgenden Jahre blühte die im Topf entwickelte Pflanze mit gelben Blütenkörbchen. Allerdings kann man diese unerwartete Erscheinung einem bei der Samenernte, dem Umpflanzen, der Etikettierung usw. unterlaufenen Irrtum zuschreiben, eben Irrtümern, die sich aus den die Untersuchung begleitenden Umständen ergeben.

Diese unerwarteten Erscheinungen treten aber in ein anderes Licht, wenn wir die folgende Tatsache ins Auge fassen: Im Anfang der Entwicklung der Pflanze $X_{\frac{4}{20}}$, blühte zwischen den Stielen ihrer gemeinsamen Rosette, die rote Körbchen trugen (I), einer mit tiefgelben Blütenkörbchen (III). Eine sorgfältige Untersuchung der Rosette ergab, daß der gelbblühende Stiel derselben Wurzel und derselben Rosette, denen auch die rotblühenden Stiele entwachsen, entstammte. Was die Pflanze $X_{\frac{2}{2}}$ anbetrifft, die im Jahre 1940 auch eine Rosette entwickelte, welche von der Mutterpflanze verschieden blühte, fehlen experimentell festgestellte Tatsachen über Herkunft und Zusammengehörigkeit der Rosette mit dem übrigen Teil der Pflanze. Es scheint uns aber wahrscheinlich, daß in diesem Falle somatische Mutation vorliegt, die die Herkunft der aus dem kastrierten Körbchen der Pflanze $X_{\frac{2}{2}}$ gezogenen ungewöhnlichen Nachkommenschaft erklären könnte.

Aus der bisherigen Darstellung sieht man, daß die F_1 -Nachkommenschaft der Kreuzung *H. auricula* × *aurantiacum* aus 27 sich apomiktisch fortpflanzenden und 32 sterilen und teilweise fertilen Artbastarden bestand. Außerdem spaltete die Nachkommenschaft auch hinsichtlich einer Reihe morphologischer Unterschiede auf. Daraus ist zu entnehmen, daß in bezug auf die Fortpflanzungsweise einer der Eltern heterozygot gewesen ist. Wenn man in Betracht zieht, daß in unseren Versuchen sich *H. auricula* als homozygot erwiesen hat, wird leicht verständlich, daß *H. aurantiacum* der heterozygote Elter gewesen ist, — ein Schluß, zu dem auch OSTENFELD (1910) gelangt ist. Aus diesem Grunde ist anzunehmen, daß *H. aurantiacum* für das Gen, welches die apomiktische Fortpflanzung bedingt, heterozygot gewesen ist. Außerdem erscheint das Gen, das die apomiktische Fortpflanzung bedingt, dominant, da die Nachkommenschaft der Kreuzung *H. auricula* × *aurantiacum* zu 50 % aus apomiktischen Pflanzen bestand. Die Tatsache, daß die Hälfte der Nachkommenschaft aus sterilen und teilweise fertilen Pflanzen bestand, widerspricht der beobachteten monofaktorialen Aufspaltung nicht, wenn man in Betracht zieht, daß die F_1 -Pflanzen Artbastarde sind, deren eine Elternart die Hälfte der Chromosomenzahl der andern gehabt hat und daß die Meiosis dieser Artbastarde von Unregelmäßig-

Das Verhalten der F_2 -Nachkommenschaft

Die Nachkommenschaften der F_1 -Apomikten			
Nr. der Reihe nach	Nr. der Nachkommenschaft im Garten	Farbe des Blütenkörbchens einzelner F_1 -Pflanzen	Charakter der F_2 -Nachkommen in bezug auf die Farbe der Blütenkörbchen
1	$X_{\frac{2}{2}}$	I	$184_I; X_{\frac{2}{2}}^k(14_{III} + 4_I)$
2	$X_{\frac{2}{5}}$		$5_I + 1_{IV}; X_{\frac{2}{5}}^k(66_I)$
3	$X_{\frac{2}{3}}$		$80_I; X_{\frac{2}{3}}^k(4_I)$
4	$X_{\frac{4}{7}}$		216_I
5	$X_{\frac{4}{9}}$		$32(I + II + III)$
6	$X_{\frac{4}{20}}$		1_I
7	$X_{\frac{4}{22}}$		$5_I + 1_{IV}$
8	$X_{\frac{6}{11}}$		18_I
9	$X_{\frac{6}{14}}$		$1_I; X_{\frac{6}{14}}^k(3_I)$
10	$X_{\frac{2}{1}}$	II	$6_{II}; X_{\frac{2}{1}}^k(53_{II})$
11	$X_{\frac{2}{9}}$		$1_{II}; X_{\frac{2}{9}}^k(11_{II})$
12	$X_{\frac{3}{5}}$		$96_{II}; X_{\frac{3}{5}}^k(15_{II})$
13	$X_{\frac{6}{9}}$		16_{II}
14	$X_{\frac{3}{4}}$	III	$23_{III} + 1_I$
15	$X_{\frac{4}{6}}$		$X_{\frac{4}{6}}^k(6_{III})$
16	$X_{\frac{4}{14}}$		$24_{III}; X_{\frac{4}{14}}^k(2_{III})$
17	$X_{\frac{4}{18}}$		$6_{III}; X_{\frac{4}{18}}^k(6_{III})$
18	$X_{\frac{2}{7}}$	IV	51_{IV}
19	$X_{\frac{3}{8}}$		40_{IV}
20	$X_{\frac{4}{1}}$		$8_{IV}; X_{\frac{4}{1}}^k(4_{IV})$
21	$X_{\frac{4}{11}}$		$5_{IV} + 2_{III}$
22	$X_{\frac{4}{15}}$		$61_{IV} + 1_{II} + 1_{III}$
23	$X_{\frac{6}{6}}$		31_{IV}
24	$X_{\frac{6}{15}}$		$5_{IV}; X_{\frac{6}{15}}^k(4_{IV})$
25	$X_{\frac{8}{4}}$		$8_{IV} + 3_I$

Die genetische Grundlage der apomiktischen Fortpflanzung bei *Hieracium aurantiacum* 111

2

der Kreuzung *H. auricula* × *aurantiacum*

Die Nachkommenschaften der teilweise fertilen F ₁ -Bastarde			
Nr. der Reihe nach	Nr. der Nachkommenschaft im Garten	Farbe des Blütenkörbchens einzelner F ₁ -Pflanzen	Charakter der F ₂ -Nachkommen in bezug auf die Farbe der Blütenkörbchen
1	$X \frac{3}{7}$	I	7 _{IV}
2	$X \frac{6}{5}$		1 _I + 1 _{II} + 1 _{III} + 1 _{IV}
3	$X \frac{6}{13}$		1 _{II}
4	$X \frac{6}{1}$	II	1 _I + 3 _{II} + 1 _{III}
5	$X \frac{3}{10}$	III	1 _{II}
6	$X \frac{4}{12}$		1 _{IV}
7	$X \frac{8}{3}$		1 _{IV}
8	$X \frac{8}{6}$		1 _I

keiten begleitet ist, die die Ursache ihrer teilweisen Fertilität bzw. ihrer völligen Sterilität sind. Die Aufspaltung in der F_2 -Generation, die an einer unbedeutenden Zahl zum Teil fertiler F_1 -Bastarde beobachtet wurde, ist gleichfalls eine der charakteristischen Erscheinungen dieser Artbastarde.

Die Herkunft jener F_2 -Individuen in der Nachkommenschaft einiger der apomiktischen F_1 -Bastarde, die sowohl untereinander als von der elterlichen F_1 -Pflanze verschieden waren, erklären die vorgewonnenen karyologischen und embryologischen Untersuchungen.

2. Ergebnisse der karyologischen Untersuchung

Wie in der Beschreibung des Materials betont wurde, hat eine der Elternpflanzen, *H. auricula*, $2n = 18$, bzw. $n = 9^{\text{II}}$ (Fig. 1a) Chromosomen, und die andere, *H. aurantiacum*, $2n = 36$, bzw. $n = 18^{\text{II}}$ Chromosomen (Fig. 1c). Eine Untersuchung der Pollenmutterzellen stellte fest, daß die Meiosis bei beiden Eltern normal verläuft. Eine Untersuchung der Chromosomenzahl von ungefähr

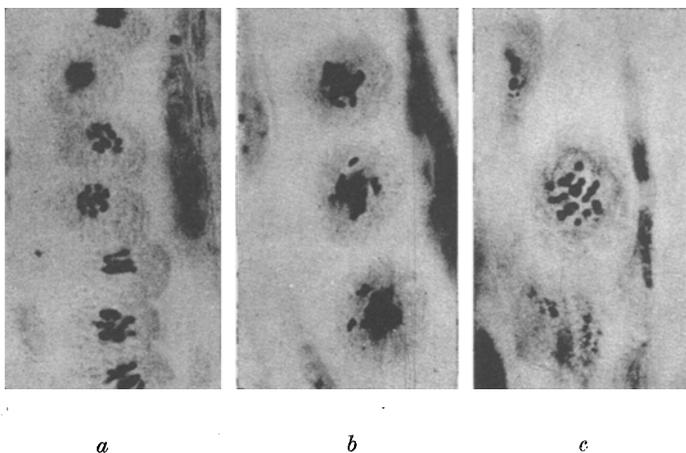


Fig. 1 a—c. Pollenmutterzellen in der heterotypen Teilung von *H. auricula* (a), *H. aurantiacum* (c) und deren F_1 -Bastard (b); ($\times 620$).

15 Pflanzen der F_1 -Generation stellt fest, daß die Zellen der Wurzelspitzen sowohl der apomiktischen wie der sterilen F_1 -Bastarde $2n = 27$ Chromosomen enthalten. Der Verlauf der Meiosis in den Pollenmutterzellen (Fig. 1b) dieser Pflanzen ging so vor sich, daß sich deutlich bivalente und univalente Chromosomen abzeichneten, die außerhalb der Äquatorialebene der Spindel standen.

Es wurden karyologische Untersuchungen der Nachkommenschaft der teilweise fertilen F_1 -Pflanze $X_{\frac{6}{5}}$ vorgenommen. Als Ergebnis dieser Untersuchungen stellten wir fest, daß die Zellen der Wurzelspitzen zweier dieser F_2 -Bastarde $2n = 28$ Chromosomen enthielten (Fig. 2a). Die dritte hatte $2n = 30$ Chromosomen (Fig. 2b) und die vierte $2n = 36$ (Fig. 2c). Von den Blütenknospen letzterer beiden Pflanzen wurden Azetokarmin-Präparate hergestellt. Die

Meiosis jener, die in ihren somatischen Zellen $2n = 30$ Chromosomen hatte, war unregelmäßig, mit vereinzelt, univalenten Chromosomen (2^{1-4}) außerhalb der Spindel, während die Meiosis der Pflanze mit $2n = 36$ Chromosomen durchaus regelmäßig war, mit 18^{II} Chromosomen.

Bezüglich der Nachkommenschaften jener apomiktischen F_1 -Bastarde, die sich uniform fortpflanzten, hielten wir eine karyologische Untersuchung für überflüssig. Daß die Individuen dieser Nachkommenschaften ebenso viele Chromosomen haben, wie die elterlichen Bastarde, war aus der Tatsache zu schließen, daß wir in der Embryosackmutterzelle einiger von ihnen heterotype Metaphasen mit bivalenten und univalenten Chromosomen gefunden haben (Fig. 5b).

Ein besonderes Interesse jedoch haben die Nachkommenschaften jener apomiktischen Bastarde, in denen einzelne F_2 -Individuen sich von dem elterlichen Typ unterschieden. Typisch in dieser Hinsicht war die Nachkommenschaft

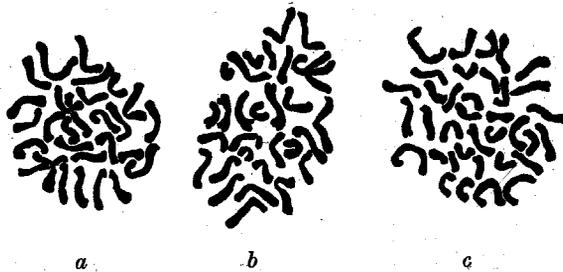


Fig. 2 a—c. Somatische Metaphasen in Zellen der Wurzelspitzen einiger F_2 -Pflanzen des teilweise fertilen Bastards $\frac{6}{5}$; a — $2n = 28$; b — $2n = 30$; c — $2n = 36$; ($\times 2000$).

der F_1 -Pflanze $X_{\frac{4}{9}}$. Kastriert setzte diese Pflanze 1939 und 1940 normal an. Aus ihren Samen, die aus einem nicht kastrierten Körbchen gezogen waren, entwickelten sich im Jahre 1940 36 F_2 -Pflanzen. Im Vergleich mit den Nachkommenschaften der übrigen F_1 -Apomikten, ist ihre Nachkommenschaft am reichlichsten und mannigfaltigsten gewesen. Aus der Gesamtzahl ihrer Individuen wählten wir 12 aus, die untereinander verschieden waren und am auffälligsten von der elterlichen F_1 -Pflanze abwichen. Jedoch stellten wir die Chromosomenzahl von nur sieben dieser Pflanzen fest. Eine von ihnen ($X_{\frac{4}{9}}$, IX) hatte in den Zellen ihrer Wurzelspitzen $2n = 45$ Chromosomen (Fig. 3a). Die andere ($X_{\frac{4}{9}}$, I) hatte $2n = 44$ (Fig. 3b), die dritte ($X_{\frac{4}{9}}$, VI) hatte $2n = 42$ (Fig. 3d) und die übrigen vier ($X_{\frac{4}{9}}$, II; $X_{\frac{4}{9}}$, IV; $X_{\frac{4}{9}}$, VII und $X_{\frac{4}{9}}$, X) hatten $2n = 43$ Chromosomen (Fig. 3c).

Die Ergebnisse der karyologischen Untersuchungen deuten darauf hin, daß die sterilen wie die teilweise fertilen F_1 -Pflanzen, durch Verschmelzung des Kerns einer *H. auricula*-Eizelle mit *H. aurantiacum*-Spermakern, das kein der apomiktischen Entwicklung dienende Gen enthalten hat, entstanden sind. Die geringe Anzahl F_2 -Individuen, die ihrem Äußeren nach verschieden sind,

unterscheiden sich auch in ihrer Chromosomenzahl, denn sie sind das Produkt von aberranten Gameten, die in den Artbastarden als Resultat unregelmäßigen Meiosisverlaufs entstehen.

Jene F_1 -Bastarde aber, die eine gleichartige und ihnen ähnliche Nachkommenschaft geben, sind Apomikten, die aus einer *H. aurantiacum*-Gamete, welche das der apomiktischen Vermehrung dienende Gen enthält, entstanden sind.

Bezüglich jener apomiktischen F_1 -Bastarde, deren F_2 -Nachkommenschaft nicht gleichartig ist, stellte die vorgenommene karyologische Analyse fest, daß diese F_2 -Pflanzen das Produkt einer Verschmelzung zwischen einer nicht reduzierten und einer reduzierten Gamete sind, als deren Folge die Bildung eines Embryos mit mehr als 36 Chromosomen möglich ist. Zur Erklärung seiner Herkunft tragen die vorgenommenen embryologischen Untersuchungen bei.

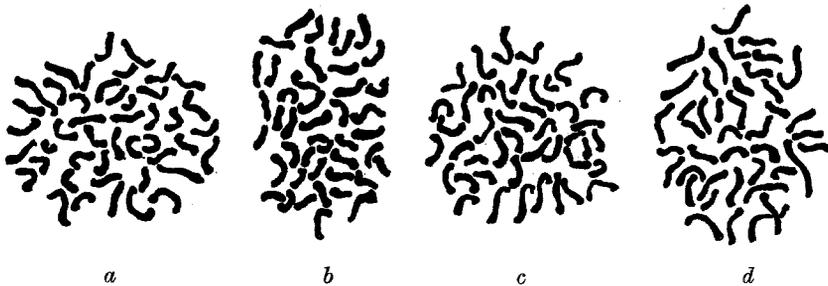


Fig. 3 a—d. Somatische Metaphasen in Zellen der Wurzelspitzen einiger F_2 -Pflanzen des aufspaltenden F_1 -Apomikts $\frac{4}{9}$; a — $2n = 45$; b — $2n = 44$; c — $2n = 43$; d — $2n = 42$; ($\times 2000$).

3. Ergebnisse der embryologischen Untersuchung

Um aufzuklären, wie weit die vermutete Fortpflanzungsweise die Ursache der Aufspaltung in den Nachkommenschaften der F_1 -Apomikten ist, wurden Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosacks und die Bildung des Embryos vorgenommen, sowohl bei den Elternarten wie auch bei einigen ihrer Bastarde.

Was die Entwicklung des Embryosacks von *H. auricula* betrifft, stellten die Untersuchungen fest, daß in diesem Fall der für die Kompositen charakteristische normale Ablauf vorliegt. Die Präparate, über die wir verfügten, enthielten alle für diese Entwicklung charakteristischen Stadien, von der Bildung der Embryosackmutterzelle angefangen bis zur völligen Ausbildung des Embryosacks (Fig. 4a). Bei *H. aurantiacum* verfolgten wir die Entwicklung des Embryosacks bzw. die Bildung des Embryos mit Hilfe einer großen Zahl von Präparaten, denn bei dieser Art war die Entwicklung von Abweichungen vom normalen Typ begleitet, deren Bestimmung und Interpretation die Nebeneinanderstellung zahlreicher Phasen nötig machte.

Die Embryosackmutterzelle der Samenanlagen von *H. aurantiacum* erkennt man während der synaptischen Stadien sehr leicht (Fig. 5a). Die frühen Phasen der Synapsis in der Embryosackmutterzelle fallen mit denselben Phasen der

Pollenmutterzellen zusammen. Später jedoch entwickeln sich die Pollenmutterzellen schneller als die Embryosackmutterzelle, so daß der Kern der letzteren sich noch in Synapsis befindet, während die Pollenmutterzellen gegen die Mitte oder gar gegen Ende der Meiosis sind. Verhältnismäßig häufig wurden Phasen des Tetradenstadiums beobachtet, in denen die Tetrade eben gebildet ist. Bei

anderen hat eine der vier Makrosporen angefangen, die übrigen in ihrer Entwicklung zu überholen, und es gab Fälle, wo die letzten drei schon degeneriert sind (Fig. 6a). Die letzte Phase,

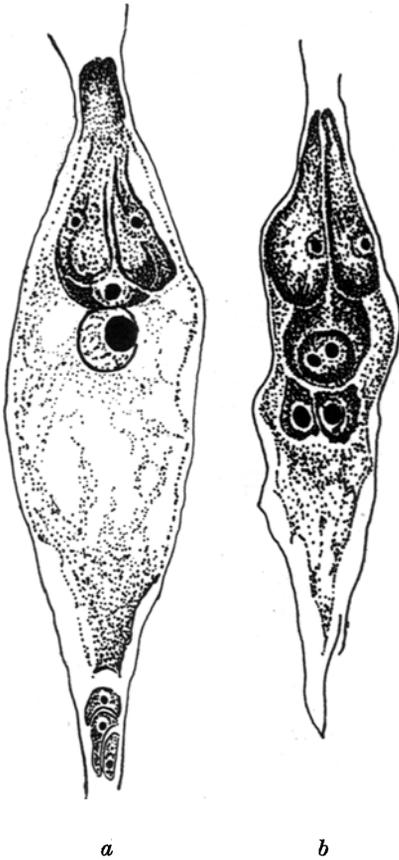


Fig. 4 a—b. Vollentwickelter sporogener Embryosack von *H. auricula* (a) und vollentwickelter aposporer Embryosack von *H. aurantiacum*; ($\times 420$).

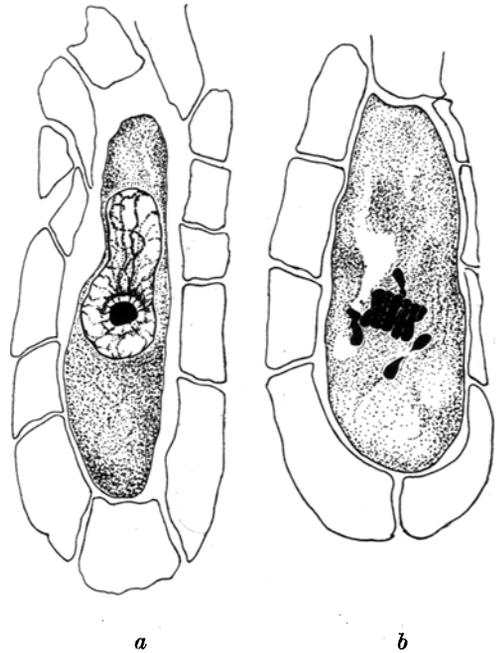


Fig. 5 a—b. Embryosackmutterzelle von *H. aurantiacum* in Synapsis (a); Embryosackmutterzelle in heterotyper Metaphase bei einer F_1 -Pflanze der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* (b); ($\times 1300$).

mit der die Entwicklung des sporogenen Embryosacks abschließt, ist das zweikernige Stadium (Fig. 6b), da in diesem Stadium seine Weiterentwicklung aufhört. Wenn man das Alter des Embryosacks nach Größe, Gestalt und Entwicklung der Samenanlage beurteilt, wäre es folgerichtig anzunehmen, daß sich der sporogene Embryosack im zweikernigen Stadium befindet, wenn die Zellen des Nucellus, die ihn umgeben, in ungewöhnlichem Maße zu wachsen beginnen. Das halten wir für die Ursache der Degeneration des sporogenen Embryosacks.

Bei einer tetraploiden Form von *Crepis occidentalis*, haben STEBBINS und JENKINS (1939) beobachtet, daß die apospore Entwicklung eintritt, nachdem die Tetrade gebildet ist. Nach denselben Autoren hat diese Entwicklung bei den meisten Apomikten dieser Gattung, einschließlich polyploider Formen von *C. occidentalis*, *C. acuminata*, *C. intermedia*, *C. modocensis*, *C. monticola* und *C. pleurocarpa* schon eingesetzt, während die Embryosackmutterzelle sich in Prophase befindet. Wie wir schon betonten, beginnt die Verlagerung des sporogenen Embryosacks mit dem Wachstum der umgebenden Nucelluszellen, die

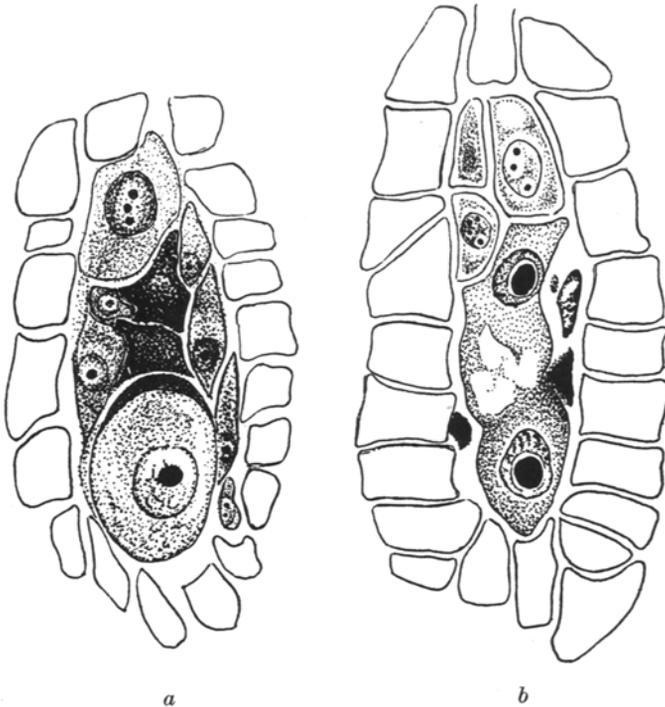


Fig. 6 a—b. Ausgebildete Tetrade in der Samenanlage von *H. aurantiacum* (a); sporogener Embryosack von *H. aurantiacum* im Zweikernstadium (b); ($\times 1100$).

bei diesem Wachstum in der Embryosackhöhle in immer engere Nachbarschaft mit dem zerfallenden Embryosack treten. In gewissen Fällen, wie das in Fig. 7a illustriert ist, wachsen die Zellen, die sich in der Nachbarschaft des Embryosacks befinden, verschieden schnell. So sieht man in der Abbildung, daß während eine von ihnen, die sich am oberen Ende befindet, schon die Hälfte der Embryosackhöhle eingenommen hat, andere Zellen desselben Typs unten kaum im Anfang dieser Entwicklung sind. Es scheint, daß die dunklen Flecken am oberen Ende der Embryosackhöhle zerfallene Teile darstellen, die der oberen Hälfte des sporogenen Embryosacks angehören, dessen Platz in der Höhle schon von der gewachsenen Nucelluszelle eingenommen ist. In dem unteren Teil der Höhle

ist immer noch einer der beiden Kerne, samt einem Teil des Protoplasmas des sporogenen Embryosacks, bemerkbar, während die dem Nucellus angehörenden Zellen noch in ihrer Entwicklung zurück sind. Es ist bemerkenswert, daß, wie in dieser Figur, so auch in allen übrigen beobachteten Stadien, die Kerne des sporogenen Embryosacks ein Kernkörperchen haben, während die Kerne der Zellen des Nucellus 2 bis 3 enthalten. Im oberen Teil derselben Figur, etwas seitlich der Embryosackhöhle, hat sich eine Zelle stark vergrößert und ihr Kern hat sich schon einmal geteilt, da in ihren beiden entgegengesetzten

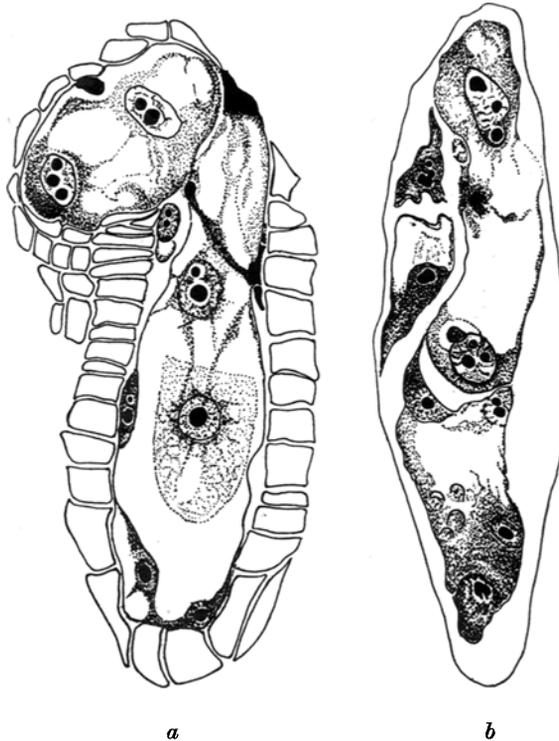


Fig. 7a—b. Apospore Embryosackentwicklung bei *H. aurantiacum*; (a — $\times 750$; b — $\times 550$).

Enden zwei Kerne zu sehen sind, von denen der eine 2, der andere 3 Kernkörperchen hat. Nach Lage, Form und Größe ist diese Zelle den einkernigen Zellen ähnlich, die ROSENBERG (1906) in seinen Figuren 2 und 3 mit dem Buchstaben *a* bezeichnet, und die nach ihm das Anfangsstadium des aposporen Embryosacks von *H. excellens* bzw. *H. flagellare* ist. Der von uns abgebildete Fall in Fig. 7a zeigt, daß der sporogene Embryosack in der Samenanlage sich im Prozeß der Degeneration befindet, die von dem Wachstum einiger benachbarter Nucelluszellen begleitet ist. Parallel dieser Entwicklung, im oberen Teil der Abbildung ist die Bildung einer Zelle im aposporen Embryosack im Gange, die schon das zweikernige Stadium erreicht hat. Die volle Entwick-

lung eines aposporen Embryosacks ist in Fig. 4*b* illustriert, die mit den in Fig. 4 und 5 der Beschreibung von SCHNARF (1919) gegebenen völlig identisch ist.

Von Fig. 7*b* nehmen wir an, daß sie ein späteres Stadium jener Entwicklung darstellt, in der die wachsenden Nucelluszellen die Entwicklung des sporogenen Embryosacks zum Stillstand gebracht haben. Hier ist er schon völlig verschwommen und die Embryosackhöhle wird von den in sie eingedrungenen, wachsenden Nucelluszellen eingenommen. Diese Entwicklung entspricht nach unserer Ansicht den von STEBBINS u. JENKINS (1939) beschriebenen Fällen von multizellulärer Aposporie. In ihrem Bestreben, soviel von der Höhle einzunehmen, wie es dem Tempo ihrer Entwicklung entspricht, haben sich die Zellen so eingeeengt, daß, wie man aus Fig. 7*b* sieht, die Grenzen zwischen ihnen sich kaum noch unterscheiden lassen. Es ist jedoch klar, daß nicht alle ihre Kerne die gleiche Zahl von Teilungen durchgemacht haben. In einem solchen Stadium stellen diese Zellen Embryosäcke in verschiedenen Stadien der Entwicklung dar. Die von STEBBINS und JENKINS (1939) veröffentlichten Fälle multizellulärer Aposporie entsprechen unserer Meinung nach, den von SCHNARF (1919) beschriebenen „zusammengesetzten Embryosäcken“. Ein noch späteres Stadium dieser Entwicklung ist in Fig. 8*a* dargestellt. Gegen das mikropylare Ende der Embryosackhöhle hin befindet sich der größte, bzw. am schnellsten entwickelte Embryosack, an dessen oberem Ende man einen Embryo im zweizelligen Stadium bemerkt. Unter diesem Embryo sieht man einen in Teilung begriffenen Kern, und seitlich von ihm befinden sich zwei Kerne, einer fast über dem anderen. Unter dem Embryosack mit dem zweizelligen Embryo sieht man einen sehr plattgedrückten Embryosack, dessen zwei Kerne sehr weit auseinander liegen. Links liegt ein großer Kern, von dem man nicht weiß, ob er demselben Embryosack angehört. Rechts zeichnet sich eine stark gewachsene Zelle mit einem großen Kern in der Mitte ab. Unter ihr sind zwei weitere Zellen bemerkbar, die unbedeutende Masse erreicht haben, weil sie ihr Wachstum spät begonnen haben — vielleicht, als die anderen die Höhle eingenommen hatten.

Fig. 8*b* zeigt das Vorhandensein der von SCHNARF beschriebenen zusammengesetzten Embryosäcke. In diesem Falle sind die Embryosäcke gegen das mikropylare Ende hin degeneriert. In der Mitte der Embryosackhöhle sieht man zwei gut ausgebildete Embryonen, die so angeordnet liegen, daß über ihren Ursprung schwer zu entscheiden ist. Am wahrscheinlichsten scheint uns, daß sie entweder aus den Kernen der einzelnen Nucelluszellen entstanden sind, oder aus den Kernen ein und derselben Nucelluszelle, nachdem diese in das Zweikernstadium getreten ist.

In Fig. 8*c* bestärken Anordnung, Zahl und Größe bzw. das Alter der Embryonen uns in der Annahme, daß in einem zusammengesetzten Embryosack die Bildung des Embryos nicht anfängt, nachdem sich die einzelnen Nucelluszellen im aposporen Embryosack völlig entwickelt haben, sondern daß aus jedem Kern der stark gewachsenen Nucelluszellen sich ein Embryo bilden kann, sobald ein für diese Entwicklung günstiger Augenblick eintritt.

Auch auf Fig. 9*b* ist ein apospor entstandener Embryosack dargestellt, in dem man außer dem aus der Eizelle hervorgegangenen Embryo, seitlich

einen anderen sieht, dessen Lage seine synergide Herkunft verrät. Beide Embryonen sind in ihrer Entwicklung ziemlich fortgeschritten, und das umgebende Endosperm sieht ziemlich verbraucht aus. Aus der Größe und Zahl der Kernkörperchen in den Kernen einiger der noch unverbrauchten endospermalen Zellen ist ersichtlich, daß sie diploid und mit den auf Fig. 8a gegebenen identisch sind.

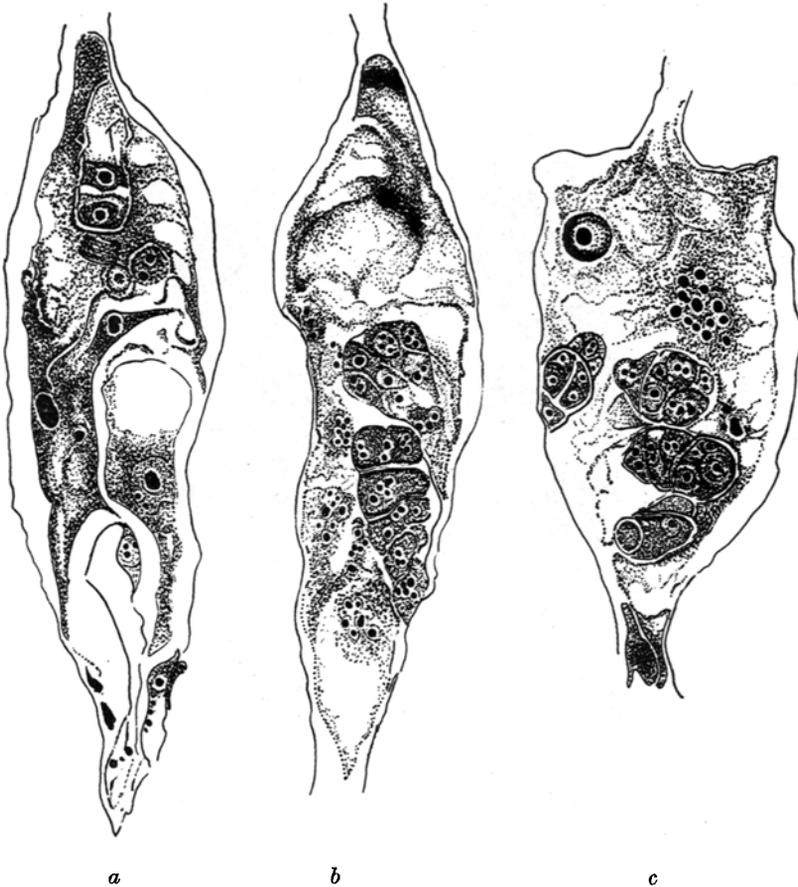


Fig. 8 a—c. Embryoentwicklung bei *H. aurantiacum*; ($\times 320$).

Auf Fig. 9a sieht man neben dem Embryo noch zwei Synergiden, die mit dem Embryo zusammen von Endosperm mit außergewöhnlich großen Kernen umgeben sind, die zahlreiche Kernkörperchen aufweisen. Wenn wir die Größe der Kerne in diesem Endosperm mit den Endospermkernen auf Fig. 8b und mit den Kernen unter dem zweizelligen Embryo auf Fig. 8a vergleichen, so wird deutlich, daß das Endosperm auf Fig. 9a die größte, das auf Fig. 8a die geringste Anzahl von Kernkörperchen hat. Die Mitte halten die Kerne des Endosperms auf Fig. 8b. Wenn wir annehmen, daß die Kerne in dem auf Fig. 8a abgebildeten Endosperm

diploid sind, so mußten die Kerne in dem Endosperm auf Fig. 8b, die größer sind, tetraploid sein und der Verschmelzung zweier Polkerne in einem Embryosack aposporer Herkunft, herkommen. Die großen Kerne im Endosperm auf Fig. 9a stimmen völlig zu der Annahme, daß dieser Embryo das Produkt einer Befruchtung der Eizelle in dem apospor entstandenen Embryosack ist. In einem solchen Falle wäre es zu erwarten, daß die Kerne seines Endosperms größer sind als die der aus der Verschmelzung der beiden Polkerne hervorgegangenen, da in diesem Fall der sekundäre Embryosackkern des aposporen Embryosacks,

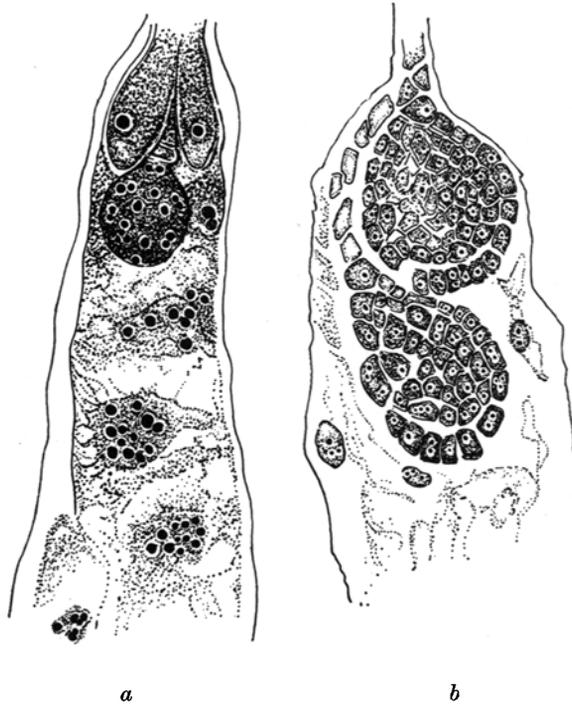


Fig. 9 a—b. Embryoentwicklung bei *H. aurantiacum*; ($\times 320$).

durch die Befruchtung mit dem reduzierten Kern des Pollens verschmolzen ist. Eine solche Interpretation steht andererseits auch völlig im Einklang mit den Ergebnissen der experimentellen und karyologischen Untersuchungen, da in der Nachkommenschaft der apomikten Bastarde, die abweichenden F_2 -Individuen mit $2n = 42, 43, 44$ und 45 Chromosomen (Fig. 3a—d) auftreten können, wenn die Kerne der unreduzierten Eizelle im aposporen Embryosack mit dem reduzierten Kern des Pollens verschmelzen.

Am Schluß dieser Darstellung ist noch zu bemerken, daß wir uns auf Grund der entsprechenden embryologischen Erforschung einiger rein apomiktischer Bastarde, sowie apomiktischer Bastarde mit ungleichartiger Nachkommenschaft, überzeugen konnten, daß die Embryosackentwicklung und die Bildung des Embryos bei ihnen auf die für *H. aurantiacum* charakteristische

Weise vor sich geht. Wir zogen jedoch vor, diese Entwicklung nur auf Grund von Beobachtungen an Präparaten von *H. aurantiacum* zu beschreiben und zu illustrieren, da diese Elternart den Bastarden die Erbanlagen mitgibt, die diese Entwicklung bedingen. Nur Fig. 7a ist einem Präparat entnommen, das aus dem Blütenkörbchen einer F_2 -Pflanze der Hybride $X_{\frac{2}{5}}$ hergestellt ist, da unter den aus *H. aurantiacum* hergestellten Präparaten entsprechend charakteristische Bilder fehlten.

In den Samenanlagen der sterilen bzw. teilweise fertilen F_1 -Bastarde fehlte eine ähnliche Entwicklung durchaus. Die Bilder, die in der Samenanlage dieser Bastarde beobachtet wurden, ähnelten in ihren anfänglichen Stadien der für das amphimiktische *H. auricula* charakteristischen normalen Entwicklung. In den späteren Entwicklungsstadien konnte man Abweichungen beobachten, die ihren Ursprung in mit der abnormen Meiosis zusammenhängenden Unregelmäßigkeiten haben. In den meisten Fällen schloß sich die Embryosackhöhle nach der Degeneration und dem Verschwinden der Elemente des Embryosacks teils früher, teils später, völlig.

Nach den bisherigen Darlegungen kann man annehmen, daß die apomiktische Entwicklung, die an *H. aurantiacum* beobachtet wurde und die für die apomiktischen F_1 -Bastarde charakteristisch ist, einem dominanten, in dieser Art nur einmal enthaltenen Gen zuzuschreiben ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach bedingt dieses Gen das ungewöhnliche Wachsen der Nucelluszellen um den sporogenen Embryosack. Infolge davon kommt dessen Entwicklung zu einem Zeitpunkt zum Stillstand, der mit dem zweikernigen Stadium seiner Entwicklung zusammenfällt. Die in der Folge wachsenden Nucelluszellen schließen ihre Entwicklung mit der Ausbildung des Embryos ab, unabhängig davon, ob sie in dem Augenblick, der die Bildung des Embryos bestimmt, die völlige Ausbildung des aposporen Embryosacks erreichen oder nicht.

IV. Analyse der Ergebnisse

Es ist allgemein bekannt, daß schon MENDEL (1869) die Nachkommenschaften von Bastarden zwischen verschiedenen Arten der Gattung *Hieracium* und besonders der Kreuzung zwischen *H. auricula* und *H. aurantiacum* untersucht hat. Aus dieser Kreuzung erhielt er zuerst zwei Pflanzen, von denen die eine dem einen, die andere dem anderen Elter ähnlich sah. Die Pflanze, die *H. aurantiacum* ähnlich sah, blühte mit roten Körbchen und war steril. Die andere, die mit gelben Körbchen blühte und stärker *H. auricula* ähnelte, gab nur einen Samen. In den Fällen, in denen er aus den Kreuzungen zwischen Arten der Gattung *Hieracium* fertile F_1 -Bastarde erhielt, wie mit der Kreuzung *H. praealtum* \times *aurantiacum*, waren die Bastarde in den folgenden Generationen konstant. In seinen Briefen an NÄGELI (OSTENFELD 1910), berichtet MENDEL, daß er 98 F_1 -Pflanzen aus der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* aufgezogen hat, von denen 84 bis zur Blüte kamen, da einige vorzeitig eingingen und andere nicht blühten. Die blühenden F_1 -Pflanzen variieren so, daß nicht eine von ihnen irgendeiner der anderen ähnlich sah. Die Hälfte der Pflanzen erwiesen

sich als teilweise fertil, $\frac{1}{4}$ war ganz fertil und $\frac{1}{4}$ steril, wobei der Grad der Fertilität in keiner Korrelation zu der Morphologie der Bastarde stand.

Die Nachkommen der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* wurden später von OSTENFELD (1910) untersucht. Er erhielt aus dieser Kreuzung anfänglich vier F_1 -Pflanzen, die sich morphologisch voneinander unterschieden. Zwei von ihnen erwiesen sich als steril. Auf Grund der vorgenommenen Kastrierungen erwies sich die dritte als apomiktisch. Die aus dieser F_1 -Pflanze erhaltenen vier F_2 -Nachkommen waren untereinander gleich und völlig identisch mit ihrer Elternpflanze. Dabei waren alle F_2 -Pflanzen durchaus fertil. Im folgenden Jahre erhielt er von derselben F_1 -Pflanze eine zahlreichere Nachkommenschaft, jedoch blühte nur eine der Pflanzen. Diese Pflanze war ebenso dem elterlichen F_1 -Bastard morphologisch völlig gleich. Im Jahre darauf wiederholte OSTENFELD die Kreuzung zwischen den beiden Arten und erhielt 29 Pflanzen, deren Äußeres ihre hybride Herkunft zeigte und die untereinander durchaus verschieden waren. Von diesen isolierte er 12 Pflanzen, die aber alle taube Samen gaben. Von fünf anderen Pflanzen erhielt er je einige Samen, aber nur die Samen von vier dieser Pflanzen gingen auf und gaben Nachkommenschaft, die jedoch nicht bis zur Blüte kam. Im nächsten Jahr gingen sieben von diesen F_1 -Bastarden ein und die übrigen trugen taube Samen.

Auf Grund dieser Ergebnisse betont OSTENFELD im Schlußteil seiner Arbeit, daß bei den Artbastarden dieser Gattung, bei denen der eine Elter sich apomiktisch vermehrt, die Aufspaltung in der F_1 -Generation und die nicht aufgespaltenen Bastarde in den folgenden zur Erklärung der Ursache des beobachteten Polymorphismus bei den Pflanzengruppen, in denen man obligat apomiktischen Arten begegnet, beitragen.

Die interessanten Ergebnisse dieser Vererbungsforschungen haben später eine Reihe zytologische und embryologische Untersuchungen angeregt, die sich nicht nur mit den apomiktischen Formen der Gattung *Hieracium*, sondern auch mit solchen Pflanzen anderer Gattungen befaßten. Die festgestellten polyploiden Reihen in Gattungen, die reich an apomiktischen Formen sind, lenkten die Aufmerksamkeit der Forscher darauf, daß die Arten mit größerer Chromosomenzahl in solchen Pflanzengruppen gewöhnlich apomiktisch sind und unregelmäßig verlaufende Meiosis haben. Ohne uns in Einzelheiten über das Fortschreiten der Kenntnis dieser Fragen einzulassen, die in einer Reihe zusammenfassender Veröffentlichungen ausführlich dargestellt sind (WINKLER 1908, 1920; ERNST 1918; SCHNARF 1929; ROSENBERG 1930), müssen wir jedoch die Bedeutung der von OSTENFELD (1910) festgestellten Tatsache über die Richtung, in der sich die Forschungstätigkeit weiterhin entwickelt hat, betonen. So hat OSTENFELD (1910) bei seinen Vererbungsforschungen bei Kreuzung von *H. excellens* mit *H. aurantiacum*, unter den anderen fünf, einen F_1 -Bastard (Nr. 46₃) gezogen, dessen F_2 -Nachkommenschaft aus 53 Pflanzen bestand, von denen 52 völlig gleich und mit der elterlichen F_1 -Pflanze identisch, eine aber bemerkenswert von ihnen verschieden war. Diese Tatsache stellt ROSENBERG den Ergebnissen seiner embryologischen Studien über *H. excellens* und *H. flagellare* gegenüber und benützt sie als experimentellen Beweis, daß außer den apospor entstandenen

Embryosäcken, die er in diesen Arten beobachtet hat, einige der sporogenen Embryosäcke zu voller Entwicklung gelangen. In neuerer Zeit gelangten STEBBINS und JENKINS (1939) zu demselben Schluß in bezug auf die embryonale Entwicklung in einigen Arten der Gattung *Crepis*. Nach ihnen bilden 28 % der Samenanlagen der tetraploiden Form von *C. occidentalis* apospore Embryosäcke. Diese Forscher sind der Meinung, daß auch in den meisten polyploiden Formen von *C. occidentalis*, *C. acuminata*, *C. intermedia*, *C. modocensis*, *C. monticola* und *C. pleurocarpa* 78—87 % apospore Entwicklung vorkommt. Sie nehmen an, daß nur für eine Form von *C. occidentalis*, mit $2n = 77$ Chromosomen, die Aposporie die absolut obligate Fortpflanzungsweise ist.

Aus dem, was wir schon über die Embryosackentwicklung von *H. aurantiacum* gesagt haben, sieht man, daß sichere Daten für das Vorhandensein des sporogenen Embryosacks nach seinem zweikernigen Stadium fehlen. Sogar SCHNARF (1919), der das Vorhandensein einer solchen, der aposporen, parallelen Entwicklung bei dieser Art annimmt, betont, daß es in diesem Falle schwer ist, den sporogenen von dem aposporen Embryosack zu unterscheiden.

Die von uns festgestellte monohybride Vererbung schließt gleichfalls das Vorhandensein von fakultativer Apomixis in *H. aurantiacum* und in seinen Bastarden mit *H. auricula* aus. Einen experimentellen Beweis zugunsten einer solchen Entwicklung bringt die Untersuchung von NOACK (1939) über *Hypericum*. Bei Bestäubung der tetraploiden *H. perforatum* mit diploiden Arten dieser Gattung, erhielt NOACK eine große Zahl der Mutter völlig gleiche Pflanzen, die nach ihm apomiktisch aus der nicht reduzierten Eizelle des apospor gebildeten Embryosacks von *H. perforatum* hervorgegangen sind. Außer diesen Pflanzen hat er bei solchen Kreuzungen auch pentaploide Bastarde erhalten, die seiner Meinung nach aus der Vereinigung des Kerns der nicht reduzierten Eizelle des aposporen Embryosacks mit dem Pollenkern der diploiden Art, entstanden sind. Außer diesen beiden Pflanzentypen hat er jedoch, im Ausmaß von 3 % auch triploide Bastarde erhalten, deren Herkunft er aus der Verschmelzung einer reduzierten weiblichen mit einer reduzierten männlichen Gamete erklärt.

Bei einer solchen Entwicklung in F_1 -Apomikten der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* müßte man folglich unter den F_2 -Individuen auch solche erhalten, die 18—36 Chromosomen haben. Solche aberranten Pflanzen wären jedoch sehr schwer zustande gekommen, sogar auch bei dem Vorhandensein einer solchen Entwicklung, da es, auf Grund der unregelmäßigen Meiosis, die die Bildung dieser Makro- und Mikrosporen begleitet, schwer zu der Bildung solcher Gameten bzw. Zygoten kommt.

Weil in den Kreuzungen mit anderen Arten von *Hieracium*, in denen *H. aurantiacum* als Bestäuber gedient hat, die von uns beobachtete Aufspaltung in der F_1 -Generation schon festgestellt worden war, hielt man diese Art für das Produkt einer früher zustande gekommenen Bastardierung (OSTENFELD 1910, ROSENBERG 1930). Auch machen die Kastrierungsversuche, nach denen diese Art als obligat apomiktische erscheint, die Hypothese glaubhaft, daß die Bastardierung, wenn auch nicht die direkte Ursache der apomiktischen Entwicklung, der „Auslöser“ für ihr Auftreten ist (SCHNARF 1929).

Der Umstand, daß die F_1 -Pflanzen der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* nicht nur in der Art ihrer Fortpflanzung, sondern auch in ihrem äußeren Aussehen völlig verschieden sind, zeigt den heterozygoten Charakter von *H. aurantiacum* bezüglich eines großen Teils seiner Erbfaktoren an. Der völlig regelmäßige Verlauf der Meiosis bei dieser Art jedoch, schließt die Annahme aus, daß sie das Produkt einer irgendwann vorgekommenen Artbastardierung sei.

Wir sind geneigt zu glauben, daß die Heterozygotie von *H. aurantiacum*, die die Aufspaltung sowohl bezüglich der Blütenfarbe, wie bezüglich der Fortpflanzungsweise bedingt, mutativen Änderungen zuzuschreiben ist, die im Genom dieser Art stattgefunden haben. Normalerweise ist die Heterozygotie durch die apomiktische Fortpflanzungsweise der Art maskiert. Sie tritt erst nach Kreuzung mit einer amphimiktischen Art wie *Hieracium auricula* in Erscheinung. Die apomiktische Fortpflanzungsweise wird durch ein mutiertes dominantes Gen bedingt.

Zusammenfassung

1. Bei Bestäubung von *H. auricula* mit Pollen von *H. aurantiacum*, von denen die erste eine sich geschlechtlich fortpflanzende Art und die zweite apomiktisch ist, erhielten wir eine F_1 -Nachkommenschaft, die aus 32 sterilen und 27 apomiktischen F_1 -Pflanzen bestand. Wie die apomiktischen, so unterschieden sich auch die sterilen F_1 -Pflanzen voneinander, sowohl in der Farbe der Blütenkörbchen wie in einer Reihe anderer Merkmale.

2. Die zytologische Untersuchung stellte fest, daß *H. auricula* $2n = 18$, bzw. $n = 9^{\text{II}}$ Chromosomen hat, und *H. aurantiacum* $2n = 36$, bzw. $n = 18^{\text{II}}$ Chromosomen. Die Meiosis verläuft in beiden Arten völlig normal. Die sterilen wie die apomiktischen F_1 -Bastarde enthalten $2n = 27$ Chromosomen, und während der heterotypen Metaphase sind univalente Chromosomen beobachtet worden.

3. Die embryologische Untersuchung stellte fest, daß bei *H. auricula* der Embryosack und der Embryo sich entsprechend dem für die sich geschlechtlich vermehrenden Kompositen charakteristischen Typ entwickeln. An den sterilen F_1 -Pflanzen beobachteten wir Abweichungen und Abnormitäten, die zur Degeneration der Elemente des Embryosacks führen, und die durch Unregelmäßigkeiten in der Meiosis bedingt sind. Bei *H. aurantiacum* und gleichfalls bei den apomiktischen F_1 -Pflanzen der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* hört die Entwicklung des sporogenen Embryosacks infolge der aposporen Entwicklung der Zellen des Nucellus ungefähr in seinem zweikernigen Stadium auf. Bei den sterilen Artbastarden dieser Kreuzung ist, der unregelmäßig verlaufenden Meiosis wegen, die normale Entwicklung des Embryosacks in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien, von Degeneration seiner Elemente begleitet.

4. Die Mehrzahl der apomiktischen F_1 -Bastarde spalten nicht auf. Die karyologisch untersuchte Nachkommenschaft der aufspaltenden Apomikten wies F_2 -Individuen mit $2n = 42, 43, 44$ und 45 Chromosomen auf, was Grund gibt anzunehmen, daß diese Pflanzen aus der Verschmelzung des nicht reduzierten Kerns der diploiden Eizelle im aposporen Embryosack mit dem reduzierten

Kern des Pollens hervorgegangen sind. Die zahlenmäßig unbedeutende und ungleichartige Nachkommenschaft der teilweise fertilen F_1 -Pflanzen hatte $2n = 28, 30$ und 36 Chromosomen. Wie gewöhnlich bei den Artbastarden, deren Eltern sich in der Chromosomenzahl unterscheiden, waren diese F_2 -Pflanzen das Produkt einer zufälligen Vereinigung von Gameten mit abweichender Chromosomenzahl.

5. In der Analyse der festgestellten Tatsachen ist betont worden, daß der heterozygote Charakter des *H. aurantiacum*, sowohl bezüglich der Erbanlagen, die seine morphologischen Merkmale bedingen, wie auch in bezug auf die seine apomiktische Entwicklung bedingende Gen mutativer Änderungen zuzuschreiben ist. Diese Änderungen treten erst nach der Bastardierung in Erscheinung, weil sie von der apomiktischen Fortpflanzungsweise dieser Art überdeckt werden.

Literatur

- BERGMAN, B., 1935, Zytologische Studien über sexuelles und asexuelles *Hieracium umbellatum*. Hereditas 20, S. 47—64.
- CHRISTOFF, M. und A. POPOFF, 1933, Zytologische Studien über die Gattung *Hieracium*. Planta 20, S. 440—447.
- CHRISTOFF, M., 1940, Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei einigen Arten der Gattung *Hieracium* nach einer experimentell induzierten Chromosomenvermehrung. Planta 31, S. 73—90.
- ERNST, A., 1918, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, S. 665.
- GENTSCHKEFF, G., 1937, Zytologische und embryologische Studien über einige *Hieracium*-Arten. Planta 27, S. 165—195.
- MENDEL, G., 1869, Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde. Ostwald's Klassiker d. exakten Wiss. 121, S. 47—53.
- NOACK, K. L., 1939, Über *Hypericum*-Kreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von *Hypericum perforatum* L. Zeitschr. f. Vererbgs. 76, S. 569—601.
- OSTENFELD, C. H., 1910, Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. Z. f. Vererbgs. 3, S. 241—285.
- ROSENBERG, O., 1906, Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 24, S. 157—161.
- , 1930, Apogamie und Parthenogenese bei Pflanzen. Handbuch d. Vererbungswiss. L. 12 (II. L), S. 1—66.
- SCHNARF, K., 1919, Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abb. I, 128, S. 755—771.
- , 1929, Embryologie der Angiospermen. Berlin, S. 689.
- STEBBINS, G. L. and J. A. JENKINS, 1939, Aposporic development in the North American species of *Crepis*. Genetica 21, S. 191—224.
- WINKLER, H., 1908, Über Parthenogenese und Apogamie im Pflanzenreiche. Jena 1908, S. 166.
- , 1920, Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920, S. 231.