

(Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Sofia)

DIE GENETISCHEN GRUNDLAGEN DER APOMIKTISCHEN FORTPFLANZUNG IN DER GATTUNG *POTENTILLA*

Von M. CHRISTOFF und G. PAPASOVA

Mit 6 Textfiguren

(Eingegangen am 22. September 1942)

I. Einleitung

Der große Polymorphismus, sowie die breite Reihe von Polyploidien, welche die apomiktische Fortpflanzung in der Gattung *Potentilla* begleitet, scheinen bedeutungsvoll für die Evolution dieser Gattung zu sein. Erschöpfende Auskunft über die Ausmaße des in dieser Gattung herrschenden Polymorphismus enthält die Monographie WOLFS (1913). Nur für $\frac{1}{3}$ der in ihr beschriebenen 305 Arten ist jedoch die Chromosomenzahl festgestellt. Die Chromosomenzahlen, deren große Variabilität für diese Gattung charakteristisch ist, schwanken zwischen $2n$ und $12n$, wobei keine einzige der geraden oder ungeraden Zahlen fehlt (POPOFF 1939).

Auf Anzeichen von apomiktischer Entwicklung hat schon FORENBACHER (1914) bei *P. silvestris* hingewiesen. Die pseudogame Entwicklung bei *Potentilla* wurde jedoch experimentell erst 1928 von MÜNTZING bewiesen. Später bestätigte POPOFF (1935) das Vorhandensein einer solchen Entwicklung auf Grund von Artkreuzungen. Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosacks und Embryos einiger Arten dieser Gattung wiederum (POPOFF 1935, SHIMOTOMAI 1935, GENTSCHJEFF 1938, GENTSCHJEFF und GUSTAFSSON 1940) ergaben sichere Anhaltspunkte über das Wesen der apomiktischen Entwicklung, die man bei einigen Arten dieser Gattung antrifft.

Die von uns erzielten Resultate klären die zwischen diesen interessanten Erscheinungen in der Gattung *Potentilla* bestehenden Zusammenhänge nicht völlig auf. Verglichen jedoch mit den schon feststehenden Tatsachen, finden einige früher aufgestellte Hypothesen ihre Bestätigung und weisen der künftigen Forschung über diese für die Erkenntnis der Evolution der Pflanzenwelt wichtigen Erscheinungen eine klare Richtung.

II. Material und Methode

Für die Zwecke dieser Untersuchungen benutzten wir die Sammlung des botanischen Gartens der Agronomischen Fakultät, die durch Austausch mit ausländischen Gärten zusammengebracht wurde. Manche der über 600 ge-

sammelten Proben stellten gleiche Arten dar, die mit derselben Bezeichnung, verschiedenen Synonymen oder sogar falschen Namen angegeben waren. Dieser Umstand zwang uns, das Material von neuem zu bestimmen. Als Elternformen für die geplanten Kreuzungen wurden nur 23 Arten benutzt, die nach Habitus und Chromosomenzahl das Typische dieser Sammlung darstellten.

Angesichts des in der Gattung *Potentilla* herrschenden Polymorphismus sowie der Verschiedenheit der untersuchten Arten sind wir der Ansicht, daß weder die taxonomische Bezeichnung der Arten, noch ihre genaue Beschreibung ein richtiges Bild von ihrem morphologischen Wesen vermitteln könne. Dementsprechend schien es uns zweckmäßig, die augenfälligsten Unterschiede im Habitus dieser Arten in bezug auf Stengel- und Blattform, den Beharrungscharakter, Form des Blütenstandes, sowie Größe, Farbe und Form der Blüten, anzugeben. Um detaillierte Beschreibungen zu vermeiden, bezeichnen wir die erwähnten Unterschiede durch Buchstaben und Zahlen, wie das in Tabelle I angegeben ist.

Tabelle I

Beschreibung der habituellen Charakteristik der Arten von *Potentilla*

Stengel		Blütenstellung	
I. starkentwickelt und aufrecht	A	IV. in Blütenständen	X
schlank und aufrecht	B	einzeln	x
kriechend	C		
Blattform		Blütengröße	
II. fingerspaltig	a	V. groß	Y
kleeartig	b	klein	y
gefiedert	c		
Blütenblätter		Behaarung	
III. rot	1	VI. dicht und weich	I
gelb	2	spärlich und weich	II
gelblich-rot	3	spärlich und rauh	III
rosa	4		

In der Kolonne 1 der Tabelle II sind die Namen der Arten so eingetragen wie sie uns von den Botanischen Gärten mitgeteilt worden waren. In Kolonne 2 ist das Institut angegeben, welches uns das Material lieferte. In Kolonne 3 sind, auf Grund der im hiesigen Institute vorgenommenen Revision, ihre Namen verzeichnet. Kolonne 4 gibt die Chromosomenzahl an. In Kolonne 5 ist ihre morphologische Eigenart verzeichnet, entsprechend den in Tabelle I angegebenen Bezeichnungen.

Die Samen wurden in Gefäße mit sterilisierter Erde gesät. Zur Feststellung der Chromosomenzahl dienten die Wurzeln von Pflanzen, welche einzeln in wiederum mit sterilisierter Erde gefüllte Töpfe gepflanzt worden waren. Bei den Kreuzungen wurden als Eltern nur Pflanzen benutzt, deren Chromosomenzahl im voraus festgestellt worden war. Bei der Durchführung der in Tabelle III

Tabelle II
Beschreibung der Versuchspflanzen

Bezeichnung der Bezugsstelle	Herkunft	Bezeichnung nach der Revision	2n	Habituelle Charakteristik
<i>P. Kernerii</i> BOEB.	Royal Botanic Garden, Edinburgh	<i>P. recta</i> v. <i>pilosa</i> (WILLD.) LED.	28	A a 2 X Y III
<i>P. Knappii</i> BLOCKI	Royal Botanic Garden, Edinburgh	<i>P. recta</i> v. <i>pilosa</i> (WILLD.) LED.	42	A a 2 X Y III
<i>P. adscharica</i> SOMM. & LEV.	Royal Botanic Garden, Edinburgh	<i>P. adscharica</i> SOMM. & LEV.	42	A a 2 X Y III
<i>P. nepalensis</i> HOOK.	Bot. Garten der Univers., Frankfurt a./M.	<i>P. nepalensis</i> HOOK.	42	A a 4 X Y III
<i>P. norvegica</i> L.	Bot. Garten der Univers., Frankfurt a./M.	<i>P. rivatais</i> NUTT.	70	A c 2 X y III
<i>P. Hookeriana</i> LEHM.	Division of Bot. Centr. Exp. Farm, Ottawa	<i>P. chrysantha</i> TREV.	42	A a 3 X Y III
<i>P. dissecta</i> PURSH.	Division of Bot. Centr. Exp. Farm, Ottawa	<i>P. dissecta</i> PURSH.	42	B a 2 X y II
<i>P. Gibsonis</i> SCARLET	Division of Bot. Centr. Exp. Farm, Ottawa	<i>P. atrisanguinea</i> LODD.	56	A b 1 X Y I
<i>P. argyrophylla</i> WALL.	Division of Bot. Centr. Exp. Farm, Ottawa	<i>P. argyrophylla</i> WALL.	56	A b 1 X Y I
<i>P. procumbens</i> SIBTH.	Bot. Garten der Weißrussischen Akademie	<i>P. procumbens</i> SIBTH.	56	C a (b) 2 x y III
<i>P. Meyeri</i> BOISS.	Bot. Garten der Weißrussischen Akademie	<i>P. virgata</i> LEHM.	42	B a 2 X y I
<i>P. pulcherrima</i> LEHM.	Bot. Garten der Weißrussischen Akademie	<i>P. pulcherrima</i> LEHM.	56	B a 2 X y I
<i>P. Hippiana</i> LEHM.	Royal Bot. Garden, Kew	<i>P. Hippiana</i> LEHM.	84	B c 2 X y I
<i>P. argyrophylla</i> WALL.	Royal Bot. Garden, Kew	<i>P. argyrophylla</i> WALL.	56	A b 1 X Y I
<i>P. sanguisorbifolia</i> ZIMM.	Bot. Garten der Univers., Frankfurt a./M.	<i>P. pennsylvanica</i> v. <i>sanguisorbifolia</i> F. O. WOLF.	28	A c 2 X Y II
<i>P. pennsylvanica</i> L.	Bot. Garten der deutsch. Univ. in Prag	<i>P. dealbata</i> BEE.	35	B a 2 X y I
<i>P. aurea</i> L.	Jardin Botanico de Madrid	<i>P. argentea</i> L.	35	B a 2 X y III
<i>P. gracilis</i> DOUGL.	Bot. Trädgården, Lund, Schweden	<i>P. gracilis</i> DOUGL.	77	A a 2 X Y I
<i>P. argyrophylla</i> WALL.	Unbekannt	<i>P. argyrophylla</i> WALL.	63	B b 2 X Y I
<i>P. aurea</i> L.	Hortus bot. Akad. Scient., U. S. S. R.	<i>P. canescens</i> BESS.	42	A a 2 X y III
<i>P. atrosanguinea</i> LODD.	Hortus Botanicus Hauniensis	<i>P. atrisanguinea</i> LODD.	56	A b 1 X Y I
<i>P. kurdica</i> BOISS. & HORN.	Bot. Garten der Agronom. Fakultät Sofia	<i>P. kurdica</i> BOISS. & HORN.	56	A a 2 X Y III
<i>P. arguta</i> PURSH.	Bot. Garten der Agronom. Fakultät Sofia	<i>P. arguta</i> PURSH.	14	A c 2 X Y III
<i>P. recta</i> L.	Bot. Garten der Agronom. Fakultät Sofia	<i>P. recta</i> L.	28	A a 2 X Y III
<i>P. hirta</i> L.	Bot. Garten der Agronom. Fakultät Sofia	<i>P. hirta</i> L.	28	A a 2 X Y III

*
†

III

Bastardierungsversuche

<i>P. recta</i> v. <i>pilosa</i> LED.	<i>P. recta</i> v. <i>pilosa</i> LED.	<i>P. adscharica</i> SOMM. & LEV.	<i>P. chrysantha</i> TREV.	<i>P. canescens</i> BESS.	<i>P. gracilis</i> DOUGL.	<i>P. nepalensis</i> HOOK.	<i>P. argentea</i> L.	<i>P. dealbata</i> BOE.	<i>P. pulcherrima</i> LEHM.	<i>P. dissecta</i> WALLER.	<i>P. virgata</i> LEHM.	Ausgeführte Kreuzungen	Artbastarde	Nachkommen aus Selbstbefruchtung	Uniforme Nachkommenschaft, matroklone oder durch Selbstbefruchtung zustande gekommen	Nachkommenschaft aus Bastarden und matroklinalen Pflanzen bestehend	Matroklone Nachkommenschaft	Hinfällige Sämlinge	Ungekeimte Samen	Nicht ausgesäte Samen	Verfehlte Kreuzungen
28	42	42	42	42	77	42	35	35	56	42	42		h	d	d'	s	m	k	u	x	0
—	—	0	—	—	—	—	0	0	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	4
h	h	h	u	u	—	0	—	—	0	—	—	15	3	1	—	—	—	—	4	—	7
713	640	642	0	0	0	u	0	728	—	729	—	18	7	1	—	—	—	—	4	—	6
h	h	0	0	0	u	0	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	8
636	0	0	—	0	—	0	—	—	—	—	—	10	—	1	—	—	—	—	1	—	8
0	0	0	—	0	—	0	—	—	—	—	—	8	1	—	—	—	—	—	—	—	4
—	—	—	0	0	—	u	—	—	k	—	—	2	—	—	—	—	—	2	1	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
h	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	1	—	—	—	—	—	—	—	4
697	—	k	—	—	—	u	—	x	k	0	—	12	2	1	—	—	—	—	2	2	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	2	2	1
0	0	u	0	0	—	x	—	—	u	—	—	12	—	—	—	—	—	—	2	2	8
—	—	x	—	—	m	—	m	m	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	2	1	1
—	—	s	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	—	738	—	—	—	—	m	m	—	—	—	5	—	—	—	1	3	—	—	—	1
m	m	m	m	0	—	0	—	u	0	—	—	16	—	—	—	—	5	—	2	2	7
m	m	m	m	0	—	0	—	—	—	—	—	13	—	—	—	—	6	—	—	—	7
m	m	m	m	m	—	u	—	u	u	—	—	16	—	—	—	—	11	—	4	—	1
0	m	u	m	0	—	0	—	—	—	—	—	13	—	—	—	—	2	—	2	—	9
m	m	m	0	—	—	0	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	4	—	1	—	5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
—	—	—	—	—	m	—	—	0	—	—	—	4	—	—	—	—	1	—	1	—	2
0	0	k	u	0	—	d	—	0	—	0	—	15	1	1	—	—	—	—	1	2	1
—	—	—	—	—	—	—	m	—	—	m	—	4	—	—	—	—	3	—	—	—	1
u	—	—	—	—	—	0	—	s	—	0	—	9	—	—	—	—	—	—	1	—	7
0	—	0	—	—	—	0	—	0	d'	0	—	9	—	—	1	—	—	—	—	—	8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	m	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
14	10	17	9	11	3	16	5	11	7	6	1	220	14	5	1	2	44	5	32	9	108

schließen ist, daß die uniforme Nachkommenschaft, die durch Selbstbestäubung entstanden Ursprung hat.

angegebenen Kreuzungen ist von den einzelnen Arten je eine einzige Elternpflanze verwendet worden.

Nur von den Arten *P. argyrophylla* ($2n = 56$) und *P. atrisanguinea* ($2n = 56$), die nicht reichlich blühten, wurden zwei Pflanzen benutzt. Nachdem ihre Chromosomenzahl festgestellt war, wurden die Pflanzen im Garten ausgesetzt. Die Blüten jener Individuen, die als Mutterpflanzen dienen sollten, wurden nach ihrer Kastrierung mit Pergamenttüten bedeckt. Die Blütenstände der Pflanzen, die als Bestäuber dienen sollten, wurden gepflückt, ehe sie erblühten und zum Erblühen unter Glasglocken gebracht. Die Pergamenttüten, in denen sich die kastrierten Blüten befanden, wurden täglich geöffnet, manchmal auch zweimal täglich, indem je nach dem Grade ihres Erblühtseins Pollen der Bestäuber über sie ausgeschüttet wurde. Für jede Kreuzungskombination wurden 5—10 kastrierte Blüten bestäubt. Es war geplant, jede Kreuzung reziprok auszuführen; alle erwähnten Arten sollten in allen möglichen Kombinationen gekreuzt werden. Viele der Kreuzungen wurden jedoch nicht ausgeführt — sei es aus technischen Gründen, sei es weil beide Eltern nicht gleichzeitig blühten oder weil wiederum einzelne Arten nicht so reich blühten, daß die vorgesehenen Bestäubungen ausgeführt werden konnten.

Das der karyologischen Untersuchung dienende Material wurde in der Lösung von NAVASCHIN fixiert. Die Wurzelspitzen, sowie das Material, das für die Bestimmung des Meiosisverlaufes in den Pollenmutterzellen gebraucht wurde, wurde auf 10μ geschnitten. Die Blüten, die der Feststellung der Entwicklung des Embryosacks und Embryos dienten, wurden auf $18—25 \mu$ geschnitten. In allen Fällen wurden die Schnitte nach vorherigem Eintauchen in Alaunlösung mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt.

III. Vererbungsversuche

Die vorgesehenen Kreuzungen wurden in der Vegetationssaison der Jahre 1936, 1937 und 1938 ausgeführt. Von den 220 durchgeführten Kreuzungen gaben 14 Nachkommen, die die charakteristischen Merkmale beider Eltern aufwiesen (h). Bei 2 der Kreuzungen erhielten wir gleichzeitig sowohl Bastarde wie Pflanzen, die der Mutterpflanze völlig glichen (s). Dieser Charakter der Nachkommenschaft verrät das amphipomiktische Wesen der Mutterpflanze. Bei weiteren 44 Kreuzungen waren alle Individuen der Nachkommenschaften identisch mit der Mutterpflanze, was auf die pseudogame Entwicklung der Mutterpflanzen hindeutet, ohne daß eine Befruchtung stattgefunden hätte, da kastrierte und nicht bestäubte Blüten keine Samen angesetzt haben (m). Die Samen von 5 dieser Kreuzungen keimten, jedoch erwiesen sich die Pflanzen als nicht lebensfähig (k). Die aus 32 Kreuzungen erhaltenen Samen gingen nicht auf (u). Die Samen von 9 anderen Kreuzungen wurden nicht ausgesät (x). 108 Kreuzungen wiederum gaben überhaupt keinen Samen (0).

Diese Ergebnisse zeigen, daß in den Fällen, in denen die reziproken Kreuzungen eine gleichförmige Bastardnachkommenschaft ergeben, die Eltern obligat amphimiktisch sind. Wenn hingegen die eine der reziproken Kreuzungen eine Bastardnachkommenschaft ergab, und die andere eine gleichförmige matroklone,

so war unserer Ansicht nach einer der Eltern amphimiktisch, der andere apomiktisch. Einige Arten erwiesen sich als amphiapomiktisch, da bei mehreren Bestäubern gleichzeitig matrokline Nachkommenschaften und echte Bastarde entstanden. Einige der apomiktischen Arten setzten nach Bestäubung mit Pollen von fast allen Bestäubern Samen an, während andere nur auf einige Bestäuber reagierten. Nach der Fortpflanzungsweise lassen sich die untersuchten Arten folgenderweise einteilen:

A. Amphimiktisch

1. *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$)
2. *P. nepalensis* ($2n = 42$)
3. *P. atrisanguinea* ($2n = 56$)
4. *P. argyrophylla* ($2n = 56$)
5. *P. rivalis* ($2n = 70$)

B. Apomiktisch

1. *P. hirta* ($2n = 28$)
2. *P. recta* v. *pilosa* ($2n = 28$)
3. *P. argentea* ($2n = 35$)
4. *P. recta* v. *pilosa* ($2n = 42$)
5. *P. adscharica* ($2n = 42$)
6. *P. chrysantha* ($2n = 42$)
7. *P. canescens* ($2n = 42$)
8. *P. dissecta* ($2n = 42$)
9. *P. argyrophylla* ($2n = 63$)
10. *P. gracilis* ($2n = 77$)

C. Amphiapomiktisch

1. *P. recta* ($2n = 28$)
2. *P. dealbata* ($2n = 35$)

Die Ergebnisse der Kreuzung einiger der untersuchten Arten waren derart, daß der Charakter ihrer Fortpflanzung nicht festgestellt werden konnte.

Nach der Fortpflanzungsweise der Elterarten (Tab. IV) sind die Bastarde folgenderweise einzuteilen:

A. Bastarde, deren Eltern beiderseits amphimiktisch sind:

1. *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *rivalis* ($2n = 70$)
2. *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *argyrophylla* ($2n = 56$)
3. *P. atrisanguinea* ($2n = 56$) \times *rivalis* ($2n = 70$)
4. *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *atrisanguinea* ($2n = 56$)
5. *P. nepalensis* ($2n = 42$) \times *procumbens* ($2n = 56$).

B. Bastarde, deren Mutterpflanzen amphimiktisch, deren Vaterpflanze apomiktisch ist:

1. *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$)
2. *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$)
3. *P. argyrophylla* ($2n = 56$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$)
4. *P. argyrophylla* ($2n = 56$) \times *argyrophylla* ($2n = 63$)

Tabelle
Charakteristik der

Nr. der F ₁ -Nachkommenschaft	Abstammung der Bastarde	Chromosomenzahl (2n)	Zahl der F ₁ -Pflanzen	Charakter der F ₁ - Generation
714	<i>P. pennsylvanica</i> v. <i>sanguisorbifolia</i> (2n = 28) × <i>rivalis</i> (2n = 70)	49	6	uniform
630	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>argyrophylla</i> (2n = 56)	63	3	„
719	<i>P. atrisanguinea</i> (2n = 56) × <i>rivalis</i> (2n = 70)	63	2	„
633	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>atrisanguinea</i> (2n = 56)	63	6	„
693	<i>P. nepalensis</i> (2n = 42) × <i>procumbens</i> (2n = 56)	49	15	„
713	<i>P. pennsylvanica</i> v. <i>sanguisorbifolia</i> (2n = 28) × <i>recta</i> v. <i>pilosa</i> (2n = 28)	28	1	—
640	<i>P. pennsylvanica</i> v. <i>sanguisorbifolia</i> (2n = 28) × <i>adscharica</i> (2n = 42)	35	2	aufspaltend
697	<i>P. argyrophylla</i> (2n = 56) × <i>recta</i> v. <i>pilosa</i> (2n = 28)	42	1	—
686	<i>P. argyrophylla</i> (2n = 56) × <i>argyrophylla</i> (2n = 63)	—	7	aufspaltend
636	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>recta</i> v. <i>pilosa</i> (2n = 28)	49	2	„
642	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>adscharica</i> (2n = 42)	56	3	„
644	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>argyrophylla</i> (2n = 63)	—	2	„
729	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>dissecta</i> (2n = 42)	—	28	„
738	<i>P. recta</i> (2n = 28) × <i>adscharica</i> (2n = 42)	35	7	„
728	<i>P. rivalis</i> (2n = 70) × <i>dealbata</i> (2n = 35)	—	12	„

5. *P. rivalis* (2n = 70) × *recta* v. *pilosa* (2n = 28)

6. *P. rivalis* (2n = 70) × *adscharica* (2n = 42)

7. *P. rivalis* (2n = 70) × *argyrophylla* (2n = 63)

8. *P. rivalis* (2n = 70) × *dissecta* (2n = 42).

C. Bastarde, deren Mutterpflanze amphiapomiktisch und deren Vaterpflanze apomiktisch ist:

1. *P. recta* (2n = 28) × *adscharica* (2n = 42).

IV
erhaltenen Bastarde

Fortpflanzungsweise der Elterpflanze		Fortpflanzungsweise der F ₁ -Nachkommen					Fortpflanzungsweise der F ₂ -Nachkommen von F ₁ -Apomikten bzw. amphiapomiktischen F ₁ -Bastarden
		Amphimiktische	Amphiapomikten	Apomikten	unbestimmt		
mütterliche	väterliche	sterile	fertile				
amphimiktisch	amphimiktisch	6	—	—	—	—	0
"	"	3	—	—	—	—	0
"	"	2	—	—	—	—	0
"	"	6	—	—	—	—	0
"	"	15	—	—	—	—	0
"	apomiktisch	—	—	1	—	—	402
"	"	—	—	—	2	—	63 matroclin
"	"	1	—	—	—	—	0
"	"	5	1	—	—	1	14 Bastarde (ungleichförmig)
"	"	2	—	—	—	—	0
"	"	3	—	—	—	—	0
"	"	—	1	—	—	1	0
"	"	25	3	—	—	—	0
amphi-apomiktisch	"	—	4	1	—	2	96 { 95 matroclin 1 Bastarde mit 2n = 35
amphimiktisch	amphi-apomiktisch	1	—	—	—	11	0

D. Bastarde, deren Mutterpflanze amphimiktisch, deren Vaterpflanze amphiapomiktisch ist:

1. *P. rivalis* (2n = 70) × *dealbata* (2n = 35).

Wir halten es für überflüssig, die Bastarde aus sich geschlechtlich fortpflanzenden Arten zu beschreiben. Jedoch muß bemerkt werden, daß die meisten der aus diesen Kreuzungen entstandenen Bastarde sich in der Aufzucht als selbststeril und mit ihren Eltern steril erwiesen (Kategorie A). In dieser Beziehung

zeigen sie das den Artkreuzungen eigene Verhalten und bringen nichts für die Kenntnis solcher Bastarde Neues.

Aus drei von den Kreuzungen, bei welchen eine sich geschlechtlich fortpflanzende Art mit Pollen einer apomiktischen bestäubt wurde (Kategorie B), erhielten wir ausschließlich sterile Bastarde:

<i>P. argyrophylla</i> ($2n = 56$) \times <i>recta</i> v. <i>pilosa</i> ($2n = 28$)	— 1 sterile Pflanze
<i>P. rivalis</i> ($2n = 70$) \times <i>recta</i> v. <i>pilosa</i> ($2n = 28$)	— 2 sterile Pflanzen
<i>P. rivalis</i> ($2n = 70$) \times <i>adscharica</i> ($2n = 42$)	— 3 sterile Pflanzen

Diese Bastarde blieben mehrere Jahre hindurch, sowohl bei freier, wie bei Bestäubung durch ihre Eltern, immer steril. Aus den schon angegebenen Gründen halten wir ihre Beschreibung für überflüssig.

Drei andere Kreuzungen derselben Kategorie (B), ergaben jedoch Nachkommenschaften, die sowohl sterile wie fertile Pflanzen enthielten:

<i>P. rivalis</i> ($2n = 70$) \times <i>argyrophylla</i> ($2n = 63$)	— 1 sterile + 1 fertile Pflanze
<i>P. argyrophylla</i> ($2n = 56$) \times <i>argyrophylla</i> ($2n = 63$)	— 5 sterile + 2 fertile Pflanzen
<i>P. rivalis</i> ($2n = 70$) \times <i>dissecta</i> ($2n = 42$)	— 25 sterile + 3 fertile Pflanzen

Die fertile F_1 -Pflanze der Kreuzung *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *argyrophylla* ($2n = 63$) ist in den folgenden Generationen nicht untersucht worden. Die drei fertilen F_1 -Pflanzen der Kreuzung *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *dissecta* ($2n = 42$) ergaben in der folgenden Generation aufspaltende F_2 -Nachkommenschaften. Von der einen fertilen Pflanze der Kreuzung *P. argyrophylla* ($2n = 56$) \times *argyrophylla* ($2n = 63$) wurden 14 untereinander verschiedene F_2 -Pflanzen aufgezogen. Die Nachkommenschaft der anderen F_1 -Pflanze konnten wir nicht verfolgen.

In dieselbe Kategorie (B) fällt auch die Kreuzung *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$). Aus dieser erhielten wir nur eine F_1 -Pflanze, aus der wir 402 F_2 -Pflanzen zogen. Aus der Kreuzung *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$), die ebenfalls in die Kategorie B fällt, erhielten wir 2 fertile Pflanzen.

Die einzige Kreuzung der Kategorie C, in der die amphiapomiktische Mutterpflanze mit Pollen einer apomiktischen Art bestäubt wurde — *P. recta* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$), ergab unter der zahlreichen matroklinalen Nachkommenschaft auch 7 Bastardpflanzen.

Die Kreuzung zwischen amphimiktischer Mutterpflanze und amphiapomiktischer Vaterpflanze — *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *dealbata* ($2n = 35$) (Kategorie D), ergab 12 voneinander verschiedene F_1 -Pflanzen. 11 dieser Pflanzen gingen jedoch im Sommer ein, ehe ihre Fortpflanzungsweise festgestellt war. Die einzige Pflanze, die Geschlechtsreife erlangte, erwies sich als steril.

Bei den Kreuzungen *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$) und *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *adscharica* ($2n = 42$) gehörten die Mutterpflanzen sich geschlechtlich fortpflanzenden Arten an (Tab. III). Die erste dieser Kreuzungen ergab zwei sich apomiktisch fortpflanzende Bastarde, die zweite — drei sterile Bastarde. Folglich beruht der Unterschied in der Fort-

pflanzungsweise zwischen den Bastarden der beiden angegebenen Kreuzungen auf der Heterozygotie des Bestäubers — *P. adscharica*. Bei den Kreuzungen *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$), *P. rivalis* ($2n = 70$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$) und *P. argyrophylla* ($2n = 56$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$) vermehren sich die Mutterpflanzen ebenfalls geschlechtlich (Tab. III). Aber auch in diesen Fällen sind einige der Bastarde fertile Amphiapomikten, wogegen andere steril sind, was verrät, daß der Bestäuber, *P. recta* v. *pilosa* seiner Fortpflanzungsweise nach heterozygot ist. Andererseits geben *P. recta* v. *pilosa* und *P. adscharica* bei Selbstbestäubung und Bestäubung mit Arten, die die apomiktische Entwicklung bei ihnen anregen, immer matroklinalen Nachkommenschaften. Aus diesem Grunde erklären wir uns mit MÜNTZING (1940) dahin einverstanden, daß bei *Potentilla* die apomiktische Fortpflanzungsweise der geschlechtlichen gegenüber dominant ist.

IV. Beschreibung einiger der Bastarde

1. *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$)

Diese Kreuzung ergab eine einzige F_1 -Pflanze. Äußerlich stellte sie einen Bastard dar, der beiden Eltern ähnelte. Um eine Vorstellung von dessen Bastardcharakter zu vermitteln, müssen wir die charakteristischen Merkmale der Eltern angeben. Der Stengel der Mutterpflanze *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* (A c 2 X Y II) ist an seinem oberen Ende verzweigt (Fig. 1 b). Seine Blätter sind paarig gefiedert und bestehen aus etwa 11 schmalen, tief eingeschnittenen, sitzenden Blattspreiten, die in ziemlich großen Abständen an dem gemeinsamen Blattstengel sitzen. Blätter und Stengel sind spärlich und weich behaart. Die Blüten sind gelb und zu Blütenständen vereinigt.

Im Gegensatz zur Mutterpflanze hat der Bestäuber *P. recta* v. *pilosa* (A a 2 X Y III) einen schon am Grunde verzweigten Stengel (Fig. 1 a). Seine Blätter sind von *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* verschieden — fingerspaltig mit 7 sehr tief eingeschnittenen Spreiten. Die Behaarung ist im Unterschied zu *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* spärlich und rauh. Die Blüten sind dieselben wie bei *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia*, groß, gelb und in Blütenständen vereinigt. In ihrer Chromosomenzahl unterscheiden sich beide Eltern nicht voneinander; beide haben $2n = 28$ Chromosomen. Die meiotische Kernteilung verläuft in beiden Arten normal, mit $n = 14^{\text{II}}$ Chromosomen.

Was den Stengel anbelangt, nimmt der Bastard eine Mittelstellung ein. Seine Blätter haben gewöhnlich 7 Spreiteneinschnitte, von denen sich 5 am oberen Ende des Blattstiels befinden, ohne von einem Punkt auszugehen, wie bei *P. recta* v. *pilosa*. Die anderen beiden Blattspreiten sind bedeutend kleiner und sitzen ziemlich tief (Fig. 1 c). In bezug auf Breite, Größe und Behaarung stellen die Blattspreiten des Bastards einen mittleren Typ zwischen denen der Eltern dar. Die Chromosomenzahl in den somatischen Zellen seiner Wurzelspitzen beträgt $2n = 28$ (Fig. 4 d). In den Pollenmutterzellen beobachteten wir verschieden viele bivalente und univalente Chromosomen — dementsprechend war auch ein unbedeutender Prozentsatz des Pollen aktiv. Bei freier Bestäubung

jedoch gab diese einzige F_1 -Pflanze eine große Menge Samen, aus denen 360 F_2 -Pflanzen gezogen wurden. Der größere Teil von diesen (351 Pflanzen) war äußerlich gleich und der F_1 -Elternpflanze durchaus ähnlich. Die in den Zellen der Wurzelspitzen von 10 dieser Pflanzen festgestellte somatische Chromosomenzahl beträgt $2n = 28$ (Fig. 4g). Von den übrigen 9 Pflanzen waren 4 untereinander gleich, unterschieden sich aber von den matroklinalen F_2 -Nachkommen durch die violette Zeichnung ihrer Kelchblätter. In den somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen (Fig. 4j) zählten wir $2n = 56$ Chromosomen. Eine andere dieser 9 F_2 -Pflanzen hatte $2n = 28$ Chromosomen. In Blattform und Habitus



Fig. 1a—c. *P. recta* v. *pilosa* (a), *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* (b), F_1 (713) — *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* \times *recta* v. *pilosa* (c).

jedoch unterschied sie sich von den matroklinalen Nachkommen, die ebenfalls $2n = 28$ Chromosomen enthielten. Eine F_2 -Pflanze, die in ihrer Entwicklung zurückgeblieben war und in ihrem Habitus den übrigen nicht ähnelte, entwickelte erst im zweiten Jahr 2—3 fingerspaltige Blätter, gelangte jedoch nicht zur Blüte. Die Chromosomenzahl in den somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen betrug $2n = 49$. Die übrigen 3 F_2 -Pflanzen, die untereinander und von den matroklinalen verschieden waren, entwickelten sich normal. Jedoch ähnelte jede von ihnen, in verschiedenem Grade, der elterlichen F_1 -Pflanze. Alle drei enthielten in den somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen $2n = 49$ Chromosomen (Fig. 4h). Im folgenden Jahr setzte der Bastard sowohl nach Selbstbestäubung

wie nach Bestäubung mit Pollen der Vaterpflanze, Samen an. Aus der Selbstbestäubung erhielten wir Samen, aus denen wir 36 F_2 -Pflanzen zogen. Von diesen erwiesen sich 32 in Habitus und Chromosomenzahl als matroclin und der F_1 -Elternpflanze völlig ähnlich. Eine von den übrigen Pflanzen hatte $2n = 28$ Chromosomen und ähnelte *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia*, ohne jedoch mit ihr identisch zu sein. Eine andere war der elterlichen F_1 -Pflanze durchaus ähnlich, hatte aber $2n = 42$ Chromosomen (Fig. 4*i*). Die übrigen 2 Pflanzen hatten fingerspaltige Blätter und $2n = 49$ Chromosomen.

Bei Bestäubung des F_1 -Bastards mit der Mutterpflanze erhielten wir keine Samen. Mit Pollen des anderen Elter bestäubt jedoch gab der Bastard 6 Pflanzen, von denen 4 untereinander und der elterlichen F_1 -Pflanze gleich waren. Die somatischen Zellen dieser Pflanzen enthielten $2n = 28$ Chromosomen. Die anderen 2 Pflanzen hatten $2n = 42$, waren untereinander gleich und den Pflanzen mit $2n = 49$ Chromosomen, die wir bei Selbstbestäubung des Bastards erhalten hatten, ähnlich.

2. *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$)

Aus dieser Kreuzung erhielten wir 2 Pflanzen, die morphologisch nicht gleich waren, aber beide, in verschiedenem Ausmaß, die charakteristischen Merkmale der Elternpflanzen zeigten. Bei dieser Kreuzung diente wieder *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* (A c 2 X Y II) als Mutterpflanze (Fig. 2*b*). *P. adscharica*

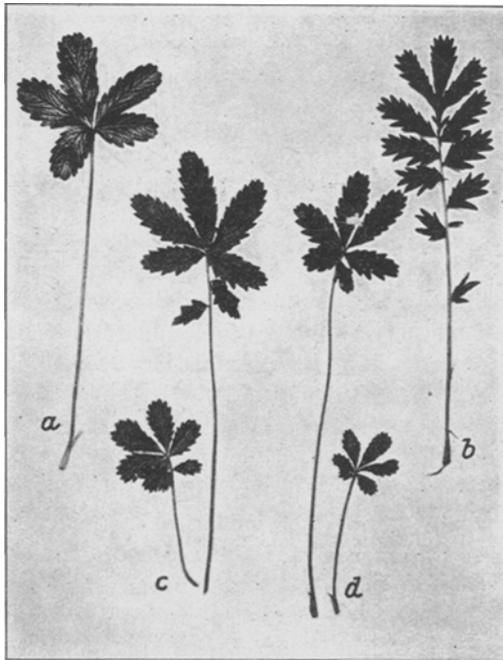


Fig. 2*a*—*d*. *P. adscharica* (*a*), *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* (*b*), F_1 *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* \times *adscharica* — 640₂ (*c*), 640₁ (*d*).

(A a 2 X Y III) (Fig. 2a) war die Vaterpflanze. Auch in diesem Fall hatte die Mutterpflanze einen hoch am Gipfel verzweigten Stengel mit unpaarig gefiederten, spärlich und weich behaarten Blättern und großen gelben, zu Blütenständen vereinten Blüten. Der Bestäuber, *P. adscharica*, unterschied sich von der Mutterpflanze durch seine fingerspaltigen Blätter, die meistens aus 5 einzelnen Blattspreiten zusammengesetzt und spärlich und rauh behaart waren. Die Chromosomenzahl der Elterpflanzen war verschieden, da *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* $2n = 28$ Chromosomen hatte (Fig. 4c), und die meiotische Kernteilung in den Pollenmutterzellen normal verlief ($n = 14^{\text{II}}$), während *P. adscharica* $2n = 42$ (Fig. 4b) und $n = 21^{\text{II}}$ Chromosomen hatte.

Die aus dieser Kreuzung entstandenen 2 F_1 -Pflanzen hatten zusammengesetzte Blätter, die aus 6, 7 und 8 Spreiten bestanden, von denen 5—6 am oberen Ende des Blattstiels sitzen, jedoch nicht aus einem Punkte entspringen, wie bei *P. adscharica*. Der Unterschied zwischen den beiden F_1 -Pflanzen bestand darin, daß die eine (640_1) eine kleine, tiefer am Blattstiel sitzende Blattspreite hatte (Fig. 2d), während die andere (640_2), zwei solche Blattspreiten aufweist (Fig. 2c). Außerdem hat 640_1 schmalere, tiefer eingeschnittene und hellere Blattspreiten. Beide Pflanzen besaßen $2n = 35$ Chromosomen (Fig. 4e).

Aus Samen einer kastrierten und mit Pollen von *P. adscharica* bestäubten Blüte wurde 1939 nur eine F_2 -Pflanze aufgezogen. Aus frei bestäubten Blüten von 640_1 zogen wir im selben Jahr 4 F_2 -Pflanzen. Die 5 F_2 -Pflanzen waren morphologisch untereinander und der elterlichen F_1 -Pflanze gleich. In den Wurzelspitzen aller dieser Pflanzen zählten wir $2n = 35$ Chromosomen, soviel wie die Chromosomenzahl der F_1 -Elterpflanze beträgt. Aus der anderen F_1 -Pflanze (640_2) zogen wir bei freier Bestäubung 58 matroklone Nachkommen mit $2n = 35$ Chromosomen.

3. *P. recta* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$)

Bei dieser Kreuzung lieferte eine *P. recta*-Pflanze ($2n = 28$) mit Pollen von *P. adscharica* ($2n = 42$) bestäubt, etwa 1000 Samen. Aus diesen zogen wir 280 Pflanzen. Äußerlich waren sich die Elterpflanzen fast gleich (A a 2 X Y III), jedoch hatte *P. recta* ein siebenteiliges Spreitenblatt (Fig. 3b), dessen Spreiten schmalere, länger und tiefer gesägt waren als bei *P. adscharica* (Fig. 3a). Die Blätter der *P. adscharica* hatten meistens je 5 Blattspreiten. Der andere Unterschied bestand in der Chromosomenzahl (Fig. 4a und b). Bei beiden Arten verlief die meiotische Kernteilung normal.

273 Pflanzen dieser Kreuzung waren äußerlich der Mutterpflanze, *P. recta*, und untereinander völlig gleich. Die somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen enthielten ebensoviele Chromosomen wie die Mutterpflanze — $2n = 28$. Das wurde an 10 dieser Pflanzen festgestellt. Die übrigen 7 Pflanzen waren von den matroklinen und untereinander verschieden, wobei jede einzelne ihre Bastardherkunft verriet, indem sie mehr *P. adscharica* ähnelte. Auch diese 7 Pflanzen hatten $2n = 35$ Chromosomen (Fig. 4f) in den somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen — so viel, wie die Summe der haploiden Chromosomenzahl der Elter-

pflanzen beträgt. Diese 7 Pflanzen unterschieden sich von den matroklinen auch durch die Zeitdauer ihrer Entwicklung. Während keine der matroklinen Pflanzen im ersten Jahr blühte, blühten 6 von den 7 Bastardpflanzen, die sich auf demselben Beet wie die andere entwickelten, schon in derselben Saison und gaben auch Samen. Wir nehmen an, daß die aus dieser Kreuzung entstandenen 273 matroklinen Pflanzen nicht das Produkt unerwünschter Selbstbestäubung sein können, da dieselbe Mutterpflanze, *P. recta*, bei wiederholter Kastrierung und Isolierung keine Samen gab. Die 7 Bastardpflanzen, die wir bei Bestäubung von *P. recta* mit Pollen von *P. adscharica* erhielten, sind ein deutlicher Hinweis auf den amphiapomiktischen Charakter von *P. recta*.

Die Samen einer der 6 Pflanzen, die Ende 1939 blühten, konnten nicht reifen. Bei freier Bestäubung gab eine der 5 übrigen Pflanzen (738₁) Samen, aus denen wir 25 F₂-Nachkommen zogen, die untereinander verschieden waren. Von diesen hatten 11 die folgenden Chromosomenzahlen:

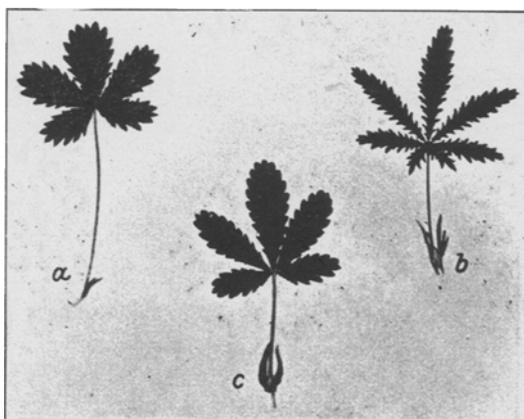


Fig. 3 a—c. *P. adscharica* (a), *P. recta* (b), F₁ (738₂) — *P. recta* × *adscharica* (c).

2n = 34 Chromosomen	1 Pflanze
2n = 35	„	5 Pflanzen
2n = 36	„	2 Pflanzen
2n = 38	„	1 Pflanze
2n = 43	„	1 Pflanze
2n = 59	„	1 Pflanze (Fig. 4k)

Aus der zweiten F₁-Pflanze (738₂ — Fig. 3c) dieser Kreuzung erhielten wir eine aus 96 F₂-Individuen bestehende Nachkommenschaft. Von diesen waren 95 untereinander und der F₁-Elterpflanze gleich. Wir stellten die Chromosomenzahl von 10 dieser Pflanzen in den somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen fest. Sie war die gleiche wie die des elterlichen F₁-Bastards — 2n = 35. Die von den matroklinen F₂-Individuen verschiedene Pflanze hatte ebenfalls 2n = 35 Chromosomen.

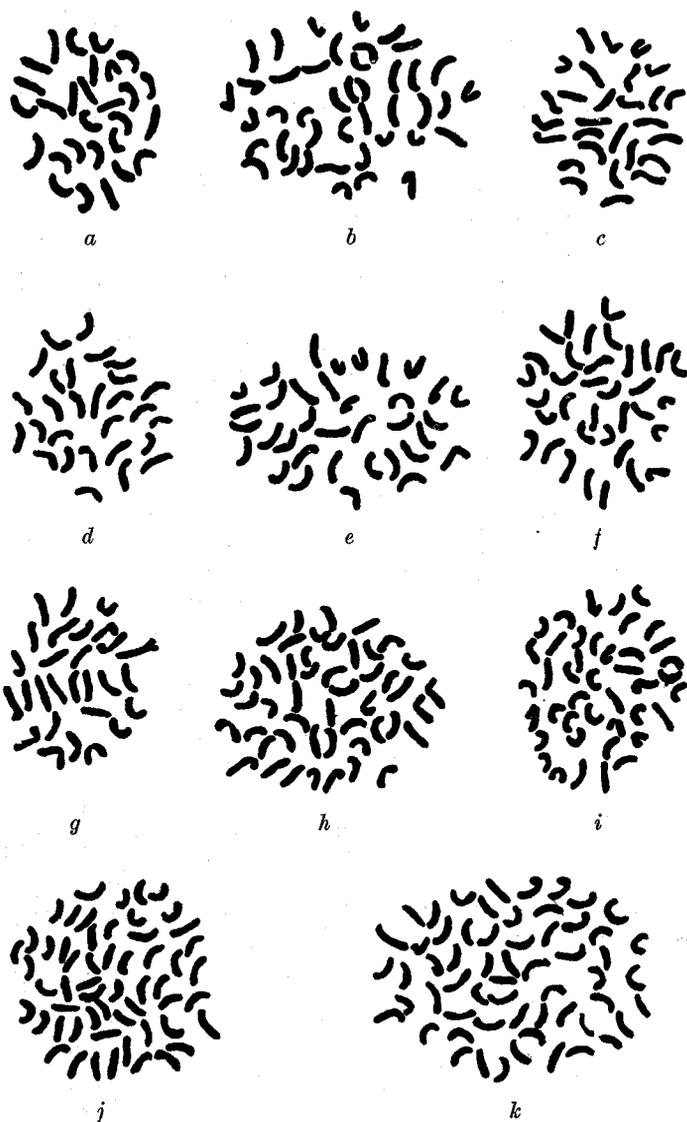


Fig. 4 a—k. Somatische Metaphasen in Zellen der Wurzelspitzen von: *P. recta* — $2n = 28$ (a); *P. adscharica* — $2n = 42$ (b); *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* — $2n = 28$ (c); F_1 (713) — *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$) — $2n = 28$ (d); F_1 (640) — *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$) — $2n = 35$ (e); F_1 (738₂) — *P. recta* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$) — $2n = 35$ (f); F_2 des F_1 -Bastards — $2n = 28$ (g); F_2 des F_1 -Bastards — 713, $2n = 49$ (h); F_2 des F_1 -Bastards — 713, $2n = 42$ (i); F_2 des F_1 -Bastards — 713, $2n = 56$ (j); F_2 des F_1 -Bastards — 738₁, $2n = 59$ (k) (\times 2725).

Von der dritten F_1 -Pflanze (738₃) erhielten wir 10 ziemlich verschiedene Pflanzen. Eine von ihnen hatte in den somatischen Zellen ihrer Wurzelspitzen $2n = 37$ Chromosomen. Die Chromosomenzahl der übrigen wurde nicht festgestellt.

Die vierte F_1 -Pflanze (738₄) gab 6 F_2 -Nachkommen, die untereinander verschieden waren. Fünf von diesen hatten die folgenden Chromosomenzahlen:

$2n = 35$ Chromosomen	2 Pflanzen
$2n = 36$	„	2 Pflanzen
$2n = 38$	„	1 Pflanze

Die fünfte F_1 -Pflanze (738₅) lieferte 8 untereinander verschiedene F_2 -Nachkommen. Von diesen hatten 7 die folgenden Chromosomenzahlen:

$2n = 35$ Chromosomen	4 Pflanzen
$2n = 37$	„	1 Pflanze
$2n = 42$	„	1 Pflanze
$2n = 44$	„	1 Pflanze

Die matroklone Nachkommenschaft des einzigen F_1 -Bastards der Kreuzung *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$) ist der apomiktischen Entwicklung des F_1 -Bastards zuzuschreiben, die dieser von dem Bestäuber — *P. recta* v. *pilosa* — geerbt hat. Es ist klar, daß die abweichenden F_2 -Individuen, die sowohl bei freier Bestäubung des F_1 -Bastards wie bei Selbstbestäubung und Bestäubung mit *P. recta* v. *pilosa* auftraten, nicht das Produkt apomiktischer Fortpflanzung sind. Das Vorhandensein von F_2 -Pflanzen mit $2n = 28$ Chromosomen, die äußerlich von den matroklinen verschieden waren, sowie das Vorkommen von F_2 -Pflanzen mit $2n = 42$ und $2n = 49$ Chromosomen zeigt, daß im F_1 -Bastard neben apomiktischer Fortpflanzung auch Befruchtung möglich ist. Die Entstehung von Pflanzen mit $2n = 28$ Chromosomen kann durch die Verschmelzung zweier reduzierter Gameten erklärt werden, d. h. durch die Verschmelzung des Kerns der Eizelle eines haploiden Embryosacks mit einem Pollenkern, der $n = 14$ Chromosomen besitzt. Das Auftreten von Pflanzen mit $2n = 42$ und $2n = 49$ Chromosomen wiederum kann der Verschmelzung einer nicht reduzierten Gamete, wie es die Eizelle des aposporen Embryosacks ist, mit einer reduzierten, wie in diesem Falle dem Pollen des Artbastards, der dank der unregelmäßigen Meiosis in einem Falle $n = 14$, im anderen $n = 21$ Chromosomen hatte, zugeschrieben werden. Die 4 F_2 -Pflanzen mit $2n = 56$ Chromosomen, die in der Nachkommenschaft derselben Kreuzung festgestellt wurden, können sowohl aus der Verschmelzung zweier nicht reduzierter Gameten (MÜNTZING 1940), wie aus den Endospermkernen des apospor entstandenen Embryosacks hervorgegangen sein — CRISTOFF, M. A., 1942 (Mikroph. 13, Tab. II).

Die zwei in ihrem Habitus verschiedenen F_1 -Pflanzen der Kreuzung *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* \times *adscharica* verraten den heterozygoten Charakter wenigstens eines der Eltern. Da nach Selbstbestäubung von *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* die Nachkommenschaft uniform ist, ist es klar, daß in diesem Fall *P. adscharica* der heterozygote Elterist, der die beobachtete Aufspaltung bedingt.

Die von dem einen F_1 -Bastard (640₁) erhaltenen 5 F_2 -Pflanzen waren in Habitus und Chromosomenzahl untereinander und der Elterpflanze völlig gleich. Die 58 von dem anderen F_1 -Bastard (640₂) stammenden F_2 -Pflanzen waren gleichfalls äußerlich und in der Chromosomenzahl ihrer somatischen Zellen untereinander und der F_1 -Elterpflanze völlig gleich. Das zeigt, daß beide F_1 -Pflanzen die Erbanlage zur apomiktischen Entwicklung von dem Bestäuber *P. adscharica* ($2n = 42$) mitbekommen haben. In dieser Beziehung dominiert *P. adscharica* über die sich geschlechtlich vermehrende *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia*, genau so wie in der Kreuzung *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* \times *recta* v. *pilosa* die apomiktisch sich fortpflanzende Art *P. recta* v. *pilosa* über die geschlechtliche *P. pennsylvanica* dominiert.

Übereinstimmend mit den Resultaten dieser Kreuzung ist die von MÜNTZING (1941, 1942) gemachte Erfahrung, als er *P. Tabernaemontani*, Biotyp T-B ($2n = 84$) mit dem Biotyp T-A ($2n = 42$) kreuzte. Die wenigen F_1 -Bastarde dieser Kreuzung mit $2n = 63$ Chromosomen, haben sich als in der F_2 -Generation konstant erwiesen. Wie schon erwähnt wurde, bestand die Nachkommenschaft der Kreuzung *P. recta* \times *adscharica* aus 273 matroklinen und 7 Bastardnachkommen. Das beweist, daß die Mutterpflanze amphiapomiktisch ist. In diesem Falle zeigt die Ungleichheit der 7 Pflanzen, daß der eine — wenn nicht beide — Eltern heterozygot waren. Die Ergebnisse der vorhergehenden zwei Kreuzungen beweisen ebenfalls das heterozygote Wesen von *P. adscharica*. Die Tatsache, daß jede der 7 Bastardpflanzen, obgleich sie untereinander verschieden waren, stärker *P. adscharica* ähnelte, steht im Einklang mit der Tatsache (CHRISTOFF 1928), daß bei Kreuzungen von Arten mit verschiedener Chromosomenzahl die Bastarde stärker dem Elter ähneln, der mehr Chromosomen beigesteuert hat. Die Bastardherkunft dieser Pflanzen zeigt sich auch darin, daß alle $2n = 35$ Chromosomen hatten — die Summe aus den Chromosomen der elterlichen Gameten $n = 14$ (*P. recta*) + $n = 21$ (*P. adscharica*). Die konstanten Bastarde, die apomiktisch sind, verraten, daß in bezug auf den Unterschied in der Fortpflanzung die apomiktischen Eltern als Heterozygoten die beobachtete Aufspaltung bedingen. Die Herkunft der in der Nachkommenschaft des Bastards 738₁ beobachteten Pflanze mit $2n = 59$ Chromosomen kann man der Verschmelzung einer nicht reduzierten Gamete mit 35 Chromosomen, wie es die Eizelle des apospor entstandenen Embryosacks ist, mit einer reduzierten Gamete, wie dem Pollen des F_1 -Bastards, zuschreiben.

Aus Tabelle IV ist zu entnehmen, daß Kreuzungen, bei welchen die Elternarten sich in Chromosomenzahl und Fortpflanzungsweise unterscheiden, Bastarde resultieren, die sich ähnlich dem Elter mit der höheren Chromosomenzahl fortpflanzen. Die Bastarde, deren amphimiktischer Elter die höhere Chromosomenzahl hat, sind sterile oder fertile Amphimikten. Apomiktische oder amphiapomiktische F_1 -Bastarde stammen aus Kreuzungen, deren apomiktische Elterart eine höhere Chromosomenzahl hat als die amphimiktische, oder aus Kreuzungen, bei welchen die sich verschieden fortpflanzenden Eltern gleiche Chromosomenzahl hatten. Das gleichzeitige Vorkommen von amphimiktischen Bastarden unter den apomiktischen und amphiapomiktischen Nachkommen ist dem heterozygoten Wesen des apomiktischen Elter zu verdanken.

V. Embryologische Untersuchung

1. *Potentilla adscharica*

In dem multizellularen Archespor einiger der sehr jungen Samenanlagen von *P. adscharica* wurden sehr häufig Zellen in Synapsis beobachtet. Diese Zellen degenerieren gewöhnlich ungefähr in diesem Stadium. Die degenerierten Zellen werden später von den in ihrer Nähe befindlichen Zellen des Sporophyten ausgestoßen. Ungefähr in dieser Entwicklungsphase des Archespor setzt ein schnelles Wachstum der Zellen des Sporophyten ein, indem diese sich in längliche, protoplasmareiche Embryosäcke verwandeln. Gut entwickelte apospore Embryosäcke im Eikern — bzw. Zweikernstadium erscheinen ungefähr drei Tage vor dem Erblühen. Dabei entwickeln sie sich so schnell, daß sie um die Blütezeit ihre Entwicklung schon vollendet haben. Gewöhnlich haben wir in den Samenanlagen dieser Art zur Zeit der Blüte mehr als einen völlig entwickelten Embryosack beobachtet. Meistens jedoch findet man neben einem oder zwei völlig entwickelten Embryosäcken auch solche, die sich im Vierkern-, Zweikern-, ja sogar im Einkernstadium befinden (Fig. 5). Gewöhnlich bildet sich der Embryo ungefähr am dritten Tag nach dem Erblühen. Mit seltenen Ausnahmen entwickelt sich bei frei verblühten Blüten nur je ein Embryo in der Samenanlage. Die kastrierten Blüten von *P. adscharica* entwickeln jedoch in ihren Samenanlagen mehr als einen Embryo. Wir haben Gelegenheit gehabt, das Vorhandensein von sogar 4 Embryonen in einer Samenanlage zu beobachten. Bei den kastrierten Blüten haben wir in der Nachbarschaft der schon ausgebildeten Embryonen auch junge Embryosäcke beobachtet. Diese Entwicklung ist auch 15 Tage nach dem Erblühen anzutreffen. Das Auftreten von Embryonen in den kastrierten Blüten fällt zeitlich mit ihrem Erscheinen in nicht kastrierten zusammen.

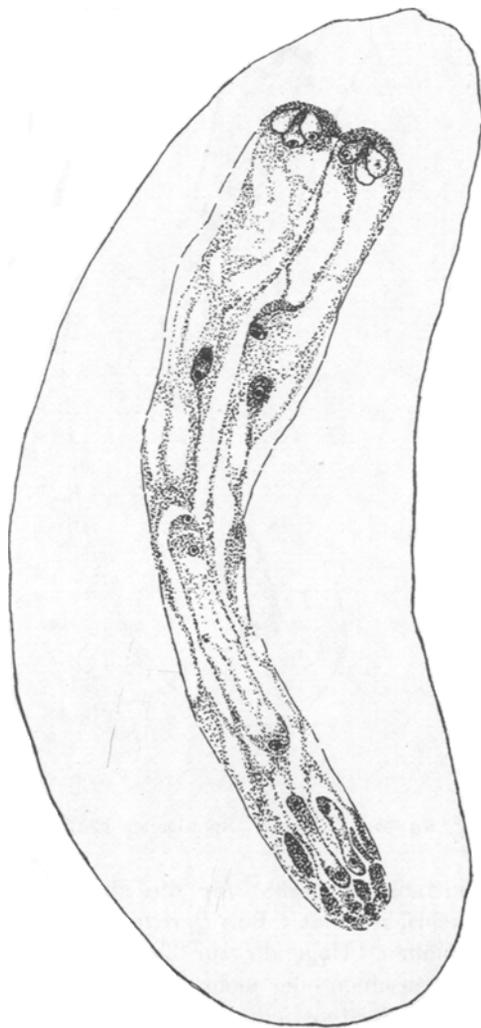


Fig. 5. Apospore Embryosäcke bei *P. adscharica* ($\times 220$).

2. *Potentilla recta*

Wie bei *P. adscharica*, so beobachtet man auch bei *P. recta* im multi-zellularen Archespore vieler junger Samenanlagen Zellen in Synapsis. Ungefähr in diesem Stadium beginnen die Zellen des Archespors zu degenerieren. Diese Entwicklung beansprucht jedoch ziemlich viel Zeit, da die degenerierten Zellen durch neue, wieder degenerierende ersetzt werden — eine Erscheinung, die

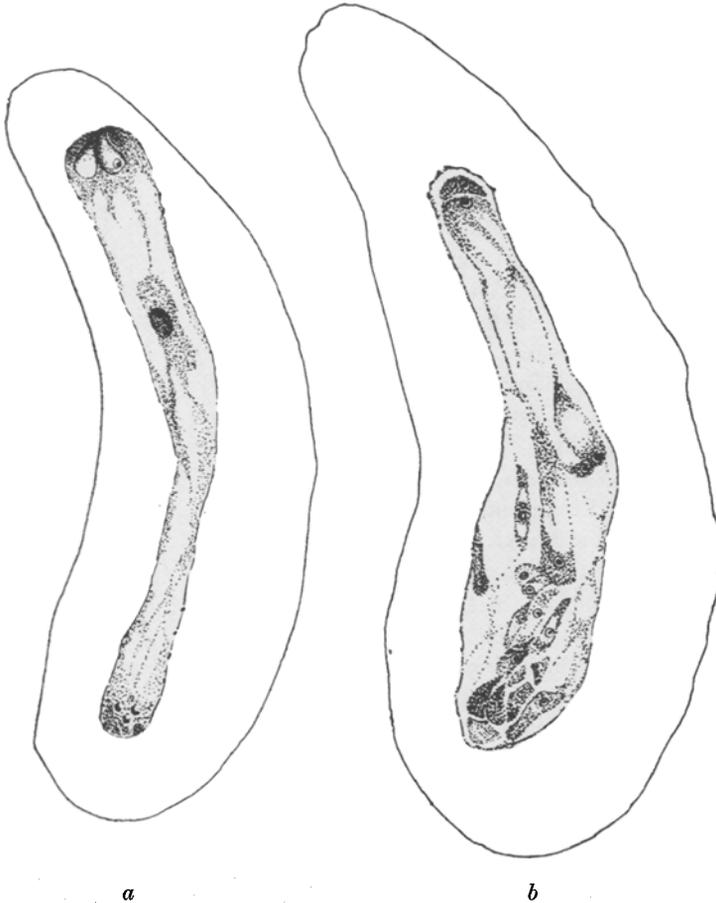


Fig. 6a—b. *P. recta*. Sporogener Embryosack (a); Apospore Embryosäcke (b) ($\times 220$).

GENTSCHEFF (1938) für die sich geschlechtlich fortpflanzende *P. nepalensis* beschrieben hat. Bei *P. recta* währt diese Entwicklung 2—3 Tage vor dem Erblühen. Ungefähr zur Zeit des Erblühens beobachtet man in den Samenanlagen einen oder mehr, häufig 5—6 einkernige, apospor entstandene Embryosäcke. Meistens jedoch finden sich um die Zeit des Erblühens überhaupt keine Embryosäcke in der Samenanlage. Bei der Untersuchung aufeinanderfolgender Schnitte war die Samenanlage in diesen Fällen von Nucelluszellen ausgefüllt.

Dagegen fanden wir in einigen Samenanlagen zur Blütezeit nur einen einzigen voll entwickelten Embryosack (Fig. 6a). Diese Fälle, in denen wir nur einen Embryosack in der Samenanlage beobachteten, berechtigten uns zu der Vermutung, daß das Archespor jener Entwicklung zuvorgekommen ist, die die apospore Entwicklung bedingt. Von 412 Samenanlagen, die zur Zeit des Erblühens untersucht wurden, hatten nur 20 voll entwickelte Embryosäcke. Eine von diesen enthielt 3 solche Embryosäcke, vier enthielten je 2 und fünfzehn nur je einen. Die Wahrscheinlichkeit, daß die einzelnen Embryosäcke im letzten Falle sporogen entstanden sind, ist ziemlich groß. Vom Erblühen bis zum 5. Tage nach dem Verblühen beobachtet man eine verstärkte Bildung von apospor entstandenen Embryosäcken. Embryonen beginnen sich erst gegen den fünften Tag nach dem Verblühen zu zeigen. Bis dahin ist die Samenanlage von mehr als einem apospor entstandenen Embryosack ausgefüllt, die sich in verschiedenen Entwicklungsstadien befinden. Fig. 6b illustriert eine Samenanlage einer 3 Tage nach dem Verblühen eingebetteten Blüte. Ihre Größe zeigt im Vergleich zu der Samenanlage der Fig. 6a ihre fortgeschrittene Entwicklung, obgleich in ihr folgendes zu bemerken ist: ein vierkerniger aposporer Embryosack, ein gleicher zweikerniger (der zweite Kern dieses Embryosacks war in einem anderen Schnitt zu sehen), einige einkernige Embryosäcke und sogar Zellen des Sporophyten, die im Anfang ihrer aposporen Entwicklung stehen.

VI. Besprechung der Ergebnisse

Bei der Untersuchung der apomiktischen Entwicklung im Pflanzenreich ist besonders auffallend der Formenreichtum jener Pflanzengruppen der Angiospermen, die reich an sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Arten sind, welche verglichen mit den geschlechtlich sich fortpflanzenden stets Mitteltypen darstellen. Das hat zu der Vermutung geführt, daß die sich apomiktisch fortpflanzenden Arten aus Kreuzungen von geschlechtlichen hervorgegangen sind. Parallel mit den experimentellen Untersuchungen, deren Ziel es war, die Ursache der apomiktischen Fortpflanzung im Pflanzenreich aufzuklären, wurden karyologische Analysen vorgenommen, die die Vermutung über den hybridogenen Ursprung der Apomikten bestärkte, da die letzteren in ihren somatischen Zellen sehr häufig ungerade Chromosomenzahl aufweisen, die der Summe der reduzierten Chromosomenzahl verwandter, sich geschlechtlich fortpflanzender, Arten gleich ist. Manche *Euhieracium*-Arten bieten ihrer Chromosomenzahl nach ein gutes Beispiel dafür (ROSENBERG 1930). Die meiotische Kernteilung in den Pollenmutterzellen der sich apomiktisch fortpflanzenden Arten verläuft andererseits ebenso unregelmäßig wie das bei Artbastarden der Fall ist, was noch ein Hinweis zugunsten der von WINGE (1917), ROSENBERG (1917) und ERNST (1918) aufgestellten Bastardierungshypothese ist. Unmittelbar nach der Veröffentlichung ERNSTS (1918) „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich“ zweifelte WINKLER (1920) die Voraussetzungen dieser Hypothese mit guten Gründen an. Schon 1919 sprach HOLMGREN, anlässlich der Untersuchung der apomiktischen Entwicklung in den Gattungen *Antennaria* und *Erigeron*, die Vermutung aus, daß die Tendenz zur apomiktischen Entwicklung von Erb-

anlagen bedingt sei. Er nimmt an, daß die Bastardierung nicht die tatsächliche, die Apomixis bedingende Ursache sei, vielmehr schaffe sie nur die Vorbedingungen ihres Erscheinens. Später vertritt SCHNARF (1929) den Standpunkt, daß „die Anlage zur Apomixis in vielen Fällen schon vor der Kreuzung vorhanden gewesen sein dürfte und diese eher eine auslösende als eine unmittelbar hervorrufende gewesen sei“.

Kürzlich vertrat BERGMAN (1935) die Auffassung, daß die erbliche Veranlagung, welche die apomiktische Entwicklung bedinge, als Folge der Erhöhung der Chromosomenzahl in solchen geschlechtlichen Arten erscheine, denen diese Veranlagung schon eignete. Eine Bestätigung dieser Auffassung sieht er in dem Umstand, daß sich in den somatischen Zellen der diploiden Form von *H. umbellatum* zwei gleichgroße und gleichgeformte Chromosomen finden, die je einen Satelliten haben, während die triploide Form drei solche Chromosomen enthält. Außerdem hatte die triploide Form drei U-förmige Chromosomen, die diploide nur zwei der Art. Das läßt ihn vermuten, daß die triploide, sich apomiktisch fortpflanzende Form aus einer geschlechtlichen diploiden entstanden ist. Die Veranlagung zur apomiktischen Fortpflanzung, die in der geschlechtlichen Form vorliegt, tritt nach ihm in der Verdreifachung ihres haploiden Chromosomenbestandes in Erscheinung.

Aus mit Colchizininlösung vorbehandelten Samen von *H. leiophanum*, einer *H. umbellatum* sehr ähnlichen Art, erhielten wir (CHRISTOFF 1940) Pflanzen mit erhöhter Chromosomenzahl, von denen eine $2n = 27$ Chromosomen, eine andere $2n = 36$ hatte. Ziehen wir in Betracht, daß die Ausgangsart *H. leiophanum*, mit $2n = 18$ Chromosomen, sich geschlechtlich fortpflanzt und daß die meiotische Kernteilung in ihren Pollenmutterzellen normal verlief, so ist die Pflanze mit $2n = 27$ Chromosomen triploid, die andere mit $2n = 36$ Chromosomen tetraploid. Außerdem war die triploide Pflanze völlig steril, die tetraploide in bemerkenswertem Grade fertil. Dieses Ergebnis zeigt, daß das Auftreten der die apomiktische Entwicklung bedingenden Ursache nicht durch die Erhöhung der Chromosomenzahl gefördert wird. Daß die Erhöhung der Chromosomenzahl nicht zu einer Änderung in der Fortpflanzungsweise führt, zeigen auch die von uns bei der Erhöhung der Chromosomenzahl von *H. goticum* erlangten Resultate. Diese Art hatte $2n = 27$ Chromosomen und vermehrte sich apomiktisch. Die hervorgerufene Verdoppelung der Chromosomen des sich apomiktisch fortpflanzenden *H. goticum* war ebenfalls von keinerlei Veränderungen in der Fortpflanzungsweise begleitet. In der Pflanze mit $2n = 54$ Chromosomen, wie auch in der Ausgangspflanze mit $2n = 27$, degenerierten die Pollenmutterzellen schon mit dem Beginn der meiotischen Kernteilung. Kastriert setzte die Pflanze mit erhöhter Chromosomenzahl, genau wie die Ausgangspflanze, reichlich an. Die aus diesen Samen gezogene Nachkommenschaft bestand aus der Elternpflanze völlig gleichen Pflanzen — was darauf hinweist, daß diese Pflanze, genau wie ihre Ausgangsform, apomiktisch geblieben ist.

Bei der vorliegenden Untersuchung ergab die Kreuzung einer großen Zahl sich geschlechtlich fortpflanzender Arten der Gattung *Potentilla* nur sterile Bastarde. Diese Ergebnisse beweisen, daß den verwendeten Arten keine die

apomiktische Entwicklung bedingende Veranlagung eigen ist, denn nur wenn geschlechtliche Arten mit Pollen von apomiktischen bestäubt wurden, erhielten wir manchmal apomiktische F_1 -Bastarde. Das ist unzweifelhaft ein Hinweis darauf, daß bei der Kreuzung der Vater die Veranlagung zur apomiktischen Fortpflanzung beiträgt.

Daß die apomiktische Entwicklung genbedingt ist, beweisen die Ergebnisse, die wir bei unseren Untersuchungen über die Bastarde zwischen *Hieracium auricula* und *Hieracium aurantiacum* (CHRISTOFF 1942) erhielten. Diese Kreuzung hat schon MENDEL (1869) ausgeführt und seine Ergebnisse sind der erste Hinweis auf den erblichen Charakter der apomiktischen Entwicklung. Die von uns erhaltenen 59 F_1 -Bastarde waren durchaus voneinander verschieden. Außerdem erwiesen sich 32 von ihnen bei freier Bestäubung und nach Kastrierung als teilweise oder völlig steril, während die übrigen 27 bei freier Bestäubung und nach Kastrierung durchaus fertil waren. Die einen wie die anderen hatten in ihren somatischen Zellen $2n = 9 + 18 = 27$ Chromosomen und in den Pollenmutterzellen wie in der Embryosackmutterzelle annähernd $9^I + 9^{II}$ Chromosomen. Ziehen wir in Betracht, daß Bastarde zwischen zwei sich in ihrer Chromosomenzahl unterscheidenden Arten in den meisten Fällen der unregelmäßigen meiotischen Kernteilung wegen völlig steril oder schwach fertil sind, so ist es klar, daß die Hälfte (32) der Nachkommenschaft der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* in dieser Hinsicht typische Artbastarde waren. Die Tatsache, daß die andere Hälfte (27) der Pflanzen dieser Nachkommenschaft sich apomiktisch vermehrt, zeigt, daß in diesem Falle eine Aufspaltung in bezug auf die Vermehrung vorliegt, wie sie auch MENDEL bei Rückkreuzungen mit Erbsenformen erzielte. In unserem Falle war *H. auricula* der rezessive Elter, da bei kontrollierter Selbstbestäubung eine gleichförmige Nachkommenschaft resultierte, während *H. aurantiacum*, da es apomiktisch ist, ebenfalls eine gleichförmige Nachkommenschaft ergab. Das genotype Wesen der Geschlechtszellen des letzten konnte jedoch nur bei Vereinigung seiner männlichen Gameten mit den Eizellen einer sich geschlechtlich vermehrenden Art festgestellt werden, wie in diesem Falle *H. auricula*. Die äußerlich ungleiche Nachkommenschaft der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* beweist den heterozygoten Charakter des *H. aurantiacum*. 50 % dieser Nachkommenschaft sind apomiktische Bastarde gewesen und vermutlich enthalten sie ein die apomiktische Entwicklung bedingendes Gen, das ihnen die Vaterpflanze *H. aurantiacum* mitgegeben hat. Dabei wird dieses Gen nur der Hälfte der Nachkommenschaft dieser Kreuzung vermittelt, denn *H. aurantiacum* war auch in dieser Beziehung heterozygot. Die morphologische Vielfalt der Nachkommenschaft der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* kann gewissen im Laufe der Zeit eingetretenen Mutationen in bezug auf viele andere Merkmale des *H. aurantiacum* zugeschrieben werden. Seiner apomiktischen Fortpflanzungsweise wegen kommen die im Laufe der Zeit eingetretenen idioplasmatischen Veränderungen erst nach seiner Bastardierung mit *H. auricula* zum Vorschein. Die Konstanz der Nachkommenschaft der übrigen voneinander verschiedenen apomiktischen F_1 -Bastarde andererseits erhellt die Gründe, aus denen in apomiktischen Pflanzengruppen Polymorphismus auftritt. Die triploide Chromo-

somenzahl ($2n = 27$) der Bastarde aus der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* zeigt wiederum die Weise an, auf die es zu Polyploiden in an Apomikten reichen Pflanzengruppen kommt.

Die beobachtete Aufspaltung in der Nachkommenschaft einiger apomiktischer F_1 -Bastarde der Kreuzung *H. auricula* \times *aurantiacum* war eine überraschende Erscheinung. Außerdem folgte diese Aufspaltung keiner mendelschen Gesetzmäßigkeit, sondern hatte Zufallscharakter. Als wir den Chromosomenbestand einiger dieser ungewöhnlichen Pflanzen, die sich von den matroklinen Nachkommen unterschieden, analysierten, stellten wir fest, daß sie eine hohe Chromosomenzahl hatten — $2n = 42, 43, 44$ und 45 . Es war klar, daß diese F_2 -Pflanzen nur entstehen konnten, wenn eine unreduzierte Eizelle eines apospor entstandenen Embryosacks mit 27 Chromosomen mit Pollen verschmilzt, der 15, 16, 17 oder 18 Chromosomen enthält ($27 + 15 = 42, 27 + 16 = 43, 27 + 17 = 44, 27 + 18 = 45$). Diese Beobachtung bestätigt die kürzlich von NOACK (1939) festgestellte Tatsache, daß die diploide Eizelle des aposporen Embryosacks einiger sich apomiktisch fortpflanzender Arten fähig ist, einen Embryo zu bilden, auch nachdem sie befruchtet ist. Außer solchen Pflanzen hat NOACK jedoch auch etwa 3,3 % Pflanzen erhalten, die entstanden wären, wenn eine haploide Eizelle des sich sonst apomiktisch fortpflanzenden *Hypericum perforatum* von Pollen mit haploider Chromosomenzahl befruchtet worden wäre. Da ein und dieselbe Pflanze des apomiktischen *H. perforatum* gleichzeitig Samenanlagen mit reduziertem und unreduziertem Embryosack bzw. Eizelle bilden kann, so wird die Ursache der apomiktischen Entwicklung bei *Hieracium aurantiacum* nicht dominant vererbt oder es finden bei *Hypericum perforatum* Prozesse statt, die sich von den bei *Hieracium* beobachteten unterscheiden.

Das Wesen dieser Entwicklung wird deutlich aus den Ergebnissen, die wir bei Untersuchung der Kreuzung *P. recta* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$) erhielten. Wie schon erwähnt wurde, ergab diese Kreuzung neben den matroklinen Pflanzen auch etwa 2,5 % Bastarde. Wären diese Pflanzen ihrem Habitus nach nicht intermediär gewesen, würden wir diese abweichenden Individuen zufälligen Fehlern oder Versehen in der Anordnung und Durchführung des Versuches zuschreiben. Die Tatsache, daß diese 7 Bastardpflanzen unter den 273 matroklinen alle $2n = 35$ Chromosomen hatten, d. h. die Summe der haploiden Chromosomenzahl der Eltern, zeigt ebenfalls, daß sie echte Artbastarde sind. Von den 402 F_2 -Pflanzen, die aus jenem F_1 -Bastard der Kreuzung *P. pennsylvanica* v. *sanguisorbifolia* ($2n = 28$) \times *recta* v. *pilosa* ($2n = 28$) gezogen wurden, erwiesen sich wiederum 2 als von der mütterlichen F_1 -Pflanze verschieden, obgleich sie dieselbe Chromosomenzahl hatten wie die matroklinen. Eine der 96 F_2 -Pflanzen eines der sieben F_1 -Bastarde aus der Kreuzung *P. recta* ($2n = 28$) \times *adscharica* ($2n = 42$) hatte $2n = 35$ Chromosomen, wich aber äußerlich von ihren matroklinen Schwesterpflanzen ab. Das Zustandekommen dieser Bastarde wird erklärlich, wenn wir das Ergebnis der embryologischen Untersuchungen über *P. recta* und *P. adscharica* in Betracht ziehen.

Wie wir in unserer Darstellung schon betonten, verfiel das multizellulare Archesper in der Samenanlage von *P. adscharica*, die stets eine gleichartige matroklone Nachkommenschaft gab, sofort nach der Synapsis. Drei bis vier Tage vor dem Erblühen jedoch erschienen apospore Embryosäcke, die sich während der Blütezeit voll entwickelten. Die gründlichen Untersuchungen POPOFFS (1935) und GENTSCHOFFS (1938) haben gezeigt, daß, während in den sich geschlechtlich fortpflanzenden Arten der Gattung *Potentilla* nur eine der vielen Zellen des Archespors sehr früh, fast sofort nach der Synapsis anfang, einen normalen Embryosack zu entwickeln, bei den apomiktischen sogleich nach dem Verfall des Archespors die meisten Zellen des Nucellus gleichzeitig anfangen, sich apospor zu entwickeln. Infolgedessen fand man in den Samenanlagen letzterer Arten während der Blütezeit immer mehr als einen apospor entstandenen Embryosack. *Potentilla recta* entwickelt sich durchaus anders als *P. adscharica*. Durch aufeinanderfolgende Untersuchungen, dem Alter der Samenanlage nach, konnten wir feststellen, daß das multizellulare Archesper der *P. recta* im Gegensatz zu *P. adscharica* sehr spät eintritt. Erst danach, und in den meisten Fällen nach dem Erblühen, beginnen die Nucelluszellen apospore Embryosäcke zu entwickeln. Dabei fehlte es bei *P. recta* nicht an Samenanlagen, die wie in den geschlechtlichen Arten dieser Gattung während des Erblühens nur einen völlig entwickelten Embryosack enthielten. Es ist offensichtlich, daß es des Einsetzens der aposporen Entwicklung wegen bei *P. recta* zu dieser Entwicklung erst kommt, nachdem das Archesper den sporogenen Embryosack gebildet hat. Wird die Eizelle eines solchen Embryosacks durch Pollen von *P. adscharica* befruchtet, so erhält man Samen, aus denen sich die beobachteten Bastarde mit $2n = 35$ Chromosomen entwickeln, welche die Summe der haploiden Chromosomenzahl von *P. recta* ($n = 14$) und *P. adscharica* ($n = 21$) enthielten.

Der Umstand, daß bei dem apomiktischen *Hieracium aurantiacum* im Unterschied zu *P. recta* keine für eine solche Entwicklung zeugenden Nachkommen festgestellt sind, steht in völligem Einklang mit der Entwicklung des Embryos dieser Art. Bei *H. aurantiacum* setzt die apospore Entwicklung so früh ein, daß sie die Entwicklung des sporogenen Embryosacks schon in seinem Zweikernstadium zum Stillstand bringt (CHRISTOFF 1942 — Fig. 6b). Wie schon dargelegt wurde, setzt die apospore Entwicklung bei der durchaus apomiktischen Art *P. adscharica* noch früher ein, während sich die Embryosackmutterzelle in Synapsis befindet. Daraus ist zu ersehen, daß die Bastardnachkommen von *P. recta* dem späten Einsetzen der aposporen Entwicklung zu verdanken sind. Folglich ist das Auftreten geschlechtlich entstandener Individuen unter den apomikten Nachkommen von dem Zeitpunkt des Einsatzes und der Dauer der die apomiktische Entwicklung stimulierenden Reaktion bedingt.

Aus der bisherigen Darlegung wird andererseits klar, daß in an apomiktisch sich fortpflanzenden Arten reichen Pflanzengruppen mit dem Wirksamwerden einer die apomiktische Entwicklung bedingenden Erbanlage durch Bastardierung Vorbedingungen für das Variieren in den Grenzen des in der Natur vorkommenden Polymorphismus und für Polyploidie geschaffen werden.

Zusammenfassung

1. Es wurden 220 Kreuzungen zwischen 23 morphologisch und in ihrer Chromosomenzahl verschiedenen Arten der Gattung *Potentilla* ausgeführt. Die reziproken Kreuzungen ergaben uniforme Nachkommenschaften, wenn beide Eltern amphimiktisch waren. Kreuzungen, bei denen der eine Elter amphimiktisch, der andere apomiktisch war, ergaben Bastardnachkommen, wenn die amphimiktische Art als Mutterpflanze diente — und matroklone Nachkommenschaft bei der reziproken Kreuzung. Einige der Kreuzungen zeigten, daß gewisse Arten amphiapomiktisch auftreten, da sie, als Mutterpflanze verwendet, eine aus Bastarden und matroklonen Pflanzen bestehende Nachkommenschaft ergaben.

2. Einige Apomikten erzeugten mit einer großen Zahl von Bestäubern matroklone Nachkommenschaften, während andere nur mit einigen wenigen Arten solche Nachkommenschaften ergeben.

3. Die Kreuzungen zwischen amphimiktischen Arten ergaben in den meisten Fällen wenige sterile Bastarde. Bei der Bestäubung geschlechtlicher Arten mit Pollen von apomiktischen Arten erhielten wir Bastarde die in bezug auf die Fortpflanzung amphimiktisch, apomiktisch, oder amphiapomiktisch waren. Bei Bestäubung einer amphiapomiktischen Art mit Pollen einer apomiktischen erhielt man in der Nachkommenschaft matroklone Nachkommen und gleichzeitig amphimiktische und amphiapomiktische Bastarde.

4. Die F_2 -Bastardpflanzen aus den amphiapomiktischen F_1 -Bastarden stellten nach ihrer Chromosomenzahl die Summe der Verschmelzung zweier reduzierter, zweier nicht reduzierter oder einer nicht reduzierten mit einer reduzierten Gamete dar.

5. Die embryologischen Untersuchungen stellten fest, daß die apospore Entwicklung bei der apomiktischen *P. adscharica* in einem sehr frühen Stadium der Entwicklung des Archespors (nach der Synapsis) einsetzt, während diese Entwicklung bei der amphiapomiktischen *P. recta* fast immer ungefähr zur Zeit der Blüte beginnt.

6. Bei der Analyse der erlangten Ergebnisse wurde der Versuch gemacht, die Evolution der obligat apomiktischen Pflanzengruppen im Zusammenhang mit den sie charakterisierenden Erscheinungen des Polymorphismus, der Polyploidie und der Apomixis weiterhin zu klären.

Schriftenverzeichnis

- BERGMAN, B., 1935, Cytologische Studien über sexuelles und asexuelles *Hieracium umbellatum*. *Hereditas* **20**, S. 47—64.
- CHRISTOFF, M., 1928, Cytological studies in the Genus *Nicotiana*. *Genetics* **13**, S. 233—277.
- , 1940, Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei einigen Arten der Gattung *Hieracium* nach einer experimentell induzierten Chromosomenvermehrung. *Planta* **31**, S. 73—90.
- , 1942, Die genetische Grundlage der apomiktischen Fortpflanzung bei *Hieracium aurantiacum* L. *Z. f. Vererbgs.* **80**, S. 103—125.
- CHRISTOFF, M. A., 1942, Embryologische Studien über die Fortpflanzung einiger *Poa*-Arten. *Jahrbuch der Universität Sofia, Fakultät für Land- und Forstwirtschaft* **22**, S. 169—187.

- ERNST, A., 1918, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, S. 665.
- FORENBACHER, A., 1913, Rasplodne prilike u roda *Potentilla*. Rad. Jugoslavenske Akademije Znan. umjednosti 200 Mat. Prirod. Razred 55, S. 132—160.
- GENTSCHKEFF, G., 1938, Über die pseudogame Fortpflanzung bei *Potentilla*. Genetica 20, S. 398—408.
- and GUSTAFSSON, A., 1940, Parthenogenesis and pseudogamy in *Potentilla*. Botaniska Notiser, Lund 1940, S. 109—132.
- HOLMGREN, I., 1919, Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei der Gattung *Erigeron* und *Eupatorium*. Sv. vet. Akad. Hdl. 59, Nr. 7.
- MENDEL, G., 1869, Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde. Ostwalds Klassiker d. exakten Wiss. 121, S. 47—53.
- MÜNTZING, A., 1928, Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*. Hereditas 11, S. 267—283.
- , 1940, Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. Hereditas 26, S. 115—190.
- and G., 1941, Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla*. Botan. Notiser 1941, S. 237—278.
- , 1942, Recent results in *Potentilla*. Hereditas 28, S. 232—235.
- NOACK, K. L., 1939, Über *Hypericum*-Kreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von *Hypericum perforatum* L. Z. f. Vererbgs. 76, S. 569—601.
- POPOFF, A., 1935, Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Potentilla*. Planta 24, S. 510—522.
- , 1939, Karyologische Studien über die Entwicklungsvorgänge in der Gattung *Potentilla*. Zeitschr. d. Landwirtschaftl. Versuchsstationen in Bulgarien 9, S. 1—58.
- ROSENBERG, O., 1917, Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. bot. Tidskr. 11, S. 145—206.
- , 1930, Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss. L. 12 (II. L.), S. 1—66.
- SCHNARF, K., 1929, Embryologie der Angiospermen. Berlin, S. 689.
- SHIMOTOMAI, N., 1935, Zur Kenntnis der Pseudogamie bei *Potentilla*. Proc. Imp. Acad. Tokyo 11, S. 338—339.
- WINGE, O., 1917, The chromosomes. Their numbers and general importance. O. r. Soc. Trav. Labor. Carlsberg 13, S. 133—275.
- WINKLER, H., 1920, Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920, S. 231.
- WOLF, TH., 1913, Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibliotheca Botanica, 16, S. 714.
-