

(Aus dem Laboratorium für Vererbungsforschung der Universität Sofia.)

ÜBER DIE FORTPFLANZUNGSVERHÄLTNISSE DER GATTUNG *POTENTILLA*.

Von
A. POPOFF.

Mit 25 Textabbildungen und Tafel VII.

(Eingegangen am 8. September 1935.)

Das Vorhandensein von hybriden Formen in der freien Natur ist ein klarer Beweis, daß einige Arten der Gattung *Potentilla* sich geschlechtlich fortpflanzen. Schon FOCKE (1881) bemerkte, daß eine künstliche Kreuzung der Arten dieser Gattung sehr schwer erreichbar sei und in den meisten Fällen fehlschlage. Die von JOHANSSON (1905) beobachtete Konstanz der Nachkommenschaft einiger in der Natur vorkommender hybrider Formen kann als Beweis für das Vorhandensein von apomiktischer Fortpflanzung dieser Gattung gelten. Auf Grund experimenteller und cytologischer Forschung hat MÜNTZING (1928, 1931) recht eindeutig und überzeugend den Standpunkt eingenommen, daß bei einigen Formen dieser Gattung Pseudogamie vorkommt.

Von dem Wunsche beseelt, uns über die geschlechtliche Affinität der Arten dieser Gattung zu unterrichten, sind wir zu bemerkenswerten Ergebnissen in bezug auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse gelangt. Die Ergebnisse lauten zugunsten der Meinung, daß außer geschlechtlicher Fortpflanzung auch Apomixis vorkommen könne.

Eine eingehende Prüfung der verschiedenen Arten der apomiktischen Fortpflanzung in Verbindung mit dem von uns beobachteten Vorkommen bei *Potentilla* soll nicht der Zweck dieser Mitteilung sein. Nach den in der Literatur vorhandenen Angaben wird die apomiktische Fortpflanzung von Unterschieden in karyologischen Erscheinungen bei der Bildung des Embryosackes und der Embryoentwicklung begleitet. Während einige Arten von *Alchemilla* (MURBECK 1901) und *Chondrilla* (PODDUBNAJA-ARNOLDI 1933) sich parthenogenetisch fortpflanzen, ist bei *Hieracium* (ROSENBERG 1906, 1917) und *Allium* (HABERLAND 1923; MODILEVSKI 1930) Aposporie und Polyembryonie beobachtet worden. Im Hinblick auf die von uns verwendete Terminologie wollen wir uns nicht mit der Analyse der verschiedenen Auffassungen über das Vorkommen von Apomixis befassen (WINKLER 1908, 1920; ERNST 1918; SCHNARF 1929; ROSENBERG 1930). Doch halten wir für notwendig, gleich von vornherein zu bemerken, daß wir von der Auffassung WINKLERS ausgegangen sind, wonach die apomiktische Fortpflanzung alle Fälle von Zeugung einschließt, bei denen keine Verschmelzung von zwei Kernen

bzw. zwei Zellen beobachtet wurde. Die Parthenogenesis hingegen ist die apomiktische Bildung eines Embryos, der sich aus der Eizelle entwickelt, während die Apogamie die Entwicklung des Sporophyten aus somatischen Zellen des Gametophyten ist. Die Aposporie ist die Entwicklung einer somatischen Zelle des Sporophyten und nicht der Spore zum Gametophyten. Die nuzellare oder adventive Embryonie umfaßt die Fälle, in denen sich der Embryo direkt aus einer Zelle des Nuzellus oder des Integumentes bildet. Polyembryonie dagegen ist das Auftreten von zwei oder mehr Embryonen in einer und derselben Samenanlage.

Material und Methode.

Zwischen den in Tabelle 1 angegebenen Arten wurden in den Jahren 1933, 1934 und 1935 Kreuzungen nach dem Schema, wie in Tabelle 1 angegeben, vorgenommen.

Tabelle 1.

		<i>P. geoides</i>	<i>P. rupestris</i>	<i>P. alba</i>	<i>P. tormentilla</i>	<i>P. curdica</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>P. multifida</i>	<i>P. arguta</i>	<i>P. visianii</i>	<i>P. anserina</i>	<i>P. argentea</i>	<i>P. splendens</i>	<i>P. bifurca</i>	<i>P. recta</i>	<i>P. hirta</i>
	2n	14	14	28	28	56	84	28	14	28	28	42	28	56	28	28
1. <i>P. geoides</i> . . .	14		h	o	o	o	o	u	x	o	o	o	o	o	o	o
2. <i>P. rupestris</i> . . .	14	h		o	o	u	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o
3. <i>P. alba</i>	28	o	o		o	u	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
4. <i>P. tormentilla</i> . . .	28	u	o	u		u	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
5. <i>P. curdica</i>	56	o	o	o	o		u	m	o	o	o	u	m	m	o	o
6. <i>P. gracilis</i>	84	x	u	o	o	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o
7. <i>P. multifida</i>	28	o	o	u	o	m	o		o	m	o	m	o	u	x	o
8. <i>P. arguta</i>	14	o	o	o	o	o	o	o		o	u	o	u	u	m	o
9. <i>P. visianii</i>	28	o	o	o	o	u	o	o	o		o	o	o	o	o	h
10. <i>P. anserina</i>	28	o	o	o	—	—	o	o	o	o		o	o	o	—	—
11. <i>P. argentea</i>	42	o	o	o	o	m	x	o	o	m	u		m	o	m	o
12. <i>P. splendens</i>	28	o	o	o	o	u	o	o	o	u	u	u		o	o	o
13. <i>P. bifurca</i>	56	x	x	x	o	u	u	u	u	u	u	u	u		x	x
14. <i>P. recta</i>	28	u	u	o	u	u	o	u	o	u	—	m	o	x		u
15. <i>P. hirta</i>	28	—	—	—	m	m	u	m	o	u	—	m	m	m	u	

— = nicht ausgeführte Kreuzungen; u = nicht gekeimte Samen;
 o = erfolglose Kreuzungen; m = mütterliche Nachkommen;
 h = echte Hybriden; x = noch nicht gesäter Samen.

Die Hybridisierung ergab fast keinerlei Schwierigkeiten, wenn man den Umstand in Betracht zieht, daß die Arten nicht gleichzeitig blühten. Die Kastration wurde 2—3 Tage vor dem Öffnen der Blüten vorgenommen, indem die Antheren vorsichtig mit einer in absolutem Alkohol sterilisierten Pinzette entfernt wurden. Die kastrierten Blüten wurden mit einem Stückchen Pergamentpapier bedeckt. Die Bestäubung wurde 2—3 Tage nach der Kastration in dem Moment vorgenommen, als die Blüten voll geöffnet

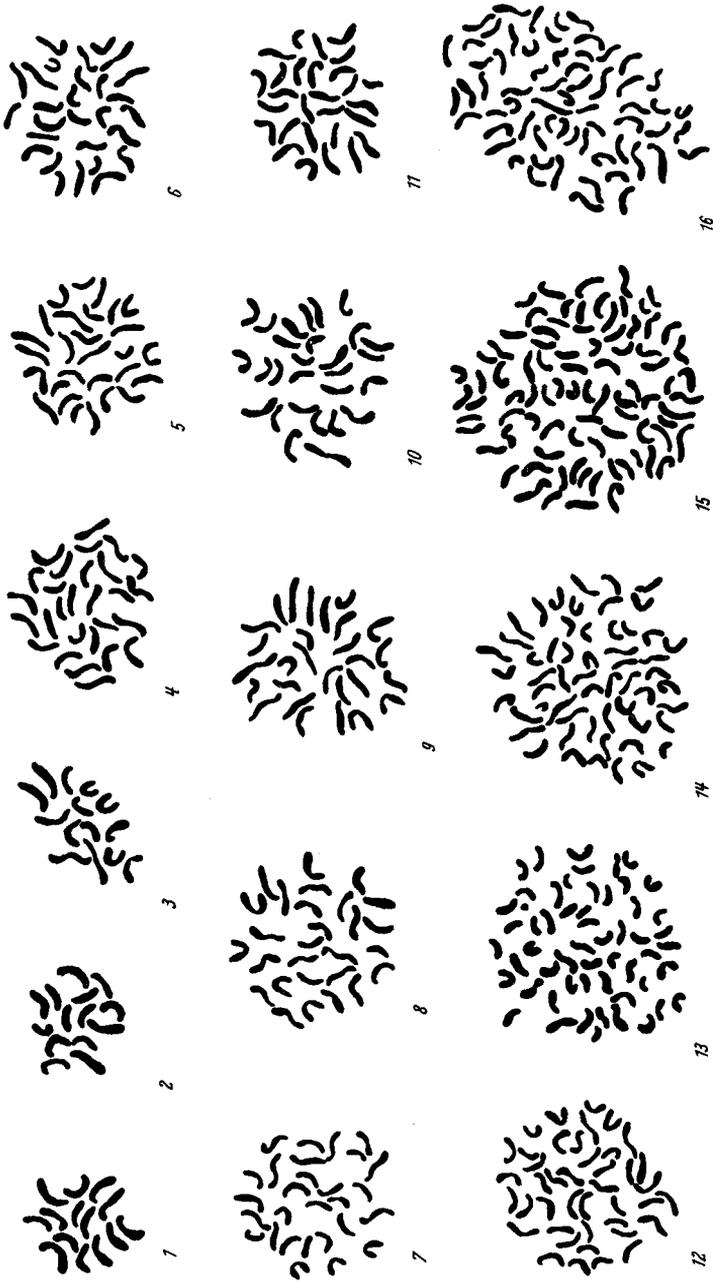


Abb. 1—16. 1. *P. goeoides* (2n = 14), 2. *P. rupestris* (2n = 14), 3. *P. arguta* (2n = 14), 4. *P. alba* (2n = 28), 5. *P. tormentilla* (2n = 28), 6. *P. multifida* (2n = 28), 7. *P. hispanit* (2n = 28), 8. *P. ansarina* (2n = 28), 9. *P. splendens* (2n = 28), 10. *P. hirta* (2n = 28), 11. *P. recta* (2n = 28), 12. *P. argentea* (2n = 42), 13. *P. bifurca* (2n = 56), 14. *P. curdica* (2n = 56), 15. *P. gracilis* (2n = 84), 16. *P. x* (2n = 63). Veogr. etwa 1450 mal.

waren. Um eine größere Menge von Pollen zu erhalten, wurden die nicht geöffneten Blüten der Vaterpflanzen ins Laboratorium getragen, in ein Glas Wasser gegeben und mit einem Glasdeckel getrennt bedeckt. Auf diese Weise gaben die Blüten eine reiche Menge Pollen für längere Zeit, wodurch die Bestäubung eine erhebliche Erleichterung erfuhr.

Das Material zur cytologischen Beobachtung wurde teils mit Navaschinlösung, teils mit Carnoylösung fixiert. Je nach ihrer Bestimmung wurden die Objekte in verschiedene Dicken geschnitten: Wurzelspitzen 8μ ; Blütenknospen zur Untersuchung der Meiosis $10\text{--}12\mu$; Knospen zur Beobachtung der Embryoentwicklung $15\text{--}20\mu$. In allen Fällen wurden die Präparate mit Hämatoxylin HEIDENHAIN gefärbt.

Experimentelle und cytologische Beobachtungen.

Der Anzahl ihrer somatischen Chromosomen nach gehören die untersuchten Arten zur polyploiden Serie mit der Grundzahl $n = 7$ (TISCHLER 1928 und SHIMOTOMAI 1929, 1930). Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, haben *P. geoides*, *P. rupestris* und *P. arguta* $2n = 14$ (Abb. 1—3), die Arten *P. alba*, *P. tormentilla*, *P. multifida*, *P. visianii*, *P. anserina*, *P. splendens*, *P. recta* und *P. hirta* $2n = 28$ Chromosomen (Abb. 4—11). *P. argentea* hat $2n = 42$ (Abb. 12), während *P. bifurca* und *P. curdica* $2n = 56$ (Abb. 13—14) Chromosomen haben. Die größte Chromosomenzahl hat *P. gracilis* mit $2n = 84$ (Abb. 15). Im Gegensatz zu unseren Angaben teilt SHIMOTOMAI (1930) mit, daß die diploide Chromosomenzahl von *P. multifida* 42 ist, von *P. recta* ebenfalls 42 und von *P. gracilis* 70. Der Unterschied der Chromosomenzahl der genannten 3 Arten, wenn dies nicht seinen Grund in verschiedener Bestimmung der Arten hat, würde sich vielleicht bei Berücksichtigung des Umstandes erklären, daß bei einigen Arten der Gattung *Potentilla* Biotypen mit verschiedener Anzahl somatischer Chromosomen vorkommen (MÜNTZING 1929, 1931).

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, waren von 200 Kreuzungen 129 (o) ergebnislos. Bei 71 Kreuzungen wurden Samen erhalten, von denen ein Teil 1934, der andere Teil 1935 gesät wurde. Samen von 13 Kreuzungen (x), die während des gegenwärtigen Jahres 1935 vorgenommen wurden, sind noch nicht ausgesät. Von den gesäten Samen sind insgesamt 21 Nachkommen gezogen worden. Die Samen der übrigen 37 Kreuzungen sind nicht aufgegangen (u), sei es wegen schwacher Entwicklung und zu geringer Anzahl, sei es aus anderen Gründen. Nur 3 der erhaltenen Nachkommen zeigen deutlich hybride Natur, indem sie, was den morphologischen Charakter anbelangt, eine Zwischenstellung den beiden Eltern gegenüber einnehmen. Diese Nachkommen, auf der Tabelle unter h bezeichnet, wurden aus Kreuzungen von *P. geoides* und *P. rupestris*, *P. rupestris* und *P. geoides* sowie *P. visianii* und *P. hirta* gewonnen. Die Nachkommen der ersteren beiden reziproken Kreuzungen sind vollkommen identisch. Die 42 von beiden Nachkommen zusammen gezogenen

Pflanzen gleichen einander und stellen ein Mittelding zwischen den Elternpflanzen dar. Die Eltern *P. geoides* und *P. rupestris* unterscheiden sich durch zahlreiche morphologische Merkmale, doch erscheint der Unterschied am klarsten bei den Blüten und Knospenformen. Während *P. rupestris* eine weit geöffnete Blüte mit rein weißen Kronenblättern hat und ihre Blütenknospen stark zugespitzt sind, blüht *P. geoides* mit geschlossenen Blüten, hat gelbgrüne Kronenblätter und runde Blütenknospen. Die Hybride dieser beiden Arten blüht mit halbgeschlossenen Blüten. Ihre Kronenblätter haben einen schwach gelbgrünen Grund und die Blütenknospen sind schwach zugespitzt. An den Wurzelspitzen der beiden Elternpflanzen zählt man 14 Chromosomen, und die Meiosis in den Pollenmutterzellen verläuft vollkommen regelmäßig. Die Hybride hat gleichfalls 14 somatische Chromosomen, regelmäßige Meiosis und entwickelt nach dem Verblühen zahlreiche Samen.

Die Kreuzung *P. visianii* × *P. hirta* ergab nur eine Pflanze, welche ihren morphologischen Merkmalen nach ein Mittelding zwischen den beiden Eltern war. *P. visianii* hat gefiederte Blätter mit etwa 10 doppelten Gliedern, während *P. hirta* fingerförmige Blätter mit 5 Gliedern hat. Die Blätter der Hybride sind gefiedert mit 7 Gliedern, ähnlicher den Gliedern der *P. hirta*. Auch diese Hybride war fertil.

Die Nachkommen der übrigen 18 Kreuzungen stellen vollkommen den Muttertyp dar. In der folgenden Tabelle 2 sind sie aufgeführt und ist auch darauf hingewiesen, wieviele Samen bei der jeweiligen Kreuzung erzielt wurden, und aus wievielen Pflanzen jede Nachkommenschaft besteht.

Tabelle 2.

Kreuzungen	Erhaltene Samen	Gekeimte Samen	Kreuzungen	Erhaltene Samen	Gekeimte Samen
1. <i>argentea</i> × <i>visianii</i>	20	12	10. <i>curdica</i> × <i>splendens</i>	32	20
2. <i>argentea</i> × <i>curdica</i>	36	10	11. <i>curdica</i> × <i>multifida</i>	12	4
3. <i>argentea</i> × <i>splendens</i>	29	10	12. <i>curdica</i> × <i>bifurca</i>	8	2
4. <i>argentea</i> × <i>recta</i>	16	5	13. <i>hirta</i> × <i>multifida</i>	12	7
5. <i>recta</i> × <i>argentea</i>	40	28	14. <i>hirta</i> × <i>curdica</i>	8	2
6. <i>multifida</i> × <i>argentea</i>	32	24	15. <i>hirta</i> × <i>tormentilla</i>	14	5
7. <i>multifida</i> × <i>curdica</i>	20	12	16. <i>hirta</i> × <i>bifurca</i>	12	7
8. <i>multifida</i> × <i>visianii</i>	16	10	17. <i>hirta</i> × <i>splendens</i>	16	7
9. <i>arguta</i> × <i>recta</i>	18	7	18. <i>hirta</i> × <i>argentea</i>	28	16

Das Erscheinen dieser Nachkommen kann nicht durch eine etwa erfolgte Kreuzung erklärt werden, da bei keinem Nachkömmling irgendein Abweichen vom Muttertyp festzustellen war. Jedes Individuum erscheint seinen morphologischen Kennzeichen nach und gemäß der Meiosis der Pollenmutterzellen, sowie in seiner Chromosomenzahl, vollkommen identisch mit der Mutterpflanze. So sind z. B. bei der Kreuzung von *P. hirta* mit einigen Arten, die sich durch verschiedene Anzahl

ihrer Chromosomen unterscheiden (*P. multifida*, $2n = 28$; *P. argentea*, $2n = 42$; *P. curdica*, $2n = 56$; *P. tormentilla*, $2n = 28$; *P. bifurca*, $2n = 56$), die erzielten Nachkommen vollkommen einander gleich und identisch mit der Mutterpflanze. Die diploide Chromosomenzahl, die stets für zwei Pflanzen jeder Nachkommenschaft festgestellt wurde, war immer 28, gleich der diploiden Chromosomenzahl von *P. hirta*. Die Meiosis der Pollenmutterzellen einiger Nachkommen verläuft wie bei der Mutterpflanze. Andererseits ergaben die reziproken Kreuzungen unter Arten, die sich ihrer Chromosomenzahl nach unterscheiden, ($\varphi\delta$ *curdica* [56] \times $\sigma\delta$ *multifida* [28]; $\varphi\delta$ *recta* [28] \times $\sigma\delta$ *argentea* [42]) Nachkommen, deren Individuen jeweils die morphologischen Merkmale und die Chromosomenzahl der Mutterpflanze aufwiesen.

Analoge Fälle sind über die Gattung *Fragaria*, die der *Potentilla* nahesteht, angegeben worden. Durch die Kreuzung von *F. virginiana* mit *F. elatior* wird eine echte Hybride erzielt, die der Vaterpflanze ähnelt. Volle Identität zwischen der Hybride und der Vaterpflanze fehlte, da die Hybriden steril waren und die Anzahl ihrer somatischen Chromosomen, die Summe (35) der haploiden Chromosomenzahl der beiden Eltern betrug ($n = 7 + n = 28$). So wurden, wie bei *Potentilla*, durch die Kreuzung von *F. vesca* mit *F. elatior*; *F. vesca* \times *F. virginiana*; *F. elatior* \times *F. vesca*; *F. elatior* \times *F. Chiloensis* und dgl. (MILLARDET 1894) Nachkommen erzielt, die vollkommen mit der Mutterpflanze identisch sind. Anfangs wurde angenommen, daß es sich auch in diesem Falle um wirkliche Hybriden handle. Neuere Prüfungen haben jedoch ergeben, daß die Nachkommen der erwähnten Kreuzungen keinen hybriden Ursprung haben. MANGELSDORF, EAST (1927) und ICHIJIMA (1930) nehmen an, daß die Nachkommen dieser Kreuzungen einer Selbstbestäubung zu verdanken sind, oder daß die erzielten Pflanzen das Ergebnis apomiktischer Entwicklung (Pseudogamie) seien. Letzthin erscheint sogar die Frage der patroklinen Bastarde bei *Fragaria*, wie die der erwähnten Kreuzung *F. virginiana* \times *F. elatior* in neuem Lichte, nachdem ICHIJIMA (1930) in der Nachkommenschaft dieser Kreuzung eine Pflanze mit der diploiden Chromosomenzahl $2n = 56$ fand, was der Chromosomenzahl der väterlichen Pflanze entspricht.

Man könnte nun vielleicht annehmen, daß die von uns erhaltenen mütterlichen Nachkommen auf Grund unerwünschter Selbstbestäubung oder durch apomiktische Fortpflanzung entstanden waren. Da die Kastration der Blüten bei der Kreuzung sehr vorsichtig vorgenommen wurde, erscheint uns eine derart große Anzahl unerwünschter Selbstbestäubungen unerklärlich. Besonders unwahrscheinlich ist, daß unerwünschte Selbstbestäubung bei der Kreuzung von *P. hirta* mit den übrigen Arten vorlag, denn ein solcher Fall müßte bei der erhaltenen Nachkommenschaft in Erscheinung treten. Die Meiosis in den Pollenmutterzellen von *P. hirta* verläuft sehr unregelmäßig. Während der

heterotypischen Metaphase wurden univalente Chromosomen (Abb. 17) beobachtet, die durch heterotypische Anaphase sich unregelmäßig zwischen den Polen verteilen (Abb. 18, 20) oder verstreut im Plasma der Zellen

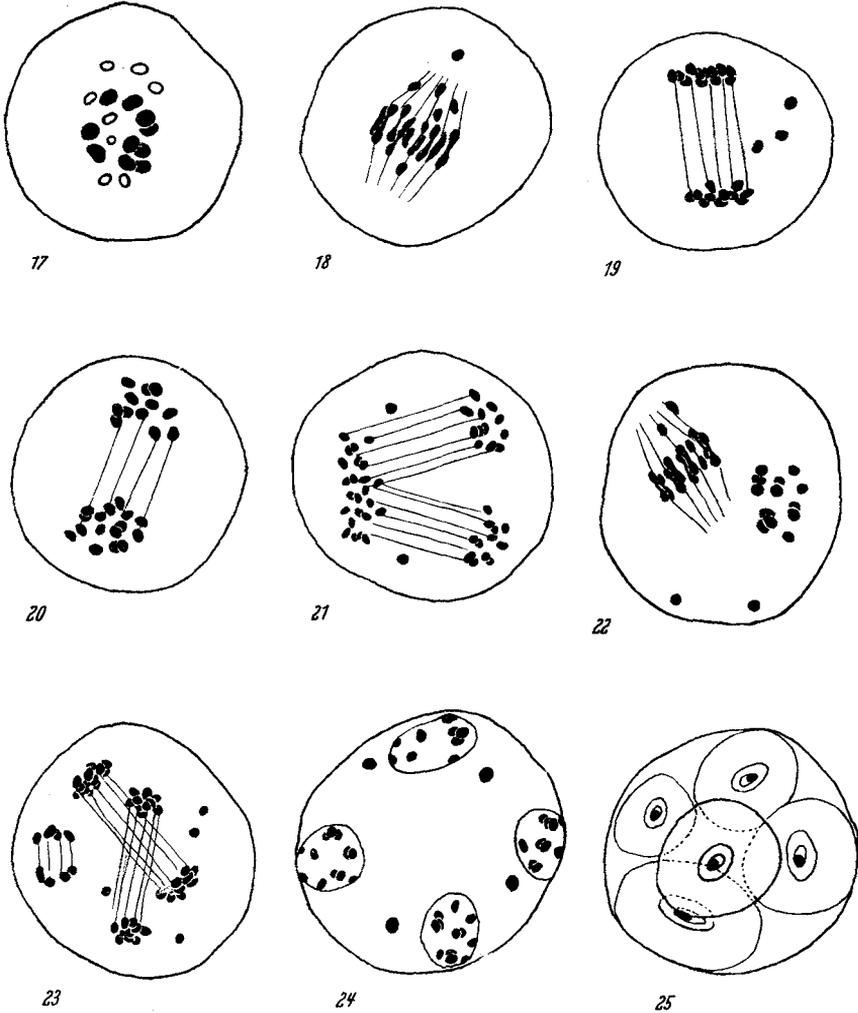


Abb. 17–25. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *P. hirta*. Vergr. etwa 1450 mal.

verbleiben (Abb. 19) und während der zweiten Teilung sich längsspalten (Abb. 23). Aus diesem Grunde ist während der späten Telophase eine verschiedene Anzahl Chromosomen, die im Kern der künftigen Pollen eingeschlossen sind, zu beobachten (Abb. 24). Die zweite Teilung verläuft gleichfalls mit gewissen Unregelmäßigkeiten (Abb. 22), und

manchmal wird die Erzeugung von Pentaden (Abb. 25) beobachtet. Es ist klar, daß ein durch eine solche Reduktionsteilung erhaltener Pollen keine gleiche Chromosomenzahl enthält, und somit müßte bei Selbstbestäubung eine Nachkommenschaft erwartet werden, die aus chromosomalen Aberranten, die sich morphologisch unterscheiden, bestünde. Von den Kreuzungen zwischen *P. hirta* und den übrigen Arten sind 6 Nachkommen entstanden, von denen insgesamt 44 Pflanzen aufgezogen wurden. Diese Pflanzen sind jedoch einander vollkommen gleich und identisch mit der Mutterpflanze. Unter Berücksichtigung des unregelmäßigen Verlaufs der Meiosis bei *P. hirta* läßt das Fehlen des Aufspaltens bei der Nachkommenschaft darauf schließen, daß sie nicht das Produkt unerwünschter Selbstbestäubung ist.

Das Fehlen unerwünschter Selbstbestäubung wurde überprüft durch einen besonderen Versuch. Es wurden von *P. hirta* etwa 80 Blüten kastriert und ein Viertel dieser Blüten ohne irgendeine Auswahl mit dem Pollen von *P. argentea* bestäubt, ein anderes Viertel mit dem Pollen von *P. tormentilla*, während etwa 40 Blüten unbestäubt gelassen wurden. Während die bestäubten Blüten reichlich Samen hervorbrachten, wurde in den unbestäubten Blüten kein einziger Samen erzielt. Der gleiche Versuch wurde mit gleichem Ergebnis bei Bestäubung von *P. multifida* durch *P. curdica* und *P. argentea* ausgeführt. Die Kastrationsversuche beweisen folglich, daß die Nachkommen unserer Kreuzungen nicht auf unerwünschte Bestäubung zurückzuführen sind, sondern daß in diesem Falle das Vorhandensein apomiktischer Entwicklung angenommen werden muß. Andererseits beweisen diese Versuche, daß der fremde Pollen irgendeinen stimulativen Einfluß auf die Bildung des Embryos ausüben muß, da nur von den bestäubten Blüten Samen erhalten wurden.

Das Vorhandensein einer apomiktischen Fortpflanzung bei der Gattung *Potentilla* wird jedoch noch weit sicherer durch folgende Beobachtung bestätigt. Wir fanden unter den Arten des botanischen Gartens der landwirtschaftlichen Fakultät in Sofia eine vollständig sterile Pflanze, in deren Wurzelspitzen $2n = 63$ Chromosomen (Abb. 16) gezählt wurden. Ihrem Äußeren nach ähnelt diese Pflanze sehr stark der *P. argyrophylla* und *P. atrosanguinea*, nur daß sie gelb blüht. Im Sommer 1933 ergaben einige ihrer Blüten, wahrscheinlich durch Insektenübertragung von fremdem Pollen, Samen, von denen wir eine Nachkommenschaft von 22 Individuen aufzogen, die vollkommen einander glichen und mit der Mutterpflanze identisch waren. Die diploide Chromosomenzahl von etwa 10 Individuen dieser Nachkommenschaft betrug gleichfalls $2n = 63$. Seit 2 Jahren sind die Nachkommen, wie die Mutterpflanze, die zusammen gepflegt werden, steril. Es ist folglich klar, daß die beschriebene mütterliche Nachkommenschaft apomiktische Herkunft besitzt.

Die Ergebnisse der experimentellen Beobachtungen beweisen, daß drei der untersuchten Arten (*P. geoides*, *P. rupestris* und *P. visianii*) sich

geschlechtlich fortpflanzen. Ob diese Arten sich auch apomiktisch zu entwickeln vermögen, ist nicht völlig geklärt; doch ist für die Arten *P. argentea*, *P. curdica*, *P. multifida*, *P. recta*, *P. arguta* und *P. hirta* bewiesen, daß sie sich apomiktisch fortpflanzen, wobei die stimulative Einwirkung des Pollens die Embryobildung verursacht. Die Fortpflanzungsweise der übrigen 6 Arten bleibt unklar wegen des Fehlens genügender Nachweise. Die Samen, die durch Kreuzung dieser Arten erzielt wurden, keimten nicht, und es entzieht sich unserer Kenntnis, ob hierfür die genetische Konstitution der Samen oder technische Gründe die Ursache bilden.

Ähnliche Ergebnisse bezüglich der Fortpflanzung der Gattung *Potentilla* hat auch MÜNTZING (1928, 1931) erzielt, als er einige Formen von *P. argentea*, *P. collina*, *P. Tabernaemontani* und *P. Grantzii* untersuchte. Ein Teil dieser Formen war vollständig fertil, während andere teilweise oder völlige Pollensterilität aufwiesen. Aus der Kreuzung dieser Formen sind mit den Mutterpflanzen identische Nachkommen erzielt worden, die in zweiter Generation konstant blieben. Kastrationsversuche haben gezeigt, daß diese Nachkommen ein Produkt apomiktischer Entwicklung sind. Auf Grund dieser Befunde, wie cytologischer Beobachtungen der somatischen Chromosomen und der Meiosis der Pollenmutterzellen, ist MÜNTZING der Meinung, daß einige Arten der Gattung *Potentilla* sich durch Pseudogamie fortpflanzen. Er legt in diesen Begriff den von FOCKE (1881) gegebenen Sinn, daß Pseudogamie die parthenogenetische Entwicklung der unbefruchteten Eizelle zum Embryo unter dem stimulativen Einfluß des fremden Pollens sei.

Beobachtungen der Embryoentwicklung.

Um uns besser über den Charakter der apomiktischen Fortpflanzung der Gattung *Potentilla* zu unterrichten, haben wir deren Embryoentwicklung untersucht, allerdings nur bei den Arten *P. multifida*, *P. hirta* und teilweise *P. geoides*. Etwa 30 Blüten von *P. multifida* wurden mit dem Pollen von *P. curdica* bestäubt und ebensoviele Blüten wurden isoliert und der Selbstbestäubung überlassen. Die für die Versuche bestimmten Blütenknospen wurden der Reihe nach je nach 12 Stunden fixiert. Die Embryoentwicklung bei *P. hirta* wurde gleichzeitig bei mit Pollen von *P. argentea* bestäubten Blüten, bei selbstbestäubten und bei kastrierten unbestäubten Blüten beobachtet. Die Blütenknospen, die zur Prüfung herangezogen wurden, fixierten wir nach einem bestimmten Zeitraum, um die ersten Anzeichen des Erscheinens und der Entwicklung des Embryos festzuhalten. Die Beobachtungen bei *P. geoides* erstreckten sich nur auf selbstbestäubte Blüten.

Das Studium der Blütenknospen von *P. multifida* stellte sich als sehr interessant dar. Weder in den mit fremdem Pollen bestäubten noch in den selbstbestäubten Blüten wurden Überbleibsel der Pollenschläuche in der

Mikropyle oder über dem oberen Teil des Embryosackes beobachtet, wie dies sehr klar bei der amphimiktischen Art *P. geoides* beobachtet wurde. Bei *P. multifida* keimt der auf die Narbe gefallene Pollen, doch scheint der Pollenschlauch seine Entwicklung vor der Erreichung der Mikropyle einzustellen. Eine wirkliche Befruchtung erfolgt demnach weder nach erfolgter Selbstbestäubung noch nach fremder Bestäubung. Auf Grund dieser Beobachtung, sowie nach den Ergebnissen unserer Kreuzungen sind wir geneigt anzunehmen, daß *P. multifida* eine obligat apomiktische Art ist.

Da die Entwicklung des Embryos auf gleiche Weise mit fremdem Pollen wie bei selbstbestäubten Blüten vor sich geht, ist auch deshalb schon auf den obligaten Charakter der apomiktischen Fortpflanzung von *P. multifida* zu schließen. In beiden Fällen tritt der Embryo einige Tage nach der Bestäubung auf, wobei im ersten Entwicklungsmoment eine nuzellare Polyembryonie beobachtet wird. Ein solcher Fall ist in Abb. 1 (Tafel VII) dargestellt. Man kann leicht 3 getrennte Embryonen unterscheiden, die nahezu gleichzeitig aus den nuzellaren Zellen nahe der Mikropyle entstehen. In anderen Fällen haben wir zwei bis drei Embryonen in einer Samenanlage stets im oberen Teil des Embryosackes, und zwar in der Gegend des Eiapparates um die Mikropyle herum, beobachtet. Es scheint, daß die kleinen und später erscheinenden Embryonen bald nach ihrem Entstehen degenerieren, da in den älteren Samenanlagen nur ein einziger kräftig entwickelter Embryo zu finden ist.

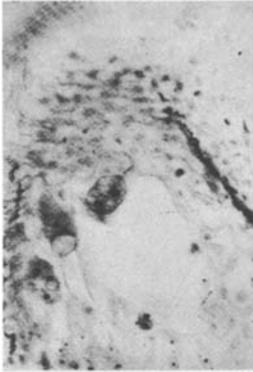
Was die apomiktische Fortpflanzung anbelangt, so stimmen diese Beobachtungen der Embryoentwicklung von *P. multifida* mit den Versuchsergebnissen überein. Auf Grund dieser Beobachtungen können wir den Charakter der Apomixis aber noch nicht sicher feststellen, da wir nicht die Möglichkeit hatten, die Bildung der Makrosporen und die Embryosackentwicklung zu beobachten. Jedoch scheint Nuzellarembryonie die höchstwahrscheinliche Fortpflanzungsweise zu sein.

Es ist interessant festzustellen, daß auch bei *P. geoides*, bei welcher die experimentelle Prüfung beweist, daß sie sich amphimiktisch entwickelt, Beweise für das Vorhandensein apomiktischer Entwicklung vorliegen. Die Versuchsergebnisse beweisen, daß die Befruchtung bei dieser Art regelmäßig verläuft. Zu dem gleichen Schluß führen auch die Beobachtungen über die Embryoentwicklung, da fast stets Reste des Pollenschlauches im oberen Teil des Embryosackes oder in der Mikropyle beobachtet wurden (Abb. 2, Tafel VII). Für gewöhnlich entwickelt sich der Embryo aus der befruchteten Eizelle, jedoch werden auch, obgleich selten, Embryonen nuzellaren Ursprungs beobachtet. In den Abb. 2 und 3 (Tafel VII) sind zwei aufeinander folgende Schnitte einer Samenanlage eines solchen Falles wiedergegeben. Im ersten Schnitt (Abb. 2, Tafel VII) ist der zweizellige Embryo sichtbar, der aus der Eizelle entspringt. Im zweiten Schnitt ist deutlich ein Embryo erkennbar (Abb. 3, Tafel VII),

der aus der Wand des Embryosackes entspringt. Das Vorhandensein von Nuzellarembryonie bei *P. geoides* läßt die Annahme zu, daß diese Art sich sowohl geschlechtlich als auch apomiktisch fortpflanzt.

Amphiapomiktische Arten sind bei der Gattung *Hieracium* bekannt, wie auch bei der *Potentilla* nahestehenden Gattung *Rubus*. Nach Angaben LIDFORSS (1914) ist *Rubus nemoralis* eine Art, welche mit *Rubus caesius* gekreuzt, sowohl eine Nachkommenschaft von echten Hybriden ergibt, welche in der zweiten Generation aufspaltet, als auch eine solche, die mit der Mutterpflanze identisch ist und in den nachfolgenden Generationen konstant bleibt. Zur Erklärung des gleichzeitigen Vorhandenseins apomiktischer und geschlechtlicher Fortpflanzung in diesem Falle nimmt BAUR (1914) an, daß *Rubus nemoralis* zwei Arten Eizellen erzeugt. Die eine Art Eizelle ist normal und erzeugt nach der Befruchtung hybride Nachkommen. Der andere Typ Eizelle entwickelt sich parthenogenetisch unter dem Einfluß von fremdem Pollen und ergibt muttergleiche Nachkommen. Im Zusammenhang hiermit hält WINKLER (1920) jedoch die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, daß die mit der Mutterpflanze identischen Exemplare durch nuzellare oder Adventivembryonie entstanden seien. Gemäß unseren experimentellen Beobachtungen pflanzt sich *P. geoides* geschlechtlich fort. Aus der Kreuzung von *P. geoides* mit *P. rupestris* wurde eine reine hybride Nachkommenschaft erhalten. Es muß jedoch bemerkt werden, daß diese Nachkommenschaft nur aus 16 Pflanzen bestand. Wir wissen nicht, ob bei Aufzucht einer zahlreicheren Nachkommenschaft sich nicht auch der Mutterpflanze gleiche Exemplare zeigen würden. Wenn der Umstand berücksichtigt wird, daß wir Nuzellarembryonie bei *P. geoides*, wenn auch nur in seltenen Fällen, beobachtet haben, so erscheint uns die Auslegung WINKLERS für den *Rubus*-Fall in bezug auf die Fortpflanzungsvorgänge bei *P. geoides* als sehr wahrscheinlich.

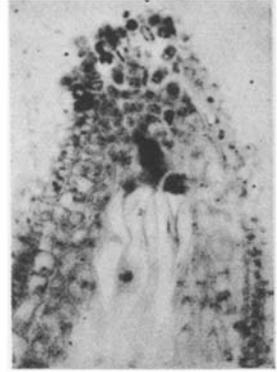
Die Embryoentwicklung bei *P. hirta* verläuft auf gleiche Weise bei den mit fremdem Pollen bestäubten, wie bei den selbstbestäubten Blüten. Es hat den Anschein, als ob in beiden Fällen eine wirkliche Befruchtung nicht stattfände, da der Pollenschlauch die Mikropyle nicht erreicht. Dieser Umstand, mit den Kreuzungsbefunden und Beobachtungen der Meiosis der Pollenmutterzellen verglichen, spricht zugunsten einer obligat apomiktischen Fortpflanzung. Bei der Bildung des Embryosackes von *P. hirta* verdienen gewisse Tatsachen erwähnt zu werden. So werden manchmal in ein und derselben Samenanlage zwei getrennte, vollkommen entwickelte Embryosäcke beobachtet (Abb. 4, Tafel VII). Es scheint, daß in einigen Fällen die Bildung von zwei Embryosäcken nahezu gleichzeitig erfolgt. Die Abb. 5 und 6 (Tafel VII) stellen eine Samenanlage dar, in welcher an zwei verschiedenen Stellen die Bildung von Embryosäcken zu beobachten ist. Die Kerne des einen Embryosackes (Abb. 5, Tafel VII) befinden sich im Zustande der Teilung, während die Kerne des anderen



1



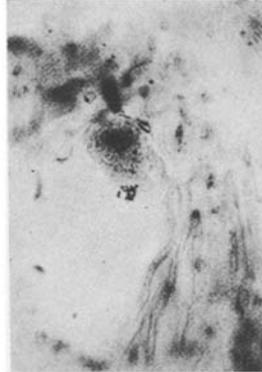
2



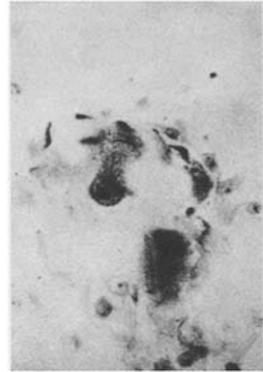
3



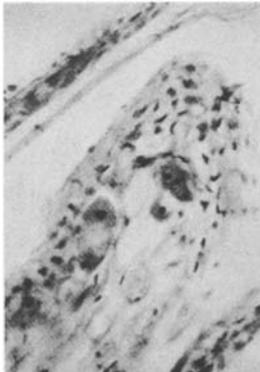
4



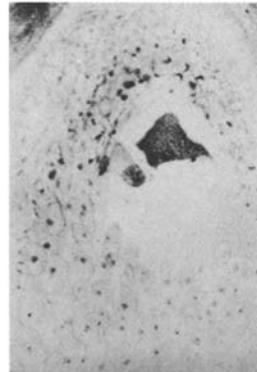
5



6



7



8

(Abb. 6, Tafel VII) im Ruhestadium sind. In anderen Samenanlagen wiederum erscheint der eine Embryosack viel früher entwickelt als der andere. So sind in Abb. 7 (Tafel VII) neben dem vollständig entwickelten Embryosack die ersten Anfangsstadien eines zweiten zu sehen. Mit dem Heranwachsen der Samenanlage degeneriert der eine Embryosack, und mit dem Erscheinen des Embryos ist nur noch ein Embryosack zu erkennen. Dieser Degenerationsvorgang deutet stark auf Vorhandensein von Aposporie hin, und zwar muß dabei erwähnt werden, daß FORENBACHER (1913) Aposporie bei *P. sylvestris (tormentilla)*, obgleich autonom, beobachtete.

Der Embryo von *P. hirta* in mit fremdem Pollen bestäubten und selbstbestäubten Blüten entwickelt sich gewöhnlich aus jenen Kernen, die dem Eiapparat eines normalen Embryosackes entsprechen. Manchmal ist jedoch die Bildung von adventiven Embryonen zu beobachten, wie dies Abb. 8 (Tafel VII) zeigt.

Bei der Untersuchung der kastrierten unbestäubten Blüten dieser Art konnten wir in keinem Falle die Bildung eines Embryos feststellen. Wir schließen daraus, wie aus den entsprechenden Versuchen, daß der stimulative Einfluß des Pollens notwendig zur Embryobildung ist. Am 6. Tage nach der Kastration der unbestäubten Blüten traten an Stelle einer Embryobildung im Embryosack Degenerationsvorgänge ein, die durch eine Alveolierung der Kerne angedeutet sind.

Zusammenfassung.

1. In der vorliegenden Arbeit werden experimentelle und cytologische Untersuchungen in bezug auf die Fortpflanzungserscheinungen einiger Arten der Gattung *Potentilla* mitgeteilt. An 15 Arten dieser Gattung wurde die diploide Chromosomenzahl festgestellt.

2. Die Ergebnisse der Kreuzungen dieser Arten in allen möglichen Kombinationen haben den Beweis ergeben, daß bei einigen davon die Fortpflanzung eine apomiktische ist. Die entsprechenden cytologischen und experimentellen Untersuchungen sprechen zugunsten dieser Auffassung und beweisen, daß in diesem Falle die apomiktische Fortpflanzung auf Nuzellarembryonie, stimuliert durch das Wachstum sowohl von fremdem wie von eigenem Pollen, zurückzuführen ist.

3. Es liegen cytologische Beweise dafür vor, daß bei der amphimiktisch sich fortpflanzenden Art *P. geoides* auch Nuzellarembryonie vorkommen kann.

Literaturverzeichnis.

- Baur, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 2. Aufl. Berlin 1914. — Ernst, A.: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich, S. 665. Jena 1918. — Focke, W. O.: Die Pflanzenmischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse, S. 589. Berlin 1881. — Forenbacher, A.: Rasplodne prilike

u roda *Potentilla*. Rad. Jugoslavenske Akademije, Mat.-Prirod. Razred, Knjiga 200, p. 132—160. Zagreb 1913. — **Haberlandt, G.**: Zur Embryologie von *Allium odorum*. Ber. dtsh. bot. Ges. 41, 174 (1923). — **Ichijima, K.**: Studies on the Genetics of *Fragaria*. Z. Abstammungslehre 55, 4 (1930). — **Johansson, K.**: Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der *Potentilla verna* (L. et p.) LEHM. et auct. plur., mit besonderer Berücksichtigung der gotländischen Formen. Arch. of Bot. 2 (1905). — **Lidfors, B.**: Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Z. Abstammungslehre 12, 1—13 (1914). — **Mangelsdorf, A. J.** and **E. M. East**: Studies on the Genetics of *Fragaria*. Genetics 12, 297—339 (1927). — **Millardet, M. A.**: Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. Sci. physiol. et nat., Bordeaux 4, 347—372 (1894). — **Modilewski, I.**: Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum*. Bull. Jard. Bot. Kieff 1930. — **Müntzing, A.**: Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*. Hereditas (Lund) 11, 267—283 (1928). — Notes on the cytology of some apomictic *Potentilla* species. Hereditas (Lund) 15, 166—178 (1931). — **Murbeck, S.**: Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr. 36, H. 2 (1901). — **Poddubnaja-Arnoldi, W. A.**: Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen *Chondrilla*-Arten. Planta (Berl.) 19, 46—86 (1933). — **Rosenberg, O.**: Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. dtsh. bot. Ges. 24, 157—161 (1906). — Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. bot. Tidsskr. 1917 II, 14. — Apogamie und Parthenogenese bei Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. 2, Lief. 12, S. 1—66. 1930. — **Shimotomai, N.**: Über die Chromosomenzahlen bei einigen Potentillen. Science Reports of the Tohoku Imp. University, Forth series Biology, Vol. 4, Nr. 2. 1929. — Chromosomenzahlen und Phylogenie bei der Gattung *Potentilla*. J. Sci. Hiroshima Univ., Sez. B. Div. 2, 1, Art. 1 (1930). — **Schnarf, K.**: Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, Bd. 10, S. 2. 1929. — **Tischler, G.**: Über die Verwendung der Chromosomenzahlen für phylogenetische Probleme bei Angiospermen. Biol. Zbl. 48, 321—345 (1928). — **Winkler, H.**: Über Parthenogenese und Apogamie im Pflanzenreich, S. 166. Jena 1908. — Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche, S. 231. Jena 1920.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII.

Die Aufnahmen 1, 2, 3, 4, 7 und 8 wurden mit einem Zeiß Apochr. 8 und Okular 6, die Aufnahmen 5 und 6 mit Zeiß Apochr. 2 und Okular 2 hergestellt. Dementsprechend haben die Abb. 1, 2, 3, 4, 7 und 8 eine Vergrößerung von 220mal und die Abb. 5 und 6 eine solche von 350mal.

Abb. 1. *Potentilla multifida* (drei Nuzellarembryonen).

Abb. 2. *Potentilla geoides* (ein zweizelliger Embryo und daneben eine von den Synergiden. Weiter oben sind Reste des Pollenschlauches sichtbar).

Abb. 3. *Potentilla geoides*. In derselben Samenanlage ein adventiver Embryo.

Abb. 4. *Potentilla hirta*. Zwei Embryosäcke in ein und derselben Samenanlage, mit entwickeltem Eiapparat.

Abb. 5. *Potentilla hirta*. Die Embryosackentwicklung in zwei Kernstadien.

Abb. 6. *Potentilla hirta*. Die Embryosackentwicklung in zwei Kernstadien.

Abb. 7. *Potentilla hirta*. Zwei Embryosäcke in derselben Samenanlage. Der eine vollkommen entwickelt, der andere, links unten, im Zweikernstadium.

Abb. 8. *Potentilla hirta*. Reste des degenerierten Eiapparates. Seitwärts ein adventiver Embryo.