

# Muttergleiche Nachkommen nach interspezifischen Kreuzungen bei Blütenpflanzen<sup>1</sup>

Von ALFRED ERNST, Zürich

Bastarde und ihre Nachkommen vereinigen Merkmale und Eigenschaften ihrer beiden Eltern. Diese Aussage stimmt nur mit Einschränkungen. Sie ist richtig, wenn Vater und Mutter naheverwandten systematischen Einheiten, wie reinen Linien, Sippen, Varietäten oder Unterarten derselben Linnéschen Art, angehören. Nur für die Nachkommen solcher Elternpaare ist die Gültigkeit der in neuester Zeit wieder so viel diskutierten «Vererbungsgesetze», besser gesagt der sogenannten Mendelschen Vererbungsregeln, – mehr oder weniger – sichergestellt. Auch nach Kreuzungen zwischen verschiedenen Linnéschen Arten von Pflanzen und Tieren werden ersichtlich einzelne Merkmale nach diesen Regeln übertragen. Darüber hinaus liegen die Verhältnisse bei den Blütenpflanzen wesentlich anders als bei den Tieren. Bastardierung spielt beim Zustandekommen der Formenmannigfaltigkeit in der Pflanzewelt eine ungleich wichtigere Rolle als im Tierreich.

In der systematischen und genetischen Zoologie sind Kreuzungsmöglichkeit und Kreuzungsunmöglichkeit – Interkompatibilität und Inkompatibilität – für die Abgrenzung der Arten innerhalb grosser Formenkreise wohl ausschlaggebend. Bei den Pflanzen sind die Grenzen für Kreuzungsmöglichkeiten wesentlich weiter. Der Nachweis der Kreuzbarkeit guter Arten ist schon von LINNÉ durch die Kreuzung von *Tragopogon pratensis* ♀ mit *Tragopogon porrifolius* ♂ aufgezeigt worden. Die sich anschliessende botanische Bastardforschung des 18. und der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts sah ihr Ziel fast ausschliesslich in der Erzeugung von *Artbastarden*. Durch den Nachweis der Kreuzbarkeit von Arten hat KOELREUTER<sup>2</sup> überhaupt erst den einwandfreien Nachweis geschlechtlicher Differenzierung und Fortpflanzung der Gewächse erbracht. Über *Artbastarde* berichten in der Hauptsache die Untersuchungen von GÄRTNER<sup>3</sup>, die *Nouvelles recherches sur l'hybridité*

*dans les végétaux* von NAUDIN<sup>1</sup>, und sie sind auch Hauptgegenstand der umfassenden Darstellung aller vorangegangenen Bastardforschungen in dem Werk FOCKE<sup>2</sup> über die Pflanzenmischlinge. Die Kreuzungsmöglichkeit zwischen Arten derselben Gattung und sogar von Arten verschiedener Gattungen ist durch die ältere Bastardforschung in jeder Hinsicht sichergestellt. Sie hat auch bereits aufgezeigt, dass die pflanzlichen Art- und Gattungsbastarde in der Angleichung an die Erscheinungsform der Eltern sich sehr verschieden verhalten. Lange nicht alle Artbastarde nahmen die anfänglich erwartete intermediäre Stellung zwischen den Eltern ein; der einen oder anderen Elternart ähnliche Bastarde hatten sich als relativ häufig erwiesen.

Hatte man sich im 19. Jahrhundert mit der blossen Feststellung dieser verschiedenen Übereinstimmungsgrade zwischen Eltern und Nachkommen begnügt, so wurden nach 1900, also nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln und dem nachfolgend raschen Aufstieg der experimentellen Vererbungsforschung, die Untersuchungen über die Fertilitätserscheinungen der Artbastarde, die Entstehung und Zusammensetzung ihrer Nachkommenschaften – Konstanz oder Aufspaltung – zu einem besonderen, auf das Evolutionsproblem gerichteten Zweige der Vererbungsforschung. Die Kombination embryologisch-zytologischer und experimentell-genetischer Forschung ergab, dass die als *einsitzige*, mutter- oder vatergleiche Bastarde bezeichneten Nachkommen aus interspezifischen Bestäubungen eine sehr verschiedene Entstehung haben können. Nur ein kleiner Teil derselben verdankt seinen Ursprung *Kreuzbefruchtungen*; wohl die grössere Zahl der für Bastarde gehaltenen elterngleichen Nachkommen ist *nicht* amphimiktischen Ursprungs.

Über geschlechtlich erzeugte elternähnliche oder elterngleiche Nachkommen können wir uns – verglichen mit denjenigen anderer Entstehungsmöglichkeiten – kurz fassen.

DE VRIES<sup>3</sup> hat Bastarde, welche mehr nach dem

<sup>1</sup> Zusammenfassung und Diskussion der Resultate einiger mit Subventionen der J.-Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene in Zürich durchgeföhrten und im «Archiv» der Stiftung (Band 26, 1951/52) bereits publizierten und noch zu publizierenden genetischen Untersuchungen.

<sup>2</sup> J. G. KOELREUTER, Leipzig 1761–1766; OSTWALDS Klassiker, Nr. 41 (Verlag W. Engelmann, Leipzig 1893).

<sup>3</sup> C. F. GÄRTNER, *Bastarderzeugung im Pflanzenreich* (Verlag K. F. Hering & Co., Stuttgart 1849).

<sup>1</sup> M. CH. NAUDIN, Ann. Sci. nat. Bot. [4], 19, 180–203 (1863).

<sup>2</sup> W. O. FOCKE, *Die Pflanzenmischlinge* (Verlag Gebr. Bornträger, Berlin 1881).

<sup>3</sup> H. DE VRIES, *Mutationstheorie*, 2. Bd. (Verlag Veit & Co., Leipzig 1903), S. 20.

einen oder andern Elter hinneigen, als *goneoklin*, diejenigen, welche den Typus eines der beiden Eltern – mit Ausschluss des andern – aufweisen, als *einseitig* bezeichnet. In neuerer Zeit sind diese Bezeichnungen durch *metro-* und *patroklin* und *metro-* und *patromorph* ersetzt worden. Sie entstehen nach den Ergebnissen der neuen Bastardanalysen (vgl. z.B. RENNER<sup>1</sup>) zumeist dann, wenn in den interspezifischen Kreuzungen die prävalierenden Merkmale zur Hauptsache oder ganz von einem der beiden Eltern stammen. Es handelt sich also um amphimiktisch entstandene Bastarde mit mehr oder weniger vollständiger Dominanz des mütterlichen oder väterlichen Phänotypus. Vollständige Übereinstimmung zwischen dem einen Elterntypus und dem einseitigen Bastard ist nach Kreuzung von Arten zu erwarten, die sich in wenigen Merkmalen unterscheiden. Je grösser die Zahl der differenten Merkmale, um so geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass ihre dominanten Alternativen derselben Elternform zu kommen, um so seltener also auch eine vollkommene Übereinstimmung der Bastarde mit der einen Elternart.

Besonders häufig sind *einseitige* Bastarde als Nachkommen aus Kreuzungen zwischen Arten mit verschiedener Chromosomenzahl erhalten worden. Zumeist hat die Art mit der grösseren Chromosomenzahl auch den grösseren Einfluss auf den Phänotypus des Mischlings. Die ersten sichern Angaben über solche einseitige Bastarde gehen auf MILLARDETS<sup>2</sup> Kreuzungsversuche mit *Fragaria*-Arten zurück, auf eine Zeit, da die später als so wichtig erkannte Korrelation zwischen Chromosomenzahl und Kreuzungseignung noch gänzlich unbekannt war. MILLARDET hat den hybridogenen Ursprung der von ihm erhaltenen, zumeist metromorphen, seltener patromorphen Nachkommen nach Kreuzungen zwischen den europäischen *Fragaria*-Arten unter sich und mit Kulturformen amerikanischer Arten verneint und sie als «faux hybrides» und den Vorgang ihrer Entstehung als «fausse hybridation» bezeichnet. Die Millardetschen Angaben haben schon bald nach Beginn der modernen Erblichkeits- und Bastardforschung berechtigtes Interesse gefunden und zur Nachprüfung und Aufklärung angeregt. Es ist nicht möglich, an dieser Stelle die anderorts bereits gegebenen Übersichten über den jetzigen Stand der *Fragaria*-Bastardforschung<sup>3</sup> zu wiederholen. Es ist zweifellos richtig, dass in der Gattung *Fragaria* nach interspezifischen Bestäubungen neben oder an Stelle echter Artbastarde muttergleiche oder mutter- und vatergleiche Nachkommen entstehen, wenn auch vorsichtigerweise gesagt werden muss, dass ihre zytologischen Belange auch heute noch sehr unübersichtlich und ungeklärt geblieben sind.

<sup>1</sup> O. RENNER, *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, Bd. II, Lief. 7 (II, A) (Verlag Gebr. Bornträger, Berlin 1929), S. 16.

<sup>2</sup> M.A. MILLARDET, *Mém. Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux* 4, 361 (1894).

<sup>3</sup> A. ERNST, *Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich* (Verlag G. Fischer, Jena 1918), S. 368; *Maternal hybrids* 2., Arch. J.-Klaus-Stiftg., Zürich 26, 277 (1952).

Weitaus die grosse Mehrzahl der früher als einseitige Bastarde («maternal hybrids») bezeichneten Nachkommen aus interspezifischen Bestäubungen gehen nicht aus der Vereinigung von Gameten der beiden gekreuzten Arten hervor. Sie sind nicht amphimiktischen, sondern apomiktischen Ursprungs und beruhen auf spontaner oder durch die Fremdbestäubung induzierter Samen- und Embryobildung. Vier verschiedene Haupttypen ihrer Entstehung sind nunmehr nachgewiesen:

1. muttergleiche Nachkommen nach Kreuzungen an und mit autonom-apomiktischen Arten;
2. muttergleiche Nachkommen nach Kreuzungen infolge induziert-apomiktischer Samenbildung (Pseudogamie);
3. muttergleiche Nachkommen nach Kreuzungen durch induzierte *Haplo*-Parthenogenesis;
4. muttergleiche Nachkommen nach Kreuzungen durch induzierte *Diplo*-Parthenogenesis.

Von diesen vier Typen sind 1 und 2 durch unzählige Untersuchungen nachgewiesen und auch längst aus umfassenden Gesamtdarstellungen<sup>1</sup> bekannt. Sie sind im nachfolgenden nur zur Sicherung von Übersicht und Zusammenhang kurz charakterisiert. Eingehender behandelt wird der dritte Typus der Entstehung muttergleicher Nachkommen infolge induzierter Haplo-Parthenogenesis und schliesslich, insbesondere auf Grund der Resultate der eigenen Untersuchungen, Entstehung und Bedeutung von Nachkommenschaften aus interspezifischen Bestäubungen an intraspezifisch obligat sexuellen Arten durch hybridogen induzierte *Diplo*-Parthenogenesis dargelegt.

#### 1. Muttergleiche Nachkommen nach interspezifischen Bestäubungen an und mit autonom-apomiktischen Arten

Gleichzeitiges Auftreten muttergleicher Nachkommen neben typischen Bastarden nach interspezifischen Bestäubungen ist bekanntlich erstmals von MENDEL<sup>2</sup> in den Nachkommenschaften aus seinen Kreuzungen mit *Hieracium*-Arten festgestellt worden. Ihre Aufklärung haben sie wenige Jahre nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln durch die Feststellung von OSTENFELD<sup>3</sup> gefunden, dass verschiedenen Arten der Gattung *Hieracium* die mehr oder weniger stark ausgeprägte Fähigkeit zur Samenbildung ohne Befruchtung zukommt. ROSENBERG<sup>4</sup> hat dann den Nachweis geführt, dass diese Arten befähigt sind, neben haploidkernigen, befruchtungsbedürftigen Embryosäcken in mehr oder weniger zahlreichen Blüten ihrer Blütenstände diploidkernige Embryosäcke mit parthenogenetischer Embryo-Entwicklung zu bilden. Das wechselnde Zahlenverhältnis von muttergleichen Nachkom-

<sup>1</sup> A. GUSTAFSSON, *Apomixis in higher plants*, Lunds Univ. Arsskr. N. F. 42 und 43 (1946/47).

<sup>2</sup> G. MENDEL, *Verh. nat. Verein Brünn* 8, 26 (1869).

<sup>3</sup> C. H. OSTENFELD, *Bot. Tidsskr.* 27, 225 (1906).

<sup>4</sup> O. ROSENBERG, *Bot. Tidsskr.* 28, 143 (1907).

men und typischen Bastarden ist bei Kreuzungen innerhalb der Gattungen *Hieracium* und *Rosa*, für welche sie zuerst eingehend studiert worden sind, bedingt durch die wechselnde Zahl der haploid- und diploidkerigen Embryosäcke der als Samenträger in die Kreuzungen eingestellten Arten. Die Bildung ihrer muttergleichen Nachkommen ist von der Bestäubung durchaus unabhängig, sie erfolgt daher in mehr oder weniger demselben Ausmass nicht nur nach inter- und intraspezifischen Bestäubungen, sondern auch ohne jede Bestäubung.

## 2. Muttergleiche Nachkommen nach Kreuzungen infolge induziert-apomiktischer Samenbildung

Unter der Überschrift «Pseudogamie» hat FOCKE<sup>1</sup> im Abschnitt über «die der Artkreuzung ähnlichen Erscheinungen» darauf verwiesen, dass in einigen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen nach Kreuzungen Pflanzen erhalten wurden, «welche der Mutterpflanze glichen, aber zum Teil in ihrer sexuellen Potenz auffallend geschwächt erschienen und aus diesem Grunde nicht für Bastarde gehalten worden seien». Er selbst vermutete, «dass in diesen Fällen der fremde Blütenstaub keine wirkliche Befruchtung vollzogen, sondern nur die Anregung zur Ausbildung der äusseren Fruchthülle gegeben habe». Die Samen, welche sich in der Frucht vorfinden, sind nach seiner Auffassung nicht durch hybride und überhaupt nicht durch geschlechtliche Zeugung hervorgebracht worden, sondern parthenogenetisch entstanden.

Die Abhängigkeit der Samen- und Nachkommenbildung vom Vorgang der Bestäubung ist in diesen Fällen der «Pseudogamie» nach den Befunden zahlreicher neuerer Untersuchungen, insbesondere durch die Kreuzungen von *Rubus*-, *Potentilla*- und *Hypericum*-Arten, immerhin wesentlich stärker als seinerzeit von FOCKE angenommen worden ist. In diesen Gattungen kommen nach den Untersuchungen von LIDFORSS<sup>2</sup>, MÜNTZING<sup>3</sup> und NOACK<sup>4</sup> neben *obligat pseudogamia* Arten und Bastarden auch *partiell pseudogame* Formen vor, die bei Kreuzungen ausser muttergleichen Nachkommen auch echte Bastarde bilden können. Insbesondere für die Potentillen ist durch die Untersuchungen von A. und G. MÜNTZING<sup>5</sup> und RUTISHAUSER<sup>6</sup> der Modus pseudogamer Samenbildung weitgehend geklärt und unter anderem der wichtige Nachweis erbracht worden, dass zwar die Eizellen in den Samenanlagen emaskulierter Blüten sich spontan zu teilen beginnen und mehr-

zellige Embryonen entstehen können, die Entwicklung keimfähiger Samen aber trotzdem von einer inter- oder intraspezifischen Bestäubung abhängig ist. Diese führt zwar nicht zu einer Befruchtung der Eizelle, aber doch zu einer Verschmelzung des sekundären Embryosackkernes mit einem Spermakern und sichert mit der *Auslösung der Endospermibildung* auch das weitere Wachstum des sich autonom entwickelnden Embryos und die Ausreifung der Samenanlage zum keimfähigen Samen.

## 3. Muttergleiche Nachkommen nach Kreuzungen infolge induzierter Haplo-Parthenogenesis

Entwicklung normal ausgebildeter, haploidkerniger Eizellen kann bekanntlich im ganzen Organismenreich ausser durch den normalen Befruchtungsvorgang auch mehr oder weniger spontan, in der Mehrzahl der Fälle aber durch verschiedenartige Außenreize, eingeleitet werden und zu mehr oder weniger «normaler» Entwicklung neuer Individuen führen. Die Blütenpflanzen machen von diesem Verhalten keine Ausnahme. Ausser durch spezielle Außenreize (Temperatur, Licht und chemische Agentien) kann Parthenogenesis auch durch die von interspezifischen Bestäubungen ausgehenden, mehr oder weniger komplexen Außenreize oder Reizketten ausgelöst werden. Bei der Mehrzahl der bekannten Versuchsobjekte der botanischen Genetik, zuerst wohl bei den Önotheren, sind als gelegentliche Abweichungen von der Erwartung haploidkernige Nachkommen erhalten und analysiert worden. Für einzelne Verwandtschaftskreise ist des Weiteren aufgezeigt worden, dass solche Haplonten experimentell durch Außenreize auch in grösserer Zahl erhalten werden können. Unter Temperatureinflüssen haben zum Beispiel BLAKESLEE und BELLING<sup>1</sup>, zusammen mit andern aberranten Typen, auch haploide Mutanten erhalten und sodann auch nach Artkreuzungen. Dieselbe Entstehungsmöglichkeit ist seither auch nach interspezifischen Bestäubungen an *Nicotiana*, *Solanum*, *Crepis*, *Triticum* und neuerdings auch für *Primula* nachgewiesen worden. Haploide Mutanten sonst normal geschlechtlicher Blütenpflanzen sind in ihrer Keimzellenbildung ziemlich stark steril. In den Pollenfächeren haploider *Datura* zum Beispiel werden nach BELLING und BLAKESLEE<sup>2</sup> neben zahlreichen deutlich abortierten nur wenige anscheinend normale Pollenkörper gebildet. Rückkreuzungen mit normaler *Datura* als Samen- und den Haplonten als Pollenpflanzen ergeben Nachkommen, die mit der normalen diploidkerigen Elternform durchaus übereinstimmen.

Gleiches gilt hinsichtlich ihrer Fertilität für die Haplo-Mutanten, die VALENTINE<sup>3</sup> nach Kreuzungen

<sup>1</sup> W. O. FOCKE, *Die Pflanzenmischlinge* (Verlag Gebr. Bornträger, Berlin 1881), S. 525.

<sup>2</sup> B. LIDFORSS, Z. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 12, 1 (1914).

<sup>3</sup> A. MÜNTZING, Hereditas 11, 267 (1928).

<sup>4</sup> K. NOACK, Z. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 76, 569 (1939).

<sup>5</sup> A. und G. MÜNTZING, Bot. Not. Lund. 1941, 237.

<sup>6</sup> A. RUTISHAUSER, Ber. schweiz. bot. Ges. 53, 5 (1943) und Arch. J.-Klaus-Stiftg. 23, 267 (1948).

<sup>1</sup> A. F. BLAKESLEE und J. BELLING, Science 55, 646 (1922).

<sup>2</sup> J. BELLING und A. F. BLAKESLEE, Proc. Nat. Acad. Sci. Washington 9, 106 (1923).

<sup>3</sup> D. H. VALENTINE, New Phytologist 50, 388 (1952).

zwischen *Primula elatior* und *veris* erhalten hat: "The proportion of good pollen produced by the haploids is small (7,5%), though the few good grains were rather large and well formed; no seed was set when the plants were used as female parents in back-crosses".

Verglichen mit der Zahl der in den Fruchtknoten vorhandenen Samenanlagen und der Anzahl der vorgenommenen Kreuzbestäubungen ist das Ergebnis der Versuche VALENTINES, 14 Nachkommen, wovon 2 haploid, zahlenmäßig sehr bescheiden. Eine mehr oder weniger konstante Mutationsrate ist weder für diese noch für die andern bisherigen Angaben über das Auftreten haploider Nachkommen nach interspezifischen Bestäubungen zu errechnen. Der Ursprung dieser Haplonten aus haploidkernigen Eizellen ist ausserordentlich wahrscheinlich – ein direkter zytologischer Nachweis dafür aber nicht wohl zu erbringen.

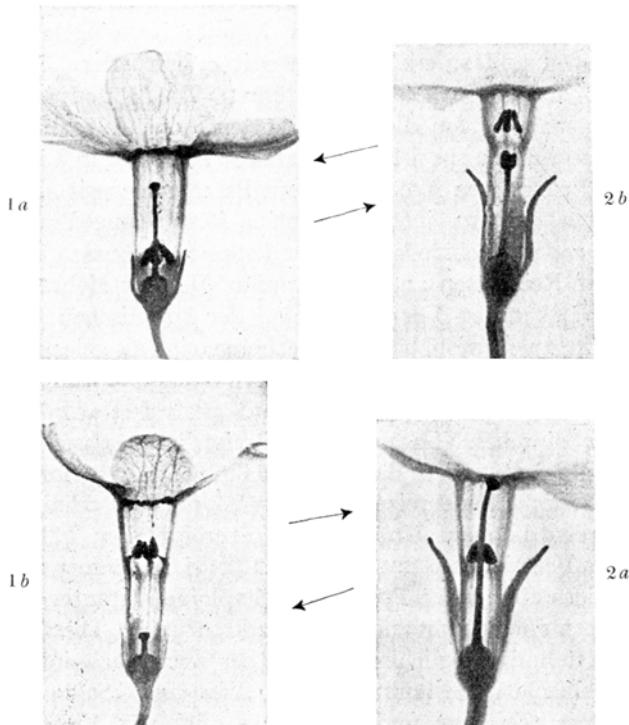


Abb. 1. Interspezifische Bestäubungen zwischen Arten des *Wilsoni*- und des *Beesiana*-Typus in der *Primula*-Sektion *Candelabra*. Lang- und Kurzgriffel von *Pr. Poissonii* subsp. *Wilsoni* (1a und b) und von *Pr. Beesiana* (2a und b). Die interspezifisch-legitimen Bestäubungen sind mit → bezeichnet. Längshalbierte Blüten 2/I natürliche Grösse.

Die «maternal hybrids» in den Nachkommenschaften aus unseren eigenen, in grösserem Maßstabe durchgeführten interspezifischen Bestäubungen innerhalb der *Primula*-Sektionen *Candelabra* und *Farinosae* sind nicht nur bei Fremd-, sondern auch bei Selbstbestäubungen vollkommen fertil. Sie haben dieselben Chromosomenzahlen wie die Mutterpflanzen, können also nicht wohl als Haplo-Mutanten entstanden sein und auf induzierter Haplo-Parthenogenesis beruhen. Sie stimmen zwar mit Haplo-Typen in den ersten Entwicklungsstadien durch die oft auffallend geringe Vitalität, da-

gegen nicht im endgültigen Habitus und in der Fertilität überein. Die Blüten der haploiden «Scheinbastarde» sind fast immer steril, während unsere «maternal hybrids» der tetraploid-monomorphen Primeln nach Selbstungen und Fremdbestäubungen, diejenigen der diploid-dimorphen Arten, wie *Pr. Wilsoni*, nach legitimen Fremdbestäubungen, volle Fertilität aufweisen. Das dürfte am einfachsten durch die Annahme induzierter Diplo-Parthenogenesis zu erklären sein. Sehr wahrscheinlich werden nach gewissen interspezifischen Bestäubungen an normalerweise sich geschlechtlich fortpflanzenden Blütenpflanzen haplo- und diplo-parthenogenetische Eientwicklung in wechselndem Zahlenverhältnis gleichzeitig ausgelöst. Es ist also in keiner Weise ausgeschlossen, ja ausserordentlich wahrscheinlich, dass in unseren Nachkommenschaften aus den interspezifischen Bestäubungen unter den «maternal hybrids» auch solche Haplo-Typen enthalten gewesen sind. Unter der grossen Zahl der nicht zu voller Entwicklung gekommenen und ebenso der scheinbar normal entwickelten, aber nicht keimenden Samen dürften neben einer Mehrzahl mit diploidkernigen Embryonen auch solche mit reduzierter Chromosomenzahl vorhanden gewesen sein. Vielleicht waren auch einzelne der zur Entwicklung gekommenen, aber schwach gebliebenen Nachkommen, die gerade infolge ihrer Schwächlichkeit nicht zu Bestäubungen Verwendung fanden, solche Haplonten.

Für die Entstehung diploidkerniger Eizellen in haploidkernigen Embryosäcken geschlechtlich normaler Blütenpflanzen, die sodann infolge des Bestäubungsreizes wie die Gewebe der Frucht- und Samenanlagen zur Weiterentwicklung angeregt werden, sind verschiedene Möglichkeiten denkbar. Sie sind an anderer Stelle<sup>1</sup> eingehend diskutiert worden und können hier nur summarisch genannt werden. Es sind:

a) das Ausbleiben der Reduktionsteilung in vereinzelten Embryosack-Mutterzellen oder Ablauf einer semiheterotypischen Teilung und Bildung eines Restitionskernes;

b) Entstehung diploidkerniger Eizellen durch Automixis, das heisst Kernverschmelzungen in der Eizellenregion haploidkerniger Embryosäcke;

c) Embryo-Entwicklung aus einer unter dem Einfluss der von Bestäubung und Pollenschlauch-Wachstum ausgehenden Reize diploidkernig gewordenen Eizelle eines haploidkernigen Embryosackes: akzidentell oder exzeptionell hybridogen ausgelöste Diplo-Parthenogenesis.

Die nach interspezifischen Bestäubungen vom Pollen verschiedener Arten ausgehenden, entwicklungserregenden Reize sind offenbar ungleich stark und kommen in einer verschieden rasch und verschieden weitgehenden Entwicklung von Frucht- und Samenanlagen sichtbar zum Ausdruck. Es ist anzunehmen, dass nach

<sup>1</sup> A. ERNST, Arch. J.-KLAUS-Stiftg. Zürich 26, 284 (1952).

einzelnen Elternkombinationen diese Reizwirkungen sich auch im haploidkernigen Embryosack geltend machen und wenigstens teilweise die sonst durch die Befruchtung ausgelösten Entwicklungsvorgänge zu stimulieren vermögen. In welcher Weise dabei die Diploidisierung der Eizellen verläuft, muss hier unter Hinweis auf die eingehende Diskussion in der ausführlichen Arbeit unerörtert bleiben. Dagegen sei im nachfolgenden eingehend auseinandergesetzt, auf Grund welcher Befunde die «maternal hybrids» aus den durchgeführten interspezifischen Bestäubungen als Nachkommen hybridogen induzierter Diplo-Parthenogenesis bezeichnet worden sind.

#### 4. Muttergleiche Nachkommen

nach Kreuzungen durch induzierte Diplo-Parthenogenesis

Völlig metromorphe Nachkommen mit absoluter Fertilität und konstant bleibender Nachkommenschaft als Resultat interspezifischer Bestäubungen an und zwischen normal sexuellen Arten widersprechen der allgemeinen Erwartung. Sie sind aber im Verlaufe der drei letzten Jahrzehnte in einer grösseren Zahl von Versuchsserien mit verschiedenen Blütenpflanzen, insbesondere nach Kreuzungen von Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen, bald in kleiner, bald in grösserer Zahl erhalten worden. Unerwartete Ergebnisse von Kreuzungsexperimenten machen sorgfältige Überprüfung aller irgendwie in Frage kommenden Fehlermöglichkeiten zur selbstverständlichen Pflicht. Für die Entstehung einseitiger mütterlicher Nachkommen oder «maternal hybrids», wie sie immer wieder genannt wurden, schienen vor allem zwei Möglichkeiten in Frage zu kommen: apomiktische Entstehung und *Entstehung aus ungewollten intraspezifischen Bestäubungen und Befruchtungen als Folge fehlerhafter Versuchsdurchführung*. Es spricht durchaus für die gewissenhafte und unbefangene Selbstkritik in der genetischen Forschung, dass zu verschiedenen Malen, auch von seiten hervorragender Genetiker, wie BUXTON und DARLINGTON<sup>1</sup> und A. und G. MÜNTZING<sup>2</sup>, «experimental errors» und «unsuccessful emasculation and self pollination» als Ursache angenommen und auf die Diskussion anderer Möglichkeiten ohne weiteres verzichtet worden ist.

So war ich also in ausgezeichneter Gesellschaft, als ich in der ersten Mitteilung über die Resultate der eigenen Kreuzungsversuche an und mit *Pr. helodoxa* und *Wilsoni* aus der *Primula*-Sektion *Candelabra* die kurze Diskussion über die Entstehung einiger weniger muttergleicher Nachkommen mit dem Satze schloss<sup>3</sup>: «Die aus interspezifischen Bestäubungen an *Pr. helodoxa* und *Wilsoni* erhaltenen Nachkommen (insgesamt 15 Pflanzen) sind sehr wahrscheinlich *keine* Bastardnachkommen. Sie gehen in ihrer Entstehung – *wahrscheinlicher als auf Parthenogenesis, Apogamie oder*

*Pseudogamie – auf vereinzelt gebliebene Selbstungen an den Versuchspflanzen zurück.*» Eine erneute Stellungnahme drängte sich auf, als bei den ausgedehnten und mit grösster Sorgfalt vorbereiteten und durchgeföhrten Kreuzungen zwischen der tetraploid-monomorphen *Pr. japonica* und zahlreichen andern *Candelabra*-Arten sich mit aller Deutlichkeit drei verschiedene Effekte der hybridogenen Bestäubungen feststellen liessen:

a) vollständiges Versagen der Bestäubungen an diploid-monomorphen und dimorphen Arten mit Pollen der tetraploiden *Pr. japonica* in bezug auf Entstehung keimfähiger Samen;

b) Entstehung echter Bastarde nach Bestäubungen von *Pr. japonica* mit Pollen kurzgriffliger *Pr. burmanica*;

c) Entstehung von «maternal hybrids» nach Bestäubungen innerhalb zweier Sippen von *Pr. japonica* mit Pollen anderer, monomorpher und dimorpher Arten.

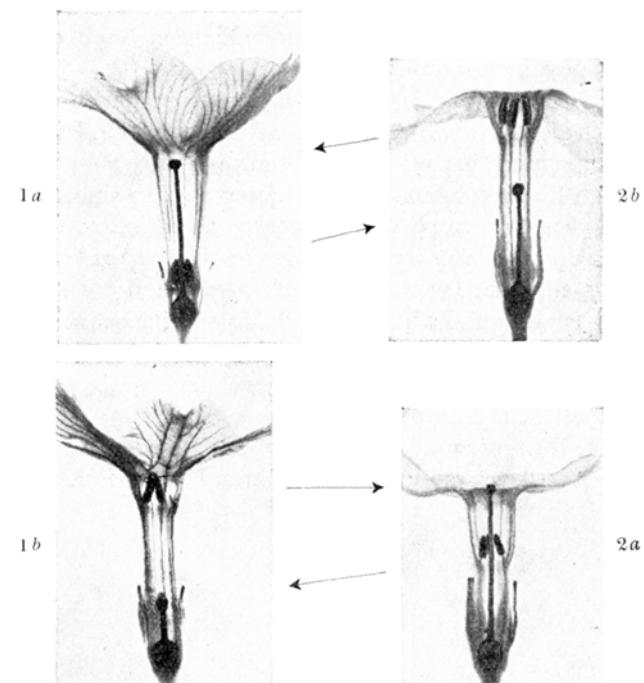


Abb. 2. Interspezifische Bestäubungen zwischen Arten des Beesiana- und des *Helodoxa*-Typus in der *Primula*-Sektion *Candelabra*. Lang- und Kurzgriffel von *Pr. helodoxa* (1a und b) und von *Pr. pulverulenta* (2a und b). Die interspezifisch-legitimen Bestäubungen von Langgriffeln mit Pollen von Kurzgriffeln und von Kurzgriffeln mit Pollen von Langgriffeln sind mit → bezeichnet. Längshalbierte Blüten 2/1 natürliche Grösse.

Nach Darlegung der Resultate dieser grossen Versuchsreihe und einer entsprechenden Versuchsserie, die schon lange zuvor im Formenkreis der Mehlprimeln<sup>1</sup> durchgefördert worden war, habe ich den Nachweis zu erbringen versucht, dass zum mindesten in den drei Gattungen *Solanum*<sup>2</sup>, *Digitalis*<sup>3</sup> und *Primula*<sup>4</sup>, in

<sup>1</sup> A. ERNST in: *Festschrift C. SCHRÖTER* (Verlag Rascher & Co., Zürich 1925). S. 628.

<sup>2</sup> C. A. JØRGENSEN, J. of Genetics 19, 133 (1928).

<sup>3</sup> G. HAASE-BESSELL, Z. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 27, 1; 42, 1 (1921 und 1926). – N. YAKAR, Rev. Fac. Sci. Un. Istanbul 9, 106; 14, 287 (1945 und 1949).

<sup>4</sup> A. ERNST, Arch. J.-Klaus-Stiftg. 20, 3 und 187 (1951/52).

<sup>1</sup> B. H. BUXTON und C. DARLINGTON, New Phytologist 31, 225, (1932).

<sup>2</sup> A. und G. MÜNTZING, Bot. Not. Lund 1945, 49.

<sup>3</sup> A. ERNST, Arch. J.-Klaus-Stiftg. Zürich 19, 310 (1944).

denen nach interspezifischen Bestäubungen *einseitige* «Bastarde» mit konstant bleibender Nachkommenschaft erhalten worden sind, die muttergleichen  $F_1$ -Pflanzen nicht auf «experimental errors» beruhen können, sondern durch induzierte Diplo-Parthenogenesis entstanden sind.

Für diese Versuchsreihen grossen Umfangs dürfte der Nachweis erbracht sein, dass die muttergleichen Nachkommen nicht auf ungewollte Bestäubungen zurückgehen und für ihre Entstehung auch die unter 1 und 2 kurz charakterisierten Möglichkeiten apomiktischer Fortpflanzung nicht in Frage kommen. Als Belege seien an dieser Stelle nur die wichtigsten Resultate unserer Untersuchungen an den Primeln angeführt und besprochen.

In drei verschiedenen Versuchsserien sind aus interspezifischen Bestäubungen muttergleiche Nachkommen erhalten und ihre Frequenz aus der Relation der bestäubten Blüten zur Zahl der blühenden Nachkommen bestimmt worden.

Von Bedeutung ist, dass bei den Kreuzungen mit Arten der *Primula*-Sektion *Candelabra* muttergleiche Nachkommen in zwei ihrem Wesen nach stark verschiedenen Elternkombinationen erhalten worden sind.

a) *Kreuzungen diploid-dimorpher Candelabra-Arten verschiedener Blütentypen und geringer interspezifischer Kompatibilität*. Die Arten des *Helodoxa*- und des *Wilsoni*-Typus (vgl. Abb. 1 und 2) als Mutterpflanzen zeichnen sich nach Bestäubungen mit Arten eines dritten, des *Beesiana*-Typus, durch ungewöhnlich geringe interspezifische Kompatibilität aus.

*Pr. Wilsoni* zum Beispiel ist in auffallendem Grade selbstfertil, und zwar sowohl an ihren Lang- wie Kurz-

griffeln. Aus interspezifischen Bestäubungen dagegen, insbesondere mit Pollen von Arten des *Beesiana*-Typus (vgl. Abb. 1) und ebenso nach Bestäubungen mit diploid-monomorphen Arten, sind in grosser Zahl wohl parthenokarpe Früchte, aber nur ausnahmsweise Früchte mit einigen wenigen keimfähigen Samen hervorgegangen.

Von 61 Samenproben aus solchen interspezifischen Bestäubungen haben nur deren 10 mit zusammen 1048 Samen 77 Keimlinge und 21 blühende Pflanzen geliefert. Die Keimlinge hatten nicht die volle Vitalität des mütterlichen Elterntypus, und die blühenden Pflanzen zeigten – haploiden Mutanten vergleichbar – eine verminderte Fertilität und gingen frühzeitig ein.

Die Zahl der blühenden Nachkommen war je *legitime*, arteigene Bestäubung an *Pr. Wilsoni* ± 10, je Selbstung an Kurzgriffeln ± 8 und je Selbstung an Langgriffeln ± 5. Die muttergleichen Nachkommen aus den interspezifischen Bestäubungen blieben mit nur 0,32 bis 1,167 Nachkommen je bestäubter Blüte nicht nur hinter den legitimen intraspezifischen *Fremdbestäubungen*, sondern auch hinter den illegitimen *Selbstbestäubungen* weit zurück.

Noch viel bescheidener blieb das Gesamtresultat der interspezifischen Bestäubungen an Lang- und Kurzgriffeln von *Pr. helodoxa* als Samenträgern. Aus 91 Bestäubungen mit *Pr. Beesiana* sind wohl 77 Früchte mit 4063 mehr oder minder gut entwickelten Samen, aus den 1806 Samen der 45 bestentwickelten Früchte aber nur 2 Keimlinge erhalten worden, die nicht entwicklungsfähig waren. 80 Bestäubungen mit *Pr. pulverulenta* (vgl. Abb. 2) gaben 68 Früchte mit 3229 Samen; von 1843 Samen aus 54 Früchten keimten 26; 2 der-

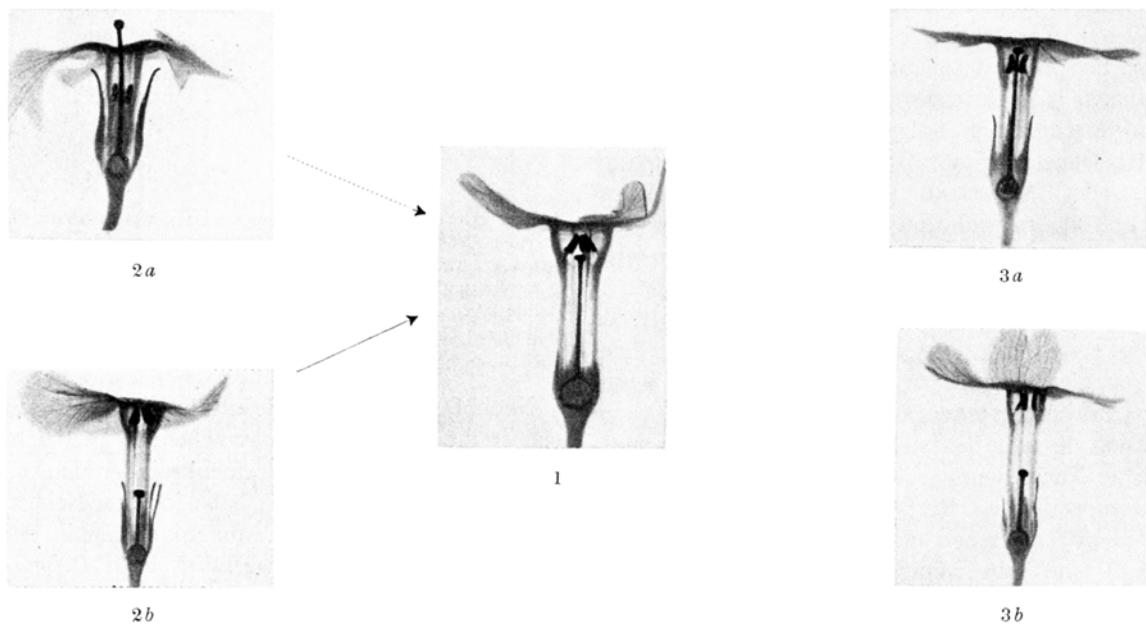


Abb. 3. Interspezifische Kreuzungen zwischen der tetraploid-monomorphen *Pr. japonica* und der diploid-dimorphen *Pr. burmanica* und die beiden Typen in der  $F_1$ -Nachkommenschaft aus der Bestäubung *japonica* «rose pink» ♀ mit *burmanica* kurzgrifflig ♂. *Pr. japonica* «rose pink» (1); *Pr. burmanica* lang- und kurzgrifflig (2a und b); die beiden Phänotypen (langgrifflig mit hoher Antherenstellung und kurzgrifflig mit hoher Antherenstellung) der  $F_1$ -Bastarde (3a und b); → interspezifisch-legitime; → interspezifisch illegitime Bestäubungen. Längshalbierte Blüten 2/1 natürliche Grösse.

selben konnten zu blühenden, muttergleichen Pflanzen aufgezogen werden. Auch für diese Elternkombination beträgt die Nachkommenschaft nur 0,025 je bestäubte Blüte.

*Pr. Wilsoni* und *Pr. helodoxa* sind bis jetzt die einzigen dimorphen *Primula*-Arten, die nach interspezifischen Bestäubungen mit Arten eines andern Blütentypus, aber innerhalb derselben Sektion der Gattung, nur «maternal hybrids» als Nachkommenschaft geliefert haben.

b) *Die Kreuzungen zwischen der tetraploid-monomorphen Pr. japonica mit diploid-mono- und -dimorphen Candelabra-Arten.* Von den reziproken Bestäubungen zwischen diploid-mono- und -dimorphen Arten an und mit der tetraploid-monomorphen *Pr. japonica* hatten ausschliesslich Kombinationen mit der tetraploiden *Pr. japonica* als Samenpflanze Erfolg. Aus den Bestäubungen mit der diploid-dimorphen *Pr. burmanica* als Pollenspender sind triploide Bastarde (vgl. Abb. 3) erhalten worden. Die grosse Mehrzahl der Bestäubungen mit den diploid-monomorphen Arten *Pr. Cockburniana* und *chungensis*, ebenso mit der diploid-dimorphen *Pr. pulverulenta* als Pollenspender, ergaben wohl parthenokarpe Früchte, aber keine keimfähigen Samen. Immerhin erwiesen sich die *japonica*-Sippen «rose pink» und «deep red» für artfremden Pollen empfänglicher als die Versuchspflanzen aus anderen verwendeten Sippen. Ausser mehr oder weniger gut entwickelten parthenokarpen Früchten sind auch einzelne Früchte mit einer kleinen Anzahl meistens recht gut entwickelter Samen erhalten worden. Die Zahl der aus Bestäubungen mit den drei genannten Arten erhaltenen Nachkommen ist aber, bezogen auf die Zahl der vorgenommenen Bestäubungen und der auf Keimfähigkeit geprüften Samen, klein geblieben. Von 31 Samenproben mit insgesamt 8042 Samen haben nur deren 8 mit zusammen 310 Samen 115 Keimlinge und schliesslich 48 blühende Nachkommen ergeben. Alle waren «maternal hybrids». Sie stimmten im Fertilitätsgrad ihrer Selbstungen und in der Vitalität mit den Mutterpflanzen überein. Die aus den Samen von Selbstungen aufgezogenen *F<sub>2</sub>*-Familien waren wieder reine *Pr. japonica* «deep red» und «rose pink».

Für die Nachkommenschaften von *japonica* «deep red» war die Zahl der «maternal hybrids» 75–755mal, für diejenigen von *japonica* «rose pink» 13–111mal kleiner als die Nachkommenschaft aus intraspezifischen Bestäubungen.

Die echten Bastarde, die aus den interspezifischen Bestäubungen an *Pr. japonica* «rose pink» mit *Pr. burmanica* erhalten wurden waren, waren triploid und spalteten in bezug auf die Heterostylie-Merkmale in homostyle Langgriffel und «normale» Kurzgriffel

(Abb. 3, 3a und b) auf. Die «maternal hybrids» aus den Bestäubungen mit allen andern dimorphen Arten und ebenso mit den diploid-monomorphen Partnern dagegen waren wieder tetraploid und monomorph, mit gleich hoher Stellung von Narbe und Antheren.

c) *Die Kreuzungen zwischen einer tetraploid-monomorphen und diploid-dimorphen Arten der Primula-Sektion Farinosae.* Aus den interspezifischen Bestäubungen an der tetraploid-monomorphen *Pr. longiflora* mit Pollen der diploid-dimorphen Arten *Pr. farinosa* und *rosea* sind ebenfalls nur muttergleiche Nachkommen erhalten worden. Frucht- und Samenbildung an *Pr. longiflora* waren nach den interspezifischen Bestäubungen mit Pollen von *Pr. farinosa* und *rosea* lang- und kurzgrifflig ungefähr derselben Größenordnung. In der Kombination *Pr. longiflora* ♀ und *farinosa* kurzgrifflig ♂ (vgl. Abb. 5) wurden zum Beispiel nach Bestäubung von 350 Blüten an 131 Pflanzen 10 samenhaltige Früchte (2,86% der Bestäubungen) mit zusammen 191 Samen erhalten (normale mittlere Samenzahl aus intraspezifischen Bestäubungen 200!). In den Elternkombinationen *longiflora* ♀ und *rosea* lang- und kurzgrifflig ♂ (vgl. Abb. 6) wurden von 299 bestäubten Blüten 19 Früchte mit 384 Samen geerntet.

Insgesamt sind aus interspezifischen Bestäubungen an *Pr. longiflora* mit Pollen von *Pr. farinosa* und *rosea* lang- und kurzgrifflig 82 blühende Nachkommen erhalten worden. Allen ging der Bastardcharakter völlig ab; der Gesamthabitus und ganz speziell der Blütenbau sprachen durchaus für die Zugehörigkeit zur Mutterart *Pr. longiflora*.

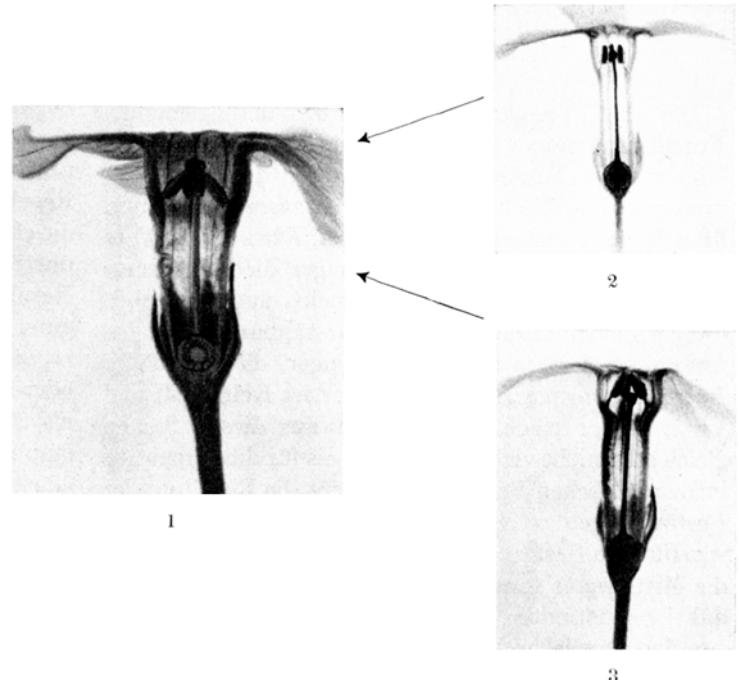


Abb. 4. Interspezifische Bestäubungen zwischen der tetraploid-monomorphen *Pr. japonica* und den diploid-monomorphen Arten *Pr. Cockburniana* und *chungensis*. *Pr. japonica* (1); *Pr. Cockburniana* (2); *Pr. chungensis* (3). Frucht- und Samenbildung nur bei Verwendung von *Pr. japonica* als Samenträger. Längshalbierte Blüten 2/1 natürliche Grösse.

Aus jeder der aufgezogenen 10  $F_1$ -Familien sind je eine oder mehrere Pflanzen auf ihre Fertilität geprüft und aus einem Teil des erhaltenen Samenmaterials  $F_2$ -Nachkommen aufgezogen worden. Alle 60 Probanden erwiesen sich in den Resultaten der Selbstungen und intraspezifischen Fremdbestäubungen der Mutterart durchaus gleichwertig. 52 Samenproben mit zusammen 21871 Samen kamen zur Aussaat. Die Gesamtzahl der blühenden  $F_2$ -Nachkommen war 2455, alle typische *longiflora*.

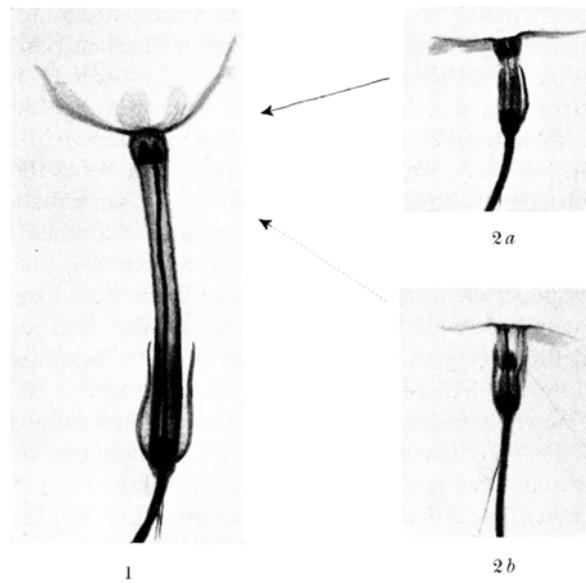


Abb. 5. Interspezifische Bestäubungen zwischen der tetraploid-monomorphen *Pr. longiflora* als Samenträger und der diploid-dimorphen *Pr. farinosa* als Pollenspender. *Pr. longiflora* (1) und *Pr. farinosa* (2a und b). Längshalbierte Blüten 2/1 natürliche Grösse.

Die Beziehungen zwischen Bestäubungsmodus, Frucht- und Samenbildung, Keimkraft der Samen und Vitalität der Nachkommenschaft sind durch Berechnung von *Fertilitäts-* und *Reproduktionsquotienten* und ihrer Mittelwerte verglichen worden. Für *Pr. longiflora* als Samenträger zum Beispiel besagen die Mittelwerte der *Fertilitätsquotienten*, dass Frucht- und Samenbildung nach den interspezifischen Bestäubungen mit *Pr. farinosa* und *rosea* 46–76mal geringer, diejenigen der *Reproduktionsquotienten* dagegen, dass Keimkraft und Vitalität der Nachkommenschaft aus diesen Samen gleich oder nicht viel geringer sind als für die Samen aus intraspezifischen Bestäubungen. Für die Resultate der Bestäubungen an den  $F_1$ -Nachkommen aus den interspezifischen Bestäubungen an *longiflora* dagegen sind die Mittelwerte sowohl der *Fertilitäts-* wie der *Reproduktionsquotienten* mehr oder weniger gleich denjenigen der elterlichen *Pr. longiflora*.

Die Zahl der Nachkommen aus den interspezifischen Bestäubungen an zwei tetraploid-monomorphen Arten aus verschiedenen Sektionen der Gattung *Primula* ist *grosso modo* je bestäubte Blüte 5–10% der Nachkommenschaft aus Selbstungen der Elternart. Für die Ver-

gleichung der Häufigkeit muttergleicher Nachkommen nach Artkreuzungen in der Gattung *Primula* mit den Befunden in andern Verwandtschaftskreisen der Angiospermen, zum Beispiel der Resultate der von JØRGENSEN durchgeführten *Solanum*-Kreuzungen sowie der *Digitalis*-Kreuzungen von YAKAR, ist die Relation Zahl der bestäubten Blüten zur Zahl der blühenden Nachkommen durch das Verhältnis Zahl der Samenanlagen in den bestäubten Blüten zur Zahl der blühenden Nachkommen zu ersetzen. Für die beiden Primeln dürfte darnach bei einer mittleren Zahl von 250 Samenanlagen je Fruchtknoten auf 1000–10000 Samenanlagen zwar eine grössere Zahl mehr oder weniger gut ausgebildeter und auch teilweise keimfähiger Samen, aber selten mehr als ein blühender Nachkomme zu erwarten sein. Für die muttergleichen Nachkommen aus interspezifischen Bestäubungen in der Gattung *Solanum* liegt in der Mitteilung von JØRGENSEN ein statistisch allerdings viel weniger sicherndes Resultat vor. Aus der Kreuzung *Solanum nigrum* mit *luteum* sind zum Beispiel aus 90 Bestäubungen 43 Früchte mit insgesamt 70 Samen erhalten worden. Die Zahl der aufgezogenen Nachkommen betrug 35, von denen 7 als haploide und nur 28 als diploide «maternal hybrids» ausgewiesen waren. Die mittlere Samenzahl spontan entstandener Früchte von *Solanum nigrum* dürfte  $\pm$  50 sein. Auf etwa 4500 Samenanlagen der 90 bestäubten Blüten kamen 28 diploide, muttergleiche Nachkommen, auf 160 befruchtungsfähige Samenanlagen also 1 blühender Nachkomme.

Für die *Digitalis*-Kreuzungen von YAKAR sind wesentlich günstigere Resultate erhalten worden. Die von ihm als Partner verwendeten beiden Arten sind nicht diploid und tetraploid, dagegen hat die eine der beiden, *Digitalis ferruginea*, haploid 35, *Digitalis purpurea* dagegen nur 28 Chromosomen, der Bestäubungstypus ist pentaploid ♀  $\times$  tetraploid ♂. Die vielfach bestätigte Regel, dass bei Kreuzungen zwischen Polyploidien nur die chromosomenreichere Art als Mutterpflanze – wenn überhaupt – keimfähige Samen ergibt, hat auch in den Resultaten der *Digitalis*-Kreuzungen erneut Bestätigung gefunden. Nach Bestäubungen *Digitalis ferruginea* ♀  $\times$  *Digitalis purpurea* ♂ war die Zahl mehr oder weniger normal ausgewachsener Früchte weniger als 25%. Die Zahl der Samen betrug kaum 1 je Bestäubung und auch nur 4 je reife Frucht, während *Digitalis ferruginea* nach Selbstungen etwa 200, *Digitalis purpurea* sogar 1600 Samen je Frucht produzieren sollen. Von den Einzelresultaten sei nur dasjenige der Versuchsjahre 1940/41 wiedergegeben: 115 bestäubte Blüten, 62 Früchte, wovon 26 samenhaltig mit zusammen 215 Samen. 77 Samen keimten, 11 blühende Pflanzen wurden erhalten, also 1 blühender Nachkomme auf mindestens 2000 Samenanlagen.

In allen drei Gattungen, in denen bis anhin die grössten Zahlen von «maternal hybrids» nach interspezifischen Bestäubungen nachgewiesen worden sind, bleibt

die Zahl der Nachkommen innerhalb der Größenordnung von einem halben bis wenige Promill der befruchtungsfähigen Samenanlagen. Das bedeutet für experimentelle Untersuchungen ein ausserordentlich bescheidenes Resultat, für das Naturgeschehen aber doch ein in mehrfacher Hinsicht auch für die Erhaltung und Verbreitung der Arten nicht zu vernachlässigendes Ergebnis.

In eingehender Diskussion der nach interspezifischen Bestäubungen in der Gattung *Primula* erzielten Resultate ist versucht worden, die Entstehung der «maternal hybrids» in das System der Fortpflanzungsvorgänge bei Angiospermen einzurichten. Es dürfte wohl der Beweis erbracht worden sein, dass von den als Parthenogenesis zusammengefassten apomiktischen Fortpflanzungsvorgängen die meisten für Entstehung muttergleicher Nachkommen weder bei Primeln noch bei andern normal sexuellen Angiospermen in Frage kommen können. In Betracht zu ziehen sind nur Vorgänge echter Parthenogenesis in haploidkernigen, nach normalem Verlauf der Reduktionsteilung entstandenen Embryosäcken. Akzidentelle Auslösung sowohl haploider wie diploider Parthenogenesis sind für *Primula* und *Solanum* nachgewiesen und dürften auch in andern Verwandtschaftskreisen mit «maternal hybrids» als deren Ursache erkannt werden.

Auch in den beiden Gattungen *Primula* und *Solanum* sind haploide Mutanten, wie in andern Verwandtschaftskreisen, fast immer steril. In den Meiosen ihrer Blüten unterbleibt die Geminibildung ganz oder teilweise. Dagegen weisen die «maternal hybrids» der untersuchten monomorphen Primeln nach Selbstungen und Fremdbestäubungen, diejenigen dimorphen Arten, wie *Pr. Wilsoni* und *helodoxa*, nach legitimen Fremdbestäubungen volle Fertilität auf. Sie haben dieselben Chromosomenzahlen wie ihre Mutterpflanzen, können also nicht als Haplo-Mutanten entstanden sein. Am einfachsten fällt ihre Erklärung durch Annahme einer Entstehung durch hybridogen ausgelöste Diplo-Parthenogenesis, wie sie in den Gattungen *Solanum* und *Digitalis* auch durch embryologisch-zytologische Untersuchungen bestätigt worden ist. «Maternal hybrids» ähnlichen Ursprungs dürften in allen Verwandtschaftskreisen sexuell normalfunktionierender Angiospermen erhalten werden, in denen interspezifische Bestäubungen zwischen Arten verschiedener Genom- oder Chromosomen-Grundzahlen möglich sind.

Es wäre vermessen, nach Feststellung und «Erklärung» des Modus parthenokarper Fruchtbildung, der Ausbildung der Integumente der Samenanlage zur Samenschale und der Entstehung eines diploidkernigen Embryos inmitten eines mehr oder weniger funktionsfähigen Endosperms das Problem der «maternal hybrids» als gelöst betrachten zu wollen. Es bleiben die Teilprobleme beschränkter Keimfähigkeit der in den Fruchtknoten mehr oder weniger normal entwickelten Samen.

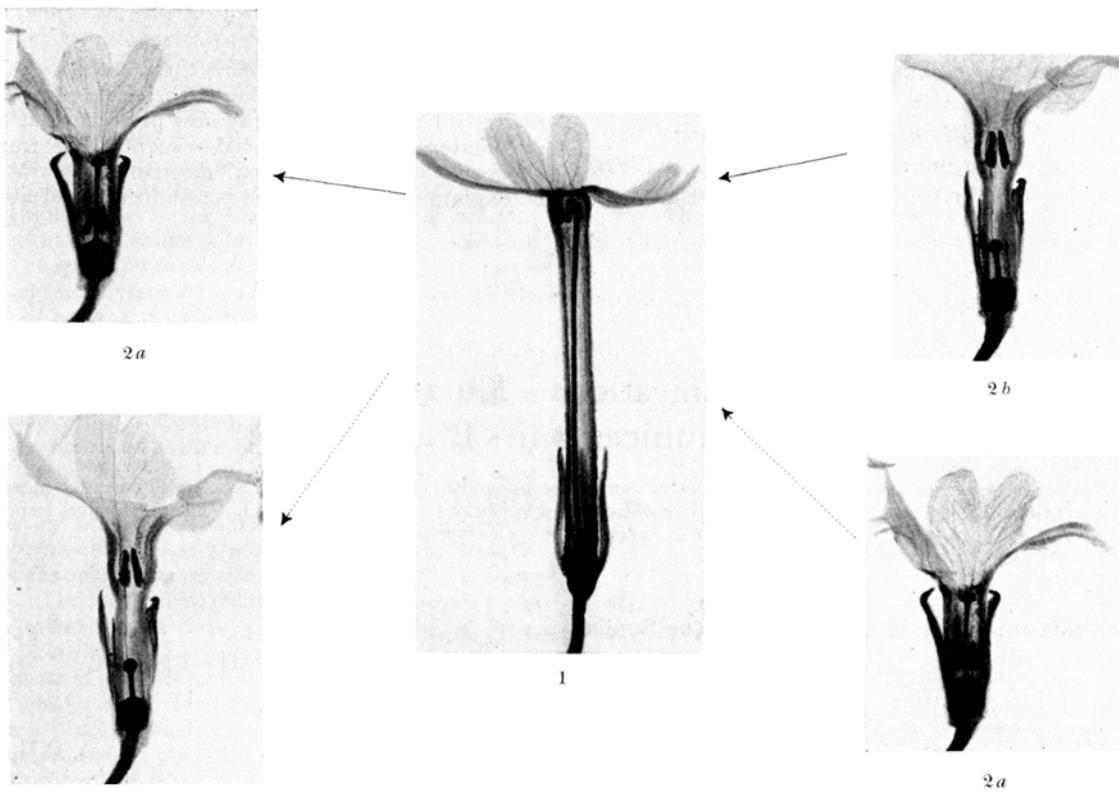


Abb. 6. Reziproke interspezifische Bestäubungen zwischen der tetraploid-monomorphen *Pr. longiflora* (1) und der diploid-dimorphen *Pr. rosea*. *Pr. longiflora* (1) und *Pr. rosea* (2a und b); → interspezifisch-legitime, → interspezifisch-illegitime Bestäubungen. Längshalbierte Blüten 2/1 natürliche Größe.

kelten Samen, die unverkennbar geringere Vitalität der Keimlinge und die Schwierigkeit ihrer Aufzucht zu blühenden Pflanzen. Sehr wahrscheinlich spielen auch bei den einseitigen Nachkommen aus interspezifischen Bestäubungen die Korrelationen zwischen Embryo und Endosperm Bildung und damit der späteren Ernährung des Embryos – wie in Fällen der Pseudogamie – eine entscheidende Rolle.

Durch den Nachweis ihrer Entstehung und die Analyse von Phäno- und Genotypus der «maternal hybrids» in einigen Gattungen der Blütenpflanzen wird unsere Kenntnis der in der Fortpflanzungssphäre der Blütenpflanzen ausserhalb des «Normalfalles» typischer Amphimixis vorhandenen Möglichkeiten erweitert. *Der Entstehung muttergleicher Nachkommen nach Kreuzungen an und mit autonom-apomiktischen, wie von Arten mit induziert-apomiktischer Samenbildung, schliessen sich, mit allerdings weitaus bescheideneren Nachkommenschaftsraten im Einzelfall, die Erscheinungen der Haplo- und insbesondere der Diplo-Parthenogenesis zwanglos an.*

Die im vorstehenden besprochenen Studien zum Problem muttergleicher Nachkommen nach interspezifischen Bestäubungen bringen eine Erklärung für manche bis anhin gemachte und wohl weitere in Zukunft noch zu machende Feststellungen über Ausnahmen und Abweichungen in den Resultaten von Vererbungsstudien nach intra- wie nach interspezifischen Elternkombinationen. Sie bestätigen wieder die Erkenntnis, dass man sich auch in der Genetik, wie in jeder andern experimentell-biologischen Forschungsrichtung, damit abfinden muss, dass alle unsere Erfahrungen, Vorstellungen und Begriffe vom sogenannten normalen Geschehen nur Abstraktionen und Verallgemeinerungen aus einer mehr oder minder grossen Zahl von Einzelfällen bleiben und in keiner Weise das in Raum und

Zeit unermessliche natürliche Geschehen erklären oder auch nur begreiflich machen.

### Summary

A concise survey is given of the possibilities of producing motherlike descendants: the so-called "maternal hybrids", after interspecific pollinations in flowering plants.

On the basis of his extensive experiments in pollination and interspecific crossings with species of different sections of the genus *Primula*, the author believes that he has proved that the motherlike descendants from interspecific crossings in *Primula*—as in other genera like *Solanum* and *Digitalis*—are the result neither of amphimictic combination nor of partial aposporic or pseudogamic reproduction. They are rather the result of parthenogenetic embryo formation in developing seeds, the smaller part perhaps of haplo-, the greater and more conspicuous part of diplo-parthenogenesis.

With these unexpected additions, the possibilities of the origin of motherlike descendants from interspecific crossings now include:

(1) Mother (or Father-) like descendants from *normal amphimictic reproduction* after crossings of two species from which the one transfers the dominant, the other the recessive alternatives of the distinguishing morphological and physiological characters.

(2) Motherlike descendants of *non-amphimictic origin* after interspecific pollination on and with *obligate or partial aposporic and pseudogamic species*.

(3) Motherlike descendants of *non-amphimictic origin* from interspecific crossings of normal sexual species, *from seeds with embryos from haplo- or diplo-parthenogenetic development*.

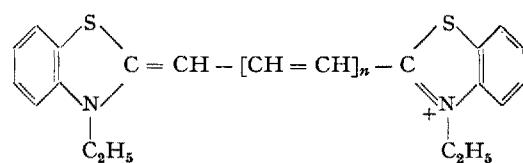
With the description of this third category of formation of motherlike descendants, the circle of possibilities seems to be closed. One may now presume that all facts or "maternal hybrids" cited—except those from crossings with definitely proved "experimental errors"—can be explained by one of the possibilities cited above.

## Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. — Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. — Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. — The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

### On Stereoisomerism in the Cyanine Dye Series

In the course of his highly interesting studies on the quantitative interpretation of the light absorption of organic dyes, based on an electron gas model, KUHN<sup>1</sup> has presented a theoretical discussion of the spectral bands of symmetrical cyanine dyes corresponding to the general formula<sup>2</sup>:



When the pertinent calculated *f*-values were compared with the available experimental data, some discrepancies obtained which were explained by KUHN as follows: «Immerhin zeigt sich, dass die experimentell erhaltenen

<sup>1</sup> H. KUHN, Helv. chim. Acta 34, 1308 (1951).

<sup>2</sup> Cf. L. G. S. BROOKER, R. H. SPRAGUE, C. P. SMYTH, and G. L. LEWIS, J. Amer. chem. Soc. 62, 1116 (1940).