

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 82 (1972)

Heft: 1

Artikel: Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* : II.
Endospermzytologie

Autor: Nogler, G.A.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-57659>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 08.02.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* II. Endospermzytologie

Von G.A. Nogler

(Institut für Allgemeine Botanik
der Eidg. Technischen Hochschule Zürich)

Manuskript eingegangen am 29. Oktober 1971

Vergleiche zwischen Ergebnissen der embryologischen Analyse (ES-Entwicklung) apomiktischer *Auricomi* (Nogler 1971) und Ergebnissen der zytogenetischen Untersuchung ihrer Nachkommenschaft (z.T. Rutishauser 1965) zeigen, dass das Verhältnis zwischen Samenanlagen mit meiotischer und solchen mit apomeiotischer ES-Entwicklung nicht bei allen Pflanzen während der ganzen reproduktiven Phase konstant sein muss. So ist *R. megacarpus* W. Koch, der sich wie andere tetraploide *Auricomi* nur apomiktisch fortpflanzt, zu Beginn der ES-Entwicklung überraschenderweise noch partiell meiotisch: 5% der SA enthalten nur reduzierte ES-Stadien (Nogler 1971). Bis zur Samenkeimung wird dann offensichtlich auch die Entwicklung der letzten meiotischen ES (oder Embryonen?) unterdrückt: der Apomeiosegrad (Prozentsatz apomeiotischer, unreduzierter ES) verschiebt sich gegen 100%. (Ähnliche Verhältnisse dürften auch bei anderen *Auricomi* herrschen, und wahrscheinlich auch bei *R. cassubicus* L. [Izmailow 1965].) Zwischen diesen beiden weit auseinanderliegenden Entwicklungsphasen ist bisher nur ein Zwischenstadium technisch zugänglich: Aus Chromosomenzahlen von Mitosen junger *Endosperme* kann auf Kernphase und Chromosomenzahl des betreffenden Embryosacks zurückgeschlossen werden, vorausgesetzt, dass (bei Pseudogamen) zur Bestäubung euploider Pollen mit genau bekannter Chromosomenzahl verfügbar ist (was nur für Pollen des diploiden *R. cassubicifolius* W. Koch mit $n = 8$ Chromosomen zutrifft). Erstmals können nun am gleichen Pflanzenmaterial – *R. cassubicifolius*, *R. megacarpus* und deren 6 F_1 -Bastarden – drei verschiedene Stadien der reproduktiven Entwicklung miteinander verglichen werden (wenn auch, wegen der schwachen Fertilität der meisten Pflanzen, in beschränktem Umfang):

- 1) *Embryologische* Frühstadien (Sporogeneseabschluss – erste ES-Stadien, Nogler 1971),
- 2) nukleäre *Endosperme*,
- 3) *zytogenetische* Untersuchungen der Nachkommenschaften der F_1 -Bastarde (Rutishauser 1965, im Folgenden ergänzt).

Das untersuchte Pflanzenmaterial umfasst den sexuellen Elter *R. cassubicifolius* (Symbol C, $2x = 16$), den apomiktischen Elter *R. megacarpus* (Symbol M, $4x = 32$), deren F_1 (Symbol CM) mit den 6 B_{II} -Bastarden $CM_1 - CM_6$ (je $3x = 24$) und

insgesamt 61 F₂-Pflanzen aus Rückkreuzungen CM x C und CM x M. 45 dieser 61 F₂-Pflanzen waren maternelle Nachkommen der betreffenden F₁-Pflanze, 9 B_{III}-Bastarde (durch Befruchtung einer unreduzierten Eizelle, also wie Maternelle apomeiotisch entstanden) und 4 B_{II}-Bastarde (Befruchtung einer reduzierten, meiotisch entstandenen Eizelle). Folgende Übersicht über die ganze F₂ vervollständigt die Angaben Rutishausers 1965 (und berichtigt zwei Verwechslungen in der F₂ von CM₁ und CM₆):

- | F ₁ | F ₂ |
|---------------------|--|
| CM ₁ x C | → 19 maternelle Nachkommen, CM ₁ C _{2-6,9,10,12-19,21-24} (je 2n = 24);
<i>dazu:</i>
CM ₁ C ₁ , 2n = 32: B _{III} (x C → CM ₁ C ₁ C ₁₋₂ ; andere F ₃ , F ₄ vgl. eine spätere Publ.)
CM ₁ C ₁₁ , 2n = 32: B _{III}
CM ₁ C ₂₀ , 2n = 32: B _{III} |
| x M | → 5 maternelle Nachkommen, CM ₁ M _{2,3,5,6,7} (je 2n = 24);
auch CM ₁ M ₁ mit 2n = 23 morphologisch und embryologisch wie CM ₁ ;
<i>dazu:</i>
CM ₁ M ₄ , 2n = 41: B _{III}
CM ₁ M ₈ , 2n = 30: B _{II} |
| CM ₂ x C | → CM ₂ C ₁₋₂ maternell, dgl. CM ₂ C ₁ C ₁₋₇ (aus CM ₂ C ₁ x C): je 2n = 24 |
| x M | → CM ₂ M ₁ maternell (2n = 24)
CM ₂ M ₂ , 2n = 41: B _{III} |
| CM ₃ x C | → 4 maternelle Nachkommen, CM ₃ C _{3,4,6,7} (je 2n = 24);
<i>dazu:</i>
CM ₃ C ₁ , 2n = 24: B _{II}
CM ₃ C ₂ , CM ₃ C ₅ und CM ₃ C ₈ , je 2n = 32: B _{III}
frei bestäubt: CM ₃ F, 2n = 32 (B _{II} oder B _{III}) |
| CM ₄ : | fast steril; bisher nur aus freier Bestäubung: CM ₄ F, 2n = 32 (B _{II} oder B _{III}) |
| CM ₅ : | steril |
| CM ₆ x C | → 4 maternelle Nachkommen, CM ₆ C _{3,4,5,6} (je 2n = 24);
<i>dazu:</i>
CM ₆ C ₁ , 2n = 24: B _{II}
CM ₆ C ₂ , 2n = 17: B _{II}
CM ₆ C ₇ , 2n = 32: B _{III} |
| x M | → CM ₆ M ₁ , maternell (2n = 24), wie auch CM ₆ M ₁ F ₁₋₂ (aus freier Bestäubung von CM ₆ M ₁) |

Zur Methodik: Aus der Chromosomenzahl von Endospermen kann nur dann auf Kernphase und Chromosomenzahl der ♀ Gametophyten geschlossen werden, wenn mit Pollen einer Pflanze mit ganz regelmässigen ♂ Meiosen bestäubt werden kann. Nur der diploide *R. cassubicifolius* bildet genügend fertilen, euploiden Pollen (n = 8) aus. Damit Entwicklungsstörungen und Degenerationserscheinungen in Endospermen, wie sie nach Valenzkreuzungen auftreten (Rutishauser 1954a, 1969), die Resultate nicht verfälschen können, müssen junge, noch nukleäre Endosperme fixiert werden. Allerdings sind dann, weil sich nukleäre Endosperme ja weitgehend synchron teilen, Mitosestadien nur in entsprechend wenigen Präparaten anzutreffen – was schon bei mässig fertilen Pflanzen ein empfindlicher Nachteil ist.

In Endospermen gelang es nicht, mit Kolchizin oder α-Bromnaphthalin Metaphasen anzureichern oder Chromosomen zu verkürzen. Neben der Feulgenreaktion eignet sich auch für Quetschpräparate von Endospermen Orzeinfärbung nach Dyer 1963.

Ergebnisse

R. cassubicifolius, $2n = 16$

♀ und ♂ RT verlaufen normal und ohne Störungen: Kreuzungen zwischen verschiedenen Individuen ergaben 25 Endosperme mit Teilungsphasen, alle triploid (24 Chromosomen), wie bei allen sexuellen Pflanzen mit ES-Bildung nach dem Polygonum-Typus. Nur ein Endosperm mit frühen Prophasen, die allgemein schlecht auszählbar sind, hatte möglicherweise statt 24 ein oder zwei Chromosomen (oder Fragmente?) mehr. (Bei $n = 9$ müssten hyperploide ♂ Gameten Endosperme mit 25, hyperploide ♀ Gameten solche mit 26 Chromosomen ergeben.) Nach intraspezifischen Bestäubungen fand Rutishauser 1954 neben 11 triploiden Endospermen eines mit der doppelten Chromosomenzahl 48.

Aneuploidie ist für Gameten von *R. cassubicifolius* nicht sicher nachgewiesen und kommt jedenfalls höchstens ganz ausnahmsweise vor. Dafür spricht auch das sehr regelmässige Pollenbild (Häfliger 1943), das erneut überprüft wurde, sowie zytogenetische Daten. Dieser Befund ist wichtig, erfordert doch die hier angewendete Methode Pollen mit genau bekannter Chromosomenzahl. Für Aneuploidie fehlt auch endospermzytologisch jeder Anhaltspunkt – was mit allen bisherigen Ergebnissen übereinstimmt. Die Behauptung Häfligers (1943), *R. cassubicifolius* sei einer der wenigen bekannt gewordenen diploiden Apomikten, ist damit wohl endgültig widerlegt.

R. megacarpus, $2n = 4x = 32$

Für tetraploide Apomikten sind nach Bestäubung mit haploidem Pollen ($n = 8$) Endosperme mit $32 + 32 + 8 = 72$ Chromosomen zu erwarten, was auch tatsächlich gefunden werden kann. Häufiger sind aber Endosperme mit $80 (= 32 + 32 + 8 + 8)$ Chromosomen – mit doppelter Befruchtung zweier Polkerne also. 72 Chromosomen wurden in fünf, 80 in zehn Endospermen gezählt, zwölf weitere, nicht ganz genau auszählbare, hatten Kerne mit $72-80$ Chromosomen. Ausser diesen 27 Endospermen ergab die gleiche Kreuzung je eines mit ± 150 (144?) und eines mit 160 Chromosomen (wohl Verdoppelung von 72 bzw. 80). Ein weiteres Endosperm zählte ± 96 (wahrscheinlich 3×32 , ohne Befruchtung) und eines 104 (wohl $3 \times 32 + 8$) Chromosomen.

Zwei Endosperme schliesslich hatten niedrigere Chromosomenzahlen, nämlich 46 (evtl. 48) bzw. ± 50 Chromosomen, und dürften durch doppelte Befruchtung reduzierter Polkerne zustande gekommen sein: $\pm 16 + \pm 16 + 8 + 8 = \pm 48$. Denkbar wäre aber auch doppelte Befruchtung eines einzelnen *un*reduzierten Polkerns ($32 + 8 + 8 = 48$ Chromosomen). Embryosäcke mit unverschmolzenen Polkernen sind aber bei Wildtypen (Rutishauser 1954) ausgesprochen selten. Als erwiesen kann jedoch das Vorkommen meiotisch entstandener junger Endosperme bei *R. megacarpus* so lange noch nicht gelten, bis Aneuploidie (mit gerader Chromosomenzahl!) für ein Endosperm sicher belegt ist. Dies muss, angesichts der Wichtigkeit dieser Frage im Zusammenhang mit der Evolution bei den Auricomi, noch versucht werden.

Triploide Bastarde, $2n = 24$ (F_1 : CM_1 bis CM_6)

Nach Bestäubung mit Pollen des sexuellen Elters *R. cassubicifolius* ($n = 8$) bildeten die triploiden Bastarde Endosperme mit folgenden Chromosomenzahlen:

	2n = 32	34	36	40	44	48	56	56-64	64	72	±80	96	±120	total
CM_1					1		7		19					27
CM_2							3		23					26
CM_3					1	1	4	2	8		2		1	19
$CM_3 C_1$							1		3					4
CM_4		1		2			1							4
CM_5								1						1
CM_6	2		1*	1**			15	6	9			1		35
$CM_6 C_1$							3		13	2				18

* Mischendosperm mit 36 und ±70 Chromosomen (7 bzw. 2 Metaphasen)

** ±40 Chromosomen

Endosperme mit 56 und 64 Chromosomen zeigen einfache bzw. doppelte Befruchtung zweier unreduzierter Polkerne ($24 + 24 + 8 [+ 8]$) und somit Aposporie (Apomeiose) an.

Endosperme mit niedrigeren Chromosomenzahlen (bis 48) sind wahrscheinlich aus meiotischen ES hervorgegangen, solche mit geraden aneuploiden Zahlen (bei einfacher Befruchtung) sogar sicher. Euploide Endosperme mit 32 und 40 Chromosomen können durch einfache oder doppelte Befruchtung reduzierter Polkerne zustandekommen, z.B. $32 = 12 + 12 + 8$ oder $32 = 8 + 8 + 8 + 8$, oder $40 = 16 + 16 + 8$ (oder $12 + 12 + 8 + 8$). Apomeiotische Entstehung von Endospermen mit 32 (als $24 + 8$), mit 40 (als $24 + 8 + 8$) oder mit 48 Chromosomen (parthenogenetische Entwicklung zweier verschmolzener unreduzierter Polkerne) ist zwar nicht ausgeschlossen, aber nach den bisherigen Erfahrungen mit *R. auricomus* unwahrscheinlich. Auffallenderweise wurde kein Endosperm mit 24 ($= 8 + 8 + 8$) Chromosomen gefunden.

Die Chromosomenzahl 72 deutet auf apomeiotische Entstehung hin ($24 + 24 + 24$, ohne Befruchtung). Die Zahl 80 ist nicht eindeutig interpretierbar ($24 + 24 + 24 + 8$ oder 2×40). Das einzelne Endosperm mit 96 Chromosomen (Verdoppelung von 48) dürfte eher meiotisch ($16 + 16 + 8 + 8$) als apomeiotisch ($24 + 24$, parthenogenetisch) entstanden sein, jenes mit (ungenau) 112–128 schliesslich apomeiotisch (Verdoppelung von 56–64). Wie man sieht, sind nicht alle Chromosomenzahlen eindeutig zu interpretieren.

CM_1 lieferte nach Bestäubung mit *R. cassubicifolius* 27 Endosperme mit Teilungsstadien, 26 davon apomeiotisch entstanden und nur eines meiotisch. Dazu kommen 2 apomeiotische nach Bestäubung mit *R. megacarpus* ($64 = 24 + 24 + 16$). Damit stimmen die zytogenetischen Ergebnisse gut überein: Von den 32 Rückkreuzungsnachkommen $CM_1 C_{1-24}$ und $CM_1 M_{1-8}$ überlebten 30, von denen nur einer, $CM_1 M_8$ ($2n = 30$), meiotisch entstanden ist. ($CM_1 M_1$ mit $2n = 23$ ist, wie Rutishauser 1965 begründet, sehr wahrscheinlich apomeiotisch entstanden.) Der Apomeiosegrad (Aposporiegrad) von CM_1 errechnet sich aus den endospermzytologischen Daten zu 96%, aus den zytogenetischen zu 97%.

CM_2 verhielt sich bisher total apospor (alle 28 Endosperme – 2 davon nach Bestäubung mit *R. megacarpus* – sowie alle 11 Nachkommen apomeiotisch entstanden).

CM₃: 15 Endosperme entstanden apomeiotisch (eines davon verdoppelt). Ausserdem hatten je ein Endosperm 44 (meiotisch), eines 48 (meiotisch als 16 + 16 + 8 + 8, vielleicht aber auch parthenogenetisch 24 + 24, also apomeiotisch), eines 80 (meiotisch, verdoppelt, oder apomeiotisch als 24 + 24 + 24 + 8) und eines ±82 Chromosomen (wahrscheinlich meiotisch mit hyperploiden Polkernen, verdoppelt). Nach Bestäubung mit *R. megacarpus* hatten 2 Endosperme 40 (meiotisch, oder evtl. 24 + 16?) und eines 64 Chromosomen (= 24 + 24 + 16). Von 22 Endospermen waren also 2 bis höchstens 6 meiotisch entstanden, was einen Apomeiosegrad von <91 (-73)% ergibt. Von den 8 Nachkommen von **CM₃** war nur **CM₃ C₁** ein **B_{II}**-Bastard (Apomeiosegrad 87,5%).

CM₃ C₁, ein triploider **B_{II}**-Bastard, zeigt embryologisch stärkere meiotische Tendenzen als irgendeine andere apospore Pflanze; dass alle 4 ausgezählten Endosperme apomeiotisch entstanden waren, ist wohl ein Zufall. Nachuntersuchungen dieser interessanten Pflanze waren leider nicht mehr möglich.

CM₄ ist sehr schwach fertil, und die wenigen SA, die sich nach Bestäubung überhaupt entwickeln, enthalten meist recht kleine Endosperme (deren Antipoden auffallenderweise oft kaum grösser sind als die Endospermkerne!). Von den 4 Endospermen mit Teilungsstadien war nur eines mit 56 Chromosomen apospor. – **CM₄ F** mit $2n = 32$, der einzige Nachkomme von **CM₄** (aus freier Bestäubung), könnte ein **B_{II}**- oder ein **B_{III}**-Bastard sein. Auch hier sind, nach Bestäubung mit *R. cassubicifolius*, Störungen in der Endospermentwicklung auffallend häufig, und nur 3 mehr oder weniger normale Endosperme enthielten Metaphasen: eines hatte 56 (wohl meiotisch entstanden, vielleicht 16 + 16 + 16 + 8?) und eines 44 Chromosomen (meiotisch 18 + 18 + 8); das dritte, ein Mischendosperm mit 32 und 80 (= 32 + 32 + 8 + 8) Chromosomen (5 bzw. 6 Metaphasen), muss apomeiotisch entstanden sein.

CM₅ ist hochgradig steril, bildet aber doch mitunter einmal ein normales Endosperm. Bisher war nur eines, mit frühen Prophasen, annähernd auszählbar und hatte zwischen 56 und 64 Chromosomen, war also apomeiotisch entstanden.

CM₆ lieferte bestäubt mit *R. cassubicifolius* 35 (davon 4–5 meiotisch), mit *R. megacarpus* 3 Endosperme (alle apomeiotisch entstanden: 64, 64 und 72 Chromosomen). Das ergibt einen Apomeiosegrad von 87–89%. Berechnet aus der kleinen Nachkommenschaft von 10 Pflanzen (einschliesslich den beiden Nachkommen des maternellen **CM₆ M₁**) beträgt er sogar nur 80% (was nach embryologischen Daten sicher zu wenig ist).

Diese Nachkommenschaft konnte 1969 und 1970 um 5 Pflanzen erweitert werden. Für die früher entstandenen Pflanzen sind bei Rutishauser 1965 in der Tab. 4 sowie auf S. 171 zwei Bezeichnungen verwechselt. Die folgende Tabelle fasst die berichtigten und vervollständigten Daten zusammen.

Chromosomenzahlen und Phänotypus von CM_6 und seinen Rückkreuzungsnachkommen

Anzahl der Honigblätter:

		2n	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
CM_6		24					6	47	18	3	2	1	—	—	1
$CM_6 C_1$	BII	24	24	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$CM_6 C_2$	BII	17		2	1	—	7	26	2						
$CM_6 C_{3,4,5,6}$	mat. je	24					1	34	7	3	2				
$CM_6 C_7$	BIII	32					1	1	—	2	2				
$CM_6 M_1$	mat.	24					1	13	3	1	2	1	1	—	1
$CM_6 M_1 F_1$	mat.	24						11	2	—	1				
$CM_6 M_1 F_2$	mat.	24						18	7	2	—	—	—	—	1

$CM_6 C_1$ ist nicht nur morphologisch aberrant, sondern weicht auch embryologisch sehr stark von CM_6 ab: er ist extrem apospor. Die Entwicklung reduzierter ES wird viel seltener als bei CM_6 eingeleitet – die meisten Makrosporen degenerieren sogleich nach der Sporogenese. Die apospore Entwicklung beginnt (im Durchschnitt aller SA) so früh wie bei *R. megacarpus*, d.h. viel früher als bei allen F_1 -Bastarden. Eine meiotische ES-Entwicklung lässt sich höchstens für 1–2% der 150 untersuchten SA voraussagen. Dies bestätigt sich nach der Befruchtung: alle 18 Endosperme sind apospor entstanden. Ob das zweimalige Auftreten der Chromosomenzahl 72 (3 x 24, ohne Befruchtung), die sonst nirgends gefunden wurde, ein Zufall ist, muss offen bleiben.

Der tetraploide Additionsbastard $CM_1 C_1$

ist, wie nun auch Auszählungen an Endospermen ergeben haben, meiotisch: keines von 27 Endospermen ist apomeiotisch entstanden. Nach Bestäubung mit *R. cassubicyfolius* kommen zwischen 40 und 50 alle geraden Chromosomenzahlen vor – am häufigsten natürlich die euploiden 40 (= 16 + 16 + 8) und 48 (= 16 + 16 + 8 + 8). Aneuploide ♀ Gameten mit $n = 15$ und $n = 17$ Chromosomen sind relativ häufig; hingegen wurde $n = 18$ (oder 14?) nur einmal beobachtet: ein Endosperm mit 44 Chromosomen ist wohl aus 18 + 18 + 8, vielleicht aber auch aus 14 + 14 + 8 + 8 entstanden. Ein nicht genau auszählbares Endosperm (frühe Prophasen) hatte zwischen 50 und höchstens 60 Chromosomen, muss also ebenfalls meiotisch entstanden sein (♀ mit 18–20 Chromosomen, oder Verschmelzung dreier Polkerne mit $n = 16–17$ und einfache Befruchtung?), denn für apomeiotische Entstehung müssten mindestens 64 Chromosomen (32 + 32, parthenogenetisch) vorhanden sein. Drei Endosperme nach Bestäubung mit *R. megacarpus* sowie zwei aus freier Bestäubung waren ebenfalls eindeutig meiotischen Ursprungs.

Doppelte Befruchtung der Polkerne ist bei $CM_1 C_1$ nach Bestäubung mit *R. cassubicyfolius* ungefähr gleich häufig wie einfache; nach Bestäubung mit *R. megacarpus* waren alle drei Endosperme einfach befruchtet.

Besprechung der Ergebnisse

Endosperme der polyploiden, pseudogamen *Auricomi* können sehr verschiedene Polyploidiegrade aufweisen (Rutishauser 1954). *R. megacarpus* macht hierin keine Ausnahme; dagegen sind alle Endosperme des diploiden *R. cassubicifolius* konstant triploid. Alle untersuchten F_1 - und F_2 -Bastarde zeigen variable Verhältnisse wie der apomiktische Elter. Auch die Ursachen hierfür sind die gleichen:

- 1) Die Anzahl der das Endosperm aufbauenden Pol- und Spermkerne kann variieren.
- 2) Parthenogenetische Endospermentwicklung. Sie ist bei den Bastarden eher noch seltener als bei pseudogamen Wildformen, wo nach Rutishauser 1954, S. 36, nur „rund 1–2% der Endosperme auf autonome Entwicklung der Zentralzelle hinweisen“.
- 3) Endomitotische Chromosomenverdoppelungen. Sie sind ebenfalls selten (und kommen als einzige Abweichung ausnahmsweise auch bei *R. cassubicifolius* vor).

Häufig sind nur die unter 1) aufgeführten Möglichkeiten. Überraschenderweise spielen Abweichungen in der Zahl der ♀ Kerne eine geringe, solche der ♂ Kerne eine entscheidende Rolle: Durch Verschmelzung dreier (statt zweier) Polkerne entstanden nicht mehr als 3% aller Endosperme. (Ob unverschmolzene Polkerne überhaupt entwicklungsfähig sind, ist nicht nachweisbar.) Demgegenüber ist Polkernbefruchtung durch zwei Spermkerne sogar häufiger als durch einen einzigen! Diese **doppelte Polkernbefruchtung** ist bei fast allen untersuchten tetraploiden Wildtypen bevorzugt, bei *R. fragifer* W. Koch z. B. sogar Regel (Rutishauser 1954). Nur *R. cassubicifolius* zeigt auch diese Anomalie nie. Bei *R. megacarpus* ist doppelte Polkernbefruchtung 2–3 mal häufiger als einfache; dasselbe zeigen auch alle einigermaßen fertilen F_1 - und F_2 -Bastarde – einige noch ausgeprägter (CM_2 , $CM_6 C_1$), nur CM_6 deutlich schwächer. Besonders bemerkenswert ist, dass alle drei bisher untersuchten Rückkreuzungsbastarde mit *R. cassubicifolius* diese Eigenheit ebenfalls zeigen: die apomeiotischen, triploiden B_{II} -Bastarde $CM_3 C_1$ und $CM_6 C_1$, aber auch der meiotische, tetraploide B_{III} -Bastard $CM_1 C_1$. Erst die beiden nach erneuter Rückkreuzung von $CM_1 C_1$ mit *R. cassubicifolius* entstandenen triploiden, meiotischen B_{II} -Bastarde $CM_1 C_1 C_1$ und $CM_1 C_1 C_2$ zeigen wieder wie *R. cassubicifolius* das typische Verhalten normaler, sexueller Pflanzen. (Die Resultate für diese beiden F_3 -Bastarde werden in anderem Zusammenhang publiziert.) – Die Tendenz zu doppelter Polkernbefruchtung ist also offensichtlich genetisch verankert – nach den bisherigen Ergebnissen als dominant vererbtes Merkmal. Überdies zeigt $CM_1 C_1$, dass sich ihr Vorkommen nicht auf apomeiotische Bastarde beschränkt. (Für eine einleuchtende Erklärung ihrer möglichen Bedeutung für Wildtypen sei auf Rutishauser 1969, S. 41 f. [und Nogler 1971, S. 164] verwiesen.)

Weil nun durch die drei erwähnten Mechanismen bei ein und derselben pseudogamen Pflanze Endosperme ganz verschiedener Polyploidiegrade zustandekommen und gewisse Endospermchromosomenzahlen auf verschiedene Weise entstehen können, sind Rückschlüsse auf die Kernphase der Polkerne nicht in allen Fällen eindeutig. So ergaben sich bei CM_3 Unsicherheiten, und leider

ausgerechnet bei *R. megacarpus* (vgl. den letzten Abschnitt dieser Arbeit). Die Ergebnisse von zytologischen Endospermuntersuchungen dürfen daher noch weniger als embryologische oder zytogenetische für sich allein betrachtet werden: Die Ergebnisse aller drei Stadien müssen sich vielmehr gegenseitig ergänzen. Besonderes Gewicht gewinnen Endospermuntersuchungen natürlich für Pflanzen ohne Nachkommenschaft, wo sie die einzige Möglichkeit bieten, die Entwicklung über die Befruchtung hinaus zu verfolgen. Dem Vergleich mit dem Zustand während der frühen ES-Entwicklung (Nogler 1971) dienen die Diagramme Tab. IIIc (wo [91] den mindestens, [91] + [92] den höchstens zu erwartenden Prozentsatz von Samenanlagen mit rein meiotischer Entwicklung angibt). Die zytogenetischen Daten bei Rutishauser 1965 konnten zum Teil, gestützt auf etwas grössere Nachkommenschaften, neu berechnet werden.

Eine wichtige Ergänzung der Analyse der Genetik der Aposporie bei den *Auricomi* ist der Nachweis je eines apomeiotisch entstandenen Endosperms für die praktisch sterilen F_1 -Bastarde CM_4 und CM_5 . Erst damit ist nun der embryologische Befund (Nogler 1971) bestätigt, dass die ganze F_1 apospor ist. Was die fertileren F_1 -Bastarde anbelangt, so stimmen die endospermzytologischen Ergebnisse mit den zytogenetischen dort gut überein, wo die Endospermchromosomenzahlen alle eindeutig interpretierbar waren, nämlich bei CM_1 und CM_2 . Die beiden Pflanzen verhalten sich in einem Punkt verschieden. Ihre meiotischen Tendenzen sind, nach der embryologischen Analyse, ungefähr gleich schwach. Bei CM_2 werden sie bis nach der Befruchtung vollständig unterdrückt (ob durch die gleichen Mechanismen wie bei *R. megacarpus* kann nicht beurteilt werden); bei CM_1 hingegen bleiben sie erhalten (errechneter Apomeiosegrad 96% aus Endospermuntersuchungen, bzw. 97 % aus der Nachkommenschaft, die hier immerhin 30 Pflanzen umfasst). Auch bei CM_6 werden die meiotischen Tendenzen, die hier stärker ausgeprägt sind als bei CM_1 , im Laufe der Entwicklung nicht weiter unterdrückt. (Die Endospermuntersuchungen zeigen, dass der aus der kleinen Nachkommenschaft errechnete Apomeiosegrad von nur 80% zu niedrig ist: 87–89% stimmten auch mit dem embryologischen Bild besser überein.)

Die meiotischen Tendenzen von CM_3 scheinen vom embryologischen Bild her minimal (höchstens 0,5% der SA), von der Zusammensetzung der kleinen Nachkommenschaft her jedoch beträchtlich. Der auf Grund von nur 8 Nachkommen errechnete Apomeiosegrad von 88% konnte durch Endospermuntersuchungen, trotz einigen Unsicherheiten gerade hier, erhärtet werden (höchstens 91% der Endosperme apomeiotisch entstanden). Noch überraschender verhält sich der fast sterile CM_4 , dessen meiotische Tendenzen zu Beginn der ES-Entwicklung nicht stärker sind als jene von CM_3 (1. c. Tab. IIIa): Von insgesamt 4 Endospermen waren 3 meiotisch! Die bei CM_4 auffallend häufigen Entwicklungsverzögerungen, -störungen und Degenerationserscheinungen (1.c.S.155) betreffen offenbar nicht wie bei *R. megacarpus* und den übrigen F_1 -Bastarden nur meiotische, sondern vor allem apomeiotische Initialen und Embryosäcke. Dadurch haben die wenigen entwicklungsfähigen Makrosporen bessere Aussichten, zu befruchtungsfähigen reduzierten Embryosäcken reifen zu können. Auffallenderweise verhält sich der tetraploide CM_4F , der einzige Nachkomme von CM_4 (aus freier Bestäubung: B_{II} oder B_{III} ?) sehr ähnlich. (CM_4 und CM_4F sind Beispiele für die 1.c.S.173 postulierte Möglichkeit, dass „die Aposporie eines

Bastardes . . . mehr oder weniger verdeckt“ sein kann.) Für CM_3 dürften die Verhältnisse prinzipiell gleich, wenn auch viel weniger extrem sein. Die F_1 enthält also auch Bastarde, deren meiotische Tendenzen im Laufe der reproduktiven Phase scheinbar „zunehmen“, nicht nur solche, wo sie erhalten bleiben (CM_1 , fast sicher auch CM_6) und solche, wo sie weiter unterdrückt werden (CM_2). Die Unterschiede sind aber nicht nur quantitativ.

Eine blosser Bestätigung der embryologischen Analysen brachten die Endospermuntersuchungen für den meiotischen $CM_1 C_1$ und den extrem apomeiotischen $CM_6 C_1$. (Die auffallende Erhöhung der Aposporie nach Rückkreuzung von CM_6 mit dem sexuellen Elter könnte einen Versuchsfehler vermuten lassen: $CM_6 C_1$ ist vielleicht in Wirklichkeit ein B_{II} -Bastard aus Selbstung des heterozygoten CM_6 .)

Für *R. megacarpus*, der wie die anderen polyploiden *Auricomi* als total apospor gilt, konnte die Frage, auf welchen Stadien die embryologisch nachweisbaren meiotischen Embryosäcke eliminiert werden, nicht geklärt werden. Einzelne Endosperme sind sehr wahrscheinlich meiotisch entstanden; die meiotischen Tendenzen sind also bei *R. megacarpus* ziemlich sicher auch nach der Befruchtung noch immer nicht ganz unterdrückt. Unbeantwortet bleibt aber weiterhin die für die Evolution innerhalb der apomiktischen *Auricomi* wichtige Frage, ob die Unterdrückungsmechanismen für die meiotische ES-Entwicklung voll wirksam, die Apomixis also wirklich total ist, oder ob nicht doch ganz ausnahmsweise auch reduzierte ES reifen und so Bastardierungen prinzipiell doch noch möglich sind. (Rousi 1965 und Marklund und Rousi 1961 postulieren dies auf Grund theoretischer Möglichkeiten für *R. auricomus* L. Für *R. cassubicus* L. bestehe nach Izmailow 1965 und 1967 diese Möglichkeit.) Je älter aber die Stadien sind, auf denen Produkte der meiotischen ES-Entwicklung noch nachgewiesen werden können, desto grösser scheint die Chance, dass auch einmal ein B_{II} -Bastard „durchschlüpfen“ könnte.

Zusammenfassung

An Endospermen konnte zytologisch bestätigt werden, dass alle 6 F_1 -Bastarde aus der Kreuzung zwischen dem meiotischen *Ranunculus cassubicifolius* und dem apomeiotischen *R. megacarpus* apomeiotisch (apospor) sind, einer davon total. Die grossen Fertilitätsunterschiede – 2 der 6 Pflanzen sind praktisch steril – sind die Folge verschiedener Degenerationstendenzen nicht nur meiotischer, sondern – unabhängig davon – bei einzelnen Pflanzen auch apomeiotischer Initialen, Embryosack- und Endospermstadien. Dadurch kann das ursprüngliche Verhältnis zwischen meiotischen und apomeiotischen ES-Initialen bis nach der Befruchtung mehr oder weniger stark verschoben werden. Auch apospore Pflanzen können steril sein.

Die für pseudogame *Auricomi* typische Variabilität der Polyploidiegrade im Endosperm zeigen auch F_1 -Bastarde. Besonders häufig führt doppelte Befruchtung der Polkerne zu abweichenden Endospermchromosomenzahlen. Diese Tendenz zu doppelter Polkernbefruchtung ist genetisch verankert und ist nicht an Aposporie gebunden.

Summary

Through cytological investigations on endosperms it was possible to confirm that all 6 F₁-hybrids obtained by the crossing of the meiotic *Ranunculus cassubicifolius* and the apomeiotic *R. megacarpus* are apomeiotic (aposporous), one of the 6 totally. The great differences in fertility – 2 of the 6 plants are practically sterile – are the result of different degeneration tendencies not only of meiotic but also, in some plants, of apomeiotic initials, embryo sac and endosperm stages. Therefore the ratio of meiotic to apomeiotic embryo sac initials can shift more or less until fertilisation is completed. Also aposporous plants can be sterile.

The variability of the polyploidy degree in the endosperm typical for the pseudogamous *Auricomi* is also found in the F₁-hybrids. Most often the fertilisation of the polar nuclei by two sperm nuclei leads to aberrant chromosome numbers in the endosperm. The tendency to this double fertilisation of the polar nuclei is genetically fixed and is not connected with apospory.

Diese Arbeit wurde durch den Schweizerischen Nationalfonds ermöglicht. Herrn Prof. Dr. F. Ruch und Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyssling danke ich für die bereitwillige Unterstützung meines Vorhabens und die Überlassung der technischen Einrichtungen des Instituts, meinem Freund Dr. B. Gut für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Frl. S. Türler für die englische Übersetzung der Zusammenfassung.

Literatur

- Dyer, A.F. 1963. The use of lacto-propionic orcein in rapid squash methods for chromosome preparations. *Stain techn.* 38, 85–90.
- Häfliger, E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 53, 317–382.
- Izmailow, R. 1965. Macrosporogenesis in the apomictic species *Ranunculus cassubicus*. *Acta biol. Cracov., ser. bot.*, 8, 183–195.
- 1967. Observations in embryo and endosperm development in various chromosomal types of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. *Ibid.* 10, 99–111.
- Marklund, G., and A. Rousi 1961. Outlines of evolution in the pseudogamous *Ranunculus auricomus* group in Finland. *Evolution (Lawrence, Kansas)* 15, 510–522.
- Nogler, G.A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s.l.W.Koch. I. Embryologie. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 81, 139–179.
- Rousi, A. 1956. Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. *Ann. bot. soc. Fenn., Vanamo* 29, 2, 1–64.
- Rutishauser, A. 1954. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. *Mitt. naturf. Ges. Schaffhausen* 25, 1–45.
- 1954 a. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. *Bull. schweiz. Akad. med. Wiss.* 10, 491–512.
- 1965. Genetik der Pseudogamie bei *Ranunculus auricomus* s.l.W.Koch. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 75, 157–182.
- 1969. Die embryologischen und cytogenetischen Grundlagen der Sameninkompatibilität. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 79, 5–48.

Dr. G.A. Nogler
Institut für Allgemeine Botanik
der Eidg. Technischen Hochschule
Universitätsstrasse 2
8006 Zürich