

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

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 83 (1973)

**Heft:** 4

**Artikel:** Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* : III. F2-Rückkreuzungsbastarde

**Autor:** Nogler, G.A.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-58455>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 24.02.2026

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

# Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*

## III. F<sub>2</sub>-Rückkreuzungsbastarde

von G.A. Nogler

Institut für Allgemeine Botanik  
der Eidg. Technischen Hochschule Zürich

Manuskript eingegangen am 1. Oktober 1973

Im Zusammenhang mit dem alten Problem, wie es in total apomiktischen Formenkreisen zu einem oft riesigen Polymorphismus kommen könne, hat Rutishauser 1965 auf eine Möglichkeit hingewiesen, wie total apomiktische *Auricomi* auf sexuellem Wege neue Formen bilden könnten. Der Pollen tetraploider Apomikten ( $4x = 32$ ) ist normalerweise reduziert (Häfliger 1943 und eigene Untersuchungen). Wenn damit diploide sexuelle Verwandte bestäubt werden können, so entstehen ausnahmsweise, trotz den Isolationsbarrieren zwischen den verschiedenen Polyploidiegraden, triploide Bastarde, die dann unter Umständen zum Ausgangspunkt für die Bildung neuer tetraploider apomiktischer Formen werden könnten. Von Kreuzungen des diploiden, rein sexuellen (meiotischen) *Ranunculus cassubicifolius* (C) als Mutterpflanze mit verschiedenen tetraploiden, apomiktischen (aposporen) *Auricomi* (Zusammenstellung bei Rutishauser 1967, S. 208) gab als einzige diejenige mit *R. megacarpus* (M) schwachen Samenansatz und eine kleine F<sub>1</sub> von 6 triploiden, aposporen Bastarden (C x M → CM<sub>1</sub> bis CM<sub>6</sub>, alle 3x = 24). Nach Rückkreuzung mit dem sexuellen Elter (F<sub>1</sub> x C) ergab eine dieser F<sub>1</sub>-Pflanzen, CM<sub>1</sub>, neben vielen maternellen Nachkommen einen tetraploiden, meiotischen F<sub>2</sub>-Additionsbastard (CM<sub>1</sub> + C → CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>, vgl. Rutishauser 1965, Nogler 1971, 1972). Nach der von Rutishauser (1965, 1967) entwickelten Modellvorstellung könnten von einem solchen meiotischen F<sub>2</sub>-Additionsbastard aus durch wiederholte Rückkreuzungen mit dem apomiktischen Elter M oder durch Kreuzungen mit anderen apomiktischen *Auricomi* neue apomiktische Formen hervorgehen.

Die gleiche Kreuzungskombination F<sub>1</sub> x C, aus der CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> hervorgegangen ist, konnte mehrmals wiederholt werden und ergab für drei der vier fertilen F<sub>1</sub>-Bastarde (CM<sub>1,2,3,6</sub>) analoge F<sub>2</sub>-Additionsbastarde (F<sub>1</sub> + C). Die embryologische und zytogenetische Untersuchung dieser F<sub>2</sub>-Additionsbastarde sowie einiger F<sub>2</sub>-Rück-

kreuzungsbastarde mit dem apomiktischen Elter M (Tab. I) ist Gegenstand der vorliegenden Veröffentlichung; die Embryologie von F<sub>3</sub>-Bastarden aus Rückkreuzungen von F<sub>2</sub>-Additionsbastarden mit dem apomiktischen Elter M wird demnächst gesondert publiziert.

*Tabelle I:*

Rückkreuzungsbastarde (B<sub>II</sub> und B<sub>III</sub><sup>\*</sup>) der 4 fertilen F<sub>1</sub>-Bastarde CM<sub>1,2,3,6</sub> mit dem sexuellen Elter C (*Ranunculus cassubicifolius*) und dem apomiktischen (aposporen) Elter M (*R. megacarpus*)

$\begin{array}{c} \text{R. cassubicifolius} = \text{C} \times \text{M} = \text{R. megacarpus} \\ 2x=16 \text{ (sexuell)} \qquad \qquad \qquad 4x=32 \text{ (apomiktisch)} \end{array}$				
$F_1:$	$\overline{\text{CM}_1 \ (3x)}$	$\overline{\text{CM}_2 \ (3x)}$	$\overline{\text{CM}_3 \ (3x)}$	$\overline{\text{CM}_6 \ (3x)}$
$F_1 \times C \rightarrow B_{III}$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CM}_1 \text{C}_1 \ (4x) \\ \text{CM}_1 \text{C}_{11} \ (4x) \\ \text{CM}_1 \text{C}_{20} \ (4x) \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} \text{---} \\ \text{---} \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{CM}_3 \text{C}_2 \ (4x) \\ \text{CM}_3 \text{C}_5 \ (4x) \\ \text{CM}_3 \text{C}_8 \ (4x) \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{CM}_6 \text{C}_7 \ (4x) \\ \text{CM}_6 \text{C}_1 \ (3x) \\ \text{CM}_6 \text{C}_2 \ (2x=17) \end{array}$
$B_{II}$	$\begin{array}{l} \text{---} \\ \text{---} \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{---} \\ \text{---} \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{CM}_3 \text{C}_1 \ (3x) \\ \text{---} \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{CM}_6 \text{C}_1 \ (3x) \\ \text{---} \end{array}$
	(maternell 19)	9	4	4 Pflanzen)
$F_1 \times M \rightarrow B_{III}$	$\text{CM}_1 \text{M}_4 \ (5x=41)$	$\text{CM}_2 \text{M}_2 \ (5x=41)$	$\text{---}$	$\text{---}$
$B_{II}$	$\text{CM}_1 \text{M}_8 \ (4x=30)$	$\text{---}$	$\text{---}$	$\text{---}$
	(maternell 5)	1	---	3 Pflanzen)

<sup>\*</sup>) B<sub>II</sub>-Bastarde entstehen aus befruchteten reduzierten Eizellen, B<sub>III</sub>-Bastarde (Additionsbastarde) aus befruchteten unreduzierten Eizellen.

Für 3 dieser Bastarde sind die embryologischen Ergebnisse bereits publiziert (Nogler 1971 und 1972 S. 59):

CM<sub>3</sub>C<sub>1</sub> ist weniger stark apospor als seine Mutterpflanze CM<sub>3</sub> und partiell meiotisch;  
 CM<sub>6</sub>C<sub>1</sub> ist trotz Einkreuzung eines Genoms des rein meiotischen Elters C viel stärker apospor als seine Mutterpflanze CM<sub>6</sub>;  
 CM<sub>2</sub>M<sub>2</sub> ist trotz Addition eines Genoms des aposporen Elters M seiner Mutterpflanze CM<sub>2</sub> embryologisch sehr ähnlich (also nicht stärker apospor).

CM<sub>6</sub>C<sub>2</sub> (B<sub>II</sub>, 2n = 17) ist total meiotisch; die genauen embryologischen Daten sollen später, im Zusammenhang mit anderen diploiden Bastarden, veröffentlicht werden.

Tabelle II:

Embryologische Untersuchung von F<sub>2</sub>-Rückkreuzungsbastarden

	Total SA (100%)	nur meiot. Entwicklungs- %	dgl., dege- nerierend %	apospore Entwicklg. möglich % *)	apospore Entwicklg. eindeutig %	± ausge- wachsene ES % *)
<b>1) Additionsbastarde mit C</b>						
CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub>	106	76,4	4,7	—	8,5	10,4
CM <sub>1</sub> C <sub>11</sub>	289	69,6	11,1	2,1	5,9	11,4
CM <sub>1</sub> C <sub>20</sub>	220	66,4	25,5	4,1	2,3	1,8
CM <sub>3</sub> C <sub>2</sub>	217	60,0	32,7	6,5	0,9	—
CM <sub>3</sub> C <sub>5</sub>	148	44,6	33,8	6,8	10,1	4,7
CM <sub>3</sub> C <sub>8</sub>	116	48,3	28,4	18,1	4,3	0,9
CM <sub>6</sub> C <sub>7</sub>	109	52,4	30,2	10,1	5,5	1,8
<b>2) Rückkreuzungsbastarde mit M</b>						
CM <sub>1</sub> M <sub>4</sub>	244	65,6	9,4	6,1	9,4	9,4
CM <sub>1</sub> M <sub>8</sub>	191	58,2	12,6	5,6	16,3	7,3

\* Beim Vergleich der Tabellenwerte für Samenanlagen mit aposporer Entwicklung ist zu beachten, dass jüngere Blüten öfter noch SA enthalten können, die noch nicht eindeutig als apospor bezeichnet werden können („potentielle apospore Initialen“, Tab. II drittletzte Kolonne), während umgekehrt in einzelnen SA älterer Blüten der ES bereits zu stark ausgewachsen sein kann, als dass seine Herkunft noch sicher bestimmbar wäre (letzte Kolonne). Die zweitletzte Kolonne, „SA mit eindeutiger aposporer Entwicklung“ (sehr oft mit parallel laufender meiotischer Entwicklung!), enthält daher Mindestwerte (vgl. Nogler 1971, S. 145f).

**1) F<sub>2</sub>-Additionsbastarde (B<sub>III</sub>) mit *R. cassubicifolius* (C)**

Im tetraploiden B<sub>III</sub>-Bastard CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> ist zu den drei Genomen des aposporen CM<sub>1</sub> ein haploides Pollenkorn des meiotischen Elters C addiert. CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> ist meiotisch, aber nicht total, wie dies früher (Rutishauser 1965, Nogler 1971) auf Grund von sehr frühen ES-Stadien und einer kleinen Nachkommenschaft von nur 7 B<sub>II</sub>-Bastarden vermutet worden war: eine Nachuntersuchung etwas älterer Stadien zeigte, dass CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> doch noch partiell apospor ist (Tab. II).

Bei späteren Wiederholungen der Rückkreuzung von CM<sub>1</sub> mit C entstanden auf dieselbe Weise noch zwei weitere Additionsbastarde CM<sub>1</sub> + C, nämlich CM<sub>1</sub>C<sub>11</sub> und CM<sub>1</sub>C<sub>20</sub>, analog dazu (Tab. I) eine andere Gruppe von drei Additionsbastarden aus CM<sub>3</sub> + C (CM<sub>3</sub>C<sub>2,5,8</sub>) sowie ein einzelner aus CM<sub>6</sub> + C (CM<sub>6</sub>C<sub>7</sub>). Alle 7 Pflanzen haben 4x = 32 Chromosomen. Morphologisch sind sich CM<sub>1</sub>C<sub>1,11,20</sub> (und CM<sub>6</sub>C<sub>7</sub>!) sehr ähnlich, während CM<sub>3</sub>C<sub>2,5,8</sub> untereinander im Habitus leicht abweichen.

Aus den embryologischen Daten (Tab. II) geht hervor, dass diese 7 B<sub>III</sub>-Bastarde CM<sub>1</sub>C<sub>1,11,20</sub>, CM<sub>3</sub>C<sub>2,5,8</sub> und CM<sub>6</sub>C<sub>7</sub> in ihrer Sporogenese und frühen ES-Entwicklung prinzipiell gleich sind: alle 7 sind überwiegend meiotisch und – mit geringen graduellen Abweichungen – partiell apospor – am schwächsten CM<sub>1</sub>C<sub>20</sub> und besonders CM<sub>3</sub>C<sub>2</sub>. Die Aposporie von CM<sub>3</sub>C<sub>2</sub> konnte an jungen Endospermen zytologisch bestätigt werden: von 8 Endospermen waren 3, möglicherweise sogar 4 apospor entstanden (also viel mehr als von embryologischen Befunden her erwartet). Bei allen 7 B<sub>III</sub>-Bastarden sind die Makrosporen viel häufiger als in der betreffenden F<sub>1</sub>-Mutterpflanze entwicklungsfähig, und viel seltener degenerieren Makrosporen bereits unmittelbar nach ihrer Entstehung. In Samenanlagen, in denen mit der meiotischen gleichzeitig eine apospore ES-Entwicklung parallel läuft, ist die meiotische sehr häufig noch intakt, ja nicht selten sogar im Vorsprung (Abb. 1), was bei F<sub>1</sub>-Bastarden nur vereinzelt, beim Elter M nirgends beobachtet wurde.

Tabelle III:

Nachkommenschaften der 4x F<sub>2</sub>-Bastarde CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>, CM<sub>1</sub>C<sub>11</sub> und CM<sub>1</sub>C<sub>20</sub> (B<sub>III</sub> : CM<sub>1</sub> + C) und des 4x F<sub>3</sub>-Bastardes CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>F (B<sub>II</sub>, von CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> aus freier Bestäubung)

	(letal)	2x	3x	4x	5x	Total Pflanzen	(ausgesäte Samen)
<b>4x x 2x</b>							
CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> x C → CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> -2				2 <sup>1)</sup>		2	
CM <sub>1</sub> C <sub>11</sub> x C → CM <sub>1</sub> C <sub>11</sub> C <sub>1-29</sub>	(2)	7	12	6	2	29	(ca. 60)
CM <sub>1</sub> C <sub>20</sub> x C → CM <sub>1</sub> C <sub>20</sub> C <sub>1-10</sub>	(2)	3	3	2		10	(35)
<b>4x x 4x</b>							
CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> x M → CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> M <sub>1-23</sub>	(3)	2	1 <sup>2)</sup>	17		23	(37)
frei best.: CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> F *				(1)		(1)	
CM <sub>1</sub> C <sub>11</sub> x M → CM <sub>1</sub> C <sub>11</sub> M <sub>1-9</sub>	(1)	1		7		9	(15)
x A, F, Σ		1		25		26	(52)
CM <sub>1</sub> C <sub>20</sub> x M → CM <sub>1</sub> C <sub>20</sub> M <sub>1-8</sub>		2		6		8	(16)
* CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> F x M → CM <sub>1</sub> C <sub>1</sub> FM <sub>1-5</sub>				5		5	(12)
x A, P	(1)	1		11		13	(35)

<sup>1)</sup> dazu aus freier Bestäubung 5 triploide B<sub>II</sub>-Bastarde CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>F<sub>1-5</sub> (Rutishauser 1965, Nogler 1971);

<sup>2)</sup> CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>M<sub>3</sub>, 3x = 25, ist relativ vital, hat aber noch nicht geblüht. Seine Entstehung ist nicht erklärbar.

A = *R. argoviensis*, C = *R. cassubicifolius*, M = *R. megacarpus*, P = *R. puberulus*;  
F = freie Bestäubung, Σ = Selbstung.

Nachkommenschaften (Tab. III) wurden nur von den 3 Additionsbastarden von CM<sub>1</sub>, also von CM<sub>1</sub>C<sub>1,11,20</sub> aufgezogen, dazu von CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>F, einem F<sub>3</sub>-Nachkommen (B<sub>II</sub>) von CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> aus freier Bestäubung (vielleicht aus Selbstung: morphologisch sind beide Pflanzen sehr ähnlich). CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>F ist zu rund 50% apospor, und nur etwas über 30% seiner Samenanlagen sind meiotisch. Die Ergebnisse werden weiter unten besprochen.

## 2) F<sub>2</sub>-Rückkreuzungsbastarde mit *R. megacarpus* (M)

Der B<sub>II</sub>-Bastard CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub> (4x = 30) ist der einzige von 29 lebensfähigen Nachkommen von CM<sub>1</sub>, der nicht apomeiotisch entstanden ist. Morphologisch aberrant, aber von normaler Vitalität, blühte er jahrelang sehr reichlich, nur später als alle anderen Individuen, was Kreuzungen etwas erschwerte. Seine Fertilität ist dagegen gering.

CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub> kann vom sexuellen Elter C höchstens 1 vollständiges Genom enthalten, weshalb der niedrige Aposporiegrad von rund 20% (oder wenig mehr: Tab. II) und der hohe Prozentsatz von Samenanlagen mit rein meiotischer Entwicklung von mindestens 60% überraschen muss (± ausgewachsene ES dürften mehrheitlich meiotisch sein; wie viele davon entwicklungsfähig sind, ist allerdings eine andere Frage). Zur Überprüfung dieser embryologischen Ergebnisse wurden mehrere Kreuzungen angesetzt, die aber eine magere Ausbeute brachten: Nach Rückkreuzung mit C waren von 4 Nachkommen 3 letal (wahrscheinlich meiotisch entstanden) und 1 dihaploid (2n = 16), nach Selbstung je einer meiotisch (2n = 28!) und einer apomeiotisch entstanden (2n = 30, maternell). Von 3 in Teilung begriffenen Endospermen war sicher eines, wahrscheinlich aber 2 meiotischen Ursprungs. Die spärlichen zytologischen Kontrollen widersprechen zumindest den embryologischen Befunden nicht, wonach die Aposporie von CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub> wenig ausgeprägt ist.

Im B<sub>III</sub>-Bastard CM<sub>1</sub>M<sub>4</sub> (5x = 41) sind zu den 3 Genomen von CM<sub>1</sub> 2 Genome (ein reduziertes Pollenkorn) des apomiktischen Elters M addiert. Überraschend sind daher seine starke meiotische und seine schwache apospore Tendenz – beides noch ausgeprägter als bei CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub> und eher den 7 oben besprochenen C-B<sub>III</sub>-Bastarden ähnlich. CM<sub>1</sub>M<sub>4</sub> ist morphologisch aberrant und schlecht fertil. Auffallend ist angesichts der Anorthoploidie von CM<sub>1</sub>M<sub>4</sub>, dass so wenige Samenanlagen degenerierende Makrosporen enthalten und dass in Entwicklung begriffene reduzierte ES nur selten degenerieren (2% aller Samenanlagen). Aus der schlechten Fertilität von CM<sub>1</sub>M<sub>4</sub> zu schliessen, müssen auch hier reduzierte ES auf späteren Stadien eliminiert werden (der auffallend hohe Anteil grosser, aber tauber Früchte deutet darauf hin, dass dies während der Endospermentwicklung erfolgen könnte).

Der analog entstandene B<sub>III</sub>-Bastard CM<sub>2</sub>M<sub>2</sub> (5x = 41, aus CM<sub>2</sub> + M) bietet embryologisch ein sehr ähnliches Bild wie seine Mutterpflanze CM<sub>2</sub> (Nogler 1971). Addition eines reduzierten ♂ M-Gameten hat also das Gleichgewicht zwischen meiotischer und aposporer Entwicklung nicht beeinflusst.

## Diskussion

1) Tetraploide F<sub>2</sub>-Additionsbastarde, wie sie aus aposporen, triploiden F<sub>1</sub>-Bastarden (aus der Kreuzung *R. cassubicifolius*, C, diploid, sexuell x *R. megacarpus*, M, tetraploid, apomiktisch) durch *Rückkreuzung mit dem sexuellen Elter C* aufgebaut werden können, stimmen embryologisch, bezüglich Sporogenese und früher ES-Entwicklung, miteinander überein: Insgesamt 7 solche Additionsbastarde von 3 verschiedenen F<sub>1</sub>-Pflanzen (CM<sub>1</sub> + C → CM<sub>1C1,11,20</sub>; CM<sub>3</sub> + C → CM<sub>3C2,5,8</sub>; CM<sub>6</sub> + C → CM<sub>6C7</sub>) sind alle überwiegend meiotisch, daneben aber partiell apospor. Vor allem bestehen zwischen den drei Gruppen keine prinzipiellen Unterschiede (besonders im Aposporiegrad, der nur bei CM<sub>1C20</sub> und CM<sub>3C2</sub> schwächer ist), weshalb auch die drei Mutterpflanzen CM<sub>1,3,6</sub> in Bezug auf den Aposporiefaktor (zu dem der sexuelle Elter C ja nicht beiträgt) nicht prinzipiell verschieden sein können. (Ursprünglich [Nogler 1971, S. 166–9] war vermutet worden, die F<sub>1</sub> könnte vielleicht in zwei Gruppen gespalten sein, nämlich CM<sub>1,2,5,6</sub> und CM<sub>3,4</sub> [mit betr. Aposporiefaktor heterozygotem bzw. homozygotem M-Gameten]. Weil sich nun aber Vertreter beider „Gruppen“ so ähnlich verhalten, darf wohl angenommen werden, dass die ganze F<sub>1</sub> in Bezug auf den Aposporiefaktor gleich ist; d.h. es ist nicht erwiesen, dass die M-Gameten, die am Aufbau der F<sub>1</sub> beteiligt waren, sich für diesen Faktor unterschieden. Quantitative Abweichungen [die bei CM<sub>4,5</sub> trotz Aposporie sogar ± zu Sterilität führen!] müssen auf anderen, nach der Sporogenese wirksamen Faktoren beruhen [Nogler 1972].)

Apospore ES werden nur während einer gewissen Zeitspanne induziert. Diese ist, gemessen am Meioseabschluss, in den meisten Samenanlagen der F<sub>2</sub>-Bastarde gegenüber F<sub>1</sub>-Bastarden durchschnittlich noch weiter hinausgezögert als in den F<sub>1</sub>-Bastarden gegenüber der apomiktischen Wildform M (Nogler 1971). Allgemein sind in den F<sub>2</sub>-Additionsbastarden Samenanlagen, in denen meiotische und apospore ES in Konkurrenz stehen, viel häufiger, und oft ist der apospore ES nicht mehr so eindeutig bevorzugt wie in F<sub>1</sub>-Bastarden oder gar bei M, ja nicht selten ist der meiotische ES sogar (z.T. viel) weiter entwickelt als der (spät induzierte) apospore (Abb. 1, 2). Apospore ES wachsen aber anscheinend oft aggressiver (Abb. 2). In der durchschnittlichen Verzögerung der aposporen Induktion liegt übrigens auch der Grund, weshalb seinerzeit (Nogler 1971) in Knospen von CM<sub>1C1</sub> nur meiotische Samenanlagen gefunden wurden: Zur Vermeidung von Unsicherheiten durch ± ausgewachsene und dadurch nicht mehr klassierbare ES wurden damals nur Blütenknospen im Tetradenstadium analysiert (einem Stadium, auf dem bei F<sub>1</sub>-Bastarden und bei M bereits viele eindeutig apospore Samenanlagen nachweisbar sind).

Der Aposporiegrad kann statt embryologisch auch aus Nachkommenschaften bestimmt werden. Weil es, besonders bei Jungpflanzen, oft schwierig ist, rein morphologisch alle Maternellen als solche zu identifizieren, werden hier nur die Valenzkreuzungen 4x x 2x betrachtet, die ein sicheres zytologisches Kriterium für B<sub>II</sub>-Bastarde bieten. Von 29 Nachkommen aus der Kreuzung CM<sub>1C11</sub> x C sind 8 apospor entstanden (maternell oder B<sub>III</sub>), der Aposporiegrad errechnet sich zu 27,6%. Die Kreuzung CM<sub>1C20</sub> x C ergab nur 10 Nachkommen, von denen

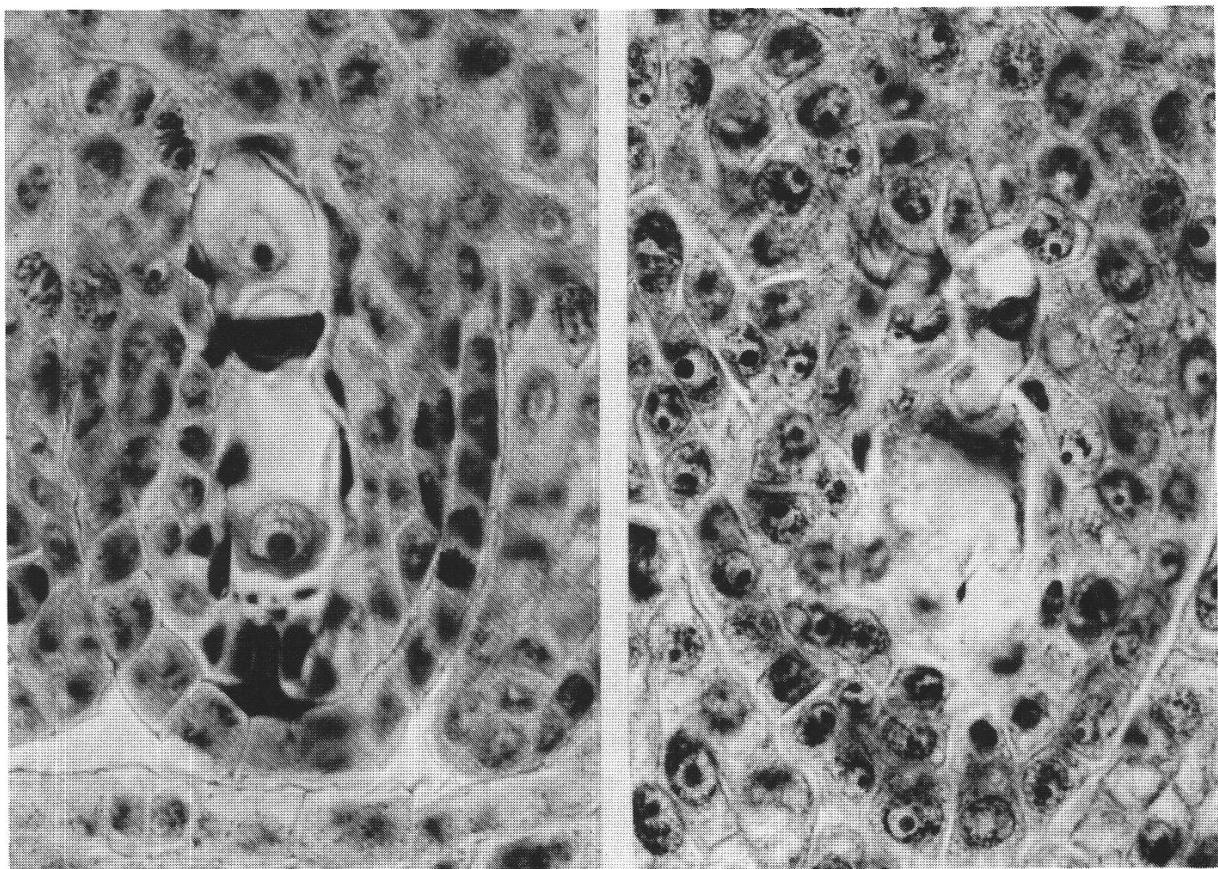


Abb. 1

Abb. 2

Die Abbildungen zeigen den für F<sub>2</sub>-Bastarde rel. häufigen Fall, dass der meiotische Embryosack weiter entwickelt ist als der apospore. In Abb. 2 (der mikropylare Kern des zweikernigen meiotischen ES ist weggeschnitten) wird deutlich, wie der (kleinere, viel später induzierte) apospore ES sich stärker als der meiotische zu entwickeln beginnt. – Beide Abbildungen sind je 100  $\mu$  breit.

2 apospor entstanden sind. Beide Male ist also der Aposporiegrad eindeutig höher als dies vom embryologischen Bild her zu erwarten wäre, was um so mehr ins Gewicht fällt, als sich bei Valenzkreuzungen 4x x 2x wegen Sameninkompatibilität meiotische Endosperme ja eher als apospore normal entwickeln (Rutishauser 1967). Noch stärker scheint diese nachträgliche Erhöhung des Aposporiegrades bei CM<sub>3</sub>C<sub>2</sub> zu sein, wie aus den Chromosomenzahlen einiger Endosperme (ebenfalls mit C befruchtet) zu folgern ist. Die gleiche Tendenz zur Erhöhung des Aposporiegrades nach der Sporogenese wurde schon für F<sub>1</sub>-Bastarde und für M festgestellt (Nogler 1972): meiotisch entstandene Embryonen und Endosperme werden offenbar auf späteren Stadien leichter eliminiert, was zu einer mehr oder weniger ausgeprägten Verschiebung des Gleichgewichts zwischen meiotischer und aposporer Entwicklung zugunsten der letzteren führen und bei gewissen Pflanzen (CM<sub>2</sub>, Wildform M) die meiotische Konkurrenz wahrscheinlich sogar ganz ausschalten kann.

2) In den drei F<sub>2</sub>-Bastarden aus *Rückkreuzung mit dem apomiktischen Elter M* haben die M-Gameten das Gleichgewicht zwischen meiotischer und aposporer Entwicklung nach der Sporogenese in allen drei Fällen nicht zugunsten der aposporen verschieben können: es ist beim B<sub>III</sub>-Bastard CM<sub>2</sub>M<sub>2</sub> gegenüber CM<sub>2</sub> nicht beeinflusst, während beim B<sub>II</sub>-Bastard CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub> die Frequenz meiotischer ES gegenüber CM<sub>1</sub> deutlich, beim B<sub>III</sub>-Bastard CM<sub>1</sub>M<sub>4</sub> sogar stark erhöht ist. Alle dreimal muss also ein bezüglich des Aposporiefaktors heterozygotes (reduziertes) Pollenkorn von M beteiligt gewesen sein (im Falle von CM<sub>1</sub>M<sub>4</sub> ist möglicherweise sogar ein M-Gamet ohne den Aposporiefaktor addiert worden). Ähnliche Schlüsse können auch aus später publizierten Ergebnissen von F<sub>3</sub>-Rückkreuzungsbastarden mit M gezogen werden. Dies zeigt erneut, dass *R. megacarpus* für den Aposporiefaktor *nicht homozygot* sein kann. Das gleiche zeigt ein parthenogenetisch aus einer reduzierten Eizelle von CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub> ( $4x = 30$ , mit höchstens einem vollständigen Genom von C) entstandener dihaploider ( $2x = 16$ ) Nachkomme, der rein meiotisch ist!

3) Bisher wurde wie für die meisten Apomikten auch für die *Auricomi rezessive Vererbung* der Aposporie (mit quantitativer Wirkung) angenommen (Rutishauser 1965). Der für den Aposporiefaktor heterozygote, aber phänotypisch total apomiktische *R. megacarpus* müsste nach dieser Annahme die Konstitution *Aaaa*, seine Gameten *Aa* und *aa* haben (*A* für meiotische, *a* für apospore ES-Entwicklung), und der total sexuelle, rein meiotische *R. cassubicifolius AA*, seine Gameten alle *A*. Alle 6 F<sub>1</sub>-Bastarde sind apospor (Nogler 1971), also *Aaa*, d.h. sie müssten alle durch Verschmelzen von ♀ *A*-Gameten von C mit lauter homozygot-rezessiven ♂ *aa*-Gameten von M entstanden sein. (Dass die F<sub>1</sub>-Bastarde in Bezug auf den Aposporiefaktor die gleiche genetische Konstitution haben, geht auch aus den oben unter 1) erwähnten Befunden hervor.) Addition eines Genoms mit *A* (Pollenkorn von C) zu *Aaa* (unreduzierte Eizelle von CM<sub>1</sub>, CM<sub>3</sub> bzw. CM<sub>6</sub>) in den 7 B<sub>III</sub>-Bastarden der F<sub>2</sub> (*AAaa*) führte aber in keinem der Fälle zu total meiotischen Pflanzen, wie dies bei rezessiver Vererbung zu erwarten gewesen wäre: alle 7 B<sub>III</sub>-Bastarde sind partiell apospor (CM<sub>1</sub>C<sub>11</sub> z.B. zu rund 1/4). Das bedeutet aber, dass die Aposporie der *Auricomi* (oder wenigstens von *R. megacarpus*) *nicht rein rezessiv* vererbt sein kann.

4) *Dihaploide*. Die 4 tetraploiden F<sub>2</sub>-Bastarde von CM<sub>1</sub> (die 3 B<sub>III</sub>-Bastarde CM<sub>1</sub>C<sub>1,11,20</sub> und der B<sub>II</sub>-Bastard CM<sub>1</sub>M<sub>8</sub>) zeigen eine ausgeprägte Tendenz zu haploider Parthenogenese. Die so entstehenden dihaploiden Reversionspflanzen aus unbefruchteten reduzierten Eizellen sind nicht Zwillingsembryonen. Die Tendenz zu haploider Parthenogenese ist auch auf CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>F (tetraploider F<sub>3</sub>-Bastard aus freier Bestäubung von CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>) vererbt (Tab. III). Auch zwei aneuploide B<sub>II</sub>-Bastarde aus der Kreuzung CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub> x *R. argoviensis* (CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>A<sub>3,4</sub> mit 33 bzw. 31 Chromosomen) erzeugten nach Selbstung u.a. je eine dihaploide Keimpflanze ( $2x = 17$  und 16), die, soweit sich das schon beurteilen lässt, sogar morphologische Merkmale von *R. argoviensis* aufweisen. Ob auch die tetraploiden F<sub>3</sub>-Bastarde von CM<sub>3</sub> und CM<sub>6</sub> diese Tendenz zu haploider Parthenogenese zeigen, muss noch geprüft werden.

Von bisher insgesamt 18 Dihaploiden sind 9 euploid ( $2n = 16$ ), 7 trisom ( $2n = 17$ ), und je einer hatte 18 und 15 Chromosomen. Letzterer starb ohne zu blühen. Allgemein sind die aneuploiden viel weniger vital als die euploiden, die schon im ersten Jahr gut blühten und geselbstet oder mit C rückgekreuzt reichlich Samen ansetzten. Ihre sehr aufschlussreiche Embryologie wird später publiziert. Unter den 11 letalen Pflanzen (von insgesamt 114 F<sub>3</sub>-Nachkommen der F<sub>2</sub>-Bastarde) befanden sich wahrscheinlich noch andere aneuploide Dihaploide. Die Tendenz zu haploider Parthenogenese dürfte also vermutlich noch stärker sein, als dies aus den Auszählungen (Tab. III) hervorgeht.

Der Anteil von Dihaploiden an einer Nachkommenschaft ist vom Pollenelter abhängig. Da die Eizelle ja nicht befruchtet wird, weist das auf eine Mitbeteiligung von Endospermfaktoren hin. Bis ein grösseres Material ausgewertet ist, sei nur festgehalten, dass die Rückkreuzung mit C (4x x 2x) zwei- bis dreimal mehr Dihaploide ergab als jene mit M und andere 4x x 4x-Kreuzungen oder Selbstung (vgl. Tab. III).

Da die erwähnten Pflanzen mit Tendenz zu haploider Parthenogenese partiell apospor sind, so kann ein und dieselbe Pflanze sowohl meiotisch Dihaploide und B<sub>II</sub>-Bastarde als apomeiotisch (apospor) Maternelle, aber auch B<sub>III</sub>-Bastarde bilden. B<sub>III</sub>-Bastarde entstehen sowohl aus 4x x 2x- als auch aus 4x x 4x-Kreuzungen: CM<sub>1</sub>C<sub>11</sub> x C ergab u.a. zwei pentaploide B<sub>III</sub>-Bastarde (Tab. III), der eben erwähnte tetraploide CM<sub>1</sub>C<sub>1</sub>A<sub>4</sub> ( $2n = 31$ ) nach Selbstung 4 hexaploide B<sub>III</sub>-Bastarde neben 17 tetraploiden und einem dihaploiden Nachkommen. Ähnliche Verhältnisse berichten Harlan et al. 1964 und de Wet und Harlan 1970 von *Dichanthium*. Auch hier sind reduzierte wie unreduzierte Eizellen mit oder ohne Befruchtung entwicklungsfähig. Bei ein und derselben Pflanze kann also haploide und diploide Parthenogenese nebeneinander vorkommen.

## Zusammenfassung

Triploide, apospore F<sub>1</sub>-Bastarde (entstanden aus der Kreuzung des diploiden, sexuellen *R. cassubicifolius* C, mit dem tetraploiden, apomiktischen (aposporen) *R. megacarpus* M) ergeben nach Rückkreuzung mit dem sexuellen Elter C neben maternellen Pflanzen tetraploide Additionsbastarde (B<sub>III</sub>), die überwiegend meiotisch, aber partiell apospor, fertil und sehr vital sind. Die Kreuzung ist reproduzierbar: insgesamt 7 solcher B<sub>III</sub>-Nachkommen von 3 verschiedenen F<sub>1</sub>-Bastarden stimmen embryologisch prinzipiell miteinander überein. Weil sie alle partiell apospor sind, kann der Aposporiefaktor bei *R. megacarpus* nicht rezessiv (mit quantitativer Wirkung) vererbt werden, wie dies bisher angenommen wurde. – Der Aposporiegrad kann nach der Sporogenese weiter erhöht werden. – Die Induktion aposporer Initialen ist gegenüber den F<sub>1</sub>-Bastarden durchschnittlich noch weiter hinausgezögert als in der F<sub>1</sub> gegenüber der aposporen Wildform M.

In den aus Rückkreuzung von F<sub>1</sub>-Bastarden mit dem aposporen Elter M entstandenen 3 Bastarden (1 B<sub>II</sub> aus einer befruchteten reduzierten und 2 B<sub>III</sub> aus befruchteten unreduzierten Eizellen) wird durch den M-Gameten das

Gleichgewicht zwischen meiotischer und aposporer Entwicklung nicht zugunsten der aposporen verschoben, sondern im Gegenteil bei 2 der 3 Bastarde sogar die meiotische bevorzugt. Dies zeigt erneut, dass *R. megacarpus* für den Aposporiefaktor *heterozygot* ist.

Tetraploide, partiell apospore Bastarde von CM<sub>1</sub> (B<sub>II</sub> und B<sub>III</sub>) zeigen eine ausgeprägte Tendenz zu *haploider Parthenogenese*, die sich je nach Pollenelter verschieden stark manifestiert (nach 4x x 2x-Kreuzungen entstehen rund zweibis dreimal mehr Dihaploide als nach 4x x 4x-Kreuzungen). Die Tendenz zu haploider Parthenogenese ist auf Nachkommen (F<sub>3</sub>) übertragbar. Bei ein und derselben Pflanze kann haploide und diploide Parthenogenese nebeneinander vorkommen.

## Summary

### *Genetics of apospory in Ranunculus auricomus III. F<sub>2</sub> backcross hybrids*

Triploid, aposporous F<sub>1</sub>-hybrids from *R. cassubicifolius* (C, diploid, sexual) x *R. megacarpus* (M, tetraploid, apomictic) backcrossed with the sexual parent C produce (besides maternal plants) tetraploid B<sub>III</sub>-hybrids (from fertilized unreduced egg cells) which are predominantly meiotic but partially aposporous, fertile and vigorous. This crossing is reproducible: seven B<sub>III</sub> offspring which were all embryologically alike resulted from three different F<sub>1</sub>-hybrids. As all these are partially aposporous, apospory of *R. megacarpus* cannot be inherited as a recessive character (with quantitative effect), as has been assumed hitherto. – The degree of apospory may be further increased after sporogenesis. – In comparison to the F<sub>1</sub>-hybrids induction of aposporous initials is, on an average, more retarded than in F<sub>1</sub> as compared to the aposporous parent M.

F<sub>1</sub>-hybrids backcrossed with the aposporous parent M resulted in only three hybrids (one B<sub>II</sub> from a fertilized reduced egg cell, two B<sub>III</sub> from fertilized unreduced egg cells). The gametes of M did not alter the ratio of meiotic to aposporous development in favour of the aposporous but rather the reverse. This shows again that *R. megacarpus* is *heterozygous* for the apospory factor.

Tetraploid, partially aposporous hybrids of CM<sub>1</sub> (B<sub>II</sub> and B<sub>III</sub>) show a distinct tendency to *reduced parthenogenesis* which depends on the staminate parent (4x x 2x crossings result in about two or three times as many dihaploids as 4x x 4x crossings). The tendency to reduced parthenogenesis can be passed on to the descendants (F<sub>3</sub>). In partially aposporous plants reduced and unreduced parthenogenesis can occur together.

Diese Arbeit wurde durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht. Mein besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. F. Ruch, dem Leiter des zytologischen Instituts, sowie Fr. S. Türler, Herrn Paul Frick und meinem Freunde Dr. B. Gut für die wertvolle Hilfe.

## Literatur

- de Wet J.M.J. and J.R. Harlan 1970. Apomixis, polyploidy, and speciation in *Dichanthium*.  
Evolution 24, 270–277.
- Häfliger E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln  
der *Auricomus*-Gruppe. Ber. schweiz. bot. Ges. 53, 317–382.
- Harlan J.R., M.H. Brooks, D.S. Borgaonkar, and J.M.J. de Wet 1964. Nature and inheritance  
of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*. Bot. Gaz. 125, 41–46.
- Nogler G.A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s.l. W. Koch.  
I. Embryologie. Ber. schweiz. bot. Ges. 81, 139–179.  
– dgl. II. Endospermzytologie. Ber. schweiz. bot. Ges. 82, 54–63.
- Rutishauser A. 1965. Genetik der Pseudogamie bei *Ranunculus auricomus* s.l. W. Koch.  
Ber. schweiz. bot. Ges. 75, 157–182.
- 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen.  
Protoplasmatalogia VI. F.3. Wien, New York.

Dr. G.A. Nogler  
Institut für Allgemeine Botanik  
der ETH Zürich  
Universitätstrasse 2  
8006 Zürich