

Aposporie chez le *Ranunculus parnassifolius* L. I, Etude cytoembryologique

Autor(en): **Vuille, Christine / Küpfer, Philippe**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **108 (1985)**

PDF erstellt am: **28.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-89243>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

AOSPORIE CHEZ LE *RANUNCULUS PARNASSIFOLIUS* L. I. ÉTUDE CYTOEMBRYOLOGIQUE

par

CHRISTINE VUILLE et PHILIPPE KÜPFER

AVEC 12 FIGURES ET 1 TABLEAU

INTRODUCTION

La section *Ranuncella* (Spach) Freyn du genre *Ranunculus* compte deux espèces collectives, les *R. parnassifolius* L. et *R. plantagineus* All., au sein desquelles l'un de nous (Ph. KÜPFER 1974) a souligné l'existence probable d'une reproduction partiellement apomictique. Les signes révélateurs de l'apomixie sont :

- la différenciation de deux séries euploïdes $2x$, $3x$, $4x$ et $5x$ chez le *R. plantagineus* (VUILLE, non publié) et $2x$, $4x$, $5x$ chez le *R. parnassifolius* (KÜPFER 1974).
- la stérilité très accusée du pollen chez tous les polyploïdes, quelle que soit leur valence chromosomique, paire ou impaire.
- les troubles méiotiques sévères perturbant les gamétogenèses mâle et femelle, liés sans doute aux affinités très grandes de tout ou partie des génomes en présence chez les polyploïdes (autopolyploïdie probable).

Le maintien strict des valences euploïdes impaires, $3x$ et $5x$, ne peut être en effet compris que par une reproduction apomictique ; la reproduction sexuée aurait inévitablement pour corollaire l'aneuploïdie. Or, malgré un échantillonnage important (plusieurs centaines d'individus des deux espèces ont été étudiés sous l'angle de la cytologie), un seul cas d'aneuploïdie accidentelle a été décelé.

Au sein du genre *Ranunculus*, d'autres exemples de groupes apomictiques ont été signalés (*R. auricomus* L., *R. ficaria* L.). Parmi les mieux étudiés, citons le *R. auricomus* grâce notamment aux travaux de RUTISHAUSER (1954, 60, 61, 65, 67) et de NOGLER (1971, 72, 73, 75, 78, 82).

Afin d'étudier le mode de reproduction et, le cas échéant, d'établir le degré d'aposporie chez les deux complexes *R. parnassifolius* et *R. plantagineus*, nous avons entrepris une étude expérimentale comprenant des

observations cytoembryologiques, la reconstitution d'un complexe polyploïde artificiel, des recherches écologiques, enzymologiques et chorologiques. L'échantillonnage a été particulièrement serré dans les populations hétérogènes, c'est-à-dire offrant plusieurs cytodèmes sympatriques. Nous présentons ici les résultats de nos observations cytoembryologiques sur le complexe du *R. parnassifolius*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les plantes étudiées proviennent de populations naturelles, pour la plupart d'origine pyrénéenne, à l'exception des échantillons alpiens du Grand-Chavalard.

R. parnassifolius subsp. *parnassifolius*,

France, Pyrénées-Orientales, Puigmal, versant N-W, 2500 m, $2n = 16 (2x)$,

R. parnassifolius subsp. *favargerii* Küpfer,

Espagne, Huesca, Visaurin, versant S-W, 2200 m, $2n = 16 (2x)$,

R. parnassifolius subsp. *heterocarpus* Küpfer,

Espagne, Huesca, Puerto de Barrosa, crête E et S, 2450-2600 m, $2n = 32, 40 (4x, 5x)$,

Espagne, Huesca, N de Castanesa, versant S de la Sierra Negra, 2200 m, $2n = 32, 40 (4x, 5x)$,

Suisse, Valais, Grand-Chavalard, 2100 m, $2n = 32 (4x)$.

Les jeunes têtes carpellaires sont prélevées à différents stades de leur croissance et leur degré de maturité est estimé par rapport au développement des étamines. Ces dernières sont écrasées entre lame et lamelle dans du carmin acétique chauffé pendant une à deux minutes. Les carpelles sont fixés au Navashine, puis, après déshydratation, emparaffinés. Les coupes anatomiques de 12 à 15 μ d'épaisseur sont ensuite déparaffinées et colorées au Feulgen (hydrolyse dans HCl 1N à 60°C pendant 12', traitement au réactif de Schiff pendant 4 à 5 heures). Une contre coloration au vert lumière permet de mettre en évidence le cytoplasme. Après déshydratation, les coupes sont montées au Permount.

RÉSULTATS

L'ovule du *Ranunculus parnassifolius* est hémianatrophe et unitégumenté (FAHN 1974, DAVIS 1966).

A. Cytodème diploïde

A. 1. Mégasporogenèse

Dans le jeune ovule, l'archespore hypodermique se reconnaît à sa taille plus importante que celle des cellules nucellaires voisines. Son noyau en synsinesis (fig. 1) est entouré d'une plage peu chromophile qui met en évidence le contour nucléaire. La chromatine, en écheveau dense, laisse apparaître un nucléole légèrement ovale et excentrique.

Au cours de la prophase I, le volume cellulaire s'accroît alors que les chromosomes s'individualisent progressivement. Les stades méiotiques ultérieurs ont rarement été observés, hormis les tétrades. La méiose

femelle semble donc très rapide. De surcroît, elle est synchronisée avec la microsporogénèse. Les tétraspores femelles sont disposées en T (fuseaux perpendiculaires) ou alignées.

Seule la spore chalaziale poursuit son évolution en mégaspore fonctionnelle. Les trois cellules sœurs dégénèrent. La cellule mère du sac embryonnaire se distingue alors aisément des cellules nucellaires. Sa chromatine est très diffuse, son nucléole, bien rond, n'est pas entouré d'une auréole hyaline. Le tégument ovulaire compte alors trois à quatre couches de cellules et cerne presque entièrement le nucelle.

Dans les étamines les plus externes du bouton floral, les microspores uninucléées se sont dégagées de la tétrade mais leur exine n'est pas encore différenciée. Les cellules épidermiques du nucelle, situées au pôle micropylaire, se divisent de façon péricleinale et constituent une calotte qui coiffe l'initiale du macrogamétophyte.

Chez tous les individus diploïdes étudiés, aucune cellule somatique ne se vacuolise aux alentours de la tétrade en formation.

A. 2. Développement du macrogamétophyte

Avant de subir la première mitose, la mégaspore augmente considérablement de volume, s'arrondit puis se vacuolise. Son noyau sphérique, plus grand que celui des cellules nucellaires, se reconnaît aussi à son gros nucléole (fig. 3).

Les trois mitoses permettant l'édification du sac embryonnaire à partir de la mégaspore fonctionnelle conduisent à un gamétophyte 8-nucléé, du type *Polygonum*. Toutes les étamines contiennent alors des grains de pollen à deux ou trois noyaux, à paroi sporale différenciée, tricolpée.

A. 3. Gamétogénèse

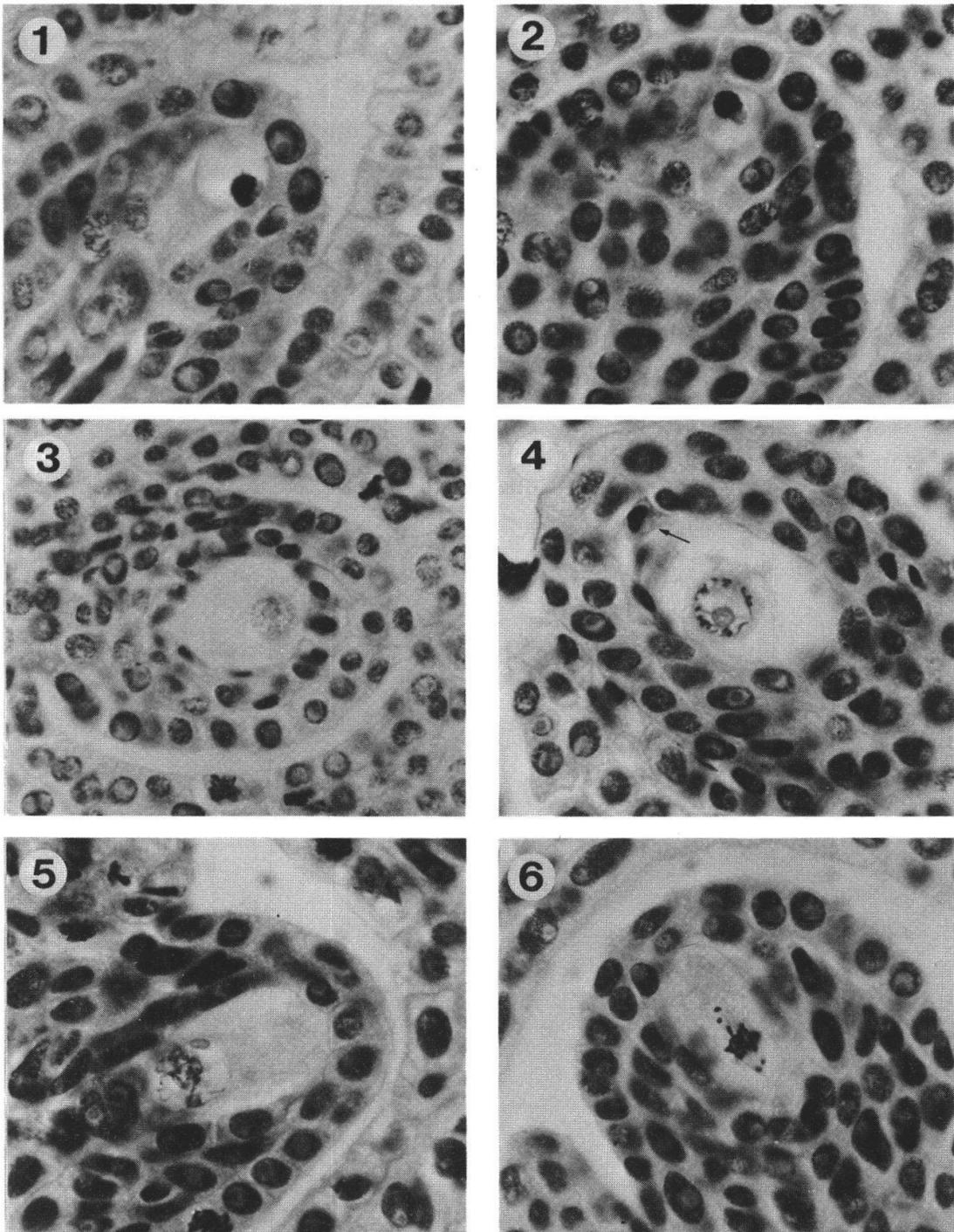
L'oosphère augmente de volume alors que sa vacuole et son noyau s'arrondissent. Dans le même temps, le noyau secondaire résultant de la fusion des deux noyaux centraux glisse au centre du gamétophyte et les synergides prennent leur aspect piriforme caractéristique.

B. Cytodèmes polyploïdes

B. 1. Mégasporogénèse

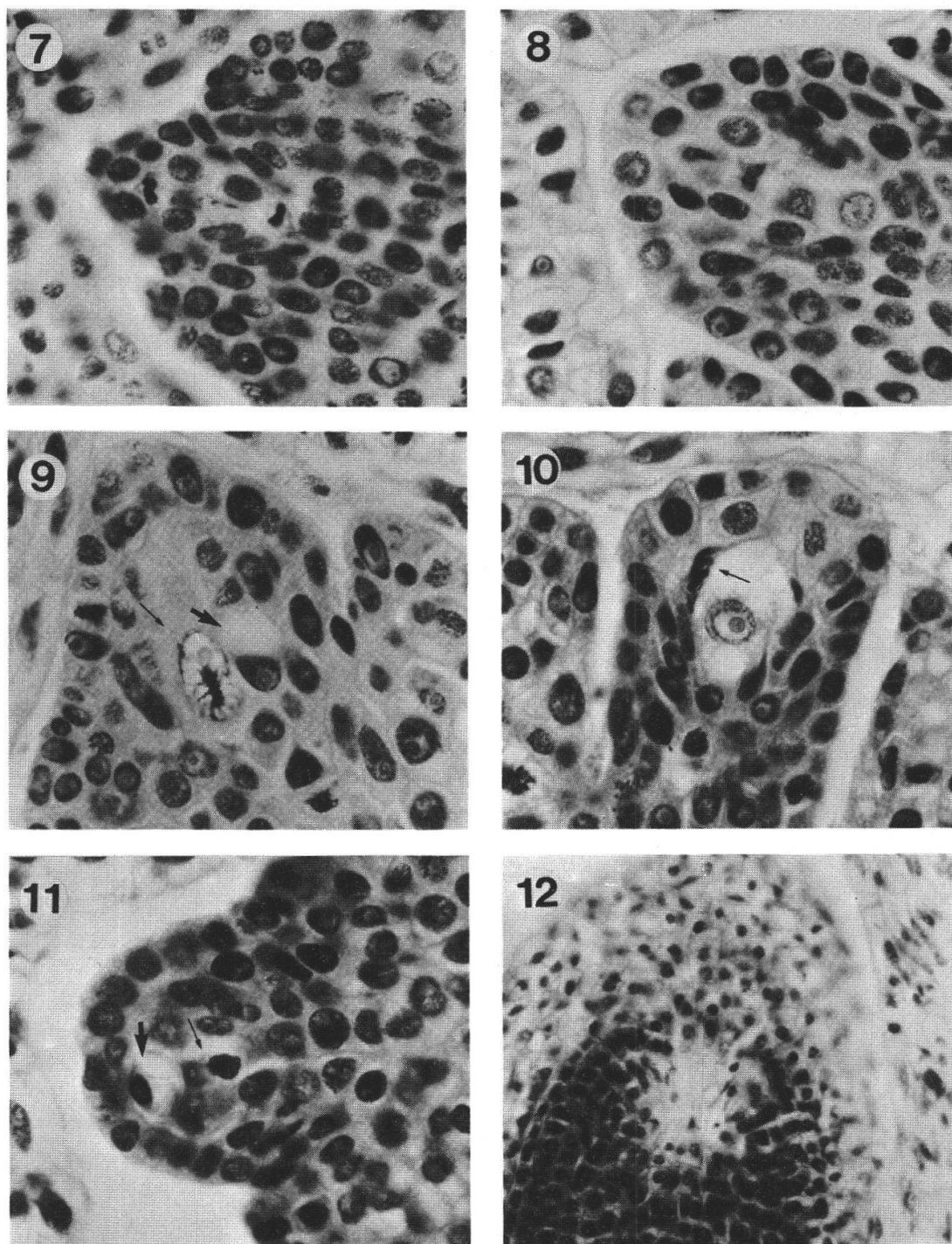
Les images d'archespores en synesis sont essentiellement les mêmes que chez le cytodème diploïde. Seul le caractère plus fortement chromatique des noyaux quiescents traduit la valence polyploïde du matériel (fig. 2).

Dans bien des cas, la méiose ne dépasse guère ce stade. La chromatine persiste en petits amas denses; le nucléole excentrique reste arrondi (fig. 9). Seule subsistera une archespore apparemment plasmolysée, au noyau peu distinct, enserré dans un cytoplasme contracté, formant une masse vineuse (au Feulgen), caractéristique d'un état de dégénérescence (fig. 4).



50 μ

- Fig. 1. Taxon 2x, archesporocyte en synapsis (prophase I).
Fig. 2. Taxon 4x, archesporocyte en synapsis, nucléole rond.
Fig. 3. Taxon 2x, sac embryonnaire à un noyau réduit.
Fig. 4. Taxon 4x, sac embryonnaire aposporique à un noyau non réduit, archesporocyte dégénérée (/).
Fig. 5. Taxon 4x, archesporocyte au leptotène (prophase I).
Fig. 6. Taxon 4x, archesporocyte en métaphase I (4 univalents).



7 - 11 50 μ

12: 100 μ

Fig. 7. Taxon 4x, archespore dégénérant en anaphase I.
Fig. 8. Taxon 4x, tétraspores femelles alignées.
Fig. 9. Taxon 4x, archespore en prophase I troublée (↑), initiale aposporique (↗).
Fig. 10. Taxon 4x, archespore en métaphase I dégénérée (↑), initiale aposporique vacuolisée.
Fig. 11. Taxon 4x, archespore en prophase I (↑), initiale aposporique au-dessus d'elle (↗).
Fig. 12. Taxon 4x, ovule dépourvu de macrogamétophyte.

Pour un petit nombre de cellule mère, la méiose se poursuit au-delà de ces premiers stades prophasiques. Dès la fin du synsisesis, l'écheveau chromatinien se résoud progressivement en un réseau plus lâche, alors que le volume cellulaire augmente considérablement. Le réseau de chromatine, plus irrégulier que chez le diploïde, manifeste souvent une tendance à la coalescence (fig. 5).

En métaphase I, les figures ne permettent pas un dénombrement précis des chromosomes. Les univalents se placent généralement de part et d'autre du plan équatorial (montée précoce vers les pôles, fig. 6). La présence assez constante de ponts anaphasiques trahit selon toute probabilité des difficultés de séparation de multivalents mais reflète peut-être aussi des phénomènes de translocations observés chez certains individus de Barrosa (KÜPFER 1974, VUILLE non publié) (fig. 7).

Les tétrades, en T ou alignées, sont rarement régulières (fig. 8). Des micronuclei de tailles différentes s'observent fréquemment et témoignent ainsi du cours perturbé de la méiose et de la ségrégation inégale des chromosomes. Après la division équationnelle, la paroi cellulaire ne se forme pas toujours au niveau de la diade chalaziale, ce qui conduit à une coenomégaspore à deux noyaux. La mégaspore fonctionnelle est essentiellement la même que chez le diploïde. Elle se reconnaît à son noyau peu chromophile (fig. 8). Ses trois cellules sœurs dégénèrent, mais souvent les quatre spores disparaissent.

B. 2. Développement du macrogamétophyte

Comme indiqué ci-dessus, la mégaspore fonctionnelle poursuit rarement son développement; une infime minorité d'ovules contenaient une initiale du sac embryonnaire volumineuse et vacuolisée. Il est peu probable, mais non exclu, qu'un gamétophyte réduit prenne naissance dans des ovules du taxon polyploïde. Nous cherchons actuellement à le démontrer par des expériences de croisements car nos observations cytoembryologiques ne peuvent pas le confirmer.

B. 3. Développement de l'initiale aposporique et édification subséquente du sac embryonnaire

L'archespore en synsisesis est souvent flanquée d'une cellule nucellaire qui se vacuolise intensément et rapidement. Son noyau entouré de cytoplasme se place au centre de la lacune ainsi créée. Cette cellule végétative qui supplante peu à peu les cellules produites par les mécanismes méiotiques représente l'initiale aposporique. Son noyau s'arrondit et son volume augmente. Son nucléole, bien rond lui aussi, est plus grand que les cellules nucellaires normales (fig. 4, 10).

Trois divisions mitotiques conduisent ensuite à la formation d'un sac embryonnaire en apparence identique à celui décrit chez le diploïde. L'initiale aposporique ne peut pas être distinguée des autres cellules nucellaires avant sa vacuolisation. La différenciation de l'initiale aposporique peut être simultanée à la méiose. Les conséquences en sont les suivantes. La cellule aposporique, par son développement rapide, tend à écraser les cellules en méiose ainsi que les cellules nucellaires les plus

proches. Si l'archespore se trouve bloquée en prophase I, il n'en subsiste bientôt qu'une masse vineuse. Par la suite, les restes des cellules écrasées et dégénérées qui entourent la grande lacune marquant l'emplacement de l'initiale aposporique ne sont plus analysables. Seuls les stades les plus jeunes peuvent être interprétés correctement. Les figures 4, 9 et 10 montrent des images méiotiques interrompues et en voie de dégénérescence. Notons cependant que la dégradation de l'archespore est quelquefois indépendante de la différenciation de l'initiale aposporique (fig. 12).

Dans notre matériel, la position de l'initiale aposporique varie de cas en cas. Ainsi l'induction de l'aposporie peut frapper soit l'une des cellules qui flanquent l'archespore, soit la cellule située juste au-dessous de l'archespore, du côté du pôle chalazial (fig. 11). Dans une tête carpellaire (30 à 70 carpelles), les archéspores entrent en méiose de façon presque synchrone, en obéissant à un gradient basifuge, des carpelles plus âgés qui amorcent la spirale du gynécée aux terminaux un peu plus jeunes. Ainsi, dans une même fleur, si les carpelles les plus avancés offrent des métaphases I, les plus jeunes présentent déjà les premières images prophasiques. L'induction de l'aposporie, quant à elle, n'est pas liée à l'âge des ovules, puisque dans le même bouton certains ovules sont dépourvus d'initiales aposporiques, alors que d'autres offrent des cellules nucellaires en début de vacuolisation, voire même des sacs embryonnaires aposporiques à deux noyaux.

DISCUSSION

L'ensemble de nos observations est résumé dans le tableau I. Dans ce tableau à double entrée, chaque chiffre représente la fréquence (exprimée en pour-cent du nombre total de carpelles étudiés pour la population et le cytodème désignés en tête de colonne) des différentes images observées. Ces images sont définies selon deux critères, à savoir l'absence ou la présence d'initiale aposporique (entrée horizontale) et le degré de développement de l'archespore ou du sac embryonnaire (entrée verticale). Ainsi, par exemple, pour 567 carpelles analysés sur des individus tétraploïdes (4x) de Barrosa, seuls 9,7% offraient une archespore en prophase I et pas d'initiale aposporique. Quelques remarques peuvent être dégagées.

— Le développement des initiales aposporiques intervient assez tôt, dans une large majorité des ovules au cours de la prophase I de l'archespore.

— Une certaine compétition paraît se manifester entre les voies sexuée et aposporique. Le plus souvent, l'individualisation de l'initiale aposporique inhibe à plus ou moins court terme l'évolution de la cellule archésporale ou de ses dérivés. Dans les rares cas où nous avons observé un sac embryonnaire issu d'une mégaspore «réduite», il n'était jamais accompagné d'initiale aposporique. Le développement de la mégaspore en sac embryonnaire interfère apparemment sur la différenciation des initiales aposporiques.

	PAS D'INITIALE AOSPORIQUE						INITIALE AOSPORIQUE						1 ^{ère} MITOSE DE L'INIT. AOSP.					
	Barrosa		Castanesa		Mont Perdu	Grand Chaval.	Barrosa		Castanesa		Mont Perdu	Grand Chaval.	Barrosa		Castanesa		Mont Perdu	Grand Chaval.
	4 x	5 x	4 x	5 x	4 x	4 x	4 x	5 x	4 x	5 x	4 x	4 x	4 x	5 x	4 x	5 x	4 x	4 x
Archespore en prophase (fig. 2)	9,7	5,1	1,6	14,6	19,3	24,6	5,5	4,1	8,2	11,8	1,1	9,6	0,2	0,6	/	/	0,7	/
Archespore en méiose (fig. 5)	7,4	3,5	4,9	6,0	18,7	3,4	0,9	0,9	1,6	2,5	1,6	0,3	0,2	/	/	/	/	/
Tétrade normale (fig. 8)	15	20,7	/	10,3	20,8	1,8	0,3	0,3	/	0,2	/	/	/	/	/	/	/	/
Mégasp. : / vol. + vac.	6,7	7,3	4,9	3,0	6,4	/	/	/	/	0,2	/	/	/	/	/	/	/	/
Archesp. dégén. en p I (fig. 9)	2,8	4,4	4,9	6,1	4,8	3,1	25,6	28,3	36,0	20,7	9,6	40,9	3,7	1,3	8,4	4,3	1,1	5,6
Archesp. dégén. en méiose (fig.10)	2,1	1,9	4,9	1,3	4,2	1,3	10,4	14,0	16,4	10,1	2,1	9,1	2,5	0,3	/	2,4	2,7	/
Mégaspore dégénérée	5,1	6,7	3,3	5,2	5,9	0,3	0,5	0,6	1,6	0,9	0,5	/	/	/	/	0,4	/	/
Dévelop. du sac embr.	1,4	/	3,3	/	0,5	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Nbre de fleurs étudiées	14	5	1	11	4	10	Abréviations: / vol. = augmentation de volume											
Nbre total de carpelles	567	314	61	464	187	386	vac. = vacuolisation											
% aposporie	49,7	50,6	72,1	53,4	19,25	65,3	dégén. = dégénérée											
							p I = prophase I méiotique											
							embr. = embryonnaire											

Tableau I. Fréquences (exprimées en pour-cent du nombre total de carpelles étudiés pour chaque population et cytodème désignés en tête de colonne) des différentes structures archésporiales ou aposporiques observées chez Ranunculus parnassifolius subsp. heterocarpus tétraploïde et pentaploïde.

— Le pourcentage d'aposporie varie considérablement d'une population à l'autre. Il reflète peut-être plus une différence individuelle qu'une variation réelle à l'échelle des populations. En effet, les valeurs extrêmes ont été obtenues sur les échantillonnages les plus faibles, relatifs à 1 (Castanesa, 4x), respectivement 4 fleurs (Mont Perdu, 4x). Aucune différence significative ne distingue à cet égard les individus tétraploïdes et pentaploïdes.

— Enfin le pourcentage d'aposporie correspond assez étroitement au taux d'akènes bien conformés à maturité des têtes carpellaires. La forte stérilité des individus polyploïdes (KÜPFER 1974) trahit peut-être autant, voire plus, l'échec de la voie aposporique (pas de différenciation d'initiale aposporique dans un certain nombre de carpelles) que les irrégularités méiotiques.

Les nombreuses études cytoembryologiques chez le *Ranunculus grex auricomus* (HAEFLIGER 1943, RUTISHAUSER 1945 à 1967, NOGLER 1971 à 1982, IZMAILOW 1965 à 1976) nous ont beaucoup aidé dans l'interprétation de nos observations chez le *R. parnassifolius*. Les travaux des auteurs précités ont mis en évidence que la reproduction des cytodèmes diploïdes du complexe *R. auricomus* suivait bien le mode sexué normal. En revanche, chez les taxons polyploïdes, la méiose suit rarement son cours normal et avorte dès l'entrée en prophase I de l'archéspore ou pendant la division équationnelle (HAEFLIGER l. c.). NOGLER (1971) et IZMAILOW (1967) ont cependant observé des stades à quatre mégaspores. Ils attribuent aussi les troubles de la sporogénèse femelle à la méiose très perturbée en raison de multivalents, univalents, ponts chromatiniens ou de la condensation de la chromatine bloquée en synsinesis. IZMAILOW (1965), cependant, prétend avoir observé un sac embryonnaire à deux noyaux réduits chez un individu pentaploïde. Cet auteur ne précise pas le nombre chromosomique, nécessairement aneuploïde, de ces noyaux.

Nos observations concordent assez étroitement avec celles des auteurs précités. Quelques nuances doivent cependant être signalées au sujet du développement des initiales aposporiques.

Presque tous les ovules des taxons polyploïdes du *R. auricomus* s. l. offrent des sacs embryonnaires non réduits d'origine aposporique. Chez le *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus*, 30 à 80% environ des carpelles étudiés n'offrent pas d'initiale aposporique. Est-ce le signe d'une apomixie facultative? Il est trop tôt pour l'affirmer mais les expériences en cours devraient le démontrer. Cependant, le sympatrisme de deux cytotypes à Castanesa et à Barrosa (4x et 5x) parle en faveur d'une telle hypothèse. En effet, dans un travail précédent (KÜPFER 1974), l'origine des pentaploïdes a été attribuée à des croisements entre taxons diploïde et tétraploïde. Nos observations les plus récentes confirment ce point de vue. A Castanesa, par exemple, l'introggression intervient selon toute vraisemblance entre le *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus* tétraploïde et l'un des deux diploïdes *R. pyrenaicus* L. ou *R. amplexicaulis* L. Chez le *R. plantagineus*, au contraire, les valences impaires (3x et 5x) ne résultent pas d'hybridations interspécifiques, mais intraspécifiques, dans les zones de contact (Alpes-

Maritimes: col des Champs, Cayolle, etc.) entre les distributions des cytodèmes diploïde (subsp. *occidentalis* Kùpfer) et tétraploïde (subsp. *plantagineus*). Les croisements artificiels devraient démontrer prochainement si les races polyploïdes peuvent intervenir comme parent femelle. La preuve serait alors apportée que des oosphères non réduites, aposporiques, peuvent être fécondées.

Enfin, chez *Malus domestica* Baumg., les initiales aposporiques n'apparaissent qu'après la formation des sacs embryonnaires réduits (KRYLOVA 1976). Dans les images les plus typiques décrites par NOGLER (1971) pour le *R. auricomus* s. l., les initiales aposporiques se différencient au-dessous de la tétrade, du côté du pôle chalazial. Chez le *R. parnassifolius* polyploïde, l'induction de l'aposporie se manifeste plus tôt encore que dans les deux cas précédents, le plus souvent au cours de la division réductionnelle. D'autre part, l'initiale aposporique peut apparaître non seulement au-dessous de l'archéspore ou de ses dérivés, mais aussi sur leur côté. A notre connaissance, cette dernière position n'a pas encore été rapportée dans le genre *Ranunculus*.

Résumé

Sur la base d'observations cytoembryologiques, il est démontré que chez le *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius*, diploïde, la mégasporogénèse et la gamétogénèse aboutissent à la formation d'une tétrade normale puis d'un sac embryonnaire réduit. En revanche, chez le subsp. *heterocarpus*, quelle que soit sa valence tétraploïde ou pentaploïde, le développement d'une initiale aposporique supplée généralement à l'avortement plus ou moins précoce de la sporogénèse. Le taux d'aposporie varie entre 19 et 72% environ suivant les populations. Enfin, beaucoup de carpelles dégénèrent faute de présenter un sac embryonnaire réduit ou aposporique.

Zusammenfassung

Auf Grund cytoembriologischer Beobachtungen, wird festgestellt, dass bei diploidem *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius*, die Megasporogenese und Gametogenese zur Bildung einer normalen Tetrade und eines reduzierten Embryosacks führen. Im Gegensatz dazu, bei subsp. *heterocarpus*, tetraploide oder pentaploide Sippe, bewirkt die Entwicklung einer aposporischen Initiale im allgemeinen das mehr oder weniger frühzeitige Zugrundegehen der Sporogenese. Der Aposporieprozent wechselt zwischen ca 19 und 72% je nach Populationen. Schliesslich, verkümmern viele Fruchtblätter, weil sie keinen reduzierten oder aposporischen Embryosack enthalten.

Summary

On the basis of cytoembryological studies, it has been demonstrated that by the diploid *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius* the megasporogenesis and gametogenesis result in the formation of a normal tetrad and then in a reduced embryo sac. But, by the subsp. *heterocarpus* whatever the valence is tetraploid or pentaploid, the development of an aposporic initial will make up in general for the

more or less early failure of the sporogenesis. The rate of apospory is varying between about 19 and 72% according to the population. Finally, many carpels degenerate, failing to present a reduced or aposporic embryo sac.

BIBLIOGRAPHIE

- ASKER, S. — (1979). Progress in apomixis research. *Hereditas* 91: 231-240.
- BATTAGLIA, E. — (1963). Apomixis. *Recent advances in the Embryology of Angiosperms* 8: 221-264.
- CHAO, C. Y. — (1980). Autonomous development of embryo in *Paspalum conjugatum* Berg. *Bot. Not.* 133: 215-222.
- DAVIS, G. L. — (1966). Systematic embryology of the angiosperms, pp. 224-225. *New York* (John Wiley and Sons inc.).
- FAHN, A. — (1947). Plant anatomy. 2d ed. 611 pp. *Oxford* (Pergamon Press).
- FRANKE, R. — (1975). Über das Auftreten von unreduzierten Gameten bei Angiospermen. *Arch. Züchtungsforsch.* 5: 201-208.
- HAEFLIGER, E. — (1943). Zytologische-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 53: 317-382.
- IZMAILOW, R. — (1965). Macrosporogenesis in the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 8: 183-195.
- (1970). Cytogenetic studies in the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. *Ibid.* 13: 37-50.
- (1971). Cyto-embryological studies in various cytotypes of *Ranunculus cassubicus* L. *Gen. Pol.* 12: 213-216.
- (1973). Cyto-embryological studies in experimental hybrids of the apomictic species *R. cassubicus* L. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 16: 99-120.
- (1976). Problems of apomixis in the *Ranunculus auricomus* group. *Ibid.* 19: 15-28.
- KRYLOVA, W. — (1976). Apospory and polyembryony in apple. In: Khkhlov, S. S. (ed.). Apomixis and breeding, pp. 124-129, *New Delhi* (Amerind Publish).
- KÜPFER, Ph. — (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- LOCQUIN, M. et LANGERON, M. — (1978). Manuel de microscopie, 352 pp., *Paris* (Masson).
- NOGLER, G. A. — (1971). Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. I. Embryologie. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 81: 139-179.
- (1972). Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* II. Endospermzytologie. *Ibid.* 82: 54-63.
- (1973a). Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* III. F₂ Rückkreuzungsbastarde. *Ibid.* 83: 295-305.
- (1973b). Neues zur Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.*, pp. 86-89.
- (1975). Genetics of apospory in *R. auricomus* IV. Embryology of F₃ and F₄ offspring. *Phytomorphology* 25: 485-490.

- (1978a). Zur Zytogenetik der Apomixie bei *R. auricomus*. Habilitationsschrift 916704: 218 H. *ETH Zürich*, 56 pp.
 - (1978b). Diploid apomicts in *Ranunculus auricomus*. *Proc. XIV. Int. Congr. Genet.* (Moscow). Contributed Paper Sessions Abstracts Part II: 181.
 - (1982). How to obtain diploid apomictic *Ranunculus auricomus* plants not found in the wild state. *Bot. Helv.* 92: 13-22.
- ROUSI, A. — (1956). Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fennica Vanamo* 29: 1-64.
- RUTISHAUSER, A. — (1954a). Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-Arten. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* 25: 1-45.
- (1954b). Die Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. *Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss.* 10: 491-512.
 - (1960). Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 70: 113-125.
 - (1961). Apomixis and polyembryony in Angiosperms — Pseudogamous reproduction and evolution. In: *Rec. Advances in Botany, Univ.* (Toronto Press), pp. 699-702.
 - (1965). Genetik der Pseudogamie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 75: 157-182.
 - (1967). Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. In: *Protoplasmatologia*. Band VI. *Wien, New York*, 245 pp. (Springer Verlag).
- TURALA, K. et SZYBOWSKA, K. — (1978). Cytoembryological studies in self-incompatible population of *Ranunculus pencillatus* (Dumort) Bab. from Poland. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 21/1: 9-21.