

FRANZ SPETA:

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE UND KARYOLOGIE VON ELAIOSOMEN AN SAMEN UND FRÜCHTEN

Mit elf Abbildungen,
zehn Schwarzweißtafeln und einer Tabelle

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. EINLEITUNG	10
II. MATERIAL UND METHODE	11
III. SPEZIELLER TEIL	12
1. <i>SCILLA</i>	12
a) <i>Scilla bifolia</i> - Gruppe (<i>S. bifolia</i> , <i>S. luciliae</i> , <i>S. gigantea</i>) . . .	12
Strukturen der Arbeitskerne	13
Karyologie des Elaiosoms	14
Antipoden	16
b) <i>Scilla amoena</i> - Gruppe	16
<i>Scilla amoena</i> - Untergruppe (<i>S. amoena</i> , <i>S. bithynica</i>) . . .	17
<i>Scilla sibirica</i> - Untergruppe (<i>S. sibirica</i> ; <i>S. rosenii</i>) . . .	17
<i>Scilla mischtschenkoana</i> - Untergruppe (<i>S. mischtschenkoana</i> , <i>S. cilicica</i>)	18
c) <i>Scilla messeniaca</i> - Gruppe (<i>S. messeniaca</i> , <i>S. clusii</i>)	21
2. <i>PUSCHKINIA LIBANOTICA</i>	23
3. <i>LACHENALIA TRICOLOR</i>	23
4. <i>ALLIUM TRIQUETRUM</i>	24
5. <i>TRILLIUM ERECTUM</i>	28
6. <i>HERMODACTYLUS TUBEROSUS</i>	28
7. <i>ECHINOPSIS PARAGUAYENSIS</i> und <i>GYMNOCALYCIUM QUEHLIANUM</i>	30
8. Drei <i>MOEHRINGIA</i> - Arten	31
a) <i>M. muscosa</i>	31
b) <i>M. trinervia</i>	34
c) <i>M. pendula</i>	36
9. <i>RESEDA LUTEA</i>	36

10. <i>VIOLA DECLINATA</i>	38
11. <i>MELAMPYRUM CHRISTATUM</i> , <i>M. BIHARIENSE</i> und <i>M. NEMOROSUM</i>	39
12. <i>NONNEA PULLA</i> und <i>N. LUTEA</i>	42
IV. BESPRECHUNG	46
V. ZUSAMMENFASSUNG	55
SUMMARY	57
LITERATURVERZEICHNIS	61

I. EINLEITUNG

In SERNANDER'S Monographie der europäischen Myrmekochoren wurden erstmals in bedeutendem Umfang Beobachtungen über die Ameisenverbreitung von Samen und Früchten und deren Ursachen mitgeteilt. Anhand anatomischer Untersuchungen konnte er für viele Elaiosome die Herkunft aus bestimmten Geweben der Samenanlage und der Frucht schon richtig deuten. In der Folge erschienen einige kleinere Mitteilungen (ULBRICH; MORTON u. a.), die aber im wesentlichen nichts Neues boten. Auch in größeren, allgemeineren Schriften über Frucht- und Samenverbreitung bildet SERNANDER'S Monographie die Grundlage für das Kapitel Myrmekochorie (RIDLEY; MÜLLER; VAN DER PIJL). Eine Reihe wichtiger, neuer Angaben über Verbreitung und Entwicklungsgeschichte myrmekochorer Samen lieferten BERG und BRESINSKY.

Weitaus weniger ist über die Karyologie der Elaiosome bekannt. Daß in ihnen vergrößerte, hypertrophierte Kerne nicht selten vorkommen, wurde oft erwähnt, aber erst GEITLER (1944, 1948) zeigte, daß sie bei *Corydalis cava*, *Gagea lutea* und *Scilla bifolia* endopolyploid werden. Diese Mitteilungen sind bis jetzt die einzigen geblieben.

Da die Elaiosome aus unterschiedlichen Samen- und Fruchtteilen hervorgehen, wurden die karyologischen Verhältnisse aller dieser untersucht. Weiters erhob sich die Frage, inwieweit Kerne anderer Teile der Samenanlage, des Samens oder der Frucht polyploid werden oder ob einzig das Elaiosom dazu fähig ist.

Das Vorkommen von Elaiosomen bzw. bestimmten Typen von ihnen ist an gewisse systematische Gruppen gebunden; dies zeigt sich beispielsweise in der Gattung *Centaurea* (DITTRICH), bei den Boragi-

neen (BACIU 1931, 1935), bei *Moehringia* (MERXMÜLLER und GRAU), *Scilla* (SPETA 1971 b) u. a.; es wird deshalb auch hier einer Einteilung nach systematischen Gesichtspunkten gegenüber einer nach der Gewebeherkunft der Vorzug gegeben.

Da die Strukturen der diploiden Arbeitskerne teils von systematischer Bedeutung sind (EHRENDORFER), werden sie stets beschrieben.¹

II. MATERIAL UND METHODE

Die Fixierung der Samenanlagen, Samen und Früchte erfolgte nach Anschneiden zumeist in Alkohol - Eisessig (3:1) oder in Carnoy'schem Gemisch. Gefärbt wurde mit Karmin-Essigsäure (KE) unter leichtem Erhitzen. Durch geringfügigen Zusatz von Eisenalaun wurde eine intensivere Färbung erreicht. Zu Vergleichszwecken wurde häufig auch die Heitz'sche Methode der Feulgen-Färbung angewendet.

Für karyologische und anatomische Untersuchungen genügten größtenteils Handschnitte. Schnittserien mit dem Mikrotom wurden von entwässertem und in Paraffin eingeschlossenem Material hergestellt. Zur besseren Sichtbarmachung der Zellwände wurde mit Safranin gefärbt.

Zur Untersuchung von Eiweißkristallen in den Zellkernen wurde in vier- bis sechsprozentigem Glutaraldehyd bei pH 7 (phosphatgepuffert) fixiert und mit Jod-KE gefärbt (nähere Angaben bei SPETA und GREILHUBER). Zum Nachweis von Öl in den Elaiosomzellen verwendete ich Sudan III. Die Zählung der Chromosomen wurde an Quetschpräparaten durchgeführt. Die DNS-Messungen bei *Allium triquetrum* erfolgten mit einem Spektralphotometer nach der 2-Wellenlängen-Methode nach der üblichen Vorbereitung des Objektes (vergl. im einzelnen NAGL 1968 a).² Zur Feststellung der Endopolyploidiegrade wurden unter Berücksichtigung von Struktur und Chromatinmenge die Kernvolumina während und am Ende der Entwicklung der Elaiosome statistisch erfaßt, dazu alle drei Durchmesser gemessen und die

¹ Herrn Prof. Dr. Lothar Geitler und Frau Prof. Dr. Elisabeth Tschermak-Woess möchte ich für die Überlassung des Themas und für viele wertvolle Ratschläge und Anregungen herzlichst danken. Besonders dankbar bin ich auch Herrn Doz. Dr. Walter Titz, der durch stete Anteilnahme viel zum Abschluß dieser Publikation beigetragen hat.

² Herrn Doz. Dr. W. Nagl danke ich für die Unterstützung bestens!

Volumina nach der Formel für das dreiachsige Ellipsoid errechnet: $V = \frac{4}{3} a \cdot b \cdot c \cdot \pi$. Sie ergeben für alle untersuchten Arten die für rhythmisches Kernwachstum typischen Diagramme; diese werden daher im Text nicht wiedergegeben.

Der Großteil der karyologischen Abbildungen wurde anhand von KE-Präparaten hergestellt; lagen Feulgen-Präparate vor, so wird im Abbildungstext darauf hingewiesen.

III. SPEZIELLER TEIL

1. *SCILLA*

Bisher wurde nur eine relativ kleine Anzahl von Arten der großen Gattung *Scilla* auf Vorkommen, Entwicklungsgeschichte und Bau der Elaiosome untersucht und vielfach die Meinung vertreten, alle Arten hätten Anhängsel von einander ähnlichem Bau; dies trifft aber nicht zu.¹ Sämtliche ältere Mitteilungen fußen auf den Angaben SERNANDER's, der für *Scilla bifolia*, *S. amoena* und *S. sibirica* je nach Art verschieden hoch entwickelte Elaiosome beschreibt. Er zählt sie zum *Viola odorata*-Typ, da er glaubt, sie gingen aus der Raphe bzw. aus dem Funikulus hervor. Erst viel später stellte BRÉSINSKY fest, daß bei *Scilla* das Exostom zum Elaiosom wird. Es ist wichtig festzuhalten, daß seine Abbildungen und Angaben sich ausschließlich auf Vertreter der *Scilla bifolia*-Gruppe beziehen. Bei anderen Arten entstehen die Elaiosome nämlich aus anderen Teilen der Samen. Dieses und weitere Merkmale ermöglichen eine Gruppierung der elaiosomtragenden *Scilla*-Arten (SPETA 1971 b).

a) *SCILLA BIFOLIA* - Gruppe

Aus dieser Gruppe wurden *S. bifolia* s. l., *S. luciliae* (= *Chionodoxa luciliae*) und *S. gigantea* (= *Chionodoxa gigantea*) untersucht. Wegen der großen Einheitlichkeit hinsichtlich vieler Merkmale werden sie im folgenden, soweit möglich, gemeinsam behandelt.

Die Samenanlagen sind wie bei allen hier besprochenen *Scilla*-Arten anatrop, bitegmisch und annähernd kugelförmig. Das Elaiosom wird aus dem Exostom gebildet, die Raphe ist nur sehr schwach ent-

¹ Im einzelnen haben *Scilla autumnalis*, *amethystina*, *chinensis*, *festalis*, *filangeri*, *haemorrhidalis*, *hispanica*, *hughii*, *italica*, *japonica*, *liliohyacinthus*, *iridifolia*, *monophyllos*, *montana*, *natalensis*, *obtusifolia*, *peruviana*, *pratensis*, *puschkinioides*, *ramburei*, *verna* und *vicentina* kein ölhältiges Samenanhängsel.

wickelt. Schon vor der Befruchtung ist ein wulstiger Exostomrand zu bemerken. Seine weitere Differenzierung beginnt allerdings erst nach der Befruchtung. Fett wird nur in die großen äußeren Elaiosomzellen (= Futterzellenschicht) eingelagert. Gegen das Endosperm hin sind reichlich Raphidenbündel in den Zellen anzutreffen.

Strukturen der Arbeitskerne:

Beim Vergleich der Strukturen der Arbeitskerne von *S. bifolia* s. l. verschiedener Fundorte konnten große Unterschiede aufgedeckt werden. Um gewebespezifische Abwandlungen ausschließen zu können, wurde stets die äußere Epidermis des äußeren Integumentes der Samenanlage zur Untersuchung herangezogen. Damit auch standortsbedingte Modifikationen hintangehalten werden konnten, wurden zum Vergleich Zwiebeln aller angegebenen Fundorte längere Zeit hindurch unter gleichen Bedingungen in Hydrokultur gezogen. Die sodann an Wurzelspitzen festgestellten Strukturen der Arbeitskerne waren denen von Pflanzen, die am natürlichen Fundort fixiert worden waren, völlig gleich. Es handelt sich wie bei allen *Scilla*-Arten um Chromonemakerne im Sinne von GEITLER (1955) u. a.¹

In bezug auf Menge und Ausbildung des Heterochromatins zeigt sich bei den verschiedenen Sippen folgendes: Bei einer diploiden aus der Spitaler Au an der Enns und einer tetraploiden aus Thürnau (vergleiche SPETA 1971 b) tritt es kaum hervor (Tafel I e) und es wird erst mit der Endopolyploidisierung etwas deutlicher; dies gilt auch für das intranukleoläre Chromatin, auf das weiter unten eingegangen wird. Ganz ähnlich verhalten sich Pflanzen aus dem Botanischen Garten der Universität Wien (HBV) und dem Botanischen Garten der Stadt Linz, die von holländischen Handelshäusern geliefert worden waren ($2n = 18$). Eine zarte, kleine *Scilla bifolia* s. l. (vielleicht *Scilla nivalis*), die – wohl verwildert – auf den Wiesen des Botanischen Gartens in Wien wächst, läßt schon in diploiden Kernen einige wenige, kleine Chromozentren erkennen und besonders deutlich das intranukleoläre Chromatin. *S. gigantea* (= *Chionodoxa gigantea*, im Alpengarten im Belvedere, Wien, kultiviert) und *S. luciliae* (= *Chionodoxa luciliae*, kultiviert im HBV) haben ähnliche Kernstrukturen. Bei Pflanzen aus dem Prater (Wien) und aus einem Robinienwald zwischen Neudorf und Gattendorf (Burgenland) treten fünf bis neun

¹ TSCHERMAK-WOESS (1963) faßt den Typus des Chromonemakernes etwas anders.

deutliche Chromozentren auf (Tafel I d); die nukleolusassoziierten Chromozentren sind relativ klein, die intranukleolären Chromatinfäden deutlich.

Karyologie des Elaiosoms:

Bisher teilte einzig GEITLER (1948) mit, daß *S. bifolia* endopolyploide Zellkerne im Elaiosom besitzt. Seine Bemerkung, die vergrößerten Kerne hätten im wesentlichen euchromatische Struktur, trifft für Pflanzen aus holländischen Handelshäusern zu.

Das zum Elaiosom werdende Exostom macht nach der Befruchtung der Samenanlage eine rege Entwicklung durch. Die Kerne der äußeren Zellen erreichen durch endomitotisches Wachstum bald 16-Ploidie. Bis zu diesem Zeitpunkt treten mit einer gewissen Regelmäßigkeit noch spontane Mitosen auf (Tafel II b). Obwohl sich im weiteren Verlauf die Kerne noch stark endomitotisch vergrößern, ist in ihnen zunächst eine Gruppierung oder Bündelung der Chromosomen nicht zu erkennen; der Kernraum erscheint noch immer gleichmäßig und dicht von Chromatin erfüllt (Tafel I a). Erst kurz vor der Samenreife treten relativ dicke, stellenweise deutlich parallel gelagerte Stränge hervor, die sich so wie in anderen Fällen offenbar aus den lose gebündelten chromomerisch gegliederten Endochromosomen (= endomitotische Abkömmlinge eines Ausgangschromosoms) zusammensetzen (Tafel I c und II e). Dichte Aggregate von Chromomeren in Form von Querscheiben kommen nicht vor. Als Endzustand, bevor die Degeneration einsetzt, ist ein Stadium aufzufassen, in dem die Chromosomenbündel fast genauso deutlich wie in den voll entwickelten Antipoden der *S. bifolia*-Gruppe hervortreten (vergleiche Tafeln II a und II e). Das intranukleoläre Chromatin erscheint in diesem Zustand schmierig. Diejenigen Pflanzen, die reichlich Heterochromatin in den Kernen führen, zeigen Endochromozentren (Tafel I a, c), die aus parallelliegenden Reihen von Heterochromomeren aufgebaut sind. Der endomitotische Strukturwechsel kann bei ihnen ohne weiteres verfolgt werden. Auffallend ist dabei ein Stadium, in dem von den Endochromozentren nur noch außen eine zusammenhängende Chromatinschicht vorhanden ist (Tafel I b, Hinweisfeil). Messungen der Kernvolumina, gekoppelt mit einer Schätzung der Chromatinmenge, ergaben für Kerne der äußersten Zellage des Elaiosoms 4096-Ploidie. Die Kerne im Inneren des Elaiosoms waren immer etwas kleiner und schätzungsweise bis 1024ploid.

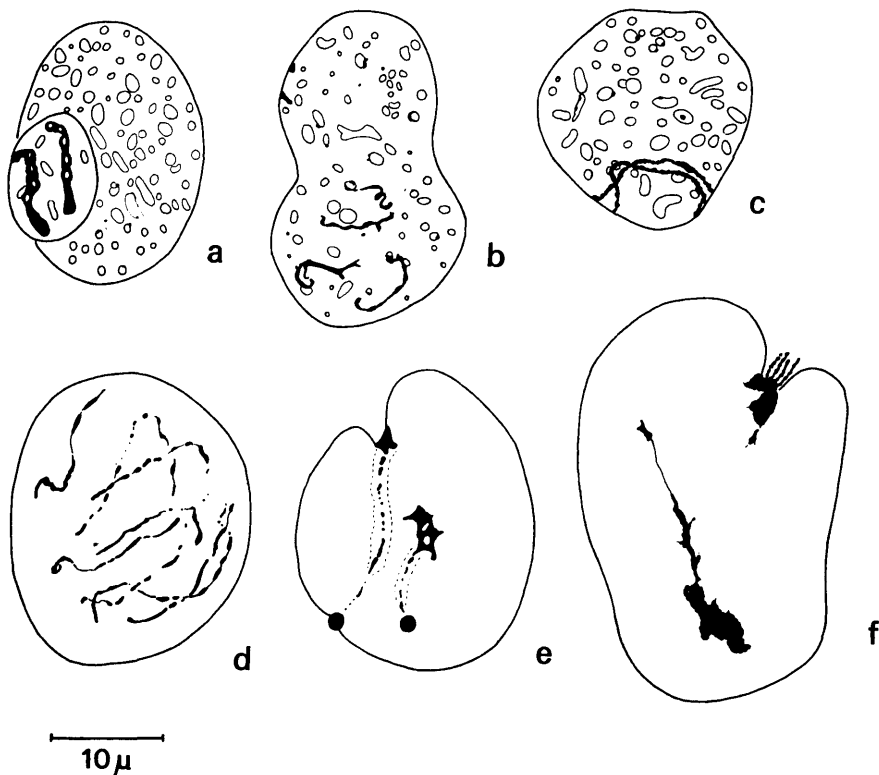


Abbildung 1: *Scilla bifolia* s. l., a bis d aus dem HBV, e und f aus Neudorf; Nukleolen aus endopolyploiden Kernen des Elaiosoms mit intranukleolärem Chromatin (i. Chr.).

a zwei übereinander liegende Nukleolen, der eine mit deutlichem i. Chr., der andere mit kaum erkennbarem; b hantelförmiger; c kugeliges Nukleolus, das kompakte i. Chr. liegt an einem Pol; d acht Chromatinfäden im Nukleolus; e Nukleolus mit i. Chr., das von einem Mantel schwach färbbarer Nukleolar-substanz umgeben ist; f kompakte nukleolusassoziierte Sammelchromozentren tief in den Nukleolus eingesenkt, nur das obere im Profil.

Die endopolyploiden Kerne erwiesen sich auch als günstig zur Untersuchung der intranukleolären Chromatinstrukturen. Es handelt sich dabei um die SAT-Zone, Teile des proximalen Abschnittes der SAT-Chromosomen und möglicherweise auch um den Satelliten. Erwähnt sei, daß sich die intranukleolären Strukturen gut mit Feulgen-Reagens färben lassen. — In den Nukleolen endopolyploider

Kerne der Pflanzen aus Neudorf ist das intranukleoläre Chromatin meist in Form zweier dicker Fäden vorhanden, die von eingesenkten nukleolusassoziierten Endochromozentren ausgehen (Abbildung 1 f). In wenigen Fällen ist der Chromatinfaden, der von relativ schwach mit Karmin-Essigsäure färbbarer Nukleolarsubstanz umgeben ist, bis zum Endosatelliten zu verfolgen (Abbildung 1 e). Die im Botanischen Garten der Universität Wien wild wachsende *S. bifolia* s. l. zeigt in den Nukleolen meist nur Chromomeren und kürzere Fadenstücke, die oftmals Vakuolen anliegen. Gelegentlich sind die Chromatinfäden deutlich zu sehen, wie z. B. Abbildung 1 d zeigt. In Kernen mit zwei Nukleolen ist nicht selten der eine groß und enthält beinahe kein sichtbares Chromatin, während der andere klein ist und kompaktes Chromatin einschließt (Abbildung 1 a). Die Abbildungen 1 b und 1 c stellen offenbar Verschmelzungsprodukte zwei solcher Nukleolen dar.

Antipoden:

Nicht nur hinsichtlich des Elaiosoms, sondern auch der Antipoden verhält sich die *S. bifolia*-Gruppe sehr einheitlich. Die untersuchten Arten weisen drei Antipoden auf, deren Kerne hoch endopolyploid werden (Tafel II a). Hoch endopolyploide Kerne mit Bündelstrukturen erwähnte bereits HASITSCHKA-JENSCHKE (1962) für *S. bifolia* (irrtümlicherweise als *S. biflora* bezeichnet, die aber im Botanischen Garten in Wien nicht wächst!) und *S. luciliae* (= *Chionodoxa luciliae*). Nach WUNDERLICH kommen zwar bei *S. luciliae* große Antipoden vor, bei *S. bifolia* aber kleine.

Die Antipodenzellen sind im Höhepunkt ihrer Entwicklung ziemlich abgeflacht, fast linsenförmig. Ihre Kerne enthalten Chromosomenbündel in haploider Zahl ($n = 9, 18$), die an ihrer Oberfläche zahlreiche feine, oft recht lange Feulgen-positive Fortsätze zeigen; vermutlich handelt es sich um nicht auflösbare Schleifen; diese vernetzen sich oft, indem sie Verbindungen zwischen verschiedenen Bündeln bilden (Tafel II c und d). Im Inneren der Bündel liegen während des Höhepunktes der Entwicklung reichlich nukleolenähnliche kleine Körper, die bei starkem Quetschen austreten. Der in den großen Nukleolus reichende Abschnitt des SAT-Chromosomenbündels ist aus schmierigem Heterochromatin gebildet (Tafel II a, Hinweispfeil).

b) *SCILLA AMOENA* - Gruppe

Bei den Arten der *S. amoena*-Gruppe, die sich zwar durch die einheitliche Chromosomenbasiszahl von $X = 6$ und weitgehender

Übereinstimmung des Chromosomenbaues als zusammengehörig erweisen, treten in der Ausbildung und Herkunft der Elaiosome wesentliche Unterschiede zutage (SPETA 1971 b). Es ist daher eine weitere Unterteilung nötig, die diesem Umstand Rechnung trägt; es lassen sich unterscheiden: die *Scilla amoena*-Untergruppe, die *Scilla sibirica*-Untergruppe, die *Scilla mischtschenkoana*-Untergruppe.

Scilla amoena - Untergruppe

Die hierher zu zählenden beiden Arten *S. bithynica* und *S. amoena*¹ haben trotz der auf Myrmekochorie deutenden Eigenschaften (z. B.: ein zur Fruchtreife dem Boden aufliegender Stengel) ein nur wenig entwickeltes Elaiosom (Abbildung 2 a). Es geht aus der Raphe hervor und zeigt folgenden Bau: Außen eine diploide, papillenträgende Epidermis, darunter eine Schicht etwas vergrößerter, wahrscheinlich diploider Zellen. Dann erst folgt eine Zelllage, deren Kerne durch Endomitosen oktoploid werden. Gegen das Gefäßbündel hin sind die Zellen dann wieder klein und haben zum Teil Raphidenbündel eingelagert. Das Exostom wird nicht polyploid.

Beide Arten weisen in den diploiden Arbeitskernen des Integuments und des Elaiosoms relativ große Chromozentren auf, die aus den distalen Abschnitten der sehr langen Chromosomen hervorgehen und sich häufig zu Sammelbildungen vereinigen. Im Vergleich mit den übrigen Chromozentren sind die nukleolusassoziierten relativ klein, das intranukleoläre Chromatin undeutlich sichtbar (Tafel III a).

Scilla sibirica - Untergruppe

Zu dieser Untergruppe sind *S. sibirica* und *S. rosenii* zu stellen, da bei beiden der im Bereich des Exostoms liegende Teil der Raphe und das Exostom selbst zum Elaiosom werden.

Der Bau des Elaiosoms von *S. rosenii* war bisher unbekannt. Ich konnte seine Entwicklungsgeschichte nicht untersuchen, da nur reife, getrocknete Samen² zur Hand waren, doch läßt sich auch an ihnen das Wesentliche erkennen. — Die Samen sind etwas kleiner als

¹ Die Samen der ersteren wurden vom Hortus Botanicus Hauniensis geliefert; *Scilla amoena* wird im HBV gezogen; die Chromosomenzahl beider ist $2n = 12$.

² Die Samen wurden vom Hortus Botanicus Arcto-Alpinus in Kirovsk (UdSSR) von einem natürlichen Fundort und vom Botanischen Institut in Leningrad (UdSSR) zur Verfügung gestellt und waren eindeutig als zu *S. rosenii* gehörig zu bestimmen. Die Chromosomenzahl beträgt bei beiden Herkünften $2n = 12$.

die der übrigen behandelten *Scilla*-Arten, etwas länglich und von gelber Farbe. Das Anhängsel ist weiß und prall mit Öl vollgestopft (Abbildung 2 c). Bei den anderen Arten kommt Öl in solchen Mengen nicht vor. Vom inneren Integument ist im reifen Samen nur noch ein kleiner mikropylarer Kegel unter dem Exostom zu sehen. Die Zellen des Elaiosoms werden nicht sehr groß, und wenn überhaupt, so werden sie auf keinen Fall hoch polyploid. Arbeitskerne aus Keimpflanzen zeigen nur sehr kleine, nukleolusassoziierte Chromozentren (Tafel III c).

Ganz ähnlich ist der Samenbau von *S. sibirica*¹, nur sind bei ihr die Samen kugelig und das Elaiosom im Verhältnis zur Größe des Endosperms kleiner als bei *S. rosenii* (Abbildung 2 b). Die Arbeitskerne enthalten große Chromozentren (Tafel III b). Im subepidermalen Gewebe des Elaiosoms werden sie bis 16ploid (Tafel IV b). Der Strukturwechsel während des mitotischen und endomitotischen Kernzyklus ist so, wie ihn NAGL (1968 a, b) für *Allium carinatum* beschreibt, vor allem die Stadien G₁ und G₂ lassen sich gut unterscheiden; endomitotische Zerstäubungsstadien konnten zur Genüge aufgefunden werden. Besonders hervorzuheben ist, daß auch während dieser die Kernstruktur fädig bleibt (Tafel IV a), das heißt, die fädigen Verbindungen zwischen den Chromomeren relativ sehr deutlich zu erkennen sind.

Scilla mischtschenkoana - Untergruppe

Sie wird von *S. mischtschenkoana* (= *S. tubergeniana*) und *S. cilicica* gebildet. Das glänzend weiße Elaiosom geht bei diesen Arten aus der Raphe hervor und liegt in mächtiger Ausbildung dem braunen bis fast schwarzen Samen wie ein geschwollener Kamm auf (Abbildungen 2 d, e und 3 a). Es erstreckt sich von der Chalazaregion bis zum Hilum und überragt den Samen in seiner Länge sogar etwas. Obwohl für keine der beiden Arten Beobachtungen über Ameisenverbreitung vorliegen, wird man nicht fehlgehen, eine solche anzunehmen, zumal nach der Anthese die Stengel schlaff werden und dadurch die Kapseln dem Boden aufliegen, was für Myrmekochoren typisch ist.

Das bisher nicht näher beschriebene Elaiosom von *S. mischtschenkoana* wird von einer Epidermis aus sehr flachen, kleinen,

¹ Die Pflanzen stammen aus dem HBV und haben 2 n = 12 Chromosomen.

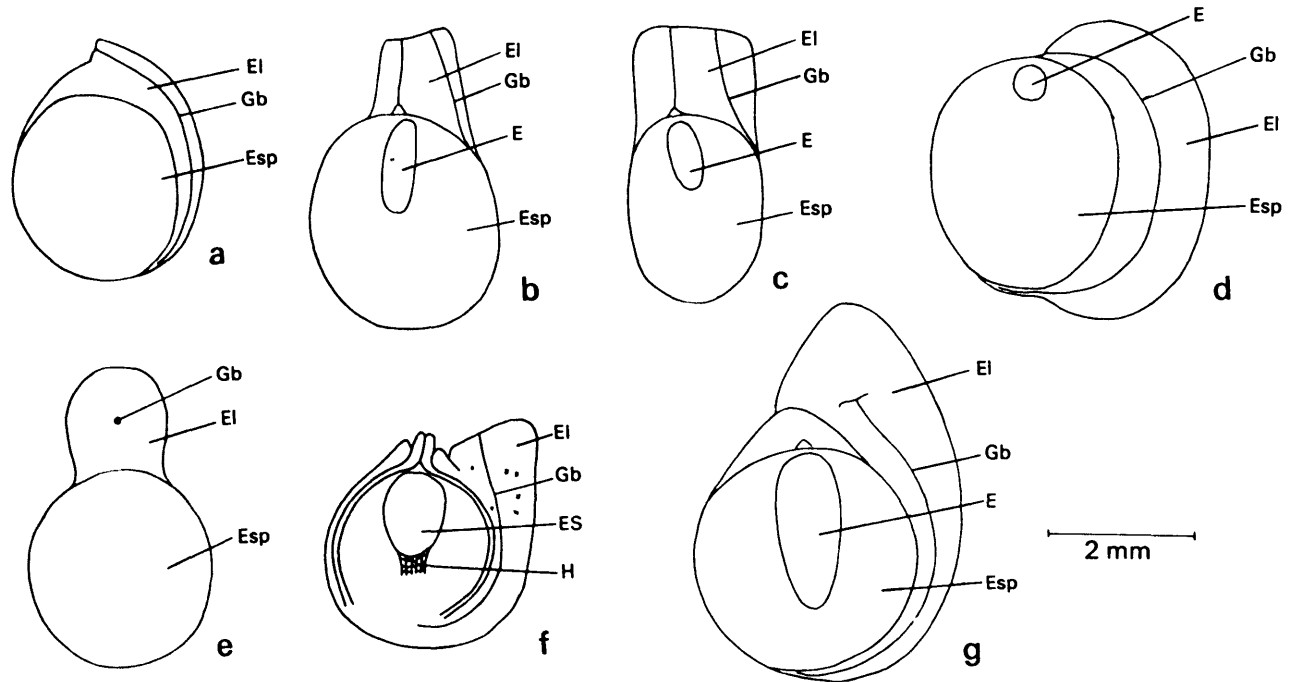


Abbildung 2: a bis d und g reife Samen längs; e quer; f Samenanlage längs.

a *Scilla amoena*; b *S. sibirica*; c *S. rosenii*; d und e *S. mischtschenkoana*; f und g *S. messeniaca*.

El = Elaiosom, Gb = Gefäßbündel, E = Embryo, Esp = Endosperm, ES = Embryosack, H = Hypostase

papillösen Zellen nach außen abgeschlossen (auf Abbildung 3 a sind die Epidermiszellen wegen ihrer geringen Ausdehnung nicht detailliert dargestellt). An diese schließt eine Zellage an, die, obschon vergrößert, nicht jene Ausmaße der ein bis zwei folgenden erreicht. Auf diese großen Zellen folgt wieder eine Lage etwas kleinerer und daran reihen sich: das Gefäßbündel mit seinen Begleitzellen, dann etwa vier Lagen größerer Zellen, von denen die innerste zerstreut Idioblasten mit Raphidenbündeln enthält und schließlich die innere Epidermis (Abbildung 3 a). Zum Studium der Strukturen diploider Arbeitskerne dienten Keimlinge und vegetative Pflanzenteile. Der Kernraum wird von Chromomeren und Chromozentren ausgefüllt, die sehr zu Sammelbildungen neigen (Tafel III d und e), Aussagen über die Kernverhältnisse im Elaiosom können nicht gemacht werden, da mir nur vorjährige Samen zur Verfügung standen.

Der Samenbau von *S. cilicica*¹ war bisher völlig unbekannt. Im befruchtungsfähigen Zustand der Samenanlage ist das äußere Integument vierschichtig, das innere zweischichtig (bis auf die Mikropylarregion, wo es dreischichtig ist). Ein Funikulus fehlt oder ist als solcher nicht erkennbar. Der der Mikropyle zunächst liegende Teil der Plazenta ist von großzelligem, stigmatischem Gewebe bekleidet. Das Elaiosom ist zu diesem Zeitpunkt schon als wulstförmige Anlage vorhanden, nur die Zahl der Zellagen, wie sie sich im reifen Samen zeigt, ist schon erreicht, doch sind die Zellen noch diploid. Sobald das Endosperm zellulär ist, zeigen sich innerhalb des Elaiosoms Unterschiede zwischen den einzelnen Zellagen, wenn auch die Zellen ihre maximale Größe noch nicht erreicht haben; sie enthalten in dieser Zeit reichlich Stärke. Der reife Same ist gleich gebaut wie der von *Scilla mischtschenkoana* (siehe oben).

Das Elaiosom wird, soweit seine Entwicklung verfolgt werden konnte (fast reife Samen standen nicht mehr zur Verfügung), nicht sehr hoch polyploid. Die Struktur der Arbeitskerne wird von Chromomeren und Chromozentren geprägt. Sie ist in den diploiden und polyploiden Kernen im wesentlichen gleich. Auf Grund des Vorhandenseins großer Chromozentren ist der früheste mitotische wie der endomitotische Strukturwechsel gut erkennbar (Tafel V a bis e). In

¹ Die untersuchten Pflanzen wurden von Herrn Obergärtner W. Vöth im Amanus-Gebirge (Türkei) gesammelt. Für die Überlassung derselben möchte ich ihm herzlichst danken!

der Endointerphase sind die Chromozentren abgerundet, kompakt und vakuolig (Tafel V a). Zu Beginn der Endoprophase werden die heterochromatischen Abschnitte der Chromosomen als perlschnurartige Fäden in den Chromozentren deutlich sichtbar. Im Bereich der Endochromozentren treten oft Bündel von heterochromatischen Chromosomenteilen deutlich hervor (Tafel V c, Pfeilhinweis). Im weiteren Verlauf schwindet der Unterschied zwischen Eu- und Heterochromatin, bis im Höhepunkt der Zerstäubungsphase der Kern eine homogene, fädige, nicht wie nach früheren Angaben für andere Objekte körnige Struktur aufweist (Tafel V e). Die Tafel V d zeigt ein spätes Endomitosestadium, in dem die Chromozentren bereits wieder angedeutet sind. Schließlich werden die euchromatischen Elemente wieder auf den für G_1 charakteristischen Durchmesser gebracht (Tafel V a).

c) *SCILLA MESSENIACA* - Gruppe

Die Samen von *S. messeniaca* und *S. clusii* sind ziemlich groß, rund, gelblich und tragen in der Hilumregion ein Anhängsel, das aus dem mikropylaren Teil der Raphe hervorgeht (Abbildung 2 f und g). Aus diesem Grunde sehen sie den Samen von *S. bifolia* sehr ähnlich.¹

Am Aufbau des Elaiosoms hat eine äußere, großzellige Schicht den bedeutendsten Anteil (Abbildung 3 b). Diesen langgestreckten, möglicherweise endopolyploiden Zellen folgen bis zum Gefäßbündel der Raphe hin immer kleiner werdende. Auch das mächtige Exostom besteht offensichtlich nur aus diploiden Zellen. Die Chalazaregion ist durch Wachstumsverschiebung auf die Elaiosomseite zu liegen gekommen. Durch das Elaiosom läßt sich keine Symmetrieebene legen, es ist immer etwas einseitig ausgebildet. Zum Vergleich wurden aus dem Herbarium HALÁCSY (W) Blüten und junge Kapseln von *S. messeniaca* nach Aufkochen untersucht. Auch an den jungen Samen zeigt sich schon die Raphewucherung (Abbildung 2 f).

In den diploiden Arbeitskernen von Keimlingsgeweben sind deutliche Ansammlungen von Heterochromomeren zu bemerken (Tafel III f).

¹ Leider standen zur Untersuchung nur reife Samen aus botanischen Gärten sowie Herbarmaterial zur Verfügung. Samen von *S. messeniaca* wurden vom Giardino Botanico e Coloniale di Palermo, von *S. clusii* vom Civico Horto Botanico in Trieste (beide Italien) geliefert. Die Chromosomenzahl $2n = 18$ (Tafel III g) sollte für beide Arten noch an Material von natürlichen Fundorten bestätigt werden.

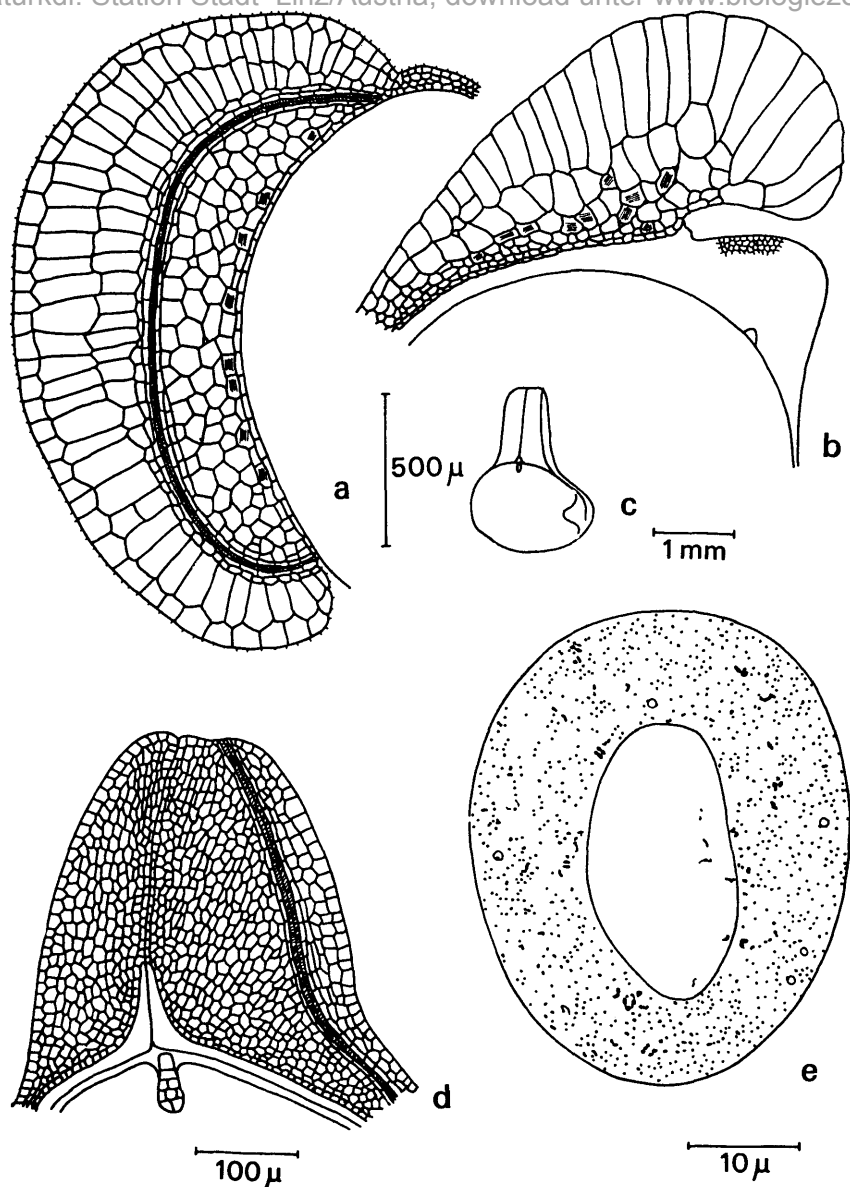


Abbildung 3: a *Scilla mischtschenkoana*, b *S. messeniaca*; a und b Elaiosom längs.

c und d *Lachenalia tricolor*; c halb entwickelter Same längs; d Elaiosom längs. e *Puschkinia libanotica*, 64ploider Kern aus dem voll entwickelten Elaiosom im optischen Schnitt.

2. *PUSCHKINIA LIBANOTICA*

Wie bei *Ornithogalum* wird auch bei *Puschkinia* die äußere Epidermis des äußeren Integuments von stark vergrößerten Zellen gebildet; sie stellen das Elaiosom dar. Das äußere Integument der anatropen Samenanlagen besteht aus vier Zellschichten (Abb. bei BRESINSKY). Die Fruchtsiele werden wie bei *Scilla bifolia* völlig schlaff, und tatsächlich wurde im Botanischen Garten in Wien die myrmekochore Verbreitung der gelbbraunen Samen beobachtet.

Die stark vergrößerten Elaiosomzellen enthalten endopolyploide Kerne — in nicht ganz reifen Samen sind sie nach der rhythmischen Volumenzunahme und nach der Chromatinmenge 64- und 128ploid — und Elaioplasten. Letztere treten zu mehreren in einer Zelle auf, sie bleiben bei AE-Fixierung schlecht erhalten, obwohl sie oft den polyploiden Kern an Größe um einiges überragen. Daß solche Elaioplasten auch bei anderen Liliaceen vorkommen, z. B. bei *Ornithogalum*- und *Gagea*-Arten, ist durch RACIBORSKI bekannt geworden.

Die Struktur der diploiden Arbeitskerne im jungen Elaiosom ist chromomerisch ohne erkennbares Heterochromatin. Gelegentlich beschriebene Chromozentren sollen laut VOSA sowie BARLOW und VOSA auf B-Chromosomen zurückgehen. Im Material aus dem Botanischen Garten in Wien fanden sich allerdings keine B-Chromosomen. Erst in den polyploiden Kernen werden einzelne Ansammlungen von Heterochromomeren sichtbar (Abbildung 3 e). Der endomitotische Strukturwechsel ist schwer erkennbar, doch lassen sich Kerne mit dicken, andere mit dünnen Chromonemen sowie auch solche in der Zerstäubungsphase unterscheiden.

Die drei Antipoden sind keulenförmig und enthalten endopolyploide Kerne, die im Höhepunkt ihrer Entwicklung lockere Chromosomenbündel erkennen lassen. Sie erreichen aber niemals die Größe wie in den Antipoden von *Scilla bifolia*.

3. *LACHENALIA TRICOLOR*

Die Samen dieser südafrikanischen Art haben ein auffälliges Anhängsel. Für *L. tricolor* und *L. pendula* hat bereits SERNANDER Myrmekochorie nachgewiesen, doch fehlte bisher eine Beschreibung der Samen und des Elaiosoms.

Die Samenanlage ist zur Zeit der Befruchtung anatrop und bitegmisch. Im Laufe der Entwicklung krümmt sich der junge Same

so, daß eine Achse durch Mikropyle und Embryo auf eine solche durch Hypostase und Chalaza senkrecht steht (Abbildung 3 c). Das Elaiosom entwickelt sich aus dem Exostom und jenem Teil der Raphe, der an den Mikropylarbereich angrenzt. Das Exostom ist auch schon im unreifen Samen ziemlich mächtig (Abbildung 3 d). Die Mikropylarregion des inneren Integumentes bildet eine Spitze aus kleinen Zellen, mit der sie in den unteren Teil des Mikropylarkanales des Exostoms ragt (Abbildung 3 d). Das sehr zellreiche Elaiosom enthält im abgebildeten Stadium reichlich Stärke, was bei unreifen Elaiosomen nicht selten ist.

Die diploiden Kerne zeigen Chromozentren in der Zahl der Chromosomen (*L. tricolor* aus dem HBV hat diploid 14 kurze Chromosomen). Neben den Chromozentren ist deutlich noch eine feine, körnige euchromatische Struktur zu erkennen. Da das spärliche Chromatin überwiegend der Kernperipherie genähert ist, sehen die Kerne dementsprechend „leer“ aus. Die ältesten mir zur Verfügung stehenden Elaiosome enthielten großteils diploide, zum geringeren Teil bereits tetraploide Kerne. Im reifen Gewebe konnte ich sie aus Materialmangel nicht untersuchen.

4. *ALLIUM TRIQUETRUM*¹

Die großen schwarzen Samen tragen im reifen Zustand ein weißglänzendes Elaiosom. Erstmals beschrieben wurde es von SERNANDER, der auch die Herkunft aus dem Funikulus richtig erkannte. Er stellt allerdings in seiner Abb. 135 nur einen Schnitt durch das reife Elaiosom dar. Außer einer kurzen Schilderung des Baues des weiblichen Gametophyten von MESSERI war über Bau und Entwicklung der Samenanlage bisher nichts bekannt.

Die Entwicklung der Samenanlage, des Embryosackes (MESSERI) und des Endosperms verläuft im wesentlichen wie bei *Allium ursinum* (HASITSCHKA-JENSCHKE 1957); die Kerne der Antipoden und Synergiden werden auch bei *A. triquetrum* endopolyploid und verändern teils ihre Lage (Abbildung 4 b und c).

Der von GEITLER (1955) bei *A. ursinum* wegen seiner großen Zellen und seines Zellsaftreichtums als Wassergewebe angesprochene Teil des inneren Integumentes und des unter der Hypostase gelegenen

¹ Das Material wurde auf einer Wiese unweit des Arcus naturalis am Capo Palinuro (Italien) gesammelt.

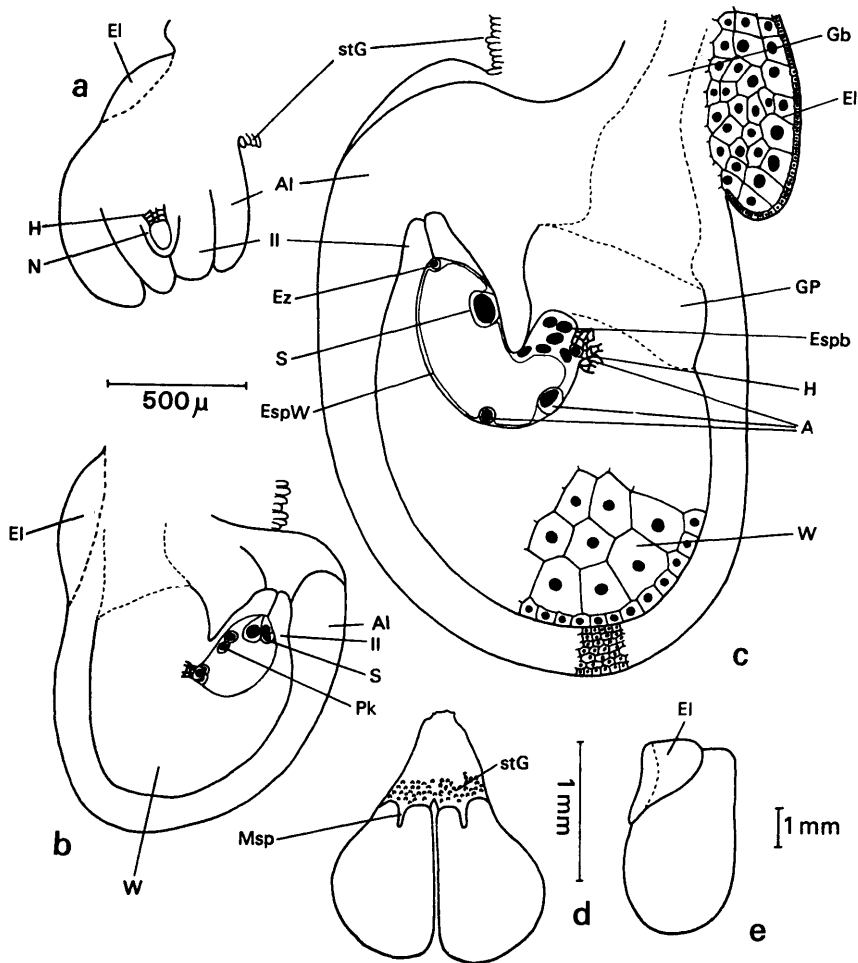


Abbildung 4: a bis e *Allium triquetrum*, a junge Samenanlage, das innere Integument ist noch nicht gekrümmt; b Samenanlage zur Zeit der Befruchtung; c und e halb entwickelter Same; c im Längsschnitt; e total, von der Seite gesehen, Elaiosom dem Samen als Kragen aufsitzend; d zwei Samenanlagen total, Blick in Richtung Mikropylarspalt.

EI = Elaiosom, AI = Außenintegument, II = Innenintegument, N = Nuzellus, stG = stigmatisches Gewebe, Gb = Gefäßbündel, S = Synergide, Ez = Eizelle, Pk = Polkern, A = Antipode, EspW = Endospermwandbelag, Espb = basales Endosperm, H = Hypostase, GP = kleinzelliger Gewebepolster, W = Wassergewebe, Msp = Mikropylarspalt

Gewebes tritt auch bei *A. triquetrum* in ähnlicher Form hervor; die Epidermis ist zur Zeit der Befruchtung noch diploid, wogegen die Zwischenschichten großteils tetraploid, wenige Kerne sogar oktoploid sind. Zur Zeit, zu der das Endosperm aus 32 Kernen besteht, erreicht das Wassergewebe seine mächtigste Ausbildung; es besitzt nun eine großteils tetraploide Außenepidermis und Zwischenschichten mit bis zu 16ploiden Kernen, wobei die der Mikropyle zunächst gelegene subepidermale Zellschicht die höchsten Werte erlangt. Das Elaiosom, das schon im Stadium des zweikernigen Embryosackes als leichte Anschwellung am Funikulus erkennbar ist (Abbildung 4 a), bildet nun schon einen ansehnlichen Körper, dessen subepidermale Zellen 4- bis 16ploide Kerne enthalten (Abbildung 4 c). Das Streckungswachstum der Elaiosomzellen erfolgt in einem Winkel von ungefähr 60 Grad zur Längsachse des Samens. Im Außenintegument laufen im Mikropylarbereich lebhaft Längsteilungen ab, die diese Region noch mächtiger machen. Das stigmatische Gewebe an der Plazenta ist noch immer vorhanden. Im chalazalen Bereich des Endosperms setzt eine Anhäufung von Kernen ein, die später — wie bei anderen *Allium*-Arten — polyploid werden. Die Zygote ist noch immer ungeteilt. Die weitere Entwicklung wird vor allem von der Verdrängung des Wassergewebes durch das Endosperm geprägt, welches bis zum kleinzelligen chalazalen Gewebepolster vordringt. Außen am Samen fällt nun das den halben Samen umfassende kragenförmige Elaiosom sowie das immens in die Länge gewachsene Exostom auf (Abbildung 4 e). Leider standen mir reife Samen nicht zur Verfügung, so daß über diese einzig SERNANDER'S Abbildung Aufschluß gibt. Aus ihr ist ersichtlich, daß die subepidermalen Schichten im Elaiosom, vor allem die erste, noch ziemlich in die Länge wachsen. Die kleinzellige, diploide Epidermis hat er allerdings übersehen. Wahrscheinlich liegt sie im reifen Zustand dem ölführenden Gewebe nur noch als dünnes Häutchen an.

Die diploiden Arbeitskerne im Integument und Elaiosom sind relativ dicht mit euchromatischer Struktur erfüllt, heterochromatische Abschnitte fehlen scheinbar. Unter den Interphasekernen fallen zwei unterschiedliche Typen auf, nämlich chromatinarme, weniger intensiv gefärbte, mit dünnen Chromonemen in lockerer Anordnung, und größere, die dichter mit ungefähr doppelt so dicken Chromonemen erfüllt sind und sich stärker anfärben (Tafel VII b). Volumenbestimmungen und photometrische DNS-Messungen ergaben, daß erstere sich im Stadium G_1 , letztere im Stadium G_2 befinden (Ab-

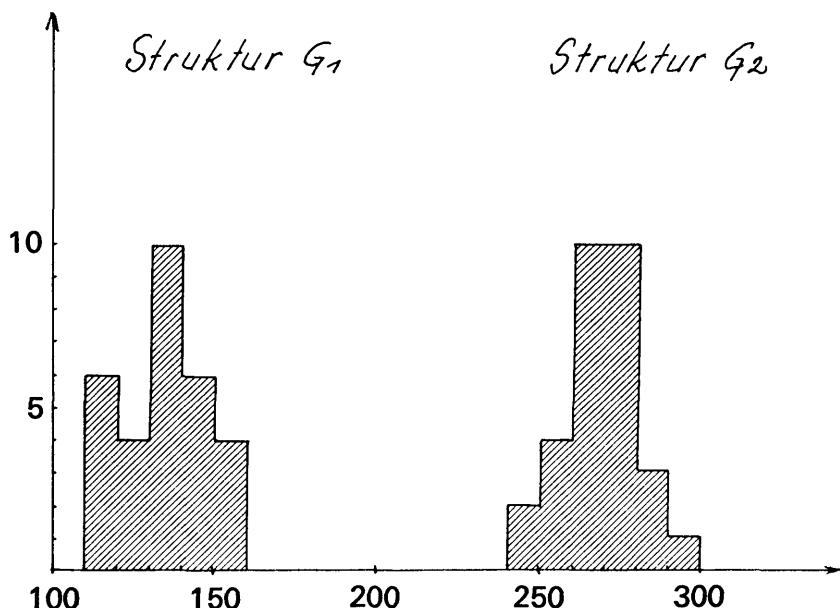


Abbildung 5: *Allium triquetrum*, Häufigkeitsverteilung der DNS-Werte von Kernen des mitotischen Kernzyklus aus dem äußeren Integument einer Samenanlage. Anzahl der Kerne auf der Ordinate, DNS-Gehalt auf der Abszisse.

bildung 5). Dieser Strukturunterschied ist auch in den endopolyploiden Kernen des Elaiosoms zu erkennen. In ihnen erfolgt sehr bald die Bildung kleiner Endochromozentren, die in G_1 schätzungsweise nur halb so groß wie in G_2 sind (Tafel VI a und b). Auch das Zerstäubungsstadium ist nun deutlich erkennbar (Tafel VI c). Die Form der Kerne, die mit zunehmender Größe lappig werden und oftmals tiefe Klüfte und Einziehungen aufweisen, macht genaue Volummessungen unmöglich, doch treten offenbar relativ hohe Endopolyploidiegrade von schätzungsweise maximal $512n$ auf. Die Lappung der Kerne ist keineswegs auf eine Bildung von Restitutionskernen zurückzuführen, sondern sie ist eine spontane Verformung, die der Vergrößerung der Oberfläche dienen dürfte. Neben den schon geschilderten unterschiedlichen Strukturen und den großen Nukleolen fallen in den großen Kernen gelegentlich nukleolusähnliche, kleine Einschlüsse in vielen Endochromozentren auf (Tafeln VI e und VII a). Sie sind kugelig und nicht gleichmäßig von Heterochromatin umhüllt.

5. *TRILLIUM ERECTUM*¹

BERG (1958) hat bereits für mehrere *Trillium*-Arten Myrmekochorie nachgewiesen (*T. ovatum*, *T. rivale*, *T. chloropetalum*, *T. petiolatum*, *T. erectum*; weitere Angaben daselbst).

Das Elaiosom wird kurz nach der Befruchtung als leichte Verdickung des oberen Teiles der Raphe am Übergang zum Funikulus sichtbar. Im fast reifen Samen ist das Elaiosomgewebe vollgestopft mit Reservestoffen, gegen das Endosperm hin sind Raphidenzellen eingestreut.

Die Arbeitskerne zeigen chromomerische Grundstruktur und Chromozentren. Die Kerne des Elaiosoms werden, wenn überhaupt, nicht hoch polyploid. Auch den anderen Geweben der Samenanlage scheint die Fähigkeit zur Polyploidisierung zu fehlen.

6. *HERMODACTYLUS TUBEROSUS*²

Die erste und einzige Angabe über das Vorkommen eines Elaiosoms bei *H. tuberosus* stammt von HUBER. Nur von einer einzigen weiteren Iridacee, *Iris ruthenica*, ist ein Elaiosom durch SERNANDER und BRESINSKY näher bekannt geworden.

Die Samenanlage von *H. tuberosus* ist bitegmisch, anatrop und krassinuzellat. Das Elaiosom entwickelt sich größtenteils aus der Chalazaregion, vielleicht zu einem geringen Teil auch noch etwas aus der angrenzenden Raphe (Abbildung 6 a). Es enthält im halbreifen Zustand unter der kleinzelligen Epidermis ungefähr fünf Lagen leicht vergrößerter Zellen, zwischen denen reichlich Interzellularen auftreten; daran schließen nach innen kleine längsgestreckte Zellen an, die das Gefäßbündel umgeben. In der Raphenregion sind unter den Gefäßbündelbegleitzellen wieder fünf bis sechs Lagen etwas vergrößerter Zellen anzutreffen. Den Abschluß zum Innenintegument bildet eine äußerst kleinzellige Epidermis. Das innere Integument baut sich ausschließlich aus mehreren Lagen kleiner Zellen auf. Im unreifen Samen ist es im mittleren Teil des Samens am dicksten, es nimmt aber keinen Anteil am Aufbau des Elaiosoms. In der

¹ Das untersuchte Material wird im HBV kultiviert.

² Die Pflanzen stammen aus Griechenland und wurden mir von Herrn Obergärtner W. V ö t h zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm bestens danke!

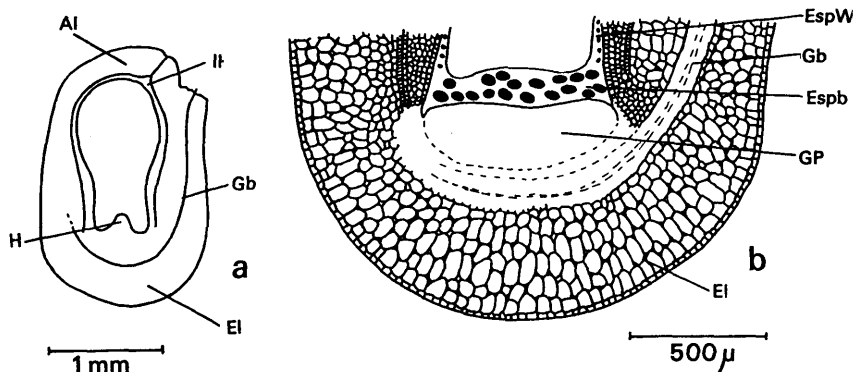


Abbildung 6: *Hermodactylus tuberosus*, noch nicht reifer Same längs. a vollständig; b chalazale Region mit Elaiosom.

AI = Außenintegument, II = Innenintegument, H = Hypostase, GP = kleinzelliger Gewebepolster, Gb = Gefäßbündel, EspW = Endosperm, seitlicher Wandbelag, Espb = basales Endosperm, El = Elaiosom.

Chalazaregion verzweigt sich unter dem Elaiosomgewebe das Gefäßbündel. Kleine Zellen leiten über in den Chalazasockel, den Rest des Nuzellus. Auf ihm liegt eine Ansammlung von Kernen des nukleären Endosperms, die bedeutend größer sind als die des Endospermwandbelages (Abbildung 6 b). (Ähnliche Verhältnisse im Endosperm schildert ENZENBERG für drei *Iris*-Arten.) Erwähnenswert ist auch das Vorkommen von Schließzellen in der Außenepidermis des Außeninteguments, sowie einer Hypostase.

H. tuberosus hat im Integument und auch im Elaiosom – dagegen nicht in anderen Teilen des Samens – eine auffallende Struktur der Arbeitskerne. Der euchromatische Anteil erfüllt den Kernraum nicht ganz gleichmäßig, der heterochromatische liegt in Form von Chromozentren vor, die meist einen fädigen Aufbau erkennen lassen oder schmierig sind und Vakuolen enthalten. In diploiden Kernen findet sich oftmals nur ein einziges Chromozentrum, das fast immer einem Pol anliegt. Es kann sehr verschiedene Formen annehmen, nicht selten werden Ringe gebildet, die dann den Nukleolus umschließen (Tafel VIII b). In endomitotisch vergrößerten Kernen sind die Chromozentren vermehrt, sie sind dann nicht nur an der Peripherie angeordnet. Dennoch bilden sich auch dort Sammelchromozentren, die oftmals die Nukleolen zum Teil einschließen (Tafel VIII a). In

noch nicht reifen Elaiosomen konnten bis zu 16ploide Kerne festgestellt werden, die im Gewebe zwischen der offensichtlich diploiden Epidermis und den Gefäßbündelbegleitzellen im Chalazabereich auftreten. — Die endopolyploiden Kerne des basalen Endosperms sind bedeutend größer als die des Elaiosoms ähnlichen Polyploidiegrades; ihre Struktur ist demgemäß auch viel lockerer. Chromozentren wie im Elaiosom kommen nicht vor.

7. *ECHINOPSIS PARAGUAYENSIS* und *GYMNOCALYCIUM QUEHLIANUM*

In der Vielfalt der Verbreitungsarten bei Kakteensamen nimmt die Myrmekochorie die bedeutendste Stellung ein (SPETA 1971 c). Auf das Vorkommen von Elaiosomen bei gewissen Arten hat erstmals und einzig BUXBAUM kurz hingewiesen. Karyologische Untersuchungen wurden bisher nur an der Achse einiger Vertreter durchgeführt, wobei maximal 64-Ploidie festgestellt wurde (FENZL und TSCHERMAK-WOESS; CZEIKA); in Nematodengallen der Wurzel kommt es nur zur Bildung von Restitutionskernen (HESSE 1970).

Bei *E. paraguayensis*¹ sind die zu Elaiosomen umgebildeten Funikuli verzweigt. Zur Zeit der Samenreife sind ihre Epidermiszellen bis 512ploid, die gefäßbündelbegleitenden Zellen enthalten meist tetraploide Kerne; in den Schichten zwischen Epidermis und Gefäßbündel kommen die verbindenden Polyploidiegrade vor. Vergleichende Kernmessungen bei *G. quehlianum*¹ ergaben, daß auch bei dieser Art die Kerne der Funikulusepidermis bis 256ploid werden. — In den diploiden Kernen im Funikulus von *E. paraguayensis* sind nur die nukleolusassoziierten Chromozentren kompakt und deutlich. Ansonsten ist die euchromatische Grundstruktur chromomerisch und es treten einige etwas größere Heterochromomeren hervor (Tafel VIII c). Mit steigendem Polyploidiegrad bilden sich deutlichere Endochromozentren heraus (Tafel VIII c bis f), die im Höhepunkt ihrer Entwicklung sternförmig aussehen (Tafel VIII f). In ihrem Inneren ist gelegentlich je ein runder Einschluß (Genprodukte?) anzutreffen. Während der endomitotischen Zerstäubungsphase werden wie üblich alle Endochromozentren in Chromomeren zerlegt.

¹ Die Pflanzen entstammen den Glashäusern des HBV.

8. DREI MOEHRINGIA-ARTEN

Moehringia ist die einzige Caryophyllaceen-Gattung mit Elaiosomen. Für die Sippengliederung und -trennung innerhalb dieses artenreichen Genus scheint der Samen- und Elaiosombau der einzige verlässliche Wegweiser zu sein (MERXMÜLLER und GRAU) und daher ist er auch relativ gut bekannt. *M. trinervia* und – weniger gut – *M. muscosa* wurden denn auch auf ihre Myrmekochorie hin untersucht (SERNANDER, MORTON, ULBRICH, BRESINSKY). Wie bei vielen *Caryophyllales* geht auch hier das Elaiosom aus dem Funikulus hervor. Aber anders als bei den Cactaceen, bei denen der ganze Funikulus in den Dienst der Verbreitung gestellt wird, sind bei *Moehringia* nur die dem Samen zunächst liegenden Zellen der Funikulusepidermis vergrößert. – Über die Samenentwicklung und Embryologie liegen nur wenige, unvollständige Angaben vor (GIBBS, MEUNIER, ROCÉN). Die ausführlichen Beobachtungen ROCÉN's an, wie er angibt, *M. trinervia* sind nur beschränkt brauchbar, da ihm offensichtlich ein anderes Objekt, wahrscheinlich *Arenaria* (möglicherweise *serpyllifolia*) vorlag (die Ausbildung der äußeren Epidermis des Außenintegumentes und die Nichterwähnung des Elaiosoms trotz sonst sehr genauer Angaben deuten darauf hin).

a) MOEHRINGIA MUSCOSA¹

Schon vor Beginn der Meiose sind die Samenanlagen leicht gekrümmt und von den beiden Integumenten teilweise umgeben. Letztere bestehen nur aus je einer inneren und äußeren Epidermis, der Nuzellus aus zwei bis drei Zellagen. Bereits in diesem Entwicklungszustand fällt auf, daß das innere Integument das äußere überragt. Vom Elaiosom ist zu diesem Zeitpunkt noch nichts zu bemerken. Die Meiose findet statt, sobald die Mikropyle vom inneren Integument gebildet wird. Die Achse des Nuzellus steht zu diesem Zeitpunkt noch nicht ganz im rechten Winkel zum Funikulus. Auf die erste meiotische Teilung folgt stets eine Cytokinese, die Zellwände sind stellenweise stark verdickt, was auf Kalloseeinlagerung zurückzuführen ist. (Ähnliches stellte RODKIEWICZ bei anderen Caryophyllaceen fest.) Die Querwand ist zur Mikropyle hin gewölbt (Abbildung 7 a). Nach der zweiten meiotischen Teilung zeigt die mikropylare Dyaden-

¹ *M. muscosa* wurde im Lambatal am Schuler bei Kronstadt (Rumänien) gesammelt.

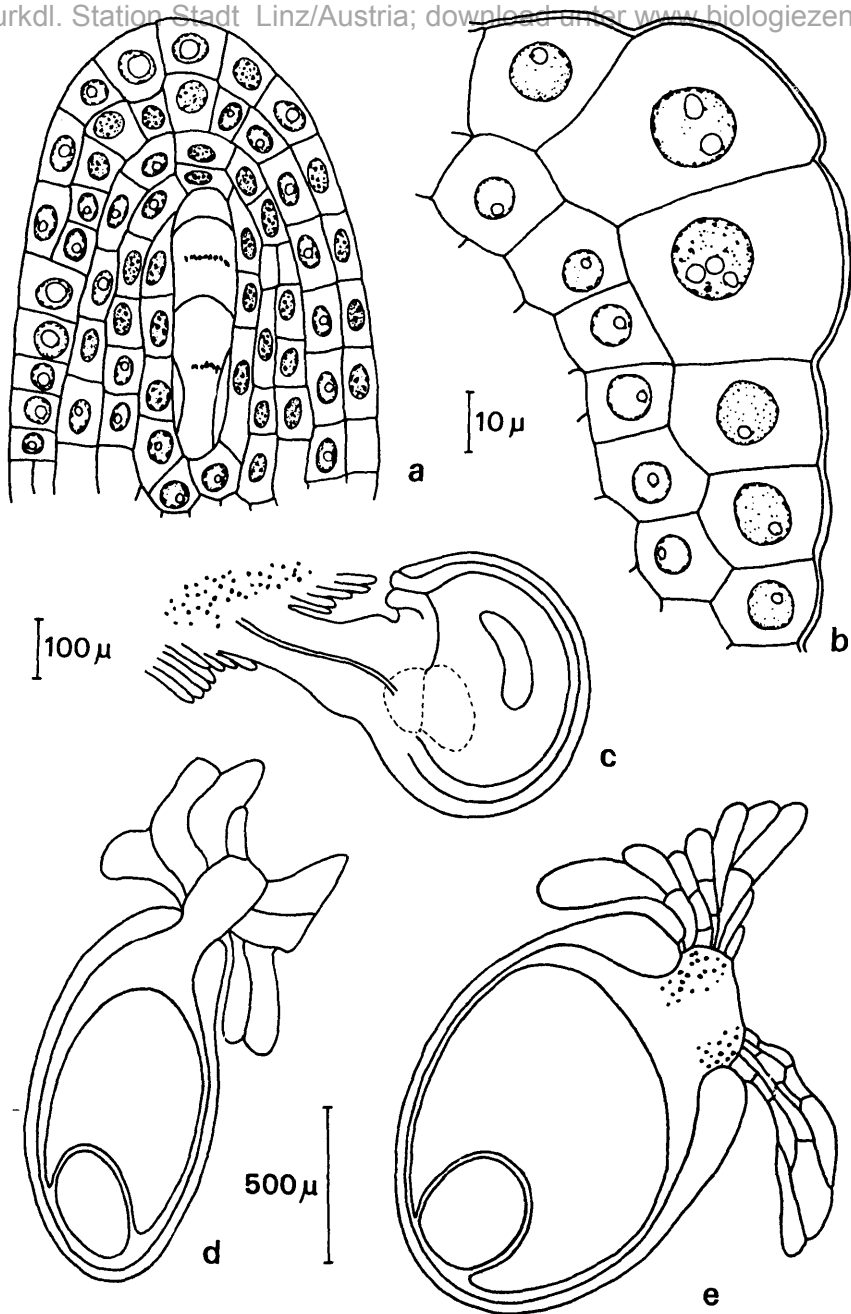


Abbildung 7: a bis d *Moehringia muscosa*, e *M. pendula*.

a Nuzellus mit Dyade, deren Kerne sich in Metaphase befinden und deren Wände lokal stark verdickt sind; b junges Elaiosom, nur die Epidermis aus vergrößerten endopolyploiden Zellen; c befruchtungsreife Samenanlage, das Elaiosom am Funikulus ist erst als leichte Anschwellung zu erkennen; d und e Längsschnitt durch den reifen Samen.

zelle keine Querwandbildung mehr, ihre Kerne erlangen bald pyknotisches Aussehen und gehen zugrunde. Aus der chalazal gelegenen Zelle der — unvollständigen — Tetrade geht nach dem Normaltypus (= *Polygonum*-Typus) der Embryosack hervor. Lebhaft apikale und laterale Zellteilungen im Nuzellus haben inzwischen den einkernigen Embryosack scheinbar nach unten verschoben. Zur Zeit der Befruchtung liegen über dem Embryosack mikropylar zirka zwölf langgestreckte Nuzellusschichten. Nun ist auch die Elaiosomanlage schon deutlich zu sehen (Abbildung 7 b und c). Bald nach der Befruchtung wächst das nukleäre Endosperm stark in die Länge, ohne seitliche Auswüchse (Divertikel) zu bilden; es wird von einer Zone stärkeführender Nuzelluszellen begleitet, die an der Hypostase beginnt und im Mikropylarbereich endet. Auffällig sind die Basalzellen der Suspensoren, die wie bei vielen anderen Caryophyllaceen besonders groß werden und deren Kerne endopolyploid sind (NAGL 1962). Im reifen Samen wird der Embryo vom Perisperm eingehüllt und dieses wieder von der Testa umgeben, die aus den beiden zweischichtigen Integumenten hervorgegangen ist (Abbildung 7 d), aber von der Außenepidermis des äußeren Integumentes, deren Zellen ziemlich stark verdickte Außenwände ohne Papillen zeigen, gebildet wird. Sie ist, wie auch bei anderen Caryophyllales, endopolyploid.

Das Elaiosom ist ein Teil des Funikulus, der nun um einiges kürzer ist als bei *M. trinervia*, aber etwas länger als bei *M. pendula* ist. Schon zur Zeit der Befruchtung bilden vergrößerte Epidermiszellen jenes Funikulusteiles, der an die Samenanlage grenzt, eine kleine Anschwellung. Die Zellen zwischen Gefäßbündel und Epidermis sind nicht vergrößert und enthalten auch keine Oxalatdrusen. Solche finden sich nur im Gewebe der Zentralplazenta im Bereich der Ansatzstelle des Funikulus. Nach der Befruchtung vergrößern sich die Epidermiszellen des Elaiosoms bis zur Samenreife stark. Das Gewebe, das späterhin die Ablösung des Samens vom Funikulus ermöglicht, bleibt kleinzellig und diploid. Die Kerne des übrigen Funikulus bleiben zwar ebenfalls diploid, doch vergrößern sich die Zellen (vor allem die Epidermiszellen) und lagern reichlich Stärkekörner ein. Die Zellschichten zwischen Gefäßbündel und Epidermis sind von großen Interzellularen durchzogen.

Das Heterochromatin ist in den Arbeitskernen großteils peripher angeordnet, nur das den SAT-Chromosomen angehörende reicht ins Innere zum Nukleolus. In den diploiden Kernen trifft man ziemlich

kompakte Chromozentren an, die aber doch noch einen chromomerischen Aufbau erkennen lassen (Tafel IX b). Die Kerne der Epidermis des Elaiosoms wachsen endomitotisch heran. Mit zunehmendem Polyploidiegrad wird ihre Gestalt mehr unregelmäßig und gelappt. Dies und die dicken Zellwände lassen genaue Kernmessungen nicht zu. Dennoch kann an Hand der Kernstrukturen und der wenigen möglichen Volumensbestimmungen auf endomitotische Polyploidisierung geschlossen werden. Die polyploiden Kerne enthalten längsgestreckte Endochromozentren und eine ziemlich gleichmäßige, den Kernraum erfüllende euchromatische Grundstruktur (Tafel IX a).

b) *MOEHRINGIA TRINERVIA*

Die Megasporogenese von *M. trinervia* verläuft ganz ähnlich wie bei *Moehringia muscosa*. Erwähnt sei nur, daß bei dieser Art einige Male zwei Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage gefunden wurden. Auch die weitere Samenentwicklung ist mit der von *M. muscosa* fast gleich. Hier wie dort werden die äußeren Epidermiszellen des Außenintegumentes, die in Aufsicht wellige Umrisse zeigen, endopolyploid. Der Same ist aber gekielt (Abbildung 8 d), im Gegensatz zu *M. muscosa* und *M. pendula*, bei denen er ellipsoidisch ist (Abbildung 7 d und e). Das Elaiosom ist im Prinzip wie bei *M. muscosa* gebaut (Abbildung 8 d). Von den drei untersuchten Arten hat *M. trinervia* die längsten Funikuli. Oxalatkristalldrüsen kommen bei dieser Art auch im Grundgewebe des Elaiosoms vor und begleiten das Gefäßbündel bis zur Chalaza. Besonders deutlich tritt im auffallend langen Funikulus das kleinzellige Trenngewebe (ohne Oxalatdrüsen) hervor (Abbildung 8 b), dessen kleine Kerne kompaktes Heterochromatin enthalten.

Das körnige Heterochromatin in den Arbeitskernen ist zu weniger kompakten Chromozentren zusammengeschlossen als bei *M. muscosa* (Tafel IX c). Dieser lockere Bau wird auch in den Endochromozentren der endopolyploiden Kerne des Elaiosoms beibehalten (Tafel IX d). Kompakt sind einzig die nukleolusassoziierten Chromozentren. Pflanzen von sechs verschiedenen Fundorten¹ zeigten dieselbe Ar-

¹ Die untersuchten Pflanzen wurden in Leonding und Plesching bei Linz, in Linz (Oberösterreich), Wien, zwischen Neudorf und Gattendorf (Burgenland) und in den Forestra Umbra am Gargano in Italien gesammelt.

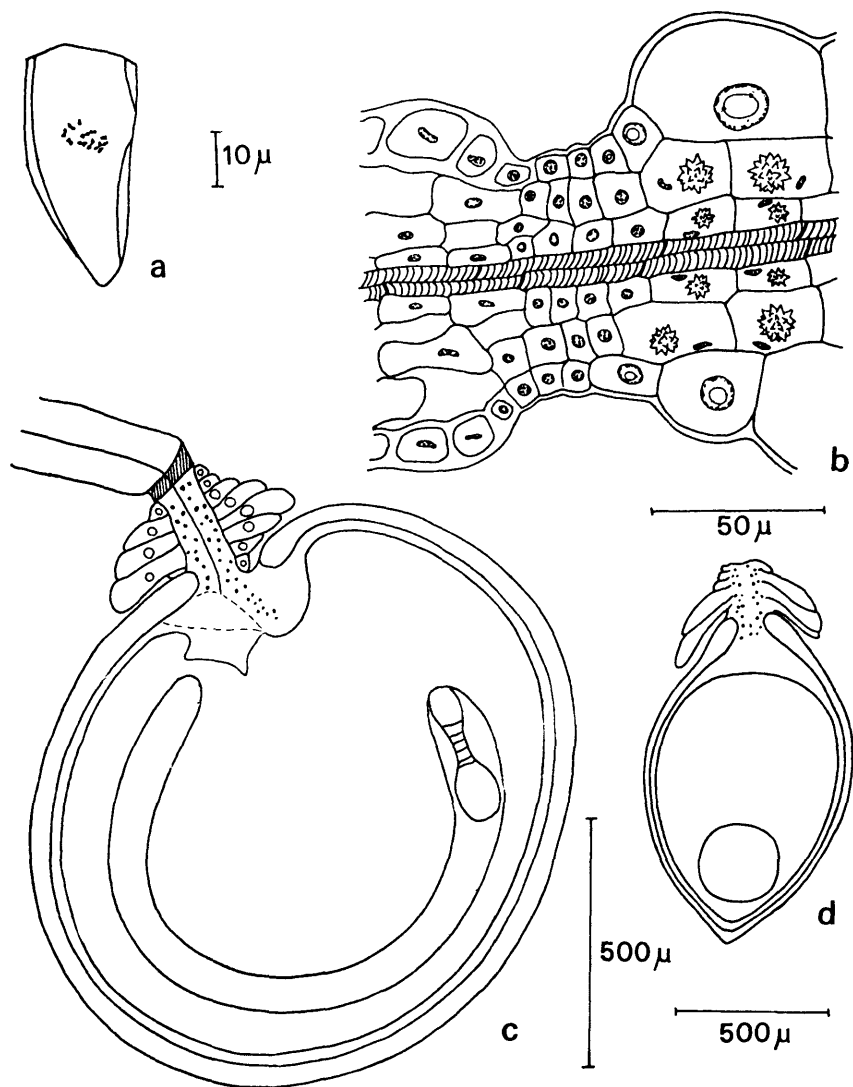


Abbildung 8: *Moehringia trinervia*.

a erste meiotische Teilung in der Embryosackmutterzelle; b Ausschnitt aus dem Funikulus, rechts Teil des Elaiosoms, in der Mitte das kleinzellige Trenngewebe, links ein Teil des eigentlichen Funikulus; c halb entwickelter Same im Längsschnitt; d reifer Same längs (Schnittebene senkrecht zu der von c).

beitskernstruktur, was zur Annahme berechtigt, daß sie als artspezifisch zu gelten hat.

c) *MOEHRINGIA PENDULA*¹

Die Samenanlagen und die reifen Samen sind um einiges größer als bei den beiden vorher besprochenen Arten. Die Epidermiszellen des Außenintegumentes sind vergrößert und tragen Papillen. Das Elaiosom zeigt im Grundgewebe reichlich Oxalatdrüsen (Abbildung 7 e). Die Futterzellenschicht besteht hier nicht aus einzelligen schlauchförmigen Epidermiszellen wie bei *M. muscosa* und *M. trinervia*, sondern aus mehrzelligen Schläuchen, wobei die außen liegenden Zellen am größten sind (Abbildung 7 e).

Die diploiden Arbeitskerne haben eine beinahe gleichmäßig euchromatische, chromomerische Struktur, bis auf wenige Heterochromomeren fehlt das Heterochromatin völlig. Auch die nukleolusassoziierten Chromozentren sind sehr klein (Tafel IX g). Mit zunehmendem Polyploidiegrad kommt es zu einer Vermehrung der Chromomeren, die oft fädige Anordnungen in parallelen Strängen erkennen lassen (Tafel IX e, Hinweispfeil). Einzig die nukleolusassoziierten Chromozentren vergrößern sich und sind dabei mehr oder minder kompakt. Erst bei den höchstpolyploiden Kernen ist das Heterochromatin im übrigen Kernraum deutlich vermehrt, es bilden sich lockere Endochromozentren (Tafel IX e). In der Tafel IX f ist vergleichsweise ein 16ploider Kern der Epidermis des Außenintegumentes dargestellt, der ebenfalls rein chromomerisch erscheint.

9. *RESEDA LUTEA*²

Den glänzend braunen Samen sitzt ein relativ deutliches Elaiosom an (SERNANDER, MORTON). Die Samenanlagen sind kampylotrop und bitegmisch; zur Zeit der Befruchtung ist der Nuzellus zum Großteil vom Embryosack verdrängt. Von den zwei Integumenten ist das äußere, abgesehen vom Mikropylarbereich, zweischichtig, das innere vierschichtig. Das Exostom und das Endostom liegen nicht in einer Linie, so daß der Mikropylarkanal geknickt verläuft. Die Außen-

¹ Das Material entstammt dem Alpengarten im Belvedere (Wien).

² Die untersuchten Pflanzen wurden in Gumpoldskirchen (Niederösterreich) und am Camlica bei Istanbul (Türkei) gesammelt.

epidermis des Innenintegumentes ist verholzt. Auch über der Chalaza trifft man im reifen Samen ein Abschlußgewebe aus verholzten und verkorkten Zellen an. Im Embryosack finden sich zwei große Synergiden, deren Kerne endopolyploid sind; die drei Antipoden bleiben haploid und gehen bald zugrunde. Eine der beiden Synergiden wird bei der Befruchtung zerstört; auch die zweite überlebt sie nicht sehr lange. Möglicherweise wird ihre Funktion nun von der großen ersten Zelle des Suspensors übernommen, die ebenfalls endopolyploid ist.

BRESINSKY zufolge soll das Elaiosom aus dem stark verkürzten „Rapheteil“ hervorgehen. Dies entspricht nicht ganz den Tatsachen, denn in Wirklichkeit entsteht es aus dieser verkürzten „Raphe“ und aus dem Exostom. Der durch die Krümmung des Samens kurz gebliebene Teil des Außenintegumentes nimmt nicht unwesentlich Anteil am Elaiosomgewebe. Die ölführende Epidermis geht fließend in die der übrigen Teile des Samens über. Dies mag wohl auch die Ursache der Verbreitung der Samen durch Ameisen nach Entfernung des Elaiosoms sein (ULBRICH).

Das Elaiosom hat Chromozentrenkerne, in den diploiden sind die Chromozentren unterschiedlich groß, ihre Zahl ist stets geringer als $2n = 48$, was auf die Bildung von Sammelchromozentren hindeutet. Mit zunehmender Polyploidisierung nimmt ihre Zahl etwas zu, außerdem werden sie größer, und es tritt dann auch eine körnige euchromatische Grundstruktur zutage. Der höchste Polyploidiegrad wird in den Kernen der Epidermis des Elaiosoms erreicht, und zwar im verkürzten „Rapheteil“. Sie werden dort 32- bis 64ploid und zeigen durch das Vorhandensein entsprechend großer Endochromozentren die Chromatinvermehrung deutlich an (Abbildung 9 c). Die Kerne im Inneren des Elaiosoms wie auch die der Epidermis des Exostoms bleiben stets unter diesen Polyploidiegraden (Abbildung 9 a und b). Meist ist nur ein einziger Nukleolus vorhanden, an dem dann bis zu vier Chromozentren sitzen. In den endopolyploiden Kernen der Synergiden sind Endochromozentren in haploider Zahl anzutreffen; sie treten am Höhepunkt der Entwicklung als längliche Gebilde zutage und zeigen chromomerischen Aufbau (Abbildung 9 e); in ihrem Bereich sind also die Endochromosomen zu Bündeln vereinigt. Offensichtlich endomitotisch vergrößerte Synergiden fand auch schon GORI bei *Reseda odorata*. Im relativ kleinen Eikern treten ebenfalls Chromozentren auf (Abbildung 9 d). Sie sind von Eikern zu Eikern verschieden groß und ihre Zahl scheint zu wechseln. Möglicher-

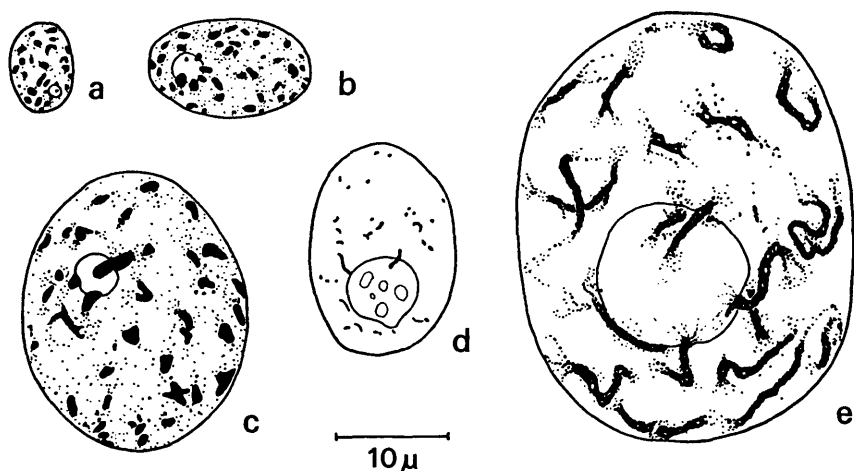


Abbildung 9: *Reseda lutea*.

a diploider Kern aus der chalazalen Region; b oktoploider Kern aus dem Parenchym des Elaiosoms; c 32ploider Kern aus der Epidermis des Elaiosoms; d haploider Kern einer Eizelle; e endopolyploider Kern einer Synergide.

weise ist hier ein ähnlicher Strukturwechsel vorhanden, wie ihn STEFFEN für die Eikerne von *Impatiens glandulifera* beobachtete.

Übrigens hat *Reseda luteola* (ruderal vor dem Linzer Hauptbahnhof) Samen von gleichem Bau wie *R. lutea*, sie sind aber nur etwa halb so groß und werden offensichtlich nicht von Ameisen aufgesucht. *R. luteola* ist den Ballanemochoren zuzurechnen.

10. VIOLA DECLINATA¹

BRESINSKY kam zu dem Ergebnis, daß innerhalb der Gattung *Viola* Größe und Bau des Elaiosoms schwanken. Sippen mit stark hypertrophierten Außenzellen des Elaiosoms werden von Ameisen eher gesammelt als andere.

V. declinata wurde bisher hinsichtlich der Ameisenverbreitung und des Elaiosombaus nicht untersucht. Das relativ kleine Elaiosom, genauer dessen kleine Außenzellen, deuten darauf hin, daß kein hoher Grad von Myrmekochorie erreicht werden dürfte.

¹ Die untersuchten Pflanzen stammen aus der Schulerau bei Brasov (Rumänien).

Die anatropen Samenanlagen sind krassinuzellat und bitegmisch. Das nukleäre Endosperm ist triploid, $3n = 30$ (SPETA 1971 a) und im jungen Zustand lang und schlauchförmig. Der Embryo zeigt ebenso wie bei anderen *Viola*-Arten keinen deutlich abgesetzten Suspensor, sondern nur eine kleine Vorwölbung an der Anhaftungsstelle. Gegen die Chalaza hin sitzt das Endosperm einer Hypostase auf.

Das Elaiosom ist kurz nach der Befruchtung seiner Form nach im großen ganzen schon vorhanden. Es wird von dem dem Hilum zunächstliegenden Teil der Raphe gebildet. Seine Kerne sind in diesem jungen Zustand etwas vergrößert, aber wohl noch diploid und übrigens weitaus schlechter mit Essigkarmin anfärbbar, als die der übrigen Gewebe.

In fast reifen Samen erreichen die Kerne der Epidermis maximal 16-Ploidie, die der darunterliegenden Schichten Di- bis Oktoploidie. Die diploiden zeigen relativ kompakte Chromozentren in der Zahl der Chromosomen und eine körnige euchromatische Grundstruktur. Mit zunehmendem Polyploidiegrad vergrößert sich das Kernvolumen und vermehrt sich das Chromatin; die Chromozentren werden in ihrer Gestalt unregelmäßiger und zeigen zum Teil eine deutliche Längsstreckung, worin eine gewisse Bündelung zum Ausdruck kommt, wie sie auch HESSE (1968) in Gallen auf *Viola odorata* fand.

11. MELAMPYRUM CRISTATUM¹, M. BIHARIENSE², M. NEMOROSUM³

Innerhalb der Gattung *Melampyrum* besteht das Elaiosom hauptsächlich aus Endospermgewebe. Schon sehr bald wurde beobachtet, daß die Samen von Ameisen vertragen werden, was man vorerst durch die Ähnlichkeit der Samen mit den Kokons von Ameisenpuppen zu erklären versuchte. Erst SERNANDER fand heraus, daß das ölhältige Anhängsel die Ursache für die Ameisenverbreitung ist. Er sprach das Elaiosom fälschlich als eine Bildung der Chalaza an, obwohl schon vor ihm die Entwicklungsgeschichte der Samen einiger *Melampyrum*-Arten im wesentlichen richtig beschrieben worden war

¹ Die Pflanzen stammen vom Maurer Berg bei Rodaun (Wien 23).

² Diese Art konnte ich im Gartschintal und auf der Zinne, beides bei Kronstadt (Brasov), in Rumänien sammeln.

³ *M. nemorosum* stammt aus der Umgebung von Steyr (Oberösterreich).

(TULASNE; SCHLOTTERBECK). Auch SCHMID ließ keinen Zweifel an der Endospermnatur des Anhängsels, was aber HEINRICHER, MORTON, ULBRICH u. a. nicht hinderte, die Ansicht SERNANDER's zu übernehmen. NETOLITZKY führte als Elaiosom nur das „zerschlitzte, kappenförmige Integument“ an. Erst in neuerer Zeit wurde die Embryologie einiger *Melampyrum*-Arten wieder aufgegriffen und unter verschiedenen Gesichtspunkten mehr oder weniger weit aufgeklärt (AREKAL, TIAGI, ERBRICH). Mit BRESINSKY's Angaben fand endlich auch die richtige Deutung der Herkunft des Elaiosoms Eingang in die einschlägige Literatur. Die folgende Darstellung bezieht sich in erster Linie auf *M. cristatum* und *M. bihariense*, *M. nemorosum* wurde nur zum Vergleich herangezogen.

Im befruchtungsfähigen Zustand der Samenanlage ist das Integument fünfschichtig. Das Leitbündel, welches durch den großen chalazalen Teil der Samenanlage zieht, ist von vergrößerten Zellen umgeben, deren Kerne schmieriges Chromatin enthalten. Die Epidermiszellen dieses Teiles zeigen in Flächenansicht wellige Umrisse, was sonst nicht der Fall ist (Abbildung 10 d). Am reifen Samen ist der chalazale Teil nur noch als kleiner Zipfel enthalten. Das reife Elaiosom ist von einem Rest des Integumentes, aus drei bis vier Zellschichten, umgeben. Dabei fällt gerade in diesem Bereich auf, daß die Außenepidermis aus zweierlei Zellen gebildet wird: erhabene Längsrippen aus dickwandigen, getüpfelten, etwas längsgestreckten Zellen wechseln mit eingesenkten dünnwandigen ab, die stark mit Öl gefüllt sind (Abbildung 10 e). Gegen die wellig begrenzten Epidermiszellen der Chalaza hin bilden mehr oder weniger quer gestreckte Zellen den Übergang. Über dem mikropylaren Endosperm ist nur eine hauchdünne Epidermis vorhanden (Abbildung 10 f).

Nach den ersten Teilungsschritten im Endosperm gliedern sich ein Chalaza- und ein Mikropylarhaustorium vom eigentlichen Endosperm ab. Da von den beiden Polkernen einer abstirbt und nur der andere mit einem Spermakern verschmilzt, ist es anfangs diploid. Das eigentliche Endosperm erfährt im Laufe der weiteren Entwicklung eine Gliederung in einen mikropylaren, den Embryo umgebenden Teil und in einen chalazalen, der zum Elaiosom wird; zwischen diesen liegt das kleinzellige Trenngewebe (Abbildung 10 a). Die äußerste Lage pallisadenartiger Zellen des mikropylaren Teils (Abbildung 10 b und c) enthält auch später diploide Kerne, während die Kerne im Inneren überwiegend endopolyploid werden. In den zen-

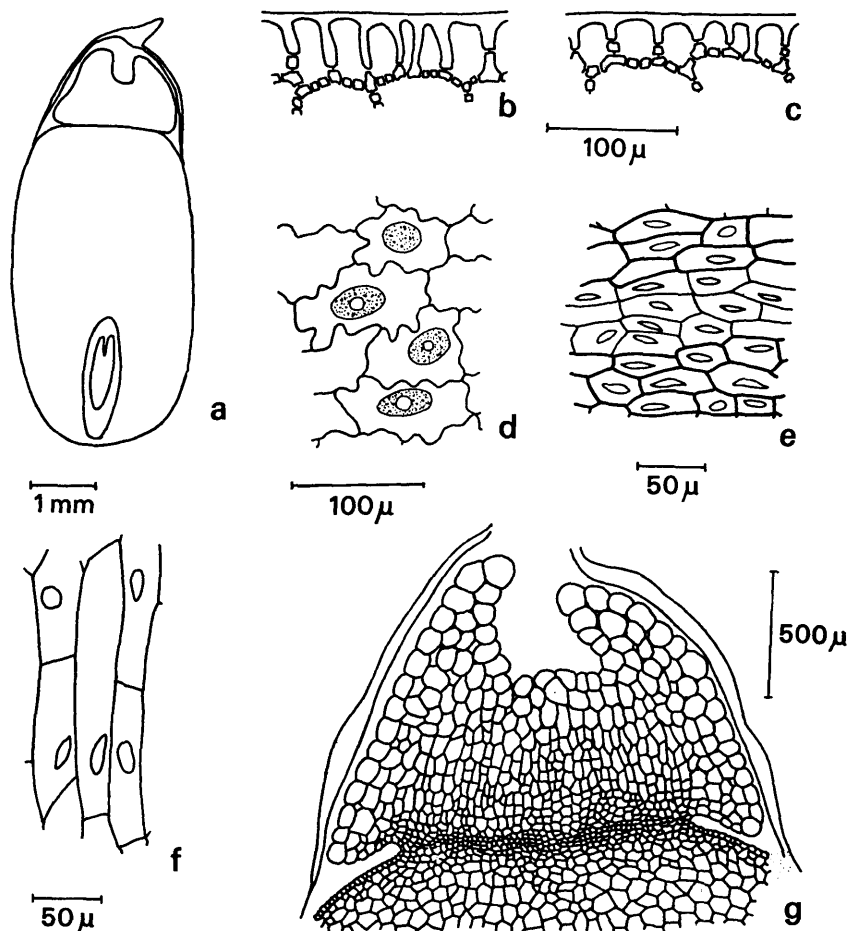


Abbildung 10: a, c und g *Melampyrum bihariense*, b und d bis f *M. cristatum*. a reifer Same längs; b und c äußerste Zellschicht des mikropylaren Endosperms; d Epidermis der Chalaza mit gewellten Zellwänden; e Außenepidermis des Integumentes über dem Elaiosom, f über dem mikropylaren Teil des Endosperms; g Längsschnitt durch das Elaiosom.

tralen Partien des chalazalen Teiles, also des Elaiosoms, hingegen bleiben die Zellen klein und die Kerne diploid; die verdickten Zellwände sind von runden Tüpfeln durchsetzt. Nach außen hin werden die Zellen stetig größer (Abbildung 10 g) und die Tüpfel oval. In den äußersten Lagen durchziehen Zellulosebalken das Zellumen.

Hinsichtlich der Struktur der diploiden Arbeitskerne scheinen innerhalb der Gattung keine großen Unterschiede aufzutreten. Die diploiden Kerne des jungen Integuments sind relativ dicht von Chromomeren erfüllt, nur wenige Heterochromomeren bilden kleine Chromozentren (Tafel X c). In älteren Integumenten finden sich zumindest in der Außenepidermis Kerne mit Stapeln von Eiweißkristallen, von derselben Ausbildung wie bei anderen Vertretern der *Rhinanthaceae* (Lit. bei SPETA 1972). Die Kerne der Rippenzellen und ölführenden Zellen sind gleich gebaut, die der in dieser Region noch vorhandenen Zwischenschichten sind etwas größer als die der Epidermis, doch von lockerer Struktur, also wohl auch diploid. Die Grundstruktur der Kerne des eigentlichen Endosperms ist chromomerisch, in den Endochromozentren treten Heterochromomeren hervor. Im Elaiosom lassen sich die Volumina der Kerne in fünf Gruppen gliedern, was auf Polyploidiestufen von $2n$ bis $32n$ schließen läßt (Tafel X a, b und c). Die höchsten Grade werden hier am Außenrande erreicht (Tafel X b). Das Chalazahaustorium ist im reifen Samen schon degeneriert; in jüngeren Stadien zeigen seine beiden Kerne in den höchsten Polyploidiegraden Chromosomenbündel (Tafel X d). Das Mikropylarhaustorium ist im reifen Samen noch vorhanden, seine Kerne werden bis zu $64ploid$ und befinden sich hauptsächlich in jenem Teil, der in den Funikulus eindringt (vgl. auch ERBRICH).

12. *NONNEA PULLA* und *N. LUTEA*¹

N. pulla hat liegend-eiförmige Klausen mit gut ausgebildetem Ringwall. Die Areole ist im allgemeinen kreisrund und umschließt das zylindrische Elaiosom zum Teil. Die Oberfläche des Perikarps ist runzelig; am Ringwall, der aus dem Perikarp hervorgeht, befinden sich stumpfe Höcker, die eventuell rückgebildete Zähne darstellen. Ähnlich sind auch die Klausen von *N. nigricans* (Abb. 70 bei SVENSSON) und *N. decumbens* (Abb. 21 bei BACIU, 1935) gestaltet. Bei *N. lutea* sind die Klausen aufrecht und nur wenig zusammengedrückt (Abb. bei BACIU, 1935). In der Entwicklung des Elaiosoms verhalten sich die beiden Arten im großen und ganzen gleich.

¹ *N. pulla* sammelte ich in Plesching bei Linz (Oberösterreich), Fischamend und Bad Pirawarth (Niederösterreich) und Winden (Burgenland). *N. lutea* wurde von Doz. Dr. Fürnkranz aus Samen des Botanischen Gartens Turin im Botanischen Garten Wien gezogen und mir in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt.

Heute wird allgemein angenommen, daß die Samenanlagen am Karpell entspringen. Ihre Anheftungsstellen, die Plazenten, liegen an der morphologischen Oberseite des Blattes submarginal. Es ist also beinahe sicher, daß das Gewebe zwischen dem Gefäßbündel, welches das Karpell versorgt und dem, das in den Funikulus führt, dem Blatt zuzurechnen ist. Demnach ist das Elaiosom ein mesokarpales Gebilde, das sich im Laufe der Entwicklung tief ins Rezeptakulum einsenkt.¹

Die Zellen des Elaiosoms sind in den jungen Klausen noch klein und polygonal, die Kerne diploid. Erst im Laufe der Entwicklung strecken sie sich stark und werden polyploid, wenn auch nicht sehr hoch. Die Polyploidiegrade liegen in den Bereichen, die auch in den Köpfchenzellen der Drüsenhaare erreicht werden. In der Mitte des Elaiosoms tritt dann der „feste Zellsaft“ am augenscheinlichsten zutage. Offenbar ist diese Region als Grundgewebe anzusprechen. Die langen, schlauchförmigen Zellen reichen bei der reifen Teilfrucht tief ins Parenchym des Rezeptakulums. Bei *N. pulla* ist die Struktur der Arbeitskerne chromomerisch und es setzen sich Chromozentren aus Gruppen von Chromomeren zusammen. *N. lutea* hingegen besitzt unterschiedlich große, kompakte Chromozentren (Abbildung 11 e). Das sichtbare Chromatin liegt bei beiden an der Peripherie der Kerne, wodurch diese innen gleichsam leer aussehen. Die endomitotisch vergrößerten Kerne des Elaiosoms von *N. pulla* enthalten demzufolge locker chromomerische, langgestreckte Endochromozentren (Abbildung 11 g), die von *N. lutea* kompakte, bizarre, unregelmäßig geformte, die aus schmierigem Heterochromatin bestehen (Abbildung 11 h). Messungen der Kernvolumina wurden durch den „festen Zellsaft“ fast unmöglich gemacht. Zum Schutz des Samens vor Ameisenfraß sind die Zellwände der Epidermis des Endokarps im Bereich des Elaiosoms stark verdickt, und zwar bei *N. lutea* nur diese, bei *N. pulla* auch die der Subepidermis. Die Kerne im eigentlichen Karpell sind etwas vergrößert; ihr Chromatin ist locker verteilt, offenbar bleiben sie diploid (Abbildung 11 d).

Bei beiden Arten wird zwischen Rezeptakulum und Elaiosom ein Trenngewebe gebildet, das dem von *Centaurea* ähnelt. Seine Zellen sind senkrecht zum Elaiosom gestreckt und bedeutend kleiner

¹ Diese Auffassung vertraten auch BACIU (1931, 1935) und GUSULEAC (1937), nicht aber ARESCHOUG, SERANDER und BRESINSKY, die das Elaiosom aus dem Fruchtboden entstanden wissen wollen.

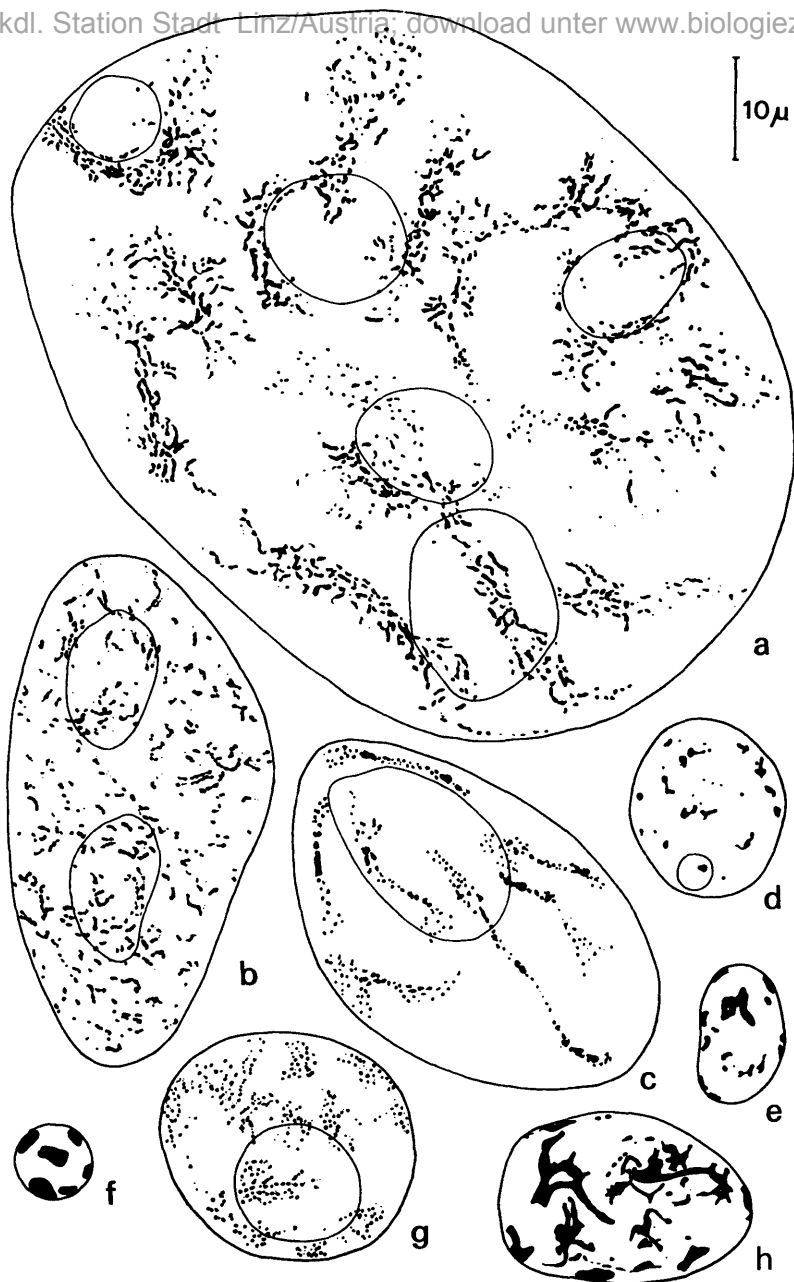


Abbildung 11: a bis f und h *Nonnea lutea*, g *N. pulla*.

a hoch endopolyploider Kern aus dem zellulären, lateralen Endosperm; b aus dem nukleären, zentralen Endosperm über dem lateralen Endosperm; c endopolyploider Kern einer im Höhepunkt ihrer Entwicklung stehenden Synergide; d diploider Kern des Epikarps; e des Elaiosoms, f aus dem Trenngewebe; g und h 16ploide Kerne aus dem Elaiosom.

als die des letzteren, auch kleiner als die Parenchymzellen des Rezeptakulums. Die Kerne des Trenngewebes sind diploid, kleiner als die diploiden Kerne des Elaiosoms und enthalten auch kompaktere Chromozentren, zum Teil auch Sammelchromozentren (Abbildung 11 f).

Die Samenanlagen sind unitegmisch und tenuinuzellat. Im befruchtungsfähigen Embryosack fällt auf, daß die Eizelle weitaus kleiner ist als die beiden – offensichtlich endopolyploiden – Synergiden. Die drei Antipoden bleiben haploid und gehen sehr bald zugrunde. Die Synergiden erreichen schon vor der Befruchtung fast ihre maximale Größe. Ihre Kerne sind stark vergrößert und enthalten bei *N. lutea* sieben relativ dünne Chromosomenbündel (Abbildung 11 c), bei *N. pulla* zehn dickere bzw. breitere, abgeflachte. Nachdem eine Synergide bei der Befruchtung durch das Eindringen des Pollenschlauches zugrunde gegangen ist, bleibt die zweite erhalten, bis die Embryokugel vielzellig ist. Erst wenn das laterale Endosperm gut entwickelt ist, degeneriert auch sie.

Die erste Mitose im Endosperm findet bereits in einem lateralen Divertikel des Embryosackes statt, ohne daß auf sie eine Zellwandbildung folgt. Erst nach der zweiten Teilung wird eine Wand eingezogen. Es entstehen so zwei zweikernige Zellen, wovon die laterale die kleinere ist, die zentrale die größere. Von nun an kann also von einem lateralen und einem zentralen Endosperm gesprochen werden. Im lateralen Endosperm folgt nur noch eine einzige Kernteilung, so daß letztlich vier Kerne vorhanden sind, die durch dünne Wände voneinander getrennt sind und sich von da an durch Endomitosen vergrößern. Stichprobenartige Messungen der vier lateralen Endospermkerne ergaben maximal 192-Ploidie, sehr oft sind sie aber ungleich groß. In dem Stadium, in dem der Embryo schon fast den ganzen Samen ausfüllt, sind sie immer noch vorhanden. Die Nukleolen nehmen in den niedrig polyploiden Kernen unregelmäßige, gelappte Formen an, in hoch polyploiden zerfallen sie in mehrere kleine. Die großen Kerne des lateralen Endosperms enthalten bei *N. lutea* ungefähr 21 lockere Chromosomenbündel, was der triploiden Chromosomenzahl entspricht. Sie sind aber gegeneinander oft schlecht abgrenzbar (Abbildung 11 a). Mit zunehmendem Alter tritt eine stärkere Verklebung im Heterochromatin ein. Das zentrale Endosperm ist nukleär. In ihm werden nur die über dem lateralen Endosperm liegenden Kerne bis 24ploid, sonst bleiben sie anscheinend triploid (Ab-

bildung 11 b). Einer Einteilung SVENSSON's folgend ist diese Endospermentwicklung dem *Lycopsis*-Typ zuzuzählen.

IV. BESPRECHUNG

Elaiosome gehen aus den verschiedensten Geweben des Samens oder der Frucht hervor und werden meist schon vor oder bald nach der Befruchtung als Anlage erkennbar. In einigen Fällen scheinen sie im jungen Zustand eine andere Funktion zu erfüllen. Dabei ist in erster Linie an die Elaiosome einiger Scrophulariaceen zu denken, wie *Pedicularis sylvatica*, bei der BERG (1954) das Mikropylarhaustorium als Elaiosom erkannte. Ähnliches gilt für die sehr einheitliche Gattung *Melampyrum*, bei der sich ein chalazaler Abschnitt des eigentlichen Endosperms, der mit vergrößerten Zellen an das Chalazahaustorium anschließt, als Elaiosom abgliedert. Auch bei den *Veronica*-Arten der Subsektion *Megaspermae* werden Teile des Endosperms zum Elaiosom: das Mikropylarhaustorium, der mikropylare und der chalazale Teil des eigentlichen Endosperms, welche die Verbindung zum übrigen Endosperm mit den stark verdickten Zellwänden herstellen (Speta, unveröffentlicht). In all diesen Fällen haben die teils immens vergrößerten Zellen sicherlich zunächst ernährungsphysiologische Funktionen zu erfüllen, bleiben aber mit Reservestoffen beladen und bis zur Samenreife saftig, und werden, wie oft berichtet, deshalb von Ameisen gefressen.

Eine andere Nebenfunktion, allerdings erst zur Zeit der Ablösung der Achänen bzw. Klausen, sollen die Elaiosome von *Centaurea* und den Boragineen haben. Sie sollen als Trenngewebe fungieren (SER-NANDER, JOHN u. a.). Nach eigenen, in anderen Punkten nicht abgeschlossenen Untersuchungen, finden sich aber in beiden Fällen zwischen den langen Elaiosomzellen und den relativ großen Zellen des Rezeptakulums tangential angeordnete, kleinere Zellen, die das eigentliche Trenngewebe darstellen, womit die Angaben von BACU (1931, 1932) und VRCOC bestätigt sind. Seine Zellkerne sind klein, kompakt und offenbar diploid. Dasselbe Verhalten zeigen auch die Zellen bzw. Kerne der Trenngewebe zwischen Funikulus und Elaiosom der untersuchten *Moehringia*-Arten, sowie das Trenngewebe im Endosperm der *Melampyrum*-Arten. Es scheint also, daß, unabhängig von der Herkunft, alle Trenngewebe aus kleinen, diploid bleibenden Zellen bestehen.

Hinsichtlich der Ausbildung der Elaiosome sind gewisse systematische Gruppen, so z. B. die Gattung *Centaurea*, sehr einheitlich. Innerhalb der Boraginaceen findet man bei der Tribus *Borageae* und bei einer Art, *Myosotis sparsiflora*, der *Myosotideae* (Einteilung der Triben nach RIEDL) ein Elaiosom, das sich aus dem Mesokarp entwickelt, bei *Thyrocarpus* und *Bothriospermum* (*Bothriosperminae*, *Trigonotideae*) geht dagegen das Elaiosom aus dem Exokarp hervor (GUSULEAC 1926; Speta unveröff.). Bei den *Caryophyllales* entstehen alle Elaiosome aus dem Funikulus. Es wurden zwar bei *Phytolaccaceen* „Arillarbildungen“ beschrieben (Lit. bei NETOLITZKY), die vom Hilum und der Mikropyle gebildet werden sollen, Abbildungen bei HEIMERL zeigen aber an den Samen von *Gyrostemon* und *Didymotheca* Anhängsel, die eindeutig dem Funikulus angehören (BRESINSKY). Auch bei der Molluginacee *Glinus* ist ein funikulusbürtiges Anhängsel vorhanden (BOGLE). Weiters deutet das postflorale Verhalten verschiedener Arten der *Portulacaceen* auf das Vorhandensein von Elaiosomen hin; bei *Claytonia perfoliata* (SERNANDER; ULBRICH), *Claytonia sibirica* (BRESINSKY) und *Calandrinia* (SERANDER) wurden auch tatsächlich solche aufgefunden. Das Anhängsel der *Amaranthaceen*-Gattung *Chamissoa* soll ebenfalls eine Funikularbildung sein (PLANCHON, zit. n. NETOLITZKY). Viele Arten der *Cactaceen* haben ein Elaiosom, das aus dem ganzen Funikulus besteht, doch zeigen auch ornithochore Arten dieselbe Differenzierung. Bei den *Caryophyllaceen* hat nur *Moehringia* ein Elaiosom aufzuweisen, das aus dem dem Samen zunächst liegenden Teil des Funikulus besteht.

Die Gattungen *Viola* und *Reseda* zeigen hinsichtlich der Herkunft des Elaiosoms keine Variation.

Ganz anders verhalten sich die *Liliales*. Schon innerhalb der Gattung *Scilla* gibt es Arten, deren Elaiosom sehr unterschiedlicher Herkunft ist. In der Gattung *Allium* weist nur *A. triquetrum* ein Elaiosom auf; andere Arten, wie *A. narcissiflorum* oder *A. ursinum*, mit ganz ähnlichem Samenbau zeigen keine Spur eines Anhängsels. Über ein Elaiosom bei *A. ursinum* kursieren zwar seit SERNANDER Angaben, die aber nicht bestätigt werden können. Wie schon SCHMUCKER und DRUDE feststellten, wird der Transport dieser Samen größtenteils von größeren Tieren bewerkstelligt, an deren lehmverschmierten Füßen vereinzelt Samen kleben bleiben. Eine Sarkotesta ist nicht vorhanden. Wie schon HASITSCHKA-JENSCHKE (1957) feststellte, bleiben auch die Kerne der Außenepidermis durchwegs diploid. Ob

möglicherweise ein Ölfilm auf der Epidermis die Ursache sporadischer Myrmekochorie ist, bleibt zu klären.

Die folgende Aufzählung soll einen Überblick über die derzeit bekannten Elaiosomtypen der Liliales bieten:

1. Elaiosom aus der äußeren Epidermis des Außenintegumentes:

Es sind die Zellen der Außenepidermis des äußeren Integuments stark vergrößert. Dies ist bei *Puschkinia libanotica* (Abb. bei BRESINSKY) und einigen *Ornithogalum*-Arten der Fall. Eine Sarkotesta soll nach VAN DER PIJL auch bei einigen Arten von *Iris*, *Allium* und *Gagea* ausgebildet sein.

2. Elaiosom aus der Chalazaregion:

Elaiosome von *Erythronium*- (HUBER Abb. 3) und *Galanthus*-Arten (BRESINSKY Abb. 3) sowie *Leucojum vernum* entstehen mehr oder weniger aus der Chalazaregion.

3. Elaiosom aus der Raphe:

Da verschiedene Teile der Raphe allein oder zusammen mit anderen Teilen der Samenanlage sich zum Elaiosom entwickeln können, ist die folgende Unterteilung angebracht. Viele Übergangsformen machen allerdings eine starre Einteilung unmöglich.

a) Neben der Raphe ist auch die Chalazaregion beteiligt: Hierher gehören *Gagea* Subg. *Gagea* (Abb. 7 und 8 bei BRESINSKY), *Patersonia occidentalis* (Abb. 3 bei HUBER), *Iris ruthenica* (Abb. 9 bei BRESINSKY) und *Hermodactylus tuberosus* (eigene Abbildung 6).

b) Fast nur aus Raphengewebe ist das Elaiosom aufgebaut bei *Scilla mischtschenkoana*, *Scilla cilicica*, *Scilla amoena* (eigene Abbildung 2) und *Scoliopus bigelovii* (Abb. bei BERG 1959).

c) Das Elaiosom wird aus dem dem Funikulus benachbarten Teil der Raphe gebildet, so bei *Trillium*-Arten (Abb. bei BERG 1958), *Scilla messeniaca* und *Scilla clusii* (eigene Abbildung 2).

d) Der funikulusnahe Teil der Raphe und das Exostom werden zum Elaiosom bei *Scilla sibirica* s. l. (Abb. 136 bei SERNANDER), *Scilla rosenii* (eigene Abbildung 2) und *Lachenalia tricolor* (eigene Abbildung 3).

HUBER führt eine Reihe weiterer Arten möglicherweise hierher gehörende Elaiosome an; ohne genaue Abbildungen und Kenntnis der Entwicklungsgeschichte ist eine Einreihung aber unmöglich. Zu

Punkt 3 sind aber sicherlich noch *Uvularia grandiflora*, bei der im Gegensatz zu den Vermutungen HUBER's bereits ROBERTSON Ameisenverbreitung beobachtete, und *Croomia* zu stellen. Ganz unsicher bleiben allerdings jene Fälle, bei denen HUBER glaubte, das Elaiosom entstünde aus dem Hilum (*Caesia parviflora*, *Johnsonia lupulina*, *Stemona japonica*, *Thysanotus multiflorus*). Da es nicht unwesentlich ist, ob das Exostom, der mikropylar gelegene Teil der Raphe, der Funikulus oder eine Kombination aus diesen Möglichkeiten zum Elaiosom wird, ist bei diesen Arten eine genauere Untersuchung abzuwarten.

4. Elaiosom aus dem F u n i k u l u s :

Wie meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zeigen, geht das Elaiosom bei *Allium triquetrum* (Abb. 135 bei SERNANDER; eigene Abbildung 4) aus dem Funikulus hervor.

5. Elaiosom aus dem E x o s t o m :

Nur bei der *Scilla bifolia* - Gruppe konnte bisher diese Ausbildungsart festgestellt werden (Abb. 24 und 26 bei BRESINSKY).

Eine weitere wichtige Frage ist, ob die „hypertrophierten“ Zellen polyploide Kerne enthalten und inwieweit in anderen Teilen des Samens oder der Samenanlage ebenfalls solche auftreten. Die folgende Zusammenstellung meiner diesbezüglichen Ergebnisse, ergänzt durch die spärlichen Angaben aus der Literatur, lassen erkennen, daß, falls Endopolyploidie auftritt, sie nicht auf ein einziges Gewebe beschränkt bleibt. In den verschiedenen Verwandtschaftskreisen werden aber jeweils nicht die Kerne aller untersuchten, sondern bloß die gewisser Gewebe polyploid. Diese Gebundenheit der Endopolyploidie läßt daher eine Verwendung der Ergebnisse der karyologischen Embryologie im weiteren Sinn in der Systematik angebracht erscheinen. Der Polyploidiegrad der Kerne des Elaiosoms ist zumeist nicht sehr hoch; gewisse Kerne der übrigen Samenanlage oder des Endosperms — oder beider — sind vielfach größer und höher endopolyploid.

In den Elaiosomen, in denen es zu einer Zunahme des feulgenpositiven Materials bestimmter Kerne kommt — es wurden nur solche mit vergrößerten Zellen untersucht —, geschieht dies durch Endomitosen. In vielen Fällen konnten die einzelnen Stadien der Endomitose aufgefunden werden und immer ließ sich mit der Chromatinvermehrung rhythmisches Wachstum der Kerne feststellen. Postendomitotische Mitosen traten nur bei *Scilla bifolia* auf. Eine Bildung

Art	Elaiosom	Integument	Synergiden	Antipoden	Suspensor	Endosperm	Esp.-Haustorium	Literatur
<i>Scilla bifolia</i> - Gruppe	+	—	—	+	—		—	
<i>Scilla sibirica</i>	+	—	—	+ ¹			—	¹ HASITSCHKA-JENSCHKE 1962
<i>Puschkinia libanotica</i>	+	+	—	+	—		—	
<i>Ornithogalum</i> sp.	+	+	—	+ ¹	—		—	¹ HASITSCHKA-JENSCHKE 1962
<i>Gagea lutea</i>	+	—	—	—	+ ^{1/2}	— ²	—	¹ HASITSCHKA-JENSCHKE 1962 ² GEITLER 1948
<i>Allium triquetrum</i>	+	—	+	+	—	+	—	
<i>Trillium erectum</i> u. a.	—	—					—	
<i>Galanthus nivalis</i>	?	—	—	+ ^{1/2}			—	¹ SCHNARF
<i>Leucojum vernum</i>	?	—	—	+ ¹			—	² Speta, unveröff. ¹ SCHNARF
<i>Hermodactylus tuberosus</i>	+	—			—	+	—	
<i>Corydalis cava</i> u. a.	+ ¹			+ ²				¹ GEITLER 1944
<i>Dicentra spectabilis</i>	+			+ ¹				² HASITSCHKA-JENSCHKE 1959
<i>Chelidonium majus</i>	+							¹ HASITSCHKA-JENSCHKE 1959
<i>Hepatica nobilis</i>	+			+* ¹				¹ HASITSCHKA-JENSCHKE 1959
<i>Helleborus niger</i>	+			+ ¹				¹ HASITSCHKA-JENSCHKE 1959
<i>Reseda lutea</i>	+	+	+	—	+? ¹	—	—	¹ HENNING
<i>Viola declinata</i>	+	+	?	—	—	—	—	
<i>Thesium alpinum</i> u. a.	?						+ ¹	¹ ERBRICH
<i>Moehringia muscosa, trinervia</i> und <i>pendula</i>	+	+	—	—	+	—	—	
<i>Echinopsis paraguayensis</i>	+	+	? ¹					¹ SCHNARF
<i>Nonnea lutea</i> und <i>pulla</i>	+	—	+	—	—	+	+	
<i>Lycopsis arvensis</i>	+	—	+	—	—	+	+	Speta, unveröff.
<i>Asarum europaeum</i>	+ ¹			+ ²				¹ Speta, unveröff. ² HASITSCHKA-JENSCHKE 1962
<i>Melampyrum</i> sp.	+ ¹	—	—	—	—	+	+	¹ ERBRICH
<i>Veronica hederifolia</i>	+	?	—	—	—	+	+	Speta, in Vorbereitung
<i>Pedicularis sylvatica</i>	+		—	—	—	+	+	ERBRICH; BERG 1954; STEFFEN 1956
<i>Lathraea squamaria</i>	+		—	—	—	+	+	ERBRICH; NAGL 1962;

Vorkommen von endopolyploiden und durch Restitution polyploiden Kernen (letztere durch * bezeichnet) in der Samenanlage, im Samen und im Elaiosom (SCHNARF gibt — 1931, vor Bekanntwerden der Endopolyploidie! — nur „große Antipoden“ an; doch handelt es sich in den meisten Fällen auf Grund des jetzigen Wissensstandes sicher um Endopolyploidie).

von Restitutionskernen — wie sie vom Endosperm, vom Suspensor und den Antipoden bestimmter Arten bekannt sind (z. B. ENZENBERG, NAGL 1962, HASITSCHKA-JENSCHKE 1959, 1962) — wurde nie beobachtet. Die gelappten Kerne im Elaiosom von *Allium triquetrum* stellen nicht — wie man nach ihrer Form zunächst vermuten könnte — Restitutionskerne dar. Wie NAGL (1970 b) ermittelte, ist Lappung und selbst Zerfall endopolyploider Kerne im Genus *Allium* weit verbreitet.

Für die Erklärung der Strukturen endopolyploider Kerne bildet die Kenntnis des Baues der diploiden Arbeitskerne eine unbedingte Voraussetzung. Um das Zustandekommen bestimmter Strukturen zumindest teilweise klären zu können, ist die Kenntnis der Chromosomenzahl, des Baues der Chromosomen (Länge der Schenkel, Lage der Spindelansatzstelle, Zahl und Bau der SAT-Chromosomen, Quantität und Verteilung des Heterochromatins), des Kernvolumens in frühen und späten Entwicklungsstadien, der Nukleolen, eventuell vorhandener Eiweißkörper und der zweifellos vielfach vorhandenen Ordnung der Chromosomen im Kernraum von großer Bedeutung. Sind die ersteren Fakten mit einiger Mühe meist feststellbar, so bereitet die Ermittlung der Anordnung der Chromosomen im Kernraum gewöhnlich große Schwierigkeiten; auch bestehen bisher über ihre Ursachen nur Vermutungen. Auffallend ist, daß proximales Heterochromatin wie auch in anderen Fällen sich vielfach an der Peripherie des Kernes befindet (z. B. *Scilla amoena* - Gruppe, *Moehringia trinervia*, *M. muscosa*, *Nonnea lutea*, *Reseda lutea* u. a., Prochromosomen von *Lachenalia tricolor*). Aber auch distal gelagertes Heterochromatin kann an der Kernperipherie liegen (z. B. im Endosperm von *Gagea lutea*, bei diversen *Scilla*-Arten usw.; NAGL 1968 a bei *Allium carinatum*). Es scheint, als wäre dem Heterochromatin eine besondere Affinität zur Kernhülle eigen. Wie weit die Spindelansatzstellen und Kräfte der Oberflächenspannung in dieser Richtung wirken, wie es TSCHERMAK-WOESS (1963) zur Debatte stellt, bleibt offen.

Die oft sehr ähnlichen Strukturen der Arbeitskerne von Arten verschiedenster Verwandtschaft haben zu einer Typisierung geführt (TSCHERMAK-WOESS, dort auch weitere Literatur). *Hermodactylus tuberosus*, die untersuchten *Scilla*-Arten und *Allium triquetrum* täuschen im optischen Schnitt chromomerische Struktur vor. Tatsächlich liegen aber Chromonemakerne vor (siehe Fußnote auf Seite 13). Auch die

Abbildungen der Kerne von *Allium cepa* bei CHOUINARD, *A. porrum* und *Triticum vulgare* bei LAFONTAINE und LORD sowie LORD und LAFONTAINE lassen eindeutig fädige Struktur erkennen. Offensichtlich ist dieser Strukturtyp bei den Monocotyledonen weit verbreitet.

Da alle karyologischen Merkmale (Bau der Chromosomen in der Transportform und in der Arbeitsform) erblich festgelegt zu sein scheinen, ist es nicht verwunderlich, daß sie als artspezifisch gelten (TSCHERMAK-WOESS, 1963). Eine systematische Verwertung dieser Merkmale fehlt aber fast vollkommen (Lit. bei EHRENDORFER). Oftmals wurde schon auf den unterschiedlichen Bau der Arbeitskerne innerhalb einer Gattung hingewiesen (HEITZ 1929, 1932; DOUTRELIGNE; DELAY; LITARDIERE; u. a.); diesen Angaben werden mit *Moehringia*, *Nonnea* und *Scilla* weitere Genera hinzugestellt. Innerhalb der *Scilla amoena* - Gruppe, die einen sehr einheitlichen Chromosomenbau aufweist (GIMÉNEZ-MARTÍN), finden sich bei *Scilla amoena*, *S. bithynica*, *S. sibirica*, *S. cilicica* und *S. mischtschenkoana* Kerne mit großen Chromozentren; hingegen enthalten sie bei *S. rosenii* praktisch kein Heterochromatin. *Scilla bifolia* aus der Wiener Umgebung hat deutliche Chromozentren, *S. bifolia* aus dem Großraum von Linz überhaupt keine. Ob es sich um zwei Arten handelt, konnte noch nicht geklärt werden, da eine karyologische Verschiedenheit ohne deutliche morphologische Unterschiede für eine Artentrennung nicht ausreicht (Untersuchungen des Verfassers sind im Gange).

Neben den artspezifischen Strukturunterschieden finden sich innerhalb einer Art und bei einem Individuum auch gewebe- und funktionsspezifische, die teils sehr auffällig sind, wie bei *Hermodactylus tuberosus*, weniger bei *Nonnea lutea*, *Allium triquetrum* u. a., meist aber nicht sehr ins Auge fallen.

Auch während des mitotischen und endomitotischen Kernzyklus erfahren die Kerne eine Änderung ihrer Struktur (NAGL 1968 a und b, dort auch weitere Literatur). Die Stadien G_1 und G_2 der Interphase und das Zerstäubungsstadium der frühen Prophase sind bei den hier behandelten Pflanzen meist deutlich zu unterscheiden. Die Kerne in G_1 der untersuchten Liliaceen-Arten (ausgenommen *Lachenalia*) besitzen eine feine euchromatische Struktur (siehe Fußnote auf Seite 13) und, falls vorhanden, kompakte Chromozentren. In G_2 weisen sie eine bedeutend dichtere euchromatische Struktur auf, deren Elemente verdickt sind, sowie herangewachsene Chromozentren. Im Höhepunkt der Zerstäubungsphase sind alle Unterschiede zwischen Eu- und

Heterochromatin ausgeglichen: Chromonemen von ungefähr gleicher Dicke und ohne Unterbrechung erfüllen sehr homogen den Kern. Diese Arten unterscheiden sich also von jenen, bei denen in der Zerstäubungsphase nur noch einheitliche Chromomeren vorliegen (HERTZ 1929).

In den Nukleolen der endopolyploiden Kerne von *Scilla bifolia* sind besonders deutlich Chromatinfäden zu sehen, und zwar entweder dicke in geringer Zahl oder dünne in höherer Zahl. Eine Deutung dieser Unterschiede wird durch die Ergebnisse der Temperaturversuche NAGL's (1970 a) an *Phaseolus*-Arten möglich: Bei diesen tritt in den Riesenchromosomen bei niedrigen (8 bis 12° C) und bei hohen (45° C) Temperaturen die sekundäre Einschnürung als dicker einfacher, etwas geschlängelter Faden innerhalb der Nukleolen auf; es besteht also enge Bündelung. Bei 22 bis 27° C dagegen gehen aus diesem einen Faden mehrere dünnere hervor, bei 35° C findet eine weitere Zerteilung statt, die einzelnen Chromatinfäden rücken weiter auseinander und an den Vakuolen innerhalb der Nukleolen finden sich Heterochromomeren — die Bündelung wird aufgelockert. Im Falle von *Scilla bifolia*, einem Frühblüher, könnten die wechselnden Temperaturverhältnisse im April die Ursache der verschiedenen Ausbildung der Chromatinfäden gewesen sein. Allerdings geben Kerne zu denken, in denen zwei Nukleolen vorhanden sind, von denen der eine groß ist und fein verteiltes Chromatin aufweist, der andere klein und kompakte Chromatinfäden enthält. Nach AVANZI et alii findet bei *Phaseolus* am intranukleolären Chromatin eine RNS-Synthese und DNS-Amplifikation statt. Es wird also im vorliegenden Fall der Eindruck erweckt, daß das kompakte intranukleoläre Chromatin nicht aktiv ist. Wie es zu derartigen Unterschieden in der Tätigkeit innerhalb eines Kernes kommt, bleibt rätselhaft. — Diese intranukleolären Chromatinfäden sind von einem Mantel von schwächer färbbarer Nukleolarsubstanz umgeben. Ähnliches stellte GODWARD bei *Spirogyra*-Arten und LA COUR im Endosperm von *Scilla sibirica* fest.

Erwähnenswert ist noch das gelegentliche Auftreten von nukleolusähnlichen, kugeligen Einschlüssen in den Endochromozentren von *Allium triquetrum*, *Echinopsis paraguayensis* und *Puschkinia libanotica*. Sie ähneln morphologisch den gleichfalls von Heterochromatin umhüllten Nukleolen in den Zellkernen der Mäuse (z. B. TSCHERMAK-WOESS 1963); physiologisch könnte es sich um Ansammlungen von

Genprodukten handeln, die bei Erreichen einer bestimmten Menge abgegeben werden. Eine analoge, periodisch auftretende Aufblähung der Endochromozentren stellte ERBRICH in den hoch endopolyploiden Kernen des Mikropylarhaustoriums von *Thesium alpinum* fest.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Aus der Entwicklungsgeschichte der Elaiosome bei 27 Arten verschiedener Verwandtschaftskreise ergibt sich, daß sie hervorgehen: bei sechs Arten (*Scilla amoena*, *S. bithynica*, *S. mischtschenkoana*, *S. cilicica*, *S. messeniaca* und *Trillium erectum*) aus der Raphe, bei vier Arten (*Scilla rosenii*, *S. sibirica*, *Lachenalia tricolor* und *Reseda lutea*) aus einem Teil der Raphe und aus dem Exostom, bei *Hermodactylus tuberosus* aus einem Teil der Raphe und der Chalazaregion, bei der *Scilla bifolia*-Gruppe aus dem Exostom, bei sechs Arten (*Allium triquetrum*, den drei *Moehringia*-Arten, *Echinopsis paraguayensis* und *Gymnocalycium quehlianum*) aus dem Funikulus, bei drei *Melampyrum*-Arten aus einem Teil des Endosperms und bei *Nonnea lutea* und *N. pulla* aus dem Mesokarp.

Für die karyologische Anatomie dieser Elaiosome ist bezeichnend, daß sie bei allen Arten mit Ausnahme von *Trillium erectum* in bestimmten Geweben endopolyploide Kerne enthalten (das Zahlenverhältnis von 1 : 26 kann allerdings nicht als repräsentativ gelten, da nur großzellige Elaiosome untersucht wurden). Bei *Moehringia trinervia* und *M. muscosa* wird nur die Epidermis des Elaiosoms polyploid, bei *M. pendula*, *Echinopsis paraguayensis*, *Gymnocalycium quehlianum*, *Viola declinata*, *Reseda lutea* und den Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe die Epidermis und in geringerem Maße darunter liegende Schichten; bei *Allium triquetrum*, *Hermodactylus tuberosus* und der *Scilla amoena*-Gruppe bleibt die Epidermis diploid und erreichen die subepidermalen Zellagen verschiedene Polyploidiegrade. Polyploidisierung durch Bildung von Restitutionskernen kommt nicht vor. Folgende höchste Endopolyploidiestufen werden mit Hilfe der Analyse der Kernstruktur und der statistischen Erfassung der Kernvolumina in den Elaiosomen festgestellt: bei der *Scilla bifolia*-Gruppe 4096 n, bei *S. amoena* 8 n, bei *S. sibirica* 16 n, bei *Puschkinia libanotica* 128 n, bei *Lachenalia tricolor* 4 n, bei *Allium triquetrum* 512 n, bei *Hermodactylus tuberosus* 16 n, bei *Echinopsis paraguayen-*

sis 512 n, bei *Gymnocalycium quehlianum* 256 n, bei *Reseda lutea* 64 n, bei *Viola declinata* 16 n, bei *Melampyrum cristatum* und *bihariense* 32 n und bei *Nonnea lutea* und *N. pulla* 16 n.

Bei allen Arten, bei denen in den Elaiosomen Endopolyploidie auftritt, kommt sie auch in einigen anderen Teilen der Samenanlage, des Samens oder der Frucht vor (im einzelnen siehe Tabelle 1). Während aber in den endopolyploiden Kernen im Bereich des Embryosackes verschiedene charakteristische Strukturen zu finden sind und vor allem auch Riesenchromosomen bzw. mehr oder minder lockere Bündel von Endochromosomen vorkommen, geht die Endopolyploidisierung in den Elaiosomen gewöhnlich nur unter Bildung von Endochromozentren und ohne Gliederung in den euchromatischen Teilen der Arbeitskerne vor sich. Einzig in den 4096ploiden Kernen im Elaiosom der *Scilla bifolia* - Gruppe wurde die Bildung mäßig dichter Bündel festgestellt.

Der Vergleich des Baus der Arbeitskerne auf der diploiden Stufe und bei Endopolyploidie ergibt artspezifische Unterschiede und in der *Scilla bifolia* - Gruppe auch deutliche subspezifische; ob letztere mit Unterschieden in äußeren Merkmalen verbunden sind, ist noch offen.

Bei vier daraufhin untersuchten Arten ließen sich auch die Arbeitskerne in G_1 und G_2 des mitotischen und endomitotischen Kernzyklus auf Grund der Vergrößerung der euchromatischen Struktur und Größenzunahme der Chromozentren unterscheiden, die mit der mikrophotometrisch bestimmten DNS-Zunahme parallel gehen.

Die meisten untersuchten Liliaceen lassen in den Arbeitskernen und auch während der mitotischen und endomitotischen Zerstäubung im euchromatischen Anteil einen feinfädigen Aufbau erkennen; auch in den heterochromatischen Teilen tritt während der Zerstäubung ein solcher hervor. Bei anderen Arten enthalten die Arbeitskerne scheinbar getrennte Euchromomeren und es erfolgt der endomitotische Strukturwechsel offenbar in der bisher bekannten Weise unter Zerlegung der Chromozentren in Chromomeren und unter Angleichung zwischen Eu- und Heterochromatin.

SUMMARY

The study of the development of the elaiosomes of 27 species of different relation-groups shows that they originate from the following tissues: in 6 species (*Scilla amoena*, *S. bithynica*, *S. mischtschenkoana*, *S. cilicica*, *S. messeniaca* and *Trillium erectum*) from the raphe, in 4 species (*Scilla rosenii*, *S. sibirica*, *Lachenalia tricolor* and *Reseda lutea*) from both a part of the raphe and the exostome, in *Hermodactylus tuberosus* from both a part of the raphe and the chalazaregion, in the *Scilla bifolia*-group from the exostome, in 6 species (*Allium triquetrum*, the three *Moehringia*-species, *Echinopsis paraguayensis* and *Gymnocalycium quehlianum*) from the funiculus, in 3 *Melampyrum*-species from a section of the endosperm, and in *Nonnea lutea* and *N. pulla* from the mesocarp.

A characteristic regarding the karyological anatomy of all of these big-celled elaiosomes studied is endopolyploidy in certain tissues (except in *Trillium erectum*). In *Moehringia trinervia* and *M. muscosa*, only the epidermis of the elaiosome becomes polyploid, in *M. pendula*, *Echinopsis paraguayensis*, *Gymnocalycium quehlianum*, *Viola declinata*, *Reseda lutea*, and the species of the *Scilla bifolia*-group, the epidermis and — in a less degree — the layers below; in *Allium triquetrum*, *Hermodactylus tuberosus*, and the *Scilla amoena*-group, the epidermis remains diploid while the subepidermal cell-layers reach different degrees of polyploidy. Polyploidisation by the formation of restitution-nuclei does not occur. By means of the analysis of nuclear structures and the statistical evaluation of the nuclear volumes the following highest grades of endopolyploidy in elaiosomes could be established: *Scilla bifolia*-group, 4096 n; *Scilla amoena*, 8 n; *Scilla sibirica*, 16 n; *Puschkinia libanotica*, 128 n; *Lachenalia tricolor*, 4 n; *Allium triquetrum*, 512 n; *Hermodactylus tuberosus*, 16 n; *Echinopsis paraguayensis*, 512 n; *Gymnocalycium quehlianum*, 256 n; *Reseda lutea*, 64 n; *Viola declinata*, 16 n; *Melampyrum cristatum* and *bihariense*, 32 n; *Nonnea pulla* and *N. lutea*, 16 n.

In all species showing endopolyploidy in the elaiosomes endopolyploidisation occurs also in some other tissues of the ovule, the seed, or the fruit (see chart). But while different characteristic structures e. g. giant chromosomes, or more or less loose bundles of endochromosomes, can be found in the endopolyploid nuclei of the embryosac region, the endopolyploidisation in the elaiosomes usually

is accompanied by formation of endochromocentres only, showing no bundling tendency in the euchromatin. Only in the 4096-ploid nuclei in the elaiosome of the *Scilla bifolia*-group the formation of moderately compact bundles was found.

The comparison of the structure of the diploid and endopoly-ploid interphase nuclei reveals species-specific differences, in the *Scilla bifolia*-group also distinctly subspecies-specific differences; whether the latter might be caused by different environmental factors was not studied.

In four species examined, the interphase nuclei in the G_2 period of the mitotic and endomitotic nuclear cycle could be distinguished from those in G_1 by their coarser euchromatic structure and the increased amount of DNS, as determined photometrically.

Most species of the *Liliaceae* studied show in the working nuclei, and also during the mitotic and endomitotic dispersion stage, a fine threadlike structure in the euchromatin; such a structure appears also in the heterochromatin during the dispersion stage of mitosis and endomitosis. In other species, the working nuclei exhibit a chromomeric structure.

T a f e l I

Scilla bifolia s. l. a bis d aus Neudorf, e aus Thürnau.

a bis c endopolyploide Kerne aus dem Elaiosom; b in Endomitose, von den Endochromozentren ist nur noch eine äußere zusammenhängende Chromatinschicht vorhanden (Hinweispfeile); d und e diploide Kerne aus dem äußeren Integument einer Samenanlage. Phot. Vergr. 1300fach.

T a f e l II

Scilla bifolia s. l. a bis d aus dem Botanischen Garten, Wien.

a endopolyploider Kern einer Antipode mit Riesenchromosomen, das intranukleoläre Chromatin ist durch einen Hinweispfeil bezeichnet, am rechten unteren Rand liegt ein diploider Kern; b oktaploide postendomitotische Metaphase aus dem Elaiosom mit „Paarung“ der Endochromosomen; c und d Ausschnitte von Riesenchromosomen einer Antipode, die deutlich seitliche Fortsätze zeigen. e *Scilla gigantea*, 4096ploider Kern aus dem reifen Elaiosom mit Chromosomenbündeln. Phot. Vergr.: a 500fach, b bis d 1000fach, e 700fach.

T a f e l III

a *Scilla bithynica*; b *S. sibirica*; c *S. rosenii*; d und e *S. mischtschenkoana*; f und g *S. messeniaca*.

a bis f diploide Arbeitskerne, g Metaphaseplatte; a, c bis g aus dem Embryo, b aus dem Außenintegument. Phot. Vergr. 1600fach.

T a f e l IV

Scilla sibirica, Kerne aus dem Elaiosom.

a ein diploider Kern in G₂ und ein oktaploider im endomitotischen Zerstäubungsstadium; b 16ploider Kern mit runden Endochromozentren. Phot. Vergr. 2500fach.

T a f e l V

Scilla cilicia, endopolyploide Kerne aus dem Elaiosom.

a Interphase in G₁; b Interphase in G₂; c beginnende Endomitose (Zerlegung der Chromozentren, Hinweispfeil); d Endomitose, das Heterochromatin ist weitgehend dekondensiert; e Höhepunkt der Endomitose. Phot. Vergr. 2500fach.

T a f e l VI

Allium triquetrum, Kerne aus dem Elaiosom.

a 16ploider Kern in G₁, b in G₂; c endomitotisches Zerstäubungsstadium (32 n bis 64 n); d beginnende Endomitose; e gelappter 128ploider Kern mit nukleolusähnlichen runden Einschlüssen in den Endochromozentren. Phot. Vergr. 1500fach.

Tafel VII

Allium triquetrum.

a wahrscheinlich 512ploider Kern mit runden Einschlüssen in den Endochromozentren und vielfach paralleler Anordnung der Chromosomen; b diploide Kerne aus den subepidermalen Schichten des äußeren Integuments, links in G₁, rechts in G₂ (b AE-Fixierung, Feulgen-Färbung).

Phot. Vergr. a 1500fach, b 2500fach.

Tafel VIII

Hermodactylus tuberosus a und b, Kerne aus dem Elaiosom.

a 16ploider Kern mit großer heterochromatischer Scholle am Nukleolus; b tetraploider Kern mit ringförmigem Sammelchromozentrum rund um den Nukleolus.

Echinopsis paraguayensis c bis f, Kerne aus dem Elaiosom.

c diploider, d tetraploider Kern aus den Begleitzellen der Gefäßbündel; e 64ploider Kern, f 256ploider mit sternförmigen Endochromozentren.

Phot. Vergr. 1600fach.

Tafel IX

Moehringia muscosa a und b.

a wahrscheinlich 64ploider Kern aus dem Elaiosom; b diploide Arbeitskerne aus der Epidermis des äußeren Integuments einer Samenanlage.

Moehringia trinervia c und d.

c wie b; d endopolyploider Kern aus dem Elaiosom.

Moehringia pendula e bis g.

e endopolyploider Kern aus dem Elaiosom (teilweise ist die fädige Anordnung der Chromomeren zu parallelen Strängen zu erkennen, Hinweispfeil); f 16ploider Kern aus der Epidermis des äußeren Integuments; g wie b.

Phot. Vergr. 1500fach.

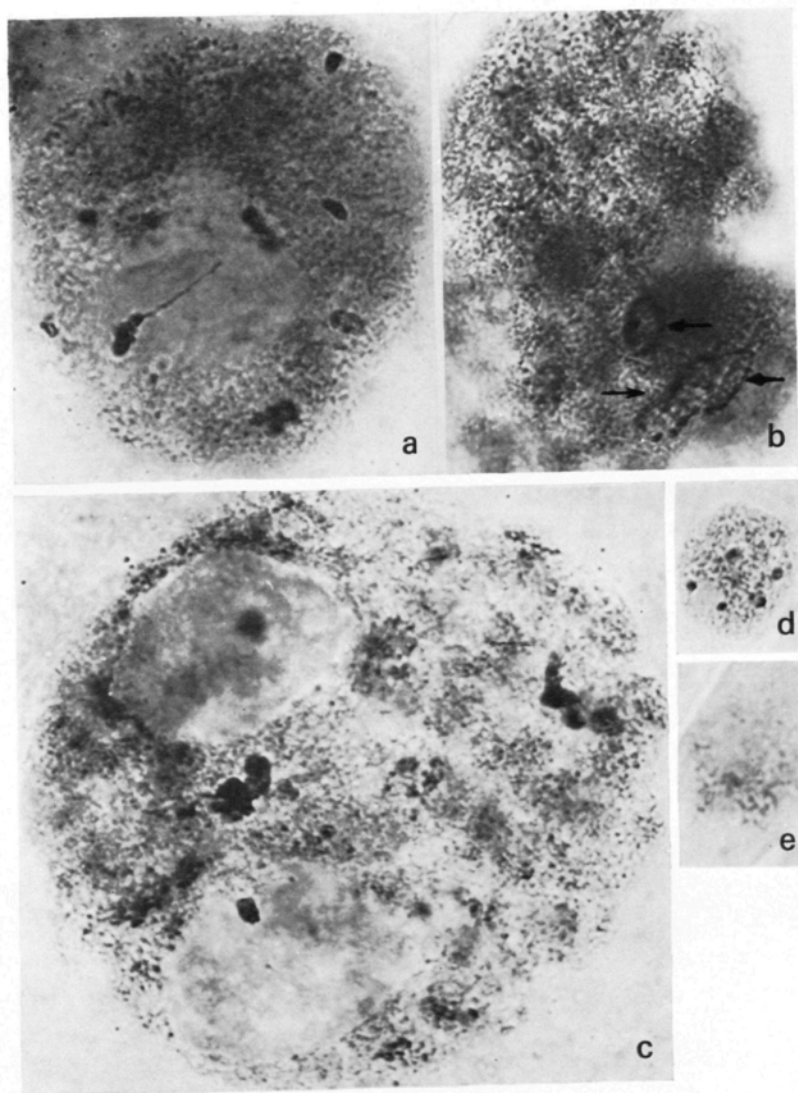
Tafel X

Melampyrum cristatum.

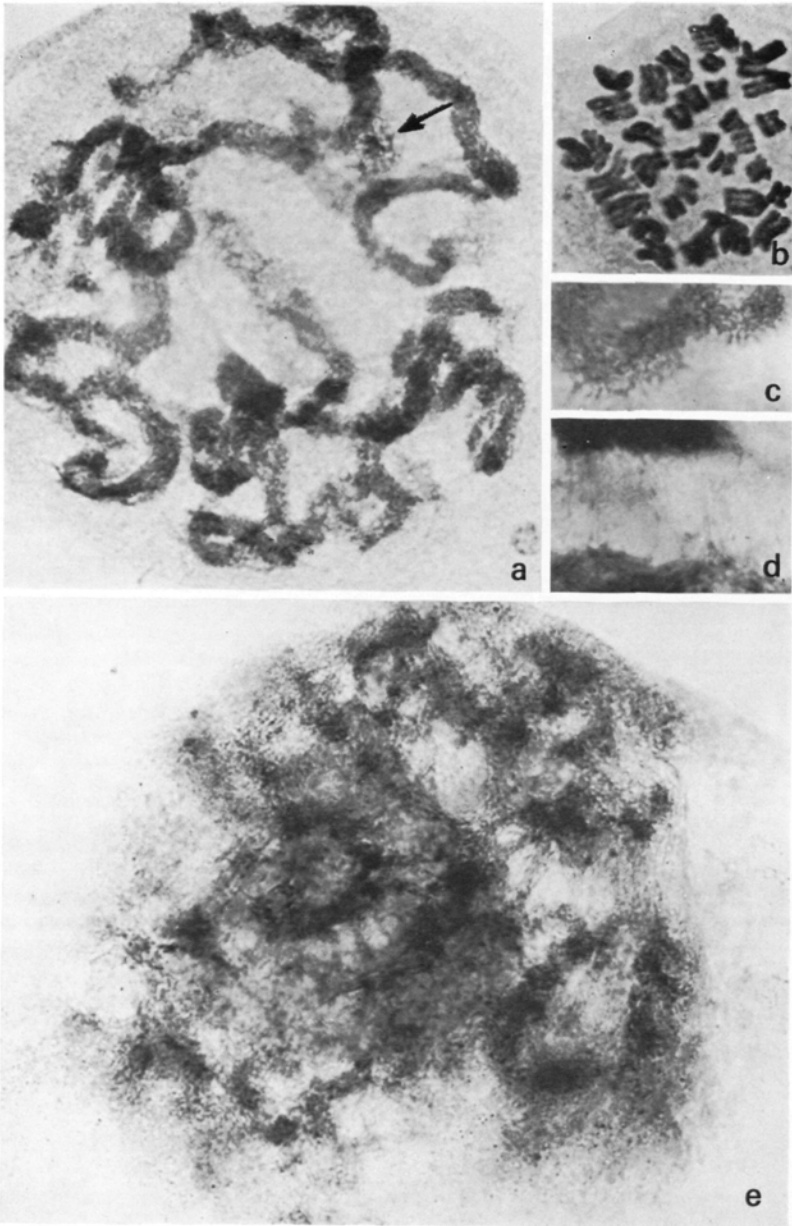
a und b endopolyploide Kerne aus dem Elaiosom; c diploider Kern aus dem Trenngewebe; d zwei eng aneinanderliegende endopolyploide Kerne im Chala-zahaustorium mit Chromosomenbündeln, umgeben von drei diploiden Kernen.

Phot. Vergr. a bis c 1100fach, d 700 fach.

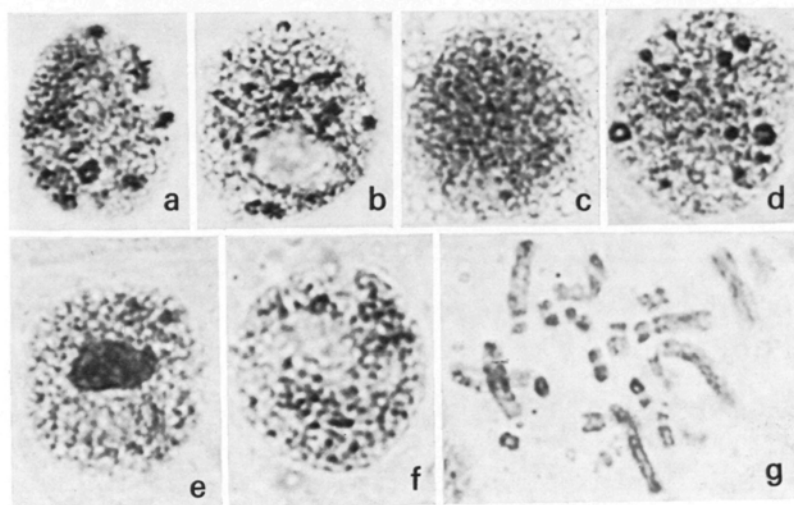
TAFEL I



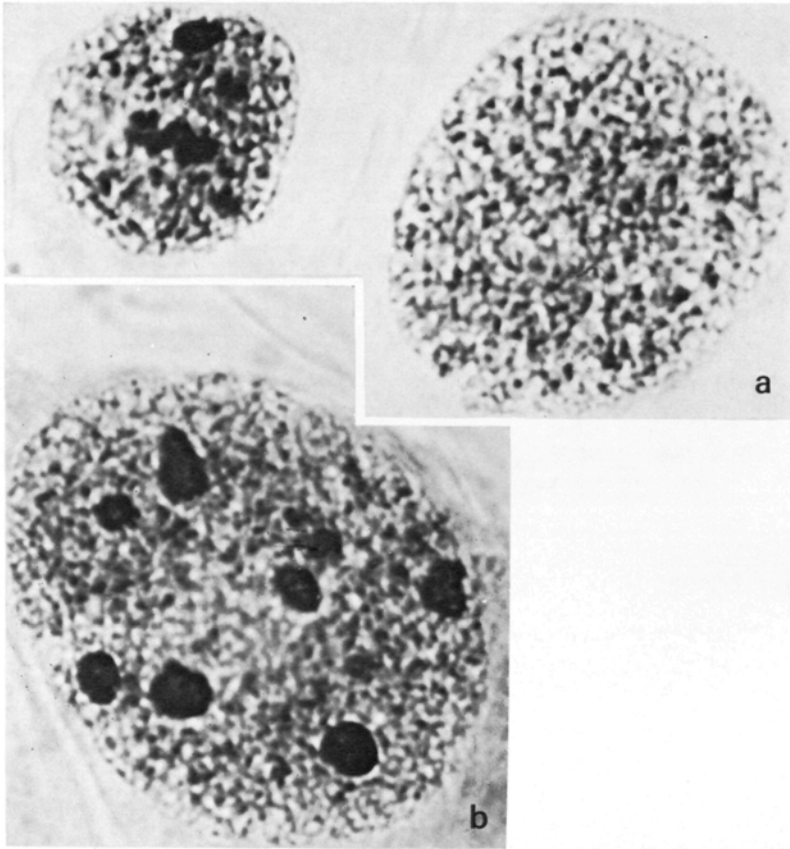
TAFEL II



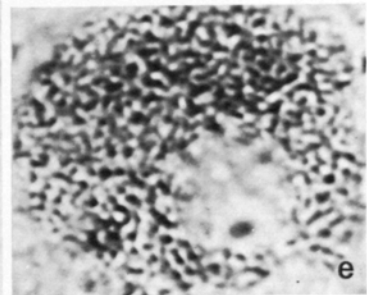
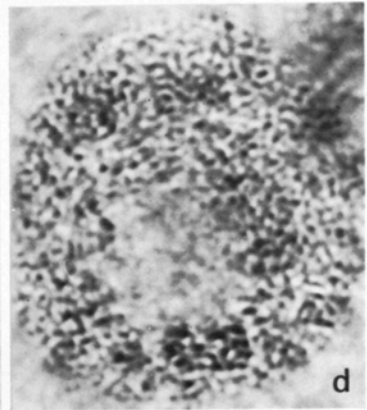
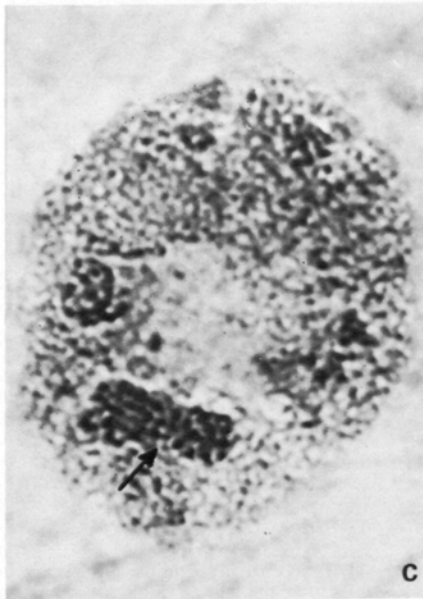
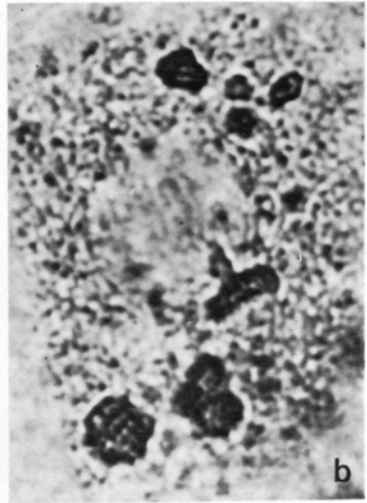
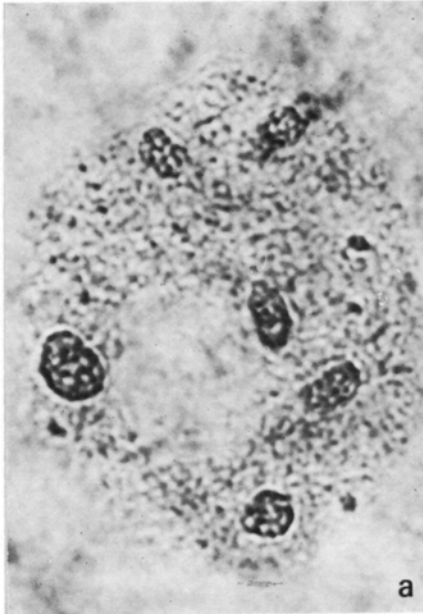
TAFEL III



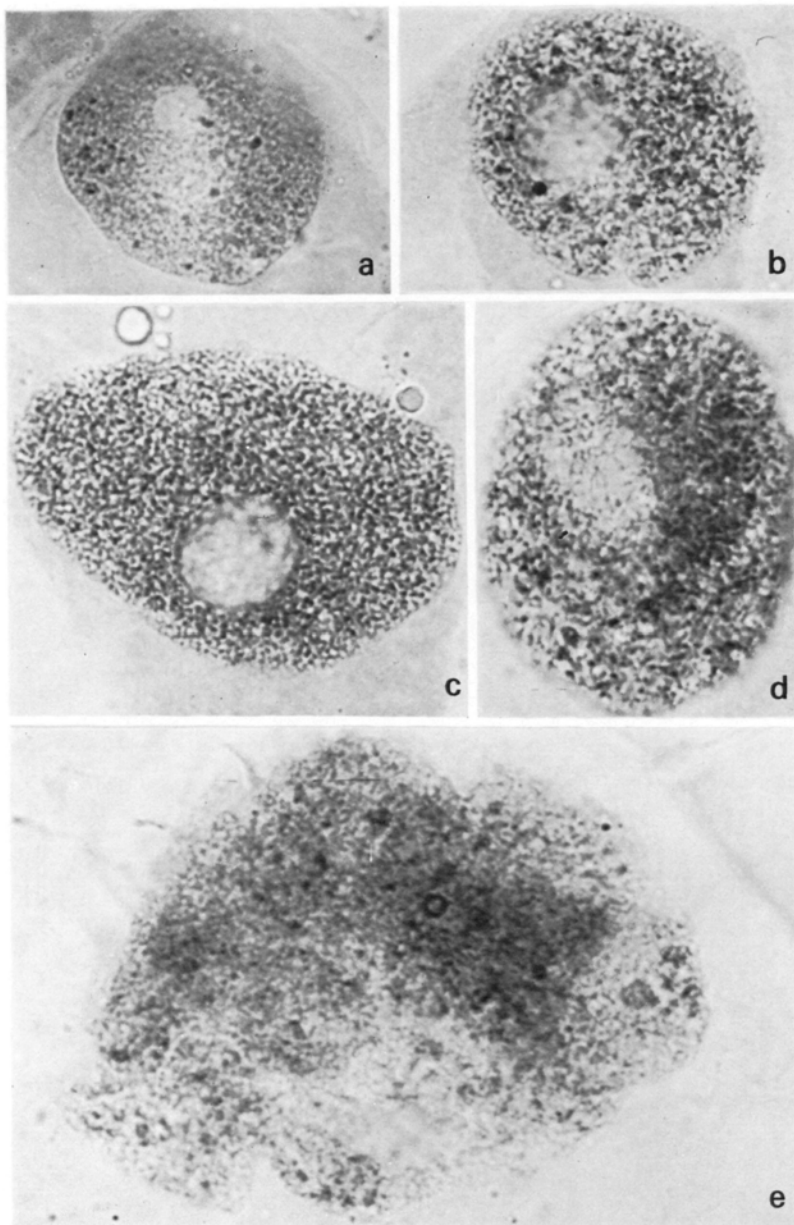
TAFEL IV



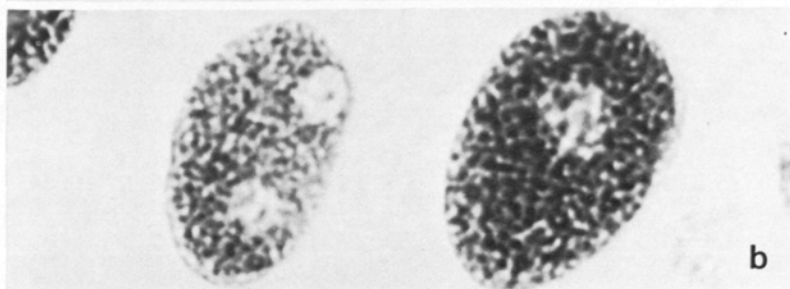
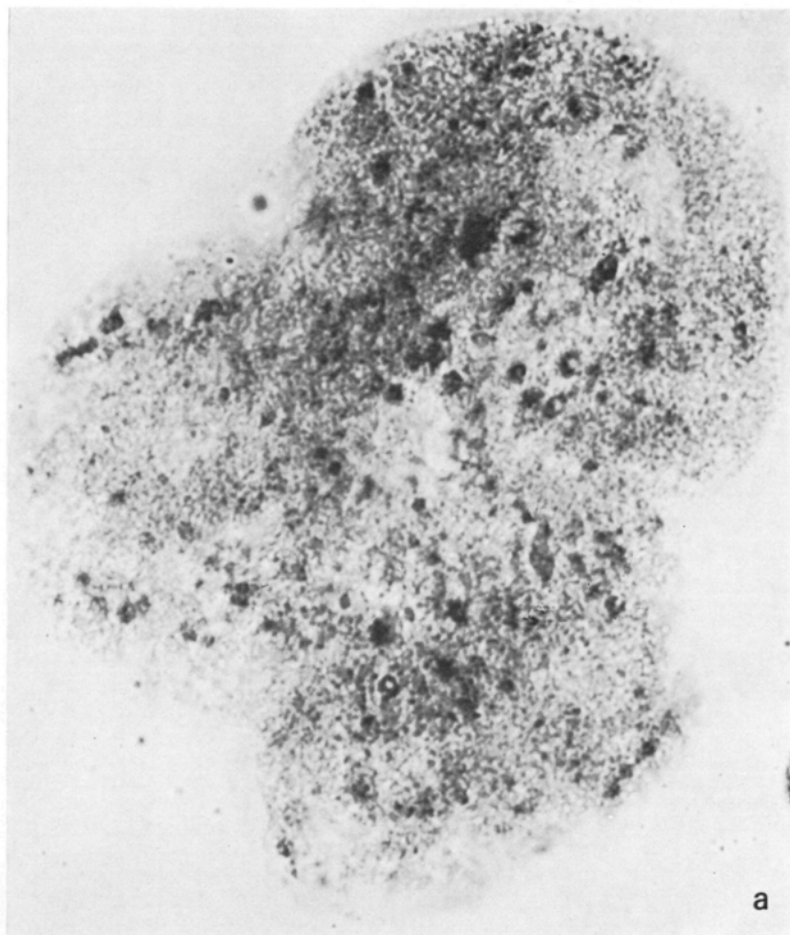
TAFEL V



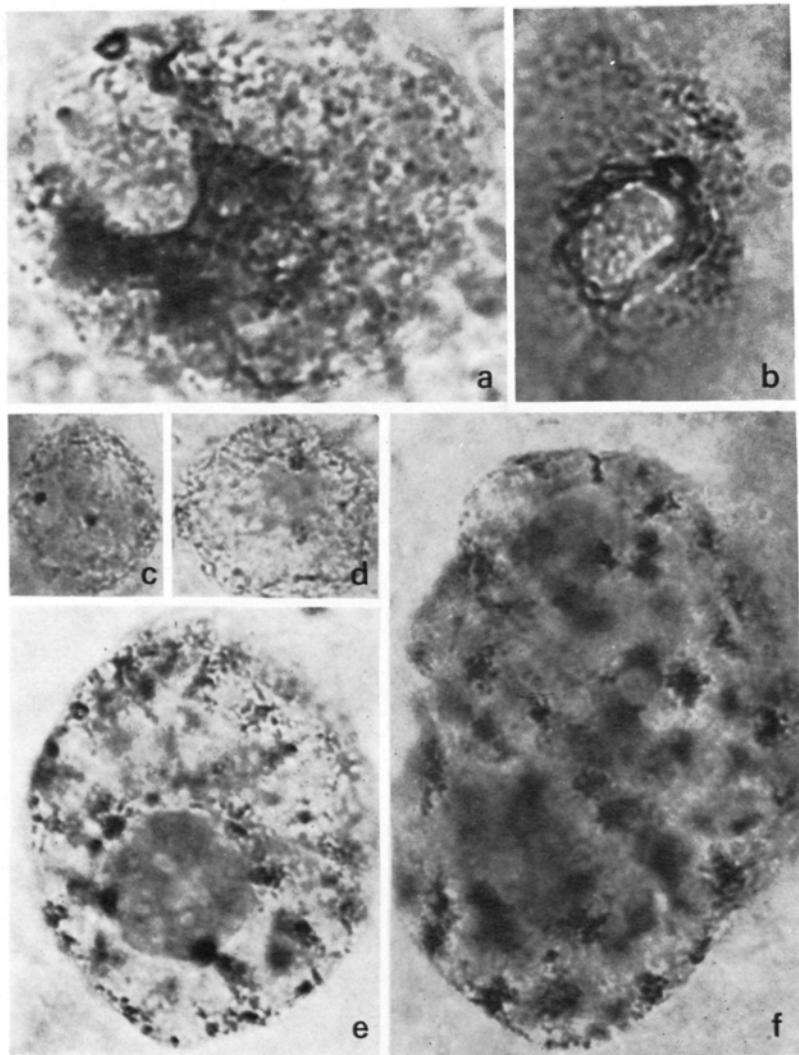
TAFEL VI



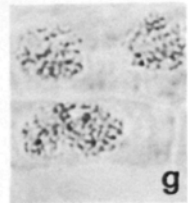
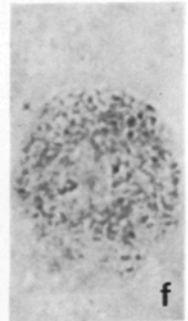
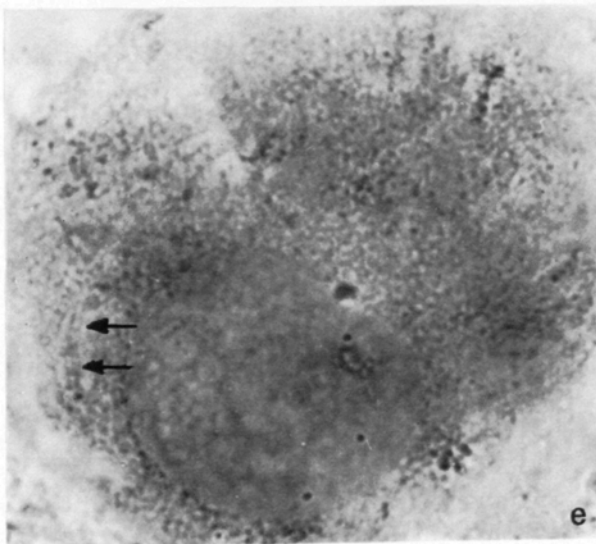
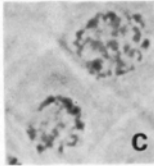
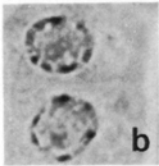
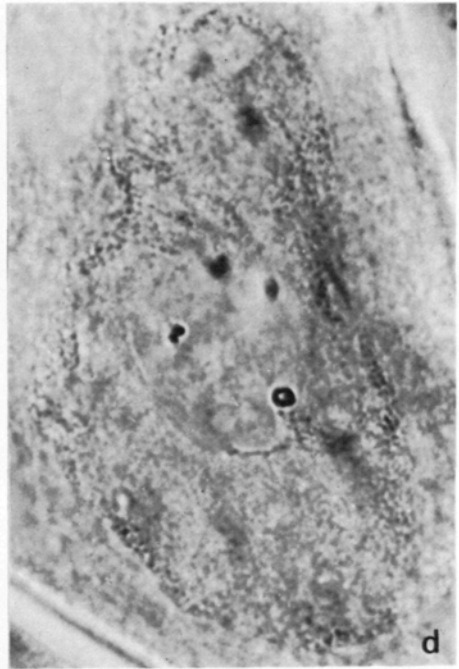
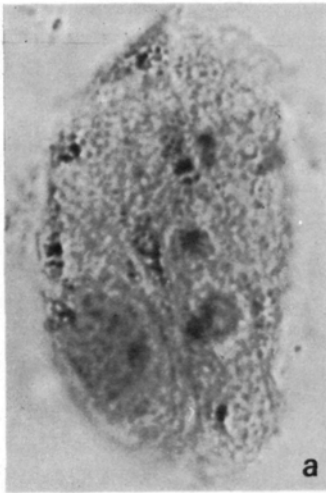
TAFEL VII



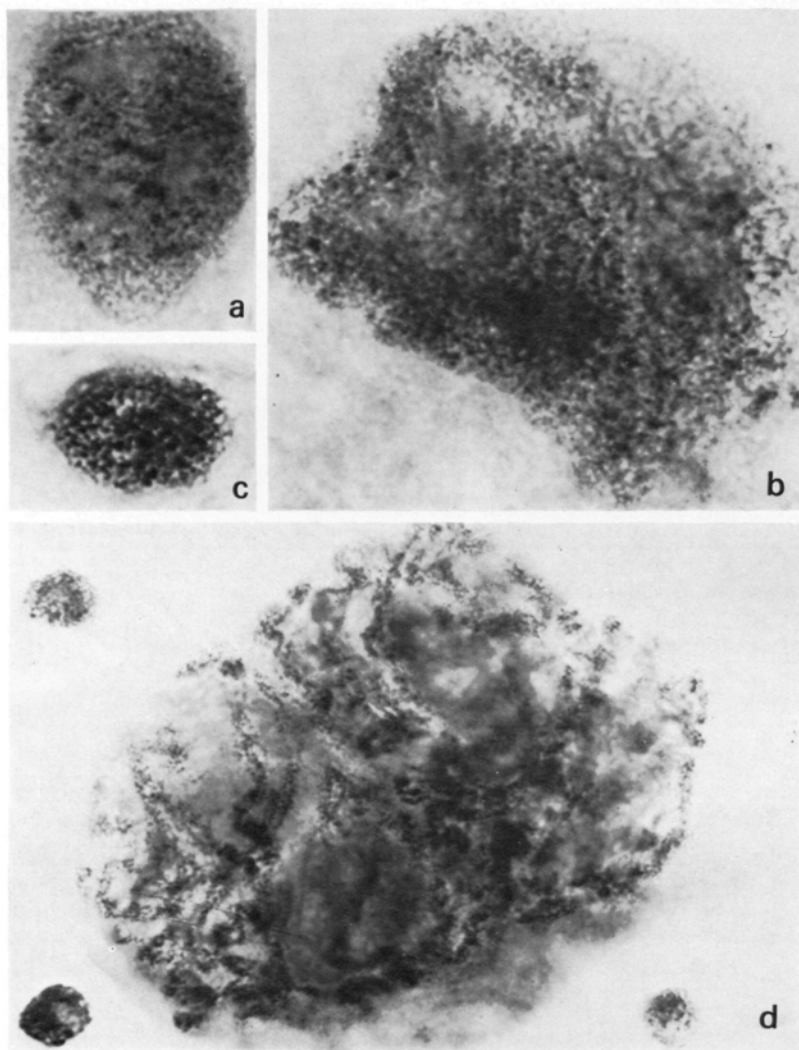
TAFEL VIII



TAFEL IX



TAFEL X



LITERATURVERZEICHNIS

- Arekal, G. D. (1963): Embryological studies in Canadian representatives of the tribe Rhinanthaeae, Scrophulariaceae. *Canad. Journ. Bot.* **41**, 267–302 u. 1 Tafel.
- Areschoug, A. F. W. C. (1881): Om Boragineernas och Labiaternas frukt. *Botaniska Not.* **1**, 1–22.
- Avanzi, S., P. G. Cionini und F. d'Amato (1970): Cytochemical and autoradiographic analyses on the embryo suspensor cells of *Phaseolus coccineus*. *Caryologia* **23**, 605–638.
- Baciu, V. (1931): Cercetari asupra originei si desvoltarii elaiosomului la Boraginee. *I. Bul. Fac. St. Cern.* **5**, 48–63.
- Baciu V. (1932): Neue Untersuchungen über die Ablösung der Achänen von *Centaurea* LINNÉ. *Bul. Fac. St. Cern.* **6**, 138–141.
- Baciu, V. (1935): Anatomia fructelor de Boraginee, cu accentuarea ontogenezei elaiosomului si a detasarii mericarpiilor. *Bul. Fac. St. Cern.* **9**, 123–169.
- Barlow, P. W. und C. G. Vosa (1969): The chromosomes of *Puschkinia libanotica* during mitosis. *Chromosoma (Berl.)* **27**, 436–447.
- Berg, R. Y. (1954): Development and dispersal of the seed of *Pedicularis silvatica*. *Nytt Mag. Bot.* **2**, 1–60.
- Berg, R. Y. (1958): Seed dispersal, morphology and phylogeny of *Trillium*. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1958, No 1, 36 p.
- Berg, R. Y. (1959): Seed dispersal, morphology and taxonomic position of *Scoliopus*, Liliaceae. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1959, No 4, 56 p.
- Berg, R. Y. (1962): Contribution to the comparative embryology of the Liliaceae: *Scoliopus*, *Trillium*, *Paris* and *Medeola*. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Mat.-Naturv. Kl. Ny Ser. No 4*, 64 p.
- Berg, R. Y. (1966): Seed dispersal of *Dendromecon*: Its ecologic, evolutionary, and taxonomic significance. *Amer. J. Bot.* **53**, 61–73.
- Berg, R. Y. (1967): Megagametogenesis and seed development in *Dendromecon rigida* (Papaveraceae). *Phytomorphology* **17**, 223–233.
- Berg, R. Y. (1969): Adaption and evolution in *Dicentra* (Fumariaceae), with special reference to seed, and dispersal mechanism. *Nytt Mag. Bot.* **16**, 49–75.
- Bogle, A. L. (1970): The genera of Molluginaceae and Aizoaceae in the Southeastern United States. *Journ. Arnold Arboretum* **51**, 431–462.
- Bresinsky, A. (1963): Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen (Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten). *Bibl. Bot.* **126**, 54 p.
- Buxbaum, F. (1958): Morphologie der Kakteen. III. Die Frucht, IV. Samen. In: Krainz, H., F. Buxbaum und W. Andreae: Die Kakteen, 67–97.
- Chouinard, L. A. (1970): Localization of intranucleolar DNA in root meristematic cells of *Allium cepa*. *J. Cell Science* **6**, 73–85.

- Czeika, G. (1956): Strukturveränderungen endopolyploider Ruhekerne im Zusammenhang mit wechselnder Bündelung der Tochterchromosomen und karyologisch-anatomische Untersuchungen an Sukkulente. *Österr. Bot. Z.* **103**, 536–566.
- Delay, Cecile (1947): Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanerogames. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. Veg.* **9**, 1–14; 169–222, 1–4: 103–229.
- Dittrich, M. (1966): Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. *Bot. Jb.* **88**, 70–122, 123–162 und 4 Tafeln.
- Doutreligne, Jenny (1933): Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. *La Cellule* **42**, 31–72.
- Ehrendorfer, F. (1963): Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. *Vistas in Bot.* **4**, 99–186.
- Enzenberg, Uta (1961): Beiträge zur Karyologie des Endosperms. *Österr. Bot. Z.* **108**, 245–285.
- Erbrich, P. (1965): Über Endopolyploidie und Kernstrukturen in Endospermhaustorien. *Österr. Bot. Z.* **112**, 197–262.
- Fenzl, Eva und Elisabeth Tschermak-Woess (1954): Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. *Österr. Bot. Z.* **101**, 140–164.
- Geitler, L. (1944): Der Bau der Riesenkerne des Elaiosoms von *Corydalis cava*. *Chromosoma (Berl.)* **2**, 544–548.
- Geitler, L. (1948): Notizen zur endomitotischen Polyploidisierung in Trichocyten und Elaiosomen sowie über Kernstrukturen bei *Gagea lutea*. *Chromosoma (Berl.)* **3**, 271–281.
- Geitler, L. (1955 a): Normale und pathologische Anatomie der Zelle. *Handbuch der Pflanzenphysiologie I*, 123–167.
- Geitler, L. (1955 b): Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. *Österr. Bot. Z.* **102**, 460–475.
- Gibbs, F. L. S. (1907): Notes on the development and structure of the seed in the *Alsinoideae*. *Ann. Bot.* **21**, 25–55 und 2 Tafeln.
- Giménez-Martín, G. (1959): Estudio cariológico en especies de *Scilla*. I. *S. tubergeniana* Hooc, *S. sibirica* L., *S. amoena* L., *S. rosenii* Koch y *S. bithynica* Boiss. *Python (Argentina)*. **12**, 121–129.
- Godward, M. B. E. (1950): On the nucleolus and nucleolar-organizing chromosomes of *Spirogyra*. *Ann. Bot.* **14**, 39–53 und 2 Tafeln.
- Gori, Chiara (1957): Sull' embriologia e citologia di alcune specie de genere *Reseda*. *Caryologia* **10**, 391–401.
- Guşuleac, M. (1926): Zur Anatomie und Biologie der *Bothriospermum*- und *Thyrocarpus*früchte. *Beih. Bot. Cbl.* **43**, 255–266.
- Guşuleac, M. (1937): Über die Orientierung des Ovulums bei den Boraginaceen und Labiaten, nebst Ausblicken auf das System dieser Familien. *Volum omagial dedicat lui Ion I. Nistor*, 829–854.

- Hasitschka-Jenschke, Gertrude (1957): Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden. Österr. Bot. Z. **104**, 1–24.
- Hasitschka-Jenschke, Gertrude (1959): Vergleichende karyologische Untersuchungen an Antipoden. Chromosoma (Berl.) **10**, 229–267.
- Hasitschka-Jenschke, Gertrude (1962): Notizen über endopolyploide Kerne im Bereich der Samenanlage. Österr. Bot. Z. **109**, 125–137.
- Heimerl, A. (1889): *Phytolaccaceae*. In Engler, A. und K. Prantl, Pflanzenfamilien **III/1 b**, 1–14.
- Heitz, E. (1929): Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 274–284.
- Heitz, E. (1932): Die Herkunft der Chromozentren. 3. Beitrag. Zur Kenntnis der Beziehung zwischen Kernstruktur und qualitativer Verschiedenheit der Chromosomen in ihrer Längsrichtung. Planta, **18**, 571–636 und 1 Tafel.
- Heinricher, E. (1909): Die grünen Halbschmarotzer V: *Melampyrum*. Jb. wiss. Bot. **46**, 273–376 und 6 Tafeln.
- Henning, Luise (1929): Beiträge zur Kenntnis der Resedaceenblüte und -frucht. Planta **9**, 507–563.
- Hesse, M. (1968): Karyologische Anatomie von Zooecidien und ihre Kernstrukturen. Österr. Bot. Z. **115**, 34–83.
- Hesse, M. (1970): Cytologische Untersuchungen an Nematodengallen. Österr. Bot. Z. **118**, 517–541.
- Huber, H. (1969): Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitt. Bot. München **8**, 219–538.
- John, A. (1921): Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Kompositenfrüchte. Beih. bot. Bbl. **38**, 182–203.
- La Cour, L. F. (1966): The internal structure of nucleoli. In: Chromosomes today **1**, 150–160.
- Lafontaine, J. G. und A. Lord (1969): Organization of nuclear structures in mitotic cells. Handbook of Molecular Cytology, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam–London, 381–411.
- Litardière, R. (1941): Recherches caryologiques et caryotaxonomiques sur les Boraginacées. Bul. Soc. d'Hist. Nat. l'Afrique du Nord **32**, 315–330.
- Lord, A. und J. G. Lafontaine (1969): The organization of the nucleolus in meristematic plant cells. J. Cell Biol. **40**, 633–647.
- Merxmüller, H. und J. Grau (1967): *Moehringia*-Studien. Mitt. Bot. München **6**, 257–273.
- Messeri, Albina (1931): Ricerche embriologiche e cariologiche sopra in generi „*Allium*“ e „*Nothoscordum*“. Nuovo Giorn. Bot. Ital. **38**, 409–441.
- Meunier, A. (1890): Les téguments séminaux des Cyclospérmees. La Cellule **6**, 299–394 und 7 Tafeln.
- Morton, F. (1912): Die Bedeutung der Ameisen für die Verbreitung der Pflanzensamen. Mitt. naturwiss. Ver. Univ. Wien, Jg. 1912, **7**, 77–85, **9**, 101–112.
- Müller, P. (1955): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel Zürich, Heft **30**, 152 p.

- Nagl, W. (1962): Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme. Österr. Bot. Z. **109**, 431–494.
- Nagl, W. (1968 a): Der mitotische und endomitotische Kernzyklus bei *Allium carinatum*. I. Struktur, Volumen und DNS-Gehalt der Kerne. Österr. Bot. Z. **115**, 322–353.
- Nagl, W. (1968 b): Die Kernstruktur während des mitotischen und endomitotischen Zellzyklus. Bez. Dtsch. Bot. Ges. **81**, 320–324.
- Nagl, W. (1970 a): Temperature-dependent functional structures in the polytene chromosomes of *Phaseolus*, with special reference to the nucleolus organizers. J. Cell Science **6**, 87–107.
- Nagl, W. (1970 b): Spontane Fragmentation endopolyploider Kerne in Dauergewebe von *Allium*-Arten. Österr. Bot. Z. **118**, 431–442.
- Netolitzky, F. (1926): Anatomie der Angiospermensamen. Handb. Pflanzenanatomie **10**, Borntraeger, Berlin.
- Pijl, L. van der (1969): Principles of dispersal in higher plants. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 154 p.
- Planchon, M. J. E. (1845): Des vrais et des faux arilles. An. sci. natur. **3**, 3, 275–312.
- Ridley, H. N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. Ashford.
- Riedl, H. (1968): Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der *Boraginoidae*. Österr. Bot. Z. **115**, 291–321.
- Robertson, C. (1897): Seed crests and myrmecophilus dissemination in certain plants. Bot. Gaz. **23**, 288–289.
- Rocén, T. (1927): Zur Embryologie der Centrospermen. Inaug.-Diss., Uppsala, 184 p. und 3 Tafeln.
- Raciborski, M. (1893): Über die Entwicklungsgeschichte der Elaioplasten bei Liliaceen. Anz. Akad. Wiss. Krakau, 259–271.
- Rodkiewicz, B. (1970): Callose in cell walls during megasporogenesis in Angiosperms. Planta **93**, 39–47.
- Schlotterbeck J. O. (1896): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte pharmakognostisch wichtiger Samen. Diss. Bern.
- Schlotterbeck, J. O. (1897): Development of some seed coats. Bot. Gaz. **24**, 188.
- Schlotterbeck, J. O. (1898): The development of the seed of *Melampyrum pratense* and of *Croton tiglium*. Proc. Am. Assoc. Advanc. Sci. **46**, 275–278.
- Schmid, E. (1906): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beih. Bot. Cbl. **20**, 1. Abt., 175–299 und 3 Tafeln.
- Schmucker, T. und G. Drude (1934): Verbreitungsgesetze bei Pflanzen, besonders *Allium ursinum*. Beih. Bot. Cbl. **52 A**, 540–565.
- Schnarf, K. (1931): Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Gebr. Borntraeger, Berlin, 354 p.
- Sernander, R. (1906): Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. K. Svenska Vet.-Akad. Handl. **41**, 7, 1–410.
- Speta, F. (1971 a): Chromosomenzahlen einiger Angiospermen. Österr. Bot. Z. **119**, 1–5.

- Speta, F. (1971 b): Beitrag zur Systematik von *Scilla* L. subgen. *Scilla* (incl. *Chionodoxa* Boiss.). Österr. Bot. Z. **119**, 6–18.
- Speta, F. (1971 c): Möglichkeiten der Samenverbreitung bei Cactaceen mit besonderer Berücksichtigung der Myrmekochorie. Kakteen u. andere Sukkulente **22**, H. 10, 196–198.
- Speta, F. (1972): Über Eiweißkörper in Zellkernen bei Scrophulariaceen; Vorkommen, Form und systematische Bindung. Österr. Bot. Z. **120**, 117–136.
- Speta, F. und J. Greilhuber (1970): Über das gleichzeitige Vorkommen von zweierlei Eiweißkörpern in den Zellkernen von *Pseudolysimachion spicatum* und einigen anderen Scrophulariaceen. Österr. Bot. Z. **118**, 1–16.
- Steffen, K. (1951): Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glandulifera* LINDL. Planta **39**, 175–244.
- Steffen, K. (1956): Endomitosen im Endosperm von *Pedicularis palustris* L. Planta **47**, 625–652.
- Svensson, H. G. (1925): Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endospermbildung. Inaug.-Diss. Uppsala, 176 p. und 2 Tafeln.
- Tiagi, B. (1965): Development of the seed and fruit in *Melampyrum nemorosum* L. and *M. arvense* L. Canad. J. Bot. **43**, 1511–1521.
- Tschermak-Woess, Elisabeth (1963): Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren. Protoplasmatologia **V/1**, Springer, Wien.
- Tulasne, M. L. (1849): Études d'embryogénie végétale. Ann. Scienc. Nat. **12**, 1–117 und 7 Tafeln.
- Ulbrich, E. (1919): Deutsche Myrmekochoren. Leipzig–Berlin.
- Vosa, C. G. (1969): Heterochromatic B chromosomes in *Puschkinia libanotica*. Chromosomes today **2**, 189–191 und 1 Tafel.
- Vrgoč, A. (1922): Das Trenngewebe einiger offizineller und nicht offizineller Kompositenblüten. Ber. Dtsch. Pharmazeut. Ges. **32**, 176–208.
- Wunderlich, Rosalie (1937): Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae-Scilloideae. Flora **132**, 48–90.

Anschrift des Verfassers:

Franz Speta

Ing.-Ettel-Straße 6/9

A-4020 Linz