Untersuchungen über das Wachstum der Früchte einiger Angiospermen unter endomitotischer Polyploidisierung.

Von

Henriette Lauber (Wien).

(Mit 12 Textabbildungen.)

(Eingegangen am 15. Februar 1946.)

| Inhaltsübersicht. Seit | e |
|------------------------------------|---|
| Einleitung 30 |) |
| Material und Methode 32 | ļ |
| Untersuchungen | 3 |
| Blumenbachia Hieronymi 33 | 3 |
| Ornithogalum nutans | 7 |
| Eremurus robustus 43 | 3 |
| Polygonatum sp 46 | 3 |
| Lagenaria vulgaris var. clavata 48 | 3 |
| Cucurbita maxima | L |
| Solanum Gilo | 2 |
| Besprechung der Ergebnisse | 3 |
| Zusammenfassung | 3 |
| Schriftenverzeichnis |) |

Einleitung.

Das Vorkommen somatischer Polyploidie bei Blütenpflanzen ist noch wenig untersucht. Man kann jedoch mit Sicherheit annehmen, daß endomitotisch entstandene Polyploidie bei den Pflanzen genau so verbreitet ist wie bei den Tieren (GEITLEE, 1941). Die Endomitose selbst konnte bei Pflanzen bis jetzt noch nicht beobachtet werden, wohl deshalb, weil die Chromosomen weitgehend entspiralisiert bleiben. Nur bei *Trianea bogotensis* ließ sich ein Wechsel der Kernstrukturen beobachten, der wahrscheinlich ein Ausdruck des endomitotischen Formwechsels ist (GEITLEE, 1941). Deshalb läßt sich unmittelbar die Höhe der Polyploidie nur durch Vergleich der Struktur sowie der Zahl und Größe der Chromozentren kleiner und großer Kerne schätzen. Durch Wundreiz hingegen können polyploide Kerne zur Teilung gebracht und ihr Polyploidiegrad genau festgestellt werden (GRAFL an Sauromatum guttatum). So konnte auch GEITLER (1940 b) tetraploide Zellen im Wassergewebe der Laubblätter von Rhoeo discolor nachweisen. Die größten Zellen des Wassergewebes teilen sich aber nicht; sie sind schätzungsweise oktoploid. GENTSCHEFF und GUSTAFSSON fanden bei Spinacia oleracea tetraploide Mitosen in Wurzelspitzen. Bei diesen Kernen folgt auf die Endomitose wieder Teilungswachstum, so daß die tetraploiden Mitosen spontan, d. h. ohne vorherigen Wundreiz auftreten. Ähnlich verhält sich Epidendrum ciliare (GEITLER, 1940 b). Während des Wachstums nach der Bestäubung sind im Fruchtknoten tetraploide Mitosen zu finden. Auch hier teilen sich die größten Kerne nicht. Sowohl auf Wundreiz als auch auf den Reiz, der beim Durchbrechen der Wurzeltasche durch eine junge Wurzel ausgeübt wird, reagiert die Knolle von Sauromatum guttatum mit Mitosen, die bis 16ploid sind (GRAFL). In der Prophase eines solchen 16ploiden Kernes liegen jeweils 8 Chromosomen in einer Gruppe beisammen. Das bedeutet, daß zwischen die Endomitosen keine Mitose eingeschaltet war. Nach der Mitose verschwindet die paar- oder gruppenweise Anordnung der endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen.

Häufig sind polyploide Gewebe oder einzelne Zellen, die sich weder spontan teilen, noch durch Wundreiz zur Teilung veranlaßt werden können. Die Wurzelhaarinitialen von *Trianea bogotensis*, die Kerne des Suspensorhaustoriums von *Lupinus polyphyllus*, *Capsella* und anderer sind sicher hoch polyploid. Bei den beiden letzteren läßt sich das an den stark vergrößerten "Sammelchromozentren" gut erkennen (GEITLER, 1941). In anderer Weise läßt sich der Beweis aus der Kernstruktur für Elaiosome (GEITLER, 1944) und für das Wassergewebe der Aizoaceenblätter (WULFF) führen.

Endomitosen spielen auch eine Rolle in den krebsigen Geschwülsten von Antirrhinum majus mut. cancroidea. Die endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen liegen zur Zeit der Metaphase nicht nur in Gruppen beisammen, sondern sind auch oft noch nicht völlig gespalten (STEIN).

Die Endomitose ist anscheinend ein häufiger und regelmäßiger Vorgang im Verlaufe der Differenzierung verschiedener Dauergewebe. Die Frage war nun, wie sich in dieser Hinsicht die Gewebe der Fruchtwand verschiedener Pflanzen verhalten. Die großen Zellen fleischiger Früchte versprachen guten Erfolg. Meist ließ auch schon das Aussehen der Ruhekerne auf Polyploidie schließen. Es waren ferner interessante Verhältnisse hinsichtlich des Zellteilungs- und Zellvergrößerungswachstums der Früchte zu erwarten. Sowohl verschiedene Pflanzen als auch die Gewebe einer Frucht verhalten sich offenbar sehr unterschiedlich. — Weitere Fragestellungen betrafen das Verhalten der Chromosomen in Pro- und Metaphase, das der Chromozentren und Nukleolen in jungen und alten Kernen sowie das der Kerngrößen verschiedener Gewebe, schließlich die Vergrößerung der Chromosomen in den polyploiden Geweben, die GEITLER (1940 a) bei *Rhoeo discolor* beobachtet hatte.

Die Behandlung des Gegenstandes wurde mir von Herrn Prof. Dr. L. GEITLER übertragen, dem ich mich für seine Unterstützung zu größtem Dank verpflichtet fühle. Die Untersuchungen wurden in der Zeit von Herbst 1942 bis Frühjahr 1944 im Botanischen Institut der Universität Wien durchgeführt. Dem damaligen Vorstand des Institutes, Herrn Prof. Dr. FR. KNOLL, möchte ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes meinen besonderen Dank aussprechen.

Material und Methode.

Die Polyploidie stellte ich an Mitosen fest, die als Reaktion nach Verwundung auftraten. Ich untersuchte die Früchte hauptsächlich nach Beendigung des Zellvergrößerungswachstums und vor Beginn der Reife. Sind die Gewebe schon zu alt, dann reagieren die Kerne auf den Wundreiz nicht mehr und das Gewebe trocknet nach Verwundung ab, ohne sich zu teilen. Untersucht wurden nur Zellen, die sich zum ersten Male teilten. Die zu untersuchenden Früchte beließ ich entweder an der Pflanze oder ich bewahrte sie bei Zimmertemperatur im feuchten Raum auf. Meist traten nach 2 bis 6 Tagen, nachdem ich die Früchte mittels eines Skalpells angeritzt oder größere Gewebeteile abgetragen hatte, die ersten Teilungen auf. Größere Gewebeteile trug ich niemals mit einem glatten Schnitt ab, weil eine unregelmäßige Oberfläche die Wundgewebebildung begünstigt. In gleicher Weise wirkt der Gewebetrei, den ich auf allen Wunden beließ.

Die Fixierung des Materials erfolgte in Alkohol-Eisessig 2:1. Sodann wurden Handschnitte in heißer Karmin-Essigsäure untersucht. Die haploide Chromosomenzahl habe ich an der Meiose bei der Pollenbildung oder an der ersten Pollenmitose festgestellt. Zur Untersuchung diploider Mitosen verwendete ich junge Samenanlagen, junge Fruchtknotenwände und bei Ornithogalum nutans auch Wurzelspitzen. Letztere behandelte ich, da die Chromosomen sehr lang und daher schwer zählbar sind, etwa 16 Stunden mit 0,01% Colchicinlösung vor. Die bekannte, durch das Colchicin bewirkte Verkürzung der Chromosomen ermöglicht eine genaue Zählung.

Messungen der Kernvolumina nahm ich an Präparaten vor, die wie oben angegeben hergestellt worden waren. Stark abgeflachte polyploide Kerne wurden in Seitenansicht gemessen. Die Berechnung des Volumens erfolgte nach der Formel für das Rotationsellipsoid. Vergleiche der Kernvolumina verschiedener Gewebe lassen sich allerdings nur mit größter Vorsicht anstellen, weil die großen Kerne oft unregelmäßig

abgeflacht sind. Die Berechnungen ergeben daher nur sehr ungefähre Zahlen. Oft sind solche Vergleiche wegen der überhaupt unregelmäßigen Gestalt der Kerne gar nicht durchführbar.

Blumenbachia Hieronymi.

Die reifen Kapselfrüchte der Loasacee Blumenbachia Hieronymi sind 20 bis 22 mm lang und besitzen einen Durchmesser von etwa 15 bis 18 mm. Die 5 Karpelle sind schraubig gedreht. Die noch unreife Frucht ist hellgrün und glasig durchscheinend. Bei der Reife trocknen die inneren fleischigen Teile ein. Die reife, sehr leichte, aufgeblasene Kapsel streut durch Fugen ihre Samen aus. Die Oberfläche ist von zahlreichen Hakenhaaren und einzelnen großen Brennhaaren bedeekt (Abb. 1a, b). Ein Querschnitt durch die Wand einer ausgewachsenen Frucht (Abb. 2) zeigt folgendes Bild: Die Epidermis ist kleinzellig: ihre Zellen haben nach allen Richtungen ungefähr die gleiche Ausdehnung. Auf etwa 3 bis 5 Schichten kleiner (diploider) Zellen folgen die Gefäßbündel des Karpells. Daran schließt sich das polyploide Gewebe mit etwa 16 Zellschichten. Die innere Epidermis (Abb. 1 c) wird von langgestreckten Zellen

Abb. 1. Blumenbachia Hieronymi. a Querschnitt durch die Wand eines Fruchtknotens von $2^{1}/_{2}$ mm Durchmesser; Ende der Zellteilungsperiode. b Querschnitt durch die Wand einer jungen Frucht; beginnende Differenzierung der inneren Gewebe.



Österr. Botan. Zeitschrift, Bd. 94, H. 1/2.

â



gebildet, zwischen welchen vereinzelt Hakenhaare stehen. Alle Zellen sind sehr plasmaarm und sehr durchsichtig.

Der diploide Ruhekern enthält zahlreiche, verschieden große Chromozentren (Abb. 3 c). An dem meist in Einzahl vorhandenen Nukleolus sind 2 Trabanten deutlich zu erkennen. Um die haploide Chromosomenzahl zu bestimmen. untersuchte ich die Meiose bei der Pollenbildung (Abb. 3g). Die Chromosomenzahl beträgt n = 12, welche auch von SUIGURA Zahl (1936 a und b) angegeben wurde. Diploide Mitosen beobachtete ich in der Fruchtknotenwand und in Samenanlagen aus jungen Blütenknospen (Abb. 3h). Die Chromosomen sind ziemlich gleichförmig. Die Arme sind bei einigen gleich lang, bei anderen ungleich lang. Keines hat so auffallende Merkmale, daß es möglich wäre, es in verschiedenen Mitosen zu identifizieren. Zu bemerken wäre noch, daß im haploiden Chromosomensatz zwei SAT-Chromosomen vorhanden sein müssen, weil in jungen Pollenkörnern vor der ersten Pollenmitose auch 2 Nukle-



olen zu sehen sind. Die Trabantenchromosomen selbst konnte ich nie erkennen.

Auf Verwundung reagieren Früchte, die noch nicht ganz ausgewachsen und etwa 18 mm lang und 14 mm breit sind, besonders gut.



Abb. 3. Blumenbachia Hieronymi.

a polyploider Ruhekern maximaler Größe mit "Sammelchromozentren" und zwei "Sammeltrabanten" am Nukleolus; links oben ein kleiner Nukleolus. b polyploider Ruhekern aus dem Wundgewebe nach der ersten Mitose mit kleinen Chromozentren. c diploider Ruhekern aus einer jungen Samenanlage (vor der Embryosackbildung). d frühe, e späte polyploide Prophase (beide klumpig fixiert). f Zweier- und Vierergruppen von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen in der Metakinese eines oktoploiden Kernes. g I. meiotische Metaphase bei der Pollenbildung (n = 12). h diploide Metaphase aus der Fruchtknotenwand. i tetraploide (4 n = 48), k oktoploide (8 n = 96) Metaphase. l Metaphase mit 150, m mit 168 Chromosomen. i-m aus dem Wundgewebe.

Die ersten Teilungen treten am 3. Tag nach der Verwundung der Früchte auf, und zwar in Zellen, die in der Nähe der Leitbündel liegen. Später laufen auch in den dazwischen- und darunterliegenden Geweben Teilungen ab. Die genaue Analyse der Prophasestadien polyploider Kerne (Abb. 3 d, e) ist schwierig. Ich konnte jedoch deutlich beobachten, daß aus einem Chromozentrum mehr als ein Chromosom entsteht. Die Anzahl der Chromosomen, die beisammenliegen, ist an früheren Prophasen nicht

^{3*}

festzustellen. In späten Prophasen und Metakinesen gelingt das besser. Ich stellte bei schätzungsweise oktoploiden Kernen in diesem Stadium deutlich Vierergruppen von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen fest (Abb. 3 i). In tetraploiden Metakinesen und Metaphasen (Abb. 3 i) liegen die Tochterchromosomen häufig in Zweiergruppen beisammen. In den oktoploiden Kernen (Abb. 3 k) liegen in den Vierergruppen meist je 2 Chromosomen enger aneinander. Es handelt sich dabei offenbar um Paare von Tochterchromosomen, die erst bei der letzten Endomitose entstanden sind. 16ploide Metaphasen mit 192 Chromosomen habe ich nicht gefunden. — In der Größe unterscheiden sich Chromosomen diploider und polyploider Kerne sehr wenig; die letzterer sind etwas größer.

Eigentümlicherweise ergaben sich bei der Zählung zweier Metaphaseplatten Zwischenzahlen, nämlich 150 und 168 Chromosomen (Abb. 3 l, m). Ich halte diese Kerne trotzdem für 16ploid und ihr Vorkommen als auf einer ähnlichen Erscheinung beruhend, wie sie bereits STEIN an den krebsigen Geschwülsten von Antirrhinum beschrieben hat. Es käme das scheinbare Fehlen von Chromosomen demnach dadurch zustande, daß ein Teil der bei der letzten Endomitose entstandenen Tochterchromosomen sich noch nicht gespalten hat.

Die polyploiden Ruhekerne (Abb. 3a) sind stark abgeflacht und haben zahlreiche, verschieden große Chromozentren. Am Nukleolus sind 2 Trabanten — die aber in Wirklichkeit "Sammeltrabanten" sind sehr deutlich zu erkennen. Manchmal findet sich außer dem einen oder den zwei normal großen Nukleolen noch ein ganz kleiner; woher dieser kommt, habe ich nicht weiter verfolgt. - Nach der ersten nach der Verwundung ablaufenden Mitose ist die Struktur der polyploiden Kerne sehr stark verändert (Abb. 3b). Die Zahl der Chromozentren ist viel größer geworden, ihre Größe aber hat bedeutend abgenommen. Diese Erscheinung erklärt sich durch die stattgefundene Trennung der Gruppen endomitotisch entstandener Tochterchromosomen. Die Nukleolen verhalten sich in ähnlicher Weise, fließen aber oft nachträglich wieder zu einem Nukleolus oder zu zwei Nukleolen zusammen. Vor der ersten Teilung haben polyploide Ruhekerne ungefähr ebenso viele Chromozentren wie diploide, nur sind die Chromozentren der ersteren entsprechend größer. Bei den Trabanten sind die Verhältnisse analog.

Wie ich bereits früher erwähnte, sind die ermittelbaren Proportionen der Kernvolumina als sehr unzuverlässig zu betrachten, weil es infolge der unregelmäßigen Gestalt der polyploiden Kerne nicht möglich ist, genaue Messungen vorzunehmen. Das Verhältnis der Volumina kleiner diploider und größter vermutlich 16ploider Kerne liegt etwa zwischen 1:101,4 und 1:113,1. Die Volumina großer diploider Kerne und größter polyploider verhalten sich wie etwa 1:43,1 bis 1:48,9.

Sehr interessant ist der Verlauf des Wachstums der Früchte. Die Abb. 1 a. b. 2 zeigen 1. einen Sektor aus dem Querschnitt durch die Wand des jungen Fruchtknotens zu Ende der mitotischen Zellteilungsperiode, 2. ein mittleres Stadium, in dem Zellvergrößerungswachstum der inneren Gewebe bereits deutlich zu erkennen ist, und 3. einen entsprechenden Querschnitt durch eine ausgewachsene Frucht. Zählt man in zahlreichen Früchten die Zellschichten in radialer Richtung aus, so ergibt sich, daß in jungen Fruchtknoten von etwa 2,5 mm Durchmesser keine Zellteilungen mehr ablaufen. Dies gilt besonders für die radiale Richtung. Es ist aber möglich, daß noch vereinzelt tangentiale Teilungen in der Epidermis und den darunterliegenden peripheren Schichten ablaufen. Das spätere Gesamtwachstum erfolgt also allein oder fast ausschließlich durch Vergrößerung der bereits vorhandenen Zellen. Diesem Wachstum parallel geht die Polyploidisierung durch Endomitose. Verschieden hoch polyploide Gewebeteile lassen sich nicht abgrenzen. In der Nähe der Gefäßbündel überwiegen jedoch die tetraploiden Zellen, während okto- und vermutlich 16ploide Zellen hauptsächlich die inneren Gewebe bilden. Die letzte Vergrößerung der Früchte vor Beginn der Reife beruht anscheinend auf bloßer Wasseraufnahme (Zellsaftbildung), während welcher die Kerne bereits altern und ihre Reaktionsfähigkeit einbüßen.

Ich möchte noch erwähnen, daß die Brennhaare und großen Hakenhaare jedenfalls auch polyploid sind (oktoploid?). Dies ergibt sich aus der Größe und Struktur ihrer Kerne, die identisch wie die geprüften polyploiden Kerne gebaut sind; der unmittelbare Nachweis durch Auslösung von Mitosen läßt sich für sie aber nicht erbringen. Auffallend ist auch die Samenschale, deren radiale Zellwände sehr stark verdickt sind und deren Kerne sehr große Nukleolen und Chromozentren besitzen. Die Chromozentren sind größer als die vermutlich 16ploider Kerne aus der Fruchtwand. Auch diese Kerne sind offenbar hoch polyploid.

Ornithogalum nutans.

Die reifen Kapselfrüchte von Ornithogalum nutans sind durchschnittlich 22 mm lang und 17 mm breit. Zur Zeit, in der sie auf Verwundung gut reaktionsfähig sind, sind sie fleischig und ebenso glasig-durchscheinend wie die von Blumenbachia. Die Oberfläche der Frucht ist unregelmäßig uneben. Dies rührt von der Gestalt der Epidermiszellen und der darunterliegenden Zellen her (Abb. 4, 5). Die Kutikula ist sehr dünn. Haarbildungen sind nicht vorhanden. Unmittelbar unter der großzelligen Epidermis oder zwei Zellschichten tiefer liegen sehr große Raphidenzellen (Abb. 5). Ungefähr in der Mitte des Karpells verlaufen die Gefäßbündel. Das Grundgewebe besteht durchwegs aus großen Zellen, die nur unmittelbar unter der äußeren und inneren Epidermis klein bleiben. Die Zellen selbst sind arm an Plasma und sehr durchsichtig.

Die haploide Chromosomenzahl ist in Pollenmitosen leicht festzustellen; sie beträgt n = 21. Bisher angegeben wurden die Zahlen n = 14 bis 16 (HEITZ), n = 8 (SPRUMONT) und n = 15 (NAKAJIMA).*



Abb. 4. Ornithogalum nutans. Äußere Epidermis einer ausgewachsenen Frucht im Flächenbild.

Im haploiden Chromosomensatz fallen die zwei kürzesten Chromosomen besonders auf. Sie haben große, eiförmige Trabanten, die so breit wie die Chromosomen und deutlich abgesetzt sind. Bei dem einen Chromosom sitzt der Trabant an einem ganz kurzen Arm, beim zweiten am Ende des langen Armes. Die übrigen Chromosomen sind meist lang, mit zwei langen oder mit einem langen und einem kurzen Arm. Ich wollte weiters auch diploide Mitosen untersuchen. Da die Chromosomen sehr lang sind, hängen ihre Arme aus Äquatorebene heraus der

und es ist daher kaum möglich, die Chromosomenzahl festzustellen. Bei Vorbehandlung der Wurzelspitzen mit 0.01% Colchicinlösung verkürzen sich die Chromosomen sehr stark und die Zählung ist dann leicht durchzuführen; es ergab sich 2 n = 42 (Abb. 6 c).

Die diploiden Ruhekerne zeigen eine gleichmäßig euchromatische Struktur (Abb. 6 b). Es sind also keine auffallenden Chromozentren vorhanden. An dem einen oder den zwei Nukleolen sind kleine Trabanten zu sehen, die aber wenig deutlich sind, weil sie sich nicht stärker anfärben als das übrige Chromatin des Kernes. Die polyploiden Ruhekerne

^{*} Durch diese von meinen Befunden abweichenden Angaben wurde ich veranlaßt, die ausgedehnten Bestände verwilderter Ornithogalum-Pflanzen im Botanischen Garten der Universität Wien näher zu untersuchen. Ich fand, daß zum Teil Ornithogalum nutans mit der Chromosomenzahl 2 n = 42, zum anderen Teil eine wahrscheinlich als Ornithogalum Boucheanum zu bezeichnende Art mit 2 n = 28 Chromosomen und offenbar der Bastard zwischen beiden und dessen Nachkommen mit 2 n = 35 Chromosomen vorkommen. Diese Untersuchungen werden noch fortgesetzt.



Abb. 5. Ornithogalum nutans. Querschnitt durch die Wand einer ausgewachsenen Frucht.

(Abb. 6a) sind sehr flach. Ihre Struktur ist gröber als die der diploiden Kerne; die Nukleolen und Trabanten sind entsprechend größer.

In nicht zu alten Früchten (von 18 mm Länge und 14 mm Breite)



Abb. 6. Ornithogalum nutans.

a polyploider Ruhekern maximaler Größe (chromatische Struktur nur rechts im Bild dargestellt). b diploider Ruhekern aus der Teilungszone der Wurzelspitze. c diploide Metaphase (colchiziniert) aus der Wurzelspitze (2 n = 42). d tetraploide Metaphase (Epidermiszelle) und e oktoploide Metaphase (Grundgewebe) und f Vierergruppe endomitotisch entstandener Tochterchromosomen aus einer oktoploiden Metakinese (d-f Wundgewebe). g längste Chromosomen aus oktoploiden, h aus diploiden Metaphasen. i SAT-Chromosomen aus oktoploiden, k aus diploiden Metaphasen. g-k mit eigenem Maßstab rechts unten!



Abb. 7. Eremurus robustus. Querschnitt durch die Wand einer ausgewachsenen Frucht.

findet man etwa 5 Tage nach der Verwundung reichlich alle Mitosestadien. Die Teilungen erstrecken sich auf die Zone zwischen Wundrand und Gefäßbündel. Innerhalb der Gefäßbündel fand ich keine Mitosen. Bemerkenswert ist, daß in der Nähe des Wundrandes auch in der Epidermis Teilungen ablaufen. In frühen und späten Prophasen konnte ich Paare und Vierergruppen endomitotisch entstandener Tochterchromosomen deutlich beobachten. Abb. 6 f zeigt eine Vierergruppe



Abb. 8. Eremurus robustus. Querschnitt durch die Wand einer jungen Frucht unmittelbar nach der Zellteilungsperiode (Durchmesser $5^{1}/_{2}$ mm).

aus einem oktoploiden Kern in Metakinese. Die

Tochterchromosomen sind eng miteinander verschlungen; deshalb ist die genaue optische Auflösung der Gruppen, zumal die Chromosomen lang sind, meist nicht möglich. In polyploiden Metaphasen liegen die Chromosomen sehr eng und ihre Arme hängen weit aus der Äquatorebene heraus. Wir haben also ein ähnliches Bild wie bei den diploiden Mitosen, das ebenfalls schwer aufzulösen ist. Dank der Günstigkeit des Objektes ist es mir aber gelungen, die Chromosomenplatten allein oder mit ganz we-

nigen umgebenden Zellen herauszupräparieren und sodann durch leichten Druck auf das Deckglas so auszubreiten, daß sich ein klares Bild ergibt (Abb. 6 d, e).

In Epidermiszellen sowie kleineren Zellen unterhalb der Epidermis und in der Nähe der Gefäßbündel beobachtete ich nur tetraploide Mitosen (Abb. 6 d). Diploide Teilungen fand ich nie. In den übrigen Gewebeabschnitten, die aus größeren Zellen aufgebaut sind, stellte ich oktoploide Mitosen fest (Abb. 6 e). Die endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen liegen wieder häufig benachbart. Ich schätze, daß die innersten Gewebe, da sie noch größere Zellen und Kerne enthalten, zum Teil auch aus löploiden Zellen bestehen. Doch stellte ich nie eine löploide Teilung fest.

Sehr auffallend ist bei Ornithogalum nutans der bedeutende Unter-

schied des Volumens der Chromosomen in diploiden und polyploiden Kernen (vgl. auch GEITLER, 1940 a für *Rhoeo*). Abb. 6 g, h bzw. i und k zeigt die Größenunterschiede der längsten Chromosomen und des SAT-Chromosoms in diploiden und oktoploiden Kernen.

Für die Berechnung der Kernvolumina gelten infolge der unregelmäßigen Kerngestalt dieselben Schwierigkeiten wie bei *Blumenbachia*. Das Verhältnis der Volumina kleinster diploider Kerne und größter (wohl 16ploider) polyploider Kerne liegt etwa zwischen 1:7,7 und 1:22,2. Das Volumen großer diploider zu dem der größten Kerne verhält sich ungefähr wie 1:2,3 bis 1:6,3.

Die Samenschale besteht bei Ornithogalum aus zweierlei Zellen. Die innere Schicht bilden kleine polygonale Zellen. Außen liegen große blasige Zellen, die bei der Reife eintrocknen, wodurch der reife Samen grubig aussieht. Diese großen Zellen sind sicherlich polyploid, was aus der Größe und Struktur der Kerne zu schließen ist.

Eremurus robustus.

Die reifen Kapseln von Eremurus robustus sind etwa 18 mm lang und 20 mm breit. Die glänzend grünen Früchte wurden für die Untersuchungen verwendet, bevor sie völlig ausgewachsen waren (16 mm lang und 18 mm breit). In diesem Stadium hat die Fruchtwand folgenden Aufbau (Abb. 7): Die kleinzellige Epidermis ist von einer starken Kutikula bedeckt. Daran schließen sich etwa 10 Schichten kleiner und mittelgroßer Zellen. Nach innen zu werden die Zellen allmählich größer. Die Schicht unterhalb der inneren Epidermis wird von ganz besonders großen Zellen mit sehr großen Kernen gebildet.

Die haploide Chromosomenzahl von *Eremurus robustus* beträgt n = 7(vgl. auch BURSTRÖM). Der Chromosomensatz (Abb. 9g) enthält zwei lange SAT-Chromosomen. Bei beiden sitzen die Trabanten am Ende des langen Armes. Der eine Trabant ist sehr klein, punktförmig, der andere ist größer und kugelig und erreicht etwa die halbe Breite des Chromosoms. Weiters sind noch drei lange Chromosomen mit einem langen und einem kurzen Arm vorhanden. Das sechste Chromosom ist ganz kurz. Das siebente Chromosomenpaar tritt bei der einzigen von mir untersuchten Pflanze heteromorph auf. Das eine Chromosom ist wenig länger als das sechste Chromosom, das andere homologe bedeutend länger, aber kürzer als eines der langen Chromosomen des Satzes (Abb. 9 e, t). Diese Tatsache konnte ich sowohl an Pollenmitosen als auch an diploiden Metaphasen eindeutig beobachten. Es treten also zweierlei Pollenkörner auf; solche mit zwei kurzen Chromosomen (6.* und 7_1) (Abb. 9 e) und solche mit nur einem kurzen (6.*) und einem mittellangen $(7_2 \uparrow)$ Chromosom (Abb. 9 f). In diploiden Kernen besteht demnach das 7. Paar aus zwei verschiedenen Chromosomen (Abb. 9g). Die Pflanze



Abb. 9. a-k Eremurus robustus. a polyploider (schätzungsweise 16ploider), b diploider Ruhekern. c Prophase eines der besonders großen Kerne (Chromosomen durch schlechte Fixierung zum Teil verklumpt!). d tetraploide Prophase. e Pollenmitose (n = 7) mit zwei kurzen Chromosomen (6.)× und $(7_1)\uparrow$. f Pollenmitose mit kurzem (6.)× und mittellangem (7_2) \uparrow Chromosom. g diploide Metaphase aus der Samenschale (junge Frucht, Durchmesser 4 mm). h tetra-, i okto- und k l6ploide Metaphase mit Zweier- bzw. Viererund Achtergruppen endomitotisch entstandener Tochterchromosomen aus dem Wundgewebe. -l-r Polygonatum sp. l Zelle der äußeren Epidermis einer ausgewachsenen Frucht, die sich nach der allgemeinen Zellteilungs-

ist also hinsichtlich des 7. Chromosoms heterozygot. BURSTRÖM beschreibt in seiner Arbeit über die Gattung Eremurus unter anderem auch den Chromosomensatz von E. robustus, E. himalaicus sowie den des Bastardes von E. himalaicus \times robustus. Der Chromosomensatz von E. robustus besteht aus fünf langen, einem mittellangen und einem kurzen Chromosom. der von E. himalaicus aus fünf langen und zwei kurzen Chromosomen. Beim Bastard sind stets zehn lange, ein mittellanges und drei kurze Chromosomen vorhanden. Das entspricht völlig den Verhältnissen, die ich bei meiner Pflanze fand. Es ist demnach anzunehmen, 'daß es sich bei der von mir untersuchten Pflanze nicht um reinen E. robustus, sondern vielleicht um den Bastard von E. himalaicus und E. robustus handelt. BURSTRÖM beobachtete auch, daß trotz der Chromosomenunterschiede die Meiose stets regelmäßig verläuft. Bei der Untersuchung der ersten Pollenkornmitose konnte ich ebenfalls durchwegs regelmäßige Teilungsbilder feststellen, so daß auf einen normalen Verlauf der Meiose geschlossen werden kann.

Der diploide Ruhekern (Abb. 9*b*) besitzt ein deutliches Chromozentrum und einen Nukleolus. Die übrige euchromatische Struktur ist ähnlich wie bei *Ornithogalum nutans*. Die polyploiden Ruhekerne (Abb. 9*a*) haben eine sehr unregelmäßige Gestalt. Manchmal sind außer dem einen großen Chromozentrum noch ein Trabant und kleinere Chromozentren undeutlich zu erkennen.

Teilungen in verwundeten Früchten fand ich nach 5 Tagen nach der Verwundung in allen Teilen der Wand, außer in den größten Zellen und in der inneren Epidermis. Die Prophasen sind verhältnismäßig klar und die Gruppen von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen sind deutlich zu erkennen (Abb. 9 d). Das einzige Teilungsstadium, das ich an einem der besonders großen Kerne beobachten konnte, war eine Prophase (Abb. 9 c). Diesen Kern schätze ich auf mindestens 16ploid. In tetra-, okto- und 16ploiden Metaphasen (Abb. 9 h bis k) lassen sich die Gruppen der endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen leicht feststellen. Im Unterschied zu *Rhoeo discolor* (GEITLEE, 1940 a) und zu *Ornithogalum nutans* nimmt das Volumen der Chromosomen in den polyploiden Kernen im Vergleich mit dem diploider nicht zu. Kernvolumbestimmungen führte ich nicht durch, weil die größten Kerne eine so unregelmäßige Gestalt haben, daß die Berechnung des Volumens nicht möglich ist.

Die Verteilung der verschieden hoch polyploiden Zellen in der Frucht-

periode noch zweimal geteilt hat; die jüngste Zellwand ist fast nicht verdickt. m großer, n kleiner Ruhekern, o großer Ruhekern in Seitenansicht mit Auftreibung am Nukleolus. p diploide Metaphase aus der Fruchtknotenwand während der Teilungsperiode. q diploide und r tetraploide Metaphase aus dem

Wundgewebe. (l schwächer vergrößert, mit eigenem Maßstab.)

HENRIETTE LAUBER:

wand entspricht der bei *Blumenbachia*. Die Epidermis und die anschließenden Schichten sind diploid. Darauf folgt vorwiegend tetra- und oktoploides Gewebe, sodann 16ploide Zellen. Die Zellen der innersten Schicht sind vielleicht noch höher polyploid. Hat die junge Frucht einen Durchmesser von 5 bis 6 mm erreicht, so ist das Zellteilungswachstum beendet. Wie Abb. 8 zeigt, hat die Differenzierung der innersten Schichten schon früher begonnen. Es findet also wie bei *Blumenbachia* Zellvergrößerungswachstum unter Polyploidisierung der Zellen statt.

Polygonatum sp.

Anders als die Früchte der bisher behandelten Pflanzen verhalten sich die Früchte von *Polygonatum* sp. Die Art konnte nicht sicher bestimmt werden; es handelt sich wahrscheinlich um den Bastard *P. officinale* \times orientale. Ich untersuchte mit Absicht diese Pflanzen, weil ihre Beeren größer sind als bei den anderen mir zugänglichen Arten. Die kugeligen Früchte haben einen Durchmesser von 12 bis 14 mm und sind dunkelgrün, blaubereift. Die etwa 2 mm dicke Fruchtwand wird von sehr festem Gewebe gebildet, das die großen Samen eng umschließt. Die Samen nehmen den meisten Raum in der Beere ein, die Fruchtwand ist also verhältnismäßig dünn.

Die Fruchtwand zeigt vor Beginn der Reife folgenden Aufbau (Abb. 10): Die Zellwände der äußeren Epidermis sind sehr stark verdickt. Vereinzelt konnte ich beobachten, daß sich Zellen der äußeren Epidermis nach der allgemeinen Teilungsperiode nochmals geteilt hatten (Abb. 9*l*). Unter der Epidermis liegen 4 oder 5 Schichten kleinerer Zellen mit wenig verdickten Membranen. Das übrige Grundgewebe wird von bedeutend größeren Zellen gebildet. Die Zellen sind plasmaarm und sehr durchsichtig. Die Membranen sind durchwegs dicker als bei den früher behandelten Pflanzen, wodurch die Früchte sehr fest und eher lederig als weich sind. Die innere Epidermis weist keine besondere Differenzierung auf.

Die Ruhekerne der jungen Gewebe und die der kleinzelligen Gewebe in ausgewachsenen Früchten besitzen euchromatische Struktur und ein bis drei verschieden große Nukleolen (Abb. 9 n). Große Kerne zeigen eine lockere euchromatische Struktur und bedeutend größere Nukleolen als die kleinen Kerne (Abb. 9 m). Diese großen Kerne sind zum Unterschied von den kleinen sehr flach und besitzen an den Nukleolen eine starke Auftreibung (Abb. 9 o). In den großen Kernen erkennt man einige Chromozentren. Die Chromosomenzahl beträgt 2 n = 20; ich habe sie an Mitosen in jungen Fruchtknoten festgestellt (Abb. 9 p). Die Chromosomen sind verschieden lang und alle deutlich zweiarmig. Die SAT-Chromosomen konnte ich nicht sicher erkennen.

Die Früchte, die ich verwundete, hatten einen Durchmesser von

etwa 12 mm, waren also noch nicht völlig ausgewachsene. Nach 4 Tagen fanden sich zahl-Teilungen. reiche Inder Nähe der Wunde erstrecken sich die Teilungen über den gesamten Fruchtwandquerschnitt, nicht wie das bei meinen anderen Objekten der Fall ist, auf die äußeren nur Schichten. Ich konnte jedoch fast nur diploide Mitosen feststellen (Abb, 9q). Endomitosen allerdings nicht sind völlig unterdrückt, denn ich fand ab und zu vereinzelt auch tetraploide Teilungen (Abb. Die tetraploiden 9 r). Zellen sind sonst keineswegs auffallend. Bei der großen Zahl von diploiden Teilungen, die ablaufen, ist es aber sicher, daß tetraploide Zellen nur vereinzelt vorkommen. Es ist also nicht möglich, daß tetraploide Zellen in größerer Anzahl wohl vorhanden sind, sich aber nicht teilen, wie es die größten, hochpolyploiden Zellen im Wassergewebe der Laubblätter von



Abb. 10. Polygonatum sp. Querschnitt durch die Wand einer ausgewachsenen Frucht.

Rhoeo und im Fruchtknoten von *Epidendrum ciliare* tun (GEITLER, 1940 b). — Die Chromosomen tetraploider Kerne sind etwas größer als die diploider.

Vergleichende Kernvolumenmessungen fallen wohl besonders fehler-



Abb. 11. Polygonatum sp. Querschnitt durch die Wand einer jungen Frucht gegen Ende der Zellteilungsperiode; die jungen Tochterzellen sind noch nicht abgerundet und sind durch eine dünnere Scheidewand voneinander getrennt.

haft aus, weil die Gestalt der großen Kerne häufig ganz unregelmäßig ist. Das errechnete Volumen kleiner Kerne der äußeren Epidermis junger Früchte (Durchmesser 4 mm) verhält sich zu dem großer Kerne aus ausgewachsenen Früchten etwa wie 1:21. Vergleicht man jedoch die größten Kerne aus denselben jungen Früchten mit solchen aus ausgewachsenen Früchten, so ergibt sich ein Verhältnis von ungefähr 1:4. Ob einige oder vielleicht sämtliche der gemessenen größten Kerne tetraploid sind, ist fraglich.

Über den Verlauf des Wachstums kann ich folgendes mitteilen: Die Periode des Zellteilungswachstums geht ihrem Ende zu, sobald die jungen Früchte einen Durchmesser von 4 mm erreicht haben. Zu diesem Zeitpunkt sind nur mehr selten Mitosen zu finden; an der Form der jungen Tochterzellen ist jedoch leicht zu erkennen, daß noch Teilungen ablaufen (Abb. 11). Während des folgenden

Zellvergrößerungswachstums wächst die Fruchtwand ungefähr um ein Drittel ihrer Dicke (Abb. 10). Eine viel stärkere Vergrößerung erfolgt in tangentialer Richtung.

Lagenaria vulgaris var. clavata.

Als sehr geeignet für Untersuchungen über das Vorkommen somatischer Polyploidie hielt ich die Früchte von Cucurbitaceen, weil sich das Grundgewebe dieser stark heranwachsenden Früchte aus sehr großen Zellen aufbaut. Die Früchte von *Lagenaria vulgaris* var. *clavata* werden bekannt-

lich bis 60 cm lang und erreichen einen Durchmesser von 10 cm. Ich untersuchte die jungen Früchte, sobald sie halb ausgewachsen waren (30 bis 40 cm lang). Die Oberfläche ist drüsig behaart. Unter der Epi-



Abb. 12. a-g Lagenaria vulgaris var. clavata. a polyploider (schätzungsweise oktoploider) Ruhekern mit eingeschnürten Trabanten und b diploider Ruhekern aus der Fruchtknotenwand. c Prophase eines vermutlich oktoploiden Kernes. d diploide Metaphase aus der Fruchtknotenwand (2 n = 22), e tetra-, j okto- und g 16ploide Metaphase aus dem Wundgewebe; der untere Rand in Fig. g aufgebogen, so daß bei einigen Chromosomen der Metaphase-spalt sichtbar ist. -h-m Cueurbita maxima. h diploider Ruhekern aus der Fruchtknotenwand, i polyploider Ruhekern (schätzungsweise oktoploid). k diploide Metaphase aus dem Wundgewebe. -n-s Solanum Gilo. n schätzungsweise oktoploider Ruhekern, o diploider Ruhekern aus der Fruchtknotenwand. p zweite meiotische Teilung bei der Pollenbildung (n = 12), q diploide, r tetra- und s oktoploide Metaphase aus dem Wundgewebe.

dermis liegt eine Schicht von Zellen mit stark verdickten Membranen. Die Größe der Zellen des Grundgewebes nimmt nach innen zu. Die Zellen sind reich an Plasma, das sich nach Verwundung in auffallender Weise in dem Wundrand nähergelegenen Teil der Zelle ansammelt. Dieses ziemlich dichte Plasma bereitet für die Untersuchung einige Schwierigkeiten, weil sich die verhältnismäßig großen, aber sehr chromatinarmen Kerne erst nach längerem Kochen in Karmin-Essigsäure färben,

Österr. Botan. Zeitschrift, Bd. 94, H. 1/2.

das dichte Plasma sich aber gleichzeitig auch stark anfärbt, so daß das mikroskopische Bild wenig kontrastreich ist.

Die diploiden (Abb. 12 b) und polyploiden (Abb. 12 a) Ruhekerne sind blasig und besitzen einige deutliche Chromozentren bzw. Sammelchromozentren und 2 Trabanten am Nukleolus. Die "Sammeltrabanten" der polyploiden Kerne haben häufig eine auffallende Gestalt (Abb. 12 a): durch eine Einschnürung wird der Trabant in zwei ungleiche Teile geteilt; der kleine rundliche Teil steckt im Nukleolus, der größere Teil hängt ihm außen an. Nach Ablauf der ersten Mitose eines polyploiden Kernes erscheinen statt der Sammelchromozentren zahlreiche entsprechend kleine Chromozentren.

Die Chromosomenzahl 2 n = 22 habe ich an Mitosen in Wurzelspitzen und in jungen Fruchtknoten festgestellt (Abb. 12 d). Die gleiche Zahl geben auch WHITAKER, MACCAY, YAMAMOTO (zit. nach KIHARA, YAMA-MOTO und HOSONO), KOZHUCHOW (1934) und YAMAHA und SUEMATSU an. Die Chromosomen sind klein. Keines hat irgendein auffallendes Merkmal, an dem man es in verschiedenen Mitosen identifizieren könnte. Die SAT-Chromosomen konnte ich infolge ihrer Kleinheit nicht erkennen. — Chromosomen aus diploiden und polyploiden Mitosen zeigen keinen auffallenden Volumunterschied.

Ich trennte die halbausgewachsenen Früchte von der Pflanze ab und bewahrte sie nach Verwundung bei Zimmertemperatur im feuchten Raum auf. Einige Früchte verwundete ich am Stock. Am 3. Tag laufen bereits Teilungen ab. Die Prophase polyploider Kerne (Abb. 12 c) läßt sich schwer optisch auflösen. Offenbar sind auch hier Gruppen von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen vorhanden. Doch ist das Objekt zytologisch zu ungünstig, als daß es möglich wäre, die Zahl der Tochterchromosomen in einer Gruppe festzustellen. Tetraploide Metaphasen (Abb. 12 e) fand ich vorwiegend in der Nähe der Gefäßbündel, okto- und 16ploide hauptsächlich im Grundgewebe (Abb. 12 f, g). Oktoploide Zellen herrschen vor und 16ploide Teilungen sind nur selten zu finden. Durch flache Wunden werden nur die äußeren Gewebe zur Teilung veranlaßt; die inneren Gewebe teilen sich auch dann nicht, wenn tiefe Wunden zugefügt werden. Wahrscheinlich sind die inneren Zellen meist 16ploid, vielleicht auch noch höher polyploid. In tetraploiden Metaphasen sind "Paare" von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen zu beobachten (Abb. 12 e). Auch in okto- und 16ploiden Metaphasen sind höchstens Zweiergruppen, aber keine Vierer- oder Achtergruppen von Tochterchromosomen zu erkennen; es bleiben also offensichtlich nur die Tochterchromosomen der letzten Endomitose beisammen.

Das Wachstum verschiedener Cucurbitaceenfrüchte hat SINNOTT (1939 und 1942) eingehend bearbeitet. Dabei hat er auch *Lagenaria* in seine Untersuchungen einbezogen. SINNOTT gibt an, daß die Zell-

teilungsperiode nicht in allen Teilen des Fruchtknotens gleichzeitig, sondern in den inneren Geweben viel früher als in den äußeren zu Ende geht. Bei Lagenaria vulgaris var. clavata laufen nach SINNOTT die letzten Teilungen in der "inneren Wand" ab, sobald der Fruchtknoten einen Durchmesser von 8 bis 9 mm hat. In der "äußeren Wand" dagegen fand er die letzten Teilungen in Fruchtknoten mit einem Durchmesser von 20 mm. Damit ist die Periode der Zellvermehrung abgeschlossen und das weitere Wachstum beruht nur mehr auf Zellvergrößerung. Nach meinen Untersuchungen beruht diese auf endomitotischer Polyploidisierung. Sehr interessant sind einige Zahlen, die SINNOTT über das Wachstum der Zellen angibt. Im Laufe des Wachstums eines Fruchtknotens von 2 mm Durchmesser bis zur Fruchtreife verdoppeln die Zellen der äußeren Epidermis ihr Volumen. Die darunterliegenden Zellen der "äußeren Wand" vergrößern sich während derselben Zeitspanne auf das Neunfache. Auf den Zeitraum nach der letzten Teilung entfällt hierbei eine vierfache Vergrößerung der Zellen. Die Zellen der "inneren Wand" wachsen insgesamt etwa auf das 20fache an, wobei sie nach der letzten Teilung ungefähr die Hälfte ihres Vergrößerungswachstums durchmachen. Ein großer Teil der Volumzunahme der Zellen bzw. der Gewebe beruht freilich auf Zellsaftvermehrung.

Zum Schluß möchte ich noch bemerken, daß die zahlreichen Haare von Zellen gebildet werden, die, nach Größe und Struktur ihrer Kerne zu schließen, sicherlich polyploid sind.

Cucurbita maxima.

Als weitere Cucurbitacee untersuchte ich Cucurbita maxima. Der anatomische Aufbau der Früchte ist dem von Lagenaria sehr ähnlich. Die Zellen enthalten reichlich Reservestoffe, die aber beim Kochen in Karmin-Essigsäure verquellen und die Untersuchung nicht weiter behindern. Es ist notwendig, die Handschnitte zu kochen, weil sich sonst das Chromatin zu wenig färbt. In den Ruhekernen sind zahlreiche verschieden große Chromozentren vorhanden (Abb. 12 h, i). Besonders in den polyploiden Kernen fallen zwei außerordentlich große Trabanten ("Sammeltrabanten") auf. Durch die erste Mitose polyploider Kerne im Wundgewebe spalten sich die Sammelchromozentren wie bei den vorher behandelten Pflanzen in zahlreiche kleine Chromozentren auf.

Zytologisch ist die Pflanze sehr ungünstig. Ich untersuchte sie deshalb auch nicht so eingehend wie die vorher behandelten Pflanzen. Die Chromosomen sind sehr klein, fast punktförmig und färben sich schwach. Außerdem erschwert ihre verhältnismäßig große Anzahl die Zählung. Die haploide Chromosomenzahl ist n = 20 (Abb. 12 k), wie schon CASTETTER, PASSMORE, WHITAKER, ERWIN und HUBER und RUTTLE angeben. KOZHUCHOW (1925) dagegen zählte haploid 24 und RAUH

4*

12 Chromosomen. Ich untersuchte die diploiden Teilungen in jungen Fruchtknoten. — Die Chromosomen polyploider Kerne sind etwas größer als die diploider.

Ich verwendete noch nicht völlig reife Früchte mit einem Durchmesser von 20 bis 25 cm. Schon nach 2 bis 3 Tagen liefen zahlreiche Teilungen ab. Über die Prophase läßt sich infolge der optischen Schwierigkeiten nur wenig aussagen. Doch entsteht auch hier aus einem Chromozentrum wahrscheinlich eine Gruppe von Tochterchromosomen. Ich beobachtete tetraploide und oktoploide Metaphasen (Abb. 12 l, m). Infolge der Ähnlichkeit der Chromosomen ist es nicht möglich, endomitotisch entstandene Tochterchromosomen zu identifizieren. Obwohl ich keine 16ploiden Mitosen fand, nehme ich auf Grund der Kerngrößen und Strukturen als sicher an, daß zumindest die inneren Gewebe auch von 16ploiden Zellen gebildet werden, und daß ich nur zufällig keine solche Teilung gefunden habe. Was die Verteilung der verschieden hoch polyploiden Gewebe anbelangt, halte ich die Epidermis und einige darunterliegende Zellschichten für diploid, habe dort aber keine Teilungen beobachtet. Nach innen zu steigt der Polyploidiegrad an.

Solanum Gilo.

Die Früchte von Solanum Gilo sind in Gestalt und Bau den Früchten von Solanum lycopersicum sehr ähnlich. Sie sind aber kleiner --- höchstens 3 cm im Durchmesser, heller gefärbt und das Fruchtfleisch ist weniger saftig. Ein Querschnitt durch die Wand einer ausgewachsenen Frucht zeigt folgenden Aufbau: Die Epidermis besteht aus kleinen Zellen mit stark verdickter Außenwand. Das anschließende Grundgewebe bilden starkwandige, peripher kleine, nach innen zu größer werdende Zellen. Ungefähr in der Mitte der Fruchtknotenwand verlaufen die Gefäßbündel. Noch weiter nach innen zu folgen sehr große, radiär gestreckte, dünnwandige Zellen. Den Abschluß bildet die innere Epidermis, die aus kleinen dünnwandigen Zellen besteht. Die Zellen des Grundgewebes sind plasmareich und von Reservestoffen erfüllt, die beim Kochen in Karmin-Essigsäure verquellen, so daß sie die Untersuchung nicht weiter behindern. Die diploiden Ruhekerne (Abb. 12 o) besitzen zahlreiche sehr kleine Chromozentren und zwei große Trabanten am Nukleolus. Die Chromozentren ("Sammelchromozentren") der polyploiden Kerne (Abb. 12 n) sind bedeutend größer.

Die Chromosomenzahl n = 12, die auch JOERGENSEN feststellte, beobachtete ich in der Meiose bei der Pollenbildung (Abb. 12 p). Die diploide Zahl beobachtete ich bei der Teilung einer diploiden Geleitzelle in einer verwundeten Frucht (Abb. 12 q). Die Chromosomen in den somatischen Mitosen sind mäßig klein und fast alle deutlich zweiarmig. Je haploiden Satz konnte ich 1 SAT-Chromosom mit Sicherheit fest-

stellen. Der Trabant ist kugelig, nur wenig abgesetzt und ungefähr so breit wie das Chromosom selbst. — Die Chromosomen diploider und polyploider Zellen sind gleich groß.

Für meine Untersuchungen verwundete ich nicht völlig ausgewachsene Früchte mit einem Durchmesser von etwa 15 bis 20 mm. Eine Anzahl verwundeter Früchte bewahrte ich bei Zimmertemperatur im feuchten Raum auf, weil das kühle Wetter der vorgeschrittenen Jahreszeit die Wundgewebebildung im Freien verzögerte. Nach 3 Tagen liefen in den die Wunde umgebenden Geweben zahlreiche Teilungen ab. Die neuen Querwände stehen in auffallender Weise genau parallel zur Oberfläche der Wunde. In der Prophase erkennt man, daß mehrere Tochterchromosomen aus einem Chromozentrum entstehen; genauere Einzelheiten sieht man aber nicht. Neben tetraploiden fand ich vorwiegend oktoploide Mitosen (Abb. 12 r, s). In tetraploiden Mitosen sieht man deutlich Zweiergruppen von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen. In oktoploiden sieht man meist ebenfalls Zweiergruppen, sehr selten aber auch Vierergruppen. Einmal fand ich auch eine Mitose, die vermutlich 16ploid war, was ich aber nicht mit Sicherheit feststellen konnte. Die polyploiden Gewebe sind wie bei den meisten früher geschilderten Früchten so verteilt, daß außen einige diploide Schichten liegen, hierauf polyploide folgen, wobei der Polyploidiegrad nach innen zunimmt.

Die mitotische Teilungsperiode geht zu Ende, sobald die junge Frucht einen Durchmesser von ungefähr 4 mm hat.

Besprechung der Ergebnisse.

Die an verschiedenen Angiospermen durchgeführten Untersuchungen zeigen, daß somatische Polyploidie im Grundgewebe der Fruchtwand häufig zu finden ist. Obwohl eine genaue Abgrenzung verschieden hoch polyploider Gewebe schwer durchzuführen ist, läßt sich doch in bezug auf ihre Verteilung meist eine klare Ordnung erkennen.

Die Epidermiszellen verbleiben gewöhnlich im diploiden Zustand. Bei Ornithogalum nutans ist das aber nicht der Fall. Bei Allium Rosenbachianum, dessen Früchte ich vergleichweise ansah, aber nicht näher untersuchte, besteht die Fruchtwand nur aus wenigen Schichten von Zellen mittlerer Größe, die Epidermis aber wird von sehr großen und, wie man aus der Größe und Struktur ihrer Kerne schließen kann, sicherlich polyploiden Zellen gebildet (der exakte Nachweis der Polyploidie ist leider nicht zu erbringen, weil die Epidermis nicht zur Teilung veranlaßt werden kann).

Im allgemeinen aber ist die Epidermis und häufig auch einige daran anschließende kleinzellige Schichten diploid. Hier bleibt auch das Zellteilungswachstum am längsten erhalten. Gegen innen zu steigt der Grad der Polyploidie an, und zwar nachweisbar bis zur 16-Ploidie. Daß in manchen Fällen noch höhere Polyploidiestufen vorkommen, ist wahrscheinlich, aber nicht sicher festzustellen, weil die innersten Gewebe nicht zur Teilung veranlaßt werden können. Außerdem besteht um die Gefäßbündel herum stets ein Polyploidiegefälle: die Geleitzellen selbst sind diploid oder höchstens tetraploid (letzteres z. B. bei Ornithogalum nutans). Derartig verhielten sich alle von mir untersuchten Pflanzen mit Ausnahme von Polygonatum, dessen Fruchtwandgewebe nicht polyploid sind.¹

Die polyploiden Gewebe sind im allgemeinen, auch ohne daß polyploide Mitosen ausgelöst werden, an der Größe der Zellen und Kerne sowie an der Struktur der Kerne zu erkennen. Das Vorhandensein von Chromozentren ist für die Beobachtung günstig, weil an ihnen die Bauunterschiede zwischen diploiden und polyploiden Kernen meist sehr deutlich ins Auge springen. So haben die polyploiden Ruhekerne von Blumenbachia Hieronymi und Lagenaria vulgaris auffallend vergrößerte, aber ebenso viele Chromozentren und Trabanten wie diploide Kerne. Diese Sammelchromozentren und Sammeltrabanten zerteilen sich während der ersten Mitose im Wundgewebe, und in den jungen Tochterkernen sind dann entsprechend mehr, aber entsprechend kleinere Chromozentren und Trabanten vorhanden. Dasselbe gilt in beschränktem Maße auch für die Nukleolen, welche im Ruhekern jedoch wieder zusammenfließen können, so daß schließlich ihre Anzahl oft nicht erhöht ist. --Haben die Kerne eine euchromatische Struktur, wie bei den Liliaceen, die ich untersucht habe, oder zumindest keine deutlichen Chromozentren, dann ist der Strukturunterschied diploider und polyploider Kerne bei weitem nicht so auffallend. Die Struktur polyploider Kerne ist lockerer und auch gröber (dickere Chromonemaquerschnitte in weiteren Abständen), was jedoch erst bei genauem Vergleich wahrzunehmen ist. Auf das Verhältnis der Größe diploider und polyploider Kerne werde ich später noch zurückkommen.

Die Prophase polyploider Kerne ist das Stadium, in dem meist eindeutig zu erkennen ist, daß Tochterchromosomen im Verlauf von Endomitosen entstanden sind. Daß die Endomitosen nicht erst nach der Verwundung auftreten, sondern die Kerne schon vorher polyploid waren, ergibt sich, abgeschen von der oft kurzen Zeitdauer des Auftretens der ersten polyploiden Mitosen im Wundgewebe, auch eindeutig aus der Größe und Struktur der Kerne in den unverletzten Geweben (vgl. auch GRAFL und GETTLER, 1941). In der Prophase liegen die endomitotisch

¹ Daß bei *Polygonatum* einzelne tetraploide Zellen vorhanden sind, deutet darauf hin, daß *Polygonatum* die Fähigkeit endomitotischer Polyploidisierung wohl besitzt, aber aus unbekannten Gründen davon "keinen Gebrauch macht".

entstandenen Tochterchromosomen noch in der ursprünglichen Lage. Leider verhindern oder erschweren häufig besondere zytologische Umstände die genaue Auswertung der Prophase. Die besten Ergebnisse hatte ich bei Liliaceen. Bei Ornithogalum nutans konnte ich eindeutig Gruppen von vier Tochterchromosomen feststellen, bei Eremurus sogar, wenn auch nicht ganz so sicher, Achtergruppen. Bei zytologisch weniger günstigen Pflanzen sieht man deutlich, daß mehrere Chromosomen an einem Punkt entstehen, doch ist die Anzahl der Tochterchromosomen nicht genau zu ermitteln. Bei Lagenaria und Cucurbita scheinen die Chromosomen gewissermaßen frei im Kern zu entstehen. Da aber die Chromosomen dieser Pflanzen sehr klein sind, kann man nicht sicher entscheiden, ob tatsächlich keine Gruppen vorhanden sind.

Ordnen sich die Tochterchromosomen in die Äquatorialplatte ein, so werden die Gruppen \pm getrennt. In höher polyploiden Kernen sieht man dann häufig Zweiergruppen, die aus den bei der letzten Endomitose entstandenen Tochterchromosomen bestehen, in höherwertigen Gruppen beisammenliegen.¹ Voraussetzung für das sichere Erkennen der Tochterchromosomen ist selbstverständlich, daß die Chromosomen überhaupt irgendwelche charakteristische morphologische Merkmale aufweisen. Aber auch wenn das nicht der Fall ist, sind die Zweiergruppen durch ihr enges Aneinanderliegen leicht zu erkennen, so z. B. bei *Lagenaria*.

Bei der Zählung der Chromosomen einer polyploiden Metaphase ergeben sich fast immer geringe Abweichungen von der zu erwartenden Zahl, etwa um 3 oder 4 bei tetraploiden und entsprechend mehr bei oktooder 16ploiden Kernen, was durch Übereinanderliegen der Chromosomen oder auch durch ihre Kleinheit verursacht wird. Anders ist es mit den "Zwischenzahlen", die ich bei Blumenbachia vereinzelt beobachtet habe. Ich vermute, daß hier ein ähnliches Verhalten vorliegt, wie es STEIN bei der Mutante cancroidea von Antirrhinum majus beobachtet hat, nämlich unvollständige, nicht genau synchronisierte Endomitose. Für diese Annahme spricht, daß ich diese Teilungen - es handelt sich um 2 Fälle — in unversehrten Zellen fand, und daß eine Fehlbeobachtung von ungefähr 50 Chromosomen bei einer zu erwartenden Zahl von 96 oder 192 ausgeschlossen ist. Gegen die Hypothese STEINS spricht andererseits, daß die Gestalt der von mir beobachteten Chromosomen ganz anders ist als die der von STEIN beschriebenen. Die betreffenden Chromosomen von Antirrhinum sind stark verkürzt, dafür aber bedeutend breiter, so daß man ihnen sofort ansieht, daß sie doppelt sind. Den Unterschied von bereits gespaltenen, einfachen und folglich heller erscheinenden und doppelten, dunkler erscheinenden Chromosomen, den STEIN besonders

¹ Im älteren Schrifttum wird oft irrtümlich von "Paaren" geschrieben. Es handelt sich natürlich nicht um Paare, sondern um Tochterchromosomen.

hervorhebt, nahm ich zwar ebenfalls deutlich wahr; der Gestalts- und Größenunterschied ist jedoch bei *Blumenbachia* nicht so deutlich ausgeprägt. Es läßt sich jedenfalls nicht sicher aussagen, ob tatsächlich eine "unvollständige" Endomitose im Sinne STEINS vorliegt oder nicht.

In den meisten polyploiden Mitosen beobachtete ich eine \pm starke Volumzunahme der Chromosomen im Vergleich mit den Chromosomen der diploiden Kerne (vgl. auch die Angaben für *Rhoeo* von GEITLER, 1940 a). Diese Chromosomenvergrößerung stellte ich bei Ornithogalum, Polygonatum, Cucurbita und Blumenbachia fest. Besonders auffallend vergrößert sind die Chromosomen von Ornithogalum nutans. Es nimmt dabei stets sowohl die Breite als auch die Länge der Chromosomen zu. Im übrigen schwankt das Volumen der Chromosomen auch in verschiedenen diploiden Geweben, was schon öfters beobachtet wurde und was ich selbst bei Lagenaria vulgaris fand; hier sind die Chromosomen in den Mitosen der jungen Fruchtknotenwand größer als die in Wurzelspitzen.

Bei einigen Pflanzen versuchte ich das Größenverhältnis diploider und polyploider Kerne statistisch zu erfassen. Bevor die Periode des Teilungswachstums in der jungen Frucht beendet ist, geht schon eine Differenzierung der Gewebe vor sich. Wie auch SINNOTT bei Cucurbitaceen beschreibt, werden nach jeder Teilung die beiden Tochterzellen größer als die Mutterzelle war. Gleichzeitig vergrößern sich auch die Kerne entsprechend. Dabei beträgt das Volumen eines großen diploiden Kernes manchmal ein Vielfaches des Volumens eines kleinen diploiden Kernes, und ein kleiner tetraploider Kern ist oft nicht viel größer als ein großer diploider. Es ist daher sehr schwer, überhaupt eine Vergleichsbasis zu finden. Dazu kommen noch die methodischen Schwierigkeiten, auf die ich schon früher hingewiesen habe.

Der Volumunterschied zwischen diploiden und polyploiden Kernen beträgt wohl stets mehr, als der Vermehrung der Chromosomen entsprechen würde (z. B. ist ein tetraploider Kern mehr als doppelt so groß als ein diploider; bei 16ploiden Kernen kann eine Steigerung um ein Vielfaches des Sfachen Volumens vorliegen). Diese Volumzunahme beruht offenbar wie die Vergrößerung der diploiden Kerne, die ich oben beschrieben habe, hauptsächlich auf Kernsaftvermehrung, teils aber auch — bei Ornithogalum nutans — auf der Zunahme des Chromosomenvolumens. Im Präparat sehen die polyploiden Kerne oft noch viel größer aus als sie tatsächlich sind, weil sie flach scheibenförmig sind. Außerdem ist sowohl die scheinbare als auch die tatsächliche Größe bei Kernen gleicher Polyploidiestufe ebenso verschieden wie bei diploiden. Infolge aller dieser Eigenheiten ist es nicht möglich, den Polyploidiegrad eines Ruhekernes sicher zu schätzen. Diese Schwierigkeit macht sich besonders unangenehm fühlbar bei den größten sich nicht mehr teilenden

Kernen, von denen man nicht aussagen kann, ob sie nicht vielleicht höher als 16ploid sind. Das Ausmaß der Volumzunahme der größten polyploiden Kerne ergibt sich als sehr verschieden, je nachdem man das Volumen der kleinsten oder größten diploiden Kerne zugrunde legt.¹ Bei Blumenbachia liegt es etwa zwischen 1:50 und 1:100, bei Ornithogalum dagegen zwischen 1:2 und 1:22. Die Verhältniszahlen von Polygonatum, die nicht ganz hierher gehören, weil nicht bekannt ist, inwiefern in die Messungen auch tetraploide Kerne einbezogen sind, liegen, ähnlich wie bei Ornithogalum, zwischen 1:4 und 1:21.

Bei den Pflanzen, die ich daraufhin untersucht habe, konnte ich im Verlauf des Wachstums des Fruchtknotens bis zur Fruchtreife drei Abschnitte feststellen. Im ersten Abschnitt, der Periode des Zellteilungswachstums, erfolgt das Wachstum durch Mitosen und Zellteilungen unter gleichzeitig beginnender Differenzierung besonders der inneren Gewebe. Die Dauer dieser Periode ist sehr verschieden. Manchmal findet das Teilungswachstum schon lange vor der Anthese sein Ende, z. B. bei Blumenbachia. Es ist dies sehr auffallend, denn der Fruchtknoten hat zu diesem Zeitpunkt erst einen Durchmesser von etwa 21/2 mm, während die reife Frucht bis 18 mm Durchmesser erreicht. Bei Eremurus und Polygonatum finden sich dagegen noch Teilungen, bis die jungen, · bereits befruchteten Fruchtknoten einen Durchmesser von 4 bzw. 6 mm erreicht haben. Aus den Kurven von SINNOTT (1939) für Lagenaria läßt sich entnehmen, daß das Ende der Teilungsperiode der inneren Gewebe bei 8 mm Fruchtdurchmesser, das der äußeren Gewebe bei ungefähr 20 mm Durchmesser erreicht ist. Besonders auffallend war die lang andauernde Teilungsperiode bei Polygonatum. Dafür ist bei diesem eigentlich die zweite Periode fast völlig unterdrückt.

Die zweite Periode, die des Zellvergrößerungswachstums, ist jener Abschnitt, in dem die Endomitosen ablaufen, d. h. die Gewebe polyploid werden und gleichzeitig auch die Differenzierung vollendet wird. Der junge, wenige Millimeter große Fruchtknoten entwickelt sich zur ausgewachsenen Frucht. Besonders bei *Blumenbachia*, die ihr Teilungswachstum sehr früh beendet, ist dies der Hauptabschnitt des Gesamtwachstums.

Häufig folgt noch ein dritter Abschnitt, währenddessen sich die Frucht hauptsächlich unter Zellsaftbildung weiter vergrößert. Die Kerne, die viel Kernsaft gebildet haben, reagieren zu diesem Zeitpunkt auf Verwundung nicht mehr mit Mitosen. Zu dieser Zeit ist auch die endomitotische Teilungsfähigkeit erloschen. — Darauf folgt die eigentliche Reife, in deren Verlauf je nach dem Fruchttypus Kern und Plasma auch weitgehend rückgebildet werden können.

¹ Die Angaben beruhen auf je 30 bis 40 Messungen.

Zusammenfassung.

In den Früchten von sieben Angiospermen aus vier verschiedenen Familien wurden polyploide Zellen oder Gewebe nachgewiesen. Der Nachweis erfolgte an den Mitosen, die bei der Wundgewebebildung ablaufen.

Bei Ornithogalum nutans sind alle Schichten der Fruchtwand polyploid. Die Epidermis ist tetraploid, das Grundgewebe oktoploid. Die Chromosomen polyploider Kerne sind gegenüber denen diploider sehr stark vergrößert. --- Von Eremurus robustus stand mir nur ein einziges Exemplar zur Untersuchung zur Verfügung. Ich konnte in der Fruchtwand tetra-, okto- und 16ploide Mitosen beobachten. Die Verteilung der verschieden hoch polyploiden Schichten ist derart, daß außen die diploiden und innen die höher polyploiden liegen. - Bei Lagenaria vulgaris var. clavata ist das Grundgewebe in der Frucht nachweisbar bis 16ploid. Die polyploiden Gewebe sind in gleicher Weise angeordnet wie bei Eremurus. Die Chromosomen polyploider Zellen sind etwas größer als die diploider. - Die Früchte von Cucurbita maxima verhalten sich gleich wie die von Lagenaria. Ich fand nur tetra- und oktoploide Mitosen, die innersten Gewebe sind aber wahrscheinlich zumindest 16ploid. Die polyploiden Gewebe sind so angeordnet wie in den vorher erwähnten Fällen. - Die Früchte von Solanum Gilo enthalten ebenfalls polyploide Gewebe in der schon geschilderten Verteilung. Die mitotische Teilungsperiode ist in der jungen Frucht von 4 mm Durchmesser beendet. Das weitere Wachstum ist Zellvergrößerungswachstum. - Bei Blumenbachia Hieronymi treten tetra- und oktoploide Mitosen im Grundgewebe der Fruchtwand auf. Die äußeren Schichten der Fruchtwand sind diploid, nach innen zu steigt der Polyploidiegrad an. Mitosen mit mehr Chromosomen als der oktoploiden und weniger als der 16ploiden Anzahl lassen eine "unvollständige" Endomitose vermuten, wie sie STEIN beschrieben hat. - Die Fruchtwand von Polygonatum sp. besteht aus diploiden Geweben, in denen nur vereinzelt tetraploide Zellen liegen. Die mitotische Teilungsperiode dauert ziemlich lange, das Zellvergrößerungswachstum ist relativ gering.

Aus den Untersuchungen ergibt sich, daß am Aufbau fleischiger Früchte verschiedener Angiospermen häufig polyploide Gewebe beteiligt sind. Das Beispiel von *Polygonatum* zeigt jedoch, daß die Gewebe auch vorwiegend diploid bleiben können. — Die verschieden hochpolyploiden Gewebe sind stets so angeordnet, daß der Polyploidiegrad von der äußeren Epidermis gegen die innere zu ansteigt. — Das Ausmaß des Zellteilungsund Zellvergrößerungswachstums ist bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden.

In der ersten Prophase polyploider Kerne erscheinen Gruppen von endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen. Diese Gruppen sind oft auch noch in der Metaphase zu erkennen. Die Chromosomen poly-

ploider Kerne sind häufig größer — bei Ornithogalum sogar sehr bedeutend — als die diploider Kerne. Sind im Ruhekern Sammelchromozentren vorhanden, so zerteilen sich diese durch die erste Mitose in zahlreiche kleinere Chromozentren. — Die polyploiden Ruhekerne sind um ein Vielfaches des Volumens, das ihrem Polyploidiegrad entsprechen würde, größer, was seine Ursache wohl zum kleineren Teil in der Zunahme des Volumens der einzelnen Chromosomen, zum größeren Teil aber wohl in der Zunahme des Kernsaftes hat.

Schriftenverzeichnis.¹)

BURSTROEM, H.: Cytologische Studien innerhalb der Gattung Eremurus. Acta Horti Bergiani (Uppsala), 9, 293ff. (1929).

CASTETTER, E. F.: Amer. Journ. of Bot., 13, 1ff. (1926).

ERWIN, A. T. und HUBER, E. S.: Bull. Agr. Exp. Stat. Iowa, 263, 343ff. (1930).

- GEITLER, L.: Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. Chromosoma, 1, 474ff. (1940 a).
- Die Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. dtsch. Bot. Ges., 58, 131ff. (1940 b).
- Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. Ergebn. d. Biol., 18, 1ff. (1941).
- Die innere Polyploidie pflanzlicher und tierischer Gewebe. Forsch. u. Fortschr., 18 (1942).
- Der Bau der Riesenkerne des Elaiosoms von Corydalis cava. Chromosoma, 2 (1944).

GENTSCHEFF, G. und GUSTAFSSON, A.: The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes, I—II. Hereditas (Lund), 25 (1939).

GRAFL, I.: Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung. Chromosoma, 1, 265ff. (1939).

HEITZ, E.: Der Nachweis der Chromosomen. Zeitschr. f. Bot., 18, 625ff. (1926).

JOERGENSEN, C. A.: Journ. of Genetics, 19, 133ff. (1928).

KIHARA, H., YAMAMOTO, Y. und Hosomo, S.: Shokobutsu Senshokutaisû no kengu, 195ff. (1931).

Kozhuchow, S.: Bull. Appl. Bot. and Plant breed, 14, Nr. 2, 89ff. (1925). — Journ. Instit. Botan. Acad. Sci. Ukraine, 9, 63ff. (1934).

MACCAY, J. W.: Univ. Californ. Public. Botan., 16, 339ff. (1931).

NAKAJIMA, G.: Japan. Journ. of Genetics, 12, 211ff. (1936).

PASSMORE, S. F.: Bot. Gaz., 90, 213ff. (1930).

RAU, N. S.: Journ. Indian Botan. Sec., 8, 126ff. (1929).

RUTTLE, M. L.: Technic. Bull. New York State Agric. Exp. Stat. Geneva, 186, 1ff. (1931).

SINNOTT, E. W.: A developmental analysis of the relation between cell size and fruit size in Cucurbits. Amer. Journ. Bot., 26, 179ff. (1939).

- An Analysis of the comparative Rates of Cell division in various parts of the developing Cucurbit Ovary. Amer. Journ. of Bot., 29 (1942).

SPRUMONT, G.: Cellule, 38, 271ff. (1928).

¹ Die im folgenden ohne Titel zitierten Arbeiten sind Zitate aus TISCHLER, Tab. biol.; die Originalarbeiten waren nicht zugänglich.

- 60 H. LAUBER: Wachstum der Früchte einiger Angiospermen.
- STEIN, E.: Cytologische Untersuchungen an Antirrhinum majus mut. cancroidea. Chromosoma, 2, 308ff. (1942).
- SUIGURA, T.: Proceed. Imp. Acad. Tokyo, 12, 144ff. (1936 a).
- --- Cytologica, 7, 544ff. (1936 b).

TISCHLER, G.: Pflanzliche Chromosomenzahlen, Tab. biol., IV, 1ff., 1926;
VII, 109ff., 1931; XI, 281ff., 1935; XII, 57ff., 1936; XVI, 162ff., 1938.
WHITAKER, T. W.: Amer. Journ. of Botan., 17, 1033ff. (1930).

WULFF, H. D.: Untersuchungen zur Zytologie und Systematik der Aizoaceen-Subtribus Gibbaeinae Schwant. Bot. Arch., 45 (1944).

YAMAHA, G. und SUEMATSU, S.: Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, Sect. B, 3, 21ff. (1937).