

Stapfia

LINZ, 15. DEZ. 1981

Publikation der
Botanischen Arbeitsgemeinschaft am O.Ö.
Landesmuseum Linz

ZUR SYSTEMATISCHEN EMBRYOLOGIE DER GATTUNG SCILLA L. (LILIACEAE)

von Erika Svoma, Wien

**Zur systematischen
Embryologie der
Gattung *Scilla* L.
(*Liliaceae*)**

von Erika Svoma, Wien

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. EINLEITUNG	5
II. MATERIAL UND METHODE	7
III. ERGEBNISSE	10
A. ALLGEMEINER TEIL	10
B. SPEZIELLER TEIL	18
<u>SCILLA BIFOLIA-GRUPPE</u>	
<u>Scilla vindobonensis-Untergruppe</u>	
<i>Scilla kladnii</i> SCHUR	18
<i>Scilla taurica</i> (REGEL) FUSS	20
<i>Scilla vindobonensis</i> SPETA var. <i>vindobonensis</i>	21
<i>Scilla vindobonensis</i> SPETA var. <i>montenegrina</i> (SPETA) SPETA	28
<i>Scilla voethorum</i> SPETA	28
<i>Scilla ressliei</i> SPETA	30
<i>Scilla decidua</i> SPETA	32
<i>Scilla bulgarica</i> SPETA	34
<u>Scilla bifolia-Untergruppe</u>	
<i>Scilla bifolia</i> L.	35
<i>Scilla drunensis</i> (SPETA) SPETA	36
<i>Scilla buekkensis</i> SPETA	42
<i>Scilla laxa</i> SCHUR	46
<u>Scilla nivalis-Untergruppe</u>	
<i>Scilla pneumonanthe</i> SPETA	48
<i>Scilla longistylosa</i> SPETA	49
<i>Scilla xanthandra</i> C. KOCH (Syn.: <i>S. uluensis</i> SPETA)	50
<i>Scilla nivalis</i> BOISS.	52
<u>Scilla luciliae-Untergruppe (Chionodoxa)</u>	
<i>Scilla sardensis</i> (WHITTALL ex BARR & SUGDEN) SPETA	54
<i>Scilla siehei</i> (STAPF) SPETA s.l., 2n = 18, 2x.	58
<i>Scilla siehei</i> (STAPF) SPETA s.str., 2n = 27, 3x.	61
<i>Scilla siehei</i> (STAPF) SPETA, cv. 'Pink Giant', 2n = 27, 3x	66
<i>Scilla luciliae</i> (BOISS.) SPETA	67
<i>Scilla tmoli</i> (WHITTALL) SPETA	68
<i>Scilla nana</i> (J. A. & J.H. SCHULTES) SPETA	72
<i>Scilla albescens</i> SPETA	74
<u>SCILLA MESSENIACA-GRUPPE</u>	
<i>Scilla messeniaca</i> BOISS.	76
<u>SCILLA SIBERICA-GRUPPE</u>	
<u>Scilla siberica-Untergruppe</u>	
<i>Scilla siberica</i> HAW. in ANDR. (2n = 12; 2x)	78
<u>Scilla amoena-Untergruppe</u>	
<i>Scilla amoena</i> L.	80
<i>Scilla ingridae</i> SPETA	82
<u>Scilla mischtschenkoana-Untergruppe</u>	
<i>Scilla mischtschenkoana</i> GROSSH.	85
<u>PUSCHKINIA SCILLOIDES ADAMS</u>	88

IV. DISKUSSION	90
<i>Scilla bifolia</i> -Gruppe	90
<i>Scilla messeniaca</i>	96
<i>Scilla siberica</i> -Gruppe	97
<i>Puschkinia scilloides</i>	99
Zum Merkmalsstatus der Embryosack- und Endospermtypen	99
Phylogenetische Beziehungen der untersuchten Arten	102
V. HISTORISCHER ÜBERBLICK	106
Anmerkungen zum "Scilla—Typ" der Embryosackentwicklung	106
Bisherige Untersuchungen	107
VI. ZUSAMMENFASSUNG	110
VII. SUMMARY	112
VIII. LITERATURVERZEICHNIS	114

I. EINLEITUNG

Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich mit der Embryologie von 3 näher zusammengehörigen Verwandtschaftsgruppen innerhalb der Gattung *Scilla*, nämlich der *Scilla bifolia*-Gruppe, *Scilla messeniaca* und der *Scilla siberica*-Gruppe. Außerdem wurde die monotypische Gattung *Puschkinia* untersucht, da sie in der Vergangenheit mit Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe in verwandtschaftliche Beziehung gebracht worden ist.

Scilla bifolia L., die in modernen floristischen Abhandlungen auch gegenwärtig noch als eine einzige Art betrachtet wird (McNEILL 1980, S. 41), wurde von SPETA (1976 b,c, 1980) in mehrere Arten aufgegliedert, die sich auf Grund von Samenmerkmalen in 3 Untergruppen einteilen lassen: Die gelbsamigen Arten und die einzige grausamige Art faßt er in der *S. vindobonensis*-Untergruppe, die braunsamigen in der *S. bifolia*-Untergruppe und die schwarzsamigen in der *S. nivalis*-Untergruppe zusammen. Weiters bestehen nach SPETA (1976 a, b) zwischen der *S. nivalis*-Untergruppe und der schwarzsamigen Gattung *Chionodoxa* BOISS. keine grundsätzlichen Unterschiede, wenn man vom teilweise verwachsenen Perigon und den breiteren Filamenten bei *Chionodoxa* absieht. Die nahe Verwandtschaft von *S. bifolia* s.l. (insbesondere der *S. nivalis*-Untergruppe) mit *Chionodoxa* BOISS. läßt sich durch die Ähnlichkeit der vegetativen Organe (CHOUARD 1930, 1931), die Ausbildung des Nektariums (DAUMANN 1970), den Samenbau, insbesondere die ontogenetische Herkunft des Elaiosoms (BRESINSKY 1963, HUBER 1969, SPETA 1971, 1972, 1976a), die Chromosomenstruktur und -basiszahl (SPETA 1971, 1976a), die Genomgröße (GREILHUBER 1979), die Phytochemie (BRESINSKY 1963, HARMER 1980), durch die Bildung fertiler Bastarde (SPETA 1971, 1976a) und durch ein sympatrisches Vorkommen (SPETA 1976 a, b) hinreichend belegen. Diese zweifellos enge verwandtschaftliche Beziehung veranlaßte SPETA, die frühere Gattung *Chionodoxa* BOISS. zu emendieren (SPETA 1971) und der *S. bifolia*-Gruppe als *S. luciliae*-Untergruppe (SPETA 1976 c) einzuverleiben. Eine taxonomische Neugliederung folgte (SPETA 1980).

<i>Scilla bifolia</i> -Gruppe				
	<i>S. vindobon.</i> -Ug.	<i>S. bifolia</i> -Ug.	<i>S. nivalis</i> -Ug.	<i>S. luciliae</i> -Ug.
Farbe reifer Samen	gelb (grau)	braun	schwarz	schwarz
Perigonblätter	fast frei	fast frei	fast frei	teilw. verw.
	<i>S. kladnii</i> <i>S. taurica</i> <i>S. vindobonensis</i> <i>S. voethorum</i> <i>S. resslii</i>	<i>S. bifolia</i> <i>S. drunensis</i> <i>S. buekkensis</i> <i>S. laxa</i>	* <i>S. subnivalis</i> * <i>S. reuteri</i> <i>S. pneumonanthe</i> <i>S. longistylosa</i> <i>S. xanthandra</i> * <i>S. pleiophylla</i> <i>S. nivalis</i>	<i>S. sardensis</i> <i>S. siehei</i> <i>S. luciliae</i> <i>S. tmoli</i> <i>S. nana</i> <i>S. albescens</i> * <i>S. forbesii</i> * <i>S. lochiai</i>
	(<i>S. deciduala</i>) <i>S. bulgarica</i>			

Tabelle 1: *Scilla bifolia*-Gruppe (Einteilung nach SPETA 1976c, 1980). *) War nicht als Lebendmaterial verfügbar.

Die *Scilla siberica*-Gruppe wird von SPETA (GREILHUBER & SPETA 1978, SPETA 1980) in mehrere Untergruppen unterteilt, wobei hier das Elaiosom und die Samenfarbe als wichtigste Unterscheidungsmerkmale herangezogen werden.

<i>Scilla siberica</i> -Gruppe					
	<i>S. bithynica</i> -Ug.	<i>S. amoena</i> -Ug.	<i>S. siberica</i> -Ug.	<i>S. melaina</i> -Ug.	<i>S. mischtschenko-ana</i> -Ug.
Samen- farbe	schwarz	hellbraun	hellbraun	schwarz	schwarz
Elaiosom	nur wenig entw.	nur wenig entw.	aus dem Exostom und dem diesem angrenzenden Raphenteil	aus der ganzen Raphe	aus der ganzen Raphe
	<i>S. bithynica</i>	* <i>S. amoena</i> * <i>S. ingridae</i> <i>S. cilicica</i> <i>S. mesopotamica</i> <i>S. morrisii</i>	* <i>S. siberica</i> <i>S. mordakiae</i> <i>S. otschiauriae</i> <i>S. armena</i> <i>S. caucasica</i> <i>S. kurdistanica</i> <i>S. leepii</i> <i>S. monanthos</i> <i>S. winogradowii</i> <i>S. polunini</i> <i>S. rosenii</i>	<i>S. melaina</i> <i>S. libanotica</i>	* <i>S. mischtschenko-ana</i>

Tabelle 2: *Scilla siberica*-Gruppe (Einteilung nach GREILHUBER & SPETA 1978, SPETA 1980). Die Wahl der hier untersuchten Arten (*) ergab sich aus der Verfügbarkeit und Quantität von Lebendmaterial und dem Stand der taxonomischen und nomenklatorischen Aufklärung während des Untersuchungszeitraumes.

Insgesamt wurden 21 Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe, *S. messeniaca*, 4 Arten aus der *S. siberica*-Gruppe und *Puschkinia scilloides* untersucht.

Zur Embryologie der hier behandelten Verwandtschaftsgruppen existieren bis jetzt nur wenige und fragmentarische Befunde (siehe Kapitel "Historischer Überblick"). Selbst diese beziehen sich z. T. auf Material unsicherer Bestimmung oder sind, wie sich im Laufe meiner Untersuchung herausstellte, unrichtig.

Das Schwergewicht wurde in der vorliegenden Untersuchung weniger auf eine lückenlose Darstellung der gesamten embryologischen Entwicklung, sondern vielmehr auf die Herausarbeitung der systematisch wichtigen embryologischen Merkmale bei möglichst vielen Arten der Gattung *Scilla* gelegt. Untersucht wurde hauptsächlich der Bau der jungen Samenanlage, die Megasporogenese, die Embryosackentwicklung, die Entwicklung und cytologische Konstitution des Endosperms und die Entwicklung des jungen Embryos (diese allerdings in geringerem Maße). Anscheinend systematisch weniger relevante Aspekte wie der Aufbau des älteren Endosperms und des älteren Embryos, die Mikrosporogenese und die Entwicklung des ♂-Gametophyten, sowie bereits bekannte Aspekte, wie die ontogenetische Herkunft des Elaiosoms (BRESINSKY 1963, SPETA 1971, 1972), wurden nicht behandelt.

Das Vorhaben, möglichst viele Arten im gegebenen Zeitrahmen zu untersuchen, wurde nicht zuletzt durch die Anwendung der neuartigen Herr'schen Klärungstechnik (HERR 1971) ermöglicht. Für die Gewinnung der vorgelegten Daten konnte auf die Paraffin-Schneidetechnik vollständig verzichtet werden. Meiner Meinung nach kann für viele Zwecke die Klärungstechnik als bessere Alternative dazu angesehen werden.

Embryologische Merkmale sind vielfach innerhalb einer Gattung oder sogar innerhalb höherer Kategorien konstant. Es war daher nicht von vornherein zu erwarten, daß durch eine embryologische Analyse der behandelten Arten wesentliche Unterschiede und damit neue taxonomisch verwertbare Merkmale aufgefunden würden. Es stellte sich jedoch heraus, daß speziell in der Megasporogenese, Embryosack- und Endospermentwicklung

typologische Unterschiede zwischen den Gruppen und innerhalb derselben bestehen. Die Embryologie leistet somit sehr wohl einen Beitrag zur Aufklärung der Evolution in der Gattung *Scilla*.

Für das Zustandekommen dieser Untersuchung erfuhr ich besonders große Unterstützung von Herrn Doz. Dr. J. GREILHUBER und Herrn Dr. F. SPETA, bei denen ich mich auch an dieser Stelle sehr herzlich bedanken möchte.

Die Anregung zu einer embryologischen Bearbeitung der Gattung *Scilla* erhielt ich von Herrn Dr. F. SPETA. Seine taxonomisch bearbeiteten Aufsammlungen lieferten zu einem großen Teil das Material für diese Untersuchung.

Herrn Doz. Dr. J. GREILHUBER, unter dessen Betreuung die vorliegende Dissertation durchgeführt wurde, danke ich für sein stetes Interesse am Fortschritt der Arbeit und viele wertvolle Anregungen.

Mein bester Dank gilt auch Frau Prof. Dr. E. TSCHERMAK-WOESS für hilfreiche Ratschläge und die kritische Durchsicht des fertigen Manuskriptes, Frau R. WUNDERLICH für ihre zahlreichen Literaturhinweise und Herrn Prof. Dr. F. EHRENDORFER für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes am Botanischen Institut der Universität Wien.

II. MATERIAL UND METHODE

MATERIAL

Die Arten und ihre Herkünfte

Meinen Untersuchungen liegt vorwiegend das Material zugrunde, das von SPETA aufgesammelt, bestimmt und systematisch bearbeitet wurde (SPETA 1980).

Die Pflanzen wurden am natürlichen Standort gesammelt, von diversen botanischen Gärten bzw. von einem kommerziellen Pflanzenzüchter bezogen und im Bot. Garten der Stadt Linz und im Bot. Garten der Universität Wien in Töpfen gezogen. Zum Teil handelt es sich auch um Freilandmaterial des Bot. Gartens der Stadt Linz (HBL) und des Bot. Gartens der Universität Wien (HBV), von dem die ursprünglichen Herkünfte teilweise nicht mehr festzustellen waren.

Belegexemplare befinden sich im Herbar von F. SPETA, Linz (Sp).

A. *Scilla bifolia*-Gruppe:

- 1) *S. kladnii* SCHUR. Rumänien: (a) Baile 1. Mai, 22.3.1974, F. SPETA (Sp). (b) Südliche Ausfahrt von Dej in Richtung Cluj, 19.3.1974, F. SPETA (Sp).
- 2) *S. taurica* (REGEL) FUSS. Fundort wahrscheinlich UdSSR, Halbinsel Krim; Zwiebeln vom Bot. Garten Leningrad via Bot. Garten der Universität Cambridge erhalten.
- 3) *S. vindobonensis* SPETA var. *vindobonensis*. Österreich: Wien, Praterwiesen beim Lusthaus, 160 m, 28.3.1976, E. SVOMA (Sp).
S. vindobonensis SPETA var. *montenegrina* (SPETA) SPETA. Jugoslawien: Montenegro, nahe Titograd, 13.3.1975, V. PULEVIĆ (Sp).

- 4) *S. voethorum* SPETA. Griechenland: Insel Samos, nahe Kokaria, 29.3.1977, W. VÖTH (Sp). Typusmaterial!
- 5) *S. resslii* SPETA. Türkei: Prov. Ankara, Akyarma, 30 km NW Kizilcahamam, 1500 m, 11.4.1974, F. RESSL (Sp). Typusmaterial!
- 6) *S. decida* SPETA. Türkei: Prov. Bolu, Bolu-Paß, ca. 1000 m, 29.3.1974, F. SPETA (Sp). Typusmaterial!
- 7) *S. bulgarica* SPETA. Bulgarien: ca. 5 km westlich von Charmanli, 28.3.1974, F. SPETA (Sp). Typusmaterial!
- 8) *S. bifolia* L. Niederösterreich: Donauau nahe Stopfenreuth, 144 m, 29.3.1976, E. SVOMA (Sp).
- 9) *S. drunensis* (SPETA) SPETA. Oberösterreich: (a) Pucking, nahe Traun, beim "Oberreiter", 285 m, 20.3.1977, J. GREILHUBER (Sp). (b) Thürnau bei Thurnharting, 25.3.1972, F. SPETA (Sp).
- 10) *S. buekkensis* SPETA. Ungarn: Bükk-Gebirge, 1,5 km NW Répáshuta, 23.3.1974, F. SPETA (Sp). Typusmaterial!
- 11) *S. laxa* SCHUR. Rumänien: Talmaciu bei Sibiu, Burgberg, 20.3.1974, F. SPETA (Sp).
- 12) *S. pneumonanthe* SPETA. Griechenland: Peloponnes, Chelmos-Gebirge, 2.200 m, 13.4.1974, F. SPETA (Sp). Typusmaterial!
- 13) *S. longistylota* SPETA. Türkei: bei Baiyr (zw. Fethiye und Sögüt), 10.4.1972, W. VÖTH (Sp). Typusmaterial!
- 14) *S. xanthandra* C. KOCH (Syn.: *S. uluensis* SPETA)¹⁾. Türkei: Prov. Bursa, Uludağ bei Bursa, 1800 — 2000 m, 24.4.1972, W. VÖTH (Sp).
- 15) *S. nivalis* BOISS. (a) Kultiviert im Freiland des HBL (Sp). (b) Türkei: Birgi Bozdog bei Izmir, 17.4.1972, W. VÖTH (Sp).
- 16) *S. sardensis* (WHITTALL ex BARR et SUGDEN) SPETA. (a) Kultiviert im Freiland des HBL (Sp). (b) Zwiebeln von der Firma TUBERGEN Ltd., Haarlem, Holland, bezogen.
- 17) *S. siehei* (STAPF) SPETA s.l., 2n = 18, 2x. Kultiviert im Freiland des HBV (Sp).
S. siehei (STAPF) SPETA s.str., 2n = 27, 3x. (a) Zwiebeln vom Botanischen Garten in Glasnevin, Dublin, Republik Irland, erhalten (Sp). (b) Gleiche Herkunft wie (a), Zwiebeln jedoch über TUBERGEN Ltd., Haarlem, Holland, erhalten (Sp).
S. siehei (STAPF) SPETA, cv. 'Pink Giant', 2n = 27, 3x. Kultiviert im Park des OÖ. Landesmuseums in Linz (Zwiebeln von der Firma Tubergen Ltd., Haarlem, Holland, erhalten) (Sp).
- 18) *S. lucilliae* (BOISS.) SPETA. (a) Kultiviert im Freiland des HBL (Sp). (b) Kultiviert im Freiland des HBV (Sp).
- 19) *S. tmoli* (WHITTAL) SPETA. Kultiviert im Freiland des HBL (Zwiebeln von TUBERGEN Ltd., Haarlem, Holland, erhalten), (Sp).
- 20) *S. nana* (J.A. et J.H. SCHULTES) SPETA. Griechenland, W-Kreta: Omalos-Hochebene, oberhalb Xyloskalon, 6.5.1971, H. MALICKY (Sp).
- 21) *S. albescens* SPETA. Griechenland, Kreta: (a) Ida-Gebirge, Gipfelregion, 2400 m, 9.5.1971, H. MALICKY (Sp). (b) Nomos Rethymnis. Ep. Mylopotamou. Idagebirge (Psiloriti). Westabschnitt des Tympanatonas-Rückens nördl. der Nida-Hochebene, am Weg nach Anogea, 1500 m, 6.4.1971, G. u. W. SAUER (Sp).

¹⁾SPETA 1980

B. *Scilla messeniaca*-Gruppe:

S. messeniaca BOISS. (a) Aus Samen vom Botanischen Garten der Stadt Triest, Italien, gezogen. (b) Aus Samen vom Botanischen Garten der Stadt Genf, Schweiz, gezogen.

C. *Scilla siberica*-Gruppe:

- 1) *S. siberica* HAW. in ANDR. $2n = 2x = 12$. Zwiebeln von TUBERGEN Ltd., Haarlem, Holland erhalten (Sp).
- 2) *S. amoena* L. Kultiviert im Freiland des HBV (Sp).
- 3) *S. ingridae* SPETA. Kultiviert im Freiland des HBL (Zwiebeln von TUBERGEN Ltd., Haarlem, Holland), (Sp).
- 4) *S. mischtschenkoana* GROSSH. Kultiviert im Freiland des HBL (Zwiebeln von TUBERGEN Ltd., Haarlem, Holland), (Sp).

D. *Puschkinia scilloides*:

Puschkinia scilloides ADAMS. Kultiviert im Freiland des HBV (Sp).

METHODE

Da sich bei den untersuchten Arten die Gametophytenentwicklung bis etwa zum 8- (bzw. 16-) kernigen Embryosack in der Zwiebel abspielt, mußten die Zwiebeln für die Entnahme der Blütenknospen in der Zeit von Mitte August bis Ende Februar aufgeschnitten werden.

Die embryologischen und cytologischen Untersuchungen wurden mit folgenden Methoden durchgeführt:

1) "Clearing-squash technique" nach HERR (1971)

Die Blütenknospen bzw. Fruchtknoten wurden mit einer Rasierklinge längs angeschnitten, für 24 h in FPA 50 (Formalin, Propionsäure, 50 % Aethanol, 5 : 5 : 50) fixiert und in 70 % Aethanol bei 4° C aufbewahrt. Auch 3 — 4 Jahre alte Fixierungen brachten gute Ergebnisse. Vor der mikroskopischen Untersuchung wurden die einzelnen Samenanlagen des Fruchtknotens frei präpariert und auf einem Objektträger mit 85 %iger Milchsäure für 24 h bei Zimmertemperatur vorbehandelt, wodurch bereits eine gewisse Aufhellung erreicht wurde. Danach wurden die Samenanlagen in die Herr'sche Klärflüssigkeit übertragen (85 %ige Milchsäure, Chloralhydrat, Phenol, Nelkenöl und Xylol, 2 : 2 : 2 : 2 : 1 Gewichtseinheiten). Nach 24 h bei Zimmertemperatur erschienen die Samenanlagen nahezu durchsichtig. Das Deckglas wurde mit Plastilinfüßchen unterstützt, was eine gute Anpassung des Deckglases an die fragilen Samenanlagen ermöglichte. Beobachtet wurde mit einem Zeiss-Interferenzkontrast-Mikroskop nach NOMARSKI (Objektivvergrößerungen 16 x und 40 x). Infolge der Klärung treten hauptsächlich nur Zellgrenzen, Kerngrenzen und Nukleolen deutlich hervor, wodurch jede Samenanlage Schärfenebene für Schärfenebene analysiert werden kann. Außerdem kann die Orientierung der Samenanlage durch leichtes Verschieben des Deckglases verändert werden. Mit leichtem Druck auf das Deckglas kann die fragile Samenanlage leicht zerlegt werden, wodurch eine genaue Untersuchung von gewissen Einzelheiten wie Megasporentetrade, Fadenapparat etc. möglich ist. Somit war für den Zweck der vorliegenden Untersuchung die Klärungstechnik eine bessere Alternative zur zeitaufwendigen Paraffin-Schneide-Technik.

Dauerpräparate wurden nicht hergestellt, doch sei darauf hingewiesen, daß kürzlich eine für lichtmikroskopische Analysen geeignete Kunststoffeinfassung für die nach HERR geklärten Präparate entwickelt wurde (BLACKBURN & CHRISTOPHEL 1976).

Wie YOUNG, SHERWOOD & BASHAW 1979 zeigten, führt die Analyse von Totalpräparaten und von hinterher von denselben Objekten hergestellten Dickschnitten erwartungsgemäß zu denselben Interpretationen.

2) Glutaraldehyd — Karmin-Essigsäure — Quetschtechnik

Für Quetschpräparate von Embryosäcken und Endospermen wurden Knospen und Früchte ebenfalls angeschnitten und mit 6 %igem, phosphatgepufferten Glutaraldehyd (pH 7,0) fixiert (24 h, bei Zimmertemperatur). Die Aufbewahrung erfolgte in N/15 Phosphatpuffer nach SÖRENSEN (pH. 7,0). Gefärbt wurde mit Karmin-Essigsäure (KE). Die Freilegung der Embryosäcke erfolgte nach leichtem Erhitzen unter dem Präpariermikroskop durch vorsichtiges Abschälen der Integumente und Nucellusschichten vom Embryosack, oder durch vorsichtiges Herausquetschen des Embryosacks aus der Samenanlage mittels Auflegen eines Deckglases (GREILHUBER 1973). Dauerpräparate wurden nach der Trockeneis-Methode (CONGER & FAIRCHILD 1953) hergestellt. Eingebettet wurde in Euparal. Diese Technik ermöglicht vor allem die karyologische Untersuchung totalpräparierter Embryosäcke und Endosperme mit Immersionsoptik.

3) Chromosomenzählungen in Embryo, Endosperm und Wurzelspitzen

Für die Überprüfung der Chromosomenzahlen in Wurzelspitzen der Mutterpflanze, im Endosperm und Embryo wurde mit Methanol-Eisessig (ME, 3 : 1), im Fall von Endospermen gelegentlich auch mit FPA 50 oder Glutaraldehyd fixiert, mit KE gefärbt und nach leichtem Erhitzen gequetscht. Wurzelspitzen wurden in 0,1 % Colchizin vorbehandelt (24 h, 4°C). Dauerpräparate wurden wie oben angegeben angefertigt.

III. ERGEBNISSE

A. ALLGEMEINER TEIL

Der Fruchtknoten der Gattung *Scilla* ist bekanntlich oberständig, trikarpellat und synkarp. Die Placentation ist zentralwinkelständig. Die Kapsel öffnet sich lokulizid. Die Zahl der Samenanlagen ist als taxonomisches Merkmal verwendbar, die interspezifische Variationsbreite liegt bei den untersuchten Arten zwischen 2 und 10 Samenanlagen per Loculus.

Junge Samenanlage und Embryosackentwicklung

Die jüngsten von mir untersuchten Stadien stellten kleine Hügel von ca. 50 — 80 μ Basisdurchmesser dar, die im medianen Längsschnitt eine Höhe von 5 — 10 Zellen aufweisen (Abb. 22a, 24a). Es handelt sich dabei um einen jungen Nucellus. Seine Epidermis ist auch in der späteren Entwicklung stets einschichtig. Eine subepidermale Zelle an der Nucellusspitze vergrößert sich. Sie stellt das primäre Archespor dar (Abb. 24b, 31a).

Es werden 2 Integumente gebildet. Zuerst beginnt sich das innere Integument als ringförmiger Wulst auf ca. halber Höhe um den Nucellus, wahrscheinlich aus dessen Epidermis, zu entwickeln (Abb. 5b, c). Wenn dann das äußere Integument angelegt wird, ist bereits eine leichte anatrope Krümmung der Samenanlage zu bemerken. Bekanntlich entwickelt sich das äußere Integument anders als das innere, nämlich nur an der konvexen Seite und den Flanken der Samenanlage, und wächst kapuzenartig über Nucellus und inneres Integument, wobei durch unterschiedliche Zellteilungsraten im Übergangsgewebe von Nucellus und Funikulus die anatrope Krümmung zustandekommt. Endostom und Exostom (Öffnungen

des inneren bzw. äußeren Integuments) liegen letztlich konzentrisch direkt neben dem Funikulus. Nach Abschluß der Meiose ist bei allen Samenanlagen der Prozeß der anotropen Krümmung weitgehend abgeschlossen.

Noch vor der Differenzierung der Integumente entsteht aus der stark vergrößerten subepidermalen Nucelluszelle, die das primäre Archespor darstellt, durch perikline Zellteilung eine primäre parietale Zelle und eine sekundäre Archesporzelle (Abb. 26a). Es handelt sich somit um eine crassinucellate Samenanlage gemäß der Definition von MAHESHWARI (1950). Die sekundäre Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle. Bis zum Beginn der meiotischen Prophase vergrößert sich ihr Zell- und Kernvolumen beträchtlich.

Normalerweise ist in einer Samenanlage nur eine Embryosackmutterzelle vorhanden. Nur einmal wurden zwei hintereinanderliegende Tetraden beobachtet (Abb. 28n), was darauf schließen läßt, daß hier ausnahmsweise zwei Embryosackmutterzellen vorlagen.

Aus der primären parietalen Zelle geht nach antiklinen und periklinen Teilungen kurz vor, während und kurz nach der Meiose ein Deckzellenkomplex unterschiedlichen Umfangs hervor. Meist besteht dieser aus 2 — 4 Schichten, wobei in jeder Schicht 1 — 4 Zellen liegen. Ausnahmsweise können auch mehr (5 — 8) Schichten vorhanden sein, wodurch das sporogene Gewebe besonders tief im Nucellus zu liegen kommt. In solchen Samenanlagen wirken die Tetraden oft defekt und abnormal (Abb. 30 b—d).

Der heranwachsende Embryosack zerdrückt alle Deckzellen wie auch weitere, dem Embryosack anliegende Nucelluszellen. Monospore Embryosäcke stoßen im 4- bis 8-Kern-Stadium, tetraspore im 8- bis 16-Kern-Stadium, und bispore bereits im 4-Kern-Stadium direkt an die Nucellusepidermis.

Die Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe zeigen teilweise eine monospore, teilweise eine tetraspore Embryosackentwicklung.

Bei den Arten mit monosporen Embryosäcken erfolgt sie ausschließlich nach dem *Polygonum*- oder Normaltyp. In diesem Fall kommt es bekanntlich sowohl nach der 1. als auch nach der 2. Reduktionsteilung (RT) zur Zellwandbildung mit teilweise auffälliger Kalloseeinlagerung [was nicht direkt histochemisch untersucht wurde, aber auf Grund der Befunde von RODKIEWICZ (1970) mit Sicherheit anzunehmen ist]. Es entsteht stets eine Tetrade von vier äußerlich zunächst gleichartigen, einkernigen Megasporen, die meist linear, manchmal auch T-förmig angeordnet sind. Während die drei mikropylaren Megasporen bald degenerieren, wächst die chalazale Spore (= Embryosackzelle) zum Embryosack aus.

Nur bei einzelnen Arten (*S. siehei*, *S. drunensis*) wurden 2, 3 oder sogar 4, z. T. nicht voll entwickelte Embryosäcke in einer einzigen Samenanlage gefunden (Abb. 15 b—k, 27 a—e). Dies ist darauf zurückzuführen, daß 2, 3 oder alle 4 Megasporen einer einzigen Tetrade zu Embryosäcken auskeimten.

Nach der ersten Mitose werden die zwei Kerne bipolar orientiert, sie sind durch eine große Vakuole getrennt. Zwei weitere synchron verlaufende Mitosen führen zu einem 8-kernigen Embryosack, mit jeweils 4 Kernen am mikropylaren und chalazalen Pol. Eikern und mikropylarer Polkern sind Schwesternkerne, wie dies generell der Fall sein dürfte. Der fertig organisierte Embryosack besteht aus 2 Synergiden, 1 Eizelle, 1 sekundären Embryosackkern (entstanden aus der Verschmelzung der beiden Polkerne) und 3 Antipoden, die immer polyploid werden und deren Polyploidiegrad oft noch nach der Befruchtung erheblich steigt. Sie degenerieren oft erst, wenn das Endosperm bereits 256 oder mehr Kerne umfaßt. Die Zellwände im Antipodialapparat können unvollständig oder gelegentlich gar nicht ausgebildet werden.

Scilla messeniaca und *Puschkinia scilloides* zeigen ebenfalls eine Embryosackentwicklung nach dem Normaltyp. Bei *S. messeniaca* werden die Antipodenkerne ebenfalls hochendopolyploid, bei *Puschkinia scilloides* bleiben sie niedrig endopolyploid.

Wenn in der *Scilla bifolia*-Gruppe tetraspore Embryosäcke vorliegen, entwickeln sich diese ausschließlich nach dem *Drusa*-I-Typ. Die Meiose verläuft ohne Zellwandbildung, wodurch eine Coenomegaspore mit 4, zunächst linear angeordneten Kernen entsteht. Diese repräsentiert den Keim, aus dem sich der weibliche Gametophyt entwickelt. Das Auskeimen ist durch Vakuolenbildung und eine bipolare 1 + 3 Stellung der 4 Megasporenkern charakterisiert. Zwei postmeiotische, synchron verlaufende Mitosen führen zu einem maximal 16-kernigen Embryosack (4 + 12 Stellung der Kerne). Der organisierte Embryosack besteht aus 2 Synergiden, 1 Eizelle, 1 sekundären Embryosackkern (wieder entstanden aus der Verschmelzung der beiden Polkerne) und maximal 11 Antipodenkernen, die nie polyploid werden und entweder noch vor oder knapp nach der Befruchtung degenerieren. In ihrer Gesamtheit sind die 11 Antipodenkerne immer durch eine Zellwand von der Zentralzelle abgetrennt. Ob aber die Zellwände zwischen den einzelnen Kernen immer vollständig ausgebildet werden oder nur gelegentlich (Abb. 35 d), konnte nicht sicher festgestellt werden. Oft sind weniger als 11 Antipodenkerne (bis zu 5) zu finden, was auf Teilungshemmung, Restitutionskernbildung oder eventuell auch auf Verschmelzung von Kernteilungsfiguren zurückzuführen ist. Die genannten Vorgänge finden sicherlich in den meisten Fällen beim letzten Teilungsschritt statt, da das vorhergehende Stadium fast immer 8 Kerne in 2 + 6 und nur sehr selten 7 Kerne in 2 + 5 Stellung aufweist (vgl. HARLING 1950/51); sie können eine variable Anzahl von Kernen erfassen. Sind weniger als 11 Antipodenkerne vorhanden, so können einer oder mehrere durch ein entsprechend größeres Volumen auffallen.

Bei den vier untersuchten Arten der *Scilla siberica*-Gruppe liegen bispore Embryosäcke nach dem *Allium*-Typ vor. Für diesen ist charakteristisch, daß nur nach der 1., nicht aber nach der 2. RT eine Zellwand gebildet wird, somit zwei gleich große, zweikernige Dyaden angelegt werden, von denen die mikropylare degeneriert und die chalazale sich zu einem 8-kernigen Embryosack weiterentwickelt. Das Auskeimen wird durch die Bildung einer zentralen Vakuole eingeleitet, wodurch die beiden Megasporenkern bipolar orientiert werden. Nach zwei Mitoseschritten liegt jeweils eine mikropylare und eine chalazale Vier-Kern-Gruppe vor, aus denen Eiapparat, 2 Polkerne, die vor der Befruchtung fusionieren, und 3 Antipoden gebildet werden. Die 3 Antipodenkerne werden nie polyploid, sondern sie degenerieren noch vor oder bald nach der Befruchtung (vgl. Kapitel "Historischer Überblick" und Kapitel "Diskussion").

Bau der Samenanlage zur Zeit der Befruchtung

Die untersuchten Arten gleichen sich weitgehend, sodaß sie gemeinsam besprochen werden können. Wie schon oben erwähnt, sind die stets weißen Samenanlagen anatrop, bitegmisch und crassinucellat. Im befruchtungsfähigen Zustand grenzt der Embryosack in seinem mikropylaren Drittel unmittelbar an die einschichtige Nucellusepidermis, da die ursprünglich dazwischenliegenden Zellen resorbiert wurden. Dort, wo er am breitesten ist, liegen 2 — 5 Zellen, am chalazalen Ende bis zu etwa 10 Zellen zwischen ihm und der Nucellusepidermis. Auffallend ist, daß bei den monosporen Vertretern der *S. bifolia*-Gruppe sich der Embryosack im chalazalen Bereich abrupt verengt und eine schmale Röhre bildet, während bei den tetrasporen Vertretern der Embryosack chalazal abgerundet sackförmig endet. Bei den Arten der *Scilla siberica*-Gruppe mit bisporer Embryosackentwicklung verschmälert sich der Embryosack zur Chalaza hin nur allmählich und endet flach abgerundet. Bei allen untersuchten Arten ist der chalazale Teil des Embryosacks von verholzten, stark lichtbrechenden Nucelluszellen umgeben. Es ist somit eine Hypostase vorhanden.

Der Eiapparat besteht im Regelfall aus zwei apikal inserierten Synergiden, die zumeist einen apikalen, in Seitenansicht kreissektorförmigen, radial gefaserten Fadenapparat besitzen. Der Fadenapparat dürfte aus methodischen Gründen (Klärtechnik) nicht immer sichtbar gewesen sein; mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik war er besser identifizierbar. Es kann daher angenommen werden, daß er regelmäßig vorhanden ist. Die Kerne der Synergiden liegen im unteren Teil der Zelle (wie auch bei *Muscari* und *Puschkinia*: WUNDERLICH 1937). Bei manchen Arten erschienen in einem Teil der reifen Embryosäcke die Kerne der Synergiden noch vor der Anthese degenerativ verändert oder bereits völlig degeneriert

oder sie waren nicht mehr erkennbar. Ob diese Samenanlagen befruchtet werden, konnte nicht festgestellt werden. Die Eizelle ist entweder ebenfalls am Scheitel des Embryosacks inseriert oder sie setzt tiefer an einer oder beiden Synergiden an. Stets besitzt sie eine mikropylare Vakuole. Die Zellkerne der Synergiden sind gleichartig und besitzen in Karminessigsäure-Präparaten eine deutliche granuläre Kernstruktur, während der Eikern mehr oder weniger homogen strukturiert erscheint. Bei der angewendeten Klärungstechnik war es mehrfach schwierig, die Zellgrenzen des Eiapparates vollständig auszumachen. Der Eiapparat scheint keine fixe Orientierung in bezug auf die Samenanlage zu besitzen. Diese Aussage läßt sich deswegen machen, weil Samenanlagen dieser Größe im Präparat sich stets in Seitenansicht präsentieren.

Die Zentralzelle besitzt eine große Vakuole. Meist vor der Anthese sind die beiden Polkerne fusioniert. Gelegentlich konnte bei manchen Arten beobachtet werden, daß in unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen bestäubter, postanthetischer Blüten die Polkernfusion nicht vollzogen war. Im befruchtungsreifen Embryosack scheint die Position des sekundären Embryosackkerns variabel zu sein, beziehungsweise ist seine Position wegen des beträchtlichen Volumens des Antipodialapparates bei monosporen Embryosäcken weitgehend vorgegeben. Vielfach liegt er dann seitlich in der Zentralzelle. Bei Vorliegen niedrig endopolyploider Antipoden kann er aber auch in der Mitte der Zentralzelle liegen oder den Antipoden aufsitzen. Bei bi- und tetrasporen Embryosäcken degenerieren — wie bereits erwähnt — die Antipoden vor oder knapp nach der Befruchtung. In den tetrasporen Embryosäcken wurde der sekundäre Embryosackkern oft in der Nähe des Eiapparates oder in der Mitte der Zentralzelle vorgefunden, in den bisporen Embryosäcken im mittleren bis chalazalen Bereich der Zentralzelle. Ob diese Position bis zur Befruchtung und 1. Endospermteilung eingehalten wird, wurde nicht verfolgt. Nach SCHNARF (1928) und WUNDERLICH (1937) kann man aus der Lage des sekundären Embryosackkerns direkt über den Antipoden auf ein helobiales Endosperm schließen. Dies kann ich nicht bestätigen, da dies auch bei den *Scilla*-Arten mit nukleärem Endosperm der Fall sein kann (siehe auch STENAR 1950).

Als Besonderheit sei erwähnt, daß im Antipodialapparat von *Scilla amoena* Fadenapparate vorhanden sein können (Abb. 38 i, 46 a). Auffallend ist dabei, daß der Antipodialapparat dem Eiapparat habituell ähnelt und daß wie bei diesem nur zwei Antipodenzellen einen Fadenapparat entsprechender Ausbildung und Position enthalten. Solche Fadenapparate wurden vorwiegend bei Anwendung der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik beobachtet. Mit der Klärtechnik waren sie wahrscheinlich aus methodischen Gründen nicht identifizierbar. Eine ganz analoge Beobachtung machten GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA (1958) bei *Scilla siberica* (Paraffin-Schneide-Technik, Gentanviolett). Ich untersuchte diese Art nur mit der Klärtechnik und konnte bei meinem Material keine antipodialen Fadenapparate nachweisen; mikropylare waren dagegen, wenn auch nicht immer, zu erkennen.

Der Funikulus ist äußerst kurz. Am Übergang zur Placenta befindet sich eine der Mikropyle gegenüberliegende und dieser oft anliegende flach hügelartige Vorwölbung mit etwas vergrößerten Epidermiszellen: der Obturator. Dieser kann interspezifisch unterschiedlich stark entwickelt sein. Es liegt ein Gefäßbündel vor, das im Querschnitt 2 — 3 Tracheiden mit schraubig verdickten Wänden umfaßt. Seine Differenzierung im Funikulus, Raphe und Chalaza erfolgt etwa zur Zeit der letzten Embryosackmitose.

Die Mikropyle der befruchtungsfähigen Samenanlage wird vom inneren Integument gebildet, das an dieser Stelle mehr oder weniger schnabelartig vorgezogen ist. Der Mikropylarkanal ist sehr eng (*S. bifolia*-Gruppe, *S. messeniaca*, *Puschkinia scilloides*) bis sichtbar offen (*S. siberica*-Gruppe). Das äußere Integument reicht höchstens knapp an den Rand des inneren Integuments heran, überragt diesen aber nie, sondern bleibt häufig etwas zurück. Von den zwei Integumenten ist das innere Integument immer zweischichtig. Das äußere Integument wird bei der *Scilla bifolia*-Gruppe vier-, gelegentlich fünfschichtig. Auch bei *Scilla messeniaca* und *Puschkinia scilloides* wird das äußere Integument vierschichtig, manchmal werden aber auch nur drei Schichten ausgebildet. Dagegen besteht bei der *Scilla siberica*-Gruppe das äußere Integument in der Regel aus drei, selten aus vier Schichten.

Die Befruchtung

Der Pollenschlauch erreicht bei *Scilla* den Embryosack immer durch die Mikropyle (Abb. 50 a, b), die Befruchtung ist also porogam. Obwohl sich vor und auf der Mikropyle häufig mehrere Pollenschläuche finden, scheint doch immer nur einer sein Ziel zu erreichen. Die Befruchtung scheint sehr schnell vor sich zu gehen, da ich im gesamten untersuchten Material keine eigentlichen Befruchtungsstadien finden konnte, sondern nur Stadien kurz davor bzw. kurz danach. Im übrigen ist für die Untersuchung des Befruchtungsvorganges die Klärungstechnik sicherlich jenen Methoden unterlegen, mit denen man DNA-hältige Strukturen (z.B. Spermakerne) selektiv anfärben kann. Die Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik wäre eine günstigere Methode, doch besitzt sie den Nachteil, daß ein hoher Prozentsatz der Embryosäcke in diesem Stadium zerreißt. Vor allem aufgrund der Beobachtungen mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik (Abb. 4 n, 38 i) läßt sich sagen, daß nach dem Befruchtungsvorgang zunächst ein Synergidenkern degeneriert und daß neben ihm der vegetative Kern des Pollenschlauchs als Chromatinklumpen aufzufinden ist (x-bodies). Anschließend wird die betreffende Synergidenzelle auch sonst defekt (koaguliertes Plasma, Zellverkleinerung). Die zweite Synergide bleibt vorläufig noch erhalten, degeneriert aber früher oder später, jedenfalls nach wenigen Endospermteilungen. Wie der Weg des 1. Spermakerns konnte auch der Weg des 2. Spermakerns und dessen Fusion mit dem sekundären Embryosackkern nicht beobachtet werden. Kurz nach der Befruchtung sind Ei- und Spermakern samt ihren Nukleolen verschmolzen; auch bei der Verschmelzung des sekundären Embryosackkerns und des zweiten Spermakerns fusionieren die Nukleolen (praemitotischer Befruchtungstyp; siehe auch GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA 1958). Daß eine doppelte Befruchtung stattfindet, ergibt sich jedenfalls auch aus der triploiden Chromosomenzahl des Endosperms (Abb. 7 d, 13 k, 23 f, 25 b, 33 d).

Das Endosperm

Bei den untersuchten Arten wurden zwei Entwicklungstypen des Endosperms — nukleär und helobial — festgestellt.

Das nukleäre Endosperm ist für alle Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe, für *S. siberica*, *S. amoena* und *S. ingridae* charakteristisch. Es ist dadurch gekennzeichnet, daß die ersten Teilungen im Endosperm ohne Zellwandbildung verlaufen. Die Lage des primären Endospermkerns bei seiner Teilung ist variabel. Diese kann in der Mitte der Zentralzelle (Abb. 33 a, b, 40 b) aber auch chalazal (Abb. 5 k—m) erfolgen. Die Kerne des Endosperms liegen in einem peripheren Plasmawandbelag. Während die ersten Teilungen streng synchron vor sich gehen, sind später Teilungswellen zu erkennen, die von der Chalaza zur Mikropyle verlaufen. Bei älteren Stadien dürfte diese Teilungswelle zusätzlich auch von der ganzen Raphe her insofern beeinflusst werden, als die ihr benachbarten Kerne in der Teilung etwas voraus-eilen. Da sich immer alle Kerne teilen, ist ihre Anzahl immer ein Vielfaches von zwei. Wenn etwa 1024 bis 4096 Kerne vorhanden sind, werden im Anschluß an eine Mitose Zellwände polygonal eingezogen, wobei der chalazale Bereich des Endosperms dem mikropylaren voraus-eilt. Mit Beginn der Zellwandbildung hat der Samen annähernd seine endgültige Größe erreicht.

Ein helobiales Endosperm wurde nur bei *Scilla mischtschenkoana*, *S. messeniaca* und *Puschkinia scilloides* aufgefunden. Für dieses ist charakteristisch, daß die erste Teilung des primären Endospermkerns von der Bildung einer Zellwand gefolgt ist. Diese wird im chalazalen Bereich der Zentralzelle eingezogen. Sowohl in der mikropylaren als auch in der chalazalen Kammer folgen nun Kernteilungen, die nicht von Zellwandbildungen begleitet sind. Der Kernteilungsrhythmus ist in beiden Kammern verschieden. Innerhalb jeder Kammer verlaufen die Teilungen synchron, wobei die Zahl der Mitosen in der chalazalen Kammer niedriger ist. Die Kerne der chalazalen Kammer sind kleiner, dichter strukturiert und besitzen zumeist weniger Nukleolen als die der mikropylaren Kammer, was besonders zu Beginn der Endospermentwicklung deutlich ist. Die ältesten untersuchten Stadien zeigten 128 Kerne in der mikropylaren und 64 in der chalazalen Kammer (siehe Abb. 36 d, 42 k), wobei sich die Kammer noch immer im nukleären Zustand befanden. Ob und wann Zellwände gebildet werden, kann demnach nicht gesagt werden.

Der Embryo

Soweit die von mir untersuchten jungen Stadien des Embryos zeigen, entwickeln sich alle untersuchten Arten nach demselben Typ. Der Embryo beginnt jedoch mit seiner Entwicklung so spät, daß seine Untersuchung in Totalpräparaten von ganzen Samenanlagen mit der Klärungstechnik nur bis zum ca. 16-Zell-Stadium durchführbar war. Genauer untersucht wurde *Scilla siehei* bis zum 16-Zell-Stadium, *S. vindobonensis* bis zum 14-Zell-Stadium, *Puschkinia scilloides* bis zum 10-Zell-Stadium, *S. ressliei*, *S. decidua*, *S. bulgarica*, *S. buekkensis*, *S. laxa*, *S. xanthandra*, *S. nana*, *S. albescens* bis zum 8-Zell-Stadium und *S. nivalis*, *S. messeniaca*, *S. amoena* bis zum 4-Zell-Stadium. Ob die spätere Entwicklung bei allen untersuchten Arten einheitlich ist, kann demnach nicht gesagt werden. Ebenso konnte die Bestimmung der Zellen des Proembryos nicht festgelegt werden.

Die Polarisierung der Zygote wird durch die Anlage und Vergrößerung einer basalen, mikropylaren Vakuole eingeleitet, wodurch der Zygotenkern in einer apikalen Plasmaanhäufung zu liegen kommt. Die erste Zellwand liegt transversal und teilt die Zygote in eine apikale (ca) und eine basale, mikropylare (cb) Zelle (Abb. 1 a). Im nächsten Teilungsschritt wird die basale Zelle cb durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen m und ci geteilt (Abb. 1 b). Gleichzeitig oder bald danach wird die apikale Zelle ca durch eine Längswand in zwei Zellen geteilt (Abb. 1 c). Diese beiden Zellen teilen sich erneut, wobei die Zellwände radial und rechtwinkelig zur ersten eingezogen werden (Quadrantenstadium q; Abb. 1 d). Das nachfolgende Oktantenstadium war bei *Scilla vindobonensis* besonders klar analysierbar (Abb. 1 e, f). Bei der Anlage des Oktanten werden die Zellwände, die wohl als antiklin bezeichnet werden müssen, so angeordnet, daß sie den Schnittpunkt der Achse des Embryos mit der ersten Zellwand des Proembryos berühren. Somit liegen alle Oktantenzellen in einer Etage (Abb. 1 e, f). Es konnte aber auch beobachtet werden, daß diese neuen Zellwände basal leicht verzogen waren, sodaß sie die erste Querwand des Proembryos ein wenig entfernt von seiner Längsachse schneiden (wie bei *Muscari comosum*: SOUÈGES

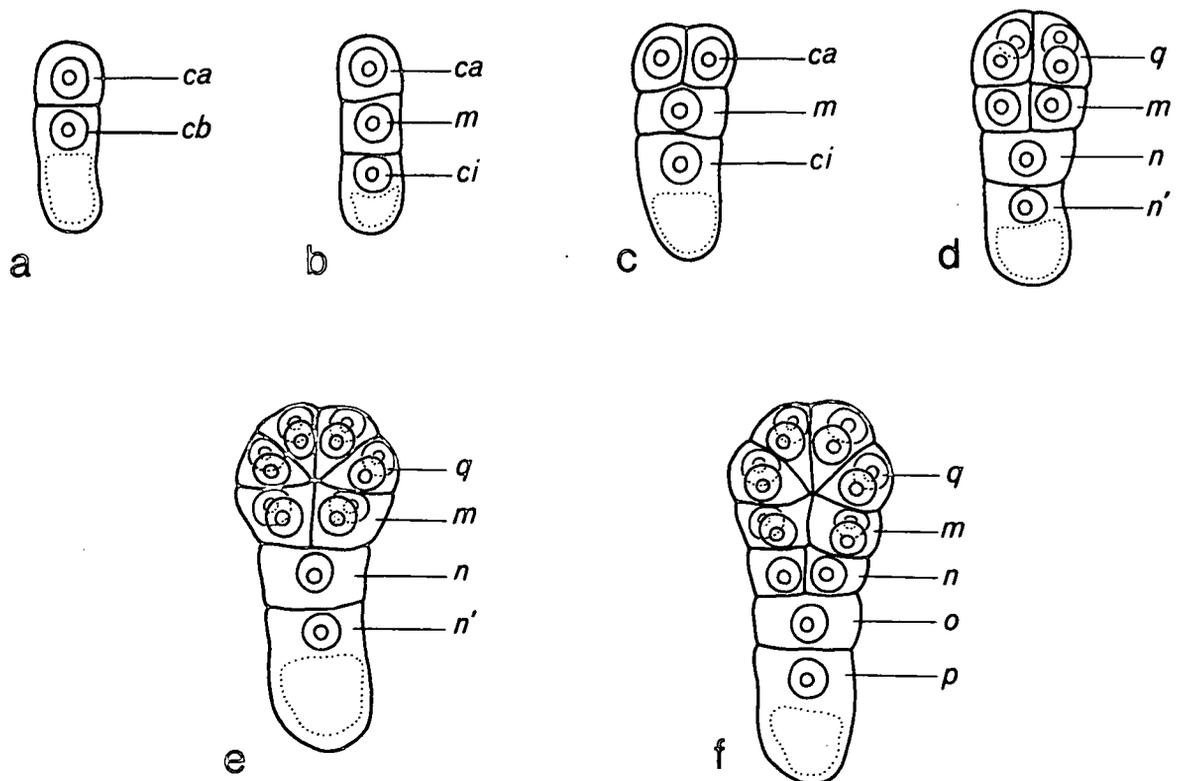


Abb. 1: Halbschematische Darstellung der Proembryoentwicklung bei *Scilla* (Beschreibung im Text).

1926, 1932). Auch können diese Wände transversal eingezogen werden, sodaß ein zweischichtiger Oktant entsteht. Da dieser Schritt der Embryonalentwicklung bei ein und derselben Art variabel sein kann (CRÉTÉ 1952, HACCIUS 1952), muß mit Variationen des Segmentierungsmodus auch bei *Scilla* gerechnet werden.

Aus der Zelle m des Proembryos entsteht nach zwei Längsteilungsschritten, die normal zueinander orientiert sind, ein vierzelliger, einschichtiger Quadrant (Abb. 1 d, e, f). Ci wird durch eine Querwand in die Zellen n und n' geteilt (Abb. 1 d, e). Später wird n' quer in o und p unterteilt, während n längs geteilt wird (Abb. 1 f). In allen Stadien besitzt der jeweils am weitesten basal liegende Abkömmling der Zelle cb eine große Vakuole. Die Teilungen während der Embryogenese sind nicht synchron, auch die Reihenfolge der einzelnen Teilungsschritte kann leicht variieren.

Die Frühentwicklung des Proembryos erfolgt somit ähnlich wie bei *Muscari comosum* (SOUÈGES 1926, 1932), *Scilla autumnalis* (CRÉTÉ 1952) und *Endymion* (= *Hyacinthoides nutans*) (CRÉTÉ 1954). In der weiteren Embryogenese verläuft die Organdifferenzierung bei *Muscari comosum*, *Scilla autumnalis* und *Endymion nutans*, die alle zur Tribus Scilleae gehören, gleich, wenn man von geringfügigen Abweichungen absieht. Es ist daher wahrscheinlich, daß der Embryo bei den von mir untersuchten *Scilla* Arten demselben Typus wie bei diesen drei Arten zuzuordnen ist. Nach JOHANSEN (1950) wäre dieser der Asterad-Typ, *Muscari*-Variation. Bei der Anwendung der Embryo-Klassifikation nach SOUÈGES (siehe CRÉTÉ 1963) würde es sich um den *Muscari*-Archetyp (Megarchetyp I, 1. Periode, Serie A, erste Tetrade in A_2 = Megarchetyp I, 1. Gruppe, erste Tetrade in A_2) handeln. Dies gilt unter der Annahme, daß die Interpretation der Embryogenese von *Muscari comosum* nach SOUÈGES (1926, 1932), von *Scilla autumnalis* nach CRÉTÉ (1952) und von *Endymion nutans* nach CRÉTÉ (1954) richtig ist. Deren Darstellungen zufolge geht aus ca lediglich der Cotyledo hervor, während die Plumula sowie alle übrigen Organe des Embryos von cb gebildet werden. Beide Autoren ordnen die drei Arten folglich dem *Muscari*-Archetyp zu.

Nach SOUÈGES (siehe CRÉTÉ 1963) lautet die Formel der 1. Zellgeneration für den *Muscari*-Archetyp:

$$ca = pco$$

$$cb = phy + pvt + icc + iec + co + s$$

(pco = Cotyledonarregion; phy = Hypocotyledonarregion;

pvt = Sproßvegetationspunkt; icc = Initialzellen des Zentralzylinders des Sprosses; iec = Initialen der Wurzelrinde; co = Wurzelhaube;

s = Suspensor)

An der Richtigkeit dieser Darstellung muß man auf Grund der neueren Literatur zweifeln. In mehreren Untersuchungen an Monocotylen-Embryonen wurde gezeigt, daß auch die Plumula letztlich ihren Ursprung in ca besitzt (HACCIUS 1952, SWAMY 1963, SWAMY & LAKSHMANAN 1962, KUDRIASHOV 1964, HAMANN 1966, LAKSHMANAN 1972, usw.; siehe aber auch SOUÈGES 1954). Selbst aus den Abbildungen von SOUÈGES (1931, 1932) von *Anthericum ramosum* und *Muscari comosum*, die beide dem *Muscari*-Archetyp zugeordnet werden, läßt sich ersehen, daß die Plumula knapp oberhalb der Grenze zwischen ca und m und somit in ca liegt. Die Ermittlung der Bestimmung einer Zelle oder eines Zellkomplexes durch Untersuchung einer Entwicklungsreihe dürfte also schwierig sein, so daß unter anderem auch beim *Muscari*-Archetyp eine Nachuntersuchung notwendig erscheint.

Falls aber bei *Muscari*, *Endymion* und *Scilla* die Plumula von ca gebildet wird, wäre der Embryo nach SOUÈGES (siehe CRÉTÉ 1963) dem *Senecio*-Archetyp (Megarchetyp II, 1. Gruppe, erste Tetrade in A_2) zuzuordnen. In bezug auf die Terminologie nach JOHANSEN (1950) ergibt sich keine Änderung. Schon SCHNARF diskutierte bereits 1929 diese Problematik und kam zu dem Schluß, daß diese Frage einer sorgfältigen Bearbeitung bedarf, die offensichtlich bis heute nicht mit der erforderlichen Gründlichkeit erfolgt ist.

Das Elaiosom

Die Entwicklung des Elaiosoms fällt bereits in einen Entwicklungsabschnitt, der aus Gründen der Fragestellung und auch der Methodik nicht mehr im Detail untersucht wurde. Die wesentlichsten Fakten sind bereits von SPETA dargelegt worden. Auffallend ist, daß die ontogenetische Herkunft des Elaiosoms in der Gattung *Scilla* sehr unterschiedlich ist:

Nach SPETA (1971, 1972, 1974 b, 1976 a, 1976 b, 1976 c, 1980) und BRESINSKY (1963) entsteht das Elaiosom bei *Scilla bifolia* s. l. inklusive der früheren Gattung *Chionodoxa* BOISS. ganz gleich, nämlich aus dem Exostom unter Endopolyploidisierung der Epidermiszellen und, in geringerem Maße, der darunterliegenden Zellen (siehe auch Abb. 7 e, f, 51 b—d). Bei *Scilla messeniaca* entwickelt es sich aus dem dem Exostom benachbarten Teil der Raphe (SPETA 1971, 1972, 1974 a). Bei *Scilla siberica* geht es aus dem Exostom und dem dem Exostom angrenzenden Raphenteil hervor (SPETA 1971, 1972, GREILHUBER & SPETA 1978, SPETA 1980). Bei *Scilla amoena* und *Scilla ingridae* ist das Elaiosom stark reduziert und nur andeutungsweise entlang der Raphe erkennbar (SPETA 1971, 1972, 1976 d, GREILHUBER & SPETA 1978, SPETA 1980). Bei *Scilla mischtschenkoana* entwickelt sich die ganze Raphe zu einem großen Elaiosom (SPETA 1971, 1972, GREILHUBER & SPETA 1978, SPETA 1980). Bei *Puschkinia scilloides* vergrößern sich die Zellen der äußeren Epidermis des äußeren Integuments und bilden so das Elaiosom (Abb. 42 I, BRESINSKY 1963, SPETA 1971, 1972, 1976 a).

KOMAR (1974) bestreitet die Richtigkeit der Angaben von SPETA (1971, 1972) über die Herkunft des Elaiosoms bei *Chionodoxa* BOISS. Seiner Meinung nach entwickelt sich bei *Chionodoxa* BOISS. das Elaiosom aus dem Funikulus. Falls dieser Unterschied zwischen *Scilla bifolia* L. s.l. und *Chionodoxa* BOISS. zuträfe, wäre dies selbstverständlich ein schwerwiegendes Argument für die generische Selbstständigkeit von *Chionodoxa* BOISS., die ja von SPETA (1976 c) nicht zuletzt auf Grund der einheitlichen Samenmorphologie in die *Scilla bifolia*-Gruppe inkludiert wurde.

Meine Originalbeobachtungen zielten daher lediglich auf eine endgültige Klarstellung dieser strittigen Frage ab. Wie aus Abb. 7 e, f, 51b—d ersichtlich ist, besteht in der ontogenetischen Herkunft des Elaiosoms zwischen *Scilla bifolia* s.l. und *Chionodoxa* BOISS. (= *Scilla lucilliae*-Untergruppe) kein wie immer gearteter prinzipieller Unterschied. In beiden Fällen ist das Elaiosom eine Wucherung des Exostoms. Der Funikulus ist an der Bildung nicht beteiligt, KOMAR hat also mit seiner Kritik an SPETA unrecht. Wie SPETA (1976 a, 1980) wahrscheinlich richtig annimmt, dürfte KOMAR (1974, 1978) tatsächlich den Obturator als Vorläufer des Elaiosoms mißdeutet haben.

B. SPEZIELLER TEIL

Scilla kladnii SCHUR

Es gelangte Material rumänischer Herkunft (Dej und Baile 1. Mai) zur Untersuchung. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Jedes Fach des Fruchtknotens enthält meist 2, gelegentlich 1, in seltenen Fällen 3 Samenanlagen.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 2 a—g). Die jüngsten untersuchten Stadien zeigten lineare oder T-förmige Tetraden (Abb. 2 a, b), die Anfang bis Mitte September gebildet werden. Die chalazale Spore wird zur Embryosackzelle. Zum Zeitpunkt der Tetradenbildung besteht der Deckzellenkomplex aus zwei 2 (—4)-zelligen Schichten. Die Integumente umhüllen bereits den Nucellus, doch hat sich das innere Integument noch nicht zum Endostom geschlossen. Wie immer in der *Scilla bifolia*-Gruppe ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4-schichtig. Der übliche Obturator ist vorhanden. Die Differenzierung der Hypostase erfolgt während des Auskeimens der chalazalen Spore (Abb. 2 c).

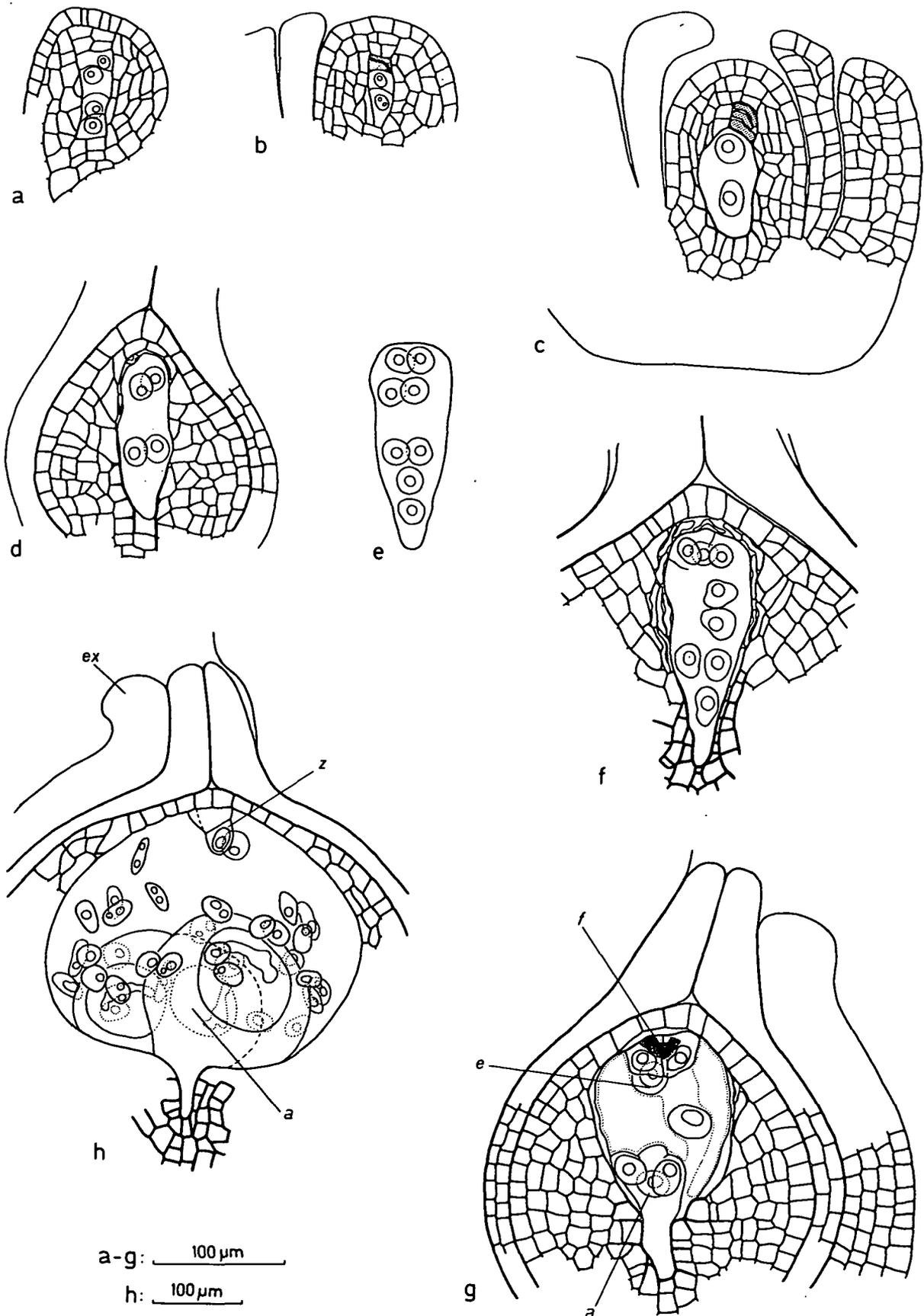


Abb. 2: *Scilla kladnii*. a—g Embryosackentwicklung, h Endosperm. a lineare Megasporentetrade, b Tetrade in T-Stellung, 2 mikropylare Sporen degeneriert, c 2-kerniger Embryosack, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, d 4-kerniger Embryosack, e 8-kerniger Embryosack, kurz nach der 3. Mitose, f beginnende Zellwandbildung im Embryosack, g Embryosack voll ausgebildet, Polkerne fusioniert, h Endosperm 32-kernig, die 3 Antipoden hochendopolyploid. Samenanlagen stets in Sagittalanzeige, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwuist = Anlage des Elaiosoms; f = Fadenapparat; z = Zygote; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—g Dej (Rumänien), h Baile 1. Mai (Rumänien). — Klärtechnik

Die 1. und oft auch die 2. Embryosackmitose erfolgt noch vor dem winterlichen Entwicklungsstopp (Abb. 2 c, d). Bis dahin wird auch die an den Embryosack angrenzende Deckzellenschicht resorbiert (Abb. 2 d). Ferner hat sich das innere Integument geschlossen und einen schnabelförmig verlängerten Endostombereich ausgebildet. Die Entwicklung des äußeren Integuments hält Schritt. Bis Ende Jänner oder Mitte Februar erfolgen keine weiteren Kernteilungen, jedoch wird die noch vorhandene Deckzellenschicht resorbiert.

Mitte bis Ende Februar spielt sich die 3. Embryosackmitose ab (Abb. 2 e), kurz darauf die Zellwandbildung (Abb. 2 f, g). In jungen organisierten Embryosäcken sind möglicherweise aus präparativen Gründen die Zellwandgrenzen nicht durchgehend feststellbar, doch lassen sich in etwas älteren Embryosäcken die Zellwände des Ei- und Antipodialapparates gut erkennen. Die 2 Polkerne vergrößern sich, kommen nebeneinander zu liegen (Abb. 2 f) und fusionieren noch vor der Anthese (Abb. 2 g). Die Synergiden besitzen apikal einen Fadenapparat. Die 3 Antipoden können noch vor der Anthese niedrig endopolyploid werden (Abb. 2 g). Besonders im Anschluß an die 3. Embryosackmitose bedingt die Volumenvergrößerung des Embryosacks eine vermehrte Degeneration seitlich liegender Nucelluszellen. Die Differenzierung des Leitbündels, welches in der Chalaza eventuell mit geringfügiger Verzweigung endet, erfolgt etwa zur Zeit der 3. Embryosackmitose.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Die Zygote bleibt längere Zeit ungeteilt, wie aus dem untersuchten Stadium mit 32 Endospermkernen ersichtlich ist (Abb. 2 h). Zu diesem Zeitpunkt sind beide Synergiden bereits degeneriert. Obwohl eine geringe Endopolyploidisierung der 3 Antipoden schon vor der Befruchtung erfolgte, werden hohe Endopolyploidiegrade erst während der frühen Endospermentwicklung erreicht (Abb. 2 h). Auch in unbefruchteten Embryosäcken werden die Antipoden hochendopolyploid, während der Eiapparat bald und der sekundäre Embryosackkern später degenerieren. Samenanlagen mit jungen Endospermstadien zeigen bereits den typischen Exostomwulst.

Scilla taurica (REGEL) FUSS

Es gelangte Material zur Untersuchung, das im Bot. Garten der Universität Cambridge kultiviert wird; es stammt ursprünglich aus dem Bot. Garten Leningrad, wo es ebenfalls kultiviert und in den Samenkatalogen dieser Institution geführt wird. Danach kann man annehmen, daß die Pflanzen von der Halbinsel Krim stammen. Die Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Jedes Fach des Fruchtknotens enthält ca. 6 Samenanlagen.

Da im Untersuchungszeitraum eine einzige Zwiebel zur Blüte gelangte, beschränkten sich die Untersuchungen auf voll entwickelte Embryosäcke (Abb. 3 a, b). Deren Morphologie zufolge kann die Embryosackentwicklung nur nach dem *Drusa* I-Typus erfolgen.

Mit Beginn der Anthese (Ende März) wiesen die fertig organisierten Embryosäcke einen kompletten, normalen Eiapparat auf, wobei bei einem Teil der Samenanlagen die Synergiden einen Fadenapparat erkennen ließen. In der Eizelle konnten zum Teil Plastiden mit Reservestoffen beobachtet werden. Die zwei vergrößerten Polkerne fusionieren vor der Anthese. Knapp vor der Anthese fanden sich in wenigen Embryosäcken 11 intakte Antipoden (Abb. 3 a), in den meisten waren diese bereits kollabiert (Abb. 3 b, 49 a). Aufgrund der Antipodenzahl steht trotz der Untersuchungslücke fest, daß sich der Embryosack bei dieser Art nach dem *Drusa* I-Typus entwickelt. Außerdem ist die frühzeitige Degeneration der Antipoden typisch für die von mir untersuchten tetrasporen Scillen. Auch waren bei den anderen Arten mit tetrasporer Embryosackentwicklung die Zellwände des Antipodialapparates selten so gut analysierbar wie dies in Abb. 3 a dargestellt ist. Es war in diesem Präparat weitgehend ersichtlich, daß jeder Antipodenkern in einer eigenen Zelle liegt.

Der Aufbau der befruchtungsreifen Samenanlage gleicht dem der anderen untersuchten Arten: Die Integumente umhüllen den Nucellus vollständig; das äußere Integument ist 4-schichtig, das innere ist 2-schichtig und hat einen schnabelförmig verlängerten Endostombereich ausgebildet. Die Deckzellen sind verschwunden, der Embryosack stößt direkt an die

Nucellusepidermis. Hypostase und Leitbündel sind entwickelt. — Die Endosperm- und Embryoentwicklung konnte wegen Materialmangels nicht untersucht werden.

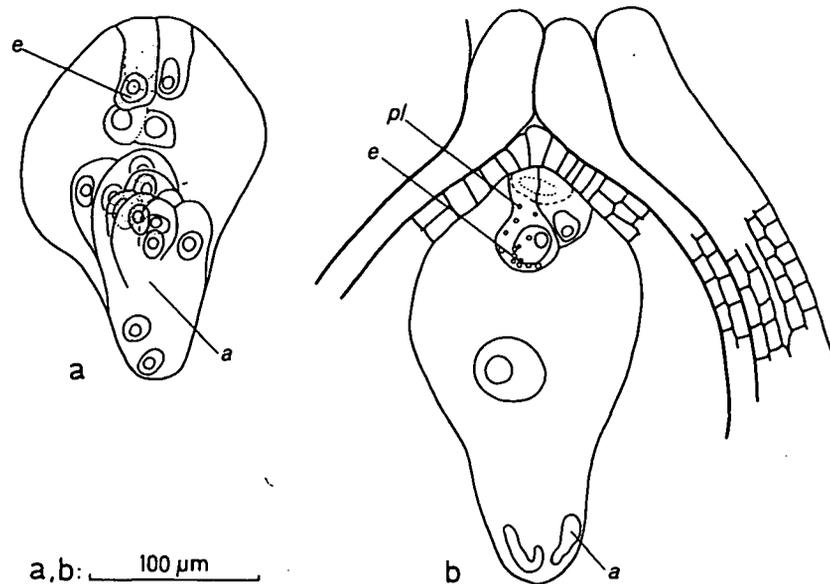


Abb. 3: *Scilla taurica*. a vollentwickelter Embryosack, Polkerne in Fusion, b etwas späteres Stadium, Polkerne fusioniert, Antipoden degeneriert. Samenanlagen in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; pl = Plastiden mit Stärke. Herkunft a, b Bot. Garten der Universität Cambridge. — Klärtechnik.

Scilla vindobonensis SPETA var. *vindobonensis*

Das Material sammelte ich beim Lusthaus in den Wiener Praterauen. Auf Grund des leicht zugänglichen Materials konnte diese Art besonders umfassend untersucht werden. Angewendet wurden die Klärtechnik, die Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik und die ME-KE-Quetschtechnik. — Pro Fruchtknotenfach konnten ca. 6 Samenanlagen gezählt werden.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Drusa* I-Typus (Abb. 4 a—m: Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik; 5 a—i: Klärtechnik). Bereits Anfang August stellt das jüngste Stadium einen jungen Nucellus dar (Abb. 5 a). Seine Epidermis bleibt auch in der weiteren Entwicklung einschichtig. Die primäre Archiesporzelle ist zum Teil bereits erkennbar. Mit Ende dieses Monats ist die Teilung der primären Archiesporzelle in sekundäre Archiesporzelle und primäre parietale Deckzelle bereits erfolgt, und zum Teil hat sich letztere wieder ein- bis zweimal antiklin geteilt (Abb. 5 b). Die Integumente sind in ihren Anlagen erkennbar. Wenig später (Anfang September) tritt die Embryosackmutterzelle in die meiotische Prophase ein (Abb. 4 b, 5 c). Das Meioseprodukt ist eine 4-kernige Coenomegaspore. Jetzt besteht der Deckzellenkomplex aus zwei bis drei Schichten, in jeder liegen (1) — 2 (— 4) Zellen. Die Hypostase ist bereits zart differenziert. Die anatrophe Krümmung ist weitgehend abgeschlossen, die Integumente umhüllen den Nucellus, doch hat sich das innere Integument noch nicht zum Endostom geschlossen. So wie es für die *Scilla bifolia*-Gruppe charakteristisch ist, besteht das innere Integument aus 2 Schichten, das äußere aus 4 (— 5). Ein Obturator ist vorhanden (Abb. 5 d—f).

Ausnahmsweise kann es bei *Scilla vindobonensis* zu Kernverschmelzungen während der Meiose kommen, was ich aus der Beobachtung eines 3-kernigen Embryosacks schließe; wahrscheinlich sind in ihm die zwei mittleren Anaphaseplatten der Anaphase II verschmol-

zen. Als weitere seltene Abnormität fand ich einen 2-kernigen Embryosack, dessen Kerne nebeneinander lagen und jeder mindestens diploid war, wie aus der Zweizahl der Nukleolen hervorging.

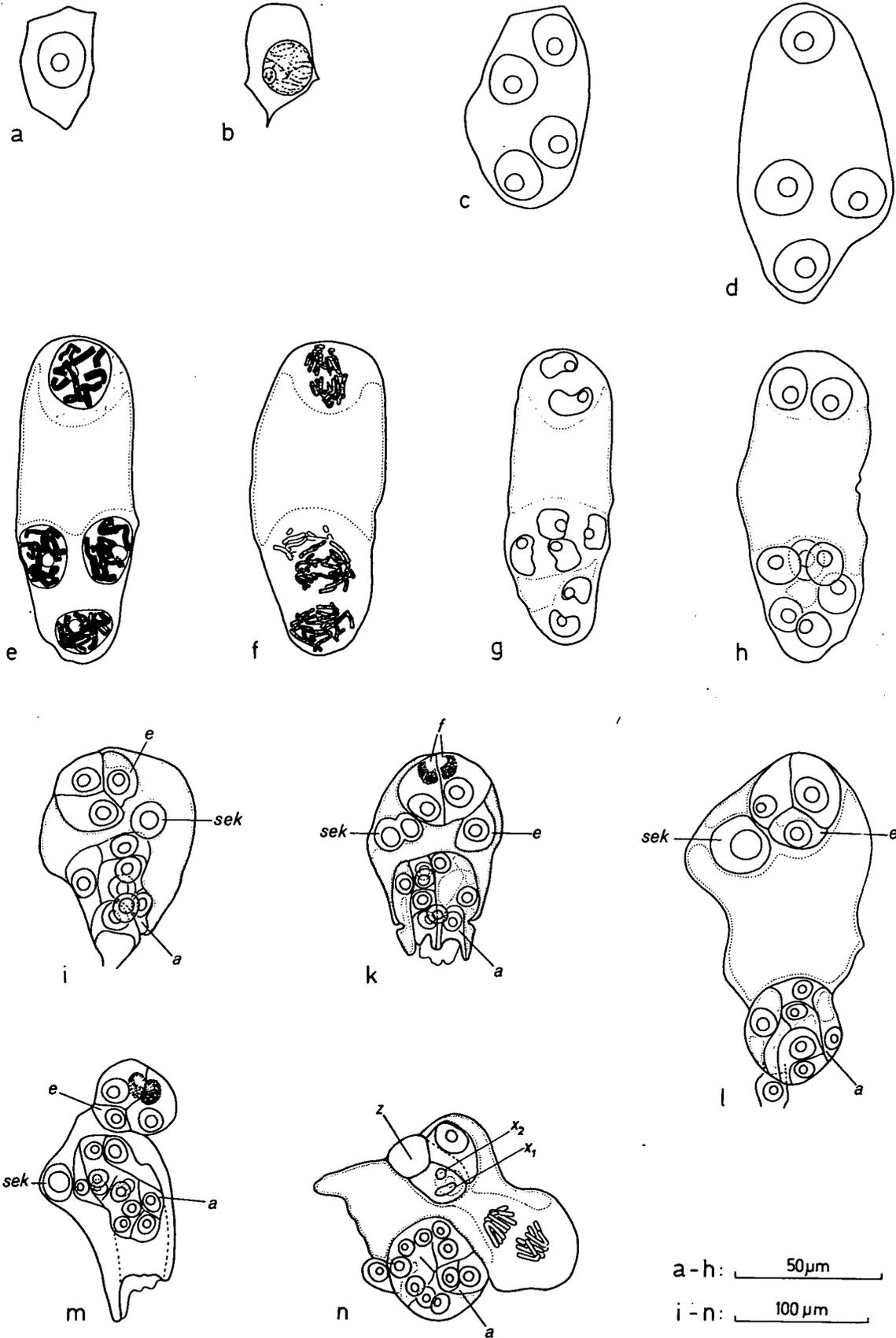
Während der nächsten 2 Monate keimt die Coenomegaspore unter Vakuolenbildung (Abb. 4 c, 45 a) aus, die Megasporenkerne nehmen 1 + 3 Stellung ein (Abb. 4 d, 5 g, 45 b, 48 b). Oft ist bis zu diesem Zeitpunkt die dem Embryosack anliegende Deckzellenschicht bereits degeneriert. Auch weitere, den Embryosack umgebende Nucelluszellen beginnen sich aufzulösen. Das innere Integument beginnt sich mikropylar zu schließen. Anfang Dezember vollzieht sich die 1. Embryosackmitose (Abb. 4 e—h, 5 h, 45 c—e). Neben der üblichen 2 + 6 Stellung wurden gelegentlich nur 5 chalazale Kerne gezählt, von denen einer diploid zu sein schien. Das mikropylare Kernpaar und seine Nukleolen zeigen sich oft leicht vergrößert. Noch vorhandene Deckzellen kollabieren, sodaß der Embryosack alsbald direkt an die Nucellusepidermis stößt. Seitlich an ihn angrenzende Nucelluszellen werden fortschreitend vom heranwachsenden Embryosack zerdrückt.

Nach der Winterpause kommt es im Februar — die Blattspitzen sind bereits sichtbar — zur 2. Embryosackmitose (Abb. 5 i). Die Kerne des Eiapparates sind oft leicht, die beiden Polkerne stärker vergrößert. Aufgrund von Teilungshemmung, Restitutionskernbildung oder auch Verschmelzung von Kernteilungsfiguren kann eine unterschiedliche Anzahl von Antipodenkernen (zwischen 5 und 11) vorliegen (Abb. 4 i—m). Diese Vorgänge finden sicherlich in den meisten Fällen beim letzten Teilungsschritt statt, da das vorhergehende Stadium vorwiegend 8 Kerne in 2 + 6 Stellung aufweist. Liegen weniger als 11 Antipoden vor, so können ein oder mehrere Antipodenkerne durch ein entsprechend größeres Volumen auffallen. Die Differenzierung des Leitbündels, welches in der Chalaza unter geringfügiger Verzweigung endet, erfolgt etwa zur Zeit der 2. Embryosackmitose.

An die 2. Embryosackmitose schließt sich bald die Organisierung der Embryosäcke (Abb. 4 i—m) an. Jede der beiden Synergiden enthält in der Regel einen Fadenapparat, der mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik eindeutiger identifizierbar ist als mit der Klärtechnik (Abb. 4 k, m). Die Eizelle enthält basal eine Vakuole (Abb. 4 l). Nach der Polkernfusion kann die Lage des sekundären Embryosackkerns in der Zentralzelle sehr variabel sein. Er kann zur Zeit der Anthese in der Nähe des Eiapparates liegen, er kann aber auch den Antipoden aufsitzen. Die Zellen der Antipoden sind keulenförmig und enthalten Vakuolen. Ob jeder Antipodenkern in einer eigenen vollständig abgegrenzten Zelle liegt, ließ sich nicht sicher entscheiden — man kann wohl annehmen, daß unvollständige Zellwände vorkommen können. Zur Zeit der Anthese sind die Antipoden meist noch vorhanden.

Der Befruchtungsvorgang konnte nicht beobachtet werden, hingegen wurden Embryosäcke kurz nach der Befruchtung vorgefunden (Abb. 4 n, 5 k—m, 50 a, b). Nach dem Eindringen des Pollenschlauchs in eine Synergide und der darauffolgenden Befruchtung kommt es zur baldigen Degeneration des Kerns der penetrierten Synergide. Außerdem bleibt der vegetative Kern des Pollenschlauchs in dieser Synergide liegen. Der degenerierte Synergidenkern (x_1) und der vegetative Kern des Pollenschlauchs (x_2), die sogenannten x-bodies, waren nur mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik zu sehen (Abb. 4 n). Die zweite Synergide degeneriert etwas später. Die Antipoden können nach der Befruchtung noch kurze Zeit erhalten bleiben (Abb. 4 n, 5 l, 6 a), sie degenerieren aber ebenfalls sehr bald (Abb. 5 k, 6 c). Ab dem 8-

Abb. 4: *Scilla vindobonensis*. a—n Embryosackentwicklung. a sekundäre Archesporzelle in praemeiotischer Interphase, b Embryosackmutterzelle in früher Prophase, c 4-kernige Coenomegaspore, d 4-kerniger Embryosack, 1 + 3 Stellung, e wie d, späte Prophase ($n = 9$), f Anaphase, die 3 chalazalen Spindeln quer, die mikropylare Spindel parallel zur Embryosackachse orientiert, g Telophase, 2 + 6 Stellung, h 8-kerniger Embryosack, i—m vollentwickelte Embryosäcke, Polkerne fusioniert, unterschiedliche Anzahl der Antipodenkerne (Zellwände im Antipodenbereich schlecht identifizierbar), n Embryosack kurz nach der Befruchtung (durch Präparation deformiert), penetrierte Synergide mit degeneriertem Kern (x_1) und vegetativem Kern des Pollenschlauchs (x_2), primärer Endospermkern in Anaphase. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; sek = sekundärer Embryosackkern; x_1, x_2 = x-bodies; z = Zygote. Herkunft a—n Lusthaus/Prater, Wien. — Glutaraldehyd, KE-Quetschtechnik.



Kern-Stadium des Endosperms waren sie kollabiert, ohne irgendeine Polyploidisierung durchgemacht zu haben. Bei der Befruchtung verschmelzen der Eikern und ein Spermakern wie auch der sekundäre Embryosackkern und der zweite Spermakern im Interphasezustand (praemitotischer Befruchtungstyp).

Sehr bald nach der Befruchtung findet im Antipodenbereich die 1. Endospermteilung statt (Abb. 4 n, 5 k—m). Die nukleäre Endospermentwicklung konnte vom 1. bis zum 11. Teilungsschritt praktisch lückenlos verfolgt werden (Abb. 4 n, 5 k—m, 6 a—h, 7 a—c). Die Kerne liegen in einer Schicht rund um die Vakuole angeordnet. Die ersten Teilungen verlaufen streng synchron, etwa ab dem 6. Teilungsschritt laufen Teilungswellen von der Chalaza zur Mikropyle ab (Abb. 6 h, 7 c). Bei älteren Stadien (Abb. 7 c) hatte ich den Eindruck, daß die Teilungswellen zusätzlich auch von der ganzen Raphe her stimuliert werden. Anschließend an den 11. oder 12. Teilungsschritt im Endosperm werden Zellwände polygonal eingezogen, wobei der chalazale Bereich etwas voraneilt. Mit Beginn der Zellwandbildung hat der Same annähernd seine endgültige Größe erreicht.

Die Chromosomenzahl beträgt $3n = 27$ (Abb. 7 d). Nur einmal habe ich polyploide Endospermkerne im chalazalen Bereich des Embryosacks festgestellt (ca. 2048-Kern-Stadium). Ein abnormes Endosperm enthielt zahlreiche Kerne ganz unterschiedlicher Größe, der dazugehörige Embryo war 3-zellig und befand sich in Pro- bzw. Metaphase. Da ein prophasischer Kern 4 Nukleolen erkennen ließ, lag möglicherweise Tetraploidie vor.

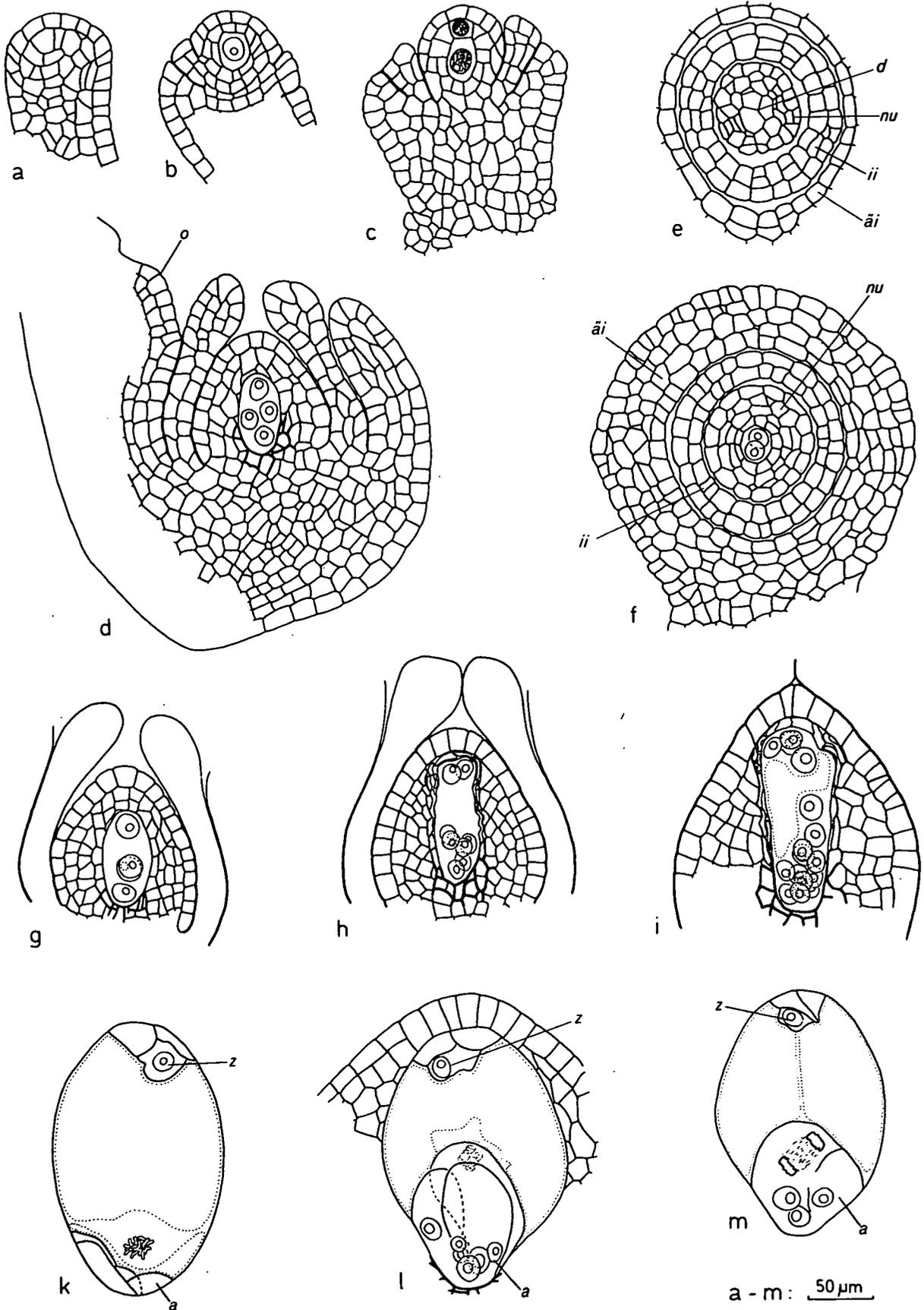
Die Proembryoentwicklung konnte ich bis zum 14-zelligen Stadium verfolgen (Abb. 7 g—n). Die Zellteilungen verlaufen im Proembryo nicht synchron. Die Zygote keimt aus, indem sich die basal liegende Vakuole vergrößert. Durch eine Querwand wird die Zygote in eine apikale Zelle ca und eine basale Zelle cb unterteilt (Abb. 7 g). Im nächsten Teilungsschritt (Abb. 7 h) teilt sich die apikale Zelle ca durch eine Längswand in 2 nebeneinanderliegende Zellen, die basale Zelle cb durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen ci und m (Abb. 7 i). Auch im nächsten Stadium hat sich jede der 4 Zellen geteilt (Abb. 7 k), sodaß die apikale Etage einen Quadranten bestehend aus 4 Zellen bildet. In der mittleren Etage m liegen 2 Zellen. Aus der basalen Zelle ci sind die Zellen n und n' hervorgegangen (Abb. 7 l, m). Im letzten beobachteten Stadium haben sich die 4 Quadrantenzellen längs geteilt, die oberste Etage q besteht nun aus 8 Zellen. In der mittleren Etage m sind durch Längswände 4 Zellen entstanden, n und n' haben sich noch nicht weiter geteilt (Abb. 7 n). In allen Embryonalstadien enthält die jeweils basal liegende Zelle mikropylar eine deutlich sichtbare Vakuole. Ein gelegentlich registrierter Plasmaeinschluß in der Basalzelle des Proembryos soll lediglich erwähnt werden (Abb. 7 g, h, m).

Die Sequenz der Teilungsschritte in Proembryo und Endosperm relativ zueinander wird in Tabelle 4 dargestellt.

Proembryo	1	2		4	8	?	16(14)	~ 30		
Endosperm	4	8	32	64	128	256	512	1024	2048	zellulär

Tabelle 4: *Scilla vindobonensis*. Die Zahlen bezeichnen die Anzahl der Kerne bzw. Zellen in Endosperm und Proembryo. Die Mitose des Proembryos von 8 auf 16 Zellen konnte nicht festgelegt werden.

Abb. 5: *Scilla vindobonensis*. a—i Entwicklung der jungen Samenanlage und des Embryosacks, k—m 1. Endospermmitose. a sehr junge Samenanlage, b junge Samenanlage in Differenzierung, primäre parietale Zelle bereits antiklin geteilt, sekundäre Archesporzelle in praemeiotischer Interphase, Integumentanlagen erkennbar, leichte anatrophe Krümmung, c Embryosackmutterzelle in meiotischer Prophase, Deckzelle in mitotischer Prophase, d Samenanlage sagittal, 4-kernige Coenomegaspore, e, f wie d, optische Querschnitte ein und derselben Samenanlage, e in Höhe der 3 Deckzellen, f in Höhe der 2 mikropylaren Megasporonenkerne, g 4-kerniger Embryosack, 1 + 3 Stellung, h 8-kerniger Embryosack, 2 + 6 Stellung, i 16-kerniger Embryosack vor Zellwandbildung, Polkerne bereits etwas vergrößert, k—m 1. Endospermmitose, k Metaphase, Antipoden degeneriert, l frühe Anaphase, Antipoden noch nicht kollabiert, m Telophase, Antipoden in Degeneration. Samenanlagen partiell dargestellt. a = Antipoden; äi = äußeres Integument; d = 3 Deckzellen; ii = inneres Integument; nu = Nucellus; o = Obturator; z = Zygote. Herkunft a—m Lusthaus/Prater, Wien. — Klärtechnik



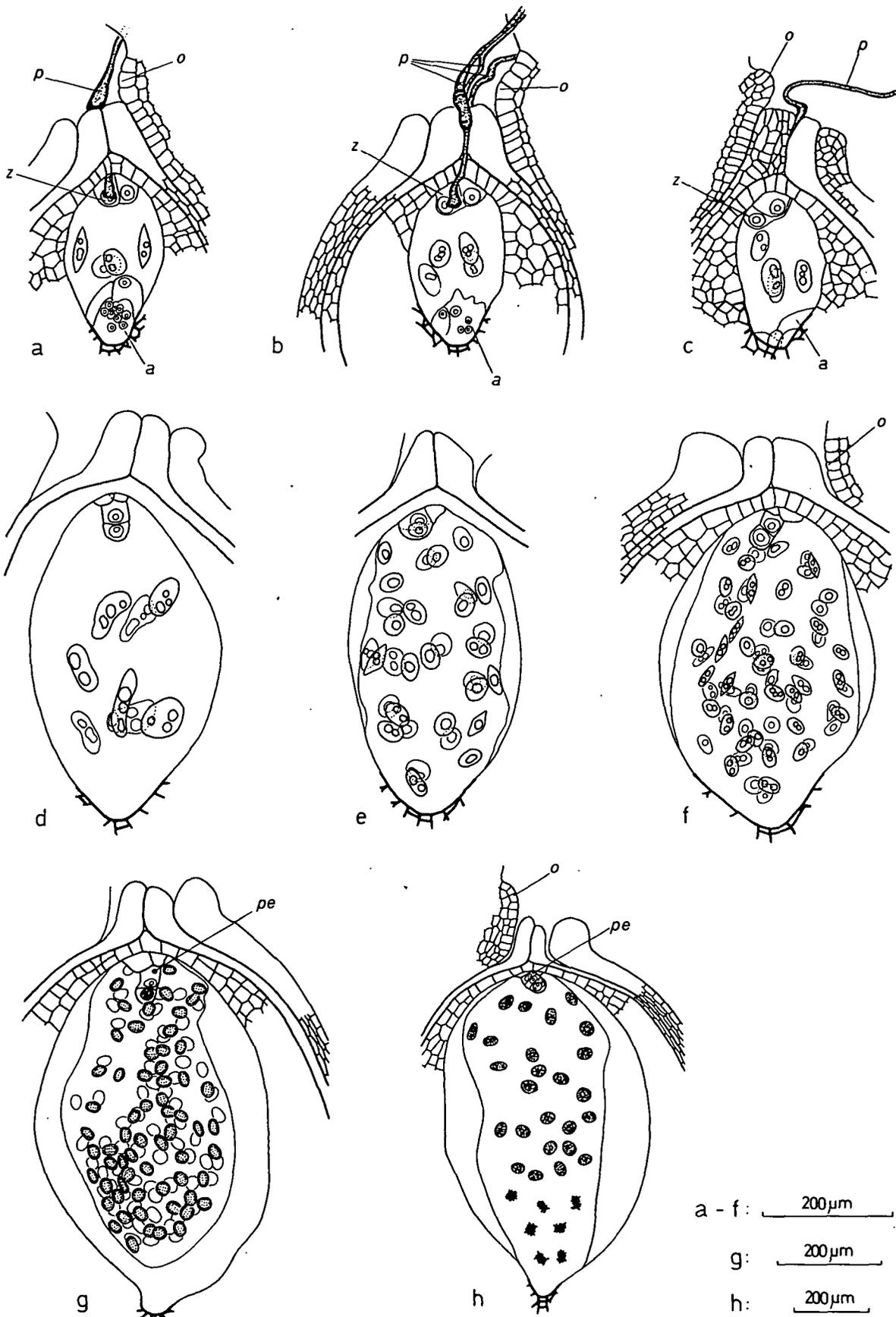


Abb. 6: *Scilla vindobonensis*. a—h frühe Endospermentwicklung und junger Proembryo. a—c Endosperm 4-kernig, Antipoden in unterschiedlichen Degenerationsstufen (Zellwände der Antipoden schlecht identifizierbar), d Endosperm 8-kernig, Proembryo 2-zellig, e Endosperm 32-kernig, Proembryo 2-zellig, f Endosperm 64-kernig, Proembryo 2-zellig, g Endosperm 128-kernig, Proembryo 2-zellig, 1 Kern in Prophase, h Endosperm 8. Teilungsschritt (partiell dargestellt), Teilungswelle von der Chalaza zur Mikropyle; Proembryo 4-zellig. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; o = Obturator; p = Pollenschlauch; pe = auffälliger Plasmaeinschluß; z = Zygote. Herkunft a—h Lusthaus/Prater, Wien. — Klärtechnik

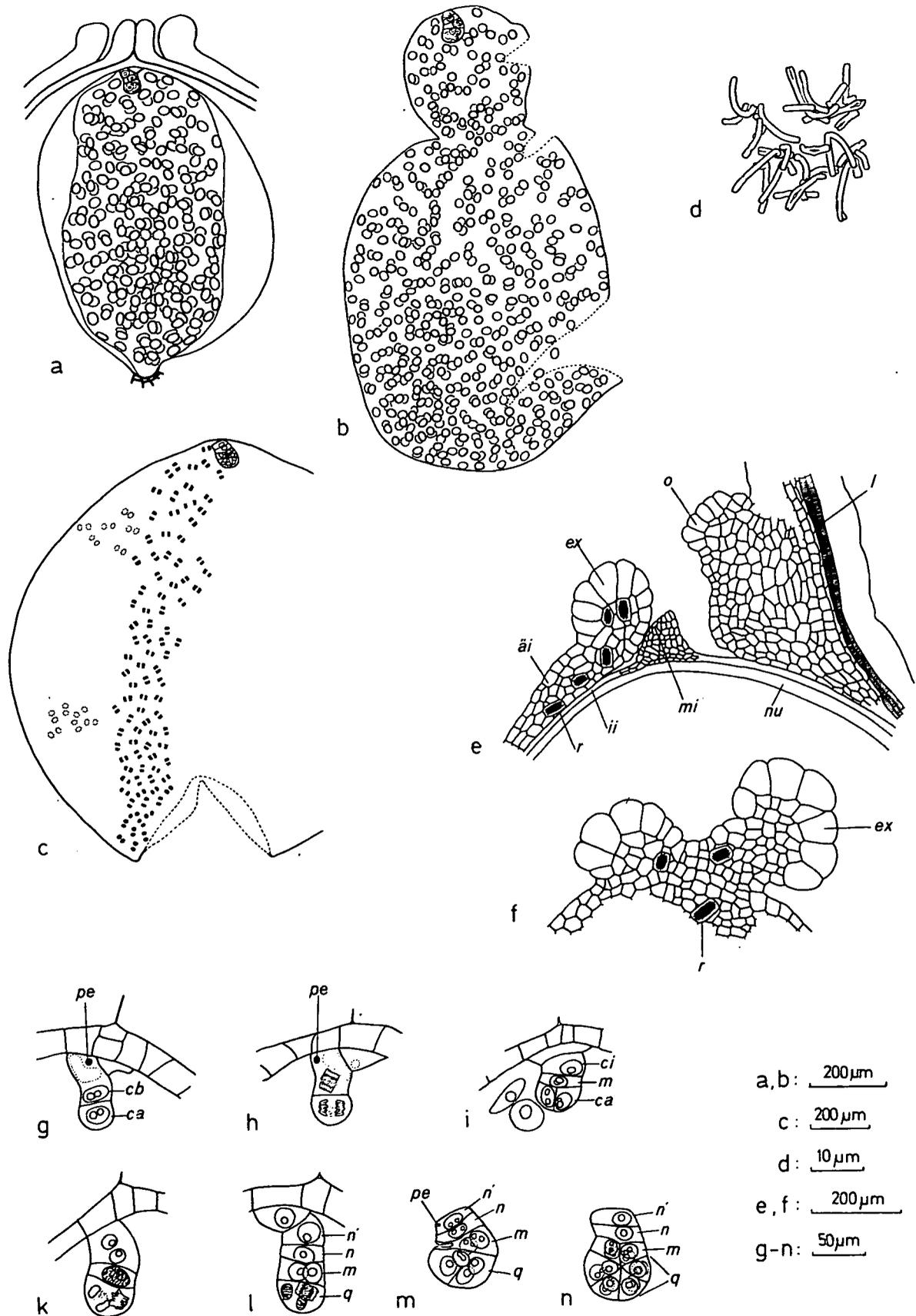


Abb. 7: *Scilla vindobonensis*. a—d Endosperm, e, f Elaiosom, g—n Proembryo. a Endosperm 256-kernig, Proembryo 4-zellig, b Endosperm 512-kernig, Proembryo 8-zellig (Endosperm durch Präparation zerrissen), c Endosperm, 11. Teilungsschritt, Oberseite des Präparats in Ana- bis später Telophase (voll), Unterseite in später Telophase bis Interphase (punktiert), (chalazales Ende bei Präparation aufgerissen), Proembryo 14-zellig, d Metaphase aus dem Endosperm ($3n = 27$), e, f Mikropylarbereich ein und derselben Samenanlage, e Sagittalschnitt, f Lateralschnitt parallel zur Sagittalebene durch das Exostom, g—n Proembryo. äi = äußeres Integument; ex = junges Elaiosom; ii = inneres Integument; l = Leitbündel; mi = Mikropylarkanal; nu = Nucellus; o = Obturator; pe = auffälliger Plasmaeinschluß; r = Raphidenzelle. Herkunft a—n Lusthaus/Prater, Wien. — a, e—l Klärtechnik, b, c, m, n Glutaraldehyd, KE-Quetschtechnik, d ME, KE-Quetschtechnik

Das Elaiosom entwickelt sich aus dem Exostom (Abb. 7 e, f). Ein sichtbarer Wulst desselben ist bereits während der frühen Endospermentwicklung vorhanden. Eine deutliche Vergrößerung, die auf endopolyploides Wachstum hauptsächlich der Exostomepidermis zurückzuführen ist, liegt jedenfalls in etwas späteren Entwicklungsstadien vor (Endosperm 2048 Kerne; Abb. 7 e, f). Wichtig ist, daß der Funikularbereich mit dem Obturator an der Zellvergrößerung nicht teilhat. Bis dahin sind die 2 Zellschichten des inneren Integuments weitgehend kollabiert. Die weitere Vergrößerung des Elaiosoms ist beträchtlich. Schließlich sitzt das Elaiosom dem reifen Samen wie eine wabig aufgeblasene, glänzend weiße Krause auf. An Zelleinschlüssen sind lediglich Raphidenbündel auffällig, die sich in der mikropylaren Hälfte des äußeren Integuments einschließlich des Elaiosoms befinden.

Scilla vindobonensis SPETA var. *montenegrina* (SPETA) SPETA

Das Material wurde bei Titograd in Montenegro (Jugoslawien) gesammelt. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Pro Fruchtknotenfach wurden ca. 6 Samenanlagen gezählt.

Diese Varietät wurde zum Zeitpunkt der Untersuchung als eigene Art aufgefaßt (SPETA 1976 e) und daher von mir eingehend analysiert. Heute wird sie, nicht zuletzt auf Grund der embryologischen und cytologischen Ergebnisse, als Varietät von *Scilla vindobonensis* angesehen (GREILHUBER 1978, SPETA 1980).

Die Embryosackentwicklung erfolgt nach dem *Drusa* I-Typus (Abb. 8 a—c). Die Endospermentwicklung ist nukleär (Abb. 8 d).

Die Ergebnisse zeigten im einzelnen keinerlei grundsätzliche Unterschiede zu *Scilla vindobonensis* var. *vindobonensis*. Erwähnt sei lediglich, daß die theoretische Höchstzahl von 11 Antipodenkernen nicht beobachtet wurde, sondern sich deren Anzahl zwischen 5 und 9 bewegte. Die Zygote ist während des 32-Kern-Stadiums des Endosperms noch ungeteilt, während bei *Scilla vindobonensis* var. *vindobonensis* in diesem Endospermstadium bereits ein 2-zelliger Proembryo vorliegt. Ausnahmsweise wurde einmal ein 3-schichtiges inneres Integument vorgefunden (Abb. 8 c).

Scilla voethorum SPETA

Das untersuchte Material wurde bei Kokaria auf der Insel Samos (Griechenland) gesammelt. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Jedes Fach des Fruchtknotens enthält 4 Samenanlagen.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Drusa* I-Typus (Abb. 9 a—e). Mitte Oktober zeigten die jüngsten untersuchten Stadien junge Samenanlagen, deren Embryosackmutterzellen in Prophase waren (Abb. 9 a). Verglichen mit den anderen Arten findet die Meiose um ca. 1 Monat später statt. Zur Zeit der meiotischen Prophase liegt eine Deckzellenschicht mit 1 oder 2 Zellen vor. Die Integumente beginnen sich zu differenzieren. Die Meiose verläuft typusgemäß acytokinetisch, es resultiert eine 4-kernige Coenomegaspore (Abb. 9 b). Inzwischen hat sich durch perikline Teilung eine 2. Deckzellenschicht gebildet (in Abb. 9 b bereits in Degeneration). Wenn die Coenomegaspore allmählich auskeimt, hat sich das innere Integument mikropylar bereits geschlossen. Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4-, oft auch 5-schichtig. Die Hypostase und der Obturator sind entwickelt.

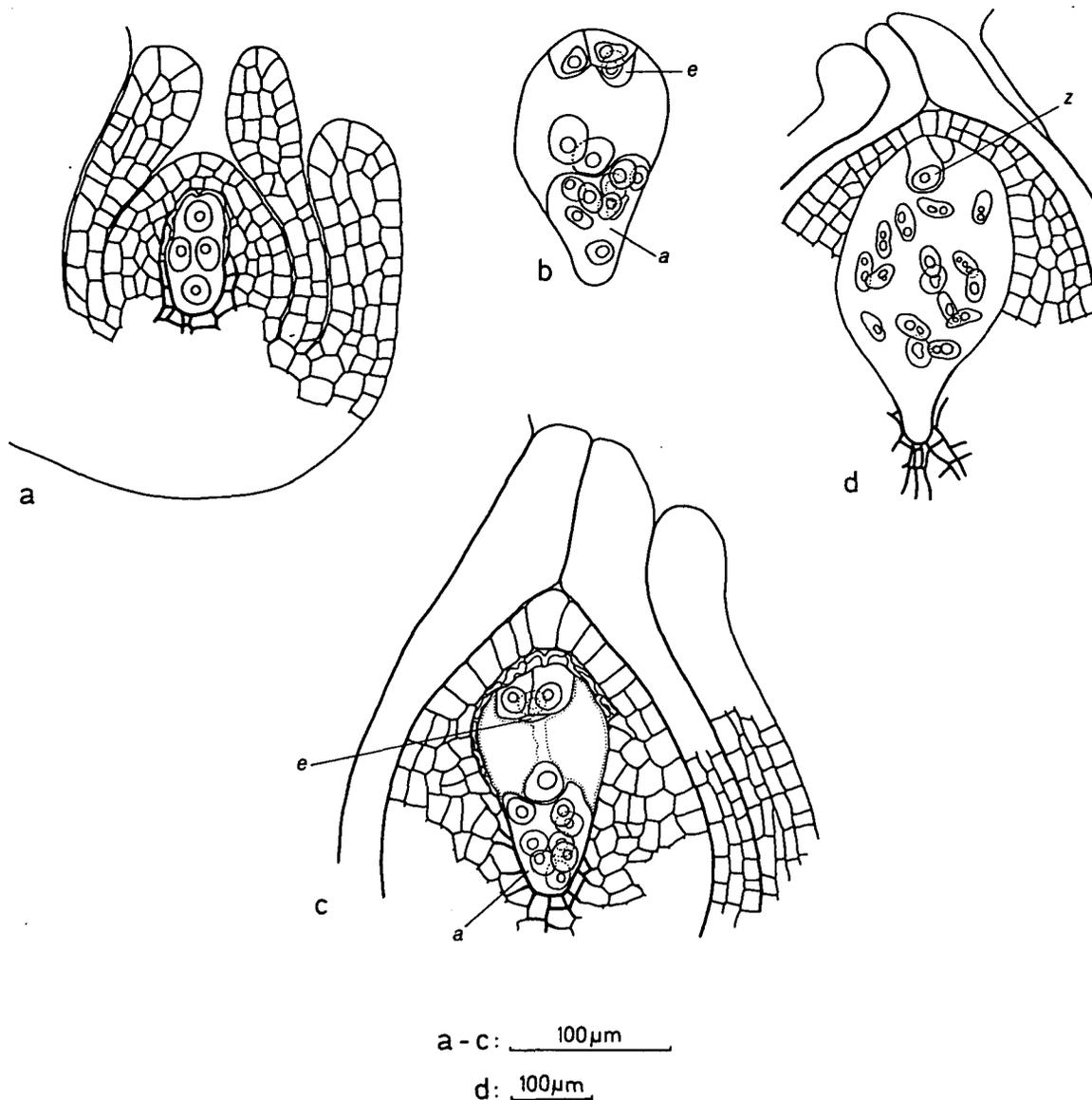


Abb. 8: *Scilla vindobonensis* var. *montenegrina*. a) junge Samenanlage mit 4-kerniger Coenomegaspore, Integumente und Hypostase bereits ausgebildet, b) vollentwickelter Embryosack (Zellwände der Antipoden schlecht identifizierbar) c) etwas späteres Stadium, Polkerne fusioniert, d) Endosperm 16-kernig, Antipoden degeneriert. Samenanlagen stets in Sagittalanzeige, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; z = Zygote. Herkunft a—d Titograd, Monenegro. — Klärtechnik

Der Materialumfang bedingte, daß erst wieder Knospen knapp vor der Anthese untersucht werden konnten. Die Samenanlagen enthielten bereits fertig organisierte Embryosäcke (Abb. 9 c — e). Der normal ausgebildete Eiapparat zeigte die Synergiden mit jeweils einem apikal liegenden Fadenapparat (Abb. 9 c, 51 a). Die Polkerne waren bereits fusioniert. In diesem Stadium können die Antipoden noch vorhanden sein (Abb. 9 d), sie kollabieren aber meist schon vor der Anthese (Abb. 9 e). Die Zellwände der Antipoden waren schwer analysierbar, es ist nicht zu entscheiden, ob dies auf fehlende oder unvollständige Ausbildung zurückzuführen ist. Das innere Integument hat den charakteristisch schnabelförmig verlängerten Endostombereich ausgebildet. Der Embryosack grenzt bereits direkt an die Nucellusepidermis, da Deckzellen und benachbarte Nucelluszellen bereits der Degeneration anheim gefallen sind.

Die Endosperm- und Embryoentwicklung konnte wegen Materialmangels nicht untersucht werden.

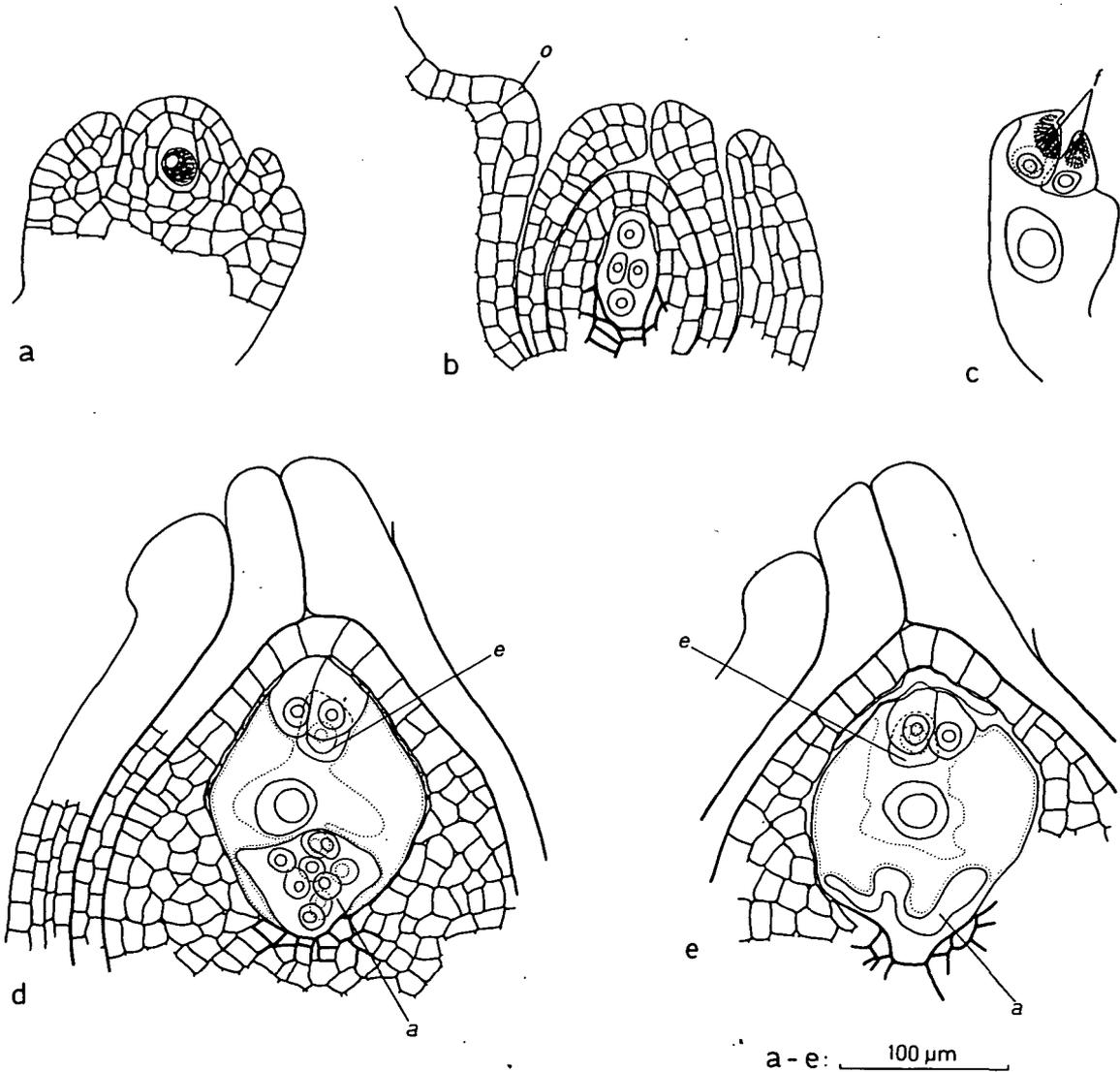


Abb. 9: *Scilla voethorum*. a junge Samenanlage, Embryosackmutterzelle im Zygotän, primäre parietale Zelle antiklin geteilt (in Deckung), Integumentanlagen erkennbar, b 4-kernige Coenomegaspore, Hypostase differenziert, c Teil eines Embryosacks, Synergiden mit Fadenapparat, d vollentwickelter Embryosack, Polkerne fusioniert, (Zellwände der Antipoden schlecht identifizierbar), e wie d, jedoch Antipoden bereits degeneriert. Samenanlagen mit Ausnahme von a und c in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; o = Obturator. Herkunft a — e Samos, Kokaria. — Klärtechnik

Scilla ressliei SPETA

Das Material war bei Akyarma, Prov. Ankara (Türkei) gesammelt worden. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Jedes Fach des Fruchtknotens enthält ca. 8 — 10 Samenanlagen.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Drusa*-I-Typus (Abb. 10 a — c). Die jüngsten untersuchten Stadien zeigten 4-kernige Coenomegasporen, die im Laufe des Septembers gebildet werden (Abb. 10 a). In diesem Stadium liegen zwei 1 — 2-zellige Deckzellenschichten vor. Die Integumente umhüllen bereits den Nucellus, doch hat sich das innere Integument noch nicht zum Endostom geschlossen. Die Hypostase und auch der Obturator sind bereits angelegt. Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4-schichtig, wie das in der *Scilla bifolia*-Gruppe die Regel ist. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist vollzogen.

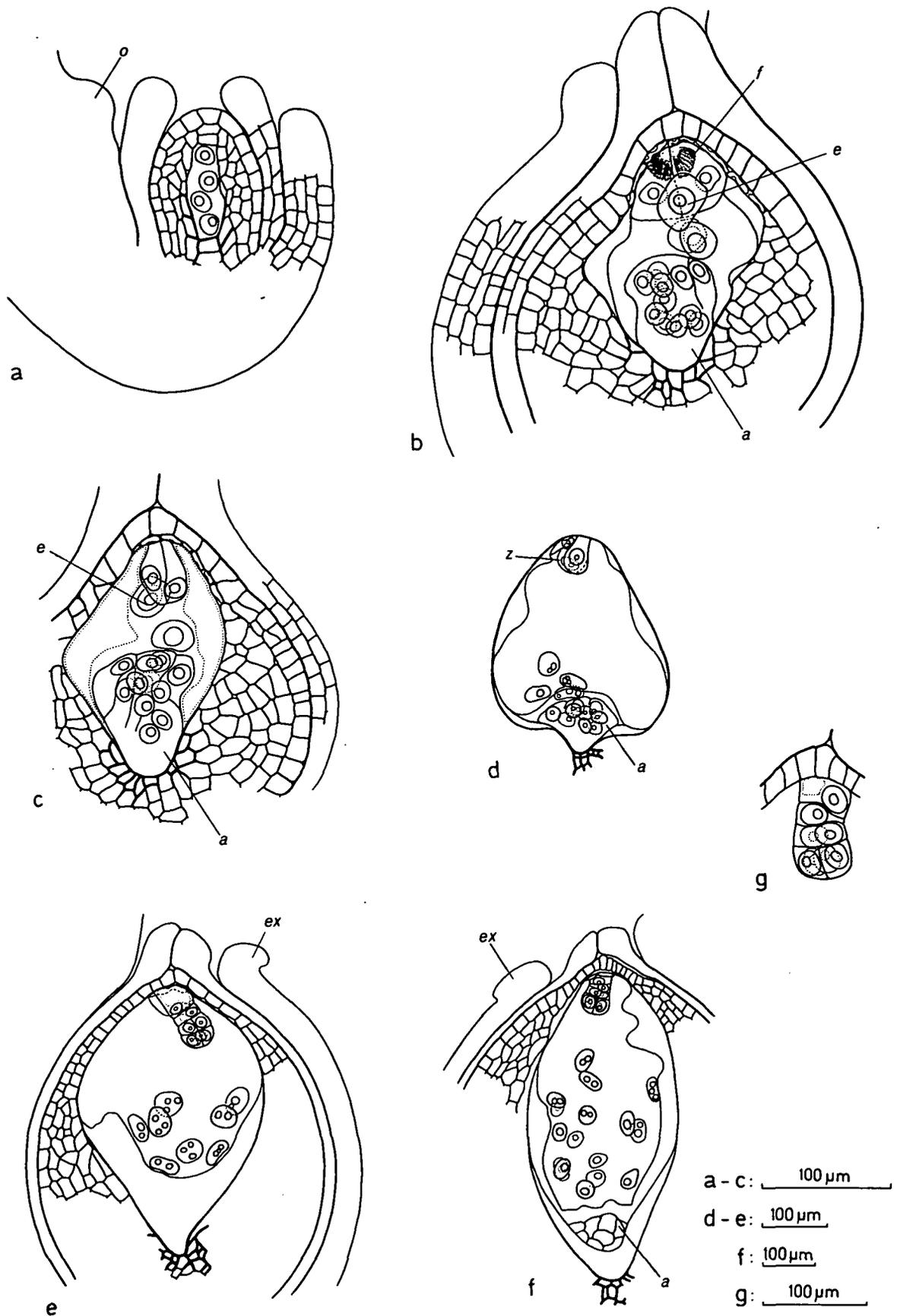


Abb. 10: *Scilla resilli*. a junge Samenanlage mit 4-kerniger Coenomegaspore, b voll entwickelter Embryosack (Zellwände der Antipoden schlecht identifizierbar), c etwas späteres Stadium, Polkerne fusioniert, d Endosperm 4-kernig, e Endosperm 8-kernig, Proembryo 8-zellig, Antipoden degeneriert, f Endosperm 16-kernig, Proembryo 8-zellig, Antipoden degeneriert, g Proembryo 8-zellig. Samenanlagen stets in Sagittalanzeige, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; f = Fadenapparat; o = Obturator; z = Zygote. Herkunft a—g Akyarma, Türkei. — Klärtechnik

Beim Austreiben der Blütenstände Anfang März wurden die nächsten Stadien fixiert. Die Embryosäcke sind dann bereits organisiert (Abb. 10 b, c). Die Synergiden lassen meist apikal einen Fadenapparat erkennen. Die beiden vergrößerten Polkerne fusionieren vor der Anthese. Die Maximalzahl von 11 Antipoden ist sehr häufig anzutreffen, selten sind weniger vorhanden. Der Antipodialapparat ist zellig gegliedert, doch war nicht abzuklären, ob die Zellzahl der Kernzahl entsprach, d. h. ob die Zellwände vollständig waren oder teilweise fehlten. Als Abnormität wurde ein Embryosack mit einem 15-kernigem Antipodialapparat und einem einzigen Polkern gefunden; ein intakter Eiapparat fehlte vollkommen. Der voll entwickelte Embryosack grenzt mikropylar direkt an die Nucellusepidermis, da die Deckzellenschichten und angrenzende Nucelluszellen desorganisiert sind. Der Endostombereich des inneren Integuments ist bereits schnabelförmig verlängert. Leitbündel ist differenziert und endet wie immer im chalazalen Bereich.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden, dagegen konnten sehr frühe Stadien der nukleären Endospermentwicklung beobachtet werden (Abb. 10 d—f, 49 b). Die Antipoden sowie auch eine Synergide sind sehr bald nach der Befruchtung degeneriert; die zweite Synergide folgt etwas später. Auffällig ist bei dieser Art, daß die Anfangsentwicklung des Proembryos im Verhältnis zum Endosperm schneller als bei den anderen *Scilla*-Arten vor sich gehen kann (Abb. 10 e, f). Wie Tabelle 5 zeigt, scheint die zeitliche Beziehung in der Entwicklung von Endosperm und Proembryo nicht sehr streng geregelt zu sein.

Zahl der Endospermkerne	Zahl der Embryozellen
4	1
8	1, 8
16	8
64	2, 4, 8
128	8
256	8

Tabelle 5: Gegenüberstellung der vorgefundenen Kern- bzw. Zellzahl in Endosperm und Proembryo bei *Scilla resslii*.

Der Aufbau des 2-, 4-, 8-zelligen (Abb. 10 g) Proembryos entspricht dem für diese Gruppe geltenden Entwicklungsschema (vgl. Abb. 1; Kapitel "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

Die ältesten untersuchten Stadien (junges Endosperm) ließen den Exostomwulst als Anlage des Elaiosoms deutlich erkennen (Abb. 10 e, f).

Scilla decidua SPETA

Es gelangte Material zur Untersuchung, das am Bolu-Paß, Prov. Bolu (Türkei) gesammelt worden war. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Pro Fruchtknotenfach sind ca. 5 — 6 Samenanlagen vorhanden.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 11 a, b). Die jüngsten untersuchten Stadien zeigten Tetraden, bei denen die chalazale Spore bereits vergrößert und die 3 mikropylaren degeneriert waren (Abb. 11 a). Zu diesem Zeitpunkt, Anfang Oktober, ist der Deckzellenkomplex aus zwei 2 — 3-zelligen Schichten aufgebaut. Die Hypostase ist differenziert, die Integumente umhüllen bereits des Nucellus, das innere beginnt sich mikropylar zu schließen. Auch bei dieser Art ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4 (— 5)-schichtig.

Der Materialumfang bedingte, daß erst wieder Knospen soeben austreibender Pflanzen (Anfang März) untersucht werden konnten. Die Samenanlagen enthielten bereits fertige organisierte Embryosäcke (Abb. 11 b). Diese wiesen einen kompletten, normalen Eiapparat auf, wobei die Synergiden einen Fadenapparat ausgebildet hatten. Die Polkerne waren größtenteils schon fusioniert. Die drei Antipoden enthielten bereits niedrig endopolyploide

Kerne. Die Deckzellen waren zerdrückt, der Embryosack grenzte bereits an die Nucellus-epidermis. So wie bei den anderen untersuchten Arten ist in diesem Entwicklungsstadium das Endostom geschlossen und schnabelförmig verlängert. Das Exostom weist bereits den charakteristischen Wulst auf, aus dem sich später das Elaiosom entwickelt. Das Leitbündel ist vorhanden.

Die Befruchtung wurde nicht beobachtet. Das Endosperm ist nukleär, und zwar lagen Stadien vor, bei denen bereits 128 bzw. 256 Endospermkerne vorhanden waren (Abb. 11 c). Die 3 Antipoden waren stark vergrößert, ihre Kerne hochendopolyploid. In diesen Samenanlagen bestand der Proembryo aus 4 Zellen (Abb. 11 c, d). Die 2. Mitose im Proembryo läuft während des 128- oder 256-Kern-Stadiums des Endosperms ab, die 3. während des 256- oder 512-Kern-Stadiums. Der Bau des 8-zelligen Proembryos entspricht dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (siehe Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

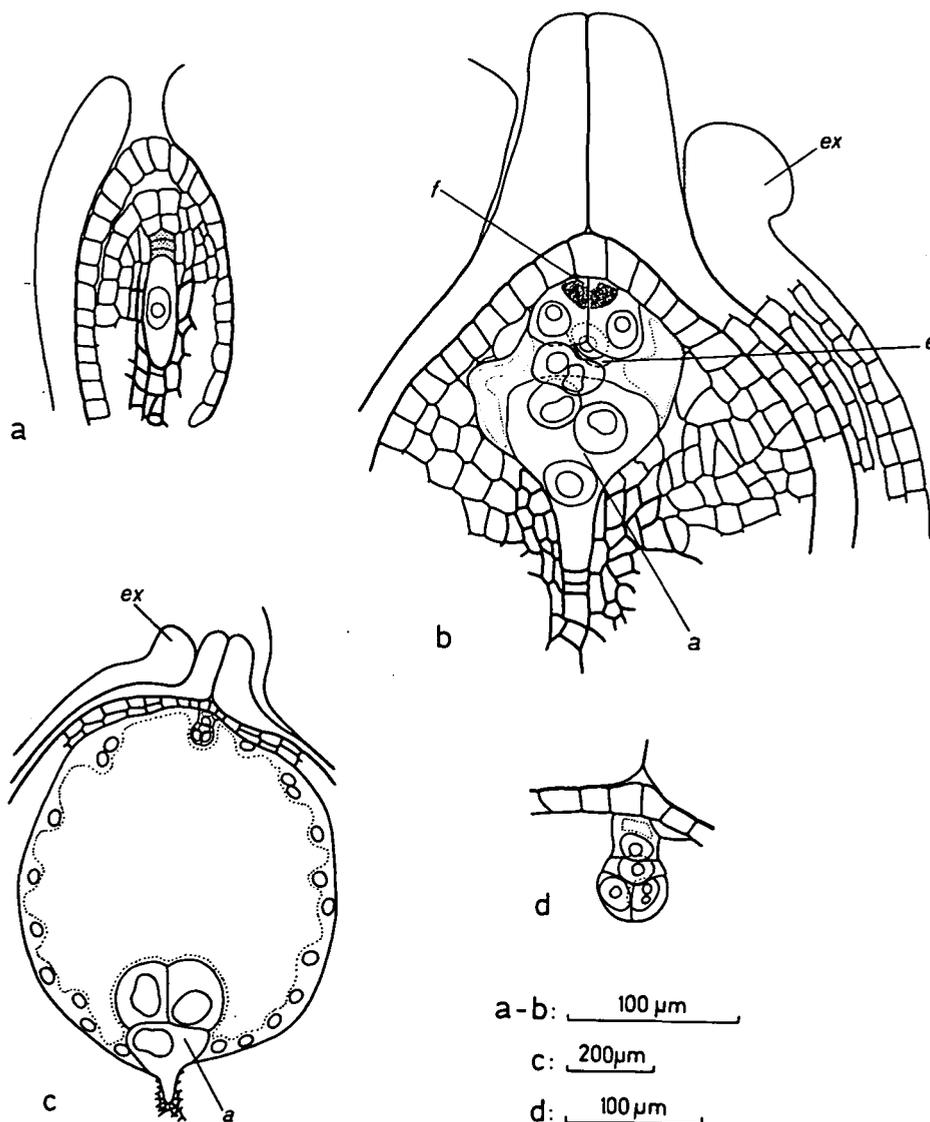


Abb. 11: *Scilla decidua*. a) junge Samenanlage, lineare Megasporentetrade, chalazale Spore vergrößert, die 3 mikropylaren degeneriert, b) voll entwickelter Embryosack, Polkerne fusioniert (Zellwände der Antipoden schlecht identifizierbar), c) Endosperm 256-kernig (optischer Schnitt), Proembryo 4-zellig, die 3 Antipoden hochendopolyploid, d) Proembryo 4-zellig. Samenanlagen stets in Sagittalanlage, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; f = Fadenapparat; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a — d Bolu-Paß (Türkei). — Klärtechnik

Übrigens sei erwähnt, daß in einigen Fällen Embryosäcke mit bereits 2, 4 und 8 Endospermkernen und 3 hochendopolyploiden Antipoden einen sichtlich degenerierten oder in Degeneration befindlichen Eiapparat enthielten, was vor allem am Fehlen eines gut differenzierten Ei- bzw. Zygotenkerns erkennbar war. An solchen Samenanlagen wurde auch nie ein Pollenschlauch gesehen, obwohl gesunde Samenanlagen dieses Entwicklungsstadiums stets einen oder mehrere Pollenschläuche zeigten. Es könnten also bei Unterbleiben der Befruchtung autonome Teilungen des sekundären Embryosackkerns vorliegen oder es könnte sich um eine Degeneration der Eiapparate nach einer doch erfolgten Befruchtung handeln, wobei man annehmen müßte, daß die Pollenschläuche während der Präparation verloren gegangen sind.

Scilla bulgarica SPETA

Es gelangte Material vom Locus classicus (Charmanli, Bulgarien) zur Untersuchung. Es wurde die Klärtechnik angewendet. — In jedem Fruchtknotenfach sind ca. 7 Samenanlagen ausgebildet.

Da nur wenig Material zur Verfügung stand, beschränkte sich die Untersuchung bei dieser Art auf voll entwickelte Embryosäcke (Abb. 12 a; Fixierungen Anfang März) und auf das junge Endosperm.

Es lagen Embryosäcke mit normalem Eiapparat, meist fusionierten Polkernen und bereits niedrig endopolyploiden, vergrößerten Antipoden vor (Abb. 12 a). Embryosäcke dieser Morphologie können entweder dem Normal-, dem *Allium*-, dem *Hyacinthoides*- oder dem *Adoxa*-Typ angehören. Da sich aber solche Embryosäcke bei allen Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe stets monospor nach dem Normaltyp entwickeln, ist es sehr wahrscheinlich, daß dies auch für *Scilla bulgarica* zutrifft.

Ähnlich wie bei einigen anderen Arten dieser Gruppe zeigen die Kerne der Synergiden teilweise Degenerationserscheinungen. Es handelte sich dabei um Knospen eben austreibender Pflanzen, sodaß Überalterung für dieses Phänomen nicht verantwortlich sein kann. In einem Teil der Synergiden konnte ein Fadenapparat beobachtet werden. Als Abweichungen vom Entwicklungsschema des Embryosacks wurde einmal ein 4-zelliger Antipodialapparat vorgefunden, wobei aus den Kerngrößen zu erschließen war, daß offensichtlich einmal eine Mitose anstelle einer Endomitose stattgefunden hat. Ein anderes Mal wurden zwei nebeneinanderliegende Eiapparate in einem Embryosack registriert.

Das Endosperm entwickelt sich nukleär (Abb. 12 b). Es wurden Endospermstadien mit 16 bis ca. 512 Kernen untersucht. Beide Synergiden sind während des 16-Kern-Stadiums des Endosperms bereits degeneriert. Die 3 Antipoden werden während der frühen Endospermentwicklung hochendopolyploid und zeigen teilweise ab dem 256-Kern-Stadium beginnende Degeneration. Der Proembryo (Abb. 12 c) wurde bis zum 8-Zell-Stadium untersucht. Seine Entwicklung erfolgt nach dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (vgl. Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

Die Korrelation von Proembryo- und Endospermstadien gibt Tabelle 6 wieder.

Proembryo	Endosperm
1	16
2	128
2	256
4	256
8	256, 512

Tabelle 6: Korrelation von Proembryo- und Endospermstadien bei *Scilla bulgarica* (untersucht wurden insgesamt 13 Samenanlagen)

Die Entwicklung der Samenanlage entspricht dem Bauplan der *Scilla bifolia*-Gruppe, insbesondere zeigt das Endostom in den Stadien vor der Anthese die typische schnabelförmige Verlängerung (Abb. 12 a). Während der frühen Endospermentwicklung ist der charakteristische Exostomwulst bereits vorhanden (Abb. 12 b). Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4-schichtig.

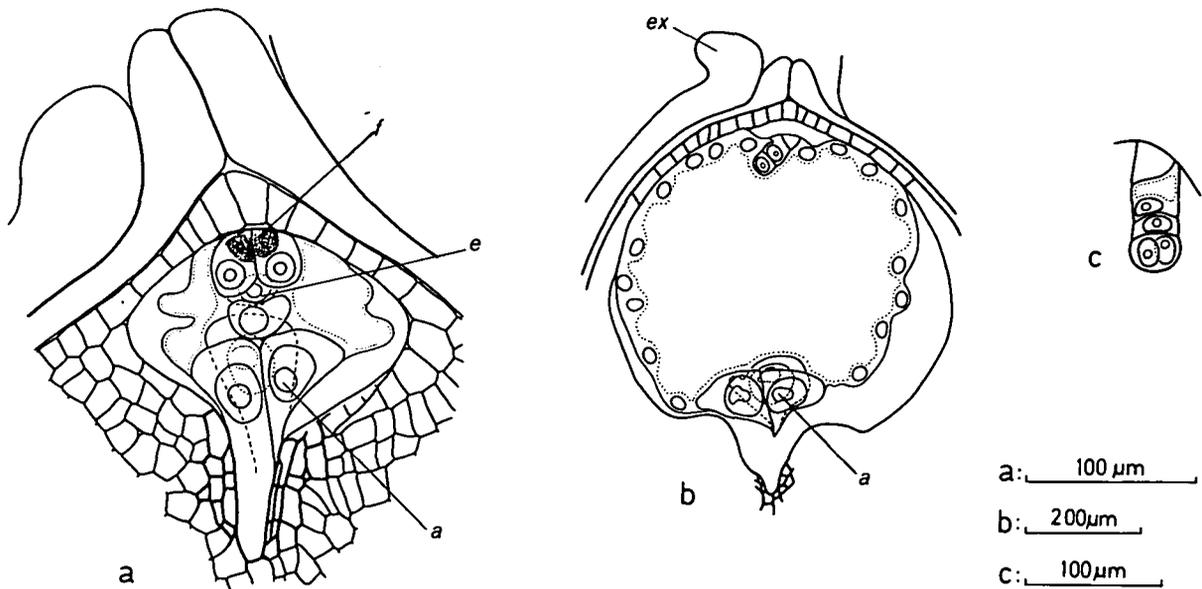


Abb. 12: *Scilla bulgarica*. a voll entwickelter Embryosack, Polkerne fusioniert, b Endosperm 256-kernig (optischer Schnitt), Proembryo 2-zellig, die 3 Antipoden hochendopolyploid, c Proembryo 4-zellig. Samenanlagen in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; f = Fadenapparat. Herkunft a — c Charmanli, Bulgarien. — Klärtechnik

Scilla bifolia L.

Es gelangte Material zur Untersuchung, das ich in den Donauauen bei Stopfenreuth (Niederösterreich) sammelte. Die embryologischen Untersuchungen wurden mit der Klärtechnik durchgeführt, die Zählung der Endosperm-Metaphasen mit der ME-KE-Quetschtechnik. — In jedem Karpell werden 4 bis 8 Samenanlagen angelegt.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 13 a — g). Sowohl Anfang als auch Ende August fixierte ich Blütenknospen, deren Samenanlagen Embryosackmutterzellen enthielten, die sich entweder in praemeiotischer Interphase oder meiotischer Prophase (Leptotän) befanden (Abb. 13 a, b). Gelegentlich beobachtete Prophasen in der Deckzelle praemeiotischer Samenanlagen dürften wahrscheinlich zu einer antiklinen Teilung führen (Abb. 13 a), da während der meiotischen Prophase nur einschichtige Deckzellenkomplexe gefunden wurden. In diesen Stadien ist das innere Integument als deutlicher Wulst angelegt, die Anlage des äußeren ist noch nicht identifizierbar. Eine leichte Biegung der Samenanlage deutet den Beginn der anatropen Krümmung an.

Im Material, das anfangs September fixiert wurde, war die Meiose abgelaufen, es fanden sich lineare oder T-förmige Tetraden (Abb. 13 c). Die chalazale Megaspore war in einem Teil der Samenanlagen bereits leicht vergrößert, sie wird zur Embryosackzelle; die 3 mikropylaren begannen eben erst zu degenerieren. Während des Tetradenstadiums hat der Deckzellenkomplex seine endgültige Anzahl von zwei bis drei Schichten aufgebaut. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist im Gange, beide Integumente umhüllen den

Nucellus teilweise. Wie für die *Scilla-bifolia*-Gruppe charakteristisch, ist das innere Integument 2-schichtig. Das äußere wird 4 (— 5)-schichtig. In dieser Phase beginnen sich die Zellwände der Hypostase zu differenzieren.

Zwei Monate später fixierte Stadien zeigten Samenanlagen, in denen noch 1-kernige, zu einem großen Teil aber schon 2-kernige Embryosäcke vorlagen (Abb. 13 d, 47 e). Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist nun abgeschlossen. Das innere Integument hat sich mikropylar geschlossen und bildet eine schnabelförmige Verlängerung, die sich später noch verstärkt. Ein Obturator ist differenziert. Auch die 2. Embryosackmitose erfolgt zumeist noch vor der winterlichen Entwicklungspause (Abb. 13 e, 47 f). Die dem Embryosack anliegende Deckzellenschicht wird vom heranwachsenden Embryosack zerdrückt. Im Jänner konnte in vielen Samenanlagen bereits die Differenzierung des Leitbündels beobachtet werden, andererseits fand ich im Februar Samenanlagen mit gleichweit entwickeltem Gametophyten, die noch kein Leitbündel differenziert hatten.

Unter den gegebenen Kulturbedingungen lief die 3. Embryosackmitose in der 1. Februarhälfte ab, denn im zu dieser Zeit fixierten Material fanden sich neben 4-kernigen Embryosäcken auch 8-kernige, die noch keine Zellwände ausgebildet hatten und solche, die eben Zellwände ausbildeten (Abb. 13 f) oder die bereits voll entwickelt waren. Der fertig ausgebildete Embryosack besteht aus einem normalen Eiapparat, 2 vergrößerten Polkernen und 3 zunächst haploiden Antipoden.

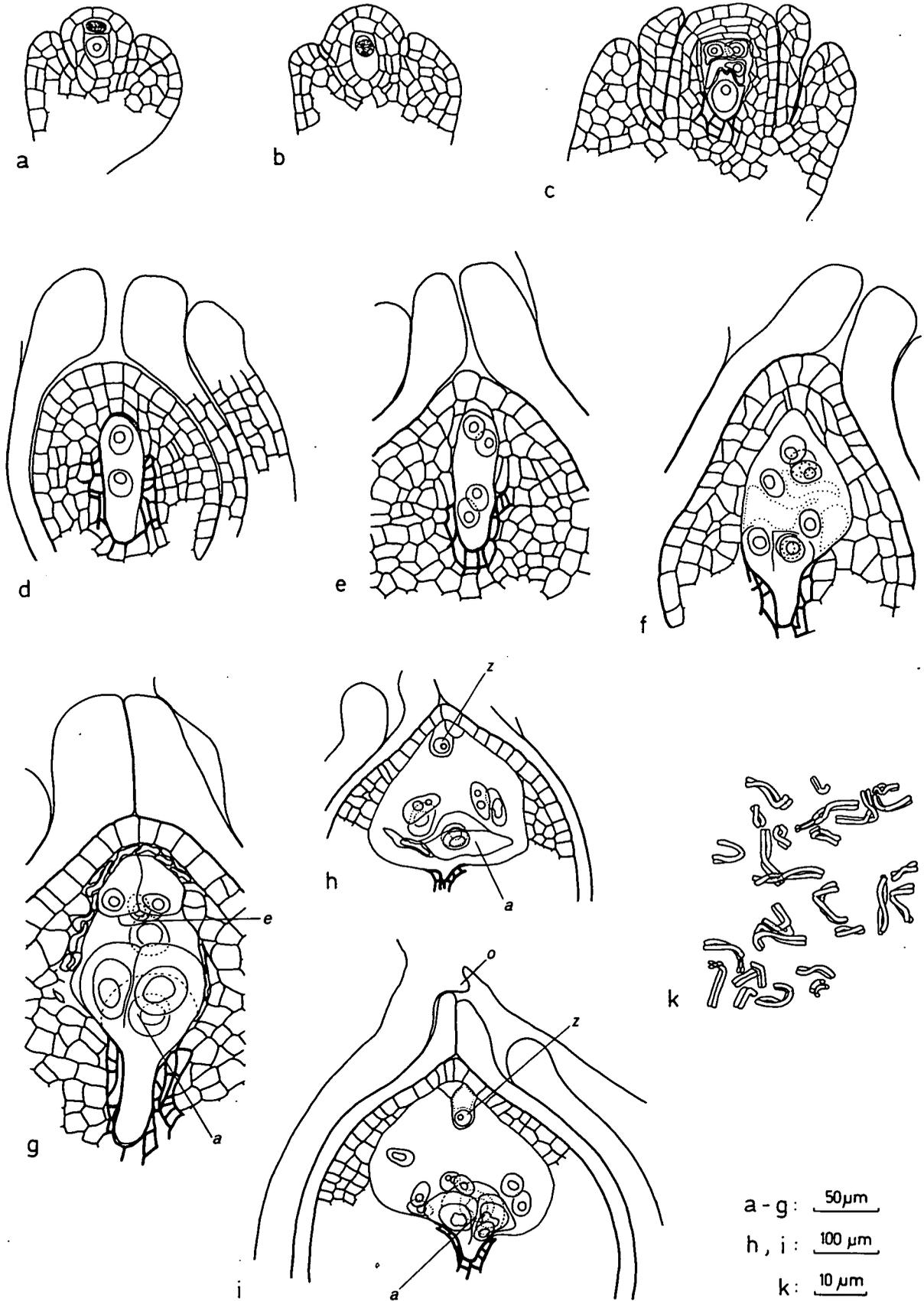
Bis zur Anthese Ende März verschmelzen die 2 Polkerne zum sekundären Embryosackkern (Abb. 13 g). Ebenfalls noch vor der Blütenöffnung werden die 3 Antipodenkerne deutlich endopolyploid (Abb. 13 g). Fadenapparate konnten nicht festgestellt werden. In diesem Stadium sind alle Deckzellen degeneriert, der Embryosack grenzt direkt an die Nucellus-epidermis. Als Ausnahme wurde in einer Samenanlage neben einem 8-kernigen Embryosack ein zusätzlicher 4-kerniger vorgefunden.

Der Befruchtungsvorgang konnte nicht beobachtet werden. Es wurden aber sehr frühe Stadien der Endospermentwicklung vorgefunden (Abb. 13 h, i): Es liegt der nukleäre Typ vor. Auch bei Stadien mit 16 Endospermkernen ist die Zygote noch ungeteilt. Schon ab dem 4-Kern-Stadium des Endosperms sind beide Synergiden degeneriert. Der Endopolyploidiegrad der 3 Antipoden steigt nach der Befruchtung meist noch erheblich an; es konnten aber auch schon bei diesen frühen Endospermstadien Anzeichen von Degeneration der Antipoden festgestellt werden (Abb. 13 h). Das Endosperm ist mit $3n = 27$ triploid (Abb. 13 k).

Scilla drunensis (SPETA) SPETA

Das Material wurde zu einem großen Teil bei Pucking bei Traun (Oberösterreich) gesammelt, ein kleiner Teil stammt von Thürnau (Oberösterreich). Alle Untersuchungen wurden mit der Klärtechnik durchgeführt. — In jedem Fruchtknotenfach befinden sich 5 bis 8 Samenanlagen.

Abb. 13: *Scilla bifolia*. a — g junge Samenanlagen und Embryosackentwicklung, h—k Endosperm. a sekundäre Archesporzelle in praemeiotischer Interphase, primäre parietale Zelle in mitotischer Prophase, Anlage des inneren Integuments eben identifizierbar, b Embryosackmutterzelle im Leptotän, c Megasporentetrade in T-Stellung, Integumente und Hypostase differenziert, d 2-kerniger Embryosack, e 4-kerniger Embryosack, f 8-kerniger Embryosack, Zellwandbildung, g Embryosack voll entwickelt, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden endopolyploid, h Endosperm 4-kernig, die 3 Antipoden degenerativ verändert, i Endosperm 8-kernig, die 3 Antipoden endopolyploid, k Metaphase aus dem Endosperm ($3n = 27$). Samenanlagen mit Ausnahme von c + k in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; o = Obturator; z = Zygote; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a — k Stopfenreuth, NÖ. — a — i Klärtechnik, k ME, KE-Quetschtechnik



Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 14 a — l). Etwa die Hälfte der Samenanlagen entwickelt sich völlig typusgemäß, der Rest zeigt verschiedenartige Abweichungen, wobei relativ oft mehr als 1 Megaspore zu einem Embryosack auskeimt und sich mehr oder weniger weit weiterentwickelt (Abb. 15 a — k); seltener liegt erhöhte Antipodenzahl vor (Abb. 15 l, m), oder die Embryosäcke sind eindeutig degenerativ verändert, was sich z. B. an der reduzierten Zahl ungleich großer Kerne oder an einem vollständigen Kollaps erkennen läßt.

Befunde zur Normalentwicklung

Anfang August zeigte sich die Samenanlage in Form eines jungen Nucellus (Abb. 14 a). Seine Epidermis ist einschichtig. Die primäre Archesporzelle läßt sich zum Teil bereits erkennen. Ende August fixierte Stadien zeigten Samenanlagen, in denen sich die Embryosackmutterzelle in meiotischer Prophase (Zygotän, Pachytän) befand (Abb. 14 b). Schon in diesem Stadium ist der Deckzellenkomplex bereits aus zwei Schichten aufgebaut, in jeder Schicht liegen meist 2 Zellen. Das innere Integument ist deutlich ausgebildet, das äußere beginnt sich eben zu differenzieren; die anatrophe Krümmung der Samenanlage befindet sich in ihrer Anfangsphase. In den Anfang September fixierten Samenanlagen fanden sich weitere Meiosestadien - Diplotän, Meta I, Telo I, Meta II (Abb. 14 c), Telo II (Abb. 14 d) — sowie lineare oder T-förmige Tetraden (Abb. 14 d, e). Inneres und äußeres Integument sind etwa so lange wie der Nucellus. Ein Obturator ist bereits erkennbar.

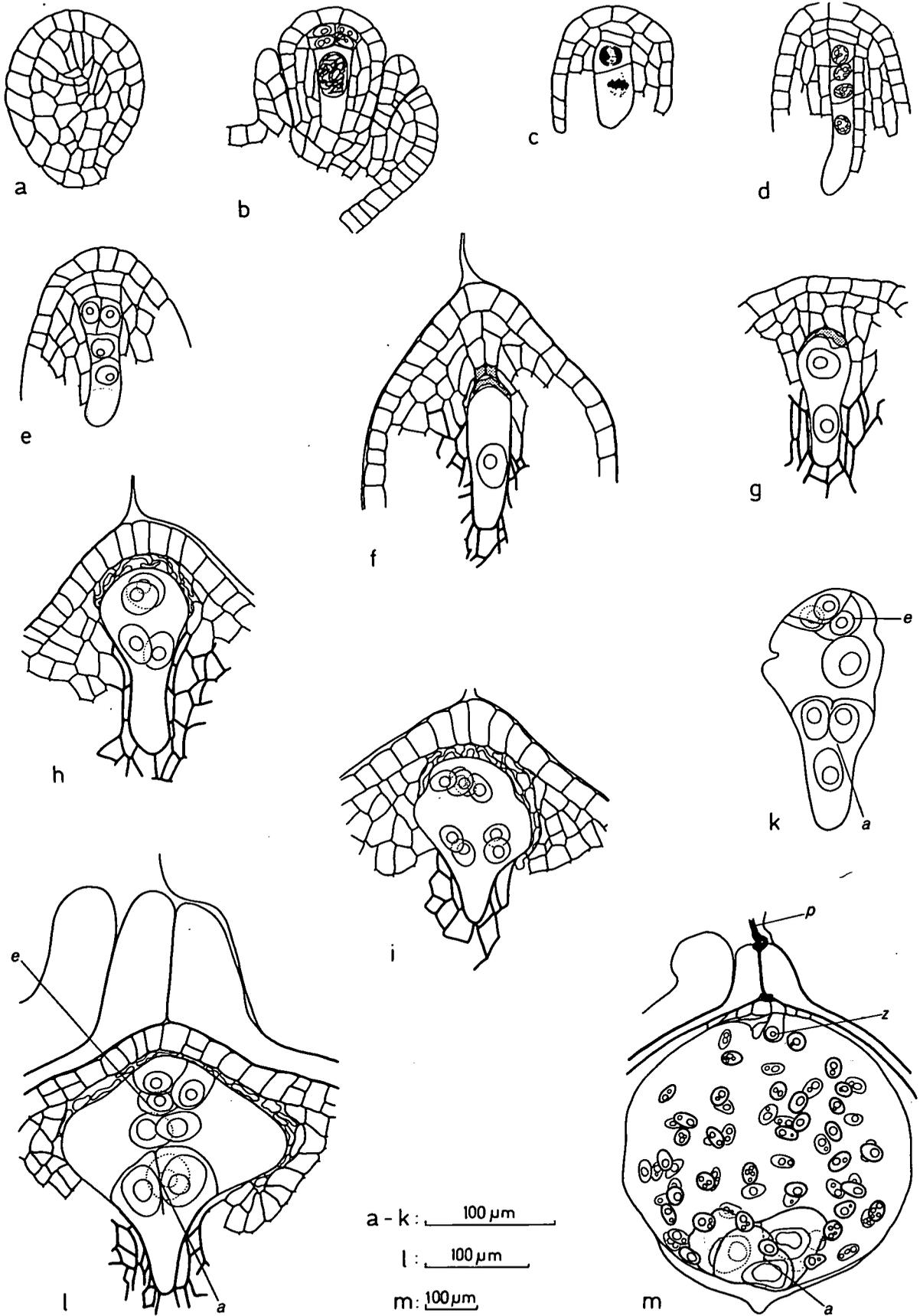
Einkernige Embryosäcke gemeinsam mit den 3 degenerierten mikropylaren Sporen zeigten sich erstmals Mitte Oktober (Abb. 14 f). Zu dieser Zeit ist die endgültige Anzahl von zwei bis drei (vier) Deckzellenschichten mit je 1 — 4 Zellen vorhanden. Die Hypostase ist nun stets ausgebildet. Das innere Integument hat sich zum Endostom geschlossen und die charakteristische schnabelförmige Verlängerung ausgebildet, die sich später noch verstärkt. Das innere Integument ist wie immer 2-schichtig, das äußere 4 (— 5)-schichtig. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist abgeschlossen. Gleichzeitiges Auftreten von 1- und 2-kernigen (Abb. 14 g) Embryosäcken ließ sich von Mitte November bis Mitte Dezember feststellen. Diese Samenanlagen zeigten teilweise bereits ein differenziertes Leitbündel.

Ende Jänner fanden sich 4-kernige Embryosäcke (Abb. 14 h), wobei die Deckzellen teilweise oder vollständig kollabiert waren. Aus der Verteilung von 4-kernigen, 8-kernigen (Abb. 14 i) und fertig organisierten Embryosäcken (Abb. 14 k, l) in Fixierungen gleichen Datums ließ sich der Zeitpunkt der 3. Embryosackmitose auf den Bereich zwischen Anfang Februar bis Anfang März festlegen. Die Fusion der Polkerne scheint spät zu erfolgen. Noch während der Anthese und bei gleichzeitigem Vorhandensein von befruchteten Embryosäcken mit Endosperm waren in einem Teil der unbefruchteten Embryosäcke noch 2 Polkerne vorzufinden. Ein Fadenapparat konnte in befruchtungsfähigen Embryosäcken gelegentlich registriert werden. Die 3 Antipoden werden noch vor der Befruchtung schätzungsweise tetra- bis oktoploid.

Auskeimen von mehr als einer Megaspore pro Nucellus

Nahezu in jeder Blüte waren Samenanlagen vorhanden, in denen mehr als eine Megaspore auskeimte. Der Anteil solcher Samenanlagen pro Blüte schwankte zwischen ca. 10

Abb. 14: *Scilla drunensis*. a—e junge Samenanlagen und Sporogenese, f—l Embryosackentwicklung, m Endosperm. a sehr junge Samenanlage, b Embryosackmutterzelle im Zygotän, primäre parietale Zelle periklin und antiklin geteilt, Integumente angelegt, beginnende anatrophe Krümmung, c Meta- bzw. Anaphase II, d Telophase II, Megasporen linear angeordnet, e Tetrade in T-Stellung, f 1-kerniger Embryosack, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, g 2-kerniger Embryosack, h 4-kerniger Embryosack, i 8-kerniger Embryosack, k, l vollentwickelte Embryosäcke, in k Polkerne bereits fusioniert, m Endosperm 64-kernig, die 3 Antipoden hochendopolyploid. Samenanlagen partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; p = Pollenschlauch; z = Zygote; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a-i, l, m Pucking, OÖ., k Thürnau, OÖ. — Klärtechnik



und 50 %. Das Tempo der Embryosackentwicklung dieser Fälle entspricht weitgehend dem der Normalfälle. Es ist dabei stets nur eine einzige Tetrade pro Nucellus vorhanden. Am häufigsten entwickeln sich 2 Megasporen weiter, doch wurden maximal 4 Embryosäcke registriert. In dieser Hinsicht scheinen die Positionen der auskeimenden Sporen in der Tetrade und zueinander keine Rolle zu spielen. Bevorzugte Megasporen sind an ihrer Größe kenntlich (Abb. 15 a, 47 d). Gelegentlich war nur (oder erst) eine interstitielle oder die mikropylare Spore vergrößert. Selten war die Zellwandbildung im Anschluß an die 2. meiotische Teilung unterblieben. Möglicherweise tritt in solchen Fällen auch Restitutionskernbildung zumindest in einer der beiden Zellen auf (Abb. 15 b, c); allerdings war diese Frage nicht eindeutig zu klären, da solche Konfigurationen zu einem relativ späten Zeitpunkt (Mitte Dezember) gefunden wurden und es sich dabei auch um 1- oder 2-kernige Embryosäcke monosporen Ursprungs handeln kann. Für die letztere Interpretation spricht, daß in einigen Fällen degenerierte Zellen (Sporen ?) vorhanden waren, gegen diese, daß bei einem Teil keine degenerierten Sporenreste aufzufinden waren (Abb. 15 c). Direkte Hinweise für "tetraspore" Embryosackentwicklung waren nicht zu finden, doch gibt es indirekte Hinweise (Auftreten von 11 Kernen im chalazalen Bereich), die für ihr Vorkommen sprechen.

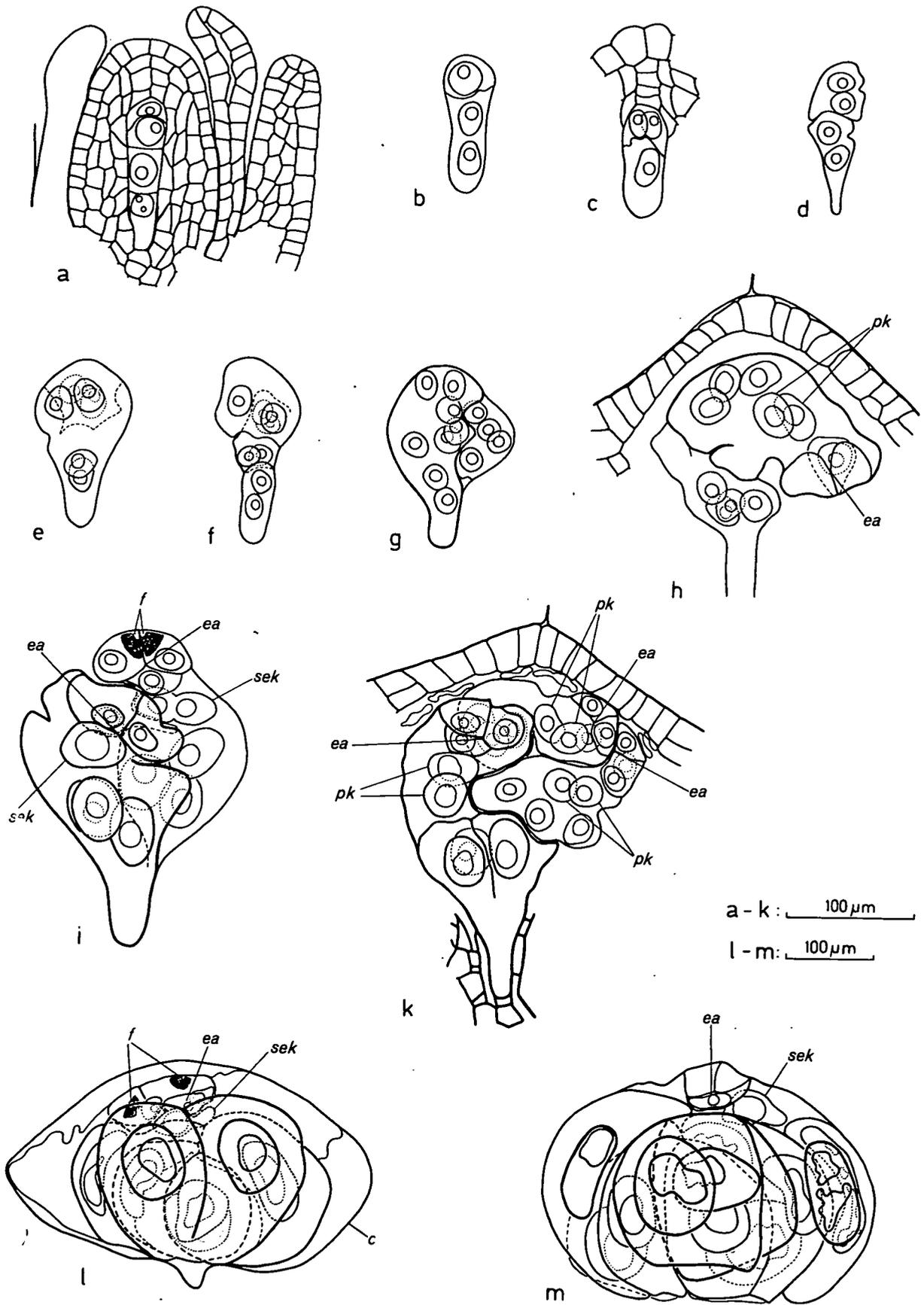
In der weiteren Folge (Abb. 15 d — k) eilt zumeist ein Embryosack in seiner Entwicklung voraus. Vielfach bleiben die übrigen Gametophyten in ihrer Entwicklung mehr oder weniger weit zurück, d. h. sie hinken entweder nur sehr wenig nach (Abb. 15 i), oder es unterbleibt die typische Organisation, oder sie bleiben in einem früheren Entwicklungsstadium stecken (Abb. 15 h). Zurückbleiben in der Entwicklung äußert sich auch im Ausbleiben der Zellwandbildung im Antipodialbereich oder im Ausbleiben der Endopolyploidisierung der Antipodenkerne. Die Raumverhältnisse bringen häufig eine Deformierung der Embryosäcke bzw. eine abnorme schräge oder verbogene Lage mit sich.

Als unklare Fälle müssen Konfigurationen erwähnt werden, bei denen im Chalazalbereich eines sonst normal gebauten, jung organisierten, 8-kernigen Embryosacks weitere 4 oder 8 Kerne ohne deutliche Abgrenzung lagen. Einerseits könnte es sich um "tetraspore" Embryosäcke handeln, die sich nach dem Muster eines *Drusa* I-Typs entwickelt haben, andererseits kann es sich bei den 4 bzw. 8 chalazal liegenden Kernen um ursprünglich eigenständige Embryosäcke handeln, deren Abgrenzung gegen den weiterentwickelten Embryosack unvollkommen war, sekundär beseitigt wurde oder nur schlecht zu sehen war. Für letztere Erklärung spricht, daß in allen 12 gefundenen Fällen keine Zwischenzahlen von Kernen bzw. Zellen auftraten, welche beim *Drusa* I-Typ häufig vorkommen.

Embryosäcke mit erhöhter Antipodenzahl

Unter befruchteten und unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen fanden sich auch solche, an denen eine Besonderheit hinsichtlich Zahl und Polyploidiegrad der Antipoden auffiel (Abb. 15 l, m). Es waren nämlich 4 — 11 hochpolyploide Antipoden vorhanden, die einen Großteil des Embryosackvolumens einnahmen. Bei den unbefruchteten Samenanlagen enthielt die Zentralzelle nur einen Kern, möglicherweise den sekundären Embryosackkern, vielleicht aber auch einen einzigen Polkern (Abb. 15 l, m). Das Zustandekommen der erhöhten Antipodenzahl ist nicht klar, es könnte sich um Derivate der oben erwähnten unklaren Konfigurationen mit 4 oder 8 zusätzlichen chalazalen Kernen handeln. Wahrschein-

Abb. 15: *Scilla drunensis*. Fälle mit von der Norm abweichender Entwicklung. a junge Samenanlage mit linearer Megasporentetrade, Megasporen unterschiedlich groß, b—k Entwicklung von mehr als 1 Embryosack pro Samenanlage als verhältnismäßig häufige Abnormität. Interpretation siehe Text. b 2-kerniger sowie 1-kerniger Embryosack, c 1-kerniger sowie 2-kerniger Embryosack, d zwei 2-kernige Embryosäcke, e 4-kerniger sowie 2-kerniger Embryosack, f 2-kerniger, 4-kerniger sowie 2-kerniger Embryosack (der mittlere 4-kernige Embryosack setzt sich unter dem oberen 2-kernigen fort), g 8-kerniger sowie 4-kerniger Embryosack, h 4-kerniger sowie vollentwickelter Embryosack (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert), i 2 vollständige Embryosäcke, Polkerne jeweils fusioniert, k 3 vollständige Embryosäcke, l, m abnorme Embryosäcke mit 7 bzw. 11 hochendopolyploiden, überdimensionierten Antipoden. c = Kontur des Nucelluslumens; ea = Eiapparat; f = Fadenapparat; pk = Polkern; sek = sekundärer Embryosackkern. Herkunft a—m Pucking, OÖ. — Klärtechnik



licher ist es, daß sekundäre Antipodenvermehrung durch eine oder zwei mehr oder weniger vollständige Mitosen anstelle der obligaten Endomitosen vorliegt. Eine Antipodenkonfiguration erlaubte ausschließlich diese Interpretation: Es lagen 4 hochpolyploide Antipodenzellen vor, davon waren zwei 2-kernig und zwei 1-kernig mit jeweils stark gelappten und zahlreiche Nukleolen enthaltenden Kerne.

Endosperm und weitere Entwicklung des Embryosacks

Befruchtungsstadien wurden nicht beobachtet. Die Endospermentwicklung ist nukleär (Abb. 14 m). Die untersuchten Endospermstadien waren 16- bis 256-kernig. Die Synergiden waren in diesem Entwicklungszustand meist beide degeneriert. 2-zellige Proembryonen wurden ab dem 64-Kern-Stadium beobachtet. Die erste Zellwand wird erwartungsgemäß quer eingezogen. Ältere Proembryonen fand ich nicht auf. Ein junges Endosperm (etwa nach dem 4. Teilungsschritt) wies mehrere Mikronuklei auf, was auf Kernteilungsstörungen schließen läßt. Die 3 Antipoden erreichen ihren höchsten Endopolyploidiegrad während der frühen Endospermentwicklung. Auch in diesen Stadien waren gelegentlich Anzeichen von einer unregelmäßigen Entwicklung der Antipoden zu finden (vorzeitiges Degenerieren eines Kerns, auffällig niedriger Polyploidiegrad eines Kerns, 5 — 10 hochendopolyploide Antipoden, wie oben erwähnt).

Die unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen wiesen in der Regel degenerierte Kerne in den Synergiden auf und hatten zum Teil die Fusion der Polkerne nicht vollzogen. Von den Kernen der 3 Antipoden war mitunter einer in seiner Polyploidisierung zurückgeblieben. Die auffälligen unbefruchteten Embryosäcke mit 4 — 11 hochendopolyploiden Antipoden wurden bereits im vorhergehenden Abschnitt besprochen (Abb. 15 l, m).

Scilla buekkensis SPETA

Es gelangte Material vom Locus classicus (Bükk-Gebirge, Ungarn) zur Untersuchung. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Pro Fruchtknotenfach wurden 4 bis 9 Samenanlagen gezählt.

Es handelt sich bei *Scilla buekkensis* um ein cytologisch heterogenes Material. Es kommen innerhalb einer Population tetraploide, hypertetraploide, pentaploide und hexaploide Pflanzen vor. Dies wirkt sich natürlich auf die Regelmäßigkeit der Sporogenese aus.

Megasporogenese

Zur Untersuchung der Meiosestadien wurde im Laufe des Septembers 1978 fixiert. Die ungestörte Embryosackentwicklung erfolgt wohl grundsätzlich nach dem Normaltyp, d.h. es wird zunächst eine lineare oder T-förmige Megasporentetrade gebildet, bei der sich die chalazale Spore zum 8-kernigen Embryosack weiterentwickelt (Abb. 16 a—f, 47 b). Offenbar im Zusammenhang mit der cytogenetischen Situation verläuft die Meiose gelegentlich mit Zell- und Kernteilungsstörungen, d.h. es werden Zellwände nur nach der 2. meiotischen Teilung entweder zwischen beiden Tochterkernpaaren (Abb. 16 h) oder nur zwischen einem Tochterkernpaar (Abb. 16 g) gebildet, wobei es zur Fusion von Kernteilungsfiguren kommen kann (Abb. 16 g). Außerdem kommt es vor, daß einzelne Tetradenzellen keinen Zellkern aufweisen. Viel häufiger als normale und gestörte Tetraden werden jedoch 4-kernige "Coenomegasporen" gebildet, d.h. in solchen Fällen ist die Zellwandbildung während der Meiose völlig unterblieben (Abb. 16 i — l). Mitunter kommt es auch hier zu Restitutionskernbildung und/oder Fusion von Kernteilungsfiguren, wodurch Zellen mit 1 — 3 Kernen resultieren. Die Wertigkeit der Kerne in solchen Zellen läßt sich unschwer aus ihrer Größe und Anzahl erschließen (Abb. 16 m, n: $2n + n + n$; Abb. 16 o: $n + 2n + n$; Abb. 16 p: $4n$; Abb. 16 q: $2n + 2n$; Abb. 16 r: $n + 3n$).

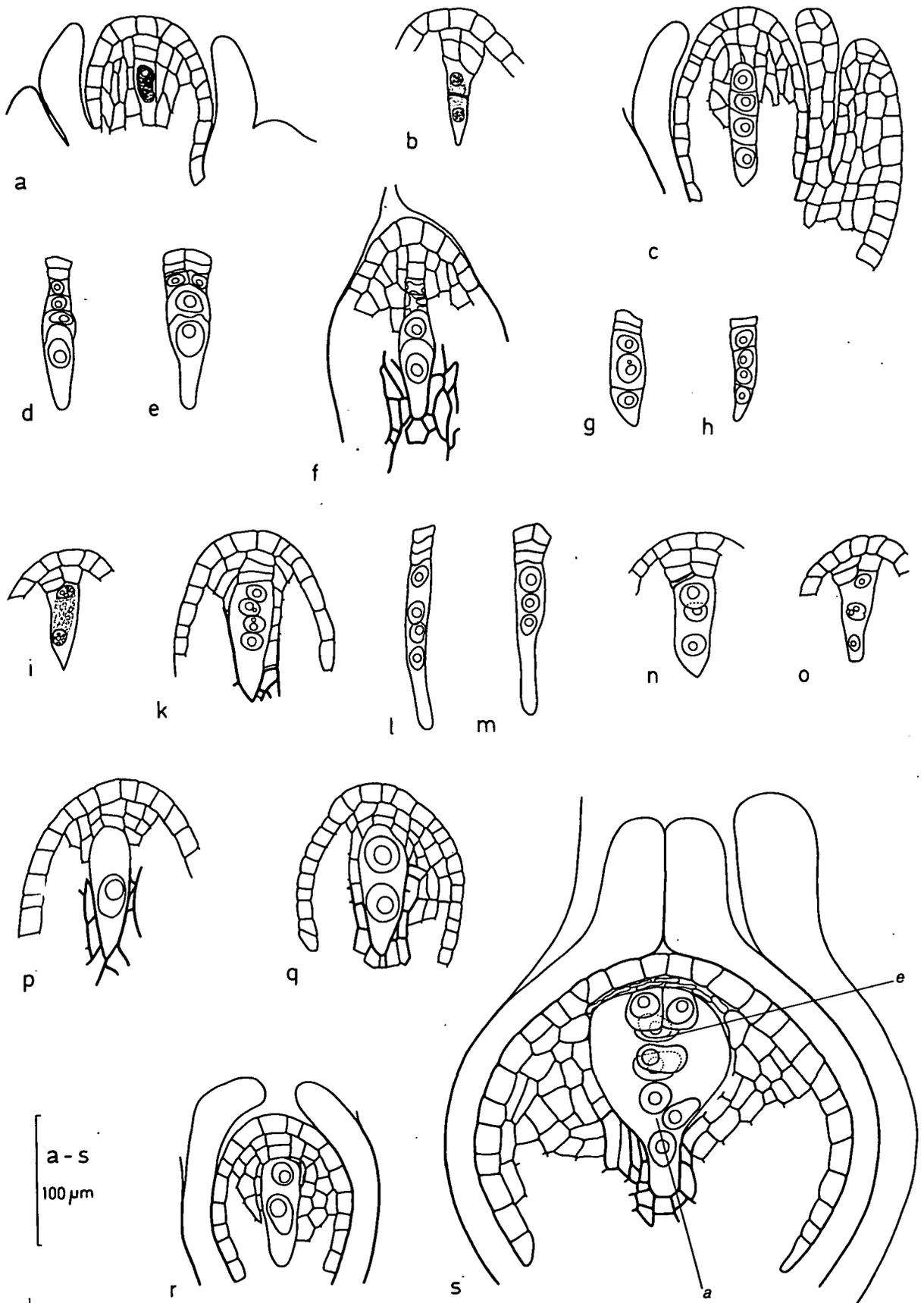


Abb. 16: *Scilla buekkensis*. Sporogenese und Embryosackentwicklung. a junge Samenanlage, Embryosackmutterzelle im Leptotän, primäre parietale Zelle periklin geteilt, b Interkinese, Cytokinese, c—f dem Normalbild weitgehend entsprechende Tetraden, g—r durch Ausfall von Zellwandbildungen bzw. Kernteilungsstörungen vom Normalbild abweichende Meioseprodukte, Reduktion der Kernzahl auf 3 in g, m—o, auf 2 Kerne in q, r, auf einen Kern in p (siehe auch Text), s vollentwickelter Embryosack (Zellwände der 3 Antipoden schlecht identifizierbar). a—c, f, i, k, n—s partielle Samenanlagen bzw. partielle Nucelli, d, e, g, h, l, m Deckzellenkomplex. a = Antipoden; e = Eizelle. Herkunft a—s Bökk-Gebirge, Ungarn. — Klärtechnik

Die diesbezüglichen Befunde sind unter Berücksichtigung der Chromosomenzahl der untersuchten Pflanzen in Tabelle 7 zusammengefaßt.

Pflanze Nr.	Chrom. Zahl $2n$ ($x=9$)	Sporogenese (September)						Organisierter Embryosack (März)					
		Blüte	C oder T	normal	gestört	nicht untersucht nicht analysierbar	Prophase	Blüte	normal	2 ESe	abnormal	kein Embryosack ausgebildet	nicht untersucht
1	—	A	C	1	11			A	8		1	2	5
		B						B	5		5		2
2	$2n=36$	A	C	5	3			A	6		1	12	
		B	C	8									
3	$2n=36$ (37 ?)	A	T	8	4	2	6	A	2		6	8	
		B	C		1	1 Inter 2 kinese	13						
4	$2n=45$	A	C	4	2	4		A	7		1		
		B	C	5	4	1							
5	$2n=36$	A	C	8				A	2	2	7	4	
6	$2n=36$	A	C	9	1			A	13			1	
7	$2n=36$ (37 ?)	A					nur Prophase	A	6		3	9	
8	?	A	T	19		1		A	8		1	13	
9	?	A	T	9		1 Telo I 9 im deg.		A	8		2	11	
10	?	A	C	6	5	3 + 4 deg.		A	3		10	4	1
11	?	A	T	9	3	3		A	9		3	1	1

Tabelle 7: Übersicht über die Ergebnisse der Untersuchung von Sporogenese und Embryosackmorphologie an 11 Pflanzen von *Scilla buekkensis*. Die Ergebnisse werden nach Einzelpflanzen (Nr. 1 — 11) und Einzelblüten (A bzw. A + B) aufgegliedert. Angegeben wird für jede untersuchte Pflanze die Chromosomenzahl, soweit ermittelt. Die Sporogenese verläuft entweder mit (T = Tetrade) oder ohne (C = "Coenomegaspore") Zellwandbildung. Davon abgesehen, kann in beiden Fällen das Meioseprodukt normal oder gestört erscheinen: Bei T z.B. Ausfall von Zellwänden, bei C z.B. Restitutionskernbildung (siehe Text). Weiters wird die Anzahl der noch vorhandenen, aber nicht untersuchten oder nicht analysierbaren Samenanlagen und die Anzahl der noch in Prophase befindlichen Samenanlagen angegeben. Beim organisierten Embryosack wird, aufgegliedert nach Blüten, angegeben, wie oft ein einzelner normaler, 2 Embryosäcke, einzelne abnormale Embryosäcke vorhanden waren bzw. wie oft kein Embryosack ausgebildet war.

Im untersuchten Material zeigten doppelt so viele Pflanzen Bildung von "Coenomegasporen" als von Tetraden. In der Regel scheinen von einer Pflanze entweder Tetraden oder "Coenomegasporen" gebildet zu werden, doch trat bei einer Pflanze auch beides auf. Allerdings wurde innerhalb einer Blüte nur der eine oder der andere Modus gefunden.

Es handelte sich zumeist um tetraploide bzw. hypertetraploide Pflanzen, doch zeigte die einzige pentaploide Pflanze keine auffälligeren Meiosedefekte als die tetraploiden (siehe Tabelle 7).

Der Bau der Samenanlage nach Abschluß der Meiose gleicht dem der anderen Arten dieser Gruppe. Es sind zwei bis drei Deckzellenschichten mit je 1 — 4 Zellen vorhanden. Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4 (— 5)-schichtig. Bei jüngeren Stadien knapp nach der Meiose war das innere Integument noch nicht geschlossen (Abb. 16 c), bei etwas älteren Stadien war jedoch bereits ein Endostom ausgebildet (Abb. 16 f). Die anatrophe Krümmung war weitgehend bis vollständig abgeschlossen, eine Hypostase war insbesondere bei den älteren Stadien vorhanden.

Der Embryosack vor der Befruchtung

In der ersten und der zweiten Märzhälfte wurden Blütenknospen eben austreibender Pflanzen fixiert. In einem ansehnlichen Prozentsatz der Samenanlagen (bis zu 50 % pro Blüte) war kein Embryosack ausgebildet, sondern das Lumen war stark verengt und von verholztem Hypostasegewebe umgeben. Ein Teil der organisierten Embryosäcke erschien weitgehend normal (Abb. 16 s), während der Rest oft auffällige Aberrationen aufwies.

Im Normalfall (Abb. 16 s) ist ein 3-zelliger Eiapparat vorhanden. Gelegentlich war ein Fadenapparat sichtbar. In etwa 50 % der Fälle waren die Polkerne bereits fusioniert. Die 3 Antipoden wiesen zum Teil niedrige Endopolyploidiegrade (diploid—oktoploid) auf. Zellwände in den Antipoden waren besonders bei jüngeren Embryosäcken nicht identifizierbar. Bei einem Teil der weiterentwickelten Embryosäcke, bei denen die Polkerne fusioniert und die 3 Antipoden niedrig endopolyploid waren, wiesen eine oder beide Synergiden Degenerationserscheinungen wie Kerndegeneration und Zellschrumpfung auf.

Die aberranten Embryosäcke zeigten teils atypische Kernstellungen (Abb. 17 b); teils waren überhaupt mehrere Eiapparate und die mutmaßlichen Antipoden in abnormer Anzahl und unterschiedlicher Größe vorhanden (Abb. 17 a, c). Das Zustandekommen der erstgenannten Abweichungen ist wohl als Folge der Aberration bei der Sporogenese zu verstehen. Das Zustandekommen von Embryosäcken mit mehr als einem Eiapparat resultiert vermutlich aus der Weiterentwicklung von "Coenomegasporen" zu vielkernigen Embryosäcken, die sich zwangsläufig atypisch organisieren müssen, wenn eine genetische Fixierung auf

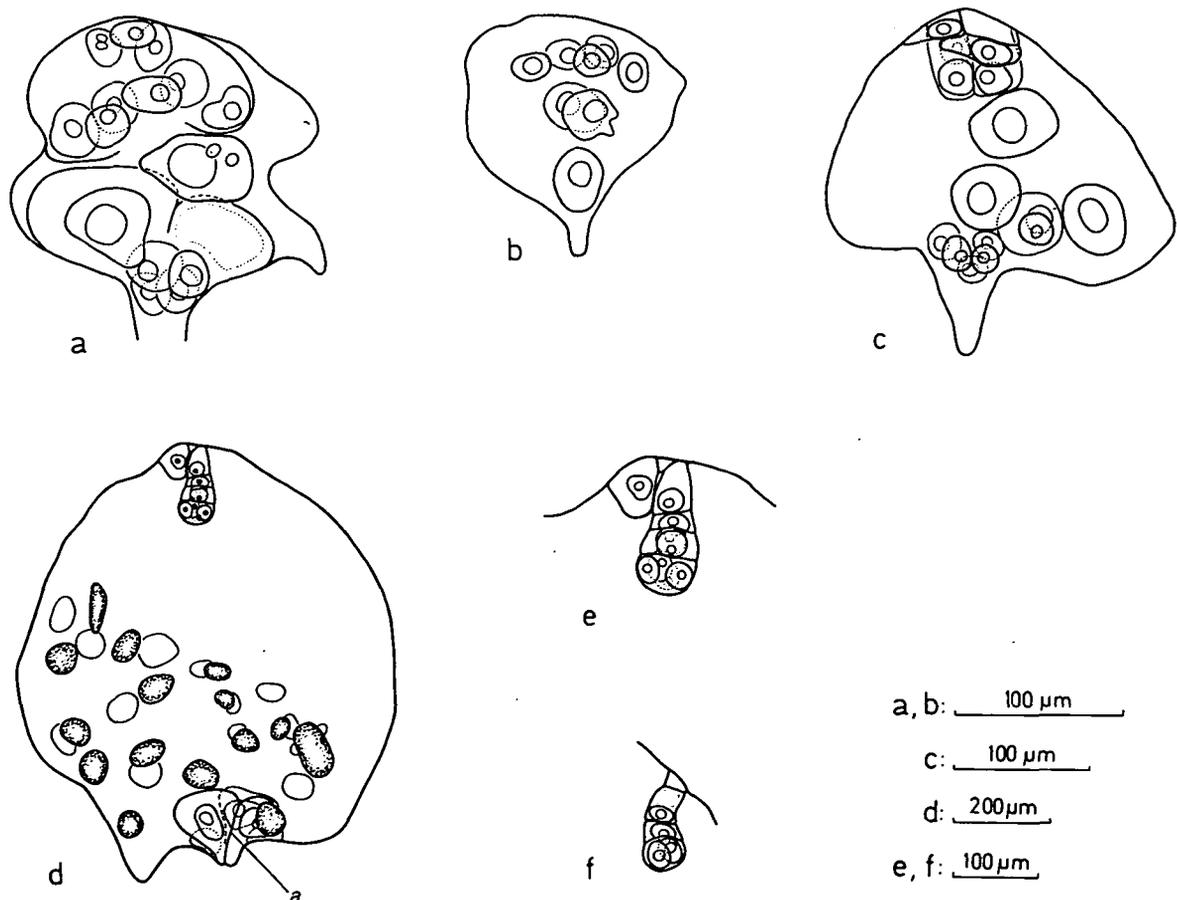


Abb. 17: *Scilla buekkensis*. a—d abnorme Embryosäcke, e, f Embryo. In a + c 3 bzw. 2 Eiapparate im Mikropylarbereich, mutmaßliche Antipoden in abnormer Anzahl und unterschiedlicher Größe, in b 8-kerniger Embryosack mit abnormer Kernstellung, d Endosperm mit durch Kernteilungsstörungen sekundär auf 29 reduzierter Kernzahl (entspricht einem ca. 256-Kern-Stadium), Proembryo 8-zellig, die 3 Antipoden endopolyploid, e Proembryo 8-zellig, f Proembryo 4-zellig. a = Antipoden. Herkunft a—f Bükk-Gebirge, Ungarn. — Klärtechnik

einen der tetrasporen Embryosack-Typen nicht gegeben ist (Abb. 17 a, c). Als Alternative könnte man auch vermuten, daß solche Embryosäcke Fusionsprodukte aus anfänglich separierten, sich gleichzeitig entwickelnden Gametophyten darstellen. Die Entwicklung von maximal 2 Gametophyten in einer Samenanlage konnte selten beobachtet werden. Einer der Gametophyten war dabei immer weniger weit entwickelt, sei es, daß er noch nicht organisiert war, sei es, daß er einen Teilungsschritt zurückgeblieben war. Ein gewisser Prozentsatz von nicht organisierten Embryosäcken war so aberrant in bezug auf die reduzierte oder erhöhte Zahl ungleich großer Kerne, daß eine weitere Deutung einer Entstehung nicht möglich ist. Eine Zusammenstellung der diesbezüglichen Beobachtungen enthält Tabelle 7.

Wie es in der *Scilla bifolia*-Gruppe die Regel ist, ist zur Zeit der Embryosack-Organisation ein Leitbündel weitgehend differenziert und der Mikropylarbereich des inneren Integuments schnabelförmig verlängert.

Endosperm

Die Endospermentwicklung ist nukleär. Die untersuchten Stadien befanden sich zwischen dem 8. und 11. Teilungsschritt. Zumeist waren alle Kerne eines Endosperms gleich groß, was bedeutet, daß normalerweise keine Polyploidisierungsprozesse in diesen Stadien stattfinden. In einem Fall wurden im Anschluß an den 9. Teilungsschritt polyploide Kerne beobachtet. Als Ausnahme wurden deutlich ungleich große Kerne (Restitutionskernbildung? Verschmelzung von Kernteilungsfiguren?) auch in einem Endosperm etwa zwischen dem 8. und 9. Teilungsschritt (Abb. 17 d) beobachtet. Ein Endosperm mit Zellwandbildung wurde einmal während des schätzungsweise 10. oder 11. Teilungsschrittes beobachtet. Die Antipoden scheinen nur mittlere Endopolyploidiegrade zu erreichen, degenerierte Antipoden wurden erstmals nach dem 10. Teilungsschritt beobachtet.

Der Proembryo wurde bis zum 8-Zellstadium untersucht (Abb. 17 e, f). Er entwickelt sich nach dem für diese Gruppe charakteristischen Entwicklungsschema (vgl. Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo"). Zweizellige Proembryonen fanden sich während des 128-Kern-Stadiums, vierzellige (Abb. 17 f) während des 128-512-Kern-Stadiums, 8-zellige (Abb. 17e) während des 256-1028-Kern-Stadiums und ca. 16-zellige während des 512-1028-Kern-Stadiums des Endosperms. Meist sind während der frühen Embryogenese beide Synergiden degeneriert. Allerdings beobachtete ich zwei Ausnahmen, wo mit einem 4- bzw. 8-zelligen Proembryo eine mehr oder weniger intakte Synergide assoziiert war (Abb. 17 e).

Von den vorhandenen Samenanlagen waren stets nur wenige befruchtet. Die übrigen Samenanlagen enthielten zum Teil unbefruchtete Embryosäcke in Desorganisation, zum Teil handelte es sich um degenerierte, bräunlich verfärbte Samenanlagen, die von vornherein keinen Embryosack besessen haben dürften (siehe oben) und reichlich Hypostasegewebe enthielten.

Während des 1028-Kern-Stadiums des Endosperms ist der Exostomwulst bereits durch Endopolyploidisierung seiner Zellen deutlich angeschwollen.

Scilla laxa SCHUR

Es gelangte Material rumänischer Herkunft (Talmaciu bei Sibiu, Siebenbürgen) zur Untersuchung. Es wurde die Klärtechnik angewendet. — In jedem Fach sind 6 bis 8 Samenanlagen ausgebildet.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 18 a, b). Die Mitte Oktober fixierten Samenanlagen zeigten Tetraden, bei denen die chalazale Spore ver-

größert, zum Teil bereits zu einem 1-kernigen Embryosack ausgekeimt war und die drei mikropylaren Sporen verschiedene Grade der Degeneration aufwiesen (Abb. 18 a). In diesem Stadium sind zwei bis vier oft 2-zellige Deckzellenschichten vorzufinden. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist vollzogen, beide Integumente umhüllen den Nucellus, das innere hat sich bereits mikropylar zum Endostom geschlossen. Auch bei dieser Art ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4-schichtig. Die Differenzierung der Hypostase und des Obturators ist erfolgt.

Bedingt durch den geringen Materialumfang wurden erst wieder Anfang März Knospen austreibender Pflanzen fixiert. Die Samenanlagen enthielten bereits fertig organisierte Embryosäcke (Abb. 18 b). Der Eiapparat war normal ausgebildet, Fadenapparate in den

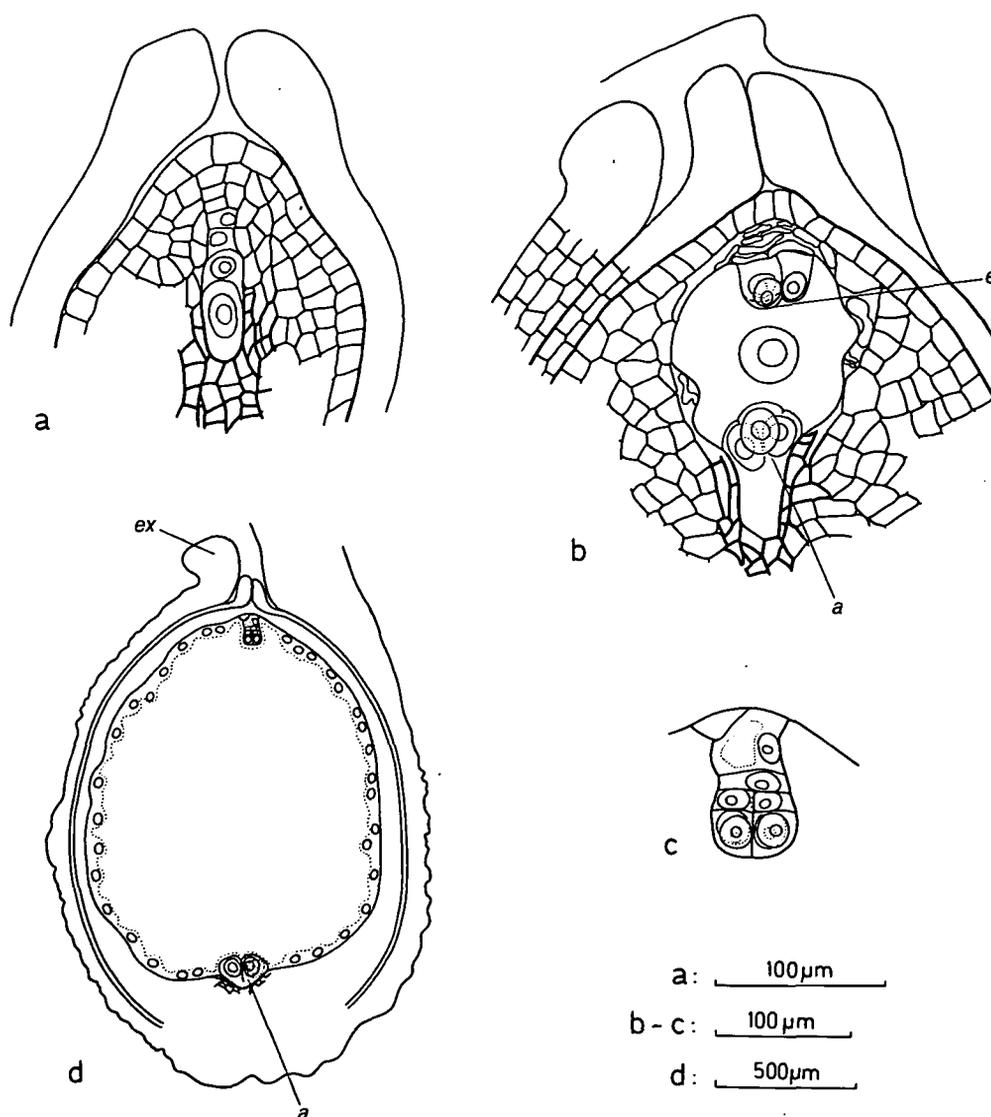


Abb. 18: *Scilla laxa*. a lineare Megasporentetrade, chalazale Spore vergrößert, die 3 mikropylaren z.T. degeneriert, b Embryosack organisiert, Polkerne fusioniert, c Proembryo 8-zellig, d Samenanlage fast sagittal, Endosperm ca. im 512-Kern-Stadium (optischer Schnitt), Proembryo 8-zellig, die 3 Antipoden endopolyploid. Samenanlagen in Sägittalansicht, teilweise partiell dargestellt. a = Antipod ; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms. Herkunft a—d Talmaciu, Rumänien. — Klärtechnik

Synergiden konnten nicht festgestellt werden. In der Hälfte der Samenanlagen waren die Polkerne bereits fusioniert; die 3 Antipodenzellen besaßen niedrig endopolyploide Kerne (schätzungsweise diploid, höchstens tetraploid). Die Deckzellen waren weitgehend degeneriert, der Endostombereich schnabelförmig verlängert. Ein Leitbündel war stets entwickelt.

Die Befruchtung wurde nicht beobachtet. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Der Untersuchung lagen Stadien vor, bei denen bereits ca. 512 Endospermkerne vorhanden waren (Abb. 18 d). Der Endopolyploidiegrad der 3 Antipoden hatte sich seit der Befruchtung sichtlich erhöht. Beide Synergiden waren zu diesem Zeitpunkt immer degeneriert. In diesen Samenanlagen bestand der Proembryo aus 8 Zellen (Abb. 18 c, d). Der Bau des 8-zelligen Proembryos entspricht dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (siehe Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

Bei den befruchteten Samenanlagen wies das Exostom bereits den charakteristischen Wulst auf, der sich zum Elaiosom entwickelt (Abb. 18 d, 51 b). Die äußere Epidermis des äußeren Integuments war bei dieser Art in auffälliger Weise gewellt, wobei nicht klar ist, ob es sich hier um ein Fixierungsartefakt handelt.

Scilla pneumonanthe SPETA

Es gelangte Material vom Locus classicus auf dem Chelmos-Gebirge, Peloponnes (Griechenland) zur Untersuchung. Es wurde die Klärtechnik angewendet. — In jedem Karpell befanden sich 4 bis 6 Samenanlagen.

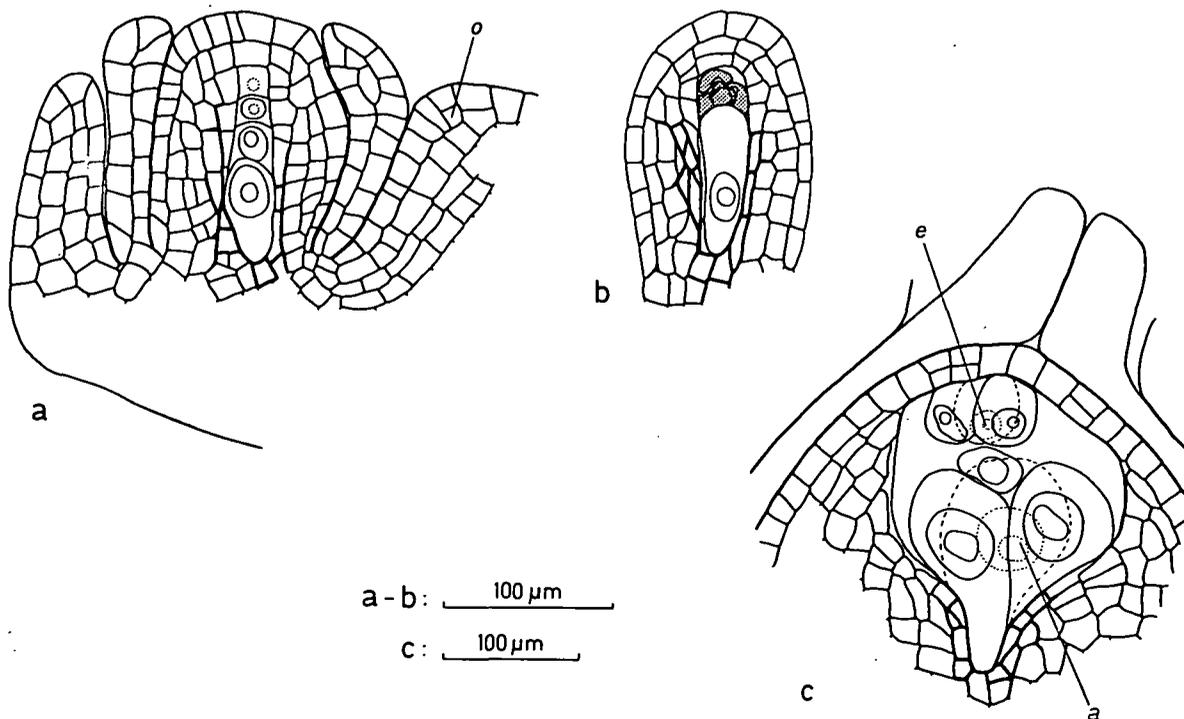


Abb. 19: *Scilla pneumonanthe*. a lineare Megasporentetrade, chalazale Megaspore vergrößert, Integumente und Hypostase differenziert, fast vollständige anatrope Krümmung, b Auskeimen des 1-kernigen Embryosacks, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, c organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden endopolyploid. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; o = Obturator; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—c Chelmos-Gebirge, Peloponnes (Griechenland).— Klärtechnik

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 19 a—c). Ende September enthielten die Samenanlagen Tetraden, wobei die chalazale Spore schon vergrößert oder sogar zu einem 1-kernigen Embryosack ausgekeimt war. Die drei mikropylaren Sporen wiesen verschiedene Grade der Degeneration auf (Abb. 19 a, b). Zum Zeitpunkt des Tetradenstadiums waren ein bis drei 1 — 2-zellige Deckzellenschichten vorzufinden. In diesem Stadium ist die anatrophe Krümmung weitgehend abgeschlossen, beide Integumente umhüllen den Nucellus, das innere hat sich aber noch nicht zum Endostom geschlossen. Dem Regelfall entsprechend ist auch hier das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4-schichtig. Hypostase und Obturator sind deutlich ausgebildet.

Bedingt durch Materialmangel wurden erst wieder Ende März Knospen knapp vor der Anthese herangezogen. Die Samenanlagen enthielten fertig organisierte Embryosäcke (Abb. 19 c) mit Eiapparat, sekundärem Embryosackkern und 3 deutlich endopolyploiden Antipoden (Abb. 19 c). Auffallend bei dieser Art ist die oft beobachtete Einschnürung der Synergiden unterhalb der Fadenapparate (ähnlich wie bei *Scilla longistylosa*, vgl. Abb. 20 b, c). Gelegentlich waren Fadenapparate nicht nachweisbar. In diesem Entwicklungsstadium ist das Leitbündel wie üblich vorhanden; das innere Integument ist geschlossen und hat einen schnabelförmig verlängerten Endostombereich ausgebildet. Deckzellenschichten und angrenzende Nucelluszellen sind degeneriert.

Bei den untersuchten Stadien nach der Befruchtung war das Endosperm leider bereits zellulär, so daß der Endospermtyp nicht mehr feststellbar war. Es kann jedoch kaum ein Zweifel bestehen, daß es sich um ein nukleäres Endosperm handelt.

Scilla longistylosa SPETA

Es gelangte Material vom Locus classicus bei Baiyr, zwischen Fethiye und Sögüt (Türkei) zur Untersuchung. Es wurde die Klärtechnik angewendet.

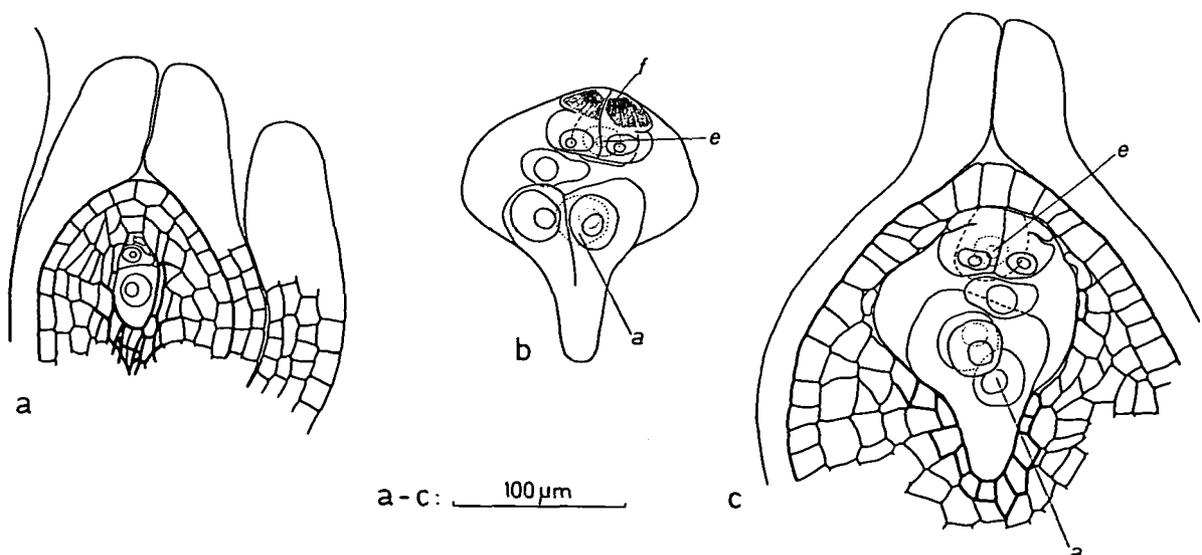


Abb. 20: *Scilla longistylosa*. a Megasporentetrade in T-Stellung, chalazale Megaspore vergrößert, die 3 mikropylaren in Degeneration, Integumente und Hypostase differenziert, b, c befruchtungsreife Embryosäcke, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden endopolyploid, Synergiden hakenförmig. Samenanlagen partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat. Herkunft a—c bei Baiyr, zw. Fethiye und Sögüt (Türkei). — Klärtechnik

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 20 a—c). Die jüngsten Stadien wurden im September fixiert und zeigten lineare oder T-förmige Tetraden. Anfang Oktober ist die chalazale Spore vergrößert, sie wird zur Embryosackzelle, während die 3 mikropylaren Sporen allmählich degenerieren (Abb. 20 a). Zu diesem Zeitpunkt ist der Deckzellenkomplex aus zwei 1 — 2-zelligen Schichten aufgebaut. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist vollzogen, beide Integumente umhüllen den Nucellus, das innere ist mikropylar schon geschlossen und zeigt bereits die charakteristische schnabelförmige Verlängerung, die sich später noch verstärkt. Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4-schichtig. Die Hypostase ist differenziert.

Der Materialumfang bedingte, daß erst wieder Knospen knapp vor der Anthese Mitte März untersucht werden konnten. Die Samenanlagen enthielten bereits fertig organisierte Embryosäcke (Abb. 20 b, c). Die Synergiden zeigten unterhalb der Fadenapparate eine starke Einschnürung (Abb. 20 b, c). Die Polkerne waren immer fusioniert; die 3 Antipoden enthielten bereits niedrig endopolyploide Kerne. Der Embryosack grenzte in diesem Stadium direkt an die Nucellusepidermis, da Deckzellen und weitere dem Embryosack anliegende Nucelluszellen resorbiert waren. Ein Leitbündel war stets entwickelt.

Die Endosperm- und Embryoentwicklung konnte wegen Materialmangels nicht untersucht werden.

Scilla xanthandra C. KOCH (Syn.: *S. uluensis* SPETA)

Es gelangte Material zur Untersuchung, das am Uludağ, Prov. Bursa (Türkei), gesammelt worden war. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Jedes Fach des Fruchtknotens enthält ca. 6 Samenanlagen.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 21 a—e). Die jüngsten untersuchten Stadien (Fixierung Ende September) zeigten noch junge Samenanlagen, deren Embryosackmutterzellen in später Prophase waren (Abb. 21 a). Zu diesem Zeitpunkt liegen bereits zwei 1 — 2-zellige Deckzellenschichten vor. Die Krümmung der Samenanlage ist im Gange, die Integumente sind in ihren Anlagen vorhanden. Die Mehrzahl der Samenanlagen enthielt jedoch zu diesem Zeitpunkt bereits eine lineare oder T-förmige Tetrade (Abb. 21 b). Bei diesen umhüllen bereits beide Integumente den Nucellus, der Obturator war entwickelt. Zwei Wochen später war in einem Teil der Samenanlagen die chalazale Spore zu einem 1-kernigen Embryosack ausgekeimt und die 3 mikropylaren Sporen waren degeneriert (Abb. 21 c); im anderen Teil waren schon 2-kernige Embryosäcke vorhanden (Abb. 21 d). Erst jetzt ist die anatrophe Krümmung der Samenanlage abgeschlossen, das innere Integument hat sich mikropylar geschlossen. Auch bei dieser Art ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4 — 5-schichtig. Die Differenzierung der Hypostase erfolgt während des Auskeimens der chalazalen Spore.

Beim Austreiben der Blütenstände Anfang März wurden die nächsten Stadien fixiert. Die Samenanlagen enthielten bereits fertig organisierte Embryosäcke (Abb. 21 e) vor oder nach der Polkernfusion mit Eiapparat und 3 niedrig endopolyploiden Antipoden. In diesem Entwicklungsstadium ist das Leitbündel wie üblich ausgebildet; auch ist der Endostombereich schnabelförmig verlängert. Deckzellenschichten und angrenzende Nucelluszellen sind degeneriert, der Embryosack stößt direkt an die Nucellusepidermis.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Das Endosperm ist nukleär. Der Untersuchung lagen Stadien vor, bei denen bereits 128 oder 256 Endospermkerne vorhanden waren (Abb. 21 g). Der Endopolyploidiegrad der 3 Antipoden hatte sich nach der Befruchtung während der frühen Endospermentwicklung sichtlich erhöht. In diesen Samenanlagen bestand der Proembryo aus 4 bis 8 Zellen (Abb. 21 f). Der Bau des Proembryos entspricht dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (siehe Abb. 1, Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

Das Exostom wies bei den befruchteten Samenanlagen bereits den charakteristischen Wulst auf, der sich zum Elaiosom weiterentwickelt.

Es sei auch erwähnt, daß defekte Samenanlagen vorhanden waren, deren Embryosacklumen kollabiert und von stark verholztem Hypostasegewebe umgeben war.

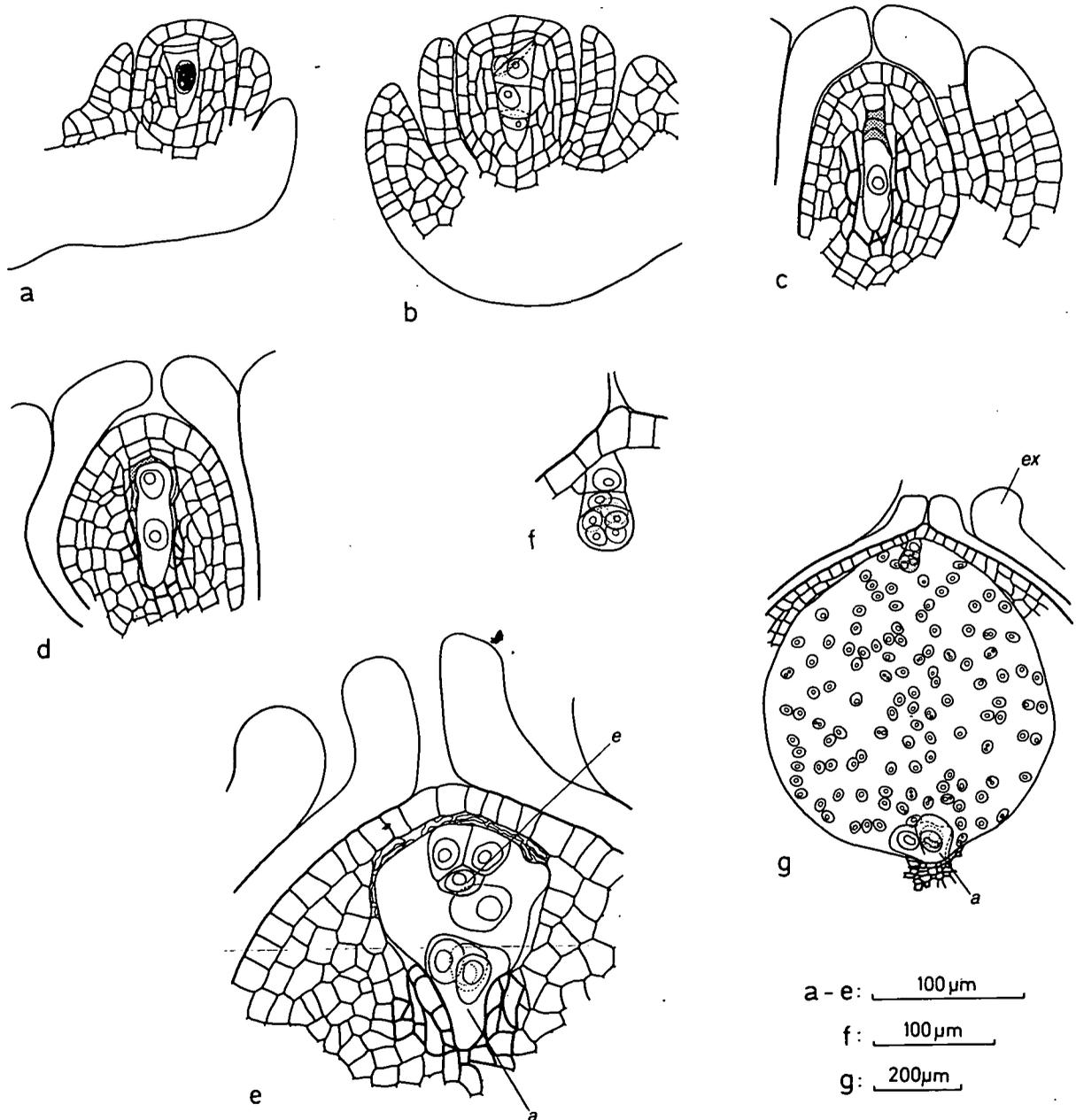


Abb. 21: *Scilla xanthandra*. a—e Embryosackentwicklung, f Proembryo, g Endosperm. a Embryosackmutterzelle im Pachytän, Integumente angelegt, beginnende anatrophe Krümmung, b Megasporentetrade in T-Stellung, c lineare Megasporentetrade, chalazale Spore vergrößert, die 3 mikropylaren degeneriert, Hypostase differenziert, d 2-kerniger Embryosack, e Embryosack organisiert, Polkerne fusioniert, f Proembryo 7-zellig, g Endosperm 256-kernig, Proembryo in Gesamtansicht, Endosperm-Plasmawandbelag zur Hälfte dargestellt). Samenanlagen mit Ausnahme von b in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—g Uludağ, Türkei. — Klärtechnik

Scilla nivalis BOISS.

Das Material wurde größtenteils im Freiland des HBL gesammelt, ein geringer Anteil stammt vom Birgi Bozdog bei Izmir (SW-Türkei). Die embryologische Untersuchung erfolgte nach der Klärtechnik, für die Zählung der Endospermstadien wurde die FPA⁵⁰ — KE-Quetschtechnik angewendet. — In jedem Fruchtknotenfach befinden sich 4 — 8 Samenanlagen.

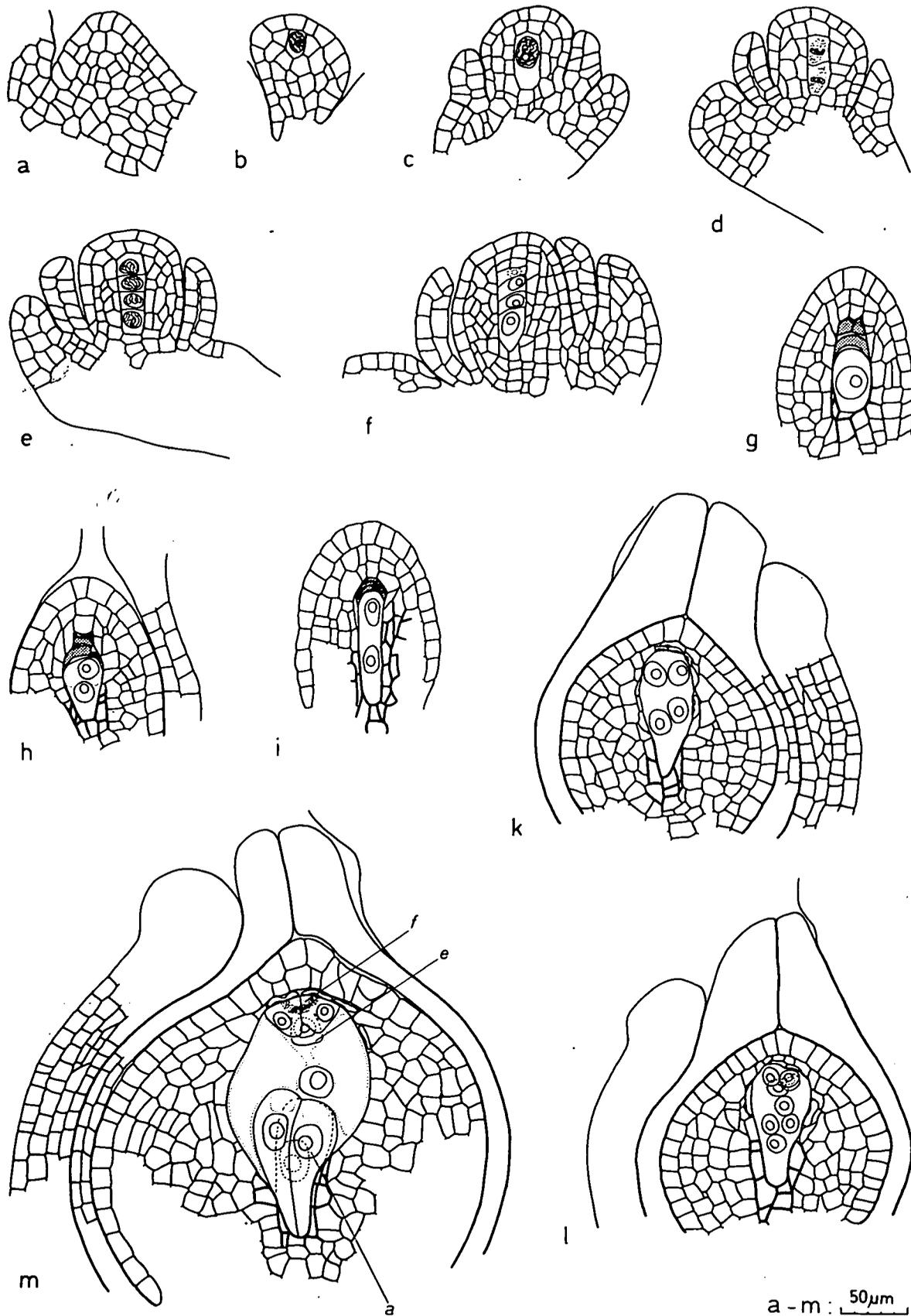
Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 22 a—m). Die Entwicklungssequenz verlief im Untersuchungszeitraum wie folgt: Anfang August war lediglich ein junger undifferenzierter Nucellus vorhanden (Abb. 22 a). Die Epidermis ist einschichtig. Gegen Mitte dieses Monats war die primäre Archesporozelle erkennbar. Nach ihrer mitotischen Teilung (Abb. 22 b) Ende dieses Monats war die sekundäre Archesporozelle und die primäre parietale Deckzelle differenziert. Anfang September befand sich die Embryosackmutterzelle in der meiotischen Prophase (Abb. 22 c). Die Meiosestadien bis zum Auskeimen der chalazalen Spore sowie die Krümmung der Samenanlage mit der Differenzierung und dem Auswachsen der zwei Integumente konnten bei dieser Art besonders gut verfolgt werden (Abb. 22 c—g, 47 a). Während der Meiose ist die einzige Deckzellenschicht 1 — 2-zellig, nach Abschluß der Meiose liegt diese periklin geteilt vor. Die 4 Megasporen können linear oder in T-Stellung angeordnet sein. Parallel zur fortschreitenden Vergrößerung der chalazalen Spore beginnt die Degeneration der 3 mikropylaren Sporen (Abb. 22 f). Die Differenzierung der Hypostase fällt in die Zeit des Auskeimens der chalazalen Spore. Erst wenn diese sich zu einem 1-kernigen Embryosack entwickelt hat und die 3 mikropylaren Sporen völlig degeneriert sind (Abb. 22 g), ist die anatrophe Krümmung der Samenanlage abgeschlossen. Das innere Integument hat sich nunmehr geschlossen. Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4-, auffallend oft auch 5-schichtig. Ein Obturator ist jeweils vorhanden.

Die 1. Embryosackmitose (bis Ende November) und oft auch die 2. (im Dezember) erfolgt noch vor der winterlichen Entwicklungspause (Abb. 22 h—k). Die Degeneration der Deckzellen verläuft bei dieser Art auffallend langsam. Ihre zwei bereits deformierten Schichten waren noch nach der 3. Embryosackmitose Mitte bis Ende Februar erkennbar (Abb. 22 l). Der Endostombereich des inneren Integuments ist etwa ab dem 4-Kern-Stadium des Embryosacks schnabelförmig verlängert.

Anfangs März — die Knospen befanden sich knapp über der Erdoberfläche — waren die Embryosäcke bereits organisiert (Abb. 22 m). Diese wiesen einen kompletten, normalen Eiapparat auf, wobei die Synergiden jeweils einen Fadenapparat ausgebildet hatten. Die Polkerne waren durchwegs fusioniert. Die 3 Antipoden enthielten bereits niedrig endopolyploide Kerne; über jedem Antipodenkern lag jeweils mikropylar eine große Vakuole. Nun waren auch die Deckzellen fast völlig resorbiert, der Embryosack grenzte direkt an die Nucellusepidermis. Das Leitbündel war differenziert. Es endet mit geringfügiger Verzweigung in der Chalaza.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden, es konnten aber sehr frühe Stadien der nukleären Endospermentwicklung beobachtet werden (Abb. 23 a—c, 49 d). Knapp nach der Befruchtung ist eine Synergide bereits degeneriert. Die zweite Synergide ist maximal bis zum 16-Kern-Stadium des Endosperms intakt und degeneriert dann ebenfalls. Schon

Abb. 22: *Scilla nivalis*. a—f Entwicklung der jungen Samenanlage und Sporogenese, g—m Embryosackentwicklung. a sehr junge Samenanlage, b wenig älteres Stadium, primäre Archesporozelle in mitotischer Prophase, c Embryosackmutterzelle im Pachytän, primäre parietale Zelle antiklin geteilt, Integumentanlagen erkennbar, d Metaphase II, beginnende anatrophe Krümmung, e Telophase II, Megasporen linear angeordnet, f lineare Megasporentetrade, g Tetrade in T-Stellung, chalazale Megaspore vergrößert, die 3 mikropylaren degeneriert, Hypostase wird differenziert, h 2-kerniger Embryosack, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, i wie h, nur wenig älteres Stadium, k 4-kerniger Embryosack, l 8-kerniger Embryosack, m organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden bereits niedrig endopolyploid. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—l HBL, Freiland, m Birgi Bozdog bei Izmir (SW-Türkei). — Klärtechnik



vor der Befruchtung erfolgt eine geringe Endopolyploidisierung der 3 Antipodenkerne, hohe Endopolyploidiegrade werden erst während der frühen Endospermentwicklung erreicht. Die Zygote bleibt bis zum Stadium von 32 Endospermkernen ungeteilt. Der Proembryo ist 2-zellig bei den Stadien mit 32 und 64 Endospermkernen und 4-zellig bei den Stadien mit 128 bis 256 Endospermkernen (Abb. 23 e). Die Metaphasen aus dem Endosperm waren triploid: $3n = 27$ (Abb. 23 f).

Das Exostom weist bei Samenanlagen kurz nach der Befruchtung den charakteristischen Wulst auf, aus dem sich das Elaiosom entwickeln wird (Abb. 23 b, c).

Ein Sonderfall, bei dem sich ein sichtlich abnormer Embryosack im chalazalen Bereich der Samenanlage gebildet hat, ist in Abb. 23 d zu sehen. Die Stelle, wo sonst der Embryosack liegt, ist noch durch ein Lumen erkennbar.

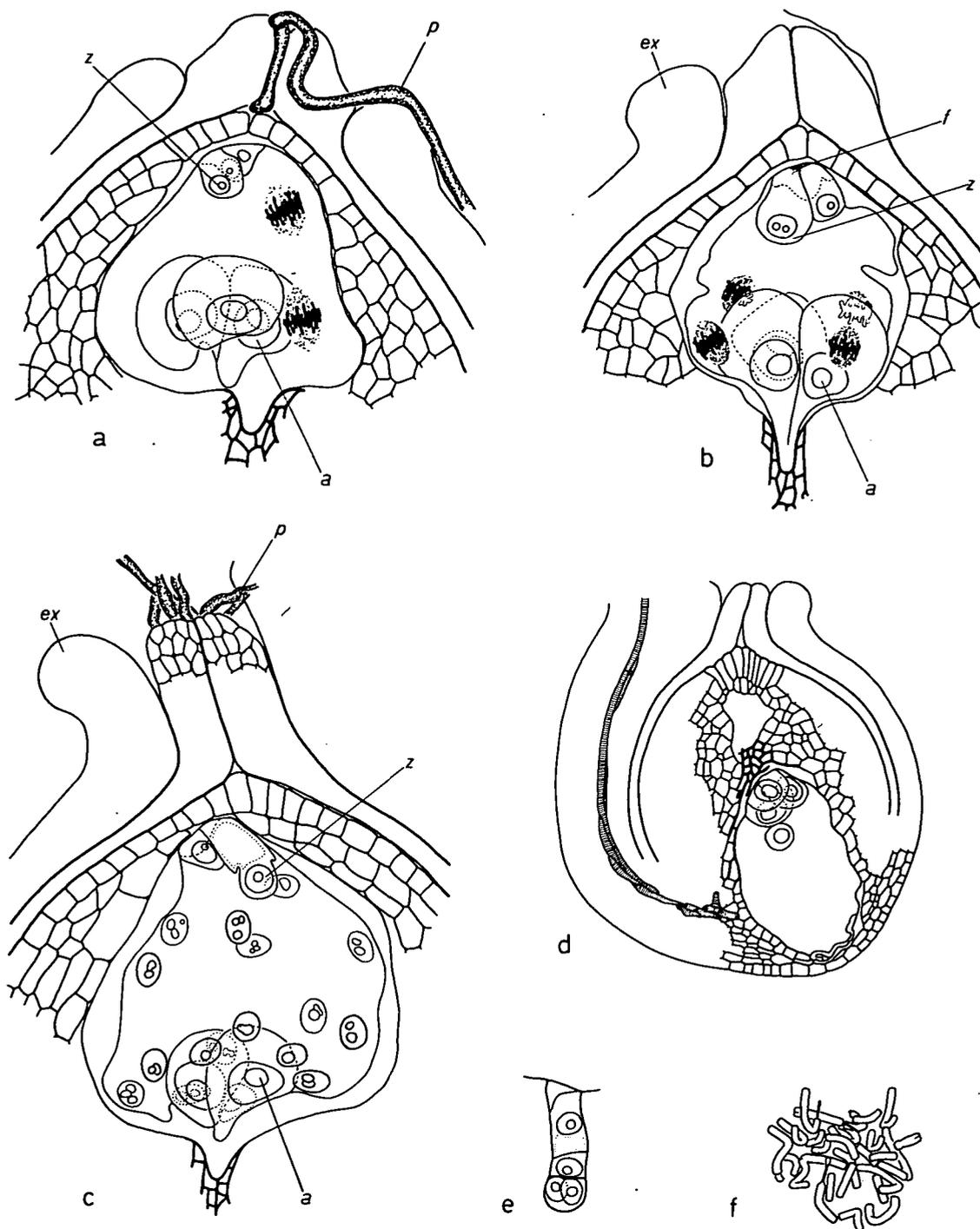
Scilla sardensis (WHITTALL ex BARR et SUGDEN) SPETA

Das Material wurde größtenteils im Freiland des HBL gesammelt, ein kleiner Teil wurde von TUBERGEN Ltd. bezogen. Die embryologische Untersuchung erfolgte nach der Klärtechnik, für die Zählung der Endosperm-Metaphasen wurde die ME-KE-Quetschtechnik angewendet. — In jedem Fruchtknotenfach befinden sich zwischen 4 und 8 Samenanlagen.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 24 a—n). Der Entwicklungsablauf verlief im Untersuchungszeitraum wie folgt. Bereits Anfang August stellte das jüngste Stadium einen jungen Nucellus dar (Abb. 24 a). Die Epidermis ist einschichtig. Zwei bis drei Wochen später war die primäre Archesporzelle in einem Großteil der Samenanlagen bereits erkennbar (Abb. 24 b). Mit Ende dieses Monats war ihre Teilung in sekundäre Archesporzelle und primäre parietale Zelle erfolgt. Im Laufe des Septembers lief die Meiose ab (Abb. 24 c—f). Es resultierte eine lineare, seltener eine T-förmige Tetrade (Abb. 24 g, h). Die Meiosestadien bis zum Auskeimen der chalazalen Spore sowie der Verlauf der Krümmung der Samenanlage mit der Differenzierung und dem Auswachsen der zwei Integumente konnten bei dieser Art genauer als bei anderen verfolgt werden (Abb. 24 c—i). Während der Meiose lag immer nur eine einzige 1 — 2-zellige Deckzellenschicht vor, nach Abschluß der Meiose ist diese oft periklin geteilt. Parallel zur fortschreitenden Vergrößerung der chalazalen Spore degenerieren die 3 mikropylaren (Abb. 24 i, 47 c). Zu diesem Zeitpunkt ist die anatrophe Krümmung der Samenanlage abgeschlossen, die beiden Integumente umhüllen den Nucellus, doch hat sich das innere Integument mikropylar noch nicht geschlossen. Wie für die *Scilla bifolia*-Gruppe charakteristisch, ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4 — 5-schichtig. Ein Obturator war jeweils vorhanden. Die Differenzierung der Hypostase fällt in die Zeit des Auskeimens der chalazalen Spore.

Die 1. bzw. 2. Embryosackmitose (Abb. 24 k, l) verlief im untersuchten Material recht asynchron, meist dürfte die 2. Embryosackmitose allerdings doch noch vor der winterlichen Entwicklungspause erfolgen. Normal wirkende 1- und 2-kernige (Abb. 24 k) Embryosäcke waren noch Mitte Dezember vorhanden, während andererseits 4-kernige Embryosäcke (Abb. 24 l) auch schon Anfang November zu finden waren. Die Deckzellen sind meist ab dem 4-Kern-Stadium des Embryosacks degeneriert, jedoch kann die Resorption der Deckzellen auch langsamer erfolgen. Das innere Integument schließt sich mikropylar zum Endostom und zeigt die charakteristische schnabelförmige Verlängerung.

Ein Großteil der in diesem Zeitraum (Oktober — Februar) fixierten Samenanlagen zeigte Embryosäcke, die in ihrer Entwicklung zurückgeblieben und noch dazu von einem Deckzellenkomplex mit ca. 5 — 6 Schichten überlagert waren und nicht den Eindruck machten, als würden sie sich zu normalen Embryosäcken weiterentwickeln. Viele Samenanlagen wurden überhaupt defekt vorgefunden; ihr Embryosacklumen war kollabiert und von stark verholztem Hypostasegewebe umgeben. Die hier beschriebenen Abweichungen vom Normalverhalten dürfen nicht von vornherein als arttypisch betrachtet werden; es könnten auch die Kulturbedingungen dafür ausschlaggebend gewesen sein, obwohl es dafür keine stich-



a - e : 100 μm

f : 10 μm

Abb. 23: *Scilla nivalis*. a—c befruchtete Embryosäcke mit jungem Endosperm, a 2-, b 3. Teilung, Metaphase, c 16-Kern-Stadium. Die 3 Antipoden stets endopolyploid. d abnorme Embryosackentwicklung im chalazalen Bereich der Samenanlage, e 4-zelliger Proembryo, f Metaphase aus dem Endosperm ($3n = 27$). Samenanlagen partiell dargestellt. a = Antipoden; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; f = Fadenapparat; p = Pollenschlauch; z = Zygote. Herkunft a—f HBL, Freiland. — a—e Klärtechnik, f FPA₅₀, KE-Quetschtechnik

haltigen Hinweise gibt. Außerdem können auch mir nicht einsichtige cytologische oder genetische Faktoren die Ursache gewesen sein. Auffallend ist jedenfalls, daß von diesen Störungen vorwiegend das Material von TUBERGEN LTD. betroffen war, während das Material des HBL weitgehend eine gesunde Entwicklung zeigte.

Ende Februar erfolgt die 3. Embryosackmitose (Abb. 24 m). Die Deckzellen sind vom heranwachsenden Embryosack immer stark zerdrückt, dieser grenzt fast an die Nucellus-epidermis. Die Differenzierung des Leitbündels, welches in der Chalaza endet, erfolgt etwa zu dieser Zeit. Im Anschluß an die 3. Embryosackmitose erfolgt bald die Organisierung der Embryosäcke (Abb. 24 n). Jede der beiden Synergiden enthält in der Regel einen Fadenapparat. Die zwei vergrößerten Polkerne (Abb. 24 m) fusionieren vor der Anthese. Die 3 Antipoden besitzen niedrig endopolyploide Kerne (schätzungsweise höchstens tetraploid). Bei Samenanlagen mit reifen Embryosäcken war der Endostombereich gelegentlich nicht schnabelförmig verlängert, sondern nur geschlossen, obwohl viel jüngere Stadien üblicherweise bereits eine solche Verlängerung zeigten. Relativ häufig war die Nucellusepidermis im apikalen Bereich zweischichtig.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Bei den untersuchten Stadien mit 16 Endospermkernen war die Zygote noch ungeteilt (Abb. 25 a). Bis zu diesem Zeitpunkt waren beide Synergiden bereits degeneriert; auch hatte sich der Endopolyploidiegrad der 3 Antipoden stark erhöht. Über jedem Antipodenkern lag jeweils mikropylar eine große Vakuole. Diese Samenanlagen zeigten bereits den typischen Exostomwulst. Die Zählung der Endosperm-Metaphasen ergab ein triploides Endosperm ($3n = 27$) (Abb. 25 b).

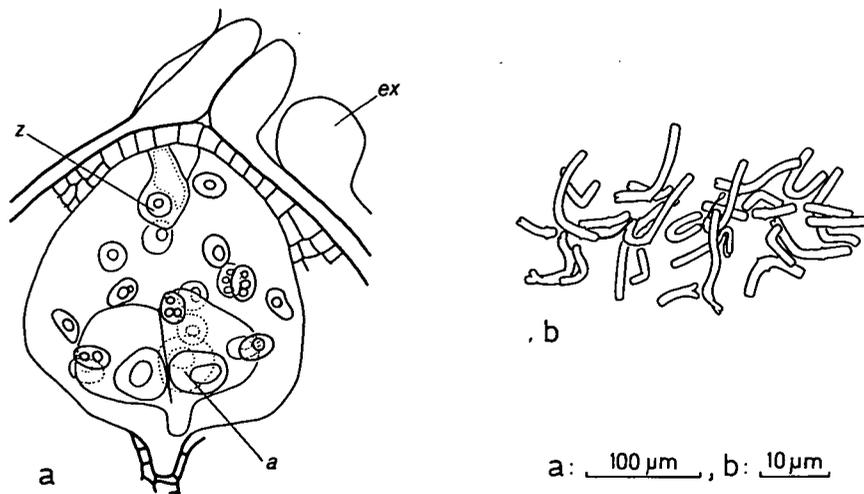
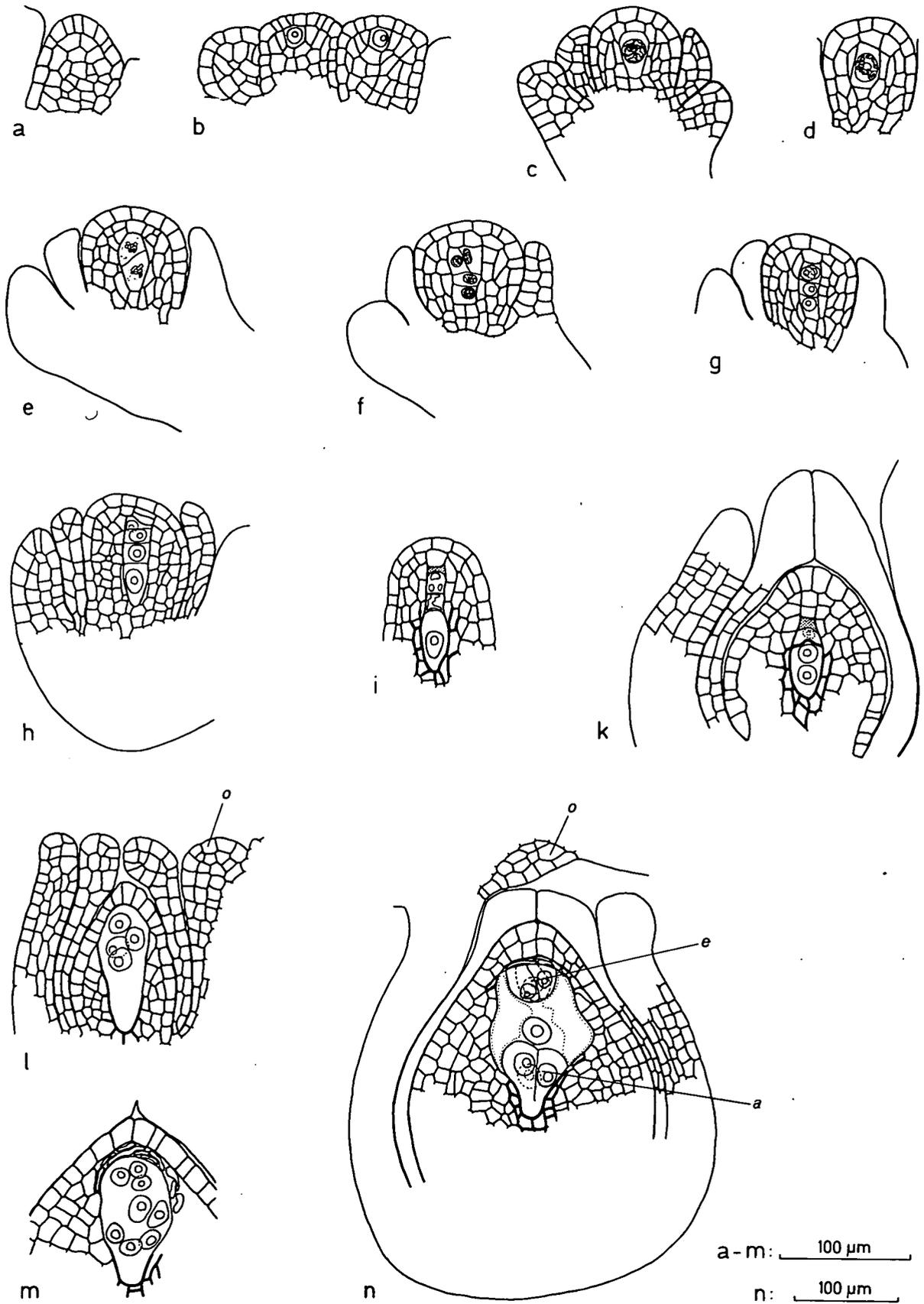


Abb. 25: *Scilla sardensis*. Endosperm. a Endosperm 16-kernig, 3 hochendopolyploide Antipoden, b Metaphase aus dem Endosperm ($3n = 27$). a = Antipoden; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; z = Zygote. Herkunft a, b HBL, Freiland. — a Klärtechnik, b ME, KE-Quetschtechnik

Abb. 24: *Scilla sardensis*. a—h Entwicklung der jungen Samenanlage und Sporogenese, i—n Embryosackentwicklung. a sehr junge Samenanlage, b nur wenig älteres Stadium, primäre Archesporzellen z.T. bereits identifizierbar, c primäre parietale Zelle abgegliedert, Embryosackmutterzelle im Pachytän, Integumente in Ausbildung, d Diakinese (9 Bivalente), e Metaphase II, Krümmung der Samenanlage, f Telophase II, Megasporen in T-Stellung, primäre parietale Zelle antiklin geteilt, g Tetrade in T-Stellung, h lineare Megasporentetrade, anatrophe Krümmung abgeschlossen, i lineare Tetrade, chalazale Megaspore vergrößert, die 3 mikropylaren degeneriert, Hypostase wird differenziert, k 2-kerniger Embryosack, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, l 4-kerniger Embryosack, m 8-kerniger Embryosack, die 2 Polkerne bereits vergrößert, n Samenanlage fast sagittal, organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert. Samenanlagen mit Ausnahme von c in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; o = Obturator; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—n HBL, Freiland. — Klärtechnik



Scilla siehei (STAPF) SPETA s.l., $2n = 18,2x$.

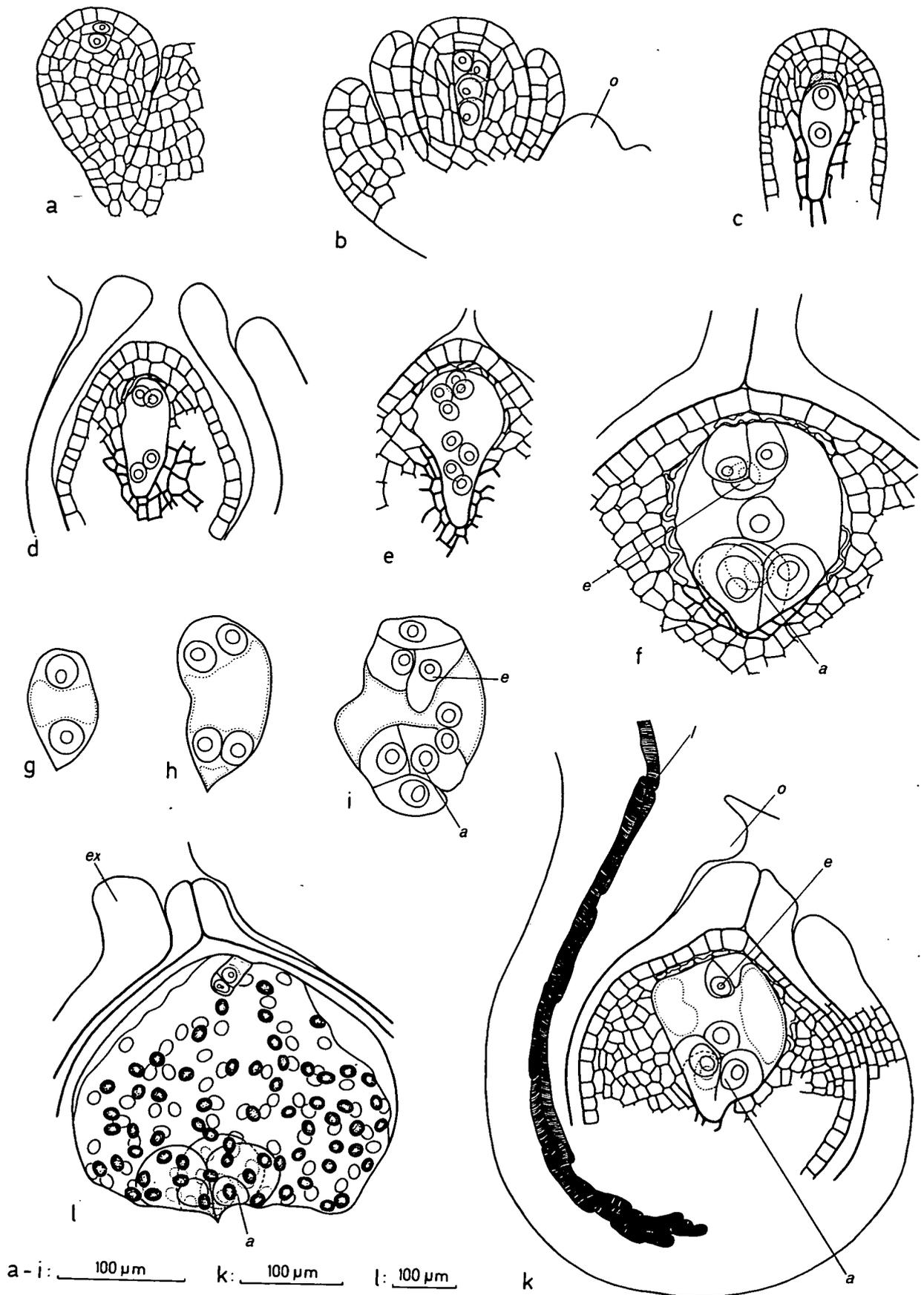
Das Material wurde im Freiland des HBV gesammelt. Der Großteil der Untersuchungen wurde mit der Klärtechnik, ein geringer Teil mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik durchgeführt. — In jedem Fruchtknotenfach sind 4 bis 8 Samenanlagen vorhanden.

Die Embryosackentwicklung erfolgt nach dem Normaltypus (Abb. 26 a—k), allerdings kommen insofern häufig Abweichungen vor, als mehr als 1 Megaspore zu einem Embryosack auskeimt und sich mehr oder weniger weit weiterentwickelt (Abb. 27 a—e).

Der typologische Normalfall der Entwicklung stellte sich folgendermaßen dar. Die jüngsten untersuchten Stadien (Fixierung Anfang August) zeigten junge Nucelli, in denen die sekundäre Archesporozelle und die primäre parietale Zelle bereits differenziert waren (Abb. 26 a). Einen Monat später war die Meiose abgelaufen, es fanden sich lineare oder T-förmige Tetraden (Abb. 26 b), wobei die 2 mikropylaren Sporen teilweise bereits Degenerationserscheinungen zeigten. Der Deckzellenkomplex bestand aus ein oder zwei 1 — 2-zelligen Schichten. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage war im Gange, die beiden Integumente umhüllten den Nucellus teilweise. Wie immer in der *Scilla bifolia*-Gruppe ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4 (— 5)-schichtig, und ein Obturator ist entwickelt. Die Hypostase differenziert sich etwa während des Auskeimens der chalazalen Spore. Ende September war in einem Großteil der Samenanlagen die chalazale Spore zu einem 1-kernigen Embryosack ausgekeimt und die 3 mikropylaren Sporen waren degeneriert; in einem kleinen Teil waren schon 2-kernige Embryosäcke vorhanden (Abb. 26 c, g). Mitte Dezember lagen vorwiegend 2-kernige, aber auch noch 1-kernige Embryosäcke vor. In diesen Samenanlagen war ausnahmsweise die Anzahl der Deckzellenschichten auffällig erhöht (ca. 5), die Schichtung war sehr unregelmäßig. Es schien fraglich, ob sich diese jungen Embryosäcke zu befruchtungsfähigen Embryosäcken weiter entwickeln würden. Ende Jänner fixierte Samenanlagen zeigten vorwiegend 4-kernige Embryosäcke (Abb. 26 d, h), doch waren auch noch 2-kernige Embryosäcke zu beobachten. Daraus geht hervor, daß in dieser relativ langen Periode nur eine oder zwei Embryosackmitosen stattgefunden haben, wobei die zeitliche Datierung der beiden Mitosen nicht möglich war. Die dem Embryosack angrenzende Deckzellenschicht ist zu diesem Zeitpunkt kollabiert. Das innere Integument hat sich mikropylar geschlossen. In manchen Samenanlagen befand sich das Leitbündel bereits in Differenzierung.

Ende Februar fixierte Samenanlagen zeigten Embryosäcke in sehr unterschiedlichen Entwicklungsstadien: 2-kernige, 4-kernige, 8-kernige und bereits fertig organisierte Embryosäcke konnten sogar innerhalb derselben Blüte gefunden werden. Andererseits zeigten die Samenanlagen Anfang März fixierter Knospen die Embryosäcke einheitlich im 8-Kern-Stadium (Abb. 26 e). Demnach kann auch die 3. Embryosackmitose nicht innerhalb eines engen Zeitraums erfolgt sein. Bei Samenanlagen mit einem 8-kernigen Embryosack (Abb. 26 e) sind die restlichen Deckzellenschichten degeneriert, der Embryosack grenzt direkt an die Nucellusepidermis. Einzelne periklin geteilte Nucellusepidermiszellen sind im apikalen Bereich gelegentlich zu finden. Der Endostombereich des inneren Integuments ist schnabelförmig verlängert. Nach der Zellwandbildung (Abb. 26 f, i, k) besteht der Embryosack aus einem normalen, kompletten Eiapparat mit nicht immer beobachtbarem Fadenapparat in den Synergiden, genäherten (Abb. 26 i) bzw. noch vor der Anthese verschmelzenden Polkernen (Abb. 26 f, k) und 3 noch vor der Anthese niedrigendopolyploid werdenden Antipoden-

Abb. 26: *Scilla siehei* ($2n = 18; 2x$). a—k Embryosackentwicklung, I Endosperm. a sehr junge Samenanlage, primäre parietale Zelle und sekundäre Archesporozelle identifizierbar, b Megasporentetrade in T-Stellung, Integumente differenziert, c 2-kerniger Embryosack, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, Hypostase ausgebildet, d 4-kerniger Embryosack, e 8-kerniger Embryosack, f organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden bereits endopolyploid, g 2-kerniger Embryosack, h 4-kerniger Embryosack, i vollentwickelter Embryosack, Polkerne genähert, k Samenanlage sagittal, Embryosack voll ausgebildet, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden endopolyploid (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert), I Endosperm 128-kernig, Proembryo 2-zellig, die 3 Antipoden hochendopolyploid. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; I = Leitbündel; o = Obturator; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—l HBV, Freiland. — a—f, k, I Klärtechnik, Samenanlagen partiell dargestellt, g—i Glutaraldehyd, KE-Quetschtechnik



kernen. In einem Teil der reifen Embryosäcke schienen die Synergidenkerne noch vor der Anthese zu degenerieren, jedenfalls waren sie nicht zu erkennen (Abb. 26 k).

Typologisch abnorm, aber relativ häufig ist, daß sich mehr als 1 Megaspore zu einem Embryosack entwickeln kann (Abb. 27 a—e). In diesen Fällen keimen meist 2 Sporen aus, nur sehr selten dürfte auch eine 3. Spore mitotisch aktiv werden. Das Derivat der chalazalsten Spore ist am vitalsten. Organisierte Embryosäcke werden anscheinend nur von ihr gebildet. Sie sind allerdings in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit singulären Embryosäcken unterlegen, was besonders in den 2- und 4-Kern-Stadien offenkundig ist. Über die Befruchtung solcher Embryosäcke und ihr weiteres Schicksal kann nichts ausgesagt werden. Auffallend oft sind alle Samenanlagen derselben Blüte insoferne defekt, als in diesen kein Embryosack auszunehmen und das Lumen vollkommen kollabiert war.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Bei den untersuchten Stadien mit 128 Endospermkernen war der Proembryo 2-zellig (Abb. 26 l), mit 256 Endospermkernen 4-zellig, mit 512 Endospermkernen 8-zellig und mit ca. 1024 Endospermkernen 16-zellig. Der Bau des Proembryos entspricht zumindest bis zum 16-Zell-Stadium dem für diese Gruppe aufgestellten Entwicklungsschema (vgl. Abb. 1; Kapitel "Ergebnisse allgemeiner Teil: Der Embryo"), ältere wurden nicht mehr untersucht. Der Endopolyploidiegrad der 3 Antipoden steigt nach der Befruchtung erheblich an; Anzeichen von Degeneration der Antipoden sind bei einem Stadium von ca. 256 Endospermkernen festzustellen. Die Samenanlagen zeigen dann bereits den typischen Exostomwulst.

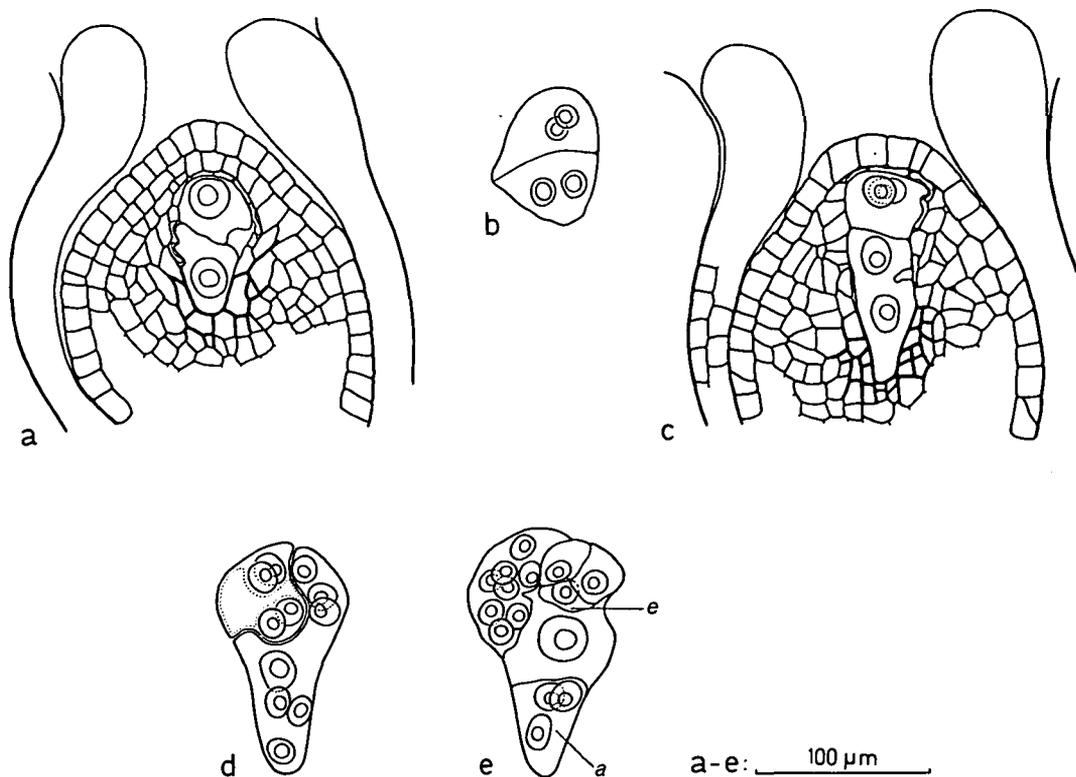


Abb. 27: *Scilla siehei* ($2n = 18; 2x$). a—e Entwicklung von mehr als 1 Embryosack pro Samenanlage als gelegentlich vorkommende Abnormität. a zwei 1-kernige Embryosäcke, b zwei 2-kernige Embryosäcke, c wie b, d 4-kerniger sowie 7-kerniger Embryosack mit fusionierten Polkernen, e 7-zelliger Embryosack, Polkerne fusioniert, sowie 8-kerniger Embryosack. a = Antipoden; e = Eizelle. Herkunft a—e HBV, Freiland. — a, c—e Klärtechnik, b Glutaraldehyd, KE-Quetschtechnik

Scilla siehei (STAPF) SPETA s. str., $2n = 27, 3x$.

Das Material wurde zu einem Teil vom Botanischen Garten in Glasnevin (Dublin, Republik Irland), zum anderen Teil von TUBERGEN Ltd. bezogen. Für die Feststellung der Embryosack- und Endospermentwicklung wurde die Klärtechnik herangezogen. Für die Chromosomenzählungen wurde die ME-KE-Quetschtechnik angewendet. Wurzelspitzen wurden mit Colchizin vorbehandelt. — In jedem Fruchtknoten sind 4 bis 8 Samenanlagen ausgebildet.

Es handelt sich um eine triploide Linie, die nach SPETA (1976 a) im Gegensatz zur triploiden *Scilla siehei* cv. 'Pink Giant' stets einige Samenanlagen bis zur vollständigen Samenreife bringt (nach meinen Untersuchungen 2 — 3 pro Blüte).

Megasporen

Die jüngsten Stadien wurden Ende September fixiert. In diesen war die Sporogenese abgeschlossen. Die Embryosackentwicklung verläuft grundsätzlich nach dem Normaltypus. Ein Teil der Samenanlagen zeigte äußerlich normale, lineare oder T-förmige Tetraden (Abb. 28 a, b), wobei teilweise die drei mikropylaren Sporen typusgemäß in Degeneration begriffen waren (Abb. 28 c—e). Offenbar im Zusammenhang mit der triploiden Konstitution zeigte der andere Teil der Samenanlagen leicht aberrante bis deutlich abnorme Tetraden (Abb. 28 f—m). Dabei wurden folgende Konstellationen vorgefunden: 1) Bildung von offensichtlich ungleichwertigen Sporen (Abb. 28 g); 2) Unterlegenheit der chalazalen Spore (Abb. 28 i); 3) Persistenz von 2 (— 3) beliebig gelegenen Sporen (Abb. 28 h, k); 4) Auftreten von 2-kernigen Sporen in 4-zelligen Tetraden (Abb. 28 l), wobei die Entstehungsweise unklar ist; 5) Auftreten von 2-kernigen Sporen infolge Ausbleibens der Zellwandbildung bei der 1. meiotischen Teilung (Abb. 28 m); 6) zwei 1-kernige Megasporen infolge von Restitution in der 1. oder 2. meiotischen Teilung; 7) Anscheinend Bildung von kernfreien Sporen sowie von zusätzlichen nicht vollständigen Zellwänden; 8) Auftreten von 2 Tetraden in Tandem-Anordnung (Abb. 28 n), offenkundig hervorgegangen aus zwei Embryosackmutterzellen.

Auffallend ist die relativ hohe Anzahl von 3 — 6 Deckzellenschichten, was in der gesamten Gruppe sonst nur bei *Scilla siehei* cv. 'Pink Giant' gefunden wurde. Gelegentlich erscheint die Schichtung der Deckzellen ausgesprochen unregelmäßig. Das innere Integument ist 2-schichtig und hat sich mikropylar bereits geschlossen. Wenn Tetradenstadien noch Mitte Dezember gefunden wurden, war bereits die schnabelförmige Verlängerung des Endostoms ausgebildet (Abb. 28 f). Das äußere Integument ist 4 (— 5)-schichtig. Hypostase und Obturator sind ausgebildet. Die anatrophe Krümmung ist weitgehend abgeschlossen.

Mitte Dezember fixiertes Material zeigte neben wenigen Tetraden hauptsächlich 1- und 2-kernige (Abb. 28 o), gelegentlich auch 4-kernige (Abb. 28 p) Embryosäcke. Die Deckzellen zeigten noch wenig Anzeichen von Degeneration, jedoch ist diese jedenfalls abgeschlossen, wenn die Embryosäcke organisiert sind.

Embryosackentwicklung

In der 2. Märzhälfte fixierte Samenanlagen enthielten gelegentlich noch 8-kernige, nicht organisierte (Abb. 28 q), zumeist aber bereits fertig ausgebildete Embryosäcke (Abb. 28 r, s; 29 a). Diese zeigten im Normalfall komplette Eiapparate, genäherte oder fusionierte Polkerne und 3 haploide bis oktoploide Antipoden (Abb. 28 r, s). Ältere Embryosäcke waren durch Fusion der Polkerne, etwa oktoploide Antipoden und häufig durch Fadenapparate in den Synergiden charakterisiert, wobei die 2 Synergidenkerne gelegentlich nicht zu sehen und wahrscheinlich bereits degeneriert waren (Abb. 29 a). Selten war bei einer der 3 Antipodenzellen Unterbleiben der Polyploidisierung bzw. Degeneration ihres Kerns festzustellen. Unbefruchtete Embryosäcke mit nicht fusionierten Polkernen finden sich mitunter noch in bestäubten, postanthesischen Fruchtknoten. Generell fällt auf, daß bei dieser Linie von *Scilla siehei* die Form der Embryosäcke asymmetrisch verzogen erscheint.

Während etwa 40 — 50 % der Samenanlagen ziemlich normale Embryosäcke ausbilden, sind ca. 20 — 30 % durch deutlich aberrante Embryosäcke gekennzeichnet (Abb. 29 b, c),

welche sich folgendermaßen charakterisieren lassen: 1) Zusätzlicher, in der Entwicklung zurückgebliebener Embryosack (Abb. 29 c); 2) Embryosäcke mit zu hoher, oft nicht eindeutig festlegbarer Kernzahl und gelegentlich 2 Eiapparaten, wobei es sich möglicherweise um Fusionsprodukte aus anfänglich separierten, sich gleichzeitig entwickelnden Gametophyten handelt; 3) Stark unterschiedlich große Polkerne bei sonst normaler Embryosackstruktur; 4) Auftreten eines zusätzlichen Kernes (persistente Megaspore ?) chalazal vom vollständigen Embryosack gelegen; 5) Embryosäcke mit Eiapparat aber reduzierter Kernzahl und ohne abgegrenzte Antipoden (Abb. 29 b); 6) 4-kernige Embryosäcke mit gleich oder auch ungleich großen Kernen; 7) 1 — 3-kernige und daher kernteilungsgestörte Embryosäcke. Während also 70 — 80 % der Samenanlagen Embryosäcke enthalten, wenn diese auch zum Teil aberrant sind, enthalten etwa 20 — 30 % der Samenanlagen keine Gametophyten. In solchen Samenanlagen ist das Embryosacklumen kollabiert, Hypostasegewebe ist jedoch vorhanden. Es muß erwähnt werden, daß solche Samenanlagen ein gewisses Wachstum durchmachen, daß sie aber kleiner sind als solche mit entwickelten Embryosäcken. Knapp vor der Anthese ist das Leitbündel differenziert. Das innere Integument ist 2-, das äußere 4 (— 5)-schichtig.

Endosperm und Proembryo

Die Endospermentwicklung ist nukleär. Die Entwicklung wurde vom 2- bis zum 128-Kern-Stadium verfolgt (Abb. 29 d—i). Befruchtungsstadien wurden nicht beobachtet. Dafür, daß eine Befruchtung stattfindet, spricht, daß an einem Teil der endospermführenden Samenanlagen Pollenschläuche festgestellt wurden. Allerdings gibt es auch Hinweise, daß sich zumindest das Endosperm auch ohne Befruchtung entwickeln kann. Es wurden nämlich an einigen besonders jungen Samenanlagen trotz sorgfältiger Präparation keine Pollenschläuche gefunden. Außerdem waren in einem Fall mit wenigkernigem Endosperm beide Synergiden intakt. Auch die beiden Endospermkerne in Abb. 29 d sind auffallend klein, so daß es fraglich ist, ob eine Befruchtung stattgefunden hat, oder ob der sekundäre Embryosackkern eine autonome Teilung durchgeführt hat. In manchen Fällen ist der gesamte Eiapparat degeneriert, auch wenn sich ein junges Endosperm entwickelt hat (Abb. 29 g). Die Frage einer parthenogenetischen Embryo- bzw. nur autonomer Endospermentwicklung müßte daher noch eingehender untersucht werden. Von der erwähnten Ausnahme abgesehen, sind die Synergiden zumeist ab dem 8-Kern-Stadium degeneriert. Die 3 Antipoden werden während der frühen Endospermentwicklung hoch endopolyploid (Abb. 29 d—i). In Stadien mit 128 Endospermkernen zeigten diese noch keine Anzeichen von Degeneration. Es wurden nur 2-zellige Proembryonen aufgefunden, wobei typusgemäß die erste Zellwand quer angelegt wird. Ein 2-zelliger Proembryo liegt in der Regel ab dem 32-Kern-Stadium des Endosperms (Abb. 29 h) vor, nur gelegentlich wurde er schon in den jüngeren untersuchten Stadien gefunden (Abb. 29 e). Lediglich erwähnt sei, daß die Zygoten bzw. Proembryonen reichlich Reservestoffe akkumulieren.

In dieser triploiden Sippe wurden von den wenigen zur Reife gelangten Samen die Chromosomenzahlen von Embryo und Endosperm ermittelt und die mutmaßlichen Chromosomenzahlen der Gameten im Falle einer Befruchtung ($\text{Embryo} = x + y$; $\text{Endosperm} = 2x + y$) errechnet. Es stellte sich heraus, daß diese zwischen (und auch innerhalb) der einzelnen Samen sehr variieren (siehe Tabelle 8).

Würde Parthenogenese vorliegen, müßte die Chromosomenzahl des Endosperms doppelt so hoch sein als die des Embryos. Da dies nicht der Fall ist, dürfte doch eine Befruchtung vorliegen. Es kann aber nicht eindeutig gesagt werden, ob die Befruchtung nur durch Pollen der eigenen oder auch anderer Linien erfolgte. Immerhin weicht die errechnete Chromosomenzahl der befruchtenden Spermkerne in 4 von 7 Fällen von der Normalzahl $n = 9$ deutlich ab, sodaß zumindest hier Selbstbefruchtung anzunehmen ist. Ebenso ist nicht abzuschätzen, welche genetische Konstellation erforderlich ist, damit ein reifer Same entsteht. Auch müßte die Keimfähigkeit dieser Samen noch überprüft werden.

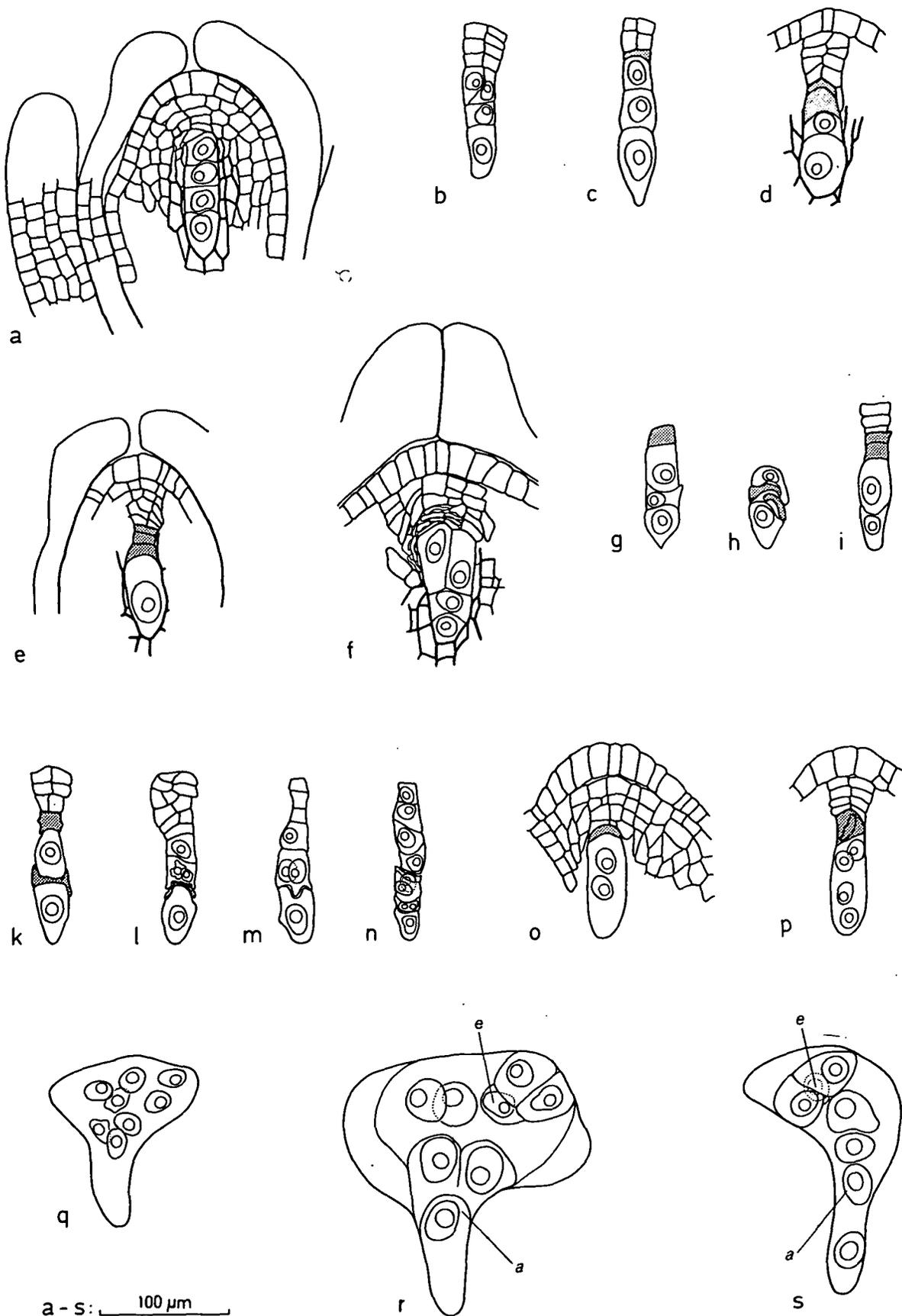


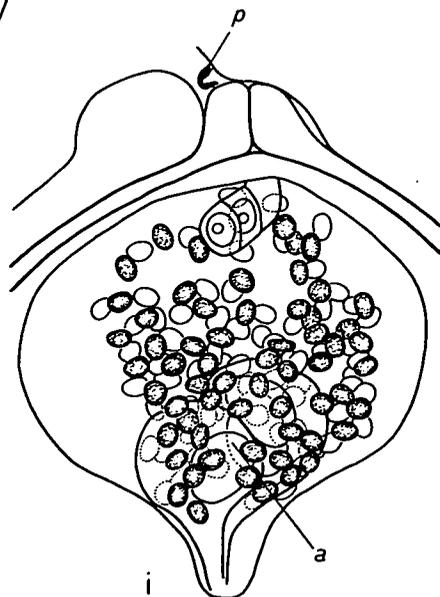
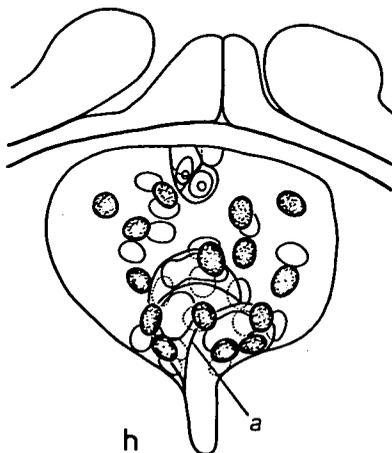
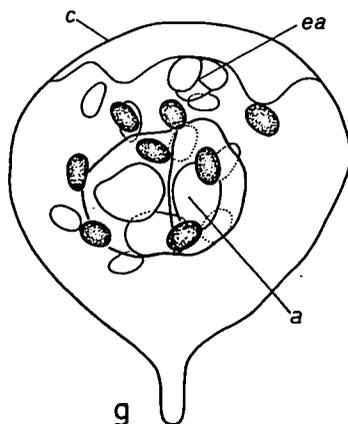
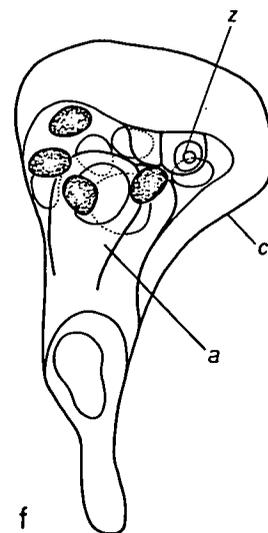
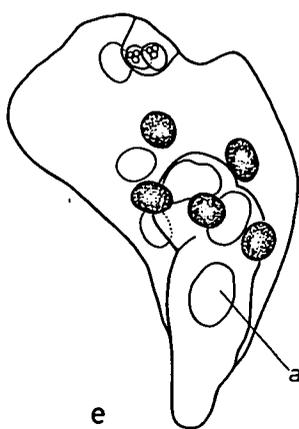
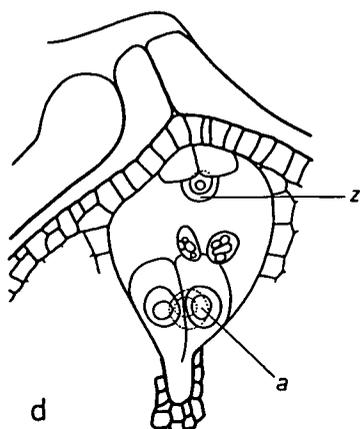
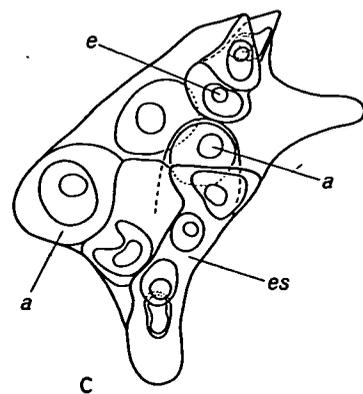
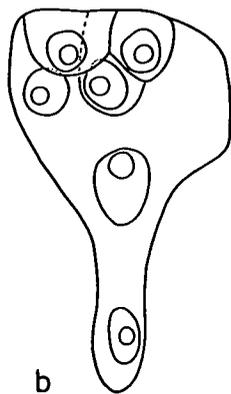
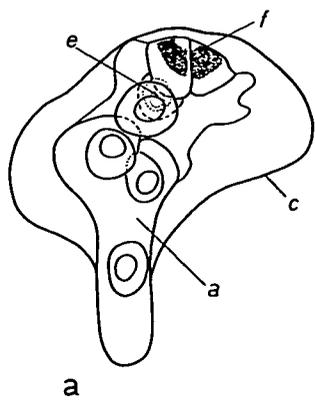
Abb. 28: *Scilla siehei* ($2n = 27; 3x$). a—n Tetradenstadium, o—s Embryosackentwicklung. a lineare Megasporontetrade, Hypostase und Integumente differenziert, b Tetrade in T-Stellung, c—e lineare Tetraden, wechselnde Anzahl von mikropylaren Sporen degeneriert, f—m aberrante Tetraden, n gleichzeitiges Vorhandensein von 2 Tetraden in Tandem-Anordnung, o 2-kerniger Embryosack, p 4-kerniger Embryosack, q 8-kerniger Embryosack, r vollentwickelter Embryosack, Polkerne genähert, s wie r, Polkerne bereits fusioniert. a, d—f, o, p partielle Samenanlagen bzw. partielle Nucelli, b, c, i—m Deckzellenkomplex. a = Antipoden; e = Eizelle; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a, d—f, o, p TUBERGEN, LTD., b, c, g—n, q—s Bot. Garten Dublin. — Klärtechnik

$2n = 27; 3x$	Embryo	Endosperm	Eizelle	Spermakern
Pflanze 1 Same I	21 (ev. 22)	36	$x = 15$	$y = 6$
		36 37	$x = 16$	$y = 5$
Same II	20	30	$x = 10$	$y = 10$
	20	29 (ev. 30)	$x = 9$	$y = 11$
	20			
Pflanze 2 Same I	—	37		
		37 39 37		
Same II	20	31	$x = 11$	$y = 9$
	20	31		
	20	62		
Pflanze 3 Same I	18 18 (od. 19)	26	$x = 10$ $x = 9$	$y = 8$ $y = 9$
		28 27 26 29		
Same II	24	$39 \begin{pmatrix} +1 \\ -3 \end{pmatrix}$	$x = 15$	$y = 9$
	24			
	24			
	24			
	24			
Same III	~ 24	—		
Same IV	~ 20	$36 \begin{pmatrix} +1 \\ +2 \end{pmatrix}$	$x = 16$ $x = 7$	$y = 4$ $y = 13$
		27		
		~ 36		
		~ 36		
		~ 36		
		~ 27		
~ 24				
Same V	$27 \begin{pmatrix} +1 \\ -2 \end{pmatrix}$	41	$x = 14$	$y = 13$
	$27 \begin{pmatrix} +1 \\ -2 \end{pmatrix}$	41		
Same VI	24	—		
	~ 26 (25—28)			
	24			
	24			
	24			
	23			

Tabelle 8: *Scilla siehei* ($2n = 27; 3x$).

Chromosomenzahlen in Embryo und Endosperm von 10 Samen (3 Individuen) wurden ermittelt. Die Chromosomenzahl variiert im Embryo zwischen 18 und 27, im Endosperm zwischen 24 und 41. Auf Grund dieser Daten wurden die mutmaßlichen Chromosomenzahlen im Ei- und Spermakern errechnet.

Abb. 29: *Scilla siehei* ($2n = 27; 3x$). a—c Embryosack, d—i frühe Endospermentwicklung. a organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert), b, c abnorme Embryosäcke, c mögliche Interpretation: 7-zelliger Embryosack, Polkerne fusioniert, sowie 4-kerniger Embryosack, d Endosperm 2-kernig (späte Telophase), e, f Endosperm 8-kernig, in e Proembryo 2-zellig (späte Telophase), g Endosperm 16-kernig, Eiapparat anscheinend degeneriert, h Endosperm 32-kernig, Proembryo 2-zellig, i Endosperm 128-kernig, Proembryo 2-zellig, d—i fortschreitender höherer Polyploidiegrad der 3 Antipodenkerne. a = Antipoden; c = Kontur des Nucelluslumens; e = Eizelle; ea = Eiapparat; es = 4-kerniger Embryosack; f = Fadenapparat; p = Pollenschlauch; z = Zygote. Herkunft a—i Bot. Garten Dublin. — Klärtechnik



a - c: 100 μ m

d - i: 100 μ m

Scilla siehei (STAPP) SPETA, cv. 'Pink Giant', $2n = 27, 3x$.

Es gelangte Material zur Untersuchung, das im Park des OÖ. Landesmuseums in Linz kultiviert wird. Ursprünglich stammt das Material von TUBERGEN LTD. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — In jedem Fruchtknotenfach sind 4 bis 8 Samenanlagen vorzufinden.

In Samenanlagen, die in der 2. Septemberhälfte fixiert worden waren, war die Meiose abgelaufen. Die Embryosackentwicklung verläuft grundsätzlich nach dem Normaltypus (Abb. 30 a), doch ist die Störanfälligkeit bei diesem triploiden Cultivar höher als bei der vorher besprochenen triploiden Linie. Im "Normalfall", der jedoch seltener realisiert wird, entwickelt sich die chalazale Spore weiter (Abb. 30 a). Viel häufiger sind verschiedene Abweichungen (Abb. 30 b—d): 1) Bildung von offensichtlich ungleichwertigen Sporen (Abb. 30 b, d); 2) Persistenz von 1 oder 2 beliebig gelegenen Sporen; 3) Abnormale, annähernd tetraedrische oder unregelmäßige Anordnung der Sporen; 4) Ausbildung von weniger als 4 Sporen (Abb. 30 c); 5) Nicht interpretierbare, defekte Meioseprodukte.

Auffällig ist auch bei dieser Linie die erhöhte Anzahl der Deckzellenschichten (4 — 8), wobei die Schichtung in manchen Samenanlagen unregelmäßig ist. Die Hypostase ist bereits vorhanden. Das innere Integument ist 2-, das äußere 4 (— 5)-schichtig. Das innere Integument hat sich mikropylar geschlossen, die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist vollzogen.

In Anfang April fixierten Knospen oder frisch geöffneten Blüten sind die Embryosäcke organisiert. Normal gebaute Embryosäcke sind selten (Abb. 30 e). Im Eiapparat sind die Synergidenkerne teils intakt, teils ist ein Synergidenkern schlecht identifizierbar oder bereits degeneriert. Gelegentlich kann ein Fadenapparat beobachtet werden. Die Polkerne sind meist schon fusioniert. Die 3 Antipoden sind diploid bis oktoploid.

Abnorme Embryosäcke sind wesentlich häufiger (Abb. 30 f, g). Sie lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

- 1) Atypische Organisation: Singuläre "Eizelle" mit Fadenapparat, 2 Polkerne, 5 Antipoden (Abb. 30 g);
- 2) 9-kerniger Embryosack mit 2 Synergiden, freiem Eikern, Polkern (sekundärer Embryosackkern?) und 5 Antipoden (Abb. 30 f);
- 3) Embryosack mit degeneriertem Eiapparat, Polkern (oder sek. Embryosackkern?) und 6 Antipoden mit ungleich großen Kernen;
- 4) Degenerierter Eiapparat bei sonst normaler Embryosackstruktur;
- 5) Embryosäcke mit 2 Eiapparaten, 1 Kern in der Zentralzelle (Polkern? sek. Embryosackkern?) und 7 ungleich großen Antipodenkernen;
- 6) Partiiell organisierte Embryosäcke mit irregulären Kernzahlen und -größen, die sich einer weiteren Deutung entziehen.

Auch bei diesem Kultivar lagen wenige bis mehrere Samenanlagen pro Fruchtknoten vor, in denen sich überhaupt kein Gametophyt entwickelt hat und das Embryosacklumen vollständig kollabiert ist.

In diesem Stadium sind die Deckzellen vollkommen degeneriert. Leitbündel und Obturator sind ausgebildet. Das Endostom ist stärker schnabelförmig verlängert als bei den anderen Arten.

Diese Varietät ist nach SPETA (1976 a) samensteril, doch konnte ich zumindest Anfangsstadien einer Endospermentwicklung vorfinden. Dies war jedoch jeweils nur in etwa 2 Samenanlagen pro Fruchtknoten zu beobachten. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Es wurden 16- (Abb. 30 h) und 32-Kern-Stadien des Endosperms gefunden. Beide Synergiden waren in diesen Stadien degeneriert. Die 3 Antipoden waren niedrig bis mäßig endopolyploid.

Es kommt auch hier vor, daß ein Antipodenkern kleiner oder degeneriert ist. Auch gibt es Hinweise für eine eingeschaltete Mitose, die zu einem 4-kernigen Antipodialapparat führt. Zygoten lagen im 16- und 32-Kern-Stadium des Endosperms vor; der einzige 2-zellige Proembryo fand sich bei einem 32-Kern-Stadium. Die erste Zellwandbildung erfolgt wie immer quer. Über den Erfolg einer Befruchtung kann wenig ausgesagt werden, immerhin wurden öfters an der Mikropyle affizierte Pollenschläuche registriert. — Schon in diesen Stadien ist der Exostomwulst deutlich vergrößert.

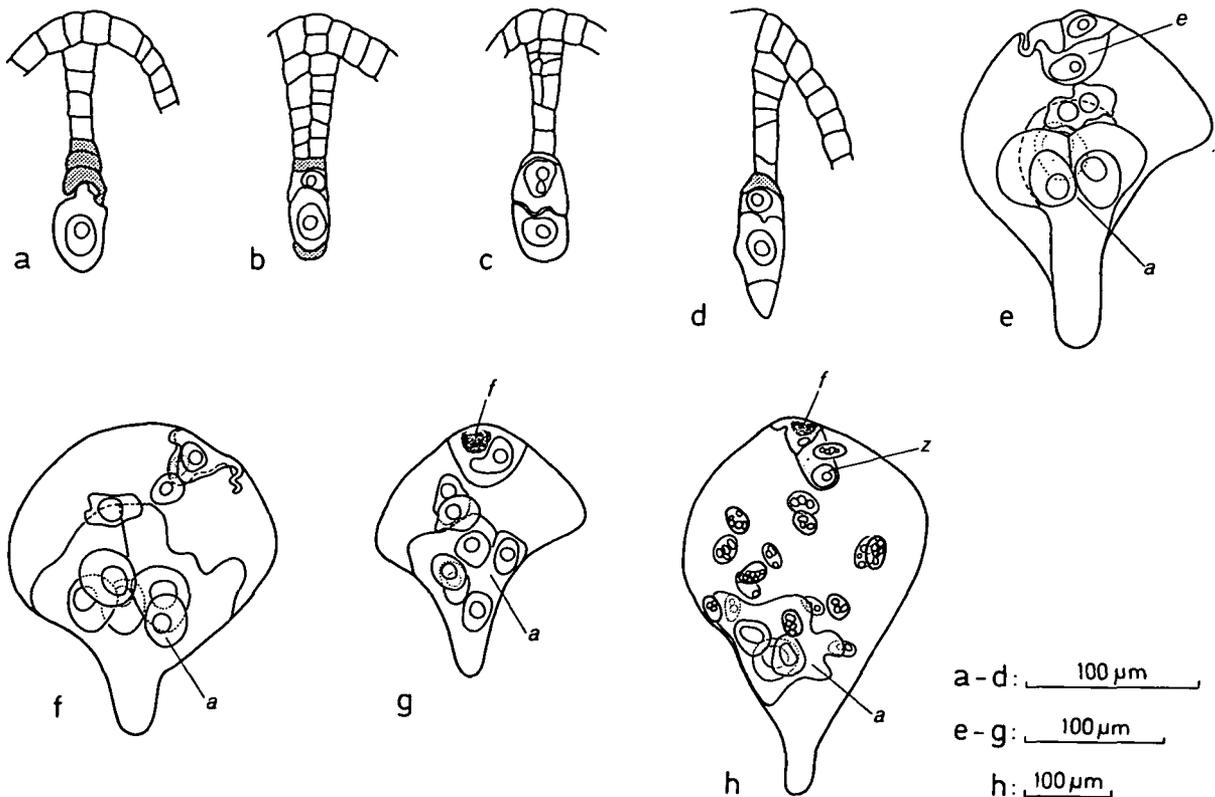


Abb. 30: *Scilla siehei* cv. 'Pink Giant' ($2n = 27; 3x$). a—d Nucellusausschnitte, Tetraden, e—h Embryosäcke. a Megasporentetrad, chalazale Spore vergrößert, die 3 mikropylaren degeneriert, b—d gestörte Tetraden, e vollentwickelter Embryosack, Polkerne fusioniert, die 3 Antipoden bereits endopolyploid (1 Synergidenkern schlecht identifizierbar oder degeneriert), f, g abnorme Embryosäcke, h befruchteter Embryosack, Endosperm 16-kernig, die 3 Antipoden endopolyploid. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; z = Zygote; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a—g OÖ. Landesmuseum Linz, h TUBERGEN Ltd. — Klärtechnik

Scilla lucilliae (BOISS.) SPETA

Das Material wurde teilweise im Freiland des HBL, teilweise im Freiland des HBV gesammelt. Die Untersuchungen wurden mit der Klärtechnik durchgeführt. — In jedem Fruchtknotenfach sind 3 — 10 Samenanlagen angelegt.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Drusa* I-Typus (Abb. 31 a—i). Die jüngsten Stadien (Fixierung Anfang August) stellten junge Nucelli dar, bei denen die primäre Archesporzelle bereits zu erkennen war, die sich teilweise in mitotischer Prophase befand (Abb. 31 a) oder sich teilweise bereits in sekundäre Archesporzelle und primäre parietale Zelle geteilt hatte (Abb. 31 b). Von den Integumenten selbst war noch nichts zu erkennen, doch deutete eine leichte Biegung des Nucellus die anatrophe Krümmung an (Abb. 31 b). In

der Folge vergrößert sich die sekundäre Archesporzelle samt Kern; die Anlage des inneren Integuments wird deutlich ausgeprägt (Abb. 31 c). Die anatrophe Krümmung wird verstärkt. Anfang September läuft die Meiose typusgemäß acytokinetisch ab, es resultiert eine 4-kernige Coenomegaspore (Abb. 31 d). Es liegen zu diesem Zeitpunkt ein bis drei 1 - 3-zellige Deckzellenschichten vor. Die anatrophe Krümmung ist nun weit fortgeschritten, die beiden Integumente umhüllen den Nucellus. Wie immer in der *Scilla bifolia*-Gruppe ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere 4 (— 5)-schichtig. Das Auskeimen der Coenomegaspore wird durch die Einnahme der 1 + 3 Stellung der Megasporenkerne charakterisiert (Abb. 31 e). Die anatrophe Krümmung ist nunmehr abgeschlossen, Hypostase und Obturator sind differenziert. 4-kernige Embryosäcke konnten noch Mitte Dezember beobachtet werden, allerdings waren die Deckzellen teilweise schon kollabiert. Das innere Integument war geschlossen, der Endostombereich zeigte bereits die schnabelförmige Verlängerung, die sich später noch verstärkt.

Ende Jänner lagen 8-kernige Embryosäcke in 2 + 6 Stellung vor (Abb. 31 f). In diesem Stadium sind die Deckzellen meist völlig degeneriert, der Embryosack grenzt dann direkt an die Nucellusepidermis.

Ende Februar erfolgt die 2. Embryosackmitose (Abb. 31 g), bald darauf die Zellwandbildung (Abb. 31 h, i). Der Eiapparat war mit 2 Synergiden und einer Eizelle komplett ausgebildet, jedoch waren die Synergidenkerne in älteren, reifen Embryosäcken (mit degenerativ veränderten oder bereits kollabierten Antipoden) häufig nicht zu sehen. Es ist anzunehmen, daß sie bereits degeneriert waren. Relativ selten wiesen die Synergiden einen Fadenapparat auf. Die zwei Polkerne vergrößern sich, kommen nebeneinander zu liegen (Abb. 31 g) und fusionieren noch vor der Anthese (Abb. 31 h, i). Die Maximalzahl von 11 Antipoden war sehr häufig (Abb. 31 g), selten waren weniger vorhanden. Sie degenerieren allmählich (Abb. 31 h) und sind schon vor der Anthese vollständig kollabiert (Abb. 31 i). Die Zellwände der Antipoden waren schwer analysierbar, es ist nicht zu entscheiden, ob dies auf fehlende oder unvollständige Zellwandbildung zurückzuführen ist. Die Differenzierung des Leitbündels, welches in der Chalaza endet, erfolgt etwa zur Zeit der 2. Embryosackmitose.

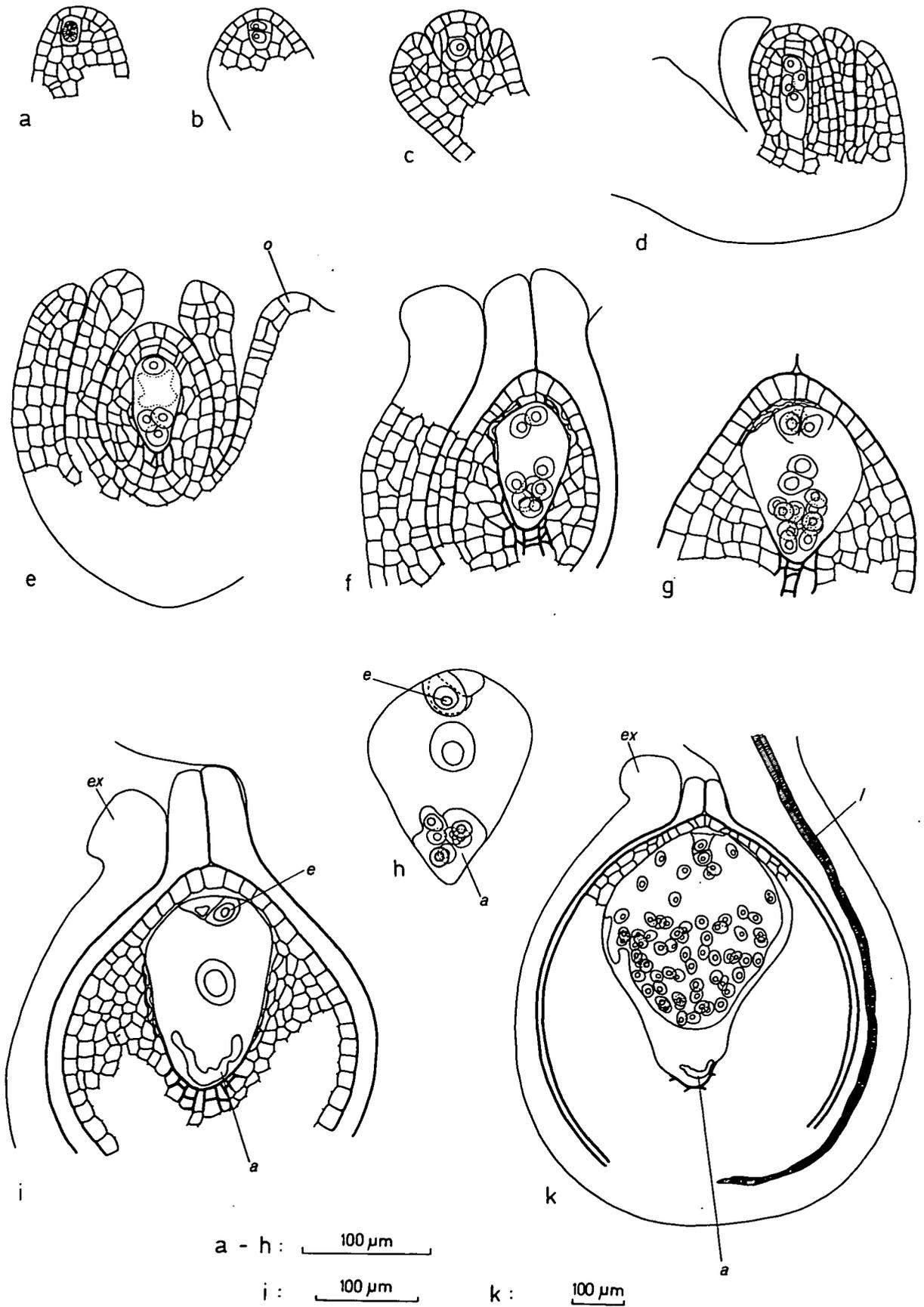
Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Bei den untersuchten Stadien mit 32 und 64 Endospermkernen war der Proembryo 2-zellig (Abb. 31 k). Zu diesem Zeitpunkt waren stets beide Synergiden bereits degeneriert. Der Exostomwulst war deutlich zu erkennen (Abb. 51 c, d).

Scilla tmoli (WHITTALL) SPETA

Das Material sammelte ich im Freiland des HBL. Die embryologischen Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik, für die Zählung der Endospermmetaphasen wurde die MEKE-Quetschtechnik angewendet. — Pro Karpell sind 8 bis 11 Samenanlagen angelegt.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Drusa* I-Typus (Abb. 32 a—l). In den Anfang August fixierten Fruchtknoten wurden junge Nucelli vorgefunden, in denen die sekun-

Abb. 31: *Scilla luciliae*. a—d Entwicklung der jungen Samenanlage und Sporogenese, e—i Embryosackentwicklung, k Endosperm. a sehr junge Samenanlage, primäre Archesporzelle in mitotischer Prophase, b diese geteilt in die primäre parietale Zelle und sekundäre Archesporzelle, c sekundäre Archesporzelle in praemeiotischer Interphase, Integumente beginnen sich zu differenzieren, leichte anatrophe Krümmung, d 4-kernige Coenomegaspore, anatrophe Krümmung fast abgeschlossen, e 4-kerniger Embryosack, 1 + 3 Stellung, Hypostase differenziert, f 8-kerniger Embryosack, 2 + 6 Stellung, g 16-kerniger Embryosack, Zellwandbildung, Polkerne genähert und vergrößert, h vollentwickelter Embryosack, Polkerne fusioniert (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert), i wie h, jedoch Antipoden bereits degeneriert, k Samenanlage sagittal, Endosperm 64-kernig, Proembryo 2-zellig, Antipoden degeneriert. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, zum Teil partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; l = Leitbündel; o = Obturator. Herkunft a—c, e—g HBV, Freiland, d, h—k HBL, Freiland. — Klärtechnik



däre Archiesporzelle und die primäre parietale Zelle bereits differenziert waren (Abb. 32 a); die Integumente waren teilweise in ihren Anlagen schon angedeutet. Gegen Ende August vergrößert sich die sekundäre Archiesporzelle samt Kern (Abb. 32 b). In diesem Stadium kann sich die primäre parietale Zelle bereits antiklin geteilt haben; das innere Integument ist deutlich ausgebildet, das äußere beginnt sich zu entwickeln. Die ersten Anzeichen der anatropen Krümmung sind erkennbar. In einigen der Samenanlagen ist die sekundäre Archiesporzelle durch den Eintritt in die meiotische Prophase (Leptotän, Zygotän) bereits zur Embryosackmutterzelle geworden (Abb. 32 c). Anfang September zeigen sich die Samenanlagen einheitlich im Pachytän (Abb. 32 d, e), 3 Wochen später ist die Meiose immer abgeschlossen. Sie verläuft typusgemäß ohne Zellwandbildung, es resultiert eine 4-kernige Coenomegaspore (Abb. 32 f, 48 a). Ausnahmsweise konnte auch eine 3-kernige Coenomegaspore beobachtet werden; dies dürfte auf die Verschmelzung der beiden mittleren Anaphasen während der Anaphase II zurückzuführen sein. Der Deckzellenkomplex kann 1-schichtig

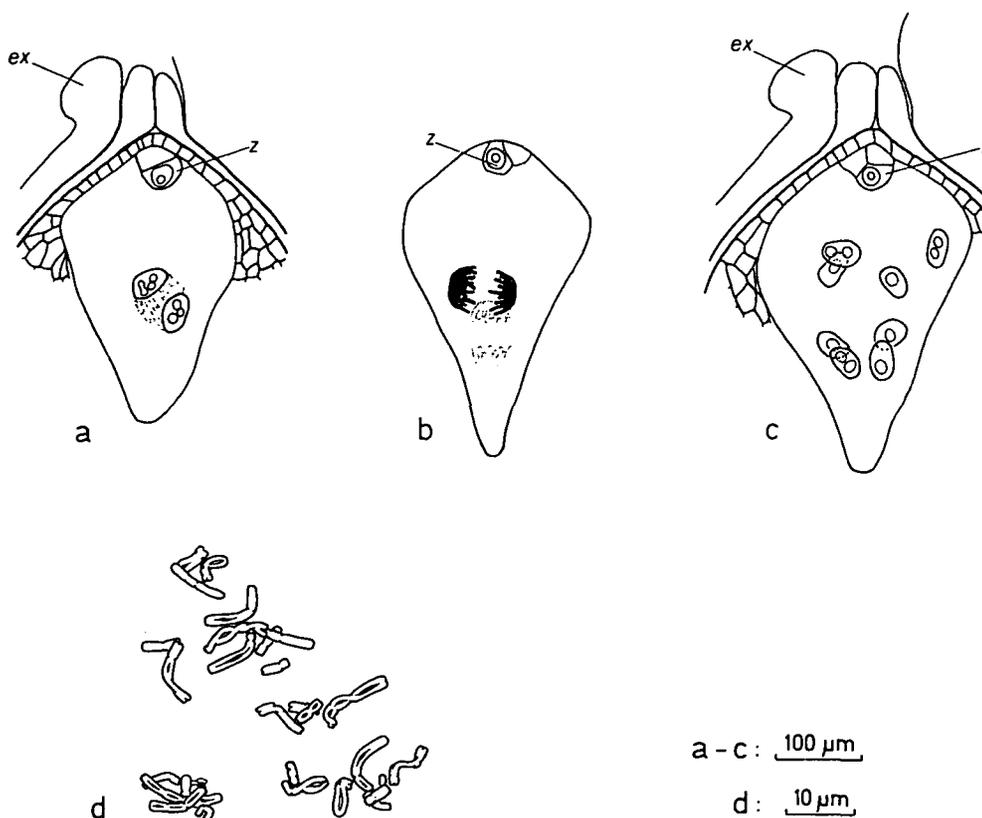


Abb. 33: *Scilla tmoli*. Endosperm. a 1. Teilung, Telophase, b 2. Teilung, Anaphase (Spindelachsen normal zueinander orientiert), c 8-kernig, in a-c Antipoden degeneriert, d Metaphase aus dem Endosperm ($3n = 27$). Samenanlagen partiell dargestellt. ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; z = Zygote. Herkunft a-d HBL, Freiland. — a-c Klärtechnik, d ME, KE-Quetschtechnik

Abb. 32: *Scilla tmoli*. a-f Entwicklung der jungen Samenanlage und Sporogenese, g-l Embryosackentwicklung. a sehr junge Samenanlage, primäre parietale Zelle und sekundäre Archiesporzelle in praemeiotischer Interphase, b primäre parietale Zelle antiklin geteilt, c Embryosackmutterzelle im Zygotän, Integumentanlagen erkennbar, d, e Embryosackmutterzelle im Pachytän, beginnende anatrophe Krümmung, f 4-kernige Coenomegaspore kurz nach der Meiose, g 4-kerniger Embryosack, 1 + 3 Stellung, h 8-kerniger Embryosack, 2 + 6 Stellung, i 16-kerniger Embryosack, Polkerne bereits vergrößert, k, l befruchtungsreife Embryosäcke, Polkerne fusioniert, Antipoden degeneriert (in l Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert). Samenanlagen zum Teil partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; o = Obturator. Herkunft a-l HBL, Freiland. — Klärtechnik

bleiben oder 2-schichtig werden; im letzteren Fall findet die perikline Teilung meist während der meiotischen Prophase, spätestens aber knapp nach der Meiose statt. Jede Schicht enthält (1) — 2 (— 4) Zellen. Die Meiosestadien bis zum Auskeimen der 4-kernigen Coenomegaspore, der Verlauf der Krümmung der Samenanlage mit der Differenzierung und dem Auswachsen der zwei Integumente sowie die Entstehung des Obturators sind in Abb. 32 c—g illustriert. Das innere Integument ist wie immer 2-schichtig, das äußere (3-) 4-schichtig. Während der nächsten Wochen keimt die Coenomegaspore unter Vakuolenbildung aus, ihre Kerne nehmen 1 + 3 Stellung ein (Abb. 32 g). Gleichzeitig differenziert sich die Hypostase. Das innere Integument ist mikropylar nahezu geschlossen. Die dem Embryosack angrenzende Deckzellenschicht degeneriert.

In den Ende Jänner fixierten Samenanlagen zeigten sich noch vorwiegend 4-kernige Embryosäcke, nur in einem geringen Teil der Samenanlagen war die 1. Embryosackmitose abgelaufen (Abb. 32 h). In fast allen Samenanlagen war das Leitbündel bereits angelegt. Der Endostombereich war schnabelförmig verlängert.

Ende Februar ist die 2. Embryosackmitose abgelaufen (Abb. 32 i), sehr bald darauf erfolgt die Zellwandbildung. Der Embryosack besteht nun aus einem normalen, kompletten Eiapparat, 2 vergrößerten und bald verschmelzenden Polkernen und fast immer 11 Antipodenkernen. Die Zellwandverhältnisse im Antipodialapparat waren schwer durchschaubar; eine äußere Zellwandabgrenzung war stets deutlich zu sehen, jedoch schienen die Zellwände zwischen den einzelnen Antipodenkernen vielfach zu fehlen. Nunmehr sind alle Deckzellen degeneriert. Bis zum Beginn der Anthese einen Monat später sind die Antipoden immer völlig kollabiert (Abb. 32 k, l). In einem Teil der reifen Embryosäcke sind die Synergidenkerne wahrscheinlich ebenfalls degeneriert, jedenfalls nicht zu erkennen (Abb. 32 l). Relativ selten weisen die Synergiden einen Fadenapparat auf.

Obwohl Befruchtungsstadien nicht vorgefunden wurden, konnten sehr frühe Stadien der nukleären Endospermentwicklung beobachtet werden (Abb. 33 a—c). Beide Synergidenkerne waren stets schon degeneriert. Im ältesten untersuchten Stadium mit 8 Endospermkernen war die Zygote noch ungeteilt. Das Endosperm ist mit $3n = 27$ triploid (Abb. 33 d).

Die betreffenden Samenanlagen zeigten bereits den typischen Exostomwulst des äußeren Integuments (Abb. 33 a, c).

Scilla nana (J.A. et J.H. SCHULTES) SPETA

Es gelangte Material von der Omalos-Hochebene oberhalb Xyloskalon, W-Kreta (Griechenland) zur Untersuchung. Es wurde die Klärtechnik angewendet. — Pro Fruchtknotenfach sind 4 Samenanlagen ausgebildet.

Die Embryosackentwicklung erfolgt nach dem *Drusa I*—Typus (Abb. 34 a—c). Die jüngsten Stadien wurden Anfang Oktober fixiert und zeigten Samenanlagen mit 4-kernigen Coenomegasporen, die sichtlich gerade auskeimten (Abb. 34 a). Zu diesem Zeitpunkt sind zwei 1 — 2-zellige Deckzellenschichten vorhanden, wobei die dem Embryosack angrenzende Schicht bereits degenerativ verändert sein kann. Die beiden Integumente umhüllen den Nucellus, das innere Integument hat sich nahezu geschlossen. Das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere 4-schichtig. Hypostase und Obturator sind ausgebildet. Die anatrophe Krümmung ist etwa zur Hälfte durchgeführt.

Der Materialumfang bedingte, daß erst wieder Knospen knapp vor dem Aufblühen Mitte März untersucht werden konnten. Die Samenanlagen enthielten bereits befruchtungsreife Embryosäcke (Abb. 34 b, c). Der Eiapparat war mit 2 Synergiden und einer Eizelle komplett ausgebildet, jedoch waren öfters die Synergidenkerne besonders bei älteren reifen Embryosäcken (Antipoden degenerativ verändert bis kollabiert) wahrscheinlich bereits degeneriert und jedenfalls nicht zu erkennen. Fadenapparate konnten nicht festgestellt werden. Die

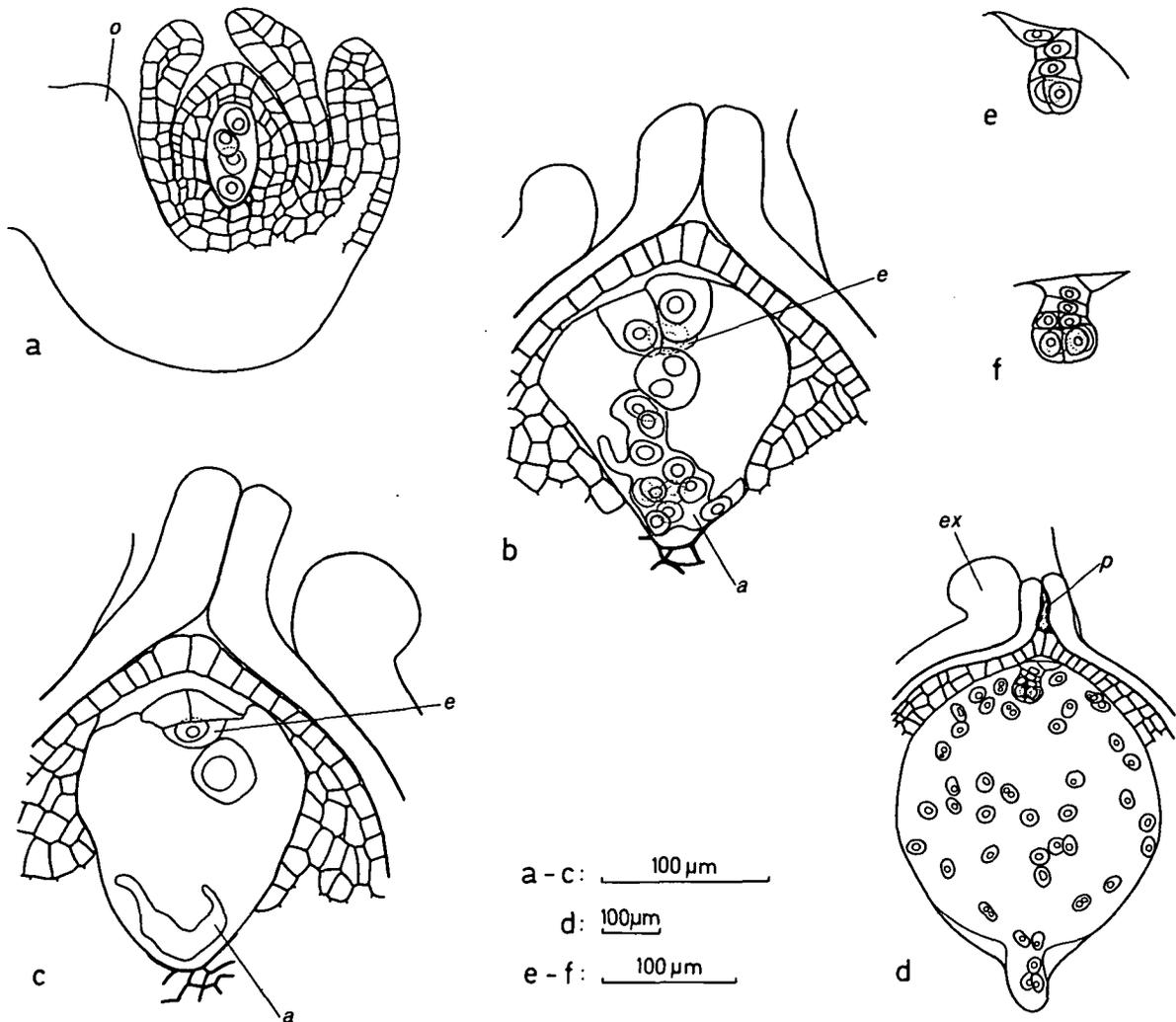


Abb. 34: *Scilla nana*. a) junge Samenanlage mit 4-kerniger Coenomegaspore, Integumente und Hypostase differenziert, b) vollentwickelter Embryosack, Polkerne fusioniert, c) wie b, jedoch Antipoden bereits degeneriert (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert), d) Endosperm 128-kernig, Proembryo 8-zellig, Antipoden degeneriert (Proembryo in Gesamtansicht, Endosperm-Plasmawandbelag partiell dargestellt), e) Proembryo 4-zellig, f) Proembryo 8-zellig. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, zum Teil partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; o = Obturator; p = Pollenschlauch. Herkunft a—f Omalos, Kreta. — Klärtechnik

zwei Polkerne waren durchwegs fusioniert. Die 11 haploiden Antipoden waren nur noch selten vorhanden (Abb. 34 b), meist waren sie bereits kollabiert (Abb. 34 c). Die Zellwände der Antipoden waren schwer analysierbar; es war nicht zu entscheiden, ob sie fehlten oder unvollständig waren. In diesem Entwicklungsstadium sind die Deckzellen und weitere dem Embryosack anliegende Nucelluszellen resorbiert. Der geschlossene Endostombereich ist schnabelförmig verlängert; auch das Leitbündel ist wie üblich ausgebildet.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Das Endosperm ist nukleär. Der Untersuchung lagen Stadien vor, bei denen 64 oder 128 Endospermkerne vorhanden waren (Abb. 34 d). In diesen Samenanlagen bestand der Proembryo aus 4 oder 8 Zellen (Abb. 34 e, f). Der Bau des Proembryos entspricht dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (siehe Abb. 1, Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo"). Obwohl eine Synergide etwas länger intakt bleiben kann (Abb. 34 e), ist sie jedenfalls im Stadium von ca. 128 Endospermkernen fast immer schon degeneriert (Abb. 34 d, f). Die ältesten untersuchten Stadien (junges Endosperm) ließen den Exostomwulst als Anlage des Elaiosoms deutlich erkennen (Abb. 34 d).

***Scilla albescens* SPETA**

Es gelangte Material zur Untersuchung, das zu einem Teil auf der Gipfelregion des Ida-Gebirges, zum anderen Teil auf dem W—Abschnitt des Tympanatonas-Rückens nördlich der Nida-Hochebene, Ida-Gebirge am Weg nach Anogea, Kreta (Griechenland) gesammelt wurde. Es wurde die Klärtechnik angewendet. — Die Zahl der Samenanlagen pro Fruchtknotenfach beträgt ca. 3.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Drusa* I-Typus (Abb. 35 a—f). In den Ende September fixierten Samenanlagen war die Meiose abgelaufen, es lagen 4-kernige Coenomegasporen vor (Abb. 35 a). In einigen Samenanlagen keimten die Coenomegasporen bereits aus, was an der 1 + 3 Stellung der Megasporenkerne zu erkennen war (Abb. 35 b). In diesem Stadium sind zwei Deckzellenschichten mit jeweils 1 bis 2 Zellen vorhanden. Die Krümmung der Samenanlage ist weitgehend abgeschlossen. Das 2-schichtige innere und das stets 4-schichtige äußere Integument umhüllen den Nucellus, das innere hat sich mikropylar nahezu geschlossen. Hypostase und Obturator sind ausgebildet. 4-kernige Embryosäcke konnten noch in Mitte Dezember fixierten Samenanlagen beobachtet werden, allerdings waren die Deckzellen schon weitgehend kollabiert. Der Endostombereich zeigte bereits die schnabelförmige Verlängerung, die sich später noch verstärkt.

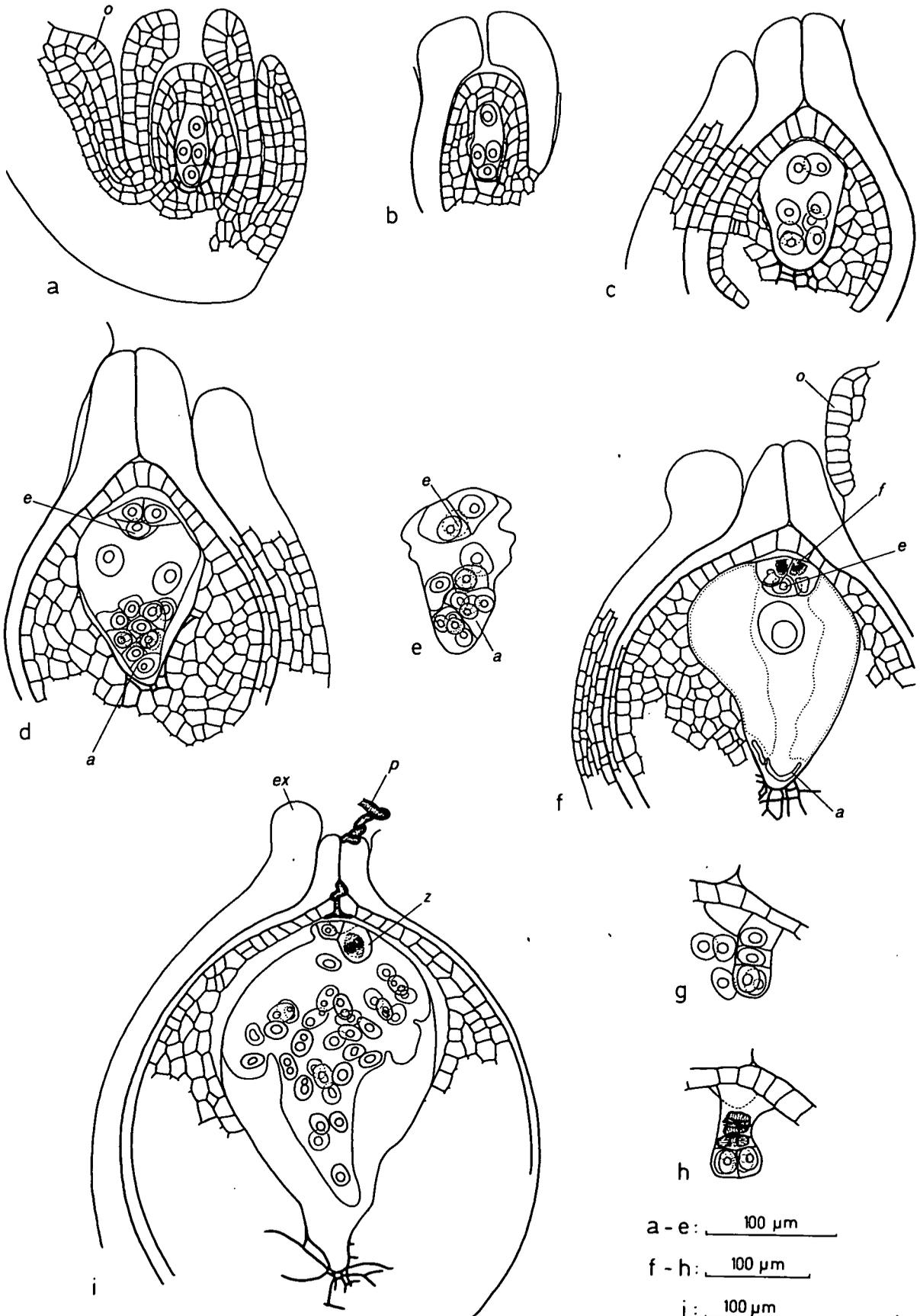
Ende Jänner lagen 8-kernige Embryosäcke in 2 + 6 Stellung vor (Abb. 35 c). Die Deckzellenschichten sind nun völlig verschwunden, der Embryosack grenzt direkt an die Nucellus-epidermis. In diesem Stadium beginnt sich das Leitbündel zu differenzieren.

Beim Austreiben der Blütenstände Anfang März wurden die nächsten Stadien fixiert. Die Samenanlagen enthielten Embryosäcke, in denen die 2. Embryosackmitose abgelaufen und die Embryosäcke organisiert waren (Abb. 35 d, e). Diese wiesen einen kompletten, normalen Eiapparat auf, 2 vergrößerte (Abb. 35 d) oder bereits fusionierte (Abb. 35 e) Polkerne und meist 11 sichtlich haploide Antipoden. Gelegentlich konnten nur 8, 9 oder 10 Antipoden gezählt werden. Die Zellwände des Antipodialapparates waren bei dieser Art mit tetrasporer Embryosackentwicklung besonders gut analysierbar (Abb. 35 d). Jeder Antipodenkern war zumeist in einer eigenen Zelle gelegen. In einem Embryosack waren die Antipoden in drei 4-er Gruppen angeordnet, wobei jede 4-er Gruppe das Teilungsprodukt je eines chalazalen Sporenkerns repräsentiert (Abb. 35 e); ein Kern der mikropylar gelegenen Gruppe war bereits als chalazaler Polkern mit dem mikropylaren verschmolzen. Innerhalb der beiden chalazal gelegenen 4-er Gruppen schienen keine Zellwände ausgebildet worden zu sein.

In den 2 — 4 Wochen bis zur Anthese haben folgende Veränderungen im Embryosack stattgefunden. In einem Teil der reifen Embryosäcke sind die Synergidenkerne mehr oder weniger degeneriert (Abb. 35 f) und oft nicht mehr aufzufinden. Ob diese Eiapparate noch befruchtet werden, konnte ich nicht klären. Die Ausbildung von Fadenapparaten in den Synergiden kann jetzt erst regelmäßig festgestellt werden. In der Eizelle wird eine mikropylar gelegene Vakuole auffällig. Die Polkerne fusionieren immer vor der Anthese; zum Zeitpunkt der Blütenöffnung sind die Antipoden stets völlig degeneriert (Abb. 35 f).

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Die Endospermentwicklung ist nukleär. Bei den untersuchten Samenanlagen mit 32 Endospermkernen ist die Zygote eben in Teilung begriffen (Abb. 35 i) oder es liegt bereits ein 2-zelliger Proembryo vor. Zu diesem Zeit-

Abb. 35: *Scilla albescens*. a—f Embryosackentwicklung, g—h Proembryo, i Endosperm. a junge Samenanlage mit 4-kerniger Coenomegaspore, Integumente und Hypostase differenziert, anatrope Krümmung weitgehend abgeschlossen, b 4-kerniger Embryosack, 1 + 3 Stellung, c 8-kerniger Embryosack, 2 + 6 Stellung, d vollentwickelter Embryosack, Zellwände der 11 Antipodenzellen deutlich ausgebildet, e wie d, Polkerne fusioniert, f etwas späteres Stadium, Antipoden degeneriert (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder in Degeneration), g Proembryo 4-zellig, h Proembryo 8-zellig, i Endosperm 32-kernig, Zygote in Teilung. Samenanlagen stets in Sagittalan-sicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; ex = Exostomwulst = Anlage des Elaiosoms; f = Fadenapparat; o = Obturator; p = Pollenschlauch; z = Zygote. Herkunft a—c, f, i Gipfelregion des Ida-Gebirges, Kreta, d, e, g, h Anogea, Kreta. — Klärtechnik



punkt ist eine Synergide — wie immer — degeneriert; die zweite zeigt meist schon Degenerationserscheinungen und kollabiert jedenfalls wenig später (Abb. 35 g, h).

Die Sequenz der Teilungsschritte im Proembryo und Endosperm relativ zueinander wird in Tabelle 9 dargestellt:

Proembryo	1	2	4	8...
Endosperm	32	64	128	256...

Tabelle 9: Die Zahlen bezeichnen die Anzahl der Kerne bzw. Zellen in Endosperm und Proembryo bei *Scilla albescens*.

Der Aufbau des 4- und 8-zelligen Proembryos (Abb. 35 g, h) entspricht dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (vgl. Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

Samenanlagen mit jungen Endospermstadien zeigen bereits den typischen Exostomwulst, aus dem sich das Elaiosom entwickelt (Abb. 35 i).

Scilla messeniaca BOISS.

Samenmaterial wurde zu einem Teil vom Bot. Garten der Stadt Triest (Italien), zum anderen Teil vom Bot. Garten der Stadt Genf (Schweiz) bezogen. Die Untersuchungen erfolgten mit der Klärtechnik. — Pro Fruchtknotenfach sind (1—) 2 Samenanlagen vorhanden.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 36 a—c). In Ende November fixierten Samenanlagen wurden Tetraden, aber auch bereits 2-kernige Embryosäcke aufgefunden. Die chalazale Spore vergrößert sich und entwickelt den Embryosack (Abb. 36 a). In Abb. 36 b ist die 1. mitotische Teilung bereits abgelaufen, die 3 mikropylaren Sporen degenerieren. Im Tetradenstadium liegt ein 2- bis 3-, oft aber auch bis zu 7-schichtiger Deckzellenkomplex vor. Zu diesem Zeitpunkt ist die Hypostase zumeist schon entwickelt. Das innere Integument ist stets 2-schichtig, das äußere zumeist 4-, gelegentlich auch nur 3-schichtig.

Auffällig ist die häufig erhöhte Anzahl der Deckzellenschichten (bis zu 7), wodurch das sporogene Gewebe tief in der Samenanlage zu liegen kommt. Dabei schien das sporogene Gewebe öfters von der Hypostase "überwachsen" zu werden, d.h. von verholztem Gewebe umhüllt zu werden, so daß es fraglich ist, ob sich daraus befruchtungsreife Embryosäcke entwickeln hätten. Viele Samenanlagen wurden überhaupt defekt vorgefunden; ihr Embryosacklumen war kollabiert und von stark verholztem Hypostasegewebe umgeben. Diese hier beschriebenen Abweichungen dürften auch die Erklärung für den geringen Samenansatz sein. Inwieweit diese Abweichungen vom Normalverhalten arttypisch sind, bzw. auf Kulturbedingungen oder andere mir nicht einsichtige Faktoren zurückzuführen sind, kann nicht gesagt werden. Zu erwähnen ist noch, daß manchmal dichte Einlagerungen in den das sporogene Gewebe umgebenden Nucelluszellen eine sorgfältige mikroskopische Untersuchung weitgehend verhinderten.

Mitte März fixierte Samenanlagen zeigten vereinzelt noch Tetraden, größtenteils waren die Embryosäcke aber bereits fertig entwickelt (Abb. 36 c). Der vollständige Embryosack besteht aus einem normalen Eiapparat, 2 vergrößerten Polkernen und 3 zunächst haploiden Antipoden. In den Synergiden konnte kein Fadenapparat beobachtet werden. Der Zeitpunkt der Polkernfusion konnte nicht festgelegt werden; jedenfalls ist bemerkenswert, daß nach Verwelken der Blüten in unbefruchteten gebliebenen Samenanlagen gelegentlich 2 nicht fusionierte Polkerne vorhanden waren. Die 3 Antipoden werden während der frühen Endospermwicklung, aber auch in unbefruchteten gebliebenen Samenanlagen hochendopoly-

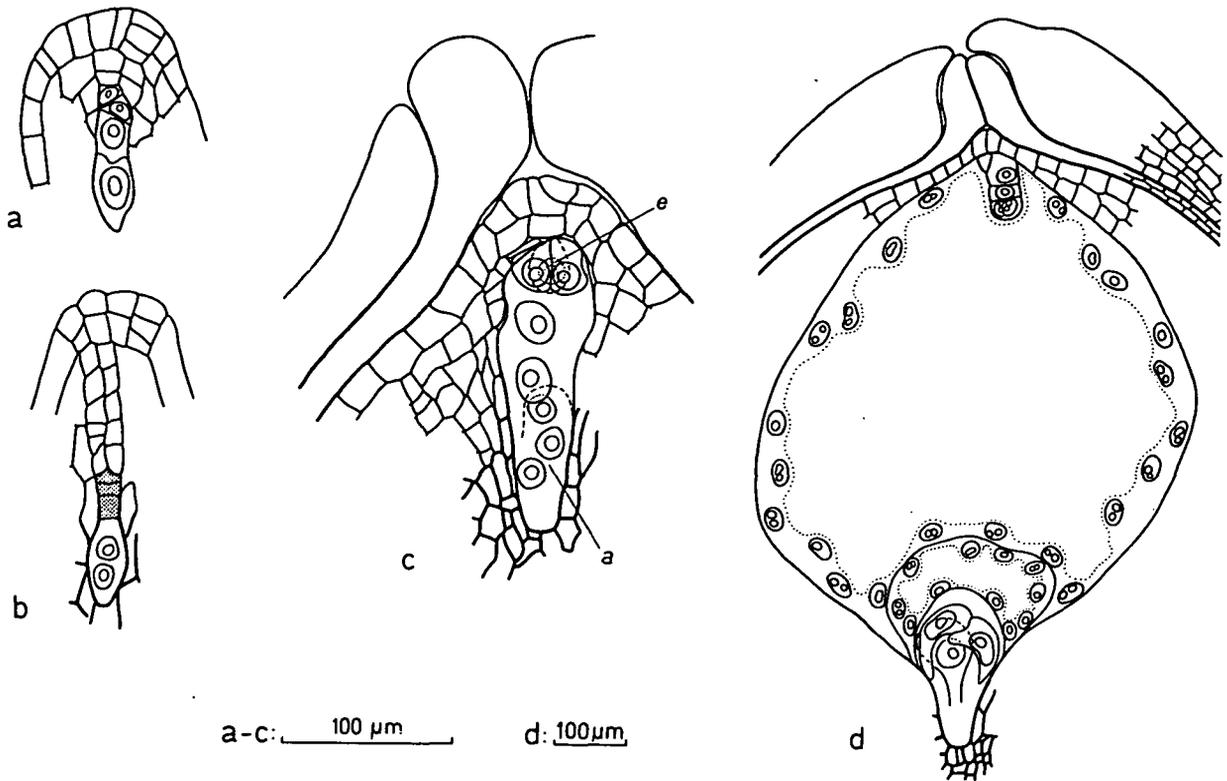


Abb. 36: *Scilla messeniaca*. a Megasporentetrade, chalazale Spore vergrößert, b 2-kerniger Embryosack, die 3 mikropylaren Sporen degeneriert, c organisierter Embryosack (Zellwände der 3 Antipoden schlecht identifizierbar oder nicht vorhanden), d Proembryo 4-zellig, Endosperm im $\frac{128}{64}$ -Kern-Stadium (optischer Schnitt), die 3 Antipoden endopolyploid. a = Antipoden; e = Eizelle; degenerierte Sporen punktiert. Herkunft a, b, d Bot. Garten Triest, c Bot. Garten Genf. — Klärtechnik

ploid (Abb. 36 d). In diesen befruchtungsreifen Samenanlagen sind die Deckzellen völlig resorbiert, der Embryosack grenzt direkt an die Nucellusepidermis. Das innere Integument ist mikropylar geschlossen und schnabelförmig verlängert. Stets ist ein Leitbündel vorhanden, das in der Chalaza endet. Zu erwähnen ist, daß die Nucellusepidermis im Bereich der Mikropyle auffallend oft 2-schichtig vorliegt (Abb. 36 c).

Die Endospermentwicklung erfolgt nach dem helobialen Typ. Es liegt die Variante des helobialen Endospermtyps vor, bei der nur nach der 1. Endospermteilung eine kuppelförmige Zellwand im chalazalen Bereich der Zentralzelle gebildet wird, aber die nächsten Kernteilungen in diesen beiden Endospermkammern acytokinetisch ablaufen. Es entsteht eine große, mikropylare und eine kleine, chalazale Endospermkammer (Abb. 36 d). In der chalazalen Kammer ist die Anzahl der erfolgten Mitosen stets geringer und ihre Kerne sind kleiner als in der mikropylaren. Bis zum untersuchten $\frac{128}{64}$ -Kern-Stadium sind beide Kammern noch nukleär (Abb. 36 d). In diesem Stadium liegt ein 4-zelliger Proembryo vor (Abb. 36 d). Der Bau des 4-zelligen Proembryos entspricht dem für die Gattung *Scilla* geltenden Entwicklungsschema (vgl. Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo"). Bei unbefruchteten Samenanlagen degeneriert zuerst der Eiapparat, dann die Antipoden, zuletzt der sekundäre Embryosackkern.

Schon zur Zeit der frühen Endospermentwicklung sind die Zellen im dem Exostom angrenzenden Raphenteil auffallend vergrößert. Sie bilden im reifen Samen das Elaiosom (siehe SPETA 1971, 1972, 1974 a).

Scilla siberica HAW. in ANDR. ($2n = 12; 2x$)

Das Material wurde von TUBERGEN Ltd. bezogen. Es handelte sich um diploide, blau-blühende Pflanzen. Alle Untersuchungen wurden mit der Klärtechnik durchgeführt. — In jedem Fruchtknotenfach sind 6 bis 12 Samenanlagen ausgebildet.

Die Embryosackentwicklung erfolgt nach dem *Allium*-Typus (Abb. 37 a—d). In den jüngsten untersuchten Stadien (Fixierung Ende September) war die Meiose abgelaufen, es waren pro Nucellus zwei 2-kernige Dyadenzellen vorhanden. Unmittelbar nach der Meiose sind beide Dyadenzellen gleich groß (Abb. 48 e), doch sehr bald vergrößert sich die chalazale (Abb. 37 a, b); aus ihr entwickelt sich der Embryosack, während die mikropylare Dyadenzelle bald degeneriert (Abb. 37 b). In diesen Stadien ist der Deckzellenkomplex aus drei bis vier Schichten mit jeweils 1 — 3 Zellen aufgebaut. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist weit fortgeschritten, die beiden Integumente umhüllen den Nucellus. Wie für die *Scilla siberica*-Gruppe charakteristisch, ist das innere Integument 2-schichtig, das äußere zumeist 3-, gelegentlich 4-schichtig. Die Hypostase ist bereits nach Meioseabschluß erkennbar.

Die nächsten Fixierungen wurden 4 Monate später, Mitte Jänner, hergestellt. Es waren vorwiegend 4-kernige (Abb. 37 c), selten 8-kernige Embryosäcke vorhanden. Es hat also in der vorhergehenden Periode im wesentlichen nur eine Embryosackmitose stattgefunden; die Embryosackmitose schien gerade anzulaufen. In diesen Stadien sind alle Deckzellen verschwunden, der Embryosack grenzt direkt an die Nucellusepidermis. Das innere Integument hat sich mikropylar nahezu geschlossen und zeigt bereits die schnabelförmige Verlängerung, die sich später noch verstärkt.

Knapp vor der Blütenöffnung Anfang April wiesen die fertig organisierten Embryosäcke (Abb. 37 d) einen kompletten, normalen Eiapparat auf, wobei in einem Teil der Samenanlagen die Synergiden einen Fadenapparat erkennen ließen (siehe auch GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA 1958; diese Autorinnen finden nicht nur in den Synergiden sondern auch in zwei von den drei Antipodenzellen einen Fadenapparat; ich fand einen solchen nicht, was durchaus an der andersartigen Methode, aber auch an einem möglicherweise etwas unterschiedlichen Material liegen kann). Die 2 Polkerne waren zu einem großen Teil eben in Verschmelzung begriffen bzw. bereits fusioniert. Die 3 Antipoden bleiben stets haploid (vgl. Kapitel "Historischer Überblick" bzw. Kapitel "Diskussion"). Sie können noch vor der Befruchtung Degenerationserscheinungen aufweisen.

Die geschilderte Entwicklung betrifft den Normalfall, der nur in einem Teil der von mir untersuchten Samenanlagen verwirklicht wurde. Zum anderen Teil waren die Embryosäcke in der einen oder anderen Weise abnorm, sei es, daß die Kernzahl und Kernverteilung untypisch war, stark unterschiedliche Kerngrößen vorlagen oder daß das Embryosacklumen kollabiert war. Die Synergidenkerne waren mitunter schon zu Beginn der Anthese völlig degeneriert. Da *Scilla siberica* bekanntlich cytologisch stark heterozygot ist und Meiosestörungen häufig vorkommen (REES 1952), haben die beobachteten Embryosackdefekte wahrscheinlich cytogenetische Ursachen. Zu Beginn der Anthese ist das Leitbündel differenziert, es endet in der Chalaza.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Die nukleäre Endospermentwicklung, deren frühe Stadien beobachtet werden konnten, ist in Abb. 37 e—i illustriert. Während in diesen Stadien eine Synergide stets degeneriert ist, kann die zweite noch kurze Zeit intakt vorliegen, sie degeneriert aber ebenfalls bald. Die Antipoden können während der ersten Endospermteilungen noch vorhanden sein; spätestens ab dem 32-Kern-Stadium des Endosperms sind sie völlig kollabiert. Nach dem 5. Teilungsschritt im Endosperm konnte andeutungsweise Zellwandbildung beobachtet werden (Abb. 37 i). Ob tatsächlich schon in diesen frühen Stadien Zellwände ausgebildet werden oder ob die Phragmoplasten wieder aufgelöst werden, wurde nicht weiter untersucht. Die Zygote bleibt bis zumindest zum 32-Kern-Stadium des Endosperms ungeteilt. Lediglich erwähnt sei, daß in einem Teil der Zygoten Stärkekörner auffällig waren.

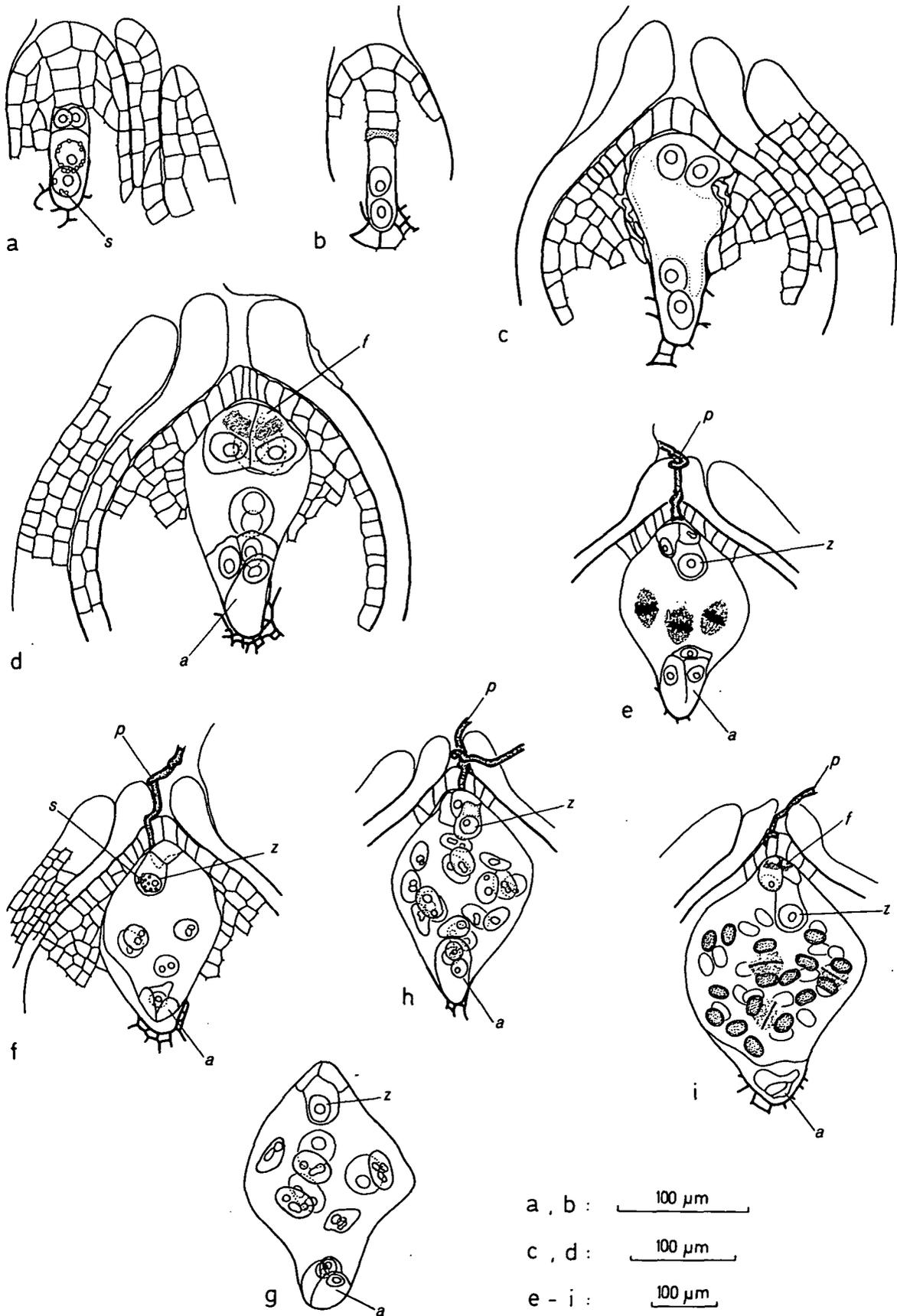


Abb. 37: *Scilla siberica*. a—d Embryosackentwicklung, e—i Endospermentwicklung. a Dyade, Dyadenzellen 2-kernig, Hypostase differenziert, b chalazale Dyadenzelle keimt aus, mikropylare degeneriert, c 4-kerniger Embryosack, d organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert, e Endosperm, 3. Teilungsschritt, Metaphase, f—i Endosperm 4-, 8-, 16- und 32-kernig, Antipoden intakt bis degeneriert, i Telophase, wahrscheinlich nur vorübergehende Phragmoplastenbildung. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; f = Fadenapparat; s = Stärkekörner; z = Zygote; degenerierte Dyadenzelle punktiert. Herkunft a—i TUBERGEN Ltd. — Klärtechnik

Obwohl das Exostom an der Bildung des Elaiosoms teil hat (SPETA 1971, 1972), ist es in diesen Stadien noch nicht vergrößert.

Scilla amoena L.

Das Material sammelte ich im Freiland des HBV. Die Untersuchungen erfolgten größtenteils mit der Klärtechnik, zu einem kleinen Teil mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik. — In jedem Fruchtknotenfach sind 6 bis 8 Samenanlagen angelegt.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Allium*-Typus (Abb. 38 a—h). Die jüngsten untersuchten Stadien (Fixierung Ende September) zeigten junge Samenanlagen, in denen sich die Embryosackmutterzelle in meiotischer Prophase befand (Abb. 38 a) und der Deckzellenkomplex 2-schichtig war. In einem Großteil der Fixierungen selben Datums war die Meiose aber bereits abgelaufen und es lagen Dyaden* vor (Abb. 38 b), wobei die mikropylare Dyadenzelle meist schon degeneriert war (Abb. 38 c). In diesen Stadien liegt ein zwei- bis vierschichtiger Deckzellenkomplex mit jeweils 1 bis 3 (— 4) Zellen vor. In diesem und weiteren mikropylar gelegenen Nucelluszellen sind Plastiden mit Reservestoffen auffällig. Die anatrophe Krümmung ist im Gange, das stets 2-schichtige innere und das stets 3-schichtige äußere Integument umhüllen den Nucellus. Die Hypostase und der Obturator sind in Differenzierung begriffen. TÖREN's (1968) Beschreibung von *Scilla amoena* stimmt im wesentlichen mit meinen Befunden überein (siehe Kapitel: "Historischer Überblick").

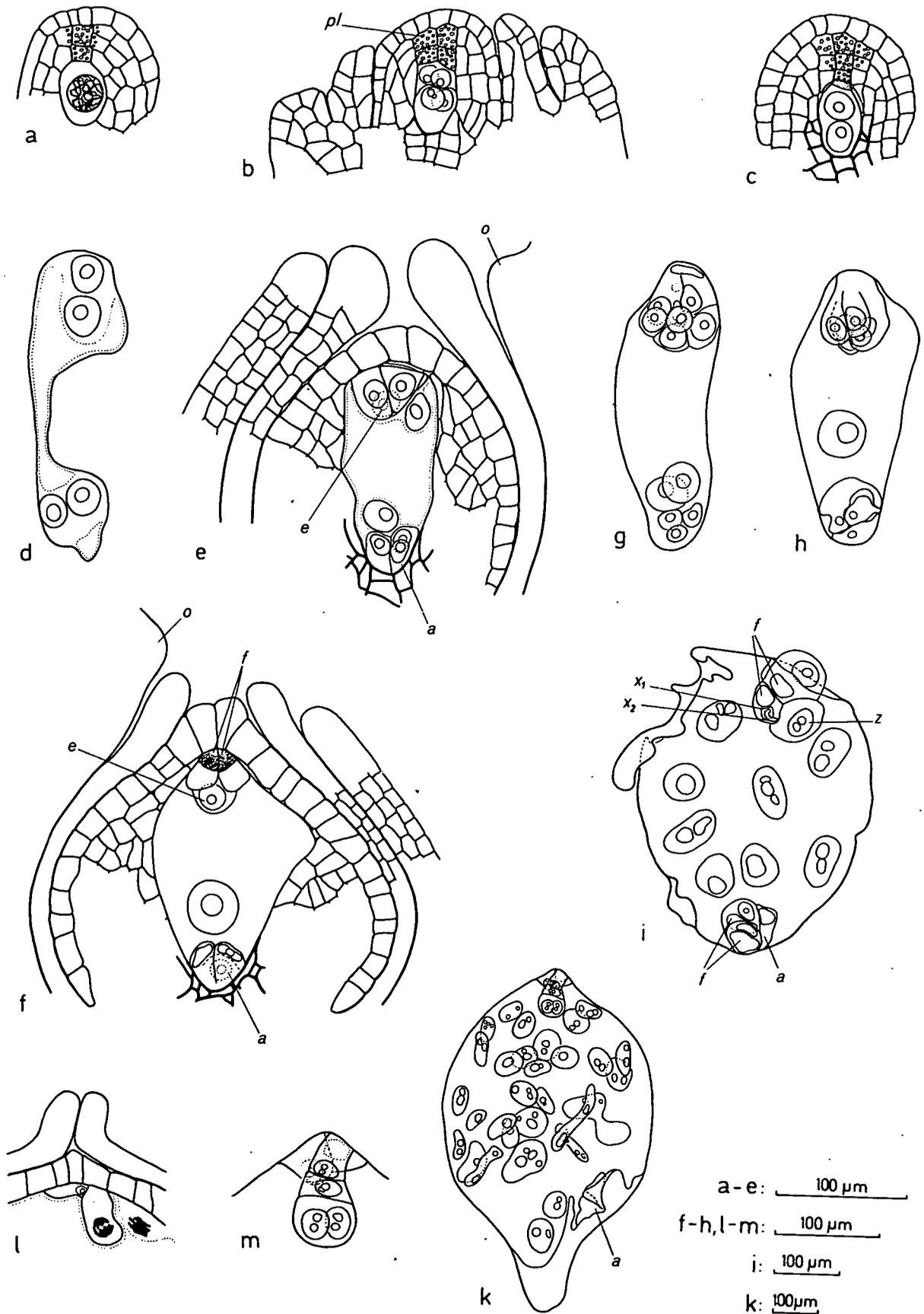
Ende Februar fixierte Samenanlagen zeigten durchwegs 4-kernige Embryosäcke (Abb. 38 d). Daraus geht hervor, daß in den vergangenen 5 Monaten nur eine Embryosackmitose stattgefunden hat.

Anfang April enthielten die Samenanlagen bereits vorwiegend vollentwickelte Embryosäcke (Abb. 38 e); zu einem geringen Teil waren auch noch 4- und noch nicht organisierte 8-kernige Embryosäcke vorhanden. Der organisierte Embryosack besteht aus einem normal ausgebildeten Eiapparat, 2 vergrößerten Polkernen und 3 Antipoden, die nie polyploid werden (Abb. 38 e). Er grenzt direkt an die Nucellusepidermis, da sämtliche Deckzellen degeneriert sind. Das innere Integument ist bei einem Teil der Samenanlagen mikropylar nahezu geschlossen, teilweise aber nicht so stark verengt. Ein Leitbündel kann regelmäßig festgestellt werden.

Sehr bald nach der Zellwandbildung im Embryosack kommt es zur Fusion der beiden Polkerne (Abb. 38 f). 2 — 3 Wochen später, zu Anthesebeginn, können Fadenapparate in den beiden Synergiden häufig nachgewiesen werden (Abb. 38 f). Die Synergidenkerne dürften bei einem großen Teil der Samenanlagen bis zur Anthese degeneriert gewesen sein, auf

*Dieser Begriff wird vielfach nicht ganz adäquat eingesetzt. Die Dyade besteht jedenfalls aus 2 Zellen, den Dyadenzellen. Diese können 1 oder 2 Kerne enthalten, sie repräsentieren trotzdem Dyadenzellen, die das Gesamtgebilde, die Dyade, aufbauen.

Abb. 38: *Scilla amoena*. a—h Embryosackentwicklung, i, k Endosperm, l, m Embryo. a Embryosackmutterzelle im Zygotän, b Dyade, Dyadenzellen 2-kernig, Integumente und Hypostase in Differenzierung, c mikropylare Dyadenzelle degeneriert, d 4-kerniger Embryosack, e vollentwickelter Embryosack, f etwas älterer Embryosack, Polkerne fusioniert, Antipoden bereits in Degeneration (Synergidenkerne schlecht identifizierbar oder degeneriert), g, h aberrante Embryosäcke, i Endosperm 8-kernig (Kerne in früher Prophase), Antipoden in Degeneration, penetrierte Synergide mit degeneriertem Kern (x_1) und vegetativem Kern des Pollenschlauchs (x_2), k Endosperm 30-kernig (durch Restitutionskernbildung), Proembryo 4-zellig, Antipoden degeneriert, l Zygote in Anaphase, ein Endospermkern in Metaphase, m Proembryo 4-zellig. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; o = Obturator; pl = Plastiden mit Stärke; x_1 , x_2 = x-bodies; z = Zygote; degenerierte Dyadenzelle punktiert. Herkunft a—m HBV, Freiland. — a—c, e—h, k—m Klärtechnik, Samenanlagen partiell dargestellt, d, i Glutaraldehyd, KE-Quetschtechnik



jeden Fall waren sie nicht zu erkennen (Abb. 38 f). Ob solche Samenanlagen befruchtet werden können, ist schwer zu entscheiden (siehe jedoch unten). Die Samenfertilität bei *Scilla amoena* ist jedoch gut. Auch im Antipodialapparat treten noch vor Blütenbeginn oft Degenerationserscheinungen auf (Abb. 38 f). Die mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik untersuchten Embryosäcke ließen oft in zwei der drei Antipodenzellen einen Fadenapparat erkennen (Abb. 38 i).

Gelegentlich sind aberrante Embryosäcke mit vermehrter Antipoden- bzw. Synergidenzahl (Abb. 38 g, h) zu beobachten, deren Entstehungsweise nicht mehr nachzuvollziehen ist. Nicht selten lagen auch Samenanlagen vor, in denen sichtlich kein Embryosack ausgebildet, sein Lumen kollabiert und von Hypostasegewebe umgeben war.

Befruchtungsstadien wurden keine vorgefunden. Die Verhältnisse im befruchteten Eiapparat ließen sich noch an etwas älteren Stadien (8-kerniges Endosperm) ersehen (Abb. 38 i, 46 a, b): Eine Synergide degeneriert unmittelbar nach der Befruchtung, in ihr liegen ihr degenerierter Kern (x_1) und der vegetative Kern des Pollenschlauchs (x_2). Die sogenannten x-bodies waren nur mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik zu sehen. Die zweite Synergide bleibt noch kurze Zeit erhalten (Abb. 38 i, k), sie degeneriert dann ebenfalls bald. Auffallend ist, daß in befruchteten Samenanlagen während der frühen Endospermentwicklung fast immer eine Synergide intakt ist; die zweite wurde sicherlich erst durch den Befruchtungsvorgang zerstört. In befruchteten Blüten weisen die unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen degenerativ veränderte Synergidenkerne auf. Der Verdacht liegt also nahe, daß Embryosäcke, deren beide Synergidenkerne bereits vor der Anthese degenerieren (s. oben), nicht befruchtet werden können. Die Antipoden können nach der Befruchtung noch kurze Zeit erhalten bleiben, spätestens ab dem 256-Kern-Stadium des Endosperms sind sie weitgehend kollabiert.

Die Endospermentwicklung ist nukleär. Bei den jüngsten untersuchten Stadien mit 8 Endospermkernen ist die Zygote noch ungeteilt (Abb. 38 i, 46 a, b). Die Zygote teilt sich (Abb. 38 l) bei den Stadien mit ca. 64 Endospermkernen. Bei den Stadien mit 128 und 256 Kernen ist der Proembryo vierzellig (Abb. 38 m). Der Bau des vierzelligen Proembryos entspricht dem Entwicklungsschema dieser Gruppe (vgl. Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo"). Gelegentlich befinden sich im Endosperm polyploide Kerne unterschiedlicher Größe, die wahrscheinlich durch Restitutionskernbildung oder Fusion von Kernteilungsfiguren entstanden sind (Abb. 38 k). Dem entsprechend ist ihre Anzahl geringer als es den absolvierten Teilungsschritten entsprechen würde.

Scilla ingridae SPETA

Es gelangte Material, das im Freiland des HBL kultiviert wird, zur Untersuchung. Es wurde die Klärtechnik angewendet. — In jedem Fruchtknotenfach sind 5 bis 10 Samenanlagen vorhanden.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Allium*-Typus (Abb. 39 a—l). In den Anfang September fixierten Samenanlagen fanden sich Meiosestadien vom Leptotän bis zur erfolgten Sporogenese (Abb. 39 a—f, 48 c, d, f). Nach der 1. meiotischen Teilung wird eine Zellwand gebildet (Abb. 39 d, 48 d), nicht aber nach der 2. Teilung (Abb. 39 e). Das Meioseprodukt ist eine Dyade (Abb. 39 f), wobei jede Dyadenzelle 2-kernig ist. Die mikropylare degeneriert sehr bald (Abb. 39 g, 48 f). Während der Deckzellenkomplex unmittelbar vor oder während der meiotischen Prophase 2-schichtig wird, kann er im Dyadenstadium sogar noch 3-schichtig werden (Abb. 39 g). Jede Schicht enthält 1 — 3 Zellen. Mit Eintritt in die Meiose sind die Integumentanlagen vorhanden, sowie die ersten Anzeichen der anatropen Krümmung eben erkennbar (Abb. 39 a). Nach Abschluß der Meiose (Abb. 39 f) ist die anatrophe Krümmung weiter fortgeschritten, die Integumente umhüllen den Nucellus. Ein Obturator ist angelegt. Im Hypostasebereich beginnen sich die Zellwände zu verdicken.

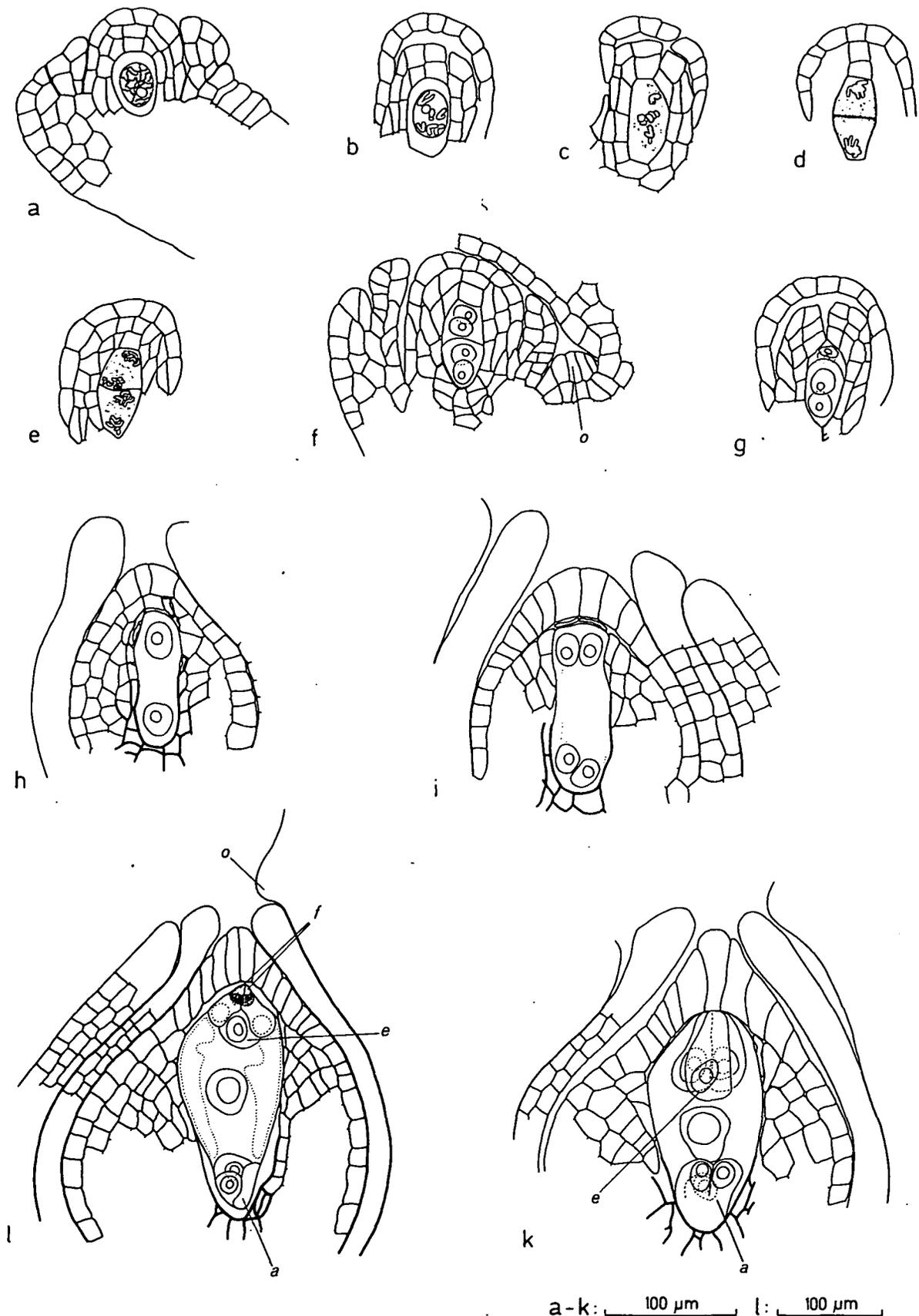


Abb. 39: *Scilla ingradae*. a—f Entwicklung der jungen Samenanlage und Sporogenese, g—l Embryosackentwicklung. a Embryosackmutterzelle im Pachytän, Anlage des inneren Integuments eben identifizierbar, b Diakinese (6 Bivalente), c Metaphase I (5 Bivalente, 2 Univalente), d Anaphase I (Phragmoplastenbildung), e Anaphase II, f Dyade, Dyadenzellen 2-kernig, Hypostase wird differenziert, g mikropylare Dyadenzelle in Degeneration, h 2-kerniger Embryosack, i 4-kerniger Embryosack, k organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert, l wie k, jedoch Antipoden teilweise degeneriert (Synergidenkerne schlecht identifizierbar). Samenanlagen mit Ausnahme von b in Sagittalsicht, zumeist partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; o = Obturator. Herkunft a—l HBL, Freiland. — Klärtechnik

Ende September war die chalazale Dyadenzelle zu einem 2-kernigen Embryosack ausgekeimt (Abb. 39 h) und die dem Embryosack angrenzende Deckzellenschicht oft schon degeneriert. Außerdem wurden vereinzelt bereits 4-kernige Embryosäcke vorgefunden. Das 2-schichtige innere und 3 (— 4)-schichtige äußere Integument beginnen sich mikropylar zu verengen.

Anfang November waren die Embryosäcke durchwegs 4-kernig (Abb. 39 i) und grenzten direkt an die Nucellusepidermis, da alle Deckzellen völlig degeneriert waren.

Knapp vor Anthesebeginn Ende März wurden die nächsten Stadien fixiert. Die Samenanlagen enthielten fertig organisierte Embryosäcke (Abb. 39 k) mit normal ausgebildetem Eiapparat, sekundärem Embryosackkern und 3 stets haploiden Antipoden. Auch bei dieser Art schienen bei einem kleinen Teil der älteren, befruchtungsreifen Embryosäcke die Synergidenkerne schon vor der Blütenöffnung degenerativ verändert zu sein (Abb. 39 l). Sie erschienen geschrumpft und enthielten schlecht identifizierbare Kerne. Ob solche Eiapparate befruchtet werden, konnte ich nicht klären. Relativ häufig wiesen die Synergiden einen Fadenapparat auf (Abb. 39 l). Die Antipoden waren vor der Anthese zum Teil noch intakt, zum Teil aber bereits stark degenerativ verändert (Abb. 39 l).

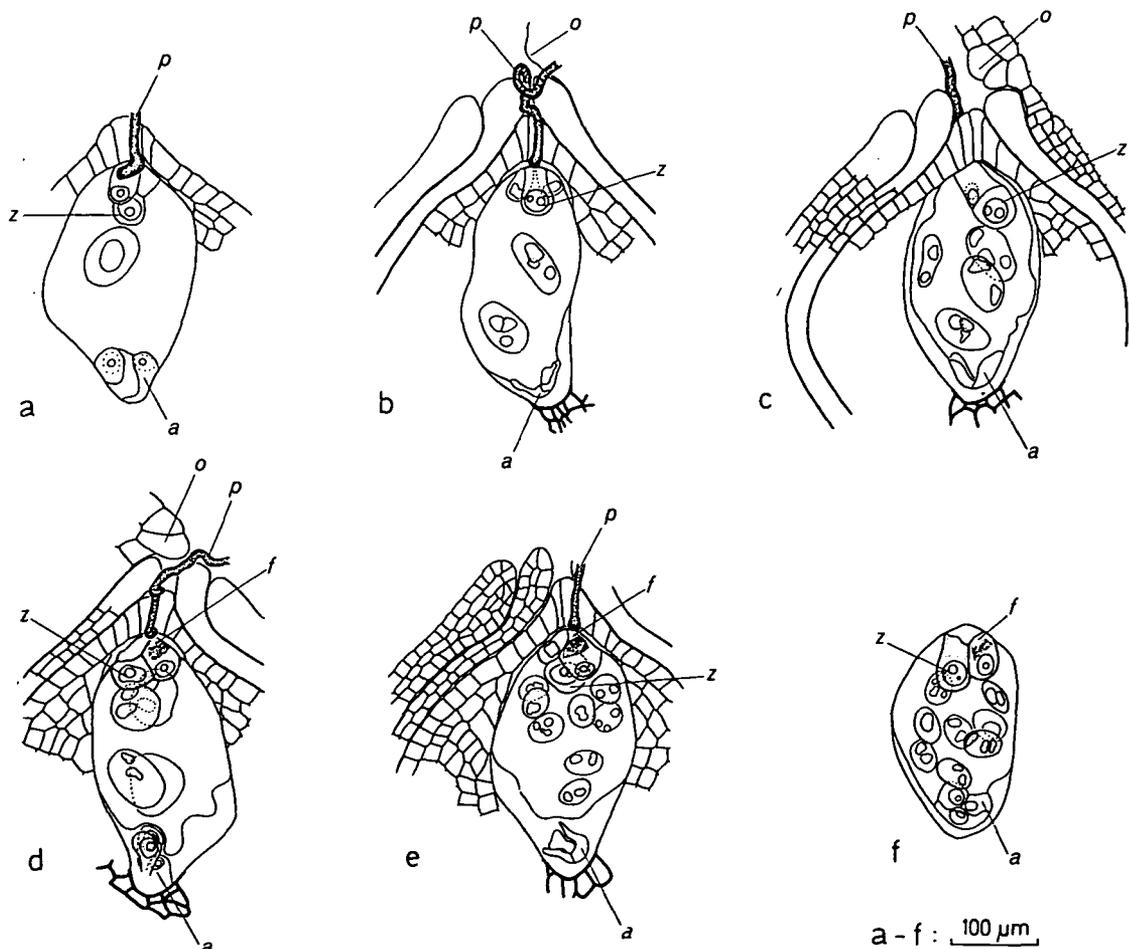


Abb. 40: *Scilla ingridae*. a—f frühe Endospermentwicklung. a primärer Endospermkern und Zygote noch ungeteilt, b Endosperm 2-kernig, c Endosperm 4-kernig, d wie c, Endospermkerne in Prophase, e, f Endosperm 8-kernig; in a—f Antipoden teilweise intakt, teilweise degeneriert. Samenanlagen stets in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; f = Fadenapparat; o = Obturator; p = Pollenschlauch; z = Zygote. Herkunft a—f HBL, Freiland. — Klärtechnik

Neben diesem Normalfall der Entwicklung konnten relativ oft aberrante Embryosäcke beobachtet werden. Diese hatten gemeinsam, daß sie eine reduzierte Kernzahl, nämlich zumeist 4, aber auch 3, 2 oder 5 Kerne aufwiesen. Zum Teil waren die Embryosäcke insofern "organisiert", als sie eine "einzelne Eizelle", "2 Polkerne" oder einen "sekundären Embryosackkern" und einen freiliegenden oder durch Zellwand abgegrenzten "Antipodenkern" besaßen. Gelegentlich waren statt einer "Eizelle" 2 "Synergiden" und dafür nur ein sichtlich haploider "Polkern" neben einer "Antipodenzelle" mit Kern vorhanden.

Vor Anthesebeginn ist ein Leitbündel stets vorhanden. Im Unterschied zu den anderen Arten bildet das Endostom zum Zeitpunkt der Befruchtung und zumindest auch noch während der frühen Endospermentwicklung keinen engen Kanal sondern bleibt relativ weit geöffnet und zeigt auch keine schnabelförmige Verlängerung.

Der Befruchtungsvorgang konnte nicht beobachtet werden, hingegen wurden Embryosäcke kurz nach der Befruchtung vorgefunden (Abb. 40 a). Nach dem Eindringen des Pollenschlauchs in den Eiapparat und der darauffolgenden Befruchtung kommt es zur baldigen Degeneration einer Synergide. X-bodies waren nicht auszunehmen. Die zweite Synergide kann noch kurze Zeit erhalten bleiben (Abb. 40 a, d—f), sie degeneriert dann etwas später. Die Antipoden können während der ersten Teilungen im Endosperm noch vorhanden sein (Abb. 40 d, f), sie degenerieren aber, ohne irgendwelche Polyploidisierung durchgemacht zu haben, ebenfalls sehr bald (Abb. 40 a—c, e).

Kurze Zeit nach der Befruchtung findet die 1. Teilung im Endosperm statt. Sie verläuft ohne Zellwandbildung. Die frühen Stadien der nukleären Endospermentwicklung sind in Abb. 40 b—f dargestellt. Im ältesten untersuchten Stadium mit 8 Endospermkernen war die Zygote noch ungeteilt.

Scilla mischtschenkoana GROSSH.

Das Material sammelte ich im Freiland des HBL. Alle Untersuchungen erfolgten nach der Klärtechnik. — Jedes Fruchtknotenfach enthält 3 bis 7 Samenanlagen.

Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Allium*-Typus (Abb. 41 a—e). Die jüngsten der Anfang September fixierten Stadien zeigten junge Samenanlagen, in denen sich die Embryosackmutterzelle in meiotischer Prophase (Leptotän — Diplotän) befand. Zu einem geringen Teil konnten allerdings schon Metaphase I — Stadien beobachtet werden (Abb. 41 a). Schon zu Beginn der Meiose ist der Deckzellenkomplex zumeist 2-schichtig, in jeder Schicht liegen 1 — 4 Zellen. Mit Eintritt der Embryosackmutterzellen in die Metaphase I beginnt sich die Hypostase zu differenzieren (Abb. 41 a). Die Samenanlage zeigt bereits eine leichte Krümmung, das stets 2-schichtige innere Integument umhüllt den Nucellus, das äußere 3-schichtige ist bereits bis zu seiner halben Höhe emporgewachsen (Abb. 41 a). In einem kleinen Teil der Ende September fixierten Blüten war die Meiose noch im Gange. Die I. meiotische Teilung verläuft mit Zellwandbildung, die II. Teilung ist acyotinetisch (Abb. 41 b). In der Mehrzahl der Blüten war die Meiose bereits abgeschlossen und es lagen zwei 2-kernige Dyadenzellen vor (Abb. 41 c). In den Samenanlagen mancher Blüten war die mikropylare Dyadenzelle bereits degeneriert und die chalazale im Auskeimen begriffen (Abb. 41 d). Während des Dyadenstadiums kann sich die Zahl der Deckzellenschichten bis auf maximal 4 erhöhen. Wenn die chalazale Spore auskeimt, ist die anatrophe Krümmung der Samenanlage bereits weitgehend abgeschlossen. Das äußere Integument ist 3 (— 4)-schichtig. Beide Integumente sind relativ weit entwickelt und verengen sich mikropylar zum Endo- bzw. Exostom. Der leicht schnabelförmig verlängerte Endostombereich bildet die Mikropyle. Ein Obturator ist ausgebildet.

In den Mitte Jänner fixierten Samenanlagen waren die Embryosäcke bereits organisiert (Abb. 41 e). In jedem Embryosack war ein normaler, kompletter Eiapparat vorhanden,

wobei in den Synergiden häufig ein Fadenapparat zu beobachten war; die 2 Polkerne waren teils stark genähert, teils bereits fusioniert. Die 3 Antipoden waren sichtlich haploid und machen auch später keine Polyploidisierung durch. In diesem Stadium grenzt der Embryosack direkt an die Nucellusepidermis, da alle Deckzellen kollabiert sind. Ein Leitbündel ist regelmäßig ausgebildet. Ende März knapp vor der Anthese fixierte Samenanlagen enthielten zum Teil Embryosäcke, deren Antipoden bereits starke Degenerationserscheinungen aufwiesen. In seltenen Fällen traf dies auch auf die Synergide zu.

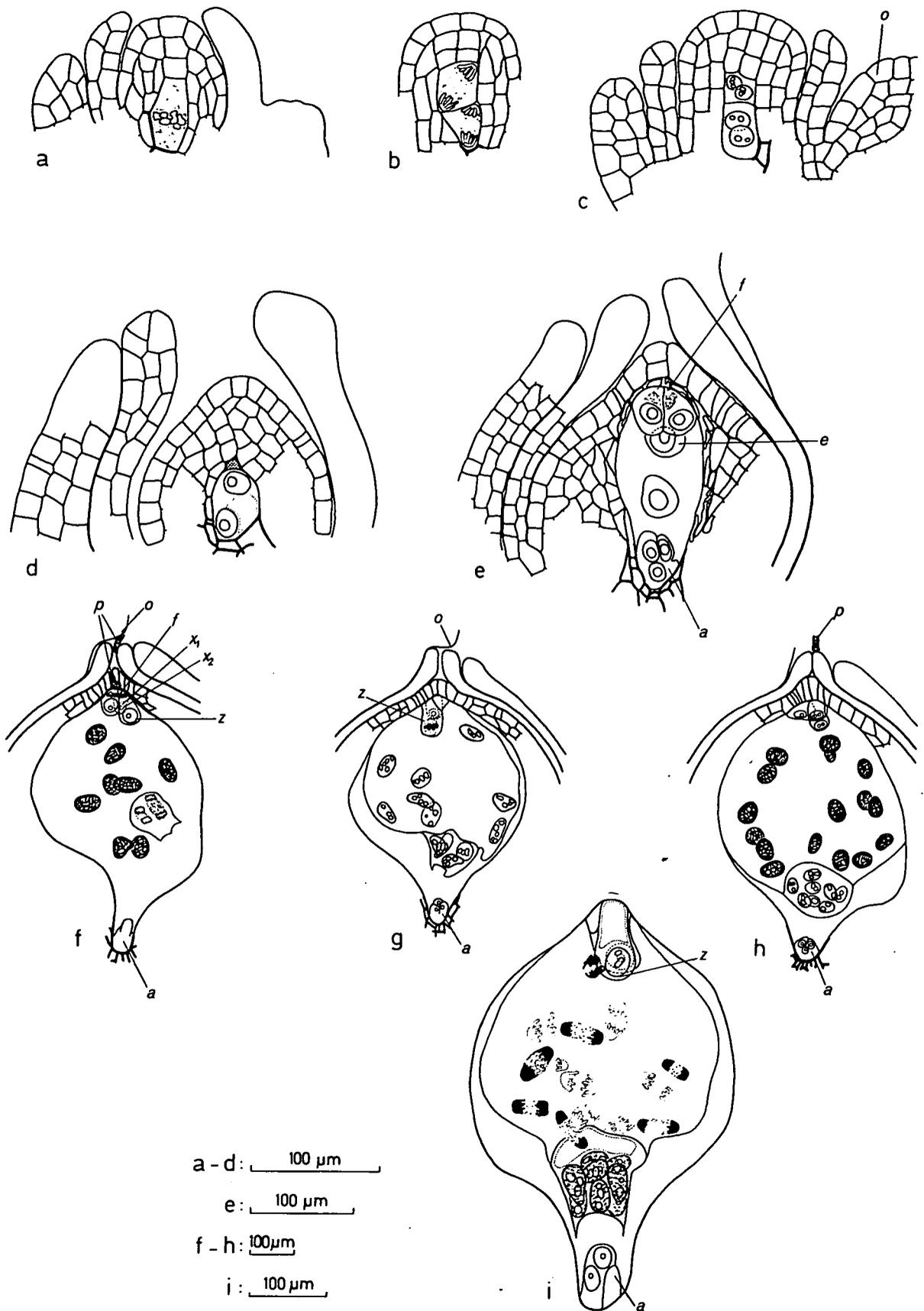
Es sei auch festgehalten, daß in den Blüten neben Samenanlagen mit normalen Embryosäcken auch solche mit abnormen Embryosäcken gefunden wurden. Von 10 untersuchten abnormen Embryosäcken zeigten acht eine vermehrte Antipodenkernzahl (5 — 8), einer eine Zentralzelle mit ca. 8 Kernen und lediglich 2 Antipoden und ein weiterer Embryosack enthielt 8 ungleich große Kerne und hatte keine Zellwände ausgebildet. Häufig enthalten Blüten einzelne oder wenige Samenanlagen, in denen kein Embryosack ausgebildet wurde und anstelle dessen ein mehr oder weniger kollabiertes Lumen vorhanden ist.

Befruchtungsstadien wurden nicht vorgefunden. Nach dem Eindringen des Pollenschlauchs in den Eiapparat und der darauffolgenden Befruchtung ist eine Synergide stets degeneriert. In ihr liegen ihr degenerierter Kern (x_1) und der vegetative Kern des Pollenschlauchs (x_2), die in diesem Fall sogar mit der Klärtechnik zu beobachten waren (Abb. 41 f). Die zweite Synergide bleibt etwas länger erhalten, sie degeneriert dann ebenfalls bald. So die 3 haploiden Antipoden nicht schon vor der Befruchtung degeneriert sind, können sie noch eine Zeit erhalten bleiben, sie degenerieren aber ebenfalls spätestens während der frühen Endospermentwicklung (Abb. 41 f—i).

Das Endosperm entwickelt sich nach dem helobialen Typ. Die frühen Stadien der Endospermentwicklung sind in Abb. 41 f—i, 49 c dargestellt. Das jüngste vorgefundene Endospermstadium enthielt eine große mikropylare Kammer mit 8 Kernen in Prophase und eine kleine chalazale Kammer mit 4 telophasischen Kernen (Abb. 41 f). Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß im Anschluß an die 1. Endospermmitose im chalazalen Bereich der Zentralzelle eine kuppelförmige Zellwand gebildet wurde, wie das für das helobiale Endosperm typisch ist. Ebenso charakteristisch ist, daß die Teilungsschritte in den beiden Endospermkammern nicht synchron verlaufen, jedoch innerhalb einer Kammer die Mitosen gleichzeitig oder in einer Welle ablaufen. Die Zahl der absolvierten Teilungsschritte in der chalazalen Kammer liegt stets unter der in der mikropylaren. Die Endospermentwicklung wurde bis zum $\frac{32}{16}$ -Kern-Stadium untersucht, sodaß über spätere Zellwandbildungen und eventuelle unterschiedliche Entwicklung der beiden Endospermkammern nichts ausgesagt werden kann. Die Zygote teilt sich etwa im Stadium mit $\frac{8}{4}$ Endospermkernen (Abb. 41 g). Ein 2-zelliger Proembryo lag bei den Stadien mit $\frac{16}{8}$ (Abb. 41 h), $\frac{16}{8} \rightarrow \frac{32}{8}$, $\frac{32}{8}$ und $\frac{32}{16}$ Kernen vor. Einmal wurde noch in einem $\frac{16}{8} \rightarrow \frac{32}{8}$ -Kern-Stadium eine noch ungeteilte Zygote vorgefunden (Abb. 41 i).

In diesen Stadien ist das Raphegewebe massig entwickelt (siehe auch SPETA 1972). Aus ihm entwickelt sich das Elaiosom.

Abb. 41: *Scilla mischtschenkoana*. a—e Sporogenese und Embryosack, f—i frühe Endospermentwicklung. a Embryosackmutterzelle in Metaphase I (6 Bivalente), b Anaphase II, c Dyade, Dyadenzellen 2-kernig, d Auskeimen der chalazalen Dyadenzelle, die mikropylare degeneriert, e Embryosack organisiert, Polkerne fusioniert, f mikropylare Endospermzelle 8-kernig, in Prophase; chalazale 4-kernig, in Telophase (Position der chalazalen Kammer künstlich verschoben), penetrierte Synergide mit degeneriertem Kern (x_1) und vegetativem Kern des Pollenschlauchs (x_2), g Zygote in Teilung, Endosperm im $\frac{8}{4}$ -Stadium, h mikropylare Endospermzelle 16-kernig, in Prophase, chalazale 8-kernig, Proembryo 2-zellig, i mikropylare Endospermzelle in Anaphase des 5. Teilungsschritts (2 Teilungsfiguren fehlen, da die Samenanlage angeschnitten war); chalazale Endospermzelle 8-kernig, in Prophase; in f—i Antipoden teilweise intakt, teilweise degeneriert. Samenanlagen stets in Sagittalsicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; e = Eizelle; f = Fadenapparat; o = Obturator; p = Pollenschlauch; x_1 , x_2 = x-bodies; z = Zygote; degenerierte Dyadenzelle punktiert. Herkunft a—i HBL, Freiland. — Klärtechnik



Puschkinia scilloides ADAMS

Es gelangte Material zur Untersuchung, das im Freiland des HBV kultiviert wird. Der Großteil der Untersuchungen wurde mit der Klärtechnik, ein geringer Teil mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik durchgeführt. — Jedes Fach des Fruchtknotens enthält ca. 6 bis 8 Samenanlagen.

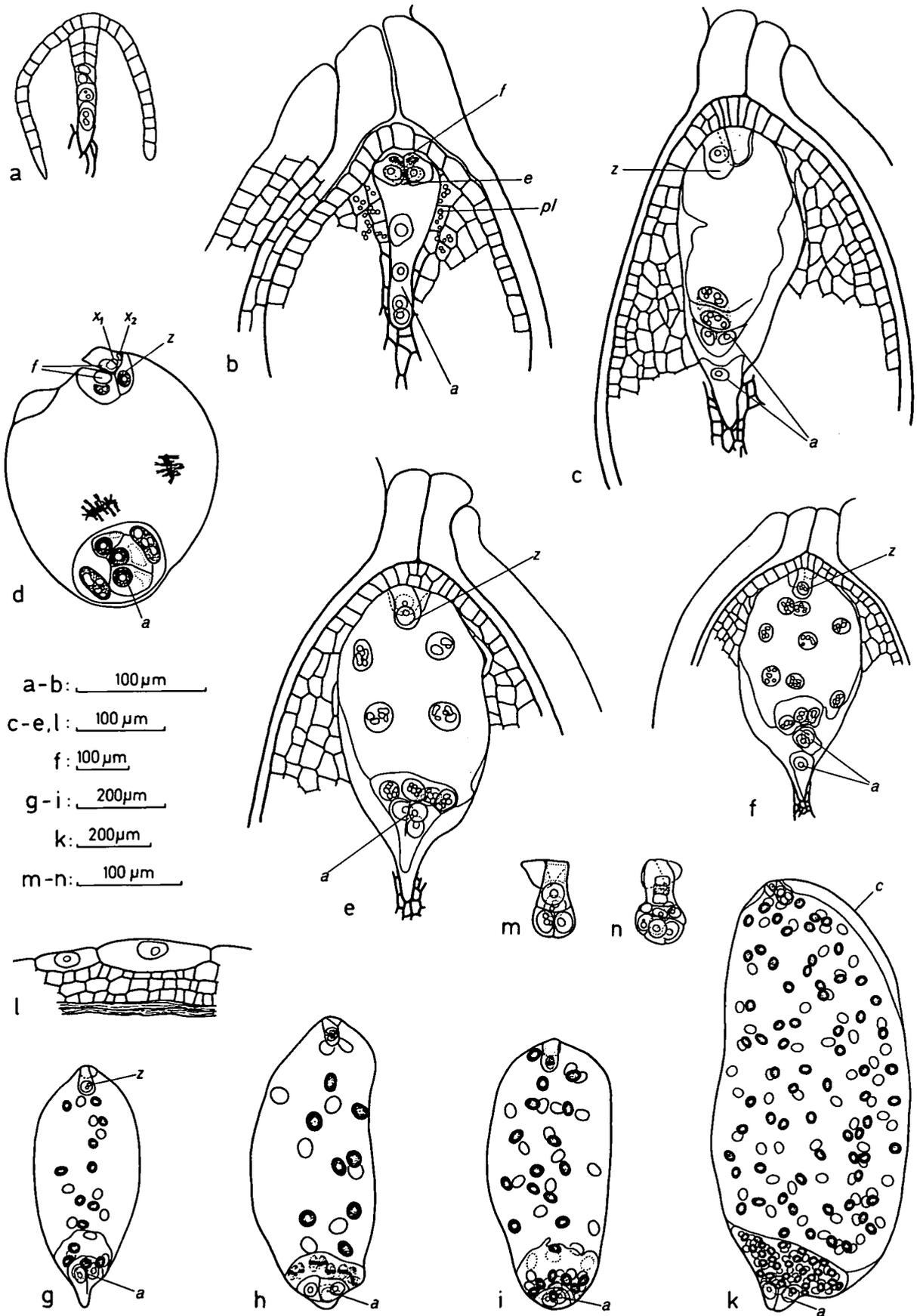
Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem Normaltypus (Abb. 42 a, b). Ende September fixierte Samenanlagen enthielten Tetraden, wobei die chalazale Spore bereits etwas vergrößert, die 2 mikropylar gelegenen Sporen vollständig und die darunterliegende noch weniger stark degeneriert waren (Abb. 42 a). Zu diesem Zeitpunkt liegt ein zwei- bis vierschichtiger Deckzellenkomplex vor. Die anatrophe Krümmung der Samenanlage ist weitgehend abgeschlossen, die beiden Integumente umhüllen den Nucellus. Die Hypostase ist bereits entwickelt. Bei dieser Art ist das innere Integument stets 2-schichtig, das äußere (3 —) 4-schichtig.

Knapp vor der Anthese Anfang April fixierte Samenanlagen enthielten fertig organisierte Embryosäcke vor oder nach der Fusion der Polkerne (Abb. 42 b). Der normal ausgebildete Eiapparat zeigte die Synergiden häufig mit jeweils einem apikal liegenden Fadenapparat. Die 3 Antipoden waren haploid. In diesem Stadium sind die Deckzellen völlig resorbiert, der Embryosack grenzt direkt an die Nucellusepidermis. Das innere Integument ist mikropylar geschlossen und schnabelförmig verlängert. Das stets differenzierte Leitbündel endet in der Chalaza. Es sei noch erwähnt, daß die den Embryosack umgebenden Nucelluszellen reichlich Stärkekörner beinhalten.

Befruchtungsstadien wurden keine vorgefunden. Nach der Befruchtung kommt es zur baldigen Degeneration einer Synergide; in dieser liegen ihr degenerativ veränderter Kern (x_1) und der vegetative Kern des Pollenschlauchs (x_2). Die beiden x-bodies sind nur mit der Glutaraldehyd-KE-Quetschtechnik beobachtbar gewesen (Abb. 42 d). Die zweite Synergide bleibt noch kurze Zeit erhalten und kollabiert dann ebenfalls bald. Während der frühen Endospermentwicklung werden die 3 Antipodenkerne nur mäßig endopolyploid (Abb. 42 d—k).

Das Endosperm entwickelt sich nach dem helöbialen Typ. Die frühen Stadien der Endospermentwicklung sind in Abb. 42 c—k, 46 c dargestellt. Im Anschluß an die Teilung des primären Endospermkerns wird im chalazalen Bereich der Zentralzelle eine Zellwand gebildet (Abb. 42 c). In den beiden Endospermkammern laufen die nächsten Kernteilungen acytokinetisch ab (Abb. 42 d—k). Die Teilungsschritte verlaufen in den beiden Kammern nicht synchron, jedoch erfolgen die Mitosen innerhalb einer Kammer gleichzeitig (Abb. 42 d, h, 46 c), später in einer Welle. Die chalazale Endospermkammer ist stets kleiner, die Zahl der absolvierten Teilungsschritte ist geringer als in der mikropylaren Kammer. Während der sehr frühen Endospermstadien sind die Kerne der mikropylaren und chalazalen Kammer annähernd gleich groß. In etwas späteren Stadien sind die Kerne der mikropylaren Kammer voluminöser, lockerer strukturiert und enthalten mehr Nukleolen als diejenigen der chalazalen Kammer. Die Endospermentwicklung wurde etwas über das $\frac{128}{64}$ -Kern-Stadium hinaus

Abb. 42: *Puschkinia scilloides*. a Tetradenstadium, b Embryosack, c—k frühe Endospermentwicklung, l Samenschale, m, n Proembryo. a lineare Megasporetetrade, die 3 mikropylaren Sporen in Degeneration, b organisierter Embryosack, Polkerne fusioniert (Zellwände der 3 Antipoden schlecht identifizierbar), c 1. Endospermteilung mit Zellwandbildung, d mikropylare Endospermzelle 2-kernig, in Metaphase; chalazale 2-kernig; penetrierte Synergide mit degeneriertem Kern (x_1) und vegetativem Kern des Pollenschlauchs (x_2), e—g Endosperm im $\frac{4}{4}$, $\frac{8}{4}$ - und $\frac{16}{8}$ -Kern-Stadium, h Proembryo 2-zellig, mikropylare Endospermzelle 16-kernig, chalazale 8-kernig, in Metaphase, i Zygote in Teilung, Endosperm im $\frac{32}{16}$ -Kern-Stadium, k Proembryo 4-zellig, Endosperm im $\frac{128}{64}$ -Kern-Stadium, d—k die 3 Antipoden niedrig endopolyploid, l Testa (Stadium wie in k) bestehend aus kollabiertem, 2-schichtigem, inneren Integument und 4-schichtigem, äußeren Integument mit endopolyploider Außenepidermis, m Proembryo 4-zellig, n Proembryo 10-kernig. Samenanlagen mit Ausnahme von d in Sagittalansicht, partiell dargestellt. a = Antipoden; c = Kontur des Nucelluslumens; e = Eizelle; f = Fadenapparat; pl = Plastiden mit Stärke; x_1 , x_2 = x-bodies; z = Zygote. Herkunft a—n HBV, Freiland. — a—c, e—n Klärtechnik, d Glutaraldehyd, KE-Quetschtechnik



untersucht (Abb. 42 k). In diesem Stadium waren beide Kammern noch nukleär. Die Zygote teilt sich etwa im Stadium mit $\frac{16}{8}$ bis $\frac{32}{16}$ Endospermkernen (Abb. 42 h, i). Ein 4-zelliger Proembryo lag bei dem Stadium mit $\frac{128}{64}$ Kernen vor (Abb. 42 k, m), ein 8- bzw. 10-zelliger Proembryo bei einem etwas älteren Stadium, dessen Kernzahlen nicht mehr festgestellt werden konnten (Abb. 42 n). Auch bei dieser Gattung entspricht der Bau des 2-, 4- und 8 (— 10)-zelligen Proembryos (Abb. 42 h, m, n) dem für die Gattung *Scilla* geltenden Entwicklungsschema (vgl. Abb. 1; Kapitel: "Ergebnisse: Allgemeiner Teil: Der Embryo").

Schon während der frühen Endospermentwicklung sind die Zellen der äußeren Epidermis des äußeren Integuments samt ihren Kernen stark vergrößert (Abb. 42 l). Sie bilden im reifen Samen das Elaiosom (siehe SPETA 1971, 1972). Die Zellen des inneren Integuments sind weitgehend desorganisiert, es liegt als zweischichtige, fibrillär-strukturierte Membran vor.

IV. DISKUSSION

In den folgenden Ausführungen werden die embryologischen Daten den morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und karyologischen von SPETA (1971, 1972, 1974 a, b, 1976 a, b, c, d, e, 1980), GREILHUBER (1977, 1978, 1979), GREILHUBER & SPETA (1976, 1977, 1978) bzw. GREILHUBER, DEUMLING & SPETA (1981) gegenübergestellt.

SCILLA-BIFOLIA-GRUPPE

Die *Scilla bifolia*-Gruppe umfaßt derzeit 26 Arten einschließlich der 8 Arten der früheren Gattung *Chionodoxa*. Untersucht wurden 21 Arten. Embryologische Befunde fehlen nur mehr von *S. subnivalis*, *S. reuteri*, *S. pleiophylla*, *S. forbesii* und *S. lochiaie* (vgl. Tabelle 1 und 12). Die Arten der *Scilla bifolia*-Gruppe lassen sich, wie bereits in der Einleitung ausführlich dargelegt wurde, auf Grund der Samenfarbe und der Blütenmorphologie in 4 Untergruppen gliedern:

1. *S. vindobonensis*-Untergruppe
2. *S. bifolia*-Untergruppe
3. *S. nivalis*-Untergruppe
4. *S. luciliae*-Untergruppe (= *Chionodoxa* BOISS.)

Die embryologische Untersuchung zeigte, daß die Entwicklung der Samenanlage, insbesondere die des Embryosack-Typus, innerhalb dieses Verwandtschaftskreises keineswegs einheitlich ist. Die Unterschiede bestehen in erster Linie darin, daß zwei Embryosacktypen, nämlich der *Polygonum*-Typ (monospor) und der *Drusa* I-Typ (tetraspor), artspezifisch gebunden auftreten. Gemeinsamkeiten bestehen im Grundaufbau der Samenanlage, im Endospermtypus, soweit untersucht wurde zumindest in der frühen Embryoentwicklung und in der ontogenetischen Herkunft des Elaiosoms.

Der oberständige Fruchtknoten der Gattung *Scilla* ist bekanntlich trikarpellat und synkarp. Die Placentation ist zentralwinkelständig. Die Kapsel öffnet sich lokulizid. Die Zahl der Samenanlagen ist als taxonomisches Merkmal verwendbar, die interspezifische Variationsbreite liegt bei den untersuchten Arten zwischen 2 — 10 Samenanlagen per Loculus.

Die anatropen, bitegmischen Samenanlagen sind crassinucellat. Im jungen Nucellus vergrößert sich eine subepidermale Zelle; sie stellt das primäre Archospor dar. Die primäre Archosporzelle teilt sich periklin in die primäre parietale Zelle und die sekundäre Archospor-

zelle. Letztere wird direkt zur Embryosackmutterzelle und vollzieht die Meiose. Die primäre parietale Zelle ist die Initiale eines zwei- bis vierschichtigen, aus je 1 — 4 Zellen bestehenden Deckzellenkomplexes, wobei artspezifische Unterschiede in geringem Ausmaß vorliegen können. Das innere Integument ist zweischichtig, das äußere ist vier-, seltener fünfschichtig.

Bei Arten mit einem Embryosack nach dem Normal-Typus sind die meiotischen Teilungen bekanntlich von Zellwandbildung begleitet. Es entsteht zumeist eine lineare, gelegentlich auch eine T-förmige Tetrade. Bei den meisten Arten entwickelt sich der 8-kernige Embryosack aus der chalazalen Megaspore, nur bei *Scilla drunensis* und *S. siehei* entwickeln sich häufig mehrere Megasporen einer einzigen Tetrade zu Embryosäcken. Die Antipoden werden schon vor der Befruchtung hochendopolyploid; ihr Polyploidiegrad nimmt nach der Befruchtung noch zu, die Degeneration beginnt frühestens ab dem 8. — 9. Teilungsschritt im Endosperm. Nach NAGL (1976) und FRISCH & NAGL (1979) erreichen die Antipodenkerne von *S. bifolia* (wohl im weiteren Sinne) und *S. decidua* einen Polyploidiegrad von maximal 1024- bzw. 512-C.

Bei Arten mit einem tetrasporen Embryosack nach dem *Drusa* I-Typ verläuft die Meiose bekanntlich ohne Zellwandbildung und es entsteht eine 4-kernige Coenomegaspore, deren Kerne alsbald 1 + 3 Stellung einnehmen. Im maximal 16-kernigen Embryosack liegen maximal 11 Antipoden vor, die sehr bald degenerieren, sei es noch vor der Befruchtung oder während der ersten Endospermteilungsschritte.

Die Polkerne verschmelzen bei beiden Embryosack-Typen in der Regel vor der Befruchtung, der Eikern fusioniert mit dem 1. Spermakern, wie auch der sekundäre Embryosackkern mit dem 2. Spermakern im Interphasezustand (praemitotischer Befruchtungstyp).

Bei allen Arten der *S. bifolia*-Gruppe ist das Endosperm zunächst nukleär. Die Zellwandbildung erfolgt später, ungefähr bei einem 2048- bis 4096-Kern-Stadium. Das Endosperm ist seiner Anlage nach generell triploid. Dies wurde überprüft bei *S. vindobonensis* (Abb. 7 d), *S. bifolia* (Abb. 13 k), *S. nivalis* (Abb. 23 f), *S. sardensis* (Abb. 25 b) und *S. tmoli* (Abb. 33 d) und ergibt sich bei den übrigen Arten aus der Polkernfusion und der obligat doppelten Befruchtung. Ob es vielleicht später endopolyploid wird, wurde nicht überprüft.

Der Embryo, soweit dies nach den untersuchten Stadien gesagt werden kann, entwickelt sich nach dem Asterad-Typ, *Muscari*-Variation (JOHANSEN 1950).

In der gesamten *Scilla bifolia*-Gruppe — also einschließlich der früheren Gattung *Chionodoxa* BOISS. — entwickelt sich das Elaiosom einheitlich aus dem Exostom. Damit werden die Angaben von BRESINSKY (1963) und SPETA (1971, 1972, 1976 a, 1980) bestätigt und die gegenteiligen Angaben von KOMAR (1974, 1978) über *Chionodoxa* erneut als unrichtig erkannt (vgl. Abb. 7 e, f, 51 b mit Abb. 51 c, d).

Der Embryosack-Typus ist artspezifisch fixiert, nur bei *Scilla buekkensis* — einer polyploiden Art mit verschiedenen Cytotypen und aneuploiden Chromosomenzahlen — wurden als Abweichung zum Normaltyp Embryosäcke gefunden, die tetrasporen Ursprungs sein dürften. Es handelt sich aber keinesfalls um den *Drusa* I-Typ, eher dürfte der *Adoxa*-Typ vorliegen. Bei dieser Art sind auch sonstige embryologische Störungen sehr häufig.

Für die systematische Embryologie der *S. bifolia*-Gruppe ist in erster Linie das Merkmal Embryosack-Typ von Bedeutung. Die weitere Diskussion wird sich daher hauptsächlich mit der systematischen Gebundenheit dieses Merkmals und der Korrelation mit karyologischen Merkmalen (Karyotypstruktur, C-Bändermuster, Genomgröße) befassen.

Zunächst zeigt sich, daß auch die systematischen Untergruppen nach SPETA embryologisch nicht homogen sind. Ausschließlich monospore Embryosäcke finden sich bei der *S. bifolia*- und *S. nivalis*-Untergruppe. In der *S. vindobonensis*-Untergruppe weisen nur 3 von 7 Arten einen monosporen Embryosack auf, nämlich *S. kladnii*, *S. bulgarica* und *S. decidua*,

dagegen *S. vindobonensis*, *S. voethorum*, *S. ressliei* und *S. taurica* einen tetrasporen. In der *S. lucilliae*-Untergruppe weisen nur 2 von 6 untersuchten Arten einen monosporen Embryosack auf, nämlich *S. sardensis* und *S. siehei*. Bei *S. lucilliae*, *S. nana*, *S. albescens* und *S. tmoli* sind die Embryosäcke tetraspor. Es besitzt also jede Untergruppe Arten, die monospore Embryosäcke ausbilden.

Für die Phylogenie der *Scilla bifolia*-Gruppe sind folgende Fragen von Bedeutung:

- 1.) Welcher Embryosack-Typ ist als der ursprüngliche zu betrachten?
Diese Frage läßt sich bereits ohne Berücksichtigung anderer Daten dahingehend beantworten, daß der monospore Embryosack mit guten Gründen als eher ursprünglich angesehen werden kann. (Eine ausführliche Diskussion dieses Problems findet sich im Kapitel: "Zum Merkmalsstatus der Embryosack- und Endospermtypen"). Folglich sind Arten mit tetrasporen Embryosäcken in dieser Hinsicht als eher abgeleitet zu betrachten.
- 2.) Ist der tetraspore Embryosack monophyletisch oder ist er zwei- oder mehrmals unabhängig voneinander entstanden? Da tetraspore Embryosäcke sowohl in der *S. vindobonensis*-Ug. als auch in der *S. lucilliae*-Ug. vorkommen, stellt sich die Frage, ob dieses Merkmal einmal, zweimal oder mehrmals parallel entstanden ist. Diese Frage läßt sich selbstverständlich nur im Kontext der bereits vorliegenden morphologischen und karyologischen Daten beantworten, was in der nun folgenden etwas ausführlicheren Besprechung geschehen soll.

Die *S. lucilliae*-Untergruppe ist durch das teilweise verwachsene Perigon und die verbreiterten Filamente charakterisiert und taxonomisch definiert (SPETA 1971, 1976 a, 1980). Sie besitzt — wie auch die *S. nivalis*-Untergruppe — schwarze Samen. *S. nivalis* und die meisten Arten der *S. lucilliae*-Ug. haben einen DNA-Gehalt von ca. 4,3 pg und einen heterochromatinarmer Karyotyp. *S. sardensis* zeigt als einzige Art ihrer Untergruppe wie *S. nivalis* kein weißes Auge an der Basis der Innenseite des Perigons. *S. nivalis* und *S. sardensis* lassen einen monosporen Embryosack erkennen und bilden miteinander fertile Hybriden. Dieses gemeinsame Merkmalssyndrom spricht wohl eindeutig für eine sehr nahe Verwandtschaft dieser beiden Arten. Es ist somit kaum anzuzweifeln, daß *S. nivalis* und *S. sardensis* eine gemeinsame Stammform besitzen, wenn nicht sogar *S. nivalis* die Stammform für die *S. lucilliae*-Ug. ist. Weiters ist zu folgern, daß *S. sardensis* innerhalb der *S. lucilliae*-Ug. die ursprünglichste Art darstellt. Hinzuzufügen ist, daß *S. nivalis* und *S. sardensis* (wie auch *S. siehei*, *S. lucilliae* und *S. tmoli*) sympatrisch in SW-Anatolien vorkommen, sodaß auch ein geographischer Zusammenhang gegeben ist.

Es muß nun noch begründet werden, warum das freie Perigon als ursprüngliches und nicht als abgeleitetes Merkmal aufgefaßt wird, mit anderen Worten warum angenommen wird, daß die Stammform von *S. nivalis* und *S. sardensis* ein fast freies Perigon besessen haben muß.

Die derzeitigen Argumente sind wohl in Zukunft durch Heranziehung neuer Merkmalskategorien abzusichern. Insgesamt scheint in der *S. bifolia*-Gruppe die Tendenz zur Reduzierung der Genomgröße zu bestehen (GREILHUBER 1979). Da in der *S. nivalis*-Ug. auch etwas höhere Genomgrößen als 4,3 pg auftreten (*S. longistylosa*, *S. subnivalis*: GREILHUBER, DEUMLING & SPETA 1981), dürfte *S. nivalis* eher eine abgeleitete Form innerhalb der *S. nivalis*-Ug. darstellen und kann daher nicht gleichzeitig ein abgeleiteter Zweig der *S. lucilliae*-Ug. sein. Braun- und gelbsamige Arten haben im Durchschnitt noch höhere DNA-Werte, womit sich die *S. nivalis*-Ug. als der progressivste Zweig der Formen mit fast freiem Perigon in der *Scilla bifolia*-Gruppe darstellt.

Die schwarze Samenfarbe an sich kann eher als abgeleitet gelten, da gelbe Samen, wie sie für die *S. vindobonensis*-Ug. charakteristisch sind, auch bei *S. messeniaca* und in

der *S. siberica*-Gruppe vorkommen. Nach SPETA (persönliche Mitteilung) könnte die schwarze Samenfarbe im Zuge einer ökologisch bedingten Entwicklungsverkürzung erworben worden sein. Die enge arealmäßige Beschränkung der schwarzsamigen *S. luciliae*-Ug. steht im Gegensatz zur weiträumigen Verbreitung der gelb- und braunsamigen Arten, die wohl für ein hohes Alter der Areale der *S. vindobonensis*- und *S. bifolia*-Ug. spricht. Die *S. nivalis*-Ug. nimmt in dieser Hinsicht eine Mittelstellung ein.

Die *S. luciliae*-Ug. vereinigt also die meisten abgeleiteten Merkmale (schwarze Samen, niedrigste DNA-Werte, teilweise verwachsenes Perigon und breite Filamente) und repräsentiert somit die progressivste Entwicklungslinie innerhalb der *S. bifolia*-Gruppe.

Soweit untersucht, kommt ein monosporer Embryosack in der *S. luciliae*-Ug. außer bei *S. sardensis* nur noch bei *S. siehei* vor, welche so wie *S. sardensis* mit *S. nivalis* Hybriden bildet (SPETA 1976 a). *S. siehei* erscheint aber durch den Besitz größerer Blüten und eines auffälligen weißen Auges bereits abgeleitet.

Nächst verwandt mit *S. siehei* ist zweifelsohne *S. luciliae*, die sich vor allem durch weniger (meist 2), aber noch größere Blüten mit verwaschenem Auge auszeichnet. Sie besitzt jedoch einen tetrasporen Embryosack. Die trotz aller Ähnlichkeiten gute Trennung dieser beiden Arten kann nun auch durch dieses wichtige embryologische Merkmal erhärtet werden.

Alle übrigen untersuchten Arten dieser Untergruppe besitzen wie *S. luciliae* tetraspore Embryosäcke. *S. tmoli* ist in der Blütenzahl und im Blütenbau *S. luciliae* ähnlich, erweist sich aber im Fruchtbau (geflügelte Frucht) und — erstmals in dieser Untergruppe — mit einem heterochromatinreichen Karyotyp als abgeleitet. *S. nana* und *S. albescens* andererseits sind auf Kreta beschränkte, kleinwüchsige und kleinblütige Gebirgsformen, deren systematischer Anschluß wegen des Embryosack-Typs und des heterochromatinarmer Karyotyps gegenwärtig ebenfalls bei *S. luciliae* gesucht werden muß. *S. luciliae* erscheint somit wegen ihrer Affinität zur monosporen *S. siehei* als relativ ursprünglicher Typus unter den Arten der *S. luciliae*-Ug. mit tetrasporen Embryosäcken.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die *S. luciliae*-Ug. als morphologisch gut umgrenzte Sippe Formen mit tetrasporen Embryosäcken hervorgebracht hat, daß aber die primitiveren Glieder dieser Gruppe, wie auch alle Glieder der nächstverwandten *S. nivalis*-Ug. monospore Embryosäcke besitzen. Der gegenwärtige Stand der Erkenntnisse berechtigt also zur Annahme, daß innerhalb der *S. luciliae*-Ug. der tetraspore Embryosack ein abgeleitetes Merkmal monophyletischen Ursprungs sein dürfte.

Wie schon erwähnt, besitzen auch 4 Arten der gelbsamigen *S. vindobonensis*-Ug. tetraspore Embryosäcke und es ergibt sich die Frage, ob diese in einen direkten phylogenetischen Zusammenhang mit den tetrasporen Arten der *S. luciliae*-Ug. gebracht werden können. Wenn dem so wäre, müßten sie neben den tetrasporen Embryosäcken noch andere gemeinsame Merkmale besitzen. Dies ist jedoch weder im Blütenbau, noch in der Samenfarbe, noch im DNA-Gehalt der Fall. Hingegen ist dies — wie oben ausgeführt — innerhalb der mono- und tetrasporen Arten mit teilweise verwachsenem Perigon (= *S. luciliae*-Ug.) sehr wohl der Fall. Dies erzwingt die Schlußfolgerung, daß in der *S. bifolia*-Gruppe tetraspore Embryosäcke zumindest zweimal unabhängig entstanden sind: zum einen in der *S. vindobonensis*-Untergruppe, zum anderen in der *S. luciliae*-Untergruppe.

Im Gegensatz zur *S. lucilliae*-Ug. erscheint die freikronblättrige *S. vindobonensis*-Ug. heterogener. Sie umfaßt gegenwärtig 7 Arten*, von denen fünf gelbsamig und eine grausamig ist (SPETA 1980). In Hinblick auf die Karyotyp-Struktur sind drei heterochromatinreiche Arten von drei heterochromatinarmer eindeutig abgegrenzt. Die DNA-Werte liegen mit $1 C_x = 9,4 - 7,1$ pg deutlich höher als bei der *S. lucilliae*-Ug. und sind auch wesentlich unterschiedlicher.

Ein tetrasporer Embryosack kommt bei den drei heterochromatinreichen Arten *S. vindobonensis*, *S. voethorum*, *S. ressliei* und bei der heterochromatinarmer *S. taurica* vor. Monospor ist die gelbsamige Art *S. kladnii* und die grausamige *S. decidua*.

Wie bereits erwähnt, dürften die gelben Samen innerhalb der *S. bifolia*-Gruppe ein Primitivmerkmal darstellen, da es auch bei *S. messeniaca* und in der *S. siberica*-Gruppe auftritt. Im selben Sinne kann die höhere Genomgröße in der *S. vindobonensis*-Ug. (speziell im Hinblick auf *S. messeniaca*) als ursprünglich gedeutet werden. Die Heterogenität im DNA-Gehalt wie auch das weitläufige Areal der gelbsamigen *S. vindobonensis*-Ug. sprechen wohl auch für ein hohes phylogenetisches Alter dieser Untergruppe.

SPETA (1980) stellt die grausamige *S. decidua* wohl aus pragmatischen Gründen in die *S. vindobonensis*-Ug. Mit ihrem DNA-Gehalt von $1 C_x = 7,1$ pg steht sie den gelbsamigen Arten sicher näher als den braunsamigen. Die grauen Samen bei *S. decidua* (ebenso wie die braunen Samen bei der *S. bifolia*-Ug. und die schwarzen Samen bei der *S. nivalis*-Ug.) dürfen als abgeleitet gelten.

Unter den gelbsamigen Arten besitzt nur *S. kladnii* einen monosporigen Embryosack. Abgesehen davon weist sie noch folgende Merkmale auf, die dafür sprechen, daß diese Art den ursprünglichsten Typus der *S. bifolia*-Gruppe ($x = 9$) darstellt und die stärksten Affinitäten zu *S. messeniaca* ($x = 9$) aufweist:

- 1) einen hohen DNA-Gehalt von $1 C_x = 8,6$ pg (*S. messeniaca* $1 C_x = 10,7$ pg)
- 2) eine geringe Zahl von Samenanlagen (~ 2 /Fach) (*S. messeniaca* ~ 2 /Fach)
- 3) meist mehr als 2 (bis zu 5) Blätter (*S. messeniaca* 3 — 5 (— 7) Blätter)

S. messeniaca besitzt übrigens wie *S. kladnii* einen monosporigen Embryosack. **

**S. bulgarica* wird in dieser Diskussion noch nicht berücksichtigt, da ihre Zuordnung noch unsicher ist. Vor allem die Samenfarbe (gelb oder braun) ließ sich noch nicht eindeutig ermitteln, weil voll ausgereifte Samen noch nicht untersucht werden konnten (SPETA, persönliche Mitteilung). Falls *S. bulgarica* braunsamig ist, wäre sie mit $1 C_x = 5,3$ pg als progressives Glied der *S. bifolia*-Gruppe zu betrachten und neben die nur polyploid bekannte *S. laxa* zu stellen. Falls sie gelbsamig ist, würde sie mit ihrem DNA-Gehalt von den anderen Arten der *S. vindobonensis*-Ug. beträchtlich abweichen. Sie wäre dann in der *S. vindobonensis*-Ug. wohl als progressiv anzusprechen. Zu bedenken wäre dann, daß die Genomgröße von $1 C_x = 5,3$ pg auch bei der braunsamigen *S. bifolia*-Ug. und bei der schwarzsamigen *S. nivalis*-Ug. vorkommt. Eine nahe Verwandtschaft aller Arten mit $1 C_x = 5,3$ pg müßte dann in Betracht gezogen werden, wodurch sich ein modifiziertes Bild der Verwandtschaftsverhältnisse ergeben würde. Mit ihrer monosporigen Embryosackentwicklung paßt *Scilla bulgarica* sehr gut in die *S. bifolia*-Gruppe, eine nähere systematische Zuordnung ist aber auf Grund dieses embryologischen Merkmals nicht möglich.

***S. messeniaca* repräsentiert eine monotypische Gruppe, die im Elaiosomtyp und Endospermtyp gut von der *S. bifolia*-Gruppe abgesetzt ist, aber unter allen Verwandtschaftsgruppen der Gattung *Scilla* mit der *S. bifolia*-Gruppe am nächsten verwandt sein dürfte (Details siehe bei *S. messeniaca*).

Unter den übrigen tetrasporen, gelbsamigen Arten existiert nur eine, die so wie *S. kladnii* einen heterochromatinarmer und morphologisch kongruenten Karyotyp besitzt: *S. taurica*. Diese Art gleicht *S. kladnii* außerdem in der Anzahl der Laubblätter (2 — 4), erscheint aber durch eine Vermehrung der Samenanlagen (6 SA/Fach) und eine geringe Genomgröße ($1 C_x = 7,2 \text{ pg}$) — wie durch den tetrasporen Embryosack — als abgeleitet.

Die tetrasporen, stets 2-blättrigen, vielsamigen Arten *S. vindobonensis*, *S. voethorum* und *S. resslii* sind durch einen heterochromatinreichen Karyotyp mit ähnlichen C-Bandmustern als eigene Evolutionslinie erkennbar, wobei auch die Richtung der Evolution — Zunahme der Bänderzahl, Abnahme der Genomgröße — erschließbar ist. *S. vindobonensis* repräsentiert dabei den ursprünglicheren Typ und liegt im DNA-Gehalt geringfügig über *S. kladnii*, was aber auf die Heterochromatinzunahme zurückgeführt werden kann. Es kann kaum bezweifelt werden, daß in diesem Fall der Heterochromatinreichtum ein abgeleitetes Merkmal darstellt (GREILHUBER 1979; GREILHUBER et al. 1981).

Ausgehend von einer monosporen, gelbsamigen, diploiden Stammform mit hohem DNA-Gehalt und wenig Heterochromatin dürfte sich eine heterochromatinarmer Sippe mit tetrasporen Embryosäcken entwickelt haben, die die gemeinsame Stammform für die 4 uns bekannten Arten der *S. vindobonensis*-Untergruppe mit tetrasporen Embryosäcken darstellt. Daraus ist einerseits *S. taurica* (DNA-Reduktion), andererseits *S. vindobonensis* (Heterochromatinakkumulation, Karyotypumstrukturierung?), *S. voethorum* und *S. resslii* hervorgegangen.

Diese Verwandtschaftsverhältnisse stehen mit einer monophyletischen Entstehung des tetrasporen Embryosacks in der *Scilla vindobonensis*-Untergruppe im Einklang. Allerdings kann nicht ausgeschlossen werden, daß die tetrasporen Formen zweimal unabhängig von einander (einerseits *S. taurica*; andererseits *S. vindobonensis*-Zweig) aus monosporen Stammformen hervorgegangen sind.

Die braunsamige *S. bifolia*-Ug. und die schwarzsamige *S. nivalis*-Ug. besitzen ausschließlich Arten mit monosporen Embryosäcken. In diesen beiden Untergruppen sind auch polyploide Arten vertreten.

In der *S. bifolia*-Ug. kommen Grundgenomgrößen von $1 C_x = 5,7$ und $5,3 \text{ pg}$ vor. Die tetraploiden *S. drunensis* und *S. buekkensis* sind dabei der diploiden *S. bifolia* zuzuordnen ($1 C_x = 5,7 \text{ pg}$), während bei der tetra- und hexaploiden *S. laxa* mit $1 C_x = 5,3 \text{ pg}$ (noch) keine zugehörige Diploide gefunden wurde.

Innerhalb der schwarzsamigen *S. nivalis*-Ug. existieren Grundgenomgrößen von $1 C_x = 5,3 \text{ pg}$ (*S. subnivalis* 2x, *S. reuteri* 4x, *S. longistylota* 2x, 4x, *S. pneumonanthe* 6x) und $1 C_x = 4,3 \text{ pg}$ (*S. nivalis* 2x).*

Beide Untergruppen sind durch gleichgestaltige, euchromatische Karyotypen gekennzeichnet. Abgesehen davon, daß braune Samen eine Mittelstellung zwischen gelben und schwarzen Samen einnehmen, liegen die DNA-Werte der braunsamigen Arten zwischen denen der *S. vindobonensis*- und *S. nivalis*-Untergruppe. Auch hier wäre innerhalb jeder Untergruppe die geringere Genomgröße als die abgeleitete zu betrachten.

Eine Zusammenstellung der wichtigsten Merkmale der *S. bifolia*-Gruppe findet sich in Tabelle 11. Ein Kladogramm dieser Gruppe, wie es aus den bisherigen Befunden konstruiert werden kann, ist in Abb. 43 zu finden. Das Kladogramm in Abb. 44 zeigt die Verwandtschaftsverhältnisse der *S. bifolia*-Gruppe zu *S. messeniaca* und der *S. siberica*-Gruppe.

*Der von GREILHUBER (1979) ermittelte DNA-Wert für *Scilla xanthandra* muß nochmals überprüft werden. Es stellte sich nachträglich heraus, daß nicht *S. xanthandra* sondern *S. nivalis* untersucht worden war. Da noch kein richtiger DNA-Wert vorliegt, wurde *S. xanthandra* nicht ins Kladogramm einbezogen.

SCILLA MESSENIACA

Wie SPETA (1974 a) ausgeführt hat, wurde *S. messeniaca* schon mit den verschiedensten Gruppen der Gattung *Scilla* in systematische Verbindung gebracht. Auf Grund der Chromosomenzahl ($x = 9$), der Chromosomengröße und des Blüten- und des Samenbaues ist jedoch *S. messeniaca* nur mit der *S. bifolia*-Gruppe in engere Beziehung zu bringen. Es dürften jedoch auch zur *S. siberica*-Gruppe Affinitäten bestehen (habituelle Ähnlichkeit zu *S. bithynica*; semitereter Scapus). Das Elaiosom von *S. messeniaca* entsteht aus dem dem Exostom angrenzenden Raphenteil (SPETA 1971, 1972) und repräsentiert damit einen Typ, der in dieser Detailausprägung weder bei der *S. bifolia*-Gruppe noch bei der *S. siberica*-Gruppe vorkommt.

Der Grundaufbau der Samenanlage entspricht dem der *S. bifolia*- und *S. siberica*-Gruppe. Das äußere Integument ist 4-, selten 3-schichtig. Der Embryosack entwickelt sich nach dem *Polygonum*-Typ. Er unterscheidet sich damit von der Embryosackentwicklung in der *S. siberica*-Gruppe, gleicht aber der Embryosackentwicklung bei den primitiven Gliedern der *S. bifolia*-Gruppe. Wie bei dieser werden die Antipoden hochendopolyloid (siehe auch SPETA 1976 a, Fußnote S. 64).

Der Karyotyp ist sehr heterochromatinarm, ist jedoch trotz gleicher Chromosomenzahl ($x = 9$) nicht kongruent mit dem Basiskaryotyp der *S. bifolia*-Gruppe. Die DNA-Menge $1 C_x = 10,7$ pg liegt nur knapp über den höchsten DNA-Werten in der *S. bifolia*-Gruppe ($1 C_x = 9,4$ pg). Die niedrigsten Werte in der *S. siberica*-Gruppe ($x = 6$) liegen demgegenüber bei ca. $1 C_x = 21,6$ pg.

Die chromosomalen wie auch die embryologischen Merkmale (monospore Embryosackentwicklung) sprechen insgesamt eher für eine nähere Verwandtschaft zur *S. bifolia*-Gruppe als zur *S. siberica*-Gruppe. Die chromatographische Untersuchung phenolischer Verbindungen führte zur selben Schlußfolgerung (HARMER 1980).

Wie bereits im vorhergehenden Kapitel ausgeführt ist, ist wegen der gelben Samenfarbe, des monosporen Embryosacks, der niedrigen Zahl der Samenanlagen (2 SA/Fach), wegen der Zahl der Blätter (oftmals mehr als 2) und des DNA-Gehalts *S. kladnii* in der *S. bifolia*-Gruppe wohl diejenige Art, die *S. messeniaca* am nächsten steht und die meisten Primitivmerkmale aufweist. Eine gemeinsame Wurzel beider Arten ist anzunehmen.

Soweit die ersten Teilungsschritte des Proembryos untersucht wurden, entwickelt sich dieser nach dem Asterad-Typ, *Muscari*-Variation (JOHANSEN 1950).

Die Endospermentwicklung folgt dem helobialen Typus. Dies ist ein wichtiger typologischer Unterschied zur nukleären Endospermentwicklung in der *S. bifolia*-Gruppe und bei *S. siberica*, *S. amoena* und *S. ingridae*. Nur *S. mischtschenkoana* und die eigenständige Gattung *Puschkinia* weisen ebenfalls ein helobiales Endosperm auf. Eine endgültige Beurteilung über den Status dieses Merkmals — ursprünglich oder abgeleitet — ist wohl erst möglich, wenn eine umfassende Untersuchung der *S. siberica*-Gruppe und weiterer Verwandtschaftsgruppen (*S. hohenackeri*-Gruppe, *S. persica* etc.) vorliegt. Zur Zeit ist nicht restlos klar, welcher Endosperm-Typ bei den gemeinsamen Eltern der *S. bifolia*-Gruppe, der *S. siberica*-Gruppe und *S. messeniaca* vorhanden war. Im allgemeinen wird für die Liliifloren (Monocotylen) angenommen, daß das helobiale Endosperm ursprünglich ist (WUNDERLICH 1959). In allen nahestehenden Gattungen — mit Ausnahme von *Hyacinthus* — wurde helobiales, aber nie nukleäres Endosperm gefunden, was wohl auch als Argument dafür gewertet werden kann, daß das helobiale Endosperm innerhalb der *Scilleae* ursprünglich ist (siehe auch Kapitel: "Zum Merkmalstatus der Embryosack- und Endospermtypen").

Die embryologische Untersuchung zeigt also zusätzlich zu den morphologischen und cytologischen, daß starke Affinitäten zur *Scilla bifolia*-Gruppe bestehen (Embryosack-Typ!), sie deutet aber auch darauf hin, daß bei *S. messeniaca* durchaus eigenständige Charaktere vorhanden sind (Endosperm-Typ! Ontogenetische Herkunft des Elaiosoms!), die für die Aufrechterhaltung einer monotypischen Gruppe sprechen.

Die wichtigsten Merkmale der *Scilla messeniaca* sind in Tabelle 11 angeführt. Ein Kladogramm, das die Verwandtschaftsverhältnisse zur *S. bifolia*- und *S. siberica*-Gruppe aufzeigt, ist in Abb. 44 dargestellt.

SCILLA SIBERICA-GRUPPE

Die *S. siberica*-Gruppe umfaßt derzeit 20 Arten. Diese werden, wie bereits in der Einleitung ausführlich dargelegt, von SPETA (GREILHUBER & SPETA 1978, SPETA 1980) in 5 Untergruppen gegliedert, wobei die ontogenetische Herkunft des Elaiosoms und die Samenfarbe als Einteilungskriterien herangezogen werden (Tabelle 2). Embryologisch untersucht wurden von mir 4 Arten aus 3 Untergruppen:

- S. siberica*-Ug.: *S. siberica*
S. amoena-Ug.: *S. amoena*, *S. ingridae*
S. mischtschenkoana-Ug.: *S. mischtschenkoana*

Der Grundaufbau der Samenanlagen gleicht im wesentlichen dem der *S. bifolia*-Gruppe. Die Samenanlage ist anatrop, bitegmisch und crassinucellat; das primäre Archosporium ist einzellig und subepidermal; es wird eine einzige Embryosackmutterzelle angelegt; 2 — 4 Deckzellenschichten mit 1 — 4 Zellen pro Schicht entwickeln sich aus einer parietalen Zelle; das innere Integument ist 2-schichtig, das äußere ist in der Regel 3-schichtig. In der Anzahl der Schichten des äußeren Integuments besteht also ein Unterschied zur *S. bifolia*-Gruppe.

Bei allen 4 untersuchten Arten entwickelt sich der Embryosack nach dem *Allium*-Typ (was auch TÖREN 1968 bei *S. amoena* fand); er ist also bispor, wobei bekanntlich in der 2. meiotischen Teilung die Zellwandbildung unterbleibt und sich die chalazale Dyadenzelle zu einem 8-kernigen Embryosack weiterentwickelt. Die Polkerne fusionieren vor der Befruchtung, die Antipoden werden nie polyploid und degenerieren bald nach der Befruchtung.*

Der bispore Embryosack, der gegenüber dem monosporen als abgeleitet gilt (siehe Kapitel "Zum Merkmalsstatus der Embryosack- und Endospermtypen"), unterscheidet embryologisch zumindest diese 4 untersuchten Arten der *S. siberica*-Gruppe von der *S. bifolia*-Gruppe und *S. messeniaca*. Da die Polkerne fusionieren und die doppelte Befruchtung obligat ist (auch GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA stellten dies bei *S. siberica* fest), ist das Endosperm triploid (LA COUR & RUTISHAUSER 1954: *S. siberica*). Auch in dieser Gruppe verschmelzen bei der Befruchtung der sekundäre Embryosackkern und der 2. Spermakern im Interphasezustand (Abb. 40 a, praemitotischer Befruchtungstyp; siehe auch GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA).

Innerhalb der *S. siberica*-Gruppe wurden 2 Typen der Endospermentwicklung aufgefunden. Während *S. siberica* (siehe auch STENAR 1950), *S. amoena* und *S. ingridae* ein nukleäres Endosperm besitzen, weist *S. mischtschenkoana* ein helobiales auf. Auf Grund dieses Merkmals wäre also zu schließen, daß *S. siberica*, *S. amoena* und *S. ingridae* untereinander näher verwandt sind und *S. mischtschenkoana* isoliert steht. Ob sich diese Schlußfolgerung durch andere Merkmale erhärten läßt, soll durch Zusammenstellung derselben mit den embryologischen in Tabelle 10 überprüft und im folgenden besprochen werden.

* RACIBORSKI (1893) und HASITSCHKA-JENSCHKE (1962) geben für *Scilla siberica* 3 besonders große bzw. hochendopolyploide Antipodenkerne an, was meinen Befunden und den Befunden von GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA (1958) widerspricht. Welche Art hier wirklich untersucht wurde, läßt sich nicht mehr ermitteln.

Scilla siberica - Gruppe

	S. amoena-Untergruppe S. amoena S. ingridae	S. siberica-Untergruppe S. siberica	S. mischtschenkoana-Ug. S. mischtschenkoana
Samenfarbe	gelb — hellbraun		schwarz
Elaiosom	stark reduziert	aus dem Exostom und dem angrenzenden Raphenteil	aus der ganzen Raphe
Endosperm	nukleär		helobial
SAT-Chromosomen	1		2
Genomgröße	1 C _x = 23,8 pg	1 C _x = 31,7 pg	1 C _x = 21,6 pg
Giemsa-C-Bandmuster	kompakte Heterochromatinblöcke (interkalar + terminal + centromerisch)		C-Band-Clusters (interkalar + subterminal + centromerisch)
	komplex	einfach	
Heterochromatin	hauptsächlich GC-reich		hauptsächlich nicht GC-reich

Tabelle 10: Zusammenstellung der wichtigsten Merkmale der 4 untersuchten Arten der *S. siberica*-Gruppe (Morphologische und karyologische Daten nach GREILHUBER & SPETA 1978, GREILHUBER, DEUMLING & SPETA 1981, SPETA 1980)

Aus den Besonderheiten von *S. mischtschenkoana* läßt sich ableiten, daß sie einen bereits früh abgegliederten Seitenzweig innerhalb der *S. siberica*-Gruppe darstellt, während *S. siberica*, *S. amoena* und *S. ingridae* durch mehrere Merkmale (Karyotypstruktur, große Mengen GC-reichen Heterochromatins, gelbe Samenfarbe, nukleäres Endosperm) verbunden erscheinen. Die sehr enge Verwandtschaft von *S. amoena* und *S. ingridae* ist dabei offenkundig (stark reduziertes Elaiosom, kompliziertes Bändermuster, praktisch gleicher DNA-Gehalt). *S. siberica* besitzt ein Elaiosom, das aus dem Exostom und dem dem Exostom angrenzenden Raphenteil hervorgeht, und ein einfacheres C-Bändermuster. Beide Merkmalsausprägungen stellen wohl eher den ursprünglicheren Zustand dar. Die chromatographische Analyse von Phenolverbindungen zeigte interessanterweise Verbindungen von *S. ingridae* mit *S. mischtschenkoana* auf (HARMER 1980), was in Anbetracht aller anderen Unterschiede als gemeinsames Primitivmerkmal gedeutet werden kann.

Auf Grund der vorliegenden Daten kann noch kein Gesamtbild der Evolution dieser Gruppe gegeben werden, es ist jedoch abzusehen, daß das Merkmal Endospermtyp für die Aufklärung der phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb dieser Gruppe von Bedeutung sein wird. Ob innerhalb der *S. siberica*-Gruppe das helobiale Endosperm primitiv oder abgeleitet ist, muß vorderhand noch dahingestellt bleiben. Es sei nochmals erwähnt (vgl. Kapitel: "Zum Merkmalsstatus der Embryosack- und Endospermtypen"), daß ich innerhalb der Liliifloren das helobiale Endosperm eher als das ursprüngliche auffasse. Wenn innerhalb des untersuchten Verwandtschaftskreises das Auftreten eines helobialen Endosperms ebenfalls ein ursprüngliches Merkmal ist, muß angenommen werden, daß sich der nukleäre Typ zweimal unabhängig herausgebildet hat: das erste Mal in der *S. siberica*-Gruppe, das zweite Mal bei der Abgliederung des *S. bifolia*-Zweiges aus den gemeinsamen Vorfahren der *S. messeniaca* und der *S. bifolia*-Gruppe.

Die *Scilla siberica*-Gruppe ist insbesondere durch karyologische Merkmale ($x = 6$; wesentlich höhere DNA-Werte) aber auch durch eine papillöse Testa von *S. messeniaca* und der *S. bifolia*-Gruppe abgesetzt. Der bispore Embryosack, vorausgesetzt, daß er ein gruppenspezifisches Merkmal darstellt, unterstreicht diese Eigenständigkeit. Dieses Merkmal wird für die Aufklärung der Zusammenhänge der *S. siberica*-Gruppe mit weiteren Gruppen der Gattung *Scilla* (*S. persica*, *S. hohenackeri*-Gruppe etc.) wesentlich sein.

Ein Überblick über die wesentlichsten Differentialmerkmale ist in Tabelle 10 und 11 zu finden. Im Kladogramm (Abb. 44) sind die Verwandtschaftsbeziehungen zur *S. bifolia*-Gruppe und zur *S. messeniaca* dargelegt.

PUSCHKINIA SCILLOIDES

Puschkinia scilloides, eine monotypische Gattung, wurde wegen des verwachsenen Perigons und der Zweiblättrigkeit gelegentlich in Verbindung mit *Chionodoxa* BOISS. gebracht (BOISSIER 1844, BURTT 1949, GARBARI 1972 u.a.). Hauptsächlich aus diesem Grunde wurde sie vergleichend in die vorliegende Untersuchung miteinbezogen. *Puschkinia scilloides* hebt sich aber durch gewichtige, eigenständige Merkmale von diesem Verwandtschaftskreis ab: gänzlich anders ausgebildete Filamente (Nebenkorolle), basale Ecken am Fruchtknoten, gelbe Samen, eine endopolyploide äußere Epidermis des äußeren Integuments (Abb. 42 I), die hier die Funktion eines Elaiosoms besitzt (BRESINSKY 1963, SPETA 1971, 1972, 1976 a).

Die Basiszahl der Chromosomen ist $x = 5$ ($2n = 10$); diese Basiszahl kommt sonst nur bei der *S. hohenackeri*-Gruppe vor, wo aber die Karyotypen anders strukturiert sind (siehe GREILHUBER & SPETA 1976; GREILHUBER 1977).

Die Entwicklung der jungen Samenanlage sowie die ersten Teilungsschritte des Embryos verlaufen wie bei den hier untersuchten *Scilla*-Arten. Das äußere Integument ist meist vier-schichtig, gelegentlich nur 3-schichtig. Der Embryosack entwickelt sich nach dem Normaltypus. Die Kerne der 3 Antipoden werden nur mäßig endopolyploid, erreichen also nicht die Größe der Antipodenkerne in der *S. bifolia*-Gruppe (siehe auch WUNDERLICH 1937, SPETA 1971, 1972). Das Endosperm ist helobial, wie bereits WUNDERLICH (1937) festgestellt hat. Beide Endospermkammern sind mindestens bis zum Stadium $\frac{128}{64}$ nukleär (Abb. 42 k).

Puschkinia unterscheidet sich im Embryosack-Typ von der *Scilla siberica*-Gruppe und im Endospermtyp jedenfalls von der *Scilla bifolia*-Gruppe. Der monospore Embryosack und das helobiale Endosperm lassen sich zwanglos als konservierte ursprüngliche Merkmale interpretieren (siehe Kapitel: "Zum Merkmalsstatus der Embryosack- und Endospermtypen"), wobei zu folgern wäre, daß sich *Puschkinia scilloides* noch vor der Aufspaltung in den *S. siberica*- und den *S. bifolia*-Gruppe — *S. messeniaca*-Ast als eigenständige Entwicklungslinie separiert hat.

Eine Aufstellung der wichtigsten Merkmale ist in Tabelle 11 zu sehen.

ZUM MERKMALSSTATUS DER EMBRYOSACK- UND ENDOSPERMTYPEN

Für die Interpretation der Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Arten war es vorerst erforderlich, die unterschiedlichen Embryosack- und Endosperm-Typen hinsichtlich ihres Merkmalsstatus zu bewerten: Welche Typen können als ursprünglich, welche als abgeleitet angesehen werden?

Embryosack

Der monospore Embryosack nach dem Normaltyp tritt bei mindestens 80 % aller Angiospermen auf und zwar sowohl in primitiven als auch in abgeleiteten Gruppen (SCHNARF 1929). Da kein anderer Embryosacktyp eine ähnlich geartete Verbreitung zeigt, darf angenommen werden, daß der Normaltyp den ursprünglichen Status darstellt. Außerdem legt die Entwicklung des männlichen Gametophyten der Angiospermen ausschließlich aus einwertigen Sporen (mit Ausnahme bei den *Cyperaceae*) nahe, daß auch auf der weiblichen Seite die Gametophytenentwicklung aus einer einwertigen Spore den ursprünglichen Typus repräsentiert. Allerdings kann nicht von vornherein erwartet werden, daß dieser ursprüngliche Status des weiblichen Gametophyten an der Wurzel der Angiospermen noch vorhanden gewesen sein muß. Da aber die primitiven Vertreter der Angiospermen ebenso wie viele abgeleitete Gruppen monospore Embryosäcke nach dem Normaltyp besitzen, dürfte das obige Argument auch bei den Angiospermen zum Tragen kommen.

Gruppe	<i>Puschkinia scilloides</i>	<i>Scilla siberica</i> -Gruppe			<i>Scilla messeniaca</i>	<i>Scilla bifolia</i> -Gruppe																						
	Untergruppe	<i>S. siberica</i> -Ug.	<i>S. amoena</i> -Ug.			<i>S. mischtschenkoana</i> -Ug.	<i>S. vindobonensis</i> -Ug.				<i>S. bifolia</i> -Ug.				<i>S. nivalis</i> -Ug.				<i>S. luciflae</i> -Ug. (= <i>Chionodoxa</i> BOISS.)									
Species	<i>P. scilloides</i>	<i>S. siberica</i>	<i>S. amoena</i>	<i>S. ingridae</i>	<i>S. mischtschenkoana</i>	<i>S. messeniaca</i>	<i>S. kladrnii</i>	<i>S. taurica</i>	<i>S. vindobonensis</i>	<i>S. voethorum</i>	<i>S. ressii</i>	<i>S. decilua</i>	<i>S. bulgarica</i> *)	<i>S. bifolia</i>	<i>S. drumensis</i>	<i>S. buekkensis</i>	<i>S. laxa</i>	<i>S. pneumonanthe</i>	<i>S. longistylosa</i>	<i>S. xanthandra</i>	<i>S. nivalis</i>	<i>S. sardensis</i>	<i>S. siehei</i>	<i>S. luciflae</i>	<i>S. tmoli</i>	<i>S. nana</i>	<i>S. albescens</i>	
Blütenmorphologie	Perigon teilweise verwachsen Nebenkorolle	Perigon frei				Perigon frei	Perigon frei																Perigon teilweise verwachsen breite Filamente					
Samenfarbe	gelb	gelb			schwarz	gelb	gelb				grau	?	braun				schwarz											
Testastruktur	glatt	papillös				glatt	glatt																					
äußeres Integument	4-schichtig	3-schichtig				4-schichtig	4-schichtig																					
ontogenetische Herkunft des Elaiosoms	aus der äußeren Epidermis des äußeren Integuments	aus dem Exostom und dem angrenzenden Raphenteil		reduziert	aus der ganzen Raphe	aus dem dem Exostom angrenzenden Raphenteil		aus dem Exostom																				
Anzahl der Samenanlagen pro Fach ca.	6—8	6—12	5—10		3—7	(1)2	2	6	6	4	9	6	7	4—9				4—8				4—8	3-10	8-11	4	3		
Embryosacktyp	I	II	II	II	II	I	I	IV	IV	IV	IV	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	IV	IV	IV	IV	
Endospermtyp	Helobial	Nukleär			Helobial	Helobial	Nukleär																					
Chromosomenbasizahl	x = 5	x = 6				x = 9	x = 9																					
Polyploidiegrad	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	4x	4x	4x	6x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x	2x
DNA-Gehalt (pg, 1 C _x -Wert)	6,8	31,7	23,5	23,8	21,6	10,7	8,6	7,2	9,4	9,1	7,6	7,1	5,3	5,7	5,9	6	5,3	5,3	5,3	—	4,2	4,2	4,5	4,3	4,7	4,3	3,8	
Heterochromatinreicher Karyotyp		+++	++	+++	+				+	++	+++														++			

Tabelle 11: Zusammenstellung der wesentlichsten Differentialmerkmale der *S. bifolia*-Gruppe, *S. messeniaca*, *S. siberica*-Gruppe und *Puschkinia scilloides*. I = monospore Embryosackentwicklung; II = bispore Embryosackentwicklung; IV = tetraspore Embryosackentwicklung; *) Species incertae sedis; — nicht untersucht. (Morphologische und karyologische Daten nach SPETA 1971, 1972, 1974 b, 1976 a, b, c, e, 1980; GREILHUBER 1977, 1978, 1979, GREILHUBER & SPETA 1977, 1978, GREILHUBER, DEUMLING & SPETA 1981).

Da in der Evolution der höheren Pflanzen die vegetative Entfaltung des weiblichen Gametophyten schrittweise reduziert wurde, ist anzunehmen, daß auch bei den Angiospermen abgekürzte Typen der Embryosackentwicklung den abgeleiteten Zustand repräsentieren (SCHNARF 1929). Zweifelsohne kann man im Ausbleiben von Zellwandbildungen sowie der Verminderung von Embryosackmitosen Reduktionserscheinungen im Dienste einer gesteigerten Entwicklungsökonomie erblicken. Der Normaltyp ist der einzige Embryosack-Typ, bei dem 1. nach jeder meiotischen Teilung Zellwände gebildet werden und 2. die Höchstzahl von 3 Embryosack-Mitosen durchgeführt wird. Demgegenüber zeichnet sich bei *Scilla* der neben dem Normaltyp vorkommende *Allium*- und *Drusa* I-Typ durch teilweises bzw. völliges Ausbleiben der meiotischen Zellwandbildungen sowie durch die auf 2 reduzierte Anzahl der Embryosack-Mitosen aus. Diese beiden Typen sind daher auch aus diesem Grunde als abgeleitet zu betrachten (siehe auch FAGERLIND 1944).

Hinweise über den ursprünglichen Embryosack-Typ ergeben sich auch durch den Vergleich der von mir analysierten Verwandtschaftsgruppen mit nahestehenden Gruppen innerhalb der *Scilloideae* (= *Hyacinthaceae*). Leider gibt es über diese noch wenige Untersuchungen. Soweit die Befunde verifizierbar sind, kommen durchwegs monospore Embryosäcke vor (BUCHNER 1948, TELLINI-BATTAGLIA 1972, WUNDERLICH 1937, SCHNARF 1931, GOVINDAPPA & SHERIFF 1951; siehe auch Kapitel: "Historischer Überblick"). Nur bei *Ornithogalum pyrenaicum* wurde eine Embryosackentwicklung nach dem *Allium*-Typ festgestellt (GUIGNARD 1882). Eine weitere Ausnahme ist die Gattung *Hyacinthoides* mit dem *Hyacinthoides*-Typ, der auf diese Gattung beschränkt sein dürfte und auch aus diesem Grunde als abgeleitet zu betrachten ist.

Endosperm

Bei den Monokotyledonen kommt — abgesehen von den *Arales* (und vielleicht auch isolierten Arten der *Thismiaceae*), die durch ein zelluläres Endosperm charakterisiert sind — nur helobiales und nukleäres Endosperm vor (WUNDERLICH 1959, DAHLGREN 1975). WUNDERLICH (1959) zeigt auf, daß in engeren sowie in weiteren Verwandtschaftskreisen der Monokotyledonen, in denen beide Endospermtypen vorkommen, die Vertreter mit helobialem Endosperm ursprünglicher sind als diejenigen mit nukleärem Endosperm. In den meisten Fällen sind primitiv-strukturierte Samenanlagen (crassinucellat, Deckzelle, 2 Integumente) mit Embryosackentwicklung nach dem Normaltyp und mit helobialem Endosperm verknüpft. Liegen andererseits Reduktionserscheinungen im Bereich der Samenanlage und Embryosackentwicklung (Verlust der Deckzelle, bi- oder tetraspore Embryosäcke) vor, so sind diese häufig mit nukleärer Endospermentwicklung korreliert. Diese Zusammenhänge lassen die Autorin schließen, daß bei den Monokotyledonen das helobiale Endosperm als ursprünglich und das nukleäre als abgeleitet aufzufassen ist (siehe auch SCHNARF 1929).

Entsprechende Verhältnisse dürften auch innerhalb der *Scilleae* (ENGLER 1888; = *Scilloideae* KRAUSE 1930; = *Hyacinthaceae* HUBER 1969, SCHULZE 1980) vorliegen (siehe auch BUCHNER 1948). Bei den mit *Scilla* nah verwandten Gattungen — *Ornithogalum* (SCHNARF 1928, 1931), *Muscari* (WUNDERLICH 1937), *Puschkinia* (WUNDERLICH 1937), *Urginea* (GOVINDAPPA 1956, GOVINDAPPA & SHERIFF 1951), *Galtonia* (SCHNIEWINDTHIES 1901, STENAR 1950) — kommt das helobiale Endosperm zusammen mit einer Embryosackentwicklung nach dem Normaltyp vor.

In der Gattung *Scilla* findet sich helobiales Endosperm gekoppelt mit monosporer Embryosackentwicklung nach dem Normaltyp bis jetzt nur bei *Scilla messeniaca* und *Scilla litardierei* BREISTR. = *S. pratensis* KITAIBEL in WALDST. & KIT. (eigene Beobachtung). Unter den von mir untersuchten *Scilla*-Arten kommt sonst nur bei *S. mischtschenkoana* (*S. siberica*-Gruppe) ein helobiales Endosperm vor, allerdings kombiniert mit dem *Allium*-Typ der Embryosackentwicklung. Alle übrigen Arten weisen ein nukleäres Endosperm gekoppelt mit einer Embryosackentwicklung nach dem Normal- und *Drusa* I-Typ (*S. bifolia*-Gruppe) bzw. nach dem *Allium*-Typ (*S. siberica*-Gruppe) auf.

Die primitive Merkmalskombination — Normaltyp, helobiales Endosperm bzw. auch das helobiale Endosperm für sich — ist also bei den untersuchten *Scilla*-Arten selten. Andererseits ergibt sich unter Heranziehung morphologischer und karyologischer Merkmale widerspruchsfrei, daß die erwähnten embryologischen Merkmale, obwohl sie nicht den häufigen Zustand präsentieren, als ursprünglich einzustufen sind (siehe Kladogramme Abb. 43, 44).

Im Hinblick auf die funktionelle Bedeutung des phylogenetischen Wechsels zum nukleären Endosperm wäre, wie bei den abgeleiteten Embryosack-Typen, an eine Reduktion zugunsten einer gesteigerten Entwicklungsökonomie zu denken.

PHYLOGENETISCHE BEZIEHUNGEN DER UNTERSUCHTEN ARTEN

Für die bessere Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb und zwischen den untersuchten Gruppen wurden zwei Kladogramme aufgestellt (Abb. 43 und 44), wie sie aus den bis jetzt verfügbaren Merkmalen konstruiert werden können. Es wurde das von HENNIG (1956, 1965, 1966) dargelegte Verfahren angewendet. Wesentlich dabei ist, daß für eine Reihe von Merkmalskategorien konkrete Vorstellungen über den ursprünglichen oder abgeleiteten Zustand existieren. Die entsprechenden Merkmale sind in Tabelle 13 und 14 aufgelistet. Die betreffenden Argumente für die Einstufung der Merkmale als ursprünglich bzw. abgeleitet finden sich in den Kapiteln "Diskussion" und "Zum Merkmalsstatus der Embryosack- und Endospermtypen".

In der *Scilla bifolia*-Gruppe (Abb. 43) läßt sich auf Grund der Korrelation mit morphologischen und karyologischen Merkmalen zeigen, daß bei den beiden Untergruppen mit mono- und tetrasporen Embryosäcken, der *S. vindobonensis*- und *S. luciliae*-Ug., sich die jeweiligen Merkmalskomplexe stark voneinander unterscheiden, sodaß auszuschließen ist, daß alle 8 Arten mit tetrasporem Embryosack in einem direkten phylogenetischen Zusammenhang stehen. Folglich ist der tetraspore Embryosack innerhalb der *S. bifolia*-Gruppe als Konvergenzentwicklung zumindest zweimal unabhängig entstanden, einmal in der *S. vindobonensis*-Ug., einmal in der *S. luciliae*-Ug. In jeder dieser 2 Untergruppen ist die-

Merkmal	Merkmalsstatus	
	ursprünglich	abgeleitet
1 Samenfarbe	gelb	braun ' grau " schwarz
2 Embryosacktyp	monospor (I)	1, 2 tetraspor (IV)
3 Euchromatin-Menge	8,2 pg	geringer I—IV progressiv reduzierte V—VI Mengen
4 Heterochromatin-Menge	ca. 4 % d. Genoms	Zunahme '—"' Zunahme
5 Polyploidiegrad	2 x	1,2,4 x ' 4 x, 6 x " 6 x
6 Perigon	fast frei	teilw. verwachsen
7 Blütengröße	relativ klein	größer ' kleiner
8 weißes Auge	nicht vorhanden	vorhanden
9 Griffel	1 — 3,5 mm	4,5 — 6 mm
10 Blütenfarbe	blau	weißlich

Tabelle 13: Ursprüngliche und abgeleitete Merkmale der *Scilla bifolia*-Gruppe (Kladogramm siehe Abb. 43).

Die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen der *S. bifolia*-Gruppe, *S. messeniaca* und der *S. siberica*-Gruppe werden im Kladogramm (Abb. 44) dargestellt.

Die *S. bifolia*-Gruppe und *S. messeniaca* haben an wesentlichen Merkmalen gemeinsam: gelbe Samen, monosporer Embryosack, Chromosomengrundzahl $x = 9$, ähnliche Genomgröße und glatte Testa. Allerdings ist die Endospermentwicklung und die ontogenetische Herkunft des Elaiosoms verschieden. Beide Gruppen können als gemeinsamer phylogenetischer Ast betrachtet werden und dürften aus einer gemeinsamen Stammform mit helobialem Endosperm hervorgegangen sein, wobei die *S. bifolia*-Gruppe durch den Neuerwerb eines nukleären Endosperms ausgezeichnet ist.

Die *S. siberica*-Gruppe zeigt sich in ihrem Merkmalskomplex trotz Ähnlichkeiten mit der *S. bifolia*-Gruppe und *S. messeniaca* im Samen- und Blütenbau gut abgegrenzt: bispore Embryosack (so weit bis jetzt untersucht), Chromosomengrundzahl $x = 6$, bedeutend höhere DNA-Werte und papillöse Testa. In der *S. siberica*-Gruppe dürfte das helobiale Endosperm ebenfalls ein ursprüngliches und das nukleäre ein abgeleitetes Merkmal sein. Der Zweig mit nukleärem Endosperm erweist sich auch in der Samenfarbe und der Karyotypstruktur (GREILHUBER & SPETA 1978; GREILHUBER, DEUMLING & SPETA 1981) als monophyletische Gruppe.

Es liegen also 2 große phylogenetische Linien vor, die eine charakterisiert durch einen primär monosporen Embryosack und eine Chromosomengrundzahl $x = 9$, die andere charakterisiert durch einen bisporen Embryosack und $x = 6$. Von einer gemeinsamen Ausgangsform mit monosporem Embryosack und helobialem Endosperm dürfte zunächst eine phylogenetische Trennung zwischen einer monosporen (*S. messeniaca* — *S. bifolia*-Gruppe) und bisporen Linie (*S. siberica*-Gruppe) erfolgt sein, worauf in jeder dieser Linien ein Ast mit nukleärem Endosperm abzweigte. Das nukleäre Endosperm ist somit eher als Konvergenzentwicklung zu betrachten.

Puschkinia scilloides weist embryologisch Primitivmerkmale (monospor, helobiales Endosperm) auf und kann derzeit mit keiner der diskutierten Gruppen in engere Verbindung gebracht werden.

Merkmal	Merkmalsstatus		
	ursprünglich	abgeleitet	unsicher
1 Samenfarbe	gelb	schwarz	
2 Embryosacktyp	monospor (I)	bispor (II)	
3 Endospermtyp	helobial	1,2 nukleär	
4 Chromosomenbasiszahl			$x = 6, x = 9$
5 Euchromatin-Menge			hoch (E +), niedrig (E —)
6 Euchromatin-Menge	10,5 pg	8,2 pg	
7 Elaiosom	vorhanden	reduziert	

Tabelle 14: Ursprüngliche und abgeleitete sowie in ihrem Status unsichere Merkmale, die im Kladogramm des Verwandtschaftskreises *Scilla bifolia*-Gruppe — *Scilla messeniaca* — *Scilla siberica*-Gruppe (Abb. 44) berücksichtigt werden.

KLADOGRAMM

S. messeniaca

S. bifolia-Gr.

S. siberica-Gr.

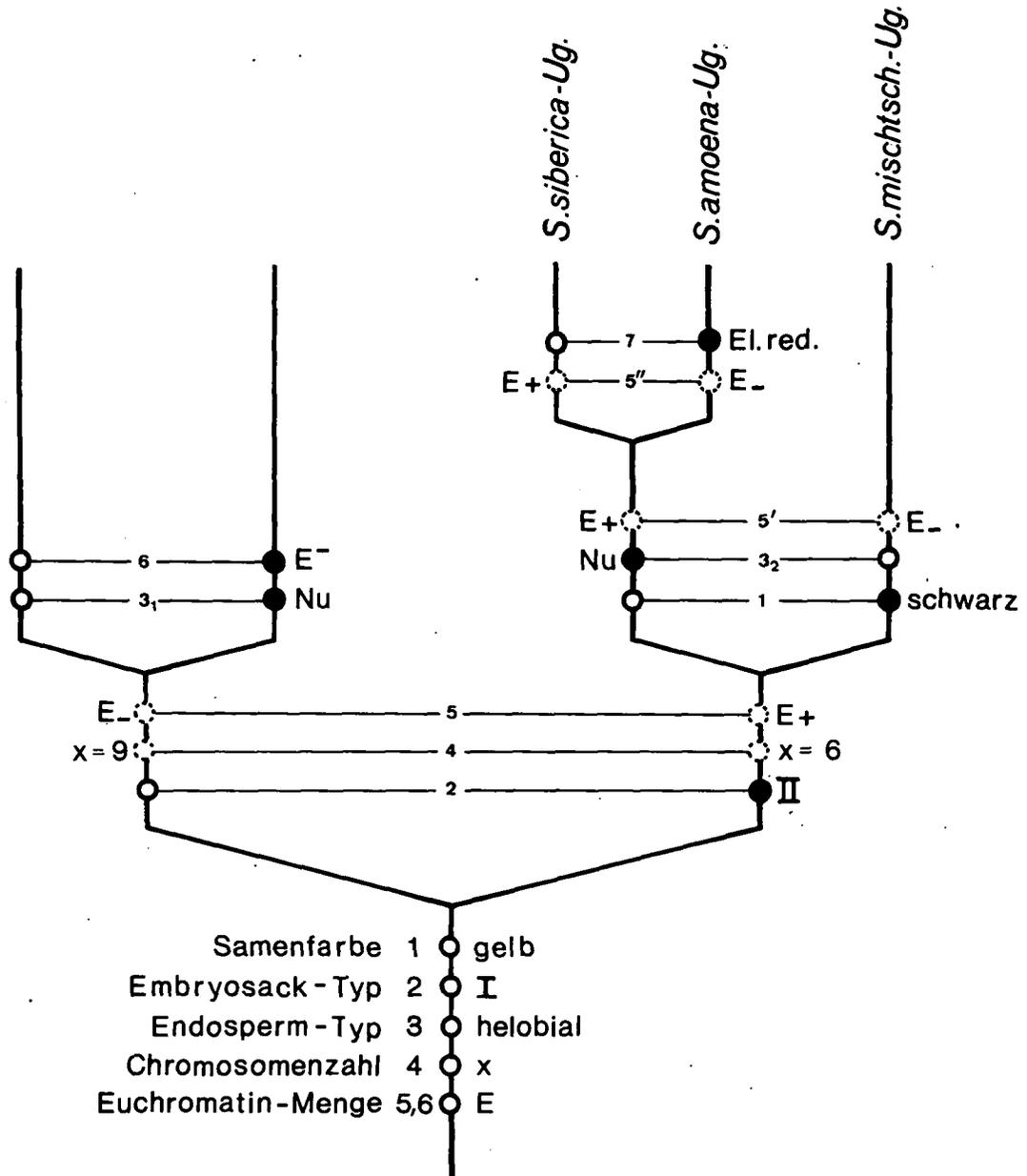


Abb. 44: Phylogenetische Beziehungen von *Scilla messeniaca*, von der *Scilla bifolia*-Gruppe und der *Scilla siberica*-Gruppe auf Grund morphologischer (SPETA 1980), karyologischer (SPETA 1971, GREILHUBER 1979, GREILHUBER et al. 1981) und embryologischer Merkmale (siehe Tabelle 14). o = ursprünglich; • = abgeleitet; o = unsicher.

V. HISTORISCHER ÜBERBLICK

ANMERKUNGEN ZUM "SCILLA-TYP" DER EMBRYOSACKENTWICKLUNG

Da der sogenannte "Scilla-Typ" an Arten der Gattung *Hyacinthoides* beschrieben wurde und in seinem eingeschränkteren Sinn (BATTAGLIA 1958 a) nur bei dieser Gattung vorkommt, müssen einige Bemerkungen zur Nomenklatur dieser Gattung vorausgeschickt werden.

Priorität für die betreffende Gattung besitzt der Name *Hyacinthoides* MEDICUS (1791). Spätere Synonyme sind *Endymion* DUMORTIER (1827) und *Agraphis* LINK (1829). BAKER (1873) gliederte die Gattung in *Scilla* ein, woraus sich der Ausdruck "Scilla-Typ" erklärt. CHOUARD (1931, 1934) erhob *Endymion* wieder in den früheren Rang der Gattung, wobei er jedoch das jüngere Synonym verwendete. Die Priorität von *Hyacinthoides* wurde von HEYWOOD (1980, Seite 43) aufgeklärt.*

Die Untersuchungen von VESQUE (1879) an *Agraphis nutans*, von TREUB & MELLINK (1880) an *A. patula* und von GUIGNARD (1882) an *A. nutans* und *A. campanulata* ergaben folgende Embryosackentwicklung: Nach der Meiose entstehen aus der Embryosackmutterzelle zwei 2-kernige Dyadenzellen. Aus der mikropylaren Dyadenzelle entwickelt sich der 8-kernige, reife Embryosack, die chalazale Dyadenzelle (die "Antigone") wird 4-kernig, bleibt längere Zeit bestehen und degeneriert später.

Die Beschreibung der Embryosackentwicklung durch VESQUE (1879) muß bereits als im wesentlichen korrekt angesehen werden, wenn er auch in einer vermutlichen Aberration, nämlich einer ephemeren Zellwandbildung in der mikropylaren Dyadenzelle, die er nur in 2 von 100 Fällen beobachten konnte, den Regelfall erblicken wollte. Die bispore Entstehung des 8-kernigen Embryosacks aus der mikropylaren Dyadenzelle sowie die Bildung einer 4-kernigen "anticline" (= Antigone) aus der chalazalen Dyadenzelle wurden richtig erkannt. Es ist daher nicht ganz verständlich, daß in der embryologischen Literatur durchwegs TREUB & MELLINK (1880) als diejenigen genannt werden, die erstmals eine richtige Beschreibung der Embryosackentwicklung von *Hyacinthoides* geliefert haben.

Der betreffende Embryosack-Typ wurde in der Folge als "Scilla-Typ" geführt, da *Endymion* bzw. *Agraphis* emendiert worden waren. Allerdings wurde nicht unterschieden, ob sich der organisierte Embryosack aus der mikropylaren oder chalazalen Dyadenzelle entwickelt.

Darauffolgende Studien von MCKENNEY (1898) an *Scilla hyacinthoides* und *S. campanulata*, von SCHNIEWIND-THIES (1901) an *S. siberica* und von HOARE (1933/34) an *S. non-scripta* zeigten, daß die weibliche Gametophytenentwicklung ebenfalls dem "Scilla-Typ" folgte und zwar in der von VESQUE, TREUB & MELLINK und GUIGNARD beschriebenen Ausprägung. *Scilla hyacinthoides* und *S. siberica* gehören bekanntlich nicht zur Gattung *Hyacinthoides*; doch dürfte in den erwähnten Studien irrtümlich Material von *Hyacinthoides* verwendet worden sein (BATTAGLIA & FEELEY 1959, BATTAGLIA 1958 b). Der Embryosack von *S. hyacinthoides* s. str. ist monospor nach dem *Polygonum*-Typ (BATTAGLIA unveröffentlicht; in TELLINI-BATTAGLIA & DI CRISTO-MAGGINI 1972), der von *S. siberica* bispore nach dem *Allium*-Typ (Abb. 37a; siehe auch BATTAGLIA unveröffentlicht, in TELLINI-BATTAGLIA & DI CRISTO-MAGGINI 1972).

* *Hyacinthoides non-scripta* = *Endymion non-scriptus*, *Scilla non-scripta*, *Endymion nutans*, *Endymion cernuus*, *Agraphis nutans*;
Hyacinthoides hispanica = *Endymion hispanicus*, *Scilla hispanica*, *Endymion patulus*, *Endymion campanulatus*, *Agraphis patula*, *Agraphis campanulata*, *Scilla campanulata*.

MAHESHWARI (1937, 1948) erinnerte an die Untersuchung von STRASBURGER (1879) bei *Allium fistulosum* (Embryosack bispor, chalazale Dyadenzelle wird zum Embryosack) und forderte aus Prioritätsgründen gegenüber der Untersuchung von TREUB & MELLINK (1880) an *Agraphis patula*, den "Scilla-Typ" in Zukunft als "Allium-Typ" zu bezeichnen. Diese Forderung war nicht ganz begründet, da — wie oben gezeigt — bereits VESQUE im selben Jahr eine ausreichend genaue Entwicklung des Embryosacks von *Agraphis nutans* geliefert hatte.

BATTAGLIA (1958 a) schlägt vor, den "Scilla-Typ" zu eliminieren und anstelle dessen 2 Typen, den "Allium-Typ" (chalazale Dyadenzelle bildet Embryosack) und den "Endymion-Typ" (mikropylare Dyadenzelle bildet Embryosack) zu unterscheiden. Der "Endymion-Typ" muß aus nomenklatorischen Gründen jetzt als "Hyacinthoides-Typ" geführt werden. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Typen sind schwerwiegend genug, um die Beibehaltung des "Hyacinthoides-Typs" zu rechtfertigen. Aus diesem Blickwinkel ist der Prioritätenstreit, "Allium-Typ" (STRASBURGER 1879) und "Scilla-Typ" (VESQUE 1879 bzw. TREUB & MELLINK 1880) salomonisch gelöst.

Der "Hyacinthoides-Typ" ist nach den bisherigen Untersuchungen (einschließlich meiner eigenen) auf die Gattung *Hyacinthoides* beschränkt.

Faßt man die Gattung *Scilla* in ihrem weitesten Sinn, so ergaben neuere Untersuchungen — von *Hyacinthoides* abgesehen — zunächst eine monospore Embryosackentwicklung nach dem Normaltyp: bei *Scilla indica* (= *Urginea indica*; GOVINDAPPA & SHERIFF 1951, SULBHA 1954), *Scilla hyacinthina* (= *Ledebouria hyacinthina* ROTH, SULBHA 1954), *S. autumnalis*, *S. obtusifolia* (BATTAGLIA 1958 c), *S. pratensis* (BATTAGLIA & FEELEY 1959) = *S. amythistina* (GOVINDAPPA et al. 1969), *S. madeirensis* (TELLINI-BATTAGLIA & DI CRISTO-MAGGINI 1972) und *S. peruviana* (DUTT & PRAKASA RAO 1975).

Dies veranlaßte BATTAGLIA & FEELEY (1959) folgende "Arbeitshypothese" aufzustellen: Die Gattung *Scilla* ist gekennzeichnet durch eine Embryosackentwicklung nach dem "Polygonum-Typ", die Gattung *Endymion* durch eine nach dem "Endymion-Typ".

Diese "Arbeitshypothese" wird von TELLINI-BATTAGLIA & DI CRISTO-MAGGINI (1972) erweitert, da anschließend bei *Scilla amoena* (TÖREN 1968), *S. siberica* (BATTAGLIA unveröffentlicht; in TELLINI-BATTAGLIA & DI CRISTO-MAGGINI 1972) und fälschlich für *S. bifolia* (GOVINDAPPA et al. 1969) der "Allium-Typ" beschrieben wurde. Da nach meinen eigenen Untersuchungen in der Gattung *Scilla* auch der tetraspore *Drusa* I-Typ vorkommt, erübrigt sich wohl jeder Versuch, die Gattung *Scilla* in ihrer gegenwärtigen Fassung durch den Embryosack-Typ abzugrenzen. Jedenfalls kommt der frühere "Scilla-Typ" bis jetzt bei *Scilla* in der derzeitigen Fassung nicht vor.

BISHERIGE UNTERSUCHUNGEN

SCILLA BIFOLIA-GRUPPE

Scilla bifolia L.

Die allerersten Untersuchungen der Embryosackentwicklung von *Scilla bifolia* stammen von VESQUE (1879). Seine Darstellungen weisen noch Mängel auf, auch ist seine Interpretation zweifelhaft.

Angaben zum Embryosack-Typ finden sich bei GOVINDAPPA et al. (1969). Bei *Scilla bifolia* var. *rosea* soll sich der Embryosack nach dem "Allium-Typ" entwickeln. Das erscheint mir sehr unwahrscheinlich. Wenn eine solche Varietät von mir auch nicht untersucht wurde, ist festzuhalten, daß die Embryosackentwicklung bei keiner einzigen von mir untersuchten Art aus der *S. bifolia*-Gruppe bispör verläuft. Es dürfte ein Bestimmungsfehler vorliegen, da die Autoren für den reifen Embryosack 3 durchaus kleine, in Degeneration begriffene Antipoden abbilden — eine für die *S. bifolia*-Gruppe jedenfalls völlig atypische Ausprägung des Antipodialapparates. Man könnte daher vermuten, daß *S. siberica* untersucht wurde, doch ist dies wohl kaum mehr nachzuprüfen.

HASITSCHKA-JENSCHKE (1962) beschreibt hochendopolyploide Antipodenkerne von *S. bifolia* s.l. (von der Autorin irrtümlich als *S. biflora* bezeichnet; aus dem Bot. Garten der Universität Wien, es handelt sich daher wahrscheinlich um *S. nivalis*). Bereits RACIBORSKI (1893) erwähnt drei besonders große Kerne der Antipodenzellen für *S. bifolia*. Diese Angaben stimmen mit meinen Befunden überein.

Nach SPETA (1971, 1972) "verhält sich die *S. bifolia*-Gruppe hinsichtlich der Antipoden sehr einheitlich: Die untersuchten Arten weisen drei Antipoden auf, deren Kerne hoch endopolyploid werden". Dies trifft gemäß meinen Untersuchungen nur für die monosporen Vertreter der *S. bifolia*-Gruppe zu, nicht aber für die tetrasporen.

NAGL (1976) und FRISCH & NAGL (1979) ermittelten 1024- bzw. 512-C als höchsten Polyploidiegrad der Antipodenkerne von *S. bifolia* (wohl im weiteren Sinne) und *S. decidua*.

WUNDERLICH's Beobachtungen (1937) von kleinen Antipoden bei *Scilla bifolia* standen lange Zeit im Widerspruch zu den diesbezüglichen Befunden von VESQUE (1879), RACIBORSKI (1893) und HASITSCHKA-JENSCHKE (1962). Dieser Widerspruch hat sich nun aufgeklärt. WUNDERLICH hatte die in den Wiener Praterauen gesammelte tetraspore *S. vindobonensis* SPETA, die maximal 11 kleine Antipoden ausbildet, untersucht und nicht die monospore *S. bifolia* s. str., deren drei Antipodenkerne hochendopolyploid werden. Die Abtrennung von *S. vindobonensis* SPETA von *S. bifolia* L. erfolgte auf Grund morphologischer und karyologischer Merkmale erst durch SPETA (1974 b).

SPETA (1971) beschreibt ein triploides Endosperm für die Arten — nach heutiger Nomenklatur — *S. vindobonensis*, *S. bifolia* und *S. nivalis*.

Scilla siehei (STAPF) SPETA

WUNDERLICH (1937) beschreibt ganz außergewöhnlich große und HASITSCHKA-JENSCHKE (1962) hochendopolyploide Antipodenkerne von *Scilla siehei* (STAPF) SPETA (= *Chionodoxa siehei* STAPF), von den Autorinnen als *Chionodoxa lucilliae* geführt, wobei sie der nomenklatorisch falschen Gärtnerusage folgten, siehe SPETA (1976 a). Diese Angaben stimmen mit meinen Befunden überein.

WUNDERLICH (1937) sah bei *Scilla siehei* (STAPF) SPETA "doppelte Embryosäcke im befruchtungsreifen Zustand, und gar nicht so selten". Auch ich konnte bei dieser Art öfters 2 Embryosäcke in unterschiedlichen Entwicklungsstadien beobachten.

Ein triploides Endosperm wurde von SPETA (1971) für *Scilla lucilliae* (BOISS.) SPETA angegeben.

SCILLA MESSENIACA BOISS.

Nach SPETA (1976 a, Fußnote Seite 64) kommen bei *S. messeniaca* — in Übereinstimmung mit meinen Befunden — große endopolyploide Antipodenkerne vor.

SCILLA SIBERICA-GRUPPE

Scilla siberica HAW. in ANDR.

Die Embryosackentwicklung bei *S. siberica* ist nach SCHNIEWIND-THIES (1901) bispör, wobei "die Tochterzellen gleichwertig sind, jede derselben kann sich zum Embryosack ausbilden (Fig. 69 bzw. 70)". In weiterer Folge beschreibt sie jedoch für Embryosäcke im befruchtungsreifen Zustand ausschließlich den "Hyacinthoides-Typ" (organisierter, 8-kerniger, mikropylarer Embryosack; 4-kerniger, chalazaler Embryosack). Dies und auch die angegebene Chromosomengrundzahl $x = 8$ läßt darauf schließen, daß eine *Hyacinthoides* Art untersucht worden ist und nicht *S. siberica* (siehe auch BATTAGLIA & FEELEY 1959).

BATTAGLIA's Beobachtungen (unveröffentlicht; in TELLINI-BATTAGLIA & DI CRISTOMAGGINI 1972) stimmen mit meinen Befunden überein; bei *S. siberica* verläuft die Embryosackentwicklung nach dem *Allium*-Typ (Abb. 37 a).

RACIBORSKI (1893) bezeichnet die 3 Antipodenkerne von *S. siberica* als besonders groß, HASITSCHKA-JENSCHKE (1962) als hochendopolyploid. Bildbelege werden nicht gegeben. *S. siberica* besitzt aber keine polyploiden Antipoden, so daß Bestimmungsfehler angenommen werden können. Meine diesbezüglichen Befunde (Abb. 37) stehen jedoch in Einklang mit den Darstellungen von GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA (1958).

KAPINOS (1980) verglich den Embryosack von *S. siberica* und *S. hohenackeri* (in Wirklichkeit wahrscheinlich *S. greilhuberi*) und stellte Unterschiede im Eiapparat und in den Antipoden fest (zitiert nach Peschtsch. Zhurn. Biol. 04B Botanika 6 B 493 (1980)).

GERASSIMOVA-NAVASHINA & BATYGINA (1958) widmen eine ausführliche Studie der Befruchtungsvorgängen bei *S. siberica*. Ihren Abbildungen ist zu entnehmen, daß die ersten Kernteilungen im Endosperm von keiner Zellwandbildung begleitet sind. Auch meine Untersuchungen (Abb. 37), die Darstellung von STENAR (1950) sowie die Abbildung von LA COUR & RUTISHAUSER (1954) zeigen eine nukleäre Endospermentwicklung bei dieser Art.

Das Endosperm von *S. siberica* ist mit $3n = 18$ triploid (LA COUR & RUTISHAUSER).

Scilla amoena L.

Nach TÖREN's (1968) ausführlicher Untersuchung der Sporo- und Gametogenese ist der Embryosack bei *Scilla amoena* bispör und entwickelt sich aus der chalazalen Dyadenzelle ("*Allium*-Typ"). Dies stimmt im wesentlichen mit meinen Untersuchungen überein. Auffallend ist jedoch, daß im Gegensatz zu meinen Beobachtungen (Abb. 38 b) seinen Darstellungen zufolge die mikropylare Dyadenzelle degeneriert, ohne die 2. meiotische Teilung durchgeführt zu haben. Dabei ist nicht sicher, ob TÖREN wirklich die selten kultivierte *S. amoena* untersuchte. Sein Material stammte aus dem Bot. Garten der Universität Istanbul. Material aus möglicherweise derselben Kultur, das von diesem Bot. Garten als *S. amoena* an das Bot. Institut der Universität Wien geschickt wurde, erwies sich nämlich als *S. bithynica*.

PUSCHKINIA SCILLOIDES ADAMS

Bei BUCHNER (1948) wird *Puschkinia scilloides* ein Embryosack nach dem Normaltyp zugeschrieben, allerdings ohne Zitat.

WUNDERLICH (1937) bildet einen reifen Embryosack von *P. scilloides* mit normalem Eiapparat, sekundärem Embryosackkern und drei offenbar mäßig endopolyploiden Antipoden ab. Daß die 3 Antipodenkerne nur einen geringen Endopolyploidiegrad erreichen, berichtet SPETA (1971, 1972) und auch meine Untersuchungen bestätigen es.

Ebenfalls übereinstimmend mit meinen Befunden zeigen die Untersuchungen von WUNDERLICH (1937) an *P. scilloides* eine helobiale Endospermentwicklung.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

- 1) Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich mit der Analyse systematisch relevanter embryologischer Merkmale bei den systematisch nahestehenden Sippen *Scilla bifolia*-, *Scilla messeniaca*- und *Scilla siberica*-Gruppe sowie der isoliert stehenden monotypischen Gattung *Puschkinia*. Die Untersuchung wurde hauptsächlich mit der Klärungstechnik für Totalpräparate nach HERR (1971) durchgeführt.

Für die Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse erwiesen sich insbesondere der Embryosack- und der Endosperm-Typ als wertvoll, da sie bei intraspezifischer Konstanz interspezifische Variabilität zeigen.

- 2) *Scilla bifolia*-Gruppe: Untersucht wurden 21 von 26 bisher beschriebenen Arten: 7 Arten aus der gelbsamigen *S. vindobonensis*-Untergruppe, 4 Arten aus der braunsamigen *S. bifolia*-Ug., 4 Arten aus der schwarzsamigen *S. nivalis*-Ug. und 6 Arten aus der schwarzsamigen *S. lucilliae*-Ug. (= die frühere Gattung *Chionodoxa* BOISS.).

a) Es wurden 2 Embryosack-Typen festgestellt: Der monospore Normaltyp und der tetraspore *Drusa* I-Typ. Monospore Embryosäcke bilden immer 3 hochendopolyploide Antipoden aus. Bei tetrasporen Embryosäcken ist ein genereller Ausfall der Endopolyploidisierung bei den maximal 11 Antipoden festzustellen.

In jeder Untergruppe kommen Arten mit monosporem Embryosack vor. Dieser ist in der *S. bifolia*- und *S. nivalis*-Ug. ausschließlich vertreten. In der *S. vindobonensis*-Ug. besitzen 4 von 7 Arten einen tetrasporen Embryosack. In der *S. lucilliae*-Ug. sind 4 von 6 untersuchten Arten durch tetraspore Embryosäcke charakterisiert.

Auf Grund der Korrelation mit morphologischen und karyologischen Merkmalen läßt sich zeigen, daß tetraspore Embryosäcke innerhalb der *Scilla bifolia*-Gruppe zumindest zweimal unabhängig entstanden sind, einmal in der *S. vindobonensis*-Ug., ein zweites Mal in der *S. lucilliae*-Ug.. In jeder dieser zwei Untergruppen ist diejenige Art, die auf Grund der anderen Merkmale als die primitivste angesehen werden kann, auch durch einen monosporen Embryosack charakterisiert. Arten mit tetrasporem Embryosack erweisen sich auch in anderen Merkmalen als abgeleitet.

Im Hinblick auf die frühere Eigenständigkeit der Gattung *Chionodoxa* sei betont, daß die embryologischen Befunde ein weiteres Argument für die Eingliederung in die *Scilla bifolia*-Gruppe darstellen.

Ein Kladogramm der Gruppe, wie es aus den verfügbaren Merkmalen konstruiert werden kann, wird präsentiert.

b) Das Endosperm ist in der Gruppe einheitlich nukleär.

c) Ein triploides Endosperm wurde bei insgesamt 5 Arten aus allen 4 Untergruppen durch Chromosomenzählung nachgewiesen.

3) *Scilla messeniaca*, eine monotypische Gruppe, besitzt einen monosporen Embryosack nach dem Normaltyp mit 3 hochendopolyploiden Antipoden sowie ein helobiales Endosperm. Mit ersterem Merkmal unterscheidet sie sich von der *Scilla siberica*-Gruppe, in letzterem von der *S. bifolia*-Gruppe.

4) *Scilla siberica*-Gruppe: Untersucht wurden 4 von 20 bisher beschriebenen Arten: 1 Art aus der *S. siberica*-Ug., 2 Arten aus der *S. amoena*-Ug. und 1 Art aus der *S. mischtschenkoana*-Ug.

a) Alle 4 untersuchten Arten besitzen einen bisporen Embryosack nach dem *Allium*-Typ. Die 3 Antipoden bleiben immer haploid.

b) Es wurden 2 Typen der Endospermentwicklung aufgefunden. *S. siberica*, *S. amoena* und *S. ingridae* besitzen ein nukleäres, *S. mischtschenkoana* ein helobiales Endosperm. Gemeinsam mit weiteren morphologischen und karyologischen Besonderheiten läßt sich ableiten, daß *S. mischtschenkoana* einen bereits früh abgegliederten Seitenzweig innerhalb der *S. siberica*-Gruppe darstellt, während *S. siberica*, *S. amoena* und *S. ingridae* außer durch den Besitz eines nukleären Endosperms auch durch andere Merkmale näher verwandt erscheinen.

5) *Puschkinia scilloides*, die bisweilen in näheren Zusammenhang mit Arten der Gattung *Scilla* bzw. *Chionodoxa* gebracht wurde, besitzt einen monosporen Embryosack mit 3 mäßig endopolyploiden Antipoden und ein helobiales Endosperm.

6) a) Die Embryosack- und Endosperm-Typen werden hinsichtlich ihres Merkmalsstatus (ursprünglich oder abgeleitet) diskutiert.

Innerhalb der *Scilleae* dürfte der monospore Embryosack und das helobiale Endosperm ursprünglich sein. Der monospore Embryosack bei *Puschkinia scilloides*, bei *S. messeniaca* und in der *S. bifolia*-Gruppe könnte damit als Primitivmerkmal, der bispore Embryosack in der *S. siberica*-Gruppe als Neuerwerbung angesehen werden. Die tetrasporen Embryosäcke in der *S. bifolia*-Gruppe sind — wie erwähnt — abgeleitet.

Das helobiale Endosperm bei *Puschkinia scilloides*, *S. mischtschenkoana* und *S. messeniaca* wäre eher als konserviertes Merkmal zu betrachten. Das nukleäre Endosperm wäre folglich in der *S. siberica*-Gruppe und in der *S. bifolia*-Gruppe parallel erworben worden.

b) Die Erwerbung von bi- und tetrasporen Embryosäcken sowie eines nukleären Endosperms könnte funktionell im Sinne einer gesteigerten Entwicklungsökonomie verstanden werden.

7) Ein Kladogramm, das die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen der *S. bifolia*-, *S. messeniaca*- und *S. siberica*-Gruppe zeigt, wurde mit Hilfe der morphologischen, karyologischen und hier untersuchten embryologischen Merkmale aufgestellt.

Scilla messeniaca und die *Scilla bifolia*-Gruppe besitzen trotz mancher Verschiedenheit (Endosperm-Typ, ontogenetische Herkunft des Elaiosoms, Karyotypmorphologie) gewichtige Gemeinsamkeiten (Embryosack-Typ, Chromosomenzahl $x = 9$, Genomgröße, glatte Testastruktur), so daß sie als gemeinsamer phylogenetischer Ast betrachtet werden können. Dieser besitzt zweifellos eine gemeinsame Wurzel (Ähnlichkeit im Samen- und Blütenbau) mit der *Scilla siberica*-Gruppe. Die *S. siberica*-Gruppe unterscheidet sich von *S. bifolia*-Gruppe- *S. messeniaca*-Ast durch einen bisporen Embryosack, karyologisch durch die Chromosomenzahl $x = 6$ und bedeutend höhere DNA-Werte, und eine papillöse Testa.

Von einer gemeinsamen Ausgangsform mit monosporem Embryosack und helobialem Endosperm dürfte zunächst eine phylogenetische Trennung zwischen einer monosporen (*S. messeniaca*-*S. bifolia*-Gruppe) und bisporen Linie (*S. siberica*-Gruppe) erfolgt sein, worauf in jeder dieser Linien ein Ast mit nukleärem Endosperm abzweigte. Das nukleäre Endosperm der *S. bifolia*-Gruppe und in der *S. siberica*-Gruppe ist somit als Resultat einer Konvergenzentwicklung zu betrachten.

Puschkinia scilloides weicht hauptsächlich in der Testa (endopolyploid, insgesamt die Funktion eines Elaiosoms übernehmend), in der Blütenmorphologie und in der Chromosomenzahl $x = 5$ von den vorgenannten Gruppen ab. Ihr taxonomischer Anschluß bereitet vorläufig noch Schwierigkeiten, ihre phylogenetische Abgliederung dürfte frühzeitig erfolgt sein.

VII. SUMMARY

- 1) The present investigation is concerned with the analysis of systematically relevant embryological characters within the more or less closely related *Scilla bifolia*-, *Scilla messeniaca*-, *Scilla siberica*-groups and the isolated monotypic genus *Puschkinia*. The material was mainly studied by means of whole mount preparations using the clearing method of HERR (1971).

Both embryosac- and endosperm-type show intraspecific constancy but interspecific variability and, for this reason, proved valuable in the clarification of phylogenetic relationships.

- 2) *Scilla bifolia*-group: 21 of the 26 described species were investigated: 7 species of the yellow-seeded *S. vindobonensis*-subgroup, 4 species of the brown-seeded *S. bifolia*-subgroup, 4 species of the black-seeded *S. nivalis*-subgroup and 6 species of the black-seeded *S. lucilliae*-subgroup (= the former genus *Chionodoxa* BOISS.).
 - a) Two embryosac-types have been found: The monosporic *Polygonum*-type and the tetrasporic *Drusa* l-type. Monosporic embryosacs always produce 3 highly endopolyploid antipodals. Tetrasporic embryosacs show a general lack of endopolyploidization in the maximally 11 antipodals.

Each subgroup includes species with a monosporic embryosac. Only monosporic embryosacs are represented in the *S. bifolia*- and *S. nivalis*-subgroup. 4 out of the 7 species of the *S. vindobonensis*-subgroup have tetrasporic embryosacs. In the *S. lucilliae*-subgroup 4 out of the 6 species investigated are characterized by tetrasporic embryosacs.

Based on correlation with morphological and caryological characters it can be deduced that, within the *S. bifolia*-group, tetrasporic embryosacs have arisen at least twice independently, once in the *S. vindobonensis*-subgroup and once in the *S. luciliae*-subgroup. Within each of these two subgroups that species which shows the greatest number of primitive characteristics has a monosporic embryosac. Species with tetrasporic embryosacs are also advanced in other characteristics.

Embryological results lend further support to the inclusion of the formerly autonomous genus *Chionodoxa* in the *S. bifolia*-group (as the *S. luciliae*-subgroup).

A cladogram of the group using available characters has been constructed.

- b) The endosperm of this group is uniformly of the nuclear type.
 - c) A triploid endosperm has been identified through chromosome counts in 5 species representing the 4 subgroups.
- 3) *Scilla messeniaca*, a monotypic group, has a monosporic embryosac of the *Polygonum* type with 3 highly endopolyploid antipodals and an endosperm of the helobial type. In the first character it differs from the *S. siberica*-group, in the latter from the *S. bifolia*-group.
 - 4) *Scilla siberica*-group: 4 of the 20 described species were investigated: 1 species from the *S. siberica*-subgroup, 2 species from the *S. amoena*-subgroup and 1 species from the *S. mischtschenkoana*-subgroup.
 - a) All 4 species investigated possess a bisporic embryosac of the *Allium*-type. The 3 antipodals remain haploid.
 - b) 2 types of endosperm-development were found. *S. siberica*, *S. amoena* and *S. ingridae* have an endosperm of the nuclear-, *S. mischtschenkoana* of the helobial-type. It can be deduced that *S. mischtschenkoana* with its helobial endosperm and other unique morphological and caryological features represents a phylogenetic side-branch which separated early in the evolution of the *S. siberica*-group, while *S. siberica*, *S. amoena* and *S. ingridae* share other characteristics in addition to nuclear endosperm.
 - 5) *Puschkinia scilloides*, whose systematic position in relation to species of the genus *Scilla* or *Chionodoxa*, respectively, has been occasionally discussed, shows a monosporic embryosac with 3 low-endopolyploid antipodals and an endosperm of the helobial type.
 - 6) a) The embryosac- and endosperm-types are discussed with regard to their status (primitive vs. advanced).

Within the *Scilleae* monosporic embryosac and helobial endosperm are assumed to be primitive. The monosporic embryosac shown by *Puschkinia scilloides*, *S. messeniaca* and some members of the *S. bifolia*-group can therefore be seen as primitive, the bisporic embryosac shown by *S. siberica*-group as advanced. The tetrasporic embryosacs within the *S. bifolia*-group are, as previously mentioned, derived.

The helobial endosperm of *Puschkinia scilloides*, *S. mischtschenkoana* and *S. messeniaca* may rather be considered conservative. Consequently, nuclear endosperm has been acquired independently in the *S. siberica*-group and in the *S. bifolia*-group.

- b) The acquisition of bi- and tetrasporic embryosacs as well as of a nuclear endosperm could be interpreted as an economical strategy.

- 7) A cladogram showing phylogenetic relationships of the *S. bifolia*-, *S. messeniaca*- and *S. siberica*-group has been established using important morphological and caryological traits and the embryological results of the present study.

Although *S. messeniaca* and the *S. bifolia*-group may be distinguished by many features (such as endosperm-type, ontogenetic origin of the elaiosome and karyotype-morphology), they nevertheless show clear affinities (such as embryosac-type, chromosome number $x = 9$, DNA-content and smooth testa), and may therefore be considered to represent two members of a single phylogenetic branch. This branch possesses, beyond a doubt, a root in common with the *S. siberica*-group (as may be seen through similarities in flowers and seeds). The *S. siberica*-group differs from the *S. bifolia*-group- *S. messeniaca*-branch by its bisporic embryosack, chromosome number ($x = 6$), much higher DNA-content and papillose testa.

It is assumed that the common ancestral form was characterized by a monosporic embryosac and a helobial endosperm. Subsequently, a phylogenetic separation occurred between a monosporic (*S. messeniaca*- *S. bifolia*-group) and a bisporic line (*S. siberica*-group), where upon in each of the two lines a branch with nuclear endosperm emerged. The acquirement of a nuclear endosperm in the *S. bifolia*- and the *S. siberica*-group is therefore due to convergence.

Puschkinia scilloides differs primarily in its endopolyploid testa (altogether taking over the function of an elaiosome), flower morphology and chromosome number ($x = 5$) from the aforementioned groups. Its taxonomical position has been problematic until now. All characteristics examined, clearly point to its early phylogenetic isolation.

VIII. LITERATURVERZEICHNIS

- BAKER, J.G. (1873): Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae*. — J. Linn. Soc. Bot. 13, 209 — 293.
- BATTAGLIA, E. (1958 a): L'abolizione del tipo embriologico *Scilla* e la creazione dei nuovi tipi *Endymion* ed *Allium*. — Caryologia 11, 247 — 252.
- BATTAGLIA, E. (1958 b): Osservazioni critiche sul tipo di sviluppo del gametofito femminile attribuito a *Scilla hyacinthoides* L. (*Liliaceae*). — Caryologia 11, 253 — 258.
- BATTAGLIA, E. (1958 c): Ricerche embriologiche in *Scilla autumnalis* e *Scilla obtusifolia* (*Liliaceae*). Nota preliminare. — N. Giorn. Bot. Ital., n. s., 65, 397 — 398.
- BATTAGLIA, E. & E. FEELEY (1959): The embryo sac of *Scilla pratensis* WALDST. et KIT. (*Liliaceae*). — Caryologia 11, 407 — 414.
- BLACKBURN, D. T. & D. C. CHRISTOPHEL (1976): A method of permanently mounting biological tissue cleared in HERR's four-and-a-half clearing fluid. — Stain Technology 51 (2), 125 — 130.
- BOISSIER, E. (1844): Diagnoses plantarum orientalium novarum. — Ser. I. 1 (5), Paris & Leipzig.
- BRESINSKY, A. (1963): Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen (Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten). — Biblioth. Bot. 126, 54pp.

- BUCHNER, L. (1948): Vergleichende embryologische Studien an *Scilloideae*. — Österr. Bot. Z. 95, 428 — 450.
- BURTT, B. L. (1949): *Chionodoxa sardensis*. — Curtis's Bot. Mag. 166, N. S. tab. 50 u. 4 p.
- CHOUARD, P. (1930—31): Révision de quelques genres et sous-genres de Liliacées bulbeuses d'après le développement de l'appareil végétatif (*Scilla*, *Endymion*, *Hyacinthus*). — Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) ser. 2, 2/6, 698 — 706; 3/1, 176 — 180.
- CHOUARD, P. (1931): Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. — Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 10, 13, 131 — 323, t. I — IV.
- CHOUARD, P. (1934): Les noms linnéens des *Scilla* et des *Endymion* et leur véritable signification. — Bull. Soc. Bot. France 81, 620 — 630.
- CONGER, A. D. & L. M. FAIRCHILD (1953): A quick-freeze method for making smear slides permanent. — Stain Technology 28, 281 — 283.
- CRÉTÉ, P. (1952): Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Scilla autumnalis* L. — C. R. Acad. Sci. Paris 235, 313 — 316.
- CRÉTÉ, P. (1954): Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Endymion nutans* DUMORT. — C. R. Acad. Sci. Paris 238, 380 — 382.
- CRÉTÉ, P. (1963): Embryo. — In: Recent advances in the embryology of Angiosperms (Ed. P. Maheshwari), University of Delhi.
- DAHLGREN, R. (1975): The distribution of characters within an Angiosperm system: I. Some embryological characters. — Bot. Notiser 128, 181 — 197.
- DAUMANN, E. (1970): Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Feddes Rep. 80, 463 — 590.
- DUMORTIER, B. C. (1827): Florula Belgica.
- DUTT, B. S. M. & P. S. PRAKASA RAO (1975): Embryo sac development in *Scilla peruviana* L. — Curr. Sci. 44, 91 — 92.
- ENGLER, A. (1888): *Liliaceae*. — In: ENGLER et PRANTL, Nat. Pflanzenfam., II. Teil, 5. Abt.
- FAGERLIND, F. (1944): Der tetrasporische Angiospermen-Embryosack und dessen Bedeutung für das Verständnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosacks. — Arkiv för Botanik 31 A, 1 — 71.
- FRISCH, B. & W. NAGL (1979): Patterns of endopolyploidy and 2 C nuclear DNA content (Feulgen) in *Scilla* (*Liliaceae*). — Pl. Syst. Evol. 131, 261 — 276.
- GARBARI, F. (1972): Note sul genere "*Pseudomuscari*" (*Liliaceae*). — Webbia 27, 369 — 381.
- GERASSIMOVA-NAVASHINA, E. N. & T. B. BATYGINA (1958): Fertilization in *Scilla siberica* ANDR. — Bot. Zhurn. Moskau 43, 959 — 988 (Russ. mit engl. Zusammenfassung).
- GOVINDAPPA, D. A. (1956): The development of endosperm in *Scilla indica* BAKER. — Curr. Sci. 25, 198 — 199.
- GOVINDAPPA, D. A. & A. SHERIFF (1951): Contribution to the life-history of *Scilla indica* BAKER. — Jour. Mysore Univ., Sect. B, 12, 15 — 21.
- GOVINDAPPA, D. A., CHANDRASHEKARA SHARMA, T. S. & B. M. NARAYANA (1969): Embryo sac in the genus *Scilla* LINN. (*Liliaceae*). — Jour. Mysore Univ., Sect. B, 22, 13 — 18.
- GREILHUBER, J. (1973): Über die Entwicklung des Embryosacks von *Melampyrum* und *Parentucellia latifolia* (*Scrophulariaceae*, *Pedicularieae*). — Österr. Bot. Z. 121, 81 — 97.
- GREILHUBER, J. (1977): Nuclear DNA and heterochromatin contents in the *Scilla hohenackeri* group, *S. persica*, and *Puschkinia scilloides* (*Liliaceae*). — Pl. Syst. Evol. 128, 243 — 257.

- GREILHUBER, J. (1978): DNA contents, Giemsa banding, and systematics in *Scilla bifolia*, *S. drunensis*, and *S. vindobonensis* (Liliaceae). — Pl. Syst. Evol. 130, 223 — 233.
- GREILHUBER, J. (1979): Evolutionary changes of DNA and heterochromatin amounts in the *Scilla bifolia* group (Liliaceae). — Pl. Syst. Evol., Suppl. 2, 263 — 280.
- GREILHUBER, J. & F. SPETA (1976): C-banded karyotypes in the *Scilla hohenackeri* group, *S. persica*, and *Puschkinia* (Liliaceae). — Pl. Syst. Evol. 126, 149 — 188.
- GREILHUBER, J. & F. SPETA (1977): Giemsa karyotypes and their evolutionary significance in *Scilla bifolia*, *S. drunensis*, and *S. vindobonensis* (Liliaceae). — Pl. Syst. Evol. 127, 171 — 190.
- GREILHUBER, J. & F. SPETA (1978): Quantitative analyses of C-banded karyotypes, and systematics in the cultivated species of the *Scilla siberica*-group (Liliaceae). — Pl. Syst. Evol. 129, 63 — 109.
- GREILHUBER, J., DEUMLING, B. & F. SPETA (1981): Evolutionary aspects of chromosome banding, heterochromatin, satellite DNA, and genome size in *Scilla* (Liliaceae). — Ber. Dtsch. Bot. Ges. (1981, im Druck).
- GUIGNARD, L. (1882): Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames Angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 6, 13, 136 — 199, tt. 3 — 7.
- HACCIUS, B. (1952): Die Embryoentwicklung bei *Ottelia alismoides* und das Problem des terminalen Monokotylen-Keimblatts. — Planta 40, 443 — 460.
- HAMANN, U. (1966): Embryologische, morphologisch-anatomische und systematische Untersuchungen an Philydraceen. — Willdenowia Beiheft 4, 1 — 178.
- HARLING, G. (1950/51): Embryological studies in the *Compositae*: Parts I — III. — Acta Horti Bergiani 15, 135 — 168; 16, 1 — 56; 16, 73 — 120.
- HARMER, M. (1980): Beitrag zur Chemotaxonomie der Gattung *Scilla* s. l. — Diplomarbeit, Wien.
- HASITSCHKA-JENSCHKE, G. (1962): Notizen über endopolyploide Kerne im Bereich der Samenanlage von Angiospermen. — Österr. Bot. Z. 109, 125 — 137.
- HENNIG, W. (1956): Systematik und Phylogenie. — Ber. Hundertjahrh. Deut. Entomol. Ges. Berlin 1956, 50 — 71.
- HENNIG, W. (1965): Phylogenetic systematics. — Ann. Rev. Ent. 10, 97 — 116.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. — Univ. of Illinois Press, Urbana.
- HERR, J. M., JR. (1971): A new clearing-squash technique for the study of ovule development in Angiosperms. — Amer. J. Bot. 58 (8), 785 — 790.
- HEYWOOD, V. H. (1980): *Hyacinthoides*. — In: Flora Europaea 5: Cambridge University Press, 43 pp.
- HOARE, G. V. (1933—34): Gametogenesis and fertilisation in *Scilla nonscripta*. — Cellule 42, 269 — 292, tt. 1 + 2.
- HUBER, H. (1969): Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mitt. Bot. München 8, 219 — 538.
- JOHANSEN, D. A. (1950): Plant embryology. — Waltham, Mass., U.S.A.: Chronica Botanica Company.
- KAPINOS, G. E. (1980): Vergleichende embryologische Untersuchungen an Vertretern der Gattung *Scilla* L. (russisch). — Bjul. Gl. botan. sada AN SSSR 115, 98 — 105.
- KOMAR, G. A. (1974): The arillus in the representatives of the genus *Chionodoxa*. — Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad) 59, 1617 — 1622 (russisch).
- KOMAR, G. A. (1978): Arills and arill-like formations in some *Liliales*. — Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad) 63, 937 — 955 (russisch).

- KRAUSE, K. (1930): *Liliaceae*. — In: ENGLER et PRANTL, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., 15, 227 — 386.
- KUDRIASHOV, L. V. (1964): The origin of Monocotyledony (as illustrated by the example of *Helobiae*). — Bot. Žurn. Moskau 49, 473 — 486.
- LA COUR, L.F. & A. RUTISHAUSER (1954): X-ray breakage experiments with endosperm, I. Subchromatid breakage. — Chromosoma 6, 696 — 709.
- LAKSHMANAN, K. K. (1972): Monocot embryo. — Vistas Pl. Sci. (Ed. Varghese & Grover) 2, 61 — 110.
- LINNK (1829): Handb. 1: 166. ante Sep. 1829.
- MAC KENNEY, R. E. B. (1898): Observations on the development of some embryo-sacs. — Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania 2, 80 — 86, t. 11.
- McNEILL, J. (1980): *Scilla*. — In: Flora Europaea 5: Cambridge University Press, 41 pp.
- MAHESHWARI, P. (1937): A critical review of the types of embryo sacs in Angiosperms. — New Phytol. 36, 359 — 417.
- MAHESHWARI, P. (1948): The Angiosperm embryo sac. — Bot. Rev. 14, 1 — 56.
- MAHESHWARI, P. (1950): An introduction to the embryology of Angiosperms. — McGraw-Hill Book Co. Inc., New York, 453 S.
- MEDICUS, F. C. (1791): Über Linnés Hyacinthen-Gattung. — Ann. Bot. (Usteri) 2, 5 — 20.
- NAGL, W. (1976): The polytenic antipodal cells in *Scilla bifolia*: DNA replication pattern and possibility of nucleolar DNA amplification. — Cytobiologie 14, 165 — 170.
- RACIBORSKI, M. (1893): Über die Chromatophilie der Embryosackkerne. — Anz. Akad. Wiss. Krakau, 247 — 258.
- REES, H. (1952): Asynapsis and spontaneous chromosome breakage in *Scilla*. — Heredity 6, 89 — 97.
- RODKIEWICZ, B. (1970): Callose in cell walls during megasporogenesis in Angiosperms. — Planta 93, 39 — 47.
- SCHNARF, K. (1928): Über die Endospermentwicklung von *Ornithogalum*. — Österr. Bot. Z. 77, 173 — 177.
- SCHNARF, K. (1929): Embryologie der Angiospermen. — Handb. d. Pflanzenanatomie (K. Linsbauer), II. Abt., 2. Teil, Berlin.
- SCHNARF, K. (1931): Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin: Borntraeger.
- SCHNIEWIND-THIES, J. (1901): Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. — Jena.
- SCHULZE, W. (1980): Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren: VI. Der Umfang der *Liliaceae*. — Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. R. 29, 607 — 636.
- SOUÈGES, R. (1926): Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Muscari comosum* L. — C. R. Acad. Sci. Paris 183, 233 — 235.
- SOUÈGES, R. (1931): Recherches sur l'embryogénie des Liliacées. — Bull. Soc. Bot. (France) 78, 662 — 681.
- SOUÈGES, R. (1932): Recherches sur l'embryogénie des Liliacées. — Bull. Soc. Bot. (France) 79, 11 — 23.
- SOUÈGES, R. (1954): L'origine du cône végétatif de la tige et la question de la "terminalité" du cotylédon des Monocotylédones. — Ann. Sci. Nat. Bot. 11. sér., 15, 1 — 20.
- SPETA, F. (1971): Beitrag zur Systematik von *Scilla* L. subgen. *Scilla* (inklusive *Chionodoxa* BOISS.). — Österr. Bot. Z. 119, 6 — 18.

- SPETA, F. (1972): Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 18, 9 — 65, tt. I — X.
- SPETA, F. (1974 a): *Scilla messeniaca* BOISS. (*Liliaceae*) und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen. — Ann. Mus. Goulandris 2, 59 — 67.
- SPETA, F. (1974 b): Cytotaxonomische und arealkundliche Untersuchungen an der *Scilla bifolia*-Gruppe in Oberösterreich, Niederösterreich und Wien. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 19, 9 — 54, tt. I — III.
- SPETA, F. (1976 a): Über *Chionodoxa* BOISS., ihre Gliederung und Zugehörigkeit zu *Scilla* L. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 21, 9 — 79, tt. I — XV, 1 — 8.
- SPETA, F. (1976 b): Cytotaxonomischer Beitrag zur Kenntnis der *Scilla nivalis*-Gruppe. — Linzer Biol. Beitr. 8/1, 293 — 322, t. I.
- SPETA, F. (1976 c): Cytotaxonomischer Beitrag zur Kenntnis der *Scilla*-Arten Ungarns und Siebenbürgens. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 22, 9 — 63, tt. I — VI, 1 — 2.
- SPETA, F. (1976 d): Auf den Spuren von *Scilla amoena* L. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 22, 73 — 102, tt. I — II.
- SPETA, F. (1976 e): Neue *Scilla*-Arten aus dem östlichen Mittelmeerraum. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 22, 65 — 72, tt. I — X.
- SPETA, F. (1980): Die frühjahrsblühenden *Scilla*-Arten des östlichen Mittelmeerraumes. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz 25, 19 — 198, tt. I — XXXI, 1 — 16.
- STENAR, H. (1950): Studien über das Endosperm bei *Galtonia candicans* (BAK.) DECNE und anderen Scilloideen. — Acta Horti Bergiani 15, 169 — 184, tt. I — IV.
- STRASBURGER, E. (1879): Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena
- SULBHA (1954): Embryo sac of *Scilla*. — Curr. Sci. 23, 98 — 99.
- SWAMY, B. G. L. (1963): The origin of cotyledon and epicotyl in *Ottelia alismoides*. — Beiträge zur Biologie der Pflanzen 39, 1 — 16.
- SWAMY, B. G. L. & K. K. LAKSHMANAN (1962): The origin of epicotylary meristem and cotyledon in *Halophila ovata*. — Ann. Bot. 26, 243 — 249.
- TELLINI-BATTAGLIA, G. & V. DI CRISTO-MAGGINI (1972): Cyto-embryological studies in *Scilla madeirensis* MENEZES. — Annali di Bot. (Roma) 31, 125 — 131.
- TÖREN, J. (1968): Mégasporogénèse et la formation du sac embryonnaire chez *Scilla amoena* L. — Istanbul Univ. Fen Fak. Mec., ser. B, 33, 1 — 10.
- TREUB, M. & J. MELLINK (1880): Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. — Arch. Néerland. 15, 452 — 457, tt. 9 + 10.
- VESQUE, J. (1879): Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames Angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 6, 8, 261 — 390, tt. 12 — 21.
- WUNDERLICH, R. (1937): Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae* — *Scilloideae*. — Flora 132, 48 — 90.
- WUNDERLICH, R. (1959): Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. — Österr. Bot. Z. 106, 203 — 293.
- YOUNG, B. A., SHERWOOD, R. T. & E. C. BASHAW (1979): Cleared-pistil and thick-sectioning techniques for detecting aposporous apomixis in grasses. — Can. J. Bot. 57, 1668 — 1672.

Anschrift des Verfassers:

Erika Svoma
Bot. Institut der Universität Wien
Rennweg 14
A-1030 Wien
Österreich

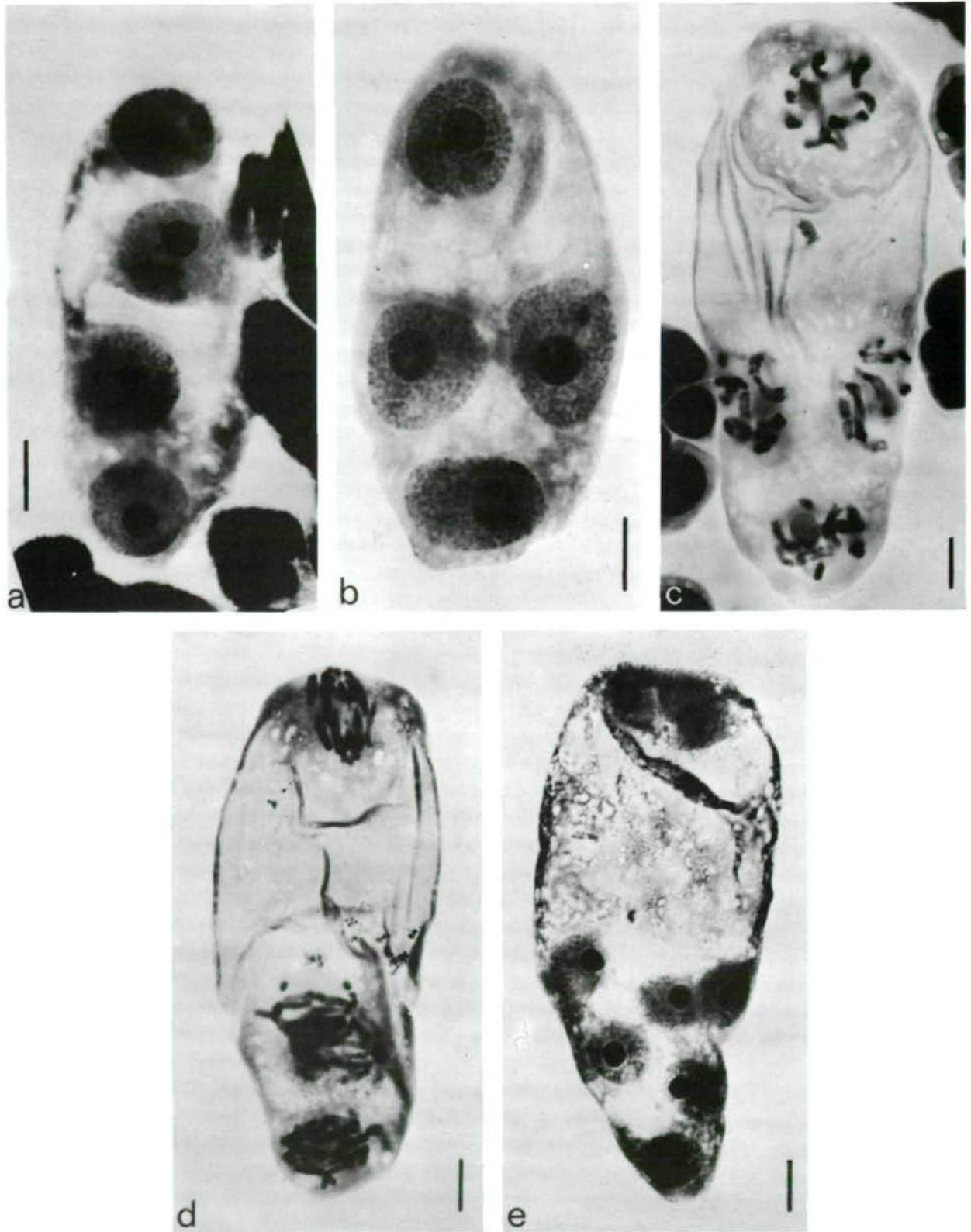


Abb. 45. *Scilla vindobonensis*: a 4-kernige Coenomegaspore. b 4-kernige Coenomegaspore (1 + 3 Stellung der Kerne). c 1. Embryosackmitose, späte Prophase (vgl. Abb. 4 e). d 1. Embryosackmitose, Anaphase (vgl. Abb. 4 f). e 8-kerniger Embryosack (2 + 6 Stellung der Kerne). — Balken: 10 µm

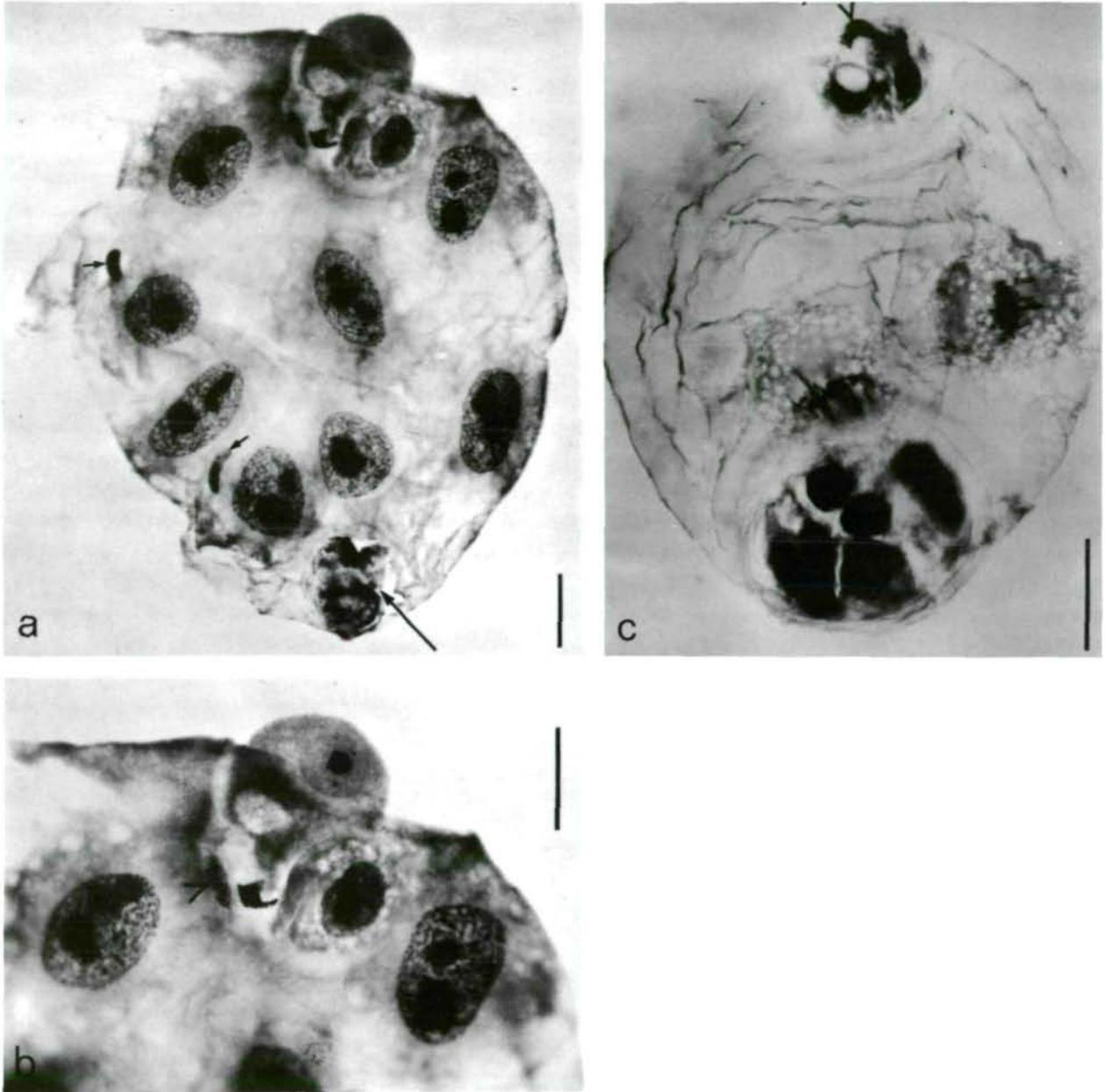


Abb. 46. *a, b Scilla amoena*: befruchteter Embryosack, *a* Totalpräparat, nukleäres Endosperm (8 Kerne in früher Prophase). → anhaftende Nucelluskern, — Antipoden in Degeneration. (vgl. Abb. 38 i), *b* Detailvergrößerung von *a*, Eiapparat: Erklärung siehe Abb. 38 i; links von den x-bodies koagulierte, stärker gefärbtes Plasma (>). *c Puschkinia scilloides*: befruchteter Embryosack, helobiales Endosperm, 2 mikropylare Endospermkerne in Metaphase, 2 chalazale in Interphase; Erklärung siehe Abb. 42 d; > koagulierte, stärker gefärbtes Plasma des Pollenschlauchs. — Balken: 50 μm

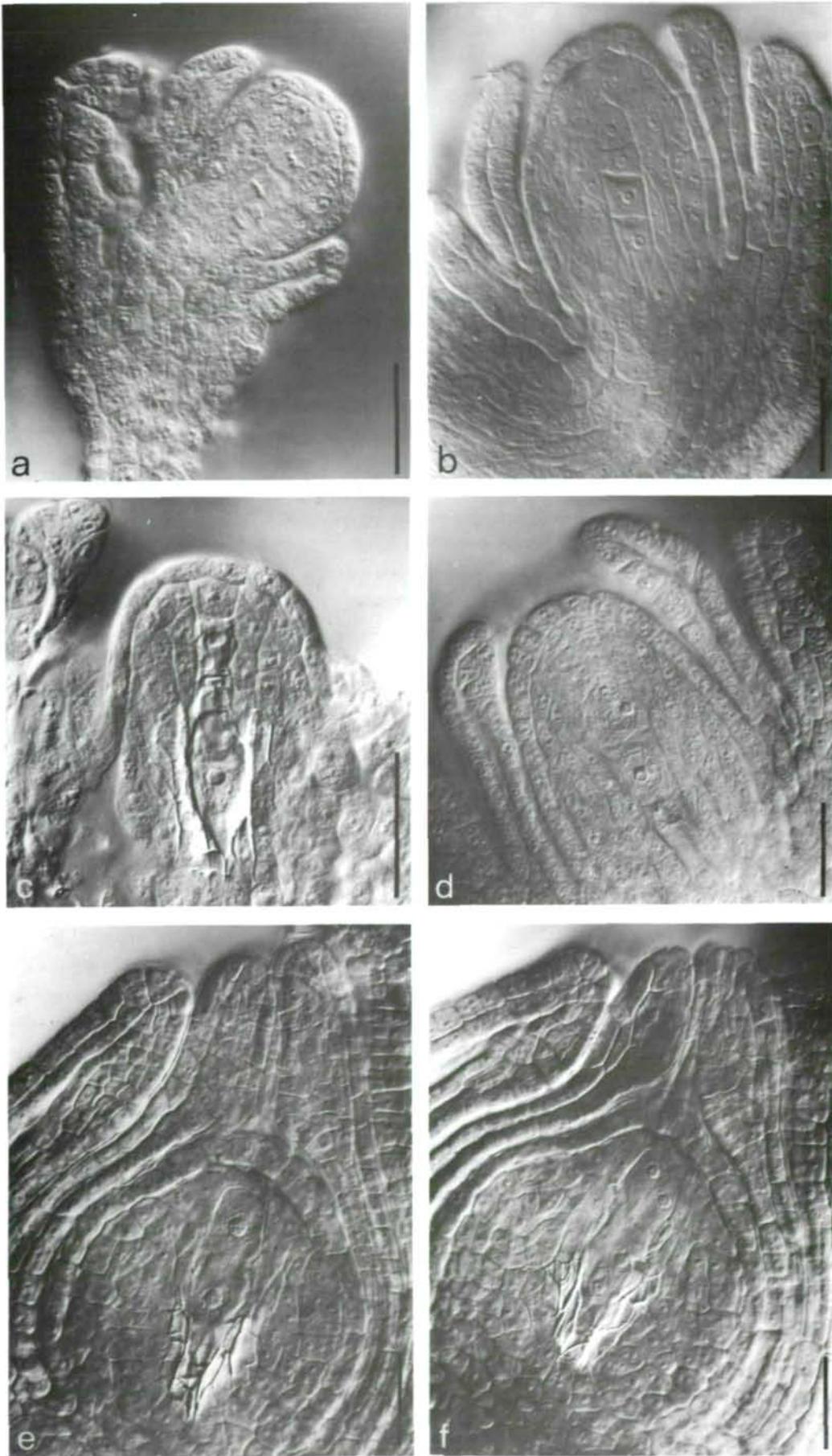


Abb. 47. *a* *Scilla nivalis*: junge Samenanlage, Metaphase II, eine Deckzellenschicht (vgl. Abb. 22d). *b* *S. buekkensis*: junge Samenanlage, lineare Tetrade, Deckzellenkomplex 2-schichtig (vgl. Abb. 16 c). *c* *S. sardensis* (Klärquetschpräparat): lineare Tetrade, chalazale Megaspore vergrößert, die 3 mikropylaren degeneriert, eine Deckzellenschicht (vgl. Abb. 24 i). *d* *S. drunensis*: junge Samenanlage, lineare Tetrade, 4 Megasporen unterschiedlich groß, Deckzellenkomplex 3-schichtig (vgl. Abb. 15 a). *e*, *f* *S. bifolia*: junge Samenanlage, *e* 2-kerniger Embryosack, *f* 4-kerniger Embryosack (vgl. Abb. 13 e). — Balken: 50 μ m

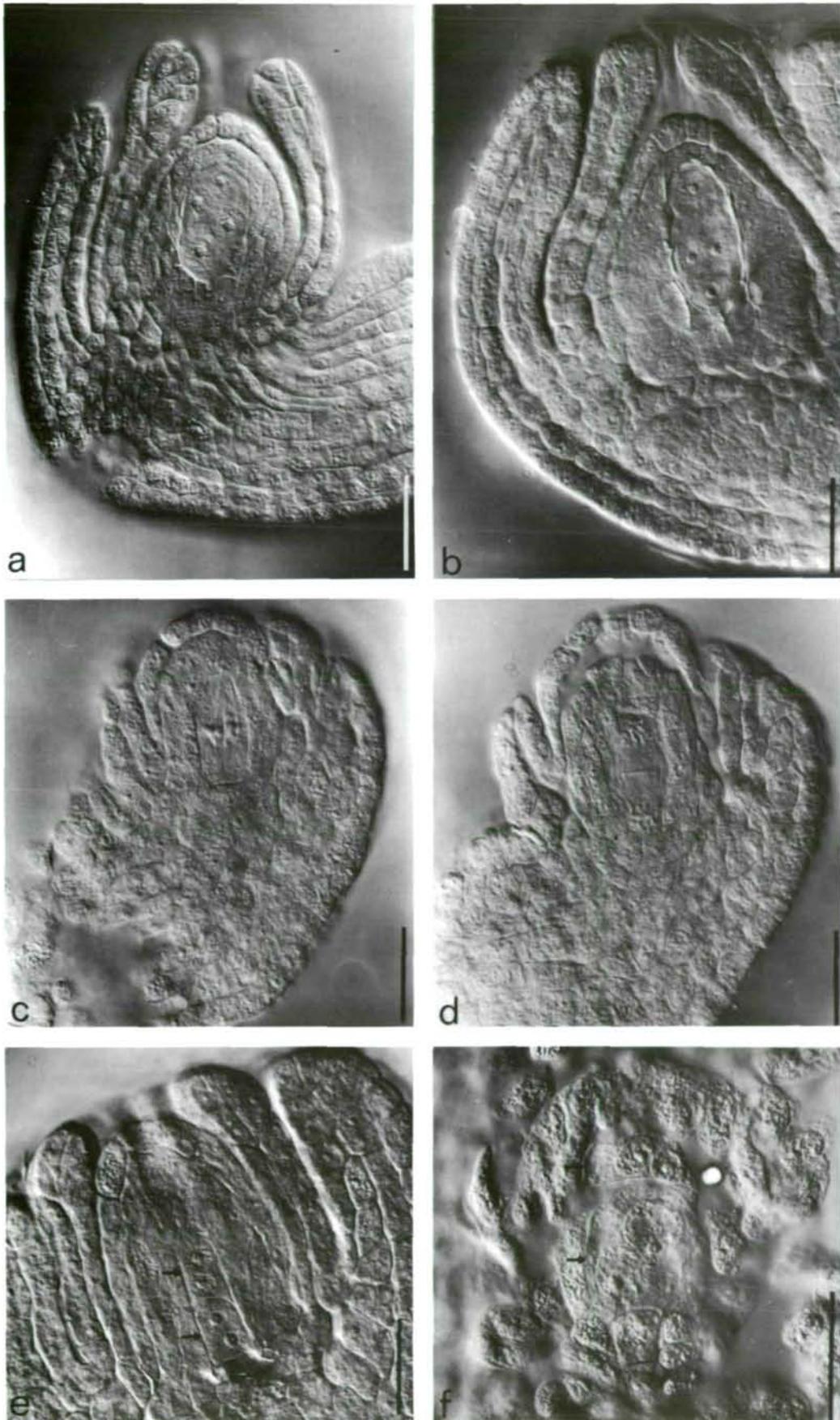


Abb. 48. *a Scilla tmoli*: junge Samenanlage, 4-kernige Coenomegaspore, Deckzellenkomplex 2-schichtig. *b S. vindobonensis*: junge Samenanlage, 4-kernige Coenomegaspore (1 + 3 Stellung der Kerne), mikropylare Deckzellenschicht noch vorhanden. *c, d S. ingridae*: junge Samenanlage, *c* Embryosackmutterzelle in Metaphase I, Deckzellenkomplex 2-schichtig, *d* Embryosackmutterzelle in Anaphase I, Deckzellenkomplex 2-schichtig (vgl. Abb. 39 d). *e S. siberica*: junge Samenanlage. Dyade (Pfeile), Deckzellenkomplex 3-schichtig. *f S. ingridae* (Klärquetschpräparat): Dyade (Pfeile), mikropylare Dyadenzelle deutlich kleiner. — Balken: 50 μ m

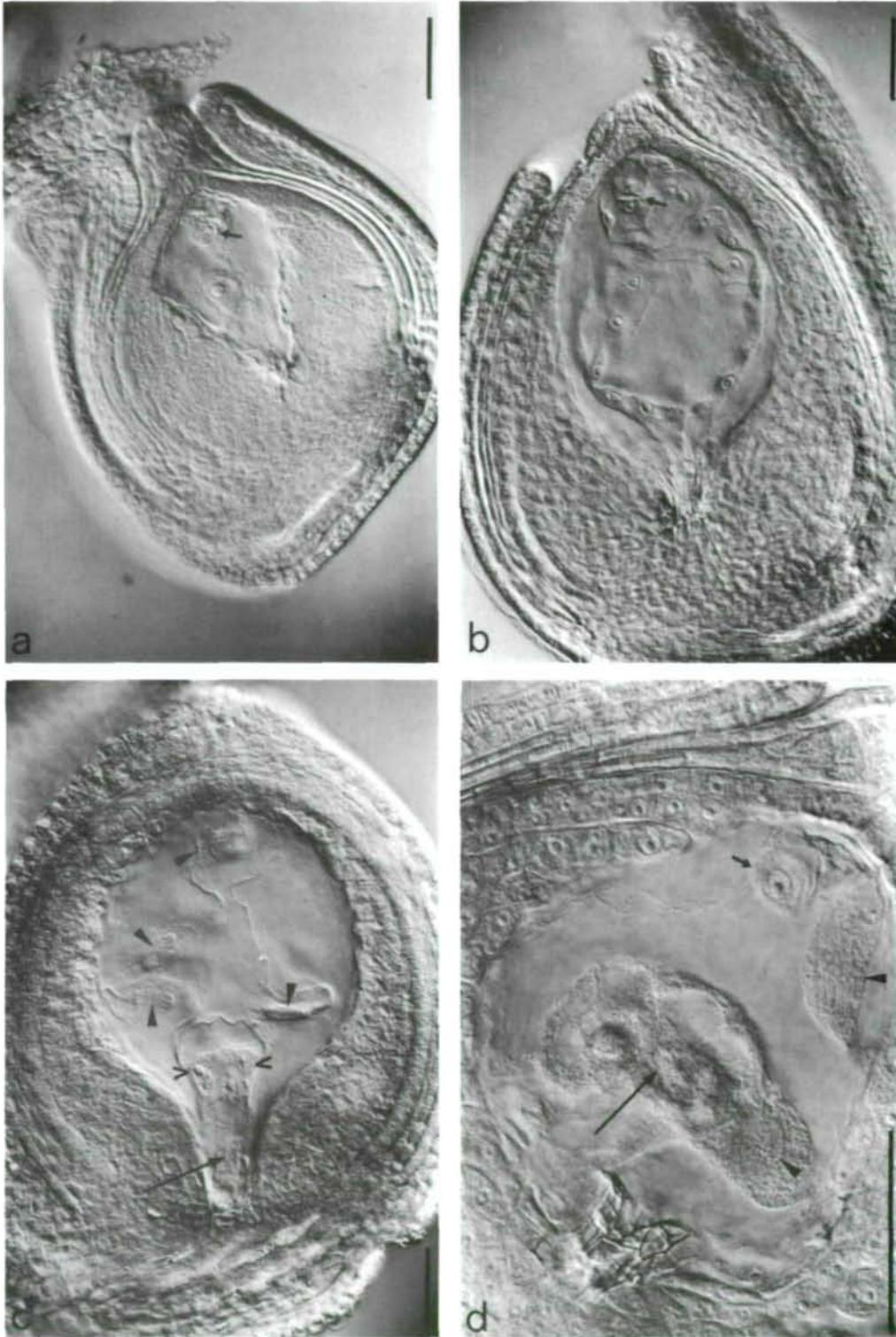


Abb. 49. a *Scilla taurica*: Samenanlage zur Zeit der Befruchtung, Embryosack voll entwickelt, Polkerne fusioniert, Antipoden bereits degeneriert. → Eizelle. (vgl. Abb. 3 b). b *S. ressliei*: befruchtete Samenanlage, nukleäres Endosperm (64 Kerne), Proembryo 2-zellig. → Proembryo. c *S. mischtschenkoana*: befruchtete Samenanlage, helobiales Endosperm $\frac{16}{8} \rightarrow \frac{32}{8}$. ▶ Anaphasefiguren der mikropylaren Kammer. > Prophasekerne der chalazalen Kammer, → Antipoden. (vgl. Abb. 41 i). d *S. nivalis*: befruchteter Embryosack, nukleäres Endosperm in Metaphase (2 → 4 Kerne). → Zygote, ▶ Metaphase, → 3 hochendopolyploide Antipoden. (vgl. Abb. 23 a). — Balken: 100 μ m

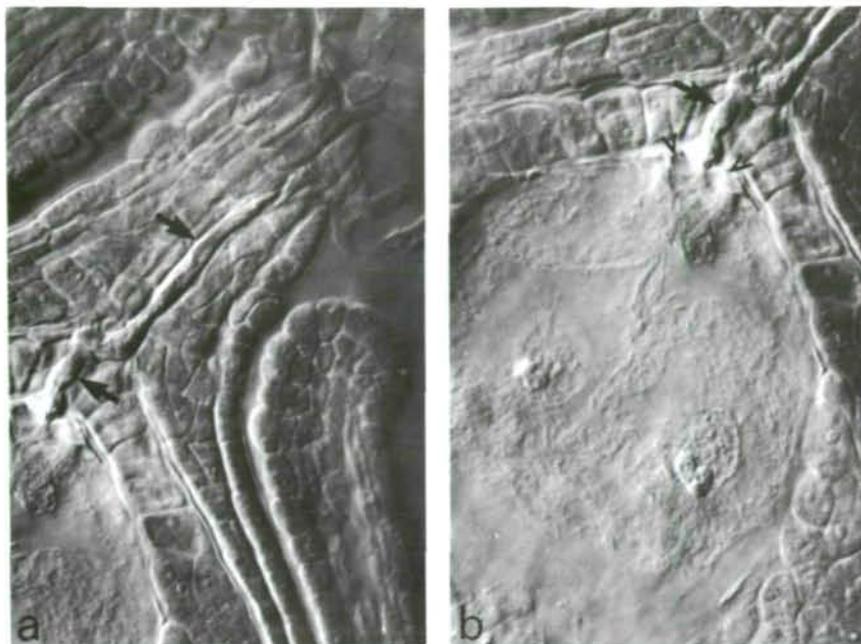


Abb. 50. *Scilla vindobonensis*, Porogamie. a Mikropylarbereich, b Endospermbereich, Endosperm 4-kernig (2 Kerne im Focus). > Fadenapparat, → Pollenschlauch, — Balken: 50 µm

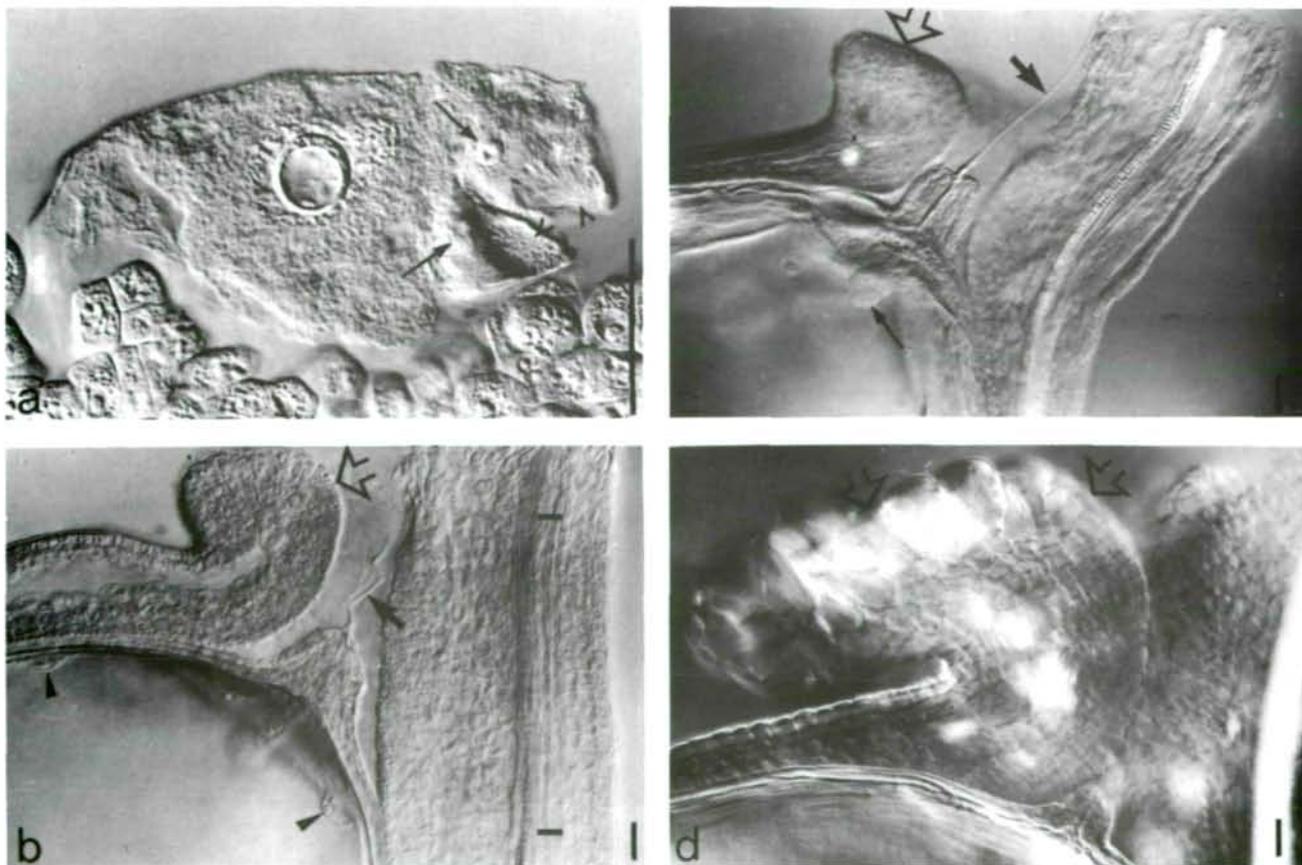


Abb. 51. a *Scilla voethorum* (Klärquetschpräparat): Eiapparat und Zentralzelle eines Embryosacks mit sekundärem Embryosackkern. > Fadenapparat, → Synergidenkern, Eizelle nicht im Focus (vgl. Abb. 9 c). b *S. laxa*: Mikropylarbereich einer befruchteten Samenanlage, Wulst des äußeren Integuments wird zum Elaiosom (⇨), → Pollenschlauch, — Leitbündel, ▶ Endospermkern; Proembryo etwas außerhalb der Schärfenebene. c, d *S. lucilliae*: Mikropylarbereich von befruchteter jüngerer (c) und älterer (d) Samenanlage, Wulst des äußeren Integuments wird zum Elaiosom (⇨), → Pollenschlauch, → Proembryo. — Balken: 50 µm