

# Verteilung der B-Chromosomen und Blütenentwicklung bei *Crepis capillaris*

Autor(en): **Röthlisberger, Ernst**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **80 (1970)**

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-56303>

## **Nutzungsbedingungen**

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

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

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

## **Haftungsausschluss**

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

# Verteilung der B-Chromosomen und Blütenentwicklung bei *Crepis capillaris*

Von Ernst Röhliberger

(Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Manuskript eingegangen am 29. August 1969

## Inhalt

- I. Einleitung
- II. Methoden und Material
- III. Die Verteilung der B-Chromosomen in der Pflanze
- IV. Die Stengelbildung
- V. Die Induktion des Blütenstandes
- VI. Entwicklung der Infloreszenz
- VII. Diskussion
- Zusammenfassung
- Summary
- Literatur

## I. Einleitung

Die folgende Tabelle (Rutishauser, 1960a) ist der Ausgangspunkt dieser Arbeit:

Kreuz.- Komb.	Zygotenkombi- nationen Embryo/ Endosperm				Gametenkombinationen %				Männliche Gameten mit f-Chrom. %	Weibliche Gameten mit f-Chrom. %
	0/0	f/f	f/2f	2f/3f	0 × 0	0 × f	f × 0	f × f		
0 × f	18	53	—	—	25,3	74,6	—	—	74,6	0
f × 0	12	—	39	2*	22,6	—	73,6	3,8*	3,8*	77,4
f × f	1	11	11	53	1,3	14,5	14,5	69,7	84,2	84,2

\* Selbstbestäubung

Durch Vergleich der Chromosomenzahlen von Embryonen und Endospermen konnte Rutishauser den Gehalt an B-(f-)Chromosomen der elterlichen Gameten bestimmen. Die Tabelle zeigt, dass die B-Chromosomen bei *Crepis capillaris* in männlichen und weiblichen Gameten häufiger auftreten, als man nach den Mendelschen Gesetzen erwarten würde. Bei der ersten Kreuzungskombination von 0f × 1f-Pflanzen wurden zum Beispiel, statt der erwarteten 50%, 74,6% männliche Gameten mit B-Chromosomen gefunden.

Das Ziel dieser Arbeit ist, festzustellen, auf welchen Stadien das Verhalten der B-Chromosomen von dem der normalen Chromosomen abweicht, und die Ursache dafür zu erforschen.

Die bei uns sehr häufig anzutreffende Versuchspflanze *Crepis capillaris* gehört zur Unterfamilie Liguliflorae in der Familie der Compositae. In der ausgezeichneten Monographie von Babcock (1947) über die Gattung *Crepis* ist die Art *capillaris* genau beschrieben. Auf eine Beschreibung der Pflanze verzichte ich deshalb. Sie hat 6 Chromosomen ( $n = 3$ ). In einer Population in der Umgebung von Schaffhausen hat 1957 Rutishauser (1960a) einige Pflanzen von *Crepis capillaris* mit B-Chromosomen entdeckt. Diese B-Chromosomen sind viel kleiner als die normalen Chromosomen (Abb. 3). Die B-Chromosomen müssen nicht unbedingt vorhanden sein. Die Pflanze kann auch ohne sie existieren. Man bezeichnet sie als B-Chromosomen, im Gegensatz zu den normalen oder A-Chromosomen. Häufig werden die B-Chromosomen auch als Fragment- (f-), als überzählige oder als akzessorische Chromosomen bezeichnet. Sie sind bei Pflanzen und Tieren weit verbreitet (Zusammenstellungen Müntzing, 1954; Rutishauser, 1960b; Battaglia, 1964).

Battaglia gibt dort (S. 246) für die B-Chromosomen folgende Eigenschaften an:

“They are chromosomes over and above the normal zygotic complement and they show a number of characteristics, among which we list the more important:

a) different morphology from that of the chromosomes belonging to the normal complement (usually of smaller size);

b) genetic constitution which does not strongly influence the individual (usually having an almost non-existent genetic action);

c) numerical variability between different cells or different tissues, individuals or populations;

d) abnormal behaviour at meiosis (lack of homology with the normal complement, etc.);

e) abnormal behaviour at mitosis (chromatid non-disjunction at anaphase, etc.).

Oftentimes some of the above characteristics may be missing!”

Ob B-Chromosomen für eine Population ein Vorteil (Darlington, 1956) oder ob sie Parasiten sind (Oestergren, 1945), läßt sich heute noch nicht entscheiden.

Einen günstigen Effekt haben die B-Chromosomen zum Beispiel bei *Trillium grandiflorum* und bei *Mais*. Bei *Trillium grandiflorum* erhöhen sie sehr wahrscheinlich die Samenfertilität (Rutishauser, 1956). Beim *Mais* bewirken sie ein besseres Wachstum der Pollenschläuche (Roman, 1947).

Meistens ist ihr Effekt jedoch für die Pflanze ungünstig. Bei *Crepis syriaca* setzen die B-Chromosomen die Fertilität der Pflanze herab (Cameron, 1934). Das gleiche gilt für *Crepis capillaris* (Rutishauser, 1960b). Bei beiden *Crepis*-Arten ist der Effekt der B-Chromosomen kumulativ. Je mehr B-Chromosomen die Pflanze hat, um so mehr nimmt die Fertilität ab.

Obwohl die meisten B-Chromosomen einen ungünstigen Einfluß auf die Pflanze haben, werden sie nicht eliminiert. Es scheint, als habe sich in der Population ein Gleichgewicht eingestellt zwischen Pflanzen mit B-Chromosomen und solchen ohne B-Chromosomen (Battaglia, 1964). Ein Grund dafür liegt darin, dass sie vielfach

häufiger oder in grösserer Zahl in den Gameten vorkommen, als man aus ihrer Anzahl in der Keimpflanze erwarten würde. Die Ursachen für dieses stärkere Auftreten in den Gameten sind aber nicht in allen Pflanzen dieselben.

Man kann drei Möglichkeiten unterscheiden:

1. Endomitose oder gerichtete Verteilung der B-Chromosomen in Mitosen vor der Meiose, zum Beispiel bei *Crepis pannonica* und *Crepis conyzaefolia* (Fröst, 1960, 1962), bei *Haplopappus spinulosus* (Li und Jackson, 1961). Die Zellen mit der grösseren B-Chromosomen-Zahl bilden dann die Gameten.

2. Eine gerichtete Verteilung der B-Chromosomen in der Meiose. Dies ist hauptsächlich auf der weiblichen Seite beobachtet worden, zum Beispiel bei *Trillium grandiflorum* (Rutishauser, 1956), bei *Lilium callosum* (Kayano, 1957), bei *Plantago serraria* (Fröst, 1959). Die B-Chromosomen wandern hier vorzugsweise in diejenige Dyade, die den Embryosack bildet.

3. Eine gerichtete Verteilung der B-Chromosomen in einer Mitose nach der Meiose. Die B-Chromatiden trennen sich in der Anaphase nicht und wandern zusammen an einen Pol (Non-Disjunction). Auf der männlichen Seite ist dies zum Beispiel beobachtet worden bei *Sorghum* (Darlington und Thomas, 1941), beim *Mais* (Roman, 1947), bei *Secale* (Müntzing, 1946), auf der weiblichen Seite bei *Secale cereale* (Håkansson, 1948).

Daneben gibt es Pflanzen, deren Anzahl B-Chromosomen in den Geweben variiert, zum Beispiel *Epipactis atropurea* (Meili-Frei, 1966), *Achillea* (Ehrendorfer, 1961). Auch hier können in den Gameten mehr B-Chromosomen auftreten, als man erwarten würde.

Wiederum bei andern Pflanzen werden die B-Chromosomen aus einzelnen Geweben eliminiert, zum Beispiel bei *Sorghum* (Darlington und Thomas, 1941), bei *Poa alpina* (Müntzing, 1946a), bei *Xanthisma texanum* (Berger und Witkus, 1954). Die Elimination findet aber nur in Geweben statt, die keine Gameten bilden.

Wie verhalten sich nun die B-Chromosomen von *Crepis capillaris*?

## II. Methoden und Material

### a) Das Herstellen von Quetschpräparaten für die Chromosomenzählung

Die Meristemzellen wurden in einer 0,05 %-Colchizinlösung (Sandoz) 2–3 Std. vorbehandelt. Die Zellen wurden in Alkohol abs./Eisessig 3:1 fixiert und dann in 96% Alkohol übergeführt. Die Feulgenreaktion wurde nach Darlington und La Cour (1960) ausgeführt. Die Meristeme wurden in 45% Essigsäure gequetscht und analysiert.

### b) Das Färben und Schneiden der Blütenstände

Die Blütenstände wurden in Alkohol/Eisessig fixiert, über Alkohol abs. und Toluol in Paraffin übergeführt. Die in Paraffin eingebetteten Präparate wurden 10–13  $\mu$  dick geschnitten. Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin Heidenhain und zum Teil gegengefärbt mit Anilinblau (Gurr, 1965).

### c) Die Versuchspflanzen

Alle Versuchspflanzen mit B-Chromosomen erhielt ich von Prof. Rutishauser. Sie stammten von einer Pflanze aus der Umgebung von Schaffhausen ab und sind die Nachkommen der Pflanzen, mit denen Prof. Rutishauser (1960a) die genetischen Versuche durchführte. Auch die Pflanze mit den 3 B-Chromosomen stammte aus dieser Population. Zur Analyse der B-Chromosomen wurden die Blütenstände unter dem Präpariermikroskop zerlegt und anschliessend Quetschpräparate hergestellt. Die B-Chromosomen wurden nur in Mitoseplatten ausgezählt, die alle A-Chromosomen enthielten. Bei der Pflanze mit 3 B-Chromosomen wurde das Stengelmeristem an einer Stelle untersucht, die weiter vom Blütenstand entfernt war als bei den Pflanzen mit einem B-Chromosom. Das gilt auch für die Hochblätter in bezug auf die Achselknospen.

Die Pflanzen des Gibberellinversuches stammen aus der oben beschriebenen Population. Eine 0,04 %-Gibberellinsäurelösung ( $A_3$ ) wurde auf den Vegetationspunkt getropft. Ein Tropfen entspricht ungefähr 20  $\mu\text{g}$  Gibberellin. Der Blühversuch unter Langtagbedingungen wurde mit Pflanzen ausgeführt, die keine B-Chromosomen enthielten. Sie stammten aus Kreuzungen von *Crepis capillaris* mit hellen Blüten und solchen mit dunkeln Blüten. Die Pflanzen waren also nicht einheitlich in bezug auf ihre Erbeigenschaften. Auch diese Pflanzen erhielt ich von Prof. Rutishauser.

Die Pflanzen für den Kurztagversuch stammten aus der Umgebung von Zürich. Auch sie enthielten keine B-Chromosomen.

Die Pflanzen für die anatomische Untersuchung der Blütenentwicklung hatten nur zum Teil B-Chromosomen. Es wurde jedoch kein Unterschied in der Entwicklung des Blütenstandes zwischen Pflanzen mit und ohne B-Chromosomen gefunden.

Die *Crepis nicaeensis*-Pflanzen überliess mir ebenfalls Prof. Rutishauser. Ihre Herkunft ist unbekannt.

Die verwendeten Pflanzen, *Crepis capillaris* (L.) Wallr. und *Crepis nicaeensis* Balb., wurden anhand der Chromosomenzahl und der Chromosomenmorphologie nach Babcock (1947) bestimmt.

## III. Die Verteilung der B-Chromosomen in der Pflanze

### a) Untersuchung von Pflanzen mit einem B-Chromosom

#### 1. Das Verhalten der B-Chromosomen vom Keimling bis zur Blütenpflanze

Samen von Pflanzen mit einem B-Chromosom keimten im Januar. Alle 14 Tage wurde eine Pflanze fixiert und die Verteilung der B-Chromosomen in ihr untersucht. Der Keimling und die Rosettenpflanzen zeigten eine konstante Verteilung der B-Chromosomen in den Zellen der Wurzel und des Stengels. Dann traten plötzlich in einer Pflanze im Sprossvegetationspunkt 2 Zellen mit 2 B-Chromosomen auf. Es wurde daraufhin zum gleichen Zeitpunkt (Ende Mai) noch eine Pflanze untersucht. Auch bei ihr konnte man eine Zelle mit 2 B-Chromosomen feststellen. Bei einer dritten Pflanze waren nur Zellen mit 1 B-Chromosom im Vegetationspunkt vorhanden. Äusserlich konnte bei den Pflanzen, die Zellen mit 2 B-Chromosomen enthielten, kein Unterschied festgestellt werden. Bei der nächsten Untersuchung, 14 Tage später, bil-

deten einige der Versuchspflanzen Blütenstände aus. Die Instabilität der B-Chromosomen in den äusserlich vegetativen Pflanzen, nahe dem Zeitpunkt, bei dem einige Pflanzen zu blühen angefangen hatten, könnte mit dem Blühen zusammenhängen. Um eine genauere Aussage machen zu können, müsste man die Zeitspanne von der Umstimmung der Pflanze vom vegetativen in den blühenden Zustand bis zum Zeitpunkt der Ausbildung von sichtbaren Blütenständen kennen. Sie wurde bestimmt (Kap. V) und beträgt ungefähr 30–60 Tage. Diese abweichenden Zahlen der B-Chromosomen, wie sie in einigen Zellen von äusserlich vegetativen Pflanzen gefunden wurden, könnten die ersten Zeichen des späteren Blühens sein.

## 2. Die Verteilung der B-Chromosomen im Blütenstand

In den Blütenständen, die gebildet werden, findet man ein Mosaik aus Zellen mit 0, 1 und 2 B-Chromosomen. Selten (unter 1 %) findet man sogar Zellen mit 3 und 4 B-Chromosomen. Die Zellen mit 1 B-Chromosom überwiegen am Anfang. Bei den älteren Blüten, ungefähr im Zeitpunkt der Meiose in den Antheren, findet man aber mehr Zellen mit 2 B-Chromosomen, bis zu 80 %. Die Zahl der Zellen mit 1 B-Chromosom hat stark abgenommen, während ungefähr 10 % der Zellen keine B-Chromosomen enthalten. Dagegen sind im Stengel der Blütenstände hauptsächlich Zellen mit 1 B-Chromosom zu finden. Das gleiche gilt für die Hochblätter, in deren Achseln zum Teil neue Seitenknospen auswachsen. Die Grenze zwischen Blütenstand und Stengel ist unscharf. Einige Zellen mit 0 oder 2 B-Chromosomen, die ich zum Stengel gezählt habe, könnten noch zum Blütenstand gehören. Bei den Hochblättern könnten die Zellen mit 0 oder 2 B-Chromosomen von der Achselknospe stammen und nur beim Präparieren am Blattgrund haften geblieben sein. Ob Stengel und Hochblätter nur Zellen mit 1 B-Chromosom enthalten oder auch ein Mosaik aus Zellen mit verschiedenen B-Chromosomen-Zahlen bilden, kann genauer untersucht werden, wenn man Stengel mit gestreckten Internodien und Hochblättern erzeugen könnte, ohne dass gleichzeitig Blütenstände entstehen. Diese Frage wird im Kapitel IV untersucht. Dort wird gezeigt, dass im Stengel mit gestreckten Internodien, der aber keine Blütenstände bildet, nur Zellen mit 1 B-Chromosom vorkommen. Dieser Stengel trägt Blätter, die den Hochblättern ähnlich sind.

In Abbildung 1 (Rutishauser und Röthlisberger, 1966) ist die Verteilung der B-Chromosomen pro Zelle in den einzelnen Geweben einer Pflanze mit 1 B-Chromosom dargestellt.

Da in der Pflanze gleichzeitig Zellen mit 0 und 2 B-Chromosomen auftreten, könnte ein Zusammenhang zwischen den beiden Zelltypen bestehen, vermutlich folgender: Teilt sich eine Zelle mit einem B-Chromosom, so könnten sich zum Beispiel die B-Chromosomen verkleben und gemeinsam zu einem Pol wandern. Die entstehenden Tochterzellen hätten dann 0 oder 2 B-Chromosomen. Die Zellen mit 2 B-Chromosomen würden später den Hauptteil der Blüte bilden. Im Kapitel VI wird noch untersucht, ob es eine Zellschicht im Vegetationspunkt gibt, aus der zur Hauptsache die Blüten gebildet werden. In dieser Zellschicht könnte zum Beispiel die Non-Disjunction stattfinden. Die Verteilung der B-Chromosomen ist in Quetschpräparaten bestimmt worden, so daß nichts über die gegenseitige Lage der einzelnen Zellen ausgesagt werden kann. Die Zellen mit 3 und 4 B-Chromosomen zeigen, dass innerhalb der Blütenstände diese gerichtete Verteilung wiederholt vorkommen muss.

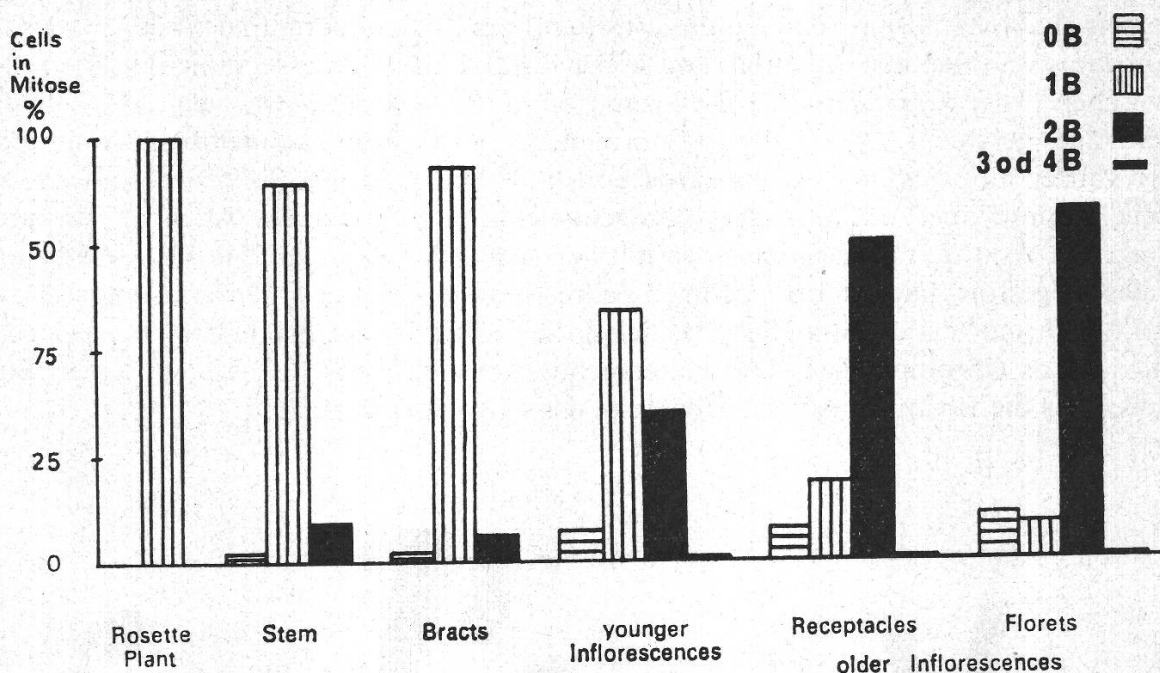


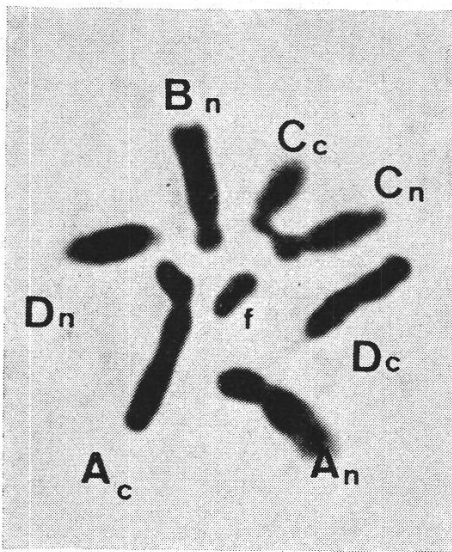
Abbildung 1

Die Verteilung der B-Chromosomen in *Crepis capillaris* (aus Rutishauser und Röthlisberger, 1966)

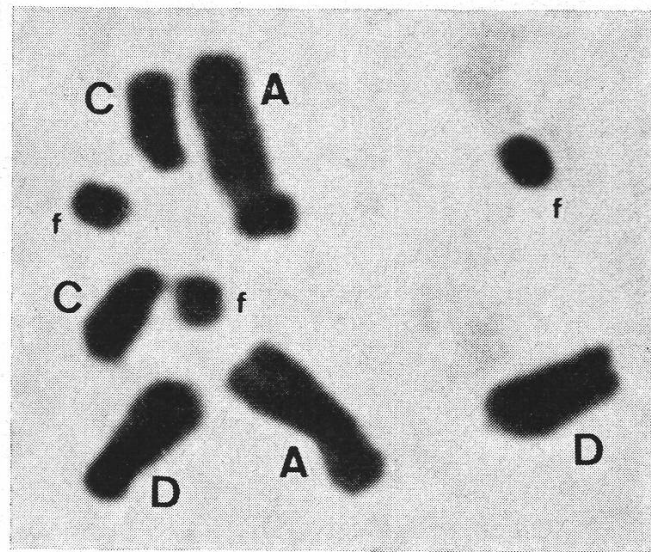
b) *Crepis capillaris* × *Crepis nicaeensis*

Nahe genetisch verwandt mit *Crepis capillaris* ist *Crepis nicaeensis*. Die beiden *Crepis*-Arten lassen sich gut kreuzen, wenn man *Crepis capillaris* als Mutterpflanze nimmt. Die reziproke Kreuzung geht in der Praxis schlechter, da *Crepis nicaeensis* viel weniger selbststeril ist als *Crepis capillaris*. *Crepis nicaeensis* hat 8 Chromosomen. Bei der Kreuzung entsteht also ein Bastard mit 7 Chromosomen, der aber steril ist. Je 3 dieser 7 Chromosomen haben mehr oder weniger homologe Partner. Diese sind die Chromosomen A, C, D von *Crepis capillaris* und die entsprechenden Chromosomen A, C, D von *Crepis nicaeensis* (Abb. 2). Für das Chromosom B von *Crepis nicaeensis* gibt es keinen Partner. Seine Gene sind bei *Crepis capillaris* auf die Chromosomen A, C und D verteilt (Grob, 1966). *Crepis capillaris* könnte direkt aus *Crepis nicaeensis* entstanden sein. Wahrscheinlicher ist aber, dass beide eine gemeinsame Vorläuferart haben (Grob, 1966). *Crepis capillaris* scheint ein Endglied in der Evolution der Gattung *Crepis* darzustellen (Babcock, 1947). Bei der Entstehung von *Crepis capillaris* könnte das Chromosom B der Vorläuferpflanze, welches ungefähr dem von *Crepis nicaeensis* entspricht, durch Translokationen seine Gene an die andern Chromosomen abgegeben haben. Seine beiden Arme wurden dadurch immer kleiner, so dass schliesslich vom Chromosom B nur zwei kurze Arme und das Zentromer zurückblieben. Bei der heutigen Art *Crepis capillaris* wäre auch noch dieser letzte Rest des Chromosoms B verlorengegangen. Sind nun die B-Chromosomen von *Crepis capillaris* ein Überrest des Chromosoms B? Wie verhält sich nun das Chromosom B von *Crepis nicaeensis* im Zellmilieu von *Crepis capillaris*? Paart sich das B-Chromosom in der Meiose mit dem Chromosom B? Übt das Chromosom B auf die B-Chromo-

somen einen stabilisierenden Einfluss während der Blütenbildung aus, oder wird das Chromosom B bei der Blütenbildung selber instabil? Die Untersuchung der Bastarde zwischen *Crepis capillaris* mit 1 B-Chromosom und *Crepis nicaeensis* zeigt, dass nichts derartiges geschieht. Die Zahl der 7 normalen oder A-Chromosomen bleibt während der ganzen Entwicklung des Bastards konstant. Die Zahl der B-Chromosomen pro Zelle beginnt aber während der Blütenentwicklung zu variieren. Auch im Bastard steigt die Zahl der B-Chromosomen mit dem Alter der Blüte an. Die Meiose ist zum Teil sehr gestört. Die B-Chromosomen paaren mit keinem der A-Chromosomen. Man stellt höchstens «stickiness» fest, das heisst die Enden der B-Chromosomen verkleben mit andern Chromosomen. Die Untersuchung des Bastards liefert also keinen Beweis, dass die B-Chromosomen Überreste des Chromosoms B sind.



2



3

Abbildung 2

Mitose einer Zelle des Wurzelmeristems des Bastards *Crepis capillaris* ( $A_c C_c D_c$ ), *Crepis nicaeensis* ( $A_n B_n C_n D_n$ ) mit einem B-Chromosom ( $3000\times$ )

Abbildung 3

Mitose einer Zelle des Wurzelmeristems von *Crepis capillaris* mit dem Standardkomplement AA, CC, DD und 3 B-(f)-Chromosomen ( $3500\times$ )

### c) Die Untersuchung einer Pflanze mit 3 B-Chromosomen

In einer Pflanze mit 1 B-Chromosom pro Zelle findet man in Blüten eine Häufung der Zellen mit der doppelten B-Chromosomen-Zahl. Findet diese Verdoppelung auch bei Pflanzen mit einer grösseren Anzahl von B-Chromosomen statt? Zur Beantwortung dieser Frage ist noch eine Pflanze mit 3 B-Chromosomen untersucht worden. Die Tabelle 1 zeigt das Ergebnis dieser Untersuchungen. Man sieht drei Maxima in den Blütenständen, ein kleines bei den Zellen ohne B-Chromosomen, ein grösseres mit 6 B-Chromosomen pro Zelle und eines bei den ursprünglichen Zellen mit 3 B-Chromosomen. Daneben gibt es wenige Zellen mit 1, 2, 4 und 5 B-Chromosomen. Die drei Maxima sprechen dafür, dass das Mosaik der B-Chromosomen-Verteilung durch eine Non-Disjunktion entsteht. Die Zelle mit 3 B-Chromosomen wird sich sehr



Tabelle 1

Verteilung der B-Chromosomen in den Zellen einer Pflanze mit 3 B-Chromosomen im vegetativen Zustand

	Anzahl der B-Chromosomen pro Zelle							Total ausgezählte Zellen (100 %)
	0	1	2	3	4	5	6	
Hochblätter	–	–	1	127	–	–	2	130
Stengel	1	–	–	130	–	–	1	132
Blütenstände bis ½ mm hoch	19 (12)	–	–	106 (68)	–	1	29 (19)	156*
Blütenstände von ½–1 ½ mm Höhe	45 (14)	1	1	163 (50)	3	1	111 (34)	325
Blütenstände von 1 ½–2 mm Höhe:								
Hüllblätter	22 (16)	–	–	64 (48)	1	–	47 (36)	134
Fruchtboden	7 (5)	1	–	81 (62)	2	1	40 (31)	131
Blüten	15 (10)	1	–	69 (49)	2	1	54 (38)	142
Blütenstände von 2–3 mm Höhe:								
Hüllblätter	16 (8)	3	–	105 (53)	1	–	73 (37)	198
Fruchtboden	12 (5)	1	–	111 (47)	2	1	110 (46)	237
Blüten***	48 (11)	1	1	122 (29)	1	2	250 (59)	426**
								2011

() = Prozentzahlen über 3 %

\* = zusätzlich eine Zelle mit 11 B-Chromosomen

\*\* = zusätzlich eine Zelle mit 9 B-Chromosomen

\*\*\* = in einigen der untersuchten Blüten findet die Meiose in den Antheren statt

wahrscheinlich in Zellen mit 0 und 6 B-Chromosomen teilen. Die gefundenen Zellen mit 9 und 11 B-Chromosomen weisen darauf hin, dass auch hier die Non-Disjunction mehrmals auftreten kann. Die Zellen mit 1, 2, 4 und 5 Chromosomen wären auf eine unvollständige Non-Disjunction der B-Chromosomen zurückzuführen. Die Zellen mit der verdoppelten B-Chromosomen-Zahl nehmen hier nicht so stark zu wie bei den Pflanzen mit 1 B-Chromosom. Möglicherweise sind die Zellen mit 2 B-Chromosomen denen mit 1 B-Chromosom überlegen, indem zum Beispiel ihr Mitosezyklus schneller abläuft. Dieser Vorteil wäre dann auch die Ursache der starken Zunahme der Zellen mit 2 B-Chromosomen. Zwischen den Zellen mit 3 und 6 B-Chromosomen wäre dieser Unterschied nicht mehr so gross und dadurch die Zunahme der Zellen mit 6 B-Chromosomen gegenüber jenen mit 3 B-Chromosomen nicht mehr so ausgeprägt. Eine andere Erklärung wäre, dass die Verteilung der B-Chromosomen von den normalen Chromosomen aus genetisch gesteuert wird. Dafür sprechen Kreuzungen, die in unserem Institut mit einer anderen Linie von *Crepis capillaris* mit B-Chromosomen ausgeführt worden sind (Schweizer, unveröffentlicht). Bei einigen der untersuchten Pflanzen scheint praktisch kein Verstärkermechanismus bei den B-Chromosomen stattzufinden, zum Teil kommen sie in der F<sub>1</sub> sogar in kleinerer Anzahl vor, als er-

wartet wird. Dieses anormale Verhalten ist gleichzeitig mit einer Paarungsstörung der Chromosomen C in der Mutterpflanze verbunden.

#### IV. Die Stengelbildung

*Frage:*

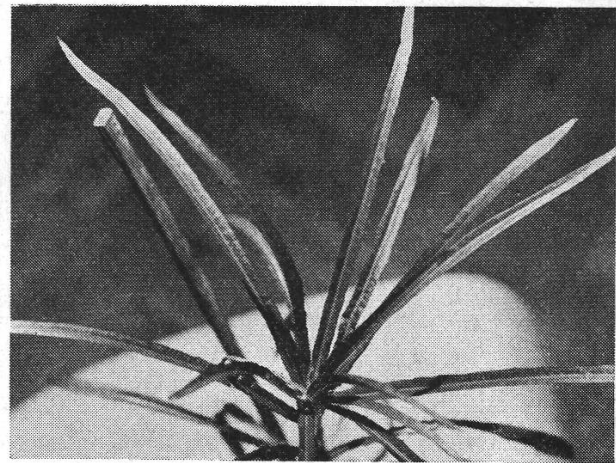
Lässt sich die Bildung eines Stengels mit gestreckten Internodien, wie sie bei der blühenden Pflanze auftritt, unabhängig von der Blütenbildung induzieren?

*a) Einleitung*

Pflanzen, bei welchen die Tageslänge bei der Blütenbildung eine Rolle spielt, lassen sich vereinfacht in zwei Gruppen aufteilen: In Kurz- und Langtagpflanzen. Bei vielen Langtagpflanzen lässt sich, im Gegensatz zu den Kurztagpflanzen, die Photoinduktion der Blütenbildung durch Gibberellin ersetzen. Viele Langtagpflanzen, wie *Crepis capillaris*, bilden vegetativ eine Rosette. Erst beim Blühen entsteht ein Stengel mit gestreckten Internodien, der die Blütenstände trägt. Je nach Pflanzenart und dem zugegebenen Gibberellintyp entsteht ein Stengel, und die Pflanze beginnt auch zu blühen, oder der Stengel wächst aus, ohne dass die Pflanze gleichzeitig blüht (Michniewicz M. und A. Lang, 1962). Die Wirkung der Gibberelline ist also nicht immer die gleiche.



4



5

Abbildung 4

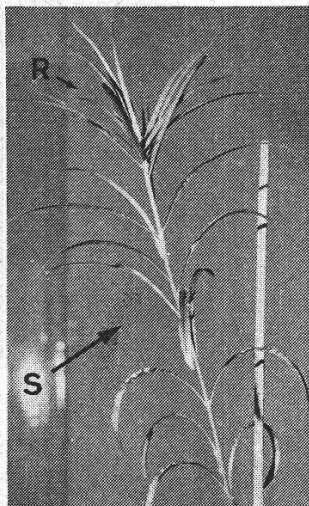
Blätter einer vegetativen Rosettenpflanze von *Crepis capillaris*

Abbildung 5

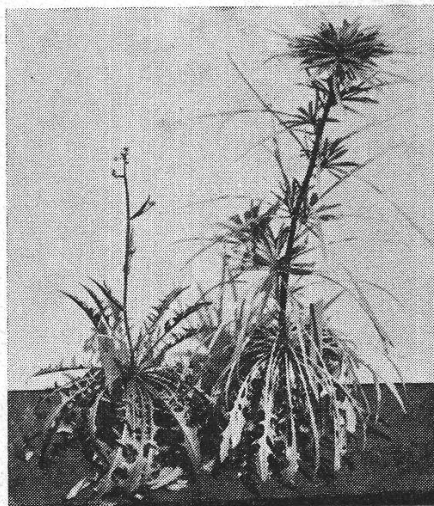
Blätter einer mit Gibberellin behandelten Pflanze

b) Die Wirkung von Gibberellinsäure auf die Form von *Crepis capillaris*

Ein Tropfen einer 0,04%-Gibberellinsäurelösung in Wasser (entspricht ungefähr  $20 \mu\text{g}$  Gibberellinsäure) wird dem Vegetationspunkt äusserlich wiederholt unter Kurztagbedingungen zugegeben. 24–48 Std. nach der ersten Dosis richten sich die jungen Blätter auf. Bei älteren Blättern hat das Gibberellin keine Wirkung. Genau gleich verhalten sich unbehandelte Pflanzen, wenn sie zu blühen beginnen. Die neugebildeten Blätter der mit Gibberellin behandelten Pflanzen sind nicht mehr buchtig gezähnt, sondern einfacher, langgestreckt, schmal und ohne Einbuchtungen, also lanzettlich (Abb. 4 und 5). Bei kleineren Mengen von Gibberellinsäure hört die Wirkung in diesem Stadium wieder auf. Es dauert ungefähr 10–30 Tage, danach bilden sich wieder normale, gezähnte, vegetative Blätter. Die Wuchsform der Pflanze ist während der ganzen Behandlung mit kleinen Mengen Gibberellinsäure rosettig. Nach grösserer Gibberellindosis dauert die Wirkung länger an. Nach 9–15 Tagen vom Versuchsbeginn an bildet sich ein unverzweigter Stengel, der je nach der zugegebenen Menge Gibberellinsäure mehr oder weniger in die Höhe wächst (Abb. 6). Der neugebildete Stengel ist beblättert. Alle seine Blätter sind schmal, länglich und ohne Einbuchtungen. Ungefähr die gleiche Form haben auch die Hochblätter der unbehandelten Pflanze, wenn diese blüht (Abb. 10). Die Blätter der Gibberellinpflanzen sind aber länger als die der unbehandelten blühenden Pflanze. Die durch die Gibberellinsäure induzierte Form der Pflanze ist nicht von Dauer. Die Wirkung des Hormons klingt etwa  $1\frac{1}{2}$ –2 Monate nach der letzten Zugabe wieder ab. Das Stengelwachstum hört auf. Etwas später werden die Blätter wieder gezähnt. Sie nehmen die Gestalt der Rosettenblätter an. So entsteht an der Stengelspitze eine gleiche Rosette wie früher



6



7

Abbildung 6

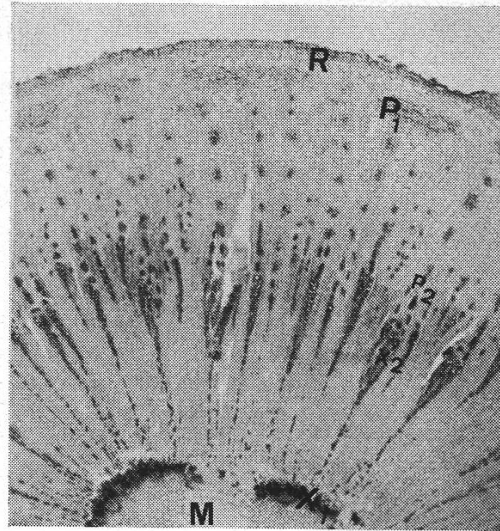
Eine mit Gibberellin behandelte vegetative Pflanze mit Stengel (S) mit gestreckten Internodien. Sie bildet an der Spitze wieder eine Rosette (R). Gibberellinbehandlung wie die zweite Gruppe der Tabelle 2

Abbildung 7

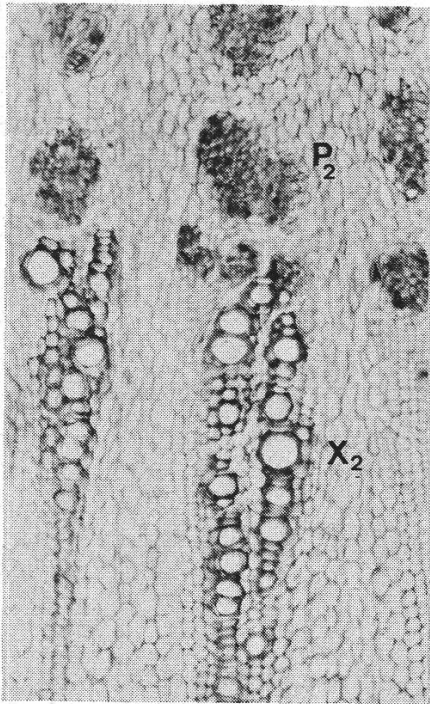
Eine mit Gibberellin behandelte Pflanze, die nach der Behandlung am Stengel mit gestreckten Internodien Rosetten entwickelt hat. Zum Vergleich links eine unbehandelte Pflanze, die zu blühen beginnt. Gibberellinbehandlung wie die zweite Gruppe der Tabelle 2



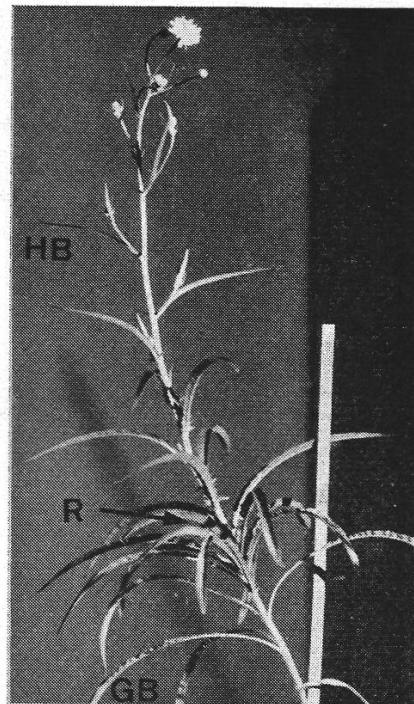
8



9a



9b



10

Abbildung 8

Eine mit Gibberellin behandelte Pflanze mit ausgeprägtem Dickenwachstum im Stengel (S) unterhalb der Luftrosette. Ungefähr ein Jahr nach dem Versuch

Abbildung 9a/b

Ausschnitt aus einem Querschnitt eines Stengels einer Pflanze wie in Abbildung 8. M Mark, R Rinde, X<sub>1</sub> primäres Xylem, P<sub>1</sub> primäres Phloem, X<sub>2</sub> sekundäres Xylem, P<sub>2</sub> sekundäres Phloem. Die Grenze zwischen Xylem und Phloem ist eine Zickzacklinie (6 ×/100 ×)

Abbildung 10

Eine mit Gibberellin behandelte Pflanze, die eine Luftrosette (R) gebildet hat und nachher anfängt zu blühen. Man beachte die Ähnlichkeit zwischen den unter Gibberellineinfluss gebildeten Blättern (GB) unterhalb der Rosette (R) und den Hochblättern (HB) der blühenden Pflanze

am Boden. Dieser Schopfhabitus (Luftrosette) bleibt so lange erhalten, als die Pflanze nicht blüht (Abb. 7). Die Blätter am Stengel zwischen der alten und neuen Rosette fallen mit der Zeit ab. Der Stengel beginnt langsam in die Dicke zu wachsen. Dieses Dickenwachstum ist sekundärer Art. Ein Kambium bildet neben Parenchymzellen nach aussen Bast und nach innen Holz. Dieses starke sekundäre Dickenwachstum (Abb. 9) tritt bei *Crepis capillaris* normalerweise nicht auf. Im Endresultat gleicht diese Gibberellinpflanze, wenn sie längere Zeit nicht blüht, einem Schopfbaum, eine Wuchsform, die in den Tropen häufig vorkommt (Abb. 8).

Alle gibberellinbehandelten Pflanzen, die später blühen, entwickeln zuerst diese Luftrosette und erst dann die Blütenstände (Abb. 10). Dies gilt auch für Pflanzen, die stark auf Gibberellinsäure ansprechen und nach der Behandlung zu blühen beginnen (Tabelle 2).

Tabelle 2

Übersicht der Art und Dauer der Gibberellinbehandlung (GA = Gibberellinsäure A<sub>3</sub>)

Pflanzen Nrn.	Einzelne GA-Dosis pro Gabe	Anzahl GA-Gaben	Intervall in Tagen	Dauer der Behandlung in Tagen	Gesamte gegebene GA-Menge
1- 2	—	—	—	—	—
3- 8	20 µg	20	1	19	400 µg
9-14	20 µg	10	2	19	200 µg
15-20	20 µg	7	3	19	140 µg
21-26	20 µg	5	4	17	100 µg
27-32	20 µg	4	5	16	80 µg

### c) Gibberellinsäure und Stengelwachstum

Der Zweck der folgenden Versuche ist, herauszufinden, ob die Pflanze bei hohen oder niedrigen Konzentrationen zu blühen beginnt. Die Versuche sind in Tabelle 2 und 3 dargestellt. Der Versuch zeigt, dass Gibberellinsäure *Crepis capillaris* nicht primär zum Blühen bringt, weder bei unerschwelligen Dosen noch bei grossen Mengen. Bei letzteren wird der Stengel so lang, dass er nicht mehr ohne Stütze aufrecht stehen kann. Wenn einzelne Pflanzen nach 81 Tagen blühen, so scheinen dafür die Langtagbedingungen des Monats Mai verantwortlich zu sein. Weniger wahrscheinlich ist, dass es sich dabei um eine Nachwirkung der Gibberellinsäure handelt. Bevor diese Pflanzen blühen, haben sie eine kleine Luftrosette gebildet (Abb. 10).

### d) Die Verteilung der B-Chromosomen in den gibberellinbehandelten Pflanzen

Es wurden 14 gibberellinbehandelte Pflanzen auf die Verteilung der B-Chromosomen hin untersucht. In den Hochblättern und im Stengelmeristem der gibberellinbehandelten Pflanzen haben alle Zellen die gleiche Anzahl von B-Chromosomen wie in ihren Wurzeln. Die Anzahl der B-Chromosomen ist in allen Zellen der ganzen Pflanze die gleiche. Die Gibberellinsäure allein bewirkt also keine Mosaikverteilung der B-Chromosomen.

Tabelle 3

Länge des vegetativen Stengels der Versuchspflanzen von Tabelle 2 (in cm)

Pflanzen Nrn.	6. März 0. Tag	30. März 24. Tag	8. April 33. Tag	24. Mai (Datum) 79. Tag
3	Ro	9	23	- blüht
4	Ro	3	11	14
5	Ro	2,5	9	- blüht
6	Ro	6	20	34
7	Ro	3	12	13
8	Ro	Ro	5	7
9	Ro	3	11	11
10	Ro	2,5	10	11
11	Ro	2	5	12
12	Ro	3	9	11
13	Ro	11	30	- blüht
14	Ro	2	7	18
15	Ro	3	8	8
16	Ro	3	9	12
17	Ro	5	11	- blüht
18	Ro	12	19	- blüht
19	Ro	2	4	5
20	Ro	Ro	2,5	†
21	Ro	5	8	9
22	Ro	2	3	†
23	Ro	4	5	- blüht
24	Ro	3	5	5,5
25	Ro	2	3	4
26	Ro	2	3	4
27	Ro	Ro	2	3
28	Ro	Ro	Ro	2
29	Ro	Ro	Ro	Ro
30	Ro	Ro	Ro	Ro
31	Ro	3	7	7
32	Ro	2	3	4
1	Ro	Ro	Ro	Ro
2	Ro	Ro	Ro	Ro

Ro = Rosette (Länge = 0)

## e) Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse über die Stengelbildung

Die Gibberellinversuche bei *Crepis capillaris* zeigen, dass das Wachstum des Stengels mit gestreckten Internodien und den für ihn charakteristischen Hochblättern ein vom Blühen unabhängiger Vorgang ist. Sachs und Mitarbeiter (1959/60) haben an *Samolus parviflorus* und an *Chrysanthemum morifolium* das Stengelwachstum näher untersucht. Sie konnten zeigen, dass dafür nicht das Scheitelmeristem, sondern ein subapikales Meristem verantwortlich ist. In diesem subapikalen Meristem finden Zellteilung und Zellstreckung statt. Diese und weitere Arbeiten zeigen, dass das subapi-

kale Meristem eine allgemeine Bedeutung für das Stengelwachstum hat. Sachs (1965) schreibt zusammenfassend: "It cannot be too strongly emphasized that high rates of stem elongation for relatively long periods are dependent upon extensive zones of meristematic activity. For reasons of space alone, the primary elongating meristem must be located in the subapical regions. There appears to be a division of labor between the eumeristem and primary elongating meristem in many, if not all, plants. The former is responsible for most of the organogenic phenomena normally associated with shoot morphogenesis, and the latter, as the name implies for stem elongation."

Auch die B-Chromosomen-Verteilung in blühenden und gibberellinbehandelten Pflanzen weist auf das Vorhandensein eines stengelbildenden Meristems hin. Nur in den Blütenständen, hauptsächlich in der Blüte, findet sich ein Mosaik in der B-Chromosomen-Verteilung, während im Stengelgewebe die B-Chromosomen-Anzahl praktisch konstant ist.

Bisher haben alle untersuchten *Crepis*-Arten auf Gibberellinsäure mit Blüten reagiert. Untersucht wurden *Crepis leontodontoides* (Lona, 1956), *Crepis tectorum* (Lang, 1957), *Crepis parviflora* (Michniewicz M. und A. Lang, 1962). Letztere schreiben: "In *Crepis* it appeared that any degree of stem elongation was associated with flower initiation, indicating that in this plant the two phenomena are very closely linked." Nicht alle *Crepis*-Arten reagieren also gleich auf Gibberelline, was bei der verschiedenen Verbreitung und dem Artenreichtum der Gattung *Crepis* nicht verwunderlich ist. Interessanterweise bleibt beim Längenwachstum des Stengels durch Gibberellinsäure sein Durchmesser ungefähr gleich. Erst wenn das Längenwachstum beendet ist, beginnt der Stengel langsam in die Dicke zu wachsen. Ob dieses Dickenwachstum direkt mit der Gibberellinbehandlung zusammenhängt, habe ich nicht untersucht. Kiermayer (1959) hat eine Xylembildung unter Gibberellineinfluss bei *Solanum nigrum* festgestellt, wobei aber kein neues Phloem gebildet worden ist.

## V. Die Induktion des Blütenstandes

*Fragen:*

1. Ist *Crepis capillaris* eine Langtagpflanze?
2. Wie lange dauert es, bis unter Langtagbedingungen die Pflanze einen Blütenstand entwickelt?
3. Warum blüht die Pflanze weiter, auch wenn der äussere Reiz dazu fehlt?

### a) Der Umweltseinfluss

Bald nach der Keimung bildet die junge Pflanze eine Rosette und wächst so lange als Rosettenpflanze weiter, bis sie durch einen äusseren Stimulus zum Blühen angeregt wird. Dann blüht sie, bis sie durch äussere Einwirkungen zugrunde geht, etwa durch Kälte, Trockenheit, Infektionen usw. Im Treibhaus können aber unter gewissen Bedingungen neben den Blütenständen in den Achseln der Hochblätter auch wieder Blattrosetten auftreten. In der Natur habe ich so etwas nicht beobachten können.

*Crepis capillaris* beginnt an ihren natürlichen Standorten etwa anfangs Juni zu blühen. Das Blühen dauert bis zu ihrem Absterben an. Im Oktober trifft man nur

noch vereinzelt blühende Pflanzen. Der Stengel der blütentragenden Pflanze ist sehr kälteempfindlich, im Gegensatz zur Bodenrosette, die den Winter gut übersteht. Hat die Pflanze einmal den Blütenstand entwickelt, so ist sie unter natürlichen Bedingungen nicht mehr fähig, eine Bodenrosette zu bilden, und stirbt bei hereinbrechender Kälte ab. Im Treibhaus blühen die Pflanzen aber den ganzen Winter durch. Sie werden dort bei guter Pflege sogar mehrjährig. Mein ältestes Exemplar erreichte das für *Crepis capillaris* biblische Alter von 3 ½ Jahren. Die Todesursache der Treibhauspflanzen ist meistens eine Wurzelhalsfäulnis.

#### b) Der Blühversuch

Das Auftreten der Blütenstände in der Natur erst anfangs Juni und die Beeinflussung der Stengelentwicklung durch Gibberellinsäure machen wahrscheinlich, dass Langtagbedingungen den äusseren Blühreiz bilden. Der folgende Versuch soll dies abklären.

Im Januar ausgekeimte Pflanzen sind anfangs April ins Freie verpflanzt worden. Eine erste Gruppe von 400 Pflanzen stand von Anfang unter natürlicher Tageslänge (Kontrolle). Diese haben alle Mitte Juni geblüht. Die restlichen Pflanzen wurden in drei Gruppen geteilt. Um jede der drei Gruppen habe ich ein Gestell mit festverankerten Seitenwänden gebaut und mit schwarzen Plastiktüchern überzogen. Der Deckel lässt sich leicht zurückrollen, so dass die Pflanzen je nach Belieben dem Tageslicht ausgesetzt werden können. In diesen drei Kästen wurden die Pflanzen zuerst unter Kurztag aufgezogen (8 Std. Tageslicht, von 09.00 bis 17.00 Uhr). Unter diesen Bedingungen blühten die Pflanzen nicht, im Gegensatz zu den Kontrollpflanzen. Sobald die Pflanzen der natürlichen Tageslänge ausgesetzt wurden (Gruppe 1 am 9. 7., Gruppe 2 am 25. 7., Gruppe 3 am 9. 9.), sind die Verdunklungsgehäuse wieder entfernt worden. Zu diesem Zeitpunkt blühten im ersten Kasten keine Pflanzen, im zweiten Kasten 15 und im dritten Kasten 5 Pflanzen. Dieses verfrühte Blühen könnte auf unentdeckte lichtdurchlässige Stellen der Kästen zurückgeführt werden, das gleiche dürfte auch für jene Pflanzen zutreffen, die schon 20 Tage nach Versuchsbeginn blühten.

Der erste Kasten mit 140 Pflanzen erhielt ab 9. Juli Normaltagbedingungen. Die Tageslänge entspricht ungefähr der des 1. Juni. 20 Pflanzen blühten schon nach 20 Tagen. Nach 30 Tagen wuchs die Zahl der Pflanzen, die zu blühen begannen, stark an. Nach 60 Tagen blühten die meisten Pflanzen, nämlich 118. Von den restlichen 22 Pflanzen blühten bis zum 9. November noch 9; die 13 übrigen sind während des ganzen Versuches vegetativ geblieben.

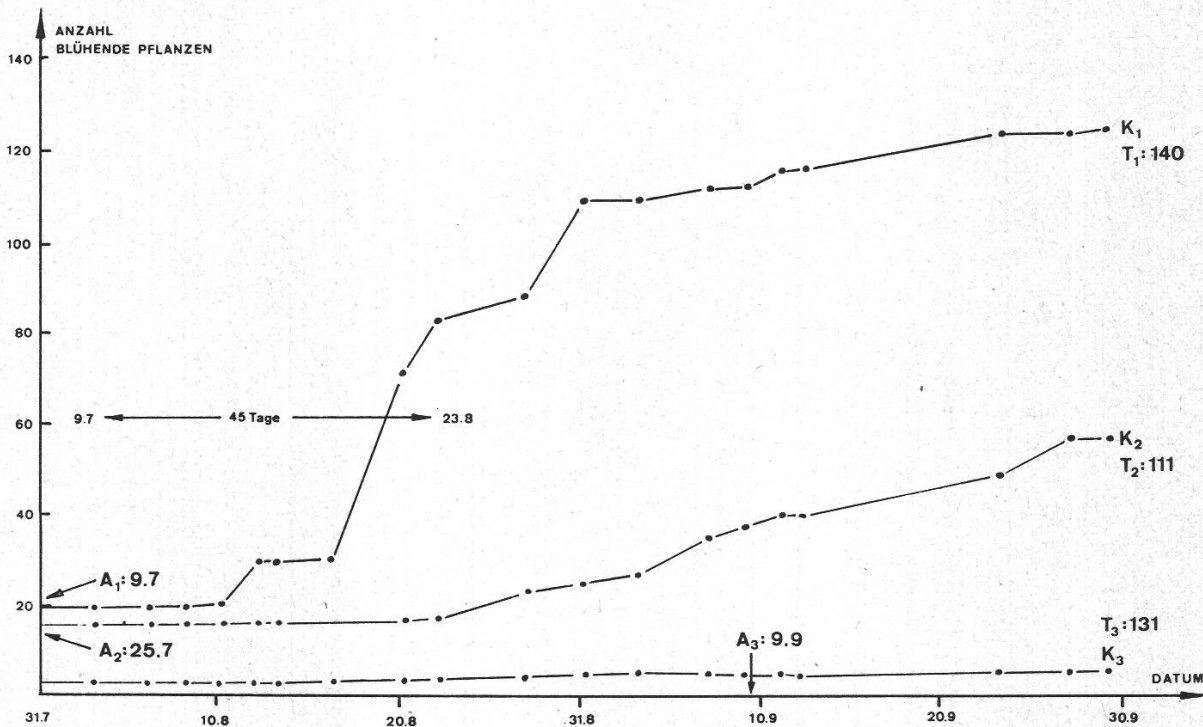
Im zweiten Kasten mit 120 Pflanzen sind während des Versuches 9 gestorben. Die restlichen 111 Pflanzen erhielten ab 25. Juli Normaltag. Nach 20 Tagen blühten 17 Pflanzen. Nach 30 Tagen beginnen auch einige der übrigen Pflanzen zu blühen, und auch nach 70 Tagen waren es erst 57, also weniger als die Hälfte aller Pflanzen. Am 9. November, 3 ½ Monate nach Versuchsbeginn, blühten 69, während 42 vegetativ geblieben sind.

Der dritte Kasten enthielt 135 Pflanzen, von denen 4 während des Versuches eingegangen sind. Die Gruppe ist bis zum 9. September unter Kurztag gehalten worden, also 8 Std. Beleuchtungsdauer täglich. Unter diesen Bedingungen haben 5 Pflanzen geblüht; bis zum 9. November, 2 Monate später, noch 6 weitere. 120 Pflanzen sind vegetativ geblieben.



Tabelle 4

Blühversuche mit *Crepis capillaris* bei drei verschiedenen natürlichen Tageslängen. Nach Versuchsbeginn ( $A_1, A_2, A_3$ ) standen die Pflanzen unter natürlicher Tageslänge; vorher erhielten sie Kurztage (8 Std.).  $T_1, T_2, T_3$  = Total der Pflanzen der drei Gruppen ( $K_1, K_2, K_3$ )



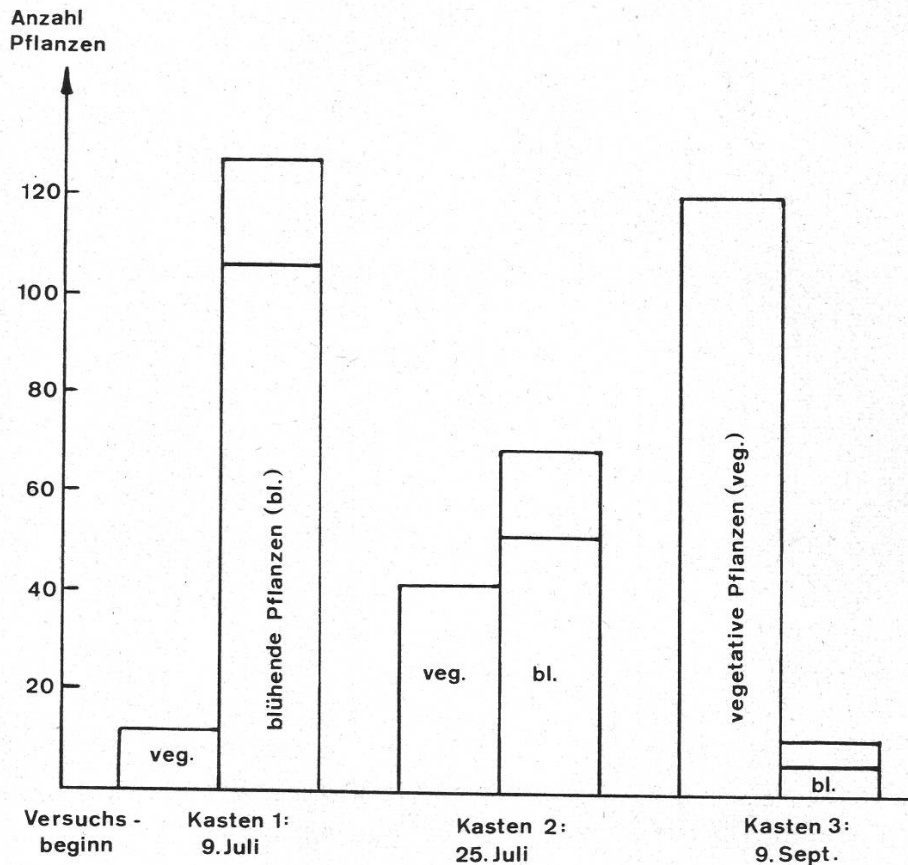
Die Ergebnisse dieser drei Versuche sind in Tabelle 4 und 5 aufgezeichnet. Tabelle 6 gibt noch die Tageslänge während der Versuchsperiode an.

### c) Diskussion der Ergebnisse des Blühversuches

Nach diesen Ergebnissen ist *Crepis capillaris* eine Langtagpflanze. Ob noch andere Faktoren als die Tageslänge beim Blühen einen Einfluss haben, wurde nicht untersucht. Bei Langtagbedingungen ab 9. Juli blühen von 140 Pflanzen 127, ab 25. Juli von 111 Pflanzen 69, ab 29. September von 131 Pflanzen nur noch 11. Der Anteil der Pflanzen, die mit abnehmender Tageslänge noch blühen, nimmt schnell ab. Dies ist nicht erstaunlich, wenn man bedenkt, dass die Tageslänge des 20. Juli ungefähr der des 20. Mai entspricht, also einer Tageslänge, bei der die Pflanzen normalerweise noch nicht blühen. Dieses Verhalten erklärt auch, warum *Crepis capillaris* eine ein- oder zweijährige Pflanze sein kann. Die ersten Samen, die im Juni und anfangs Juli auskeimen, können noch im Juli und anfangs August zum Blühen stimuliert werden. Dies sind die einjährigen Pflanzen, welche im nächsten Winter absterben. Dagegen kommen Pflanzen aus Samen, die später keimen, zum grössten Teil nicht mehr zum Blühen, sondern überwintern als Rosettenpflanzen und blühen erst im Juni des nächsten Jahres. Dies erklärt auch, warum in den Versuchen von Wanner und Bruhin (1950) *Crepis capillaris* nicht geblüht hat. Die Tageslänge des Septembers ist für diese Art zu kurz, im Gegensatz zu *Crepis tectorum*, für die die Septembertageslänge zum Blühen genügt. Als noch extremeres Beispiel sei *Crepis zacintha* erwähnt, die eine Neutral-

Tabelle 5

Anzahl blühender (bl.) und vegetativer (veg.) Pflanzen am 9. November. Bei den blühenden Pflanzen sind an der Spitze die Pflanzen durch einen Strich abgetrennt, welche schon bei 20 Tagen nach Versuchsbeginn blühten



tagpflanze zu sein scheint. Zu welcher Jahreszeit ich sie im Treibhaus habe auskeimen lassen, immer hat sie etwa 3 Monate später geblüht. Die physiologischen Blühbedingungen sind also innerhalb der Gattung *Crepis* verschieden. Diese Unterschiede könnten mit der verschiedenen geographischen Verbreitung der drei Arten zusammenhängen. Die Versuche zeigen ausserdem, dass innerhalb der Art *capillaris* die für die Blüteninduktion benötigte Tageslänge für die einzelnen Individuen stark schwankt.

#### d) Die Induktionszeit

Die Zeit zwischen äusserem Blühreiz und der Blütenbildung ist nicht konstant. An *Xanthium* hat Salisbury (1963) gezeigt, dass sie unter optimalen Bedingungen am kürzesten ist. Je weiter die Bedingungen sich vom Optimum entfernen, desto länger wird die Induktionszeit. Der erste Versuch vom 9. Juli kommt den optimalen Verhältnissen am nächsten. Hier beginnt nach 30 Tagen die Zahl der Pflanzen, die zu blühen anfangen, stark anzusteigen. Dieser Anstieg hört nach 60 Tagen wieder auf (Tab. 4). Die meisten Pflanzen beginnen also 30–60, im Mittel ungefähr 45 Tage nach Versuchsbeginn, zu blühen. Im Versuch habe ich eine Pflanze als blühend bezeichnet, sobald der Stengel mit den Blütenständen 1 cm lang war. Dieses Stadium entspricht ungefähr

Tabelle 6

Sonnenscheindauer und Zeit zwischen Morgen- und Abenddämmerung während der Versuchsperiode. Zum Vergleich sind die entsprechenden Daten bei zu- und abnehmender Tageslänge angegeben. Der Messort, die alte Meteorologische Zentralanstalt Zürich an der Gloriosastrasse, ist ungefähr 500 m vom Versuchsfeld entfernt. Die Daten sind aus einer graphischen Darstellung aus Uttinger und Schüepp (1950) auf eine halbe Stunde genau herausgelesen. Die ausgezogenen Linien betreffen die Zeit vom Versuchsbeginn bis zum Blühen. Die gestrichelten Linien geben die Zeit an, innerhalb welcher die meisten Pflanzen des Versuches zu blühen angefangen haben. K = Kasten

Datum	Mögliche Sonnenscheindauer Std.	Zeit zwischen Morgen- und Abenddämmerung Std.			Datum
10. März	11	12 ½		△	1. Oktober
20. März	11 ½	13 ¼		△	20. September
1. April	12	13 ¾		△	10. September
10. April	12 ½	14 ½		△	1. September
20. April	13	15		△	20. August
1. Mai	13 ½	15 ½		△	10. August
10. Mai	14	16		△	1. August
20. Mai	14 ¼	16 ½		△	20. Juli
1. Juni	14 ½	17		△	10. Juli
10. Juni	14 ¾	17 ¼		△	1. Juli
20. Juni	15	17 ½		△	20. Juni

der Pollenmutterzellenbildung. Zum Vergleich diene die Induktionszeit von *Chrysanthemum morifolium*, sie dauert vom ersten Kurztag bis zur Makrosporenbildung 30 bis 37 Tage (Popham, 1963).

#### e) Die Blütenbildung unter Kurztag

Schneidet man einer Pflanze von *Crepis capillaris* während einiger Wochen viele Blütenkörbe ab, so können am Stengel Blattrosetten auftreten (Abb. 11). Am häufigsten sieht man dies im Herbst und im Winter. Das überrascht, da diese Art von Rosettenbildung normalerweise nicht auftritt. Man kann sich überhaupt fragen, warum im Herbst die Pflanze noch blüht. Wie gezeigt, genügt die herbstliche Tageslänge dazu nicht mehr. Es könnte sein, dass unter Langtagbedingungen alle meristematischen Gewebe induziert worden sind und die Pflanze als Folge davon nur noch Blüten bilden könnte. Die Blattrosetten am Stengel würden sich dann folgendermassen erklären lassen: Dadurch, dass der Pflanze viele Blüten abgeschnitten worden sind, entwickeln auch solche Gewebe Blüten, die normalerweise gar keine gebildet hätten. In diesen Geweben hätte unter den induktiven Bedingungen keine Umwandlung zum Blühen stattgefunden. Schaut man genau hin, wo diese Rosetten gebildet werden, so bemerkt man, dass sie in Achseln von Hochblättern entstehen, deren Achselknospen normalerweise einen Blütenstand gebildet hätten. Damit wäre die Möglichkeit ausgeschlossen, dass unter Langtagbedingungen alle meristematischen Zellen zur Blütenbildung induziert werden. Dagegen spricht auch die Entwicklung der Blütenstände aus Blattachsen. Die junge Seitenknospe bildet zuerst Hochblätter, ist also noch vegetativ, und bildet erst später den Blütenstand (siehe Kap. VI, Entwicklung der Infloreszenz). Eine andere Möglichkeit wäre die Neuinduktion des Achselmeristems durch die Pflanze

selber unter Kurztagbedingungen. Der folgende Versuch soll abklären, ob die Blüteninduktion vom Blütenstand ausgeht und ob dazu junge oder alte Blütenstände notwendig sind oder ob die alten Blütenstände die Neubildung der Blüte hemmen.

Von vier Gruppen zu je vier Pflanzen hat die erste als unbehandelte Kontrolle gedient.

In der zweiten Gruppe blieben nur die jungen Blütenstände an der Pflanze. Sobald die Blütenstände einen Stiel gebildet hatten, wurden sie entfernt.

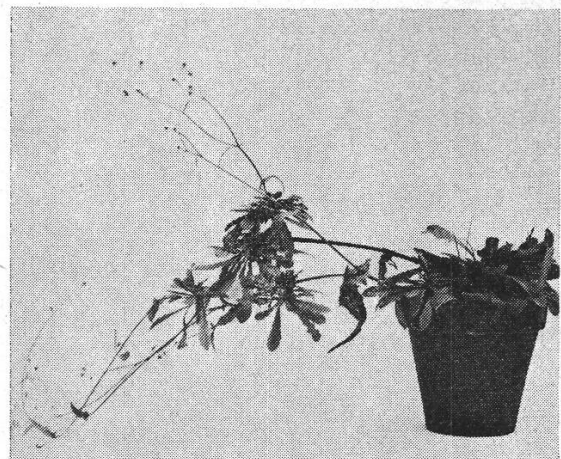
Bei der dritten Gruppe blieben nur die alten Blütenstände, die schon einen Blütenstandstiel entwickelt hatten, an der Pflanze. Alle neugebildeten Blütenstände wurden sofort entfernt.

In der vierten Gruppe wurden alle jungen und alten Blütenstände entfernt.

Der Versuch dauerte vom 16. Oktober bis zum 6. Dezember und wurde im Treibhaus ausgeführt, mit blühenden Pflanzen, die im September aus dem Freien geholt worden waren.



11



12

Abbildung 11

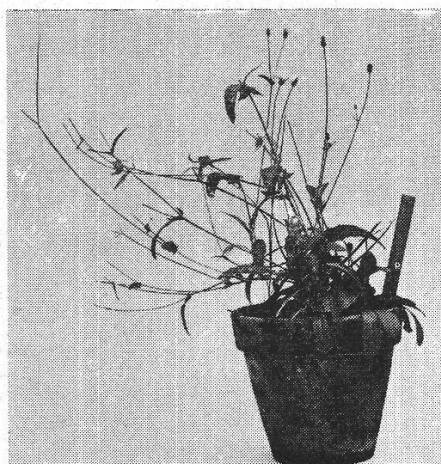
Eine Pflanze, die anstelle von Blütenständen Blattrosetten bildet, nachdem ihr unter Kurztag dauernd alle Blütenstände entfernt worden sind

Abbildung 12

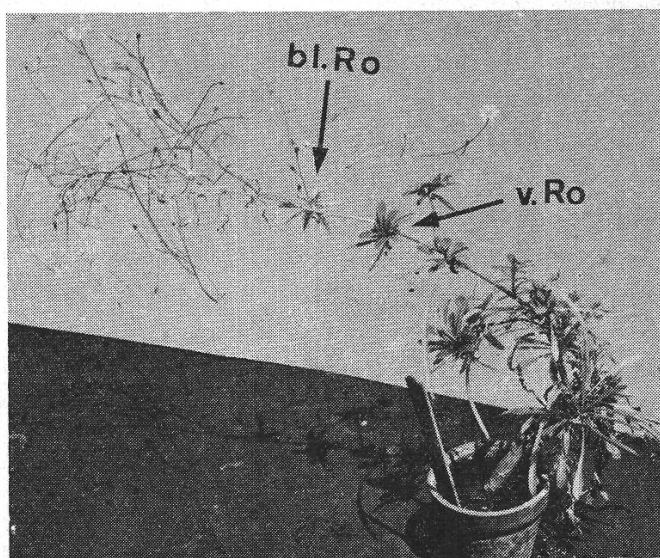
Dieser Pflanze sind dauernd alle jungen Blütenstände unter Kurztag entfernt worden. Sie hat aufgehört zu blühen und bildet Blattrosetten

Der Versuch zeigt, dass nur Pflanzen weiterblühen, die noch junge Blütenstände besitzen. Dort, wo sie entfernt sind, bilden sich anstelle der Blütenstände Blattrosetten. Die jungen Blütenstände scheinen also der Blühstimulus der Pflanze unter Kurztagbedingungen zu sein; ohne junge Blütenstände hört die Pflanze zu blühen auf. An einer Pflanze, welche früher mit Gibberellin behandelt worden war und nach einem Jahr aus der Luftrosette heraus blühte, habe ich noch folgenden Versuch durchgeführt: Mit Ausnahme der Spitze sind der Pflanze die Blütenstände dauernd entfernt worden. Es bilden sich kleine Rosetten. Nach obigem Versuch sollten die Rosetten von der blühenden Spitze her zum Blühen stimuliert werden. Dies ist auch der Fall (Abb. 14). Der Blühstimulus wandert aber sehr langsam. Nur die erste Rosette bildet

Blüten, während die hinteren Rosetten noch vegetativ sind und erst später zu blühen beginnen. Würde man dieser Pflanze die blühende Spitze abschneiden, so hätte sie das vegetative Aussehen einer gibberellinbehandelten Pflanze. Man hätte Schwierigkeiten, zu unterscheiden, ob die Pflanze ein zweites Mal mit Gibberellin behandelt wurde oder ob sie schon geblüht hat und die Rosetten sekundär entstanden sind. Auch die Pflanzen der vierten Gruppe des obigen Versuches, denen alle Blüten abgeschnitten worden sind, gleichen den gibberellinbehandelten Pflanzen (Abb. 11).



13



14

Abbildung 13

Unter Kurztag sind dieser Pflanze dauernd alle älteren Blütenstände entfernt worden. Sie blüht weiter

Abbildung 14

Dieser mit Gibberellin behandelten Pflanze, die später blüht, sind im unteren Teil dauernd alle Blütenstände entfernt worden, bis sich Blattrosetten (v. Ro) entwickelt haben. Die Spitze hat während der Behandlung weitergeblüht. Nach Abbruch des Versuches von der Spitze her die vegetativen Rosetten (v. Ro) zu blühen (bl. Ro)

Tabelle 7

Ergebnis des Blühversuches unter Kurztagbedingungen

Stehengelassen	Vom 16. 10. bis 6. 12. entfernt	Zustand am 16. 12.
1. junge und alte Blütenstände (Kontrolle)	—	blühend
2. junge Blütenstände	alte Blütenstände	blühend (Abb. 13)
3. alte Blütenstände	junge Blütenstände	Stengel-Blattrosetten (Abb. 12)
4. —	junge und alte Blütenstände	Stengel-Blattrosetten (Abb. 11)

*f) B-Chromosomen in Stengelrosetten auf blühenden Pflanzen*

Die B-Chromosomen-Zahl der Vegetationspunkte dieser sekundären Blattrosetten ist konstant und entspricht der des Wurzelmeristems. Auch dieses Verhalten der B-

Chromosomen weist auf die Ähnlichkeit zwischen den Rosetten der gibberellinbehandelten Pflanzen und denjenigen auf blühenden Pflanzen hin. In wenigen dieser sekundären Rosetten habe ich aber doch Zellen mit abweichenden Zahlen von B-Chromosomen gefunden. Dies führe ich auf eine Blühinduktion zurück, die in diesen Blattrosetten stattgefunden hat (Abb. 14).

#### g) Diskussion der Ergebnisse des Blühens unter nichtinduktiven Bedingungen

Zusammenfassend lässt sich folgendes sagen: Die vegetative Rosettenpflanze wird unter Langtagbedingungen zur blühenden Pflanze. Das Achselmeristem der späteren Tragblätter bleibt vegetativ. Diese Achselknospen müssen noch induziert werden, wenn sie einen Blütenstand ausbilden sollen. Die Induktion erzeugt der Langtag, sehr wahrscheinlich über die Blätter (Salisbury, 1965). Dazu kommt aber noch die Induktionswirkung der jungen Blütenstände. Wächst die blühende Pflanze unter Kurztag weiter, so sorgen allein die jungen Blütenstände für das Weiterblühen. Fallen diese aus, so bilden sich in den Blattachsen anstelle von Blütenständen Blattrosetten. In der Flora Mitteleuropas schreibt Hegi (1929), dass in Wiesen, die häufig gemäht werden oder wo Kaninchen grasen, *Crepis capillaris* unter Umständen mehrjährig wird. Der Grund dafür ist, dass die gebildeten Blütenstände dauernd abgeschnitten oder abgefressen werden. Unter diesen Umständen gibt es im Herbst keine jungen Blütenstände, die die Pflanze zum Blühen anregen. Sie wird vegetativ, überwintert als Rosette und versucht ihr Glück im nächsten Jahr wieder.

Dass Pflanzen unter nichtinduktiven Bedingungen weiterblühen, ist bekannt (Lang, 1965), zum Beispiel bei den Langtagpflanzen *Helianthemum guttatum*, *Potentilla supina* und *Nigella damascena*.

## VI. Entwicklung der Infloreszenz

### Frage:

Aus welchen Schichten des Vegetationspunktes entstehen Staub- und Fruchtblätter, Pollenmutter- und Embryosackmutterzellen?

#### a) Die nichtblühende Pflanze

*Crepis capillaris* ist eine Halbrosettenpflanze. Sie bildet zuerst eine grundständige Rosette mit Laubblättern (Abb. 4). Die Internodien der Achse sind stark gestaucht. Beim Blühen wächst die terminale Knospe zu einem langen Stengel aus. Seine unteren Blätter gleichen noch den Laubblättern, gegen oben gehen sie allmählich in Hochblätter über (Abb. 7, 10). Das oberste Hochblatt gleicht den Hüllblättern. Der Hauptstengel schliesst mit einer Infloreszenz ab. Die Verzweigungen entstehen in den Achseln der Hochblätter. Das oberste Hochblatt bleibt steril (Akladium). Die Verzweigung schreitet allmählich nach unten fort. Ferner gibt es noch Verzweigungen aus der Rosette. Die gebildeten Seitenäste gleichen dem Hauptspross. Sie bilden meistens zunächst einige Laub- und Hochblätter und schliessen mit einer terminalen Infloreszenz ab.

Die Merkmale des vegetativen Sprosses sind erstens eine stark gestauchte Achse und zweitens ein bedeutendes primäres Dickenwachstum. Der Markkörper wächst

kräftig in die Breite und bildet den grössten Teil der Achse (Abb. 15 a). Dieses primäre Dicken- und Erstarkungswachstum wurde ausgezeichnet beschrieben für einige zweikeimblättrige Pflanzen von Troll und Rauh (1950) und Rauh et al. (1953/54). An «gutgenährten» älteren Exemplaren konnte eine richtige Scheitelgrube festgestellt werden. Dies gilt besonders für Pflanzen, die im Treibhaus überwintert haben. Die Scheitelgrube entsteht, indem sich der Markkörper und die primäre Rindenschicht verbreitern (Abb. 15 b). Diese Einsenkung des Vegetationspunktes von *Crepis capillaris* ist vergleichbar mit der von *Taraxacum officinale* (Rauh und Rappert, 1954). Das primäre Dickenwachstum ist aber bei *Crepis capillaris* nicht immer so stark ausgeprägt. Die Form des Vegetationsscheitels ist flach bis gewölbt. Er zeigt folgenden Aufbau (Abb. 16):

Eine einschichtige Tunika umhüllt das Scheitelmeristem. Die Zellen dieser Schicht teilen sich antiklinal. In der nächsten Zelllage konnte ich oft periklinale Teilungen feststellen. Die Zellen sind aber geordnet. In der Tunika sollten definitionsgemäss nur antiklinale Teilungen auftreten. Popham und Chan (1950) haben den Begriff des Mantels eingeführt, der alle Schichten einschliesst, die den Vegetationspunkt umgeben, auch wenn in ihnen periklinale Teilungen stattfinden. So überdeckt ein zweischichtiger Mantel den Meristemkern. In der Mitte des Mantels befindet sich bei manchen Vegetationspunkten eine Zellgruppe, die sich mit Hämatoxylin Heidenhain schlechter anfärben lässt. Ihre Zellkerne sind sehr gross. Der Form und der Lage entsprechend ist das die Zentralzellgruppe. In einem Querschnitt lässt sich die Ausbreitung dieser Zellgruppe in der ersten Mantelschicht gut feststellen. Sie hat die Form einer Ellipse, die etwa 5 oder 6 Zellen lang und 3 oder 4 Zellen breit ist. Ihre längste Ausdehnung liegt zwischen dem jüngsten Blatt und der nächsten Blattanlage. In der Mitte des Vegetationspunktes, direkt unter dem Mantel, liegen Zellen, die sich nach allen Richtungen hin teilen. Ihre Anordnung gleicht der einer Schale. An ihrem unteren Rand werden durch periklinale Teilungen neue Markzellen gebildet. Das Ganze ist der Markmutterzellkomplex mit dem kambiumähnlichen Markzellenmeristem. Dieses Markzellenmeristem ist aber nicht in allen Vegetationspunkten gleich stark ausgebildet. Blattprimordien, primäre Rinde und Prokambialstränge leiten sich vom Flankenmeristem ab. Es liegt dem Markmutterzellkomplex seitlich an, ist aber nicht so tief wie dieser. Seine Begrenzung ist nicht immer leicht festzustellen.

#### b) Die Achselknospe

Neben dem terminalen Blütenstand entstehen weitere Blütenstände aus den Achselknospen. Ihre Entwicklung verläuft folgendermassen: In den Blattachsen der späteren Tragblätter finden sich meristematische Zellgruppen, die sich von den umliegenden vakuolisierten Zellen unterscheiden lassen. Das spätere Corpusgewebe wird von einer antiklinal sich teilenden Tunikaschicht überdeckt (Abb. 17). Dieser Meristemkomplex wächst zur Halbkugel heran, aussen die einschichtige Tunika und darunter die Corpuszellen. Bemerkenswert viele Zellen sind in Teilung (Abb. 18). Die Achselknospe bildet zunächst mindestens ein Hochblatt. Ihre Tätigkeit ist also anfangs vegetativ (Abb. 19). Von diesen Hochblättern werden einige zu Tragblättern am neuen Seitenspross. Dazu kommt noch ein winziges Hochblatt unterhalb der meisten Köpfchen, das keine Achselknospen entwickelt. Gleichzeitig mit diesen Hochblättern entsteht ein kleiner Stengel, der den Vegetationspunkt von der Blattachsel leicht abhebt (Abb. 20). Zu diesem

Zeitpunkt wird das Corpusgewebe von einem meist zweischichtigen Mantel überdeckt. Je nach Zustand der Pflanze erscheinen weitere Blätter, oder das Scheitelmeristem verwandelt sich in ein Köpfchen. (Weiteres siehe Kapitel V, Induktion der Blüte.)

Achselknospen, die direkt unter einer Endblüte liegen, entwickeln keine Tragblätter mehr. Sie beginnen sehr schnell mit der Köpfchenbildung. Daneben gibt es aber viele Blattachsen, die zur normalen Achselknospe noch eine Beiknospe produzieren (Abb. 21).

### *c) Die Köpfchenbildung*

Das Köpfchen entsteht nach der Bildung des letzten Hochblattes, aber vor dem Auftreten der einzelnen Blüten. Es besteht aus Achsengewebe und hat die Aufgabe, die Blüten zu tragen. Seine Gestalt ist scheibenförmig, also breiter als hoch, und gegen die Mitte leicht gewölbt. Meistens entsteht noch ein winziges Hochblatt, bevor die zwei Hüllblattreihen ausgebildet werden. Der untere Hüllblattring besteht aus 4–6 kleinen Hochblättern. Sie schützen das Rezeptakulum nur ganz am Anfang und bleiben dann im Wachstum zurück. Abgelöst werden sie vom oberen Ring der Hüllblätter, der später angelegt wird. Dieser entwickelt sich kräftig und überdeckt das Köpfchen bis zur Blütezeit. Er besteht aus 8–12 Hüllblättern, die am Grunde etwas verdickt sind.

Diese Hüllblätter und die verbreiterte Achse werden vom Scheitelmeristem vor den einzelnen Blüten angelegt. Sie sind die ersten Merkmale der Infloreszenzbildung. Doch zuvor strecken sich die Markzellen an der Basis des Vegetationspunktes in die Länge und leiten so die Bildung des Stieles des Blütenstandes ein. Oft treten zu diesem Zeitpunkt periklinale Teilungen in der Tunika auf. Bald verbreitert sich die Achse, und der äussere Ring der Hüllblätter entsteht. Der Abstand zwischen den Tragblättern wird grösser.

Die Achse beginnt kräftig in die Breite zu wachsen. Das Scheitelmeristem wird mächtiger. Es bildet neue Markzellen. In der Mitte des Köpfchens lassen sich Markreihen bis in den Stiel der Infloreszenz hinein verfolgen. Am Rande sind sie ungeordnet. Ganz aussen werden die oberen Hüllblätter angelegt (Abb. 22). Die Zonierung des vegetativen Meristems verliert sich. Schliesslich überdeckt ein dreischichtiger Mantel das Köpfchen. Die oberste Mantelschicht teilt sich nur antiklinal. Sie entspricht der Tunika. Eine zweite Mantelschicht ist gut sichtbar, bildet aber oft periklinale Zellwände.

Die dritte Mantelschicht wird durch die periklinale Teilungen der zweiten Schicht etwas verwischt. Unter diesen drei Mantelschichten lassen sich noch 1 oder 2 Zellen tief ungeordnete meristematische Zellen erkennen. Sie bilden die Markzellen, die das Köpfchen zum Längen- und Breitenwachstum benötigt.

### *d) Die Blütenbildung*

Erst wenn alle Hüllblätter angelegt sind, erscheinen die Blütenprimordien. Ihre Ausgliederung beginnt am Rande und schreitet zur Mitte hin fort, bis das ganze Köpfchenmeristem aufgebraucht ist. Die Infloreszenz wächst also akro- und zentripetal. Der Altersunterschied zwischen den jüngsten Blüten in der Mitte und den ältesten am Rande ist klein.

Um Missverständnisse zu vermeiden, spreche ich von Mantelschichten nur beim



Vegetationspunkt und beim Köpfchenmeristem, von Zellschichten nur beim Blütenmeristem.

Bei der Blütenbildung wölbt sich die äusserste Mantelschicht durch antiklinale Teilungen auf. Die zweite und dritte Schicht folgen ihr durch periklinale und ungerichtete Teilungen. Sichtbar wird ein Blütenhöcker (Abb. 23 und 24). Dieser wächst in die Höhe und in die Breite. Bevor die Kronblätter angelegt werden, hat er im Längsschnitt ungefähr die Form eines Quadrates von 8–10 Zellen Seitenlänge (Abb. 25). Von der ersten Mantelschicht leitet sich nur die äusserste Zellschicht, die Epidermis, ab. Sie teilt sich nur antiklinal. Die obere Hälfte des Blütenhöckers stammt von der zweiten Mantelschicht ab. Den basalen Teil bildet die dritte Mantelschicht. Der Rand des Buckels wölbt sich nun auf, und gleichzeitig werden die Kronblätter angelegt. Diese werden sichtbar durch Streckung der Zellen in der zweiten Schicht. Darauf erfolgen antiklinale Teilungen in der ersten Zellreihe. Die darunterliegenden Zellen beginnen sich zu teilen. Die Epidermis der Kronblätter leitet sich aus der äussersten Zellschicht her. Das restliche Gewebe stammt aus der zweiten Zellschicht.

Das Blütenmeristem ist nun von den Kronblättern eingeschlossen. Durch seitliches Höhenwachstum kommt es in eine Mulde zu liegen (Abb. 26). Bald erscheinen unterhalb der jungen Kronblätter die Staubblattanlagen. Die äussere Zellschicht wölbt sich durch antiklinale Teilungen. Die darunterliegende Schicht teilt sich periklinal (Abb. 27). Die äusserste Zellschicht bildet durch antiklinale Teilungen die Epidermis der Staubblätter. Das innere Gewebe stammt aus der zweiten Zellschicht.

Die Achse hebt nun die wachsenden Staubblätter auf die Höhe der Kronblätter. Das Zentrum des Blütenmeristems bleibt an Ort und Stelle und nimmt flächenmässig zu, so dass sich die Mulde vertieft. Aus den Wänden dieser Mulde gehen die freien Teile der beiden Fruchtblätter hervor, also Narbe und Griffel. Wieder bildet die äusserste Zellschicht die Epidermis und die zweite Zellschicht das restliche Gewebe (Abb. 28). Zurück bleibt noch als Meristem der Boden der Mulde (Abb. 29).

Ungefähr gleichzeitig mit dem freien Teil der Fruchtblätter entsteht aussen an der Basis der Kronblätter der vielzellige Pappus. Auch er zeigt die gleiche Entwicklung wie die bisherigen Blütenblätter. Die äussere Zellschicht bildet die Epidermis, und an der Basis des Pappus finden sich noch wenige Zellen aus der zweiten Zellschicht (Abb. 28).

Auch die freien Teile der Fruchtblätter werden von der Achse emporgehoben, aber etwas weniger stark als die Staubblätter (Abb. 30).

Das restliche Meristem bildet die Fruchthöhle und die einzige Samenanlage. Die Samenanlage entsteht aus dem Boden des meristematischen Gewebes der Fruchthöhle. Das Ovulum entwickelt sich gleich wie die Blütenblätter. Die erste Zellschicht wölbt sich durch antiklinale Teilungen auf. Die darunterliegenden Zellen der zweiten Zellschicht beginnen sich zu strecken und zu teilen (Abb. 31). Es entsteht wieder ein Höcker, der diesmal zur Samenanlage ausdifferenziert (Abb. 32). Wieder entsteht die Epidermis aus der äussersten Zellschicht. Das innere Gewebe der Samenanlage entwickelt sich aus der zweiten Zellschicht. Das Ovulum wird zu einer anatropen Samenanlage, da der obere Teil sich bald zu krümmen beginnt. Die äussere Seite des einzigen Integumentes entwickelt sich mächtig (Abb. 33).

Die einzige Archespormutterzelle, die ohne Teilung zur Embryosackmutterzelle wird, ist eine subepidermale Zelle (Terminologie nach Rutishauser, 1969, S. 4, 29). Sie stammt also aus der zweiten Mantelschicht des Köpfchens (Abb. 34 und 35).

Die Pollenmutterzellen entstehen in den Antheren auf die folgende Weise: Bald nachdem die Staubblätter angelegt sind, erscheint unter der Epidermis an den Kanten der Antheren je eine Reihe von Meristemzellen (Abb. 36). Diese Zellen teilen sich je in eine innere Archespormutterzelle und in eine äussere Wandzelle. Letztere bildet das Tapetum und eine subepidermale Zelle (Abb. 37). Auch die Archespormutterzellen teilen sich noch mitotisch in weitere Archesporzellen, die als Pollenmutterzellen in die Meiose eintreten (Abb. 38 und 39).

Ob die dritte «Schicht» des Blütenmeristems nur Achsengewebe abgibt oder auch noch an der Basis der Blütenblätter sich beteiligt, ist fraglich. Diese «Schicht» leitet sich aber sicher von der zweiten Mantelschicht des Köpfchens ab.

e) Diskussion und Zusammenfassung der Blütenentwicklung

Die Blüten- und Köpfchenentwicklung bei den Kompositen ist untersucht bei *Bellis perennis*, *Dahlia gracilis* und *Hieracium borale* von Philipson (1946, 1948), bei *Lactuca sativa* von Jones (1927), bei *Bellis perennis*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Galinsogia parviflora* von Lavaurée (1948). Hauptsächlich für das primäre Dicken- und Erstarkungswachstum interessierten sich Rauh und Mitarbeiter (1953/54) bei *Crepis*

Tabelle 8  
Entwicklung der Blüte

	Gebildet aus			Köpfchenmeristem			Blütenmeristem		
	vegetativem Meristem	2. MS	3. MS	1. MS	2. MS	3. MS	1. ZS	2. ZS	3. ZS
<i>Köpfchen:</i>	+	+	+						
1. Mantelschicht	+	—	—						
2. Mantelschicht	(+)	+	—						
3. Mantelschicht	(+)	+	+						
<i>Blütenmeristem:</i>	+	+	+	+	+	+			
Äusserste Zellschicht	+	—	—	+	—	—			
2. Zellschicht	(+)	+	—	—	+	—			
3. Zellschicht	(+)	+	—	—	+	—			
<i>Kronblätter:</i>	+	+	—	+	+	—	+	+	?
Epidermis	+	—	—	+	—	—	+	—	—
Übriges Gewebe	(+)	+	—	—	+	—	—	+	?
<i>Staubblätter:</i>	+	+	—	+	+	—	+	+	?
Epidermis	+	—	—	+	—	—	+	—	—
Übriges Gewebe	(+)	+	—	—	+	—	—	+	?
<i>Freier Teil der Fruchtblätter:</i>	+	+	—	+	+	—	+	+	?
Epidermis	+	—	—	+	—	—	+	—	—
Übriges Gewebe	(+)	+	—	—	+	—	—	+	?
<i>Samenanlage:</i>	+	+	—	+	+	—	+	+	?
Epidermis	+	—	—	+	—	—	+	—	—
Übriges Gewebe	(+)	+	—	—	+	—	—	+	?
<i>Embryosackmutterzelle</i>	(+)	+	—	—	+	—	—	+	—
<i>Pollenmutterzelle</i>	(+)	+	—	—	+	—	—	+	—

MS = Mantelschicht

ZS = Zellschicht

( ) = abgeleitet aus periklinalen Teilungen der Tunika bei Blühbeginn

*rubra*, *Taraxacum officinale* und bei weiteren Kompositen. Nur Popham (1952, 1963) hat an *Chrysanthemum morifolium* genauer die Entwicklung der Blütenblätter beschrieben. Die Entwicklung dieser zu den Tubuliflorae gehörenden Kurztagpflanze gleicht im wesentlichen der Langtagpflanze *Crepis capillaris*, einer Liguliflorae. Der beschriebene Vegetationspunkt von *Crepis capillaris* hat zwei Mantelschichten. Die äussere Zellschicht, die Tunika, teilt sich antiklinal. Von ihr stammt die Epidermis aller vom Vegetationspunkt gebildeten Organe ab. Wenn der vegetative Zustand aufgegeben wird, trifft man aber hin und wieder auf periklinale Teilungen in der Tunika.

Sobald das Köpfchen in die Breite wächst, findet man sie nicht mehr. Dasselbe Verhalten stellten Rauh und Reznik (1953) bei *Crepis rubra* fest. Dadurch werden einige Zellen aus der Tunika in die zweite Zellschicht hineingeschmuggelt. Daran muss man sich erinnern bei Geweben, die sich von der zweiten Mantelschicht herleiten. Popham konnte bei *Chrysanthemum morifolium* nichts derartiges feststellen.

Die Untersuchung bei *Crepis capillaris* zeigt, dass Kron-, Staub- und Fruchtblätter sowie die Samenanlage, wenn man von der Epidermis absieht, aus der zweiten Mantelschicht des Vegetationspunktes abstammen. Dies trifft auch für die Makro- und Mikrosporen zu.

## VII. Diskussion

Im Scheitelmeristem von *Crepis capillaris*-Pflanzen mit B-Chromosomen erscheint gleichzeitig mit der Blütenbildung eine Störung in der Verteilung der B-Chromosomen. Die Instabilität der B-Chromosomen könnte ein erstes Zeichen der Wirkung des Blühormons sein. Variable Zahlen von B-Chromosomen in den Blüten sind zum Beispiel bei *Haplopappus spinulosum* (Li und Jackson, 1961) und bei *Poa alpina* (Müntzing und Nygren, 1955) gefunden worden. Überhaupt kommt es häufig vor, dass die B-Chromosomen einer Pflanzenart in einigen Geweben variieren, in anderen dagegen konstant sind (Zusammenstellung in John und Lewis, 1965).

Die im Zuge der Blütenbildung sich erhöhende Instabilität der B-Chromosomen bewirkt hauptsächlich, dass nach diesem Vorgang noch Zellen mit null und der verdoppelten Anzahl der ursprünglichen B-Chromosomen auftreten. Das Auftreten der beiden Zelltypen ungefähr zur gleichen Zeit dürfte die Folge einer somatischen Non-Disjunction sein. Solches Verhalten der B-Chromosomen ist zum Beispiel für die erste Pollenmitose bei *Secale* (Müntzing, 1946), für die zweite bei *Mais* (Roman, 1947) gefunden worden. Der Grund für diese Non-Disjunction könnte beim Heterochromatin liegen, da diese Stellen besonders gern mit andern Chromosomen verkleben, was auch bei *Crepis capillaris* festgestellt werden konnte. Deren B-Chromosomen besitzen neben Eu- auch Heterochromatin. Wie an *Mais* gezeigt worden ist (Rhoades et al., 1967), können die B-Chromosomen auch einen Einfluss auf die heterochromatischen A-Chromosomen ausüben. Bei hoher B-Chromosomen-Zahl werden die A-Chromosomen mit «knobs» in der zweiten Pollenmitose zum Teil eliminiert, während die Chromosomen ohne «knobs» sich normal verhalten.

Da auch bei Pflanzen mit höherer B-Chromosomen-Zahl (3 B) während der Entwicklung der Blütenstände deutlich zwei weitere Maxima bei Null und der verdoppelten B-Chromosomen-Zahl auftreten, kann man annehmen, dass der Verdopplungsmechanismus gut funktioniert. Die Zellen mit der verdoppelten Zahl von B-Chromo-

somen nimmt in der weiteren Entwicklung des Blütenstandes gegenüber der unverdoppelten Zahl prozentual stark zu. Der Grund dafür ist unbekannt. Es könnte sein, dass die Zellen mit der grösseren B-Chromosomen-Zahl gegenüber den restlichen Zellen einen Vorteil in der weiteren Entwicklung hätten oder dass die Non-Disjunction in dem Moment stattfindet, wo sich die Zellen, die die Blüten bilden, von den übrigen Zellen abtrennen. Die B-Chromosomen würden dann grösstenteils in die Zellen gehen, die die Blüten bilden. Zellen mit 3 und 4 B-Chromosomen in den 1-B-Pflanzen und die zwei Zellen mit 9 und 11 B-Chromosomen in den 3-B-Pflanzen weisen darauf hin, dass dieser Vorgang in der Blüte mehrmals abläuft. Nach den Einsichten, die die Untersuchung der Blütenentwicklung gebracht hat, würde die Non-Disjunction in der zweiten Mantelschicht ablaufen, da aus dieser Schicht später die Gameten gebildet werden.

Die B-Chromosomen sind so klein, dass man sie in Schnittpräparaten nicht mit Sicherheit zählen kann. Darum konnte keine Analyse der B-Chromosomen-Verteilung in den einzelnen Zellschichten der Blüte durchgeführt werden. Die B-Chromosomen-Zahl pro Zelle nimmt während der Blütenentwicklung so zu, dass dieser Mechanismus allein genügt, um das hohe Auftreten in der  $F_1$  (Rutishauser, 1960a) zu erklären. Der Verstärkereffekt funktioniert bei den untersuchten *Crepis capillaris*-Pflanzen nicht so gut wie bei *Crepis pannonica* und bei *Crepis conyzaefolia*, wo in allen Pollenmutterzellen die B-Chromosomen gegenüber der Wurzel verdoppelt sind (Fröst, 1960, 1962). Bei diesen zwei *Crepis*-Arten ist sehr wahrscheinlich ein anderer Mechanismus vorhanden, bei dem die B-Chromosomen in einer der prämeiotischen Mitosen verdoppelt werden. Zellen in Stengel und Hochblättern von *Crepis capillaris* haben praktisch die gleiche Anzahl von B-Chromosomen wie Wurzelzellen. Stengel mit gestreckten Internodien können mit Gibberellin induziert werden, ohne dass die B-Chromosomen instabil werden. Auch das Achselmeristem ist primär vegetativ und bildet, wenn der Blühstimulus fehlt, am Blütenstengel Blattrosetten. Im Vegetationspunkt dieser Blattrosetten am Blütenstengel ist eine konstante Zahl von B-Chromosomen pro Zelle vorhanden, die gleiche, die auch in der vegetativen Pflanze vorkommt. Wenn die Blattachselknospe sich zu einem Blütenstand entwickeln soll, muss der generative Charakter induziert werden, entweder durch Langtagbedingungen oder durch andere junge Blütenstände. Das entscheidende Experiment, ob das Blühhormon direkt einen Einfluss auf die B-Chromosomen-Verteilung hat, konnte nicht durchgeführt werden, da das Blühhormon noch nicht bekannt ist.

Das Blütenstandgewebe unterscheidet sich von dem übrigen Gewebe dadurch, dass nur hier ein Mosaik in der B-Chromosomen-Verteilung vorkommt. Dadurch ist es möglich, mit Hilfe der B-Chromosomen vegetatives Gewebe von generativem zu unterscheiden, also mit Methoden der Zytologie Histologie zu betreiben.

### Zusammenfassung

1. Bei *Crepis capillaris* wurden die Verteilung der B-Chromosomen, der Einfluss der Gibberellinsäure auf die vegetative Pflanze, die Bedingungen des Blühens und die Blütenentwicklung untersucht.
2. In der vegetativen Pflanze ist die B-Chromosomen-Zahl pro Zelle konstant. Beim Blühen beginnt sie im Blütenstand zu variieren. Neben Zellen mit der doppelten An-

zahl von B-Chromosomen entstehen Zellen, in denen sie fehlen. Weitere neuauftretende B-Chromosomen-Zahlen sind nicht häufig.

3. Die Zellen mit der doppelten Anzahl von B-Chromosomen nehmen im Laufe der Blütenentwicklung stark zu.

4. In den Hochblättern und im Stengel ist die B-Chromosomen-Zahl in den meisten Zellen konstant.

5. Bei der Rosettenpflanze wird durch Gibberellinsäure ein Stengel mit gestreckten Internodien induziert. Wenn der Gibberellinsäureinfluss aufhört, bildet die Stengelspitze wieder eine Rosette. Bei diesen Pflanzen kann kräftiges sekundäres Dickenwachstum auftreten. Die B-Chromosomen-Zahl bleibt konstant.

6. *Crepis capillaris* beginnt nur unter Langtagbedingungen zu blühen. Die Pflanze blüht unter Kurztag nur weiter, wenn junge Blütenstände vorhanden sind; sonst entstehen auf dem Stengel Blattrosetten.

7. Die Untersuchung des vegetativen Meristems und der Blütenentwicklung ergab, dass die weiblichen und männlichen Gameten sich aus Zellen der zweiten Zellschicht des vegetativen Meristems ableiten.

8. Da neben Zellen mit verdoppelter B-Chromosomen-Zahl auch Zellen ohne B-Chromosomen entstehen, könnte die Ursache der Instabilität der B-Chromosomen-Zahl eine Non-Disjunction sein. Diese kann mehr als einmal stattfinden, da bisweilen einige Zellen mit mehr als der verdoppelten B-Chromosomen-Zahl auftreten.

9. Die Instabilität der B-Chromosomen im Scheitelmeristem könnte die erste sichtbare Wirkung des Blühhormons sein.

10. Die Gibberellinwirkung zeigt, dass der Stengel und der Blütenstand durch zwei verschiedene Meristeme gebildet werden. Dasselbe zeigt die Verteilung der B-Chromosomen.

### Summary

1. The distribution of B-chromosomes, the influence of gibberellic acid on the vegetative plant, the conditions of flowering and the development of the inflorescence in *Crepis capillaris* were examined.

2. The number of B-chromosomes per cell, constant in the vegetative plant, begins to vary in the inflorescence at flowering. In addition to cells with a doubled number of B-chromosomes there arise cells in which the B-chromosomes are missing. Further occurrences of a new number of B-chromosomes per cell are rare.

3. During the development of the inflorescence there is a considerable increase in the cells with the doubled number of B-chromosomes.

4. The number of B-chromosomes in the bracts and in the stem is constant in the majority of cells.

5. In the rosette-plant a stem with elongated internodes is induced by treatment with gibberellic acid. When the effect of the gibberellic acid ceases, the apex forms a

new rosette. In these plants strong secondary growth can occur. The number of B-chromosomes remains constant.

6. *Crepis capillaris* begins to flower only in longdays. In shortdays the plant only flowers when young inflorescences are present; otherwise leaf-rosettes appear on the stem.

7. The examination of the vegetative meristem and the development of the inflorescence showed that the female and male gametes are derived from the cells of the second cell layer of the vegetative meristem.

8. The cause of the instability in the number of B-chromosomes could be a non-disjunction because not only cells with a doubled number of B-chromosomes are found but also cells lacking B-chromosomes. This can occur more than once, since occasionally some cells show more than the double number of B-chromosomes.

9. The instability of the B-chromosomes in the apex meristem could be the first visible effect of the production of the flowering hormone.

10. The effect of gibberellic acid shows that the stem and the inflorescence are formed by two different meristems. The distribution of the B-chromosomes leads to a similar conclusion.

Diese Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Rutishauser. Herrn Prof. Dr. H. Wanner möchte ich danken, dass er mir die Gelegenheit gab, diese nach dem Tode von Herrn Prof. Dr. A. Rutishauser abzuschliessen.

Herrn Dr. F. Steindl und Herrn K. Honegger für das Photographieren der Pflanzen, Herrn Prof. Dr. A. Schächli und Herrn G. Nogler für das Durchlesen des Manuskriptes und Frl. Peter für die Betreuung der Pflanzen möchte ich ebenfalls meinen besten Dank aussprechen.

#### Literatur zur Verteilung der B-Chromosomen

- Babcock E. B. 1947. The genus *Crepis*. Univ. Calif. Pub. Bot. **22**, 199–1030.
- Battaglia E. 1964. Cytogenetics of B-chromosomes. *Caryologia* **17**, 245–299.
- Berger C. A. und E. R. Witkus. 1954. The cytology of *Xanthisma texanum* D.C. I. Differences in the chromosome number of root and shoot. *Bull. Torrey Bot. Club* **81**, 377–382.
- Cameron D. R. 1934. The chromosomes and relationships of *Crepis syriaca*. *Univ. Calif. Pub. Agr. Sci.* **6**, 286–357.
- Darlington C. D. 1956. *Chromosome botany*. London.
- und P. T. Thomas. 1941. Morbid mitosis and the activity of inert chromosomes in *Sorghum*. *Proc. Roy. Soc. London* **130**, 127–150.
- Ehrendorfer F. 1961. Akzessorische Chromosomen bei *Achillea*: Struktur, cytologisches Verhalten, zahlenmässige Instabilität und Entstehung. *Chromosoma* **11**, 523–552.
- Fröst S. 1959. The cytological behaviour and mode of transmission of accessory chromosomes in *Plantago serraria*. *Hereditas* **45**, 191–210.
- 1960. A new mechanism for numerical increase of accessory chromosomes in *Crepis pannonica*. *Hereditas* **46**, 497–503.
- 1962. Numerical increase of accessory chromosomes in *Crepis conyzaefolia*. *Hereditas* **48**, 667–676.
- Grob R. 1966. Zytotaxonomische Untersuchungen an *Crepis capillaris* und *Crepis nicaeensis* und ihren F<sub>1</sub>-Bastarden. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **76**, 306–351.

- Håkansson A. 1948. Behavior of accessory rye chromosomes in the embryo-sac. *Hereditas* **34**, 35–39.
- John B. und K. R. Lewis. 1965. The chromosome complement. In: *Protoplasmatologia VI/A*, 45–51.
- Kayano K. 1957. Cytogenetic studies in *Lilium callosum*. III. Preferential segregation of a supernumerary chromosome in EMCs. *Proc. Jap. Acad.* **33**, 553–558.
- Li N. und R. C. Jackson. 1961. Cytology of supernumerary chromosomes in *Haplopappus spinulosus*. *Amer. J. Bot.* **48**, 419–426.
- Meili-Frei. 1966. Cytogenetik und Cytotaxonomie einheimischer Arten von *Epipactis*, *Listera*, *Neottia*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **75**, 219–292.
- Müntzing A. 1946a. Cytological studies of extra fragment chromosomes in *rye*. III. The mechanism of non-disjunction at the pollen mitosis. *Hereditas* **32**, 97–119.
- 1946b. Different chromosome numbers in root tips and pollen mother cells in a sexual strain of *Poa alpina*. *Hereditas* **32**, 127–129.
- 1954. Cytogenetics of accessory chromosomes (B-chromosomes). *Caryologia, Suppl.* **6**, 282–301.
- und A. Nygren. 1955. A new diploid variety of *Poa alpina* with two accessory chromosomes at meiosis. *Hereditas* **41**, 405–422.
- Oestergren G. 1945. Parasitic nature of extra fragment chromosomes. *Bot. Notiser* 157–163.
- Rhoades M. M., E. Dempsey und A. Ghidoni. 1967. Chromosome elimination in *maize* induced by supernumerary B-chromosomes. *Proc. N. A. S.* **57**, 1626–1632.
- Roman H. 1947. Mitotic non-disjunction in the case of interchanges involving the B-type chromosome in *maize*. *Genetica* **32**, 391–409.
- Rutishauser A. 1956. Genetics of fragment chromosomes in *Trillium grandiflorum*. *Heredity* **10**, 195–204.
- 1960a. Fragmentchromosomen bei *Crepis capillaris*. *Beih. Zschr. Schweiz. Forstw.* **30**, 93–106.
- 1960b. Zur Genetik überzähliger Chromosomen. *Arch. J.-Klaus-Stift.* **35**, 440–458.
- und E. Röthlisberger. 1966. Boosting mechanism of B-chromosomes in *Crepis capillaris*. *Chromosomes Today* **1**, 28–30.

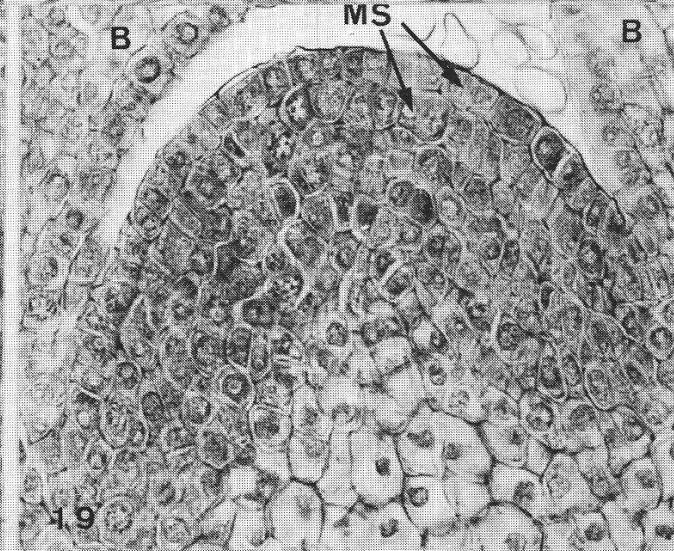
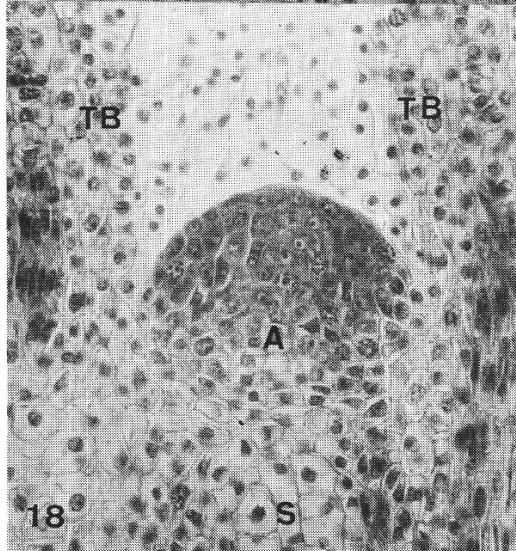
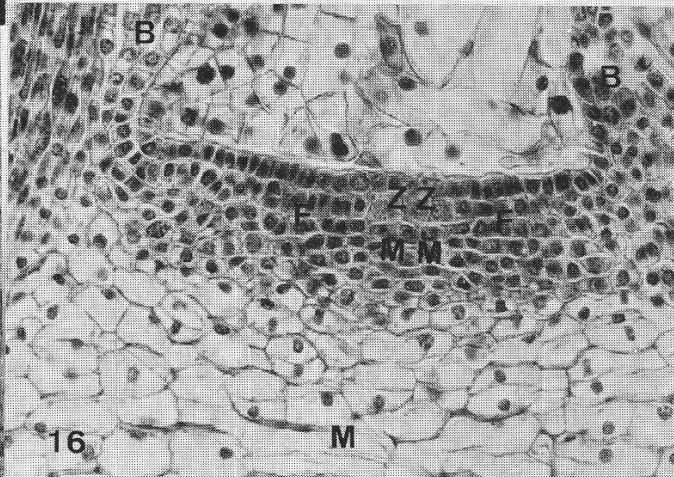
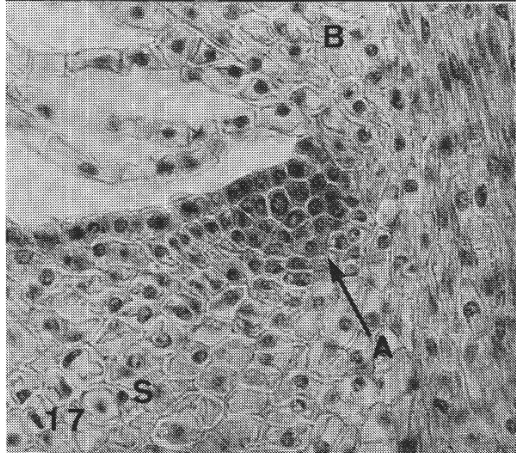
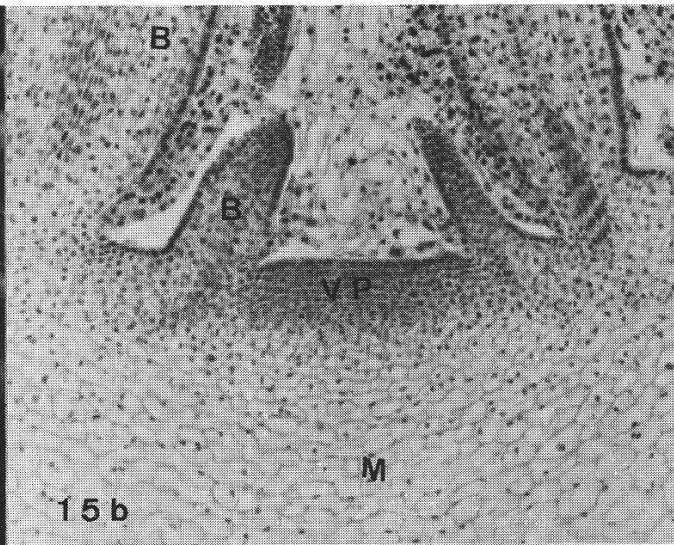
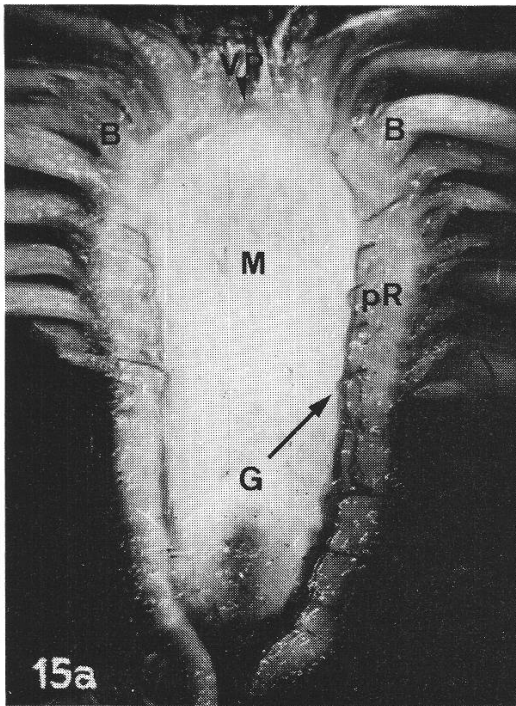
#### Literatur zur Physiologie und Anatomie der Blütenentwicklung und zur Methodik

- Bruhin A. 1950. Untersuchungen über Abnahme der Fertilität und Zunahme abnormaler Formen und Mutationen mit zunehmender Höhe der natürlichen Standorte. *Diss. Univ. Zürich*.
- Darlington und La Cour. 1960. *The handling of chromosomes*. London.
- Gurr E. 1965. *The rational use of dyes in biology*. London.
- Hegi G. 1929. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa VI*, **2**, 1168–1170.
- Jones H. A. 1927. Pollination and life history studies of lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Hilgardia* **2**, 425–478.
- Kaussmann B. 1963. *Pflanzenanatomie*. Jena.
- Kiermayer O. 1959. Gesteigerte Xylementwicklung bei *Solanum nigrum* durch Einfluss von Gibberellinsäure. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **72**, 343–348.
- Lang A. 1956. Stem elongation in a rosette plant, induced by gibberellic acid. *Die Naturwissenschaften* **43**, 257–258.
- 1956. Induction of flower formation in biennial *Hysseyamus* by treatment with gibberellin. *Die Naturwissenschaften* **43**, 284–285.
- 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. *Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.)* **43**, 709–717.
- 1965. Physiology of flower initiation. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie XV/1*, 1380–1536.
- 1966. Gibberellin and regulation of meristematic activity. In: *Differentiation of apical meristems and some problems of ecological regulation of development of plant (Symposium Prag)*, 51–66.

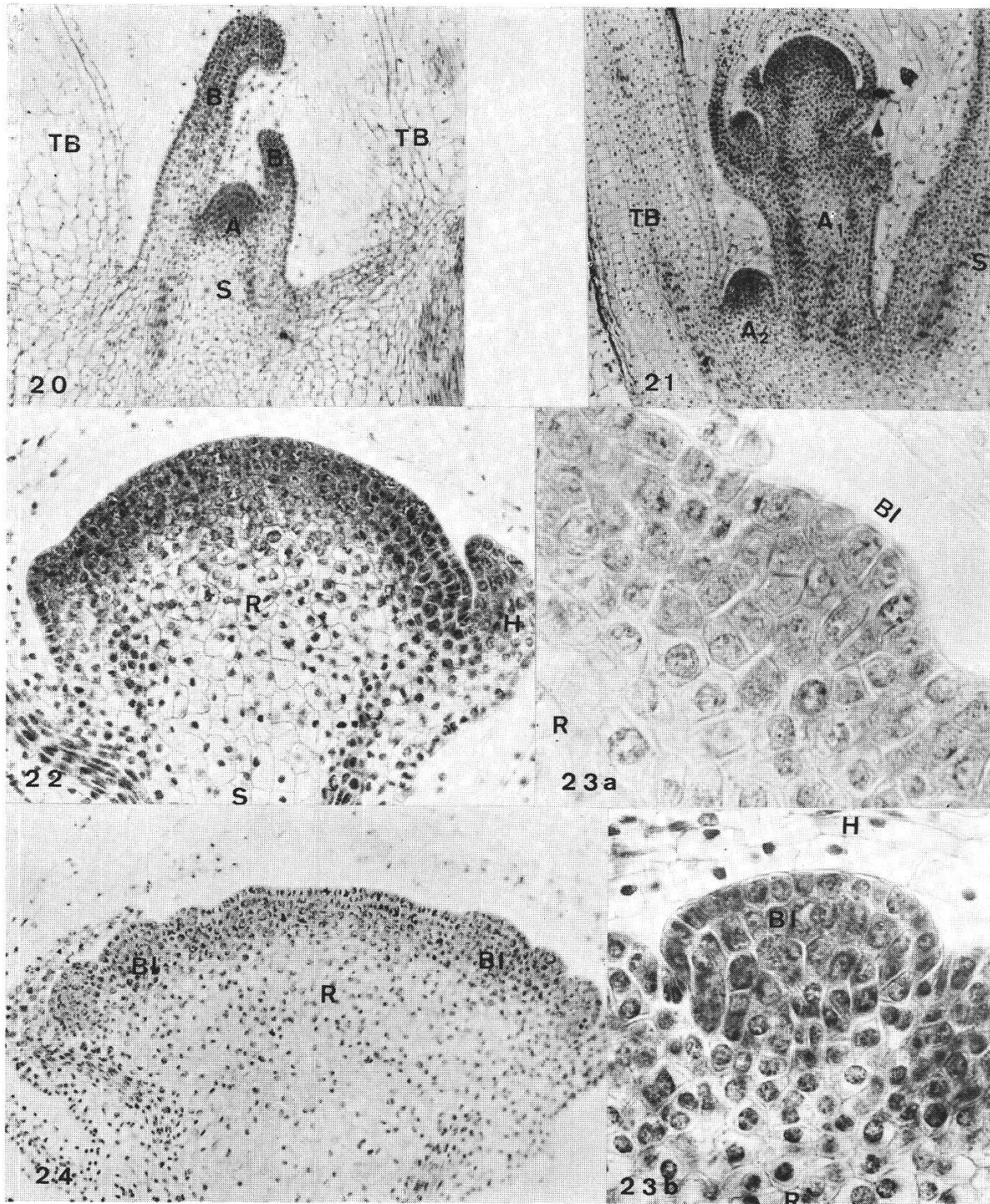
- Lavalrée A. 1948. Histogénèse florale et végétative chez quelques composées. *La Cellule* **52**, 213–294.
- Lona F. 1956. L'azione dell'acido gibberellico sull'accrescimento caulinare di talune piante erbacee in condizioni esterne controllate. *Nuovo Giorn. bot. ital.* NS **63**, 61–76.
- McComb A. J. 1967. The control by gibberellic acid of stem elongation and flowering in biennial plants of *Centaureum minus* Moench. *Planta* **76**, 242–251.
- Michniewicz M. und A. Lang. 1962. Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions. *Planta* **58**, 549–563.
- Philipson W. R. 1946: Studies in the Development of the Inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. *Ann. Bot.* **10**, 257–270.
- 1948: Studies in the development of the inflorescence. IV. The capitula of *Hieracium boreale* Fries and *Dahlia gracilis* Orteg. *Ann. Bot.* **12**, 65–75.
- Popham R. A. 1958. Cytogenesis and zonation in the shoot apex of *Chrysanthemum morifolium*. *Amer. J. Bot.* **45**, 198–206.
- 1963. Developmental studies of flowering. *Brookhaven Symp. Biol.* **16**, 138–156.
- und A. P. Chan. 1950. Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey. *Amer. J. Bot.* **37**, 476–484.
- 1952. Origin and development of the receptacle of *Chrysanthemum morifolium*. *Amer. J. Bot.* **39**, 329–339.
- Rauh W. und H. Reznik. 1953. Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. *Beitr. Biol. Pflanz.* **29**, 233–296.
- und F. Rappert. 1954. Über das Vorkommen und die Histogenese von Scheitelgruben bei krautigen Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der Ganz- und Halbrosettenpflanzen. *Planta* **43**, 325–360.
- Rutishauser A. 1969. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen (Wien).
- Sachs R. M. 1965. Stem elongation. *Ann. Rev. of Plant Phys.* **16**, 73–96.
- 1968. Control of intercalary growth in the scape of *Gerbera* by auxin and gibberellic acid. *Amer. J. Bot.* **55**, 62–68.
- C. F. Bretz und A. Lang. 1959. Shoot histogenesis: The early effect of gibberellic acid upon stem elongation in two rosette plants. *Amer. J. Bot.* **46**, 376–384.
- A. Lang, C. F. Bretz und J. Roach. 1960. Shoot histogenesis: Subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and AMO-1618. *Amer. J. Bot.* **47**, 260–266.
- Salisbury F. B. 1965. *The flowering process*. Oxford.
- Schäppi H. 1964. Über die Verzweigung einiger Astern und verwandte Arten. *Mitt. Naturw. Ges. Winterthur* **31**, 1–18.
- und K. Frank. 1967. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an der Blütenachse und am Gynaecium einiger *Spiraeoideen* (Spierstrauchgewächse). *Mitt. Naturw. Ges. Winterthur* **32**, 73–104.
- Troll W. und W. Rauh. 1950. Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. *Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss.*, 1. Abh., 3–86.
- Uttinger H. und M. Schuepp. 1950. Zur Reduktion klimatischer Mittelwerte von Zürich auf die neue Beobachtungsstation Krähbühlstrasse der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt, *Ann. d. Schweiz. Meteorol. Zentralanst.*, 1–6.
- Wanner H. und A. Bruhin. 1950. Über die photoperiodische Reaktion von *Crepis*-Arten. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **60**, 401–403.
- Warming E. 1876. Die Blüte der Compositen. *Bot. Abhandl.* **3**, 1–167.



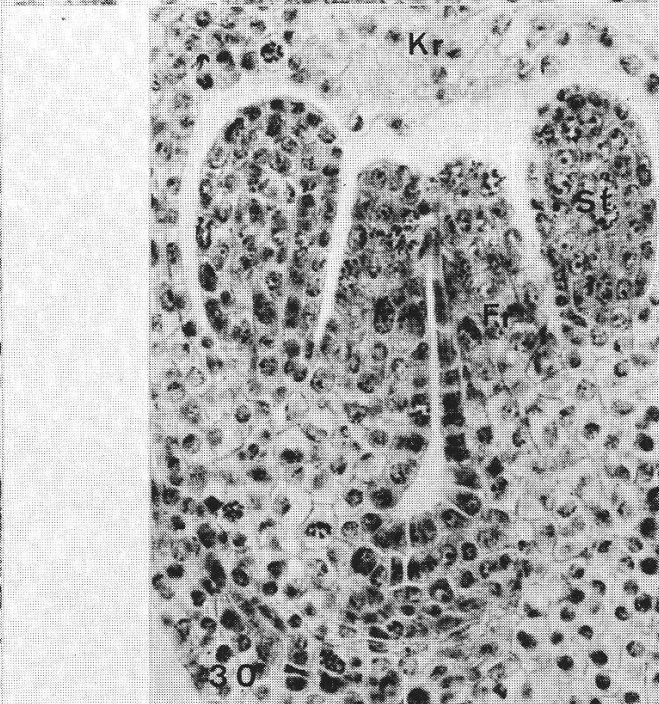
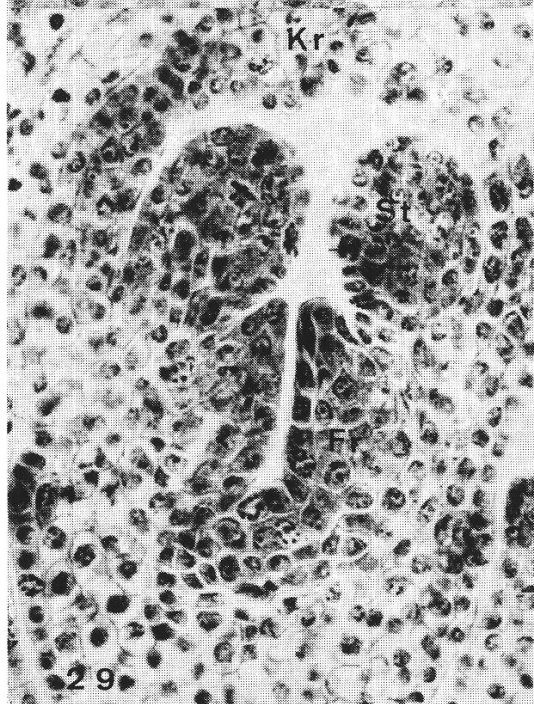
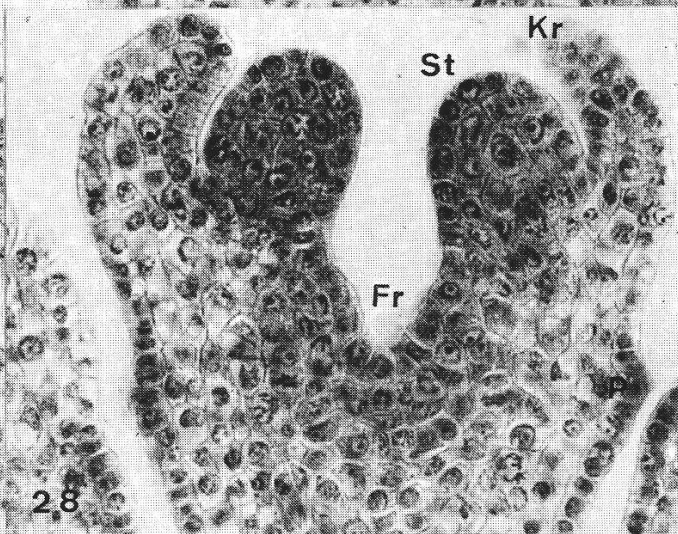
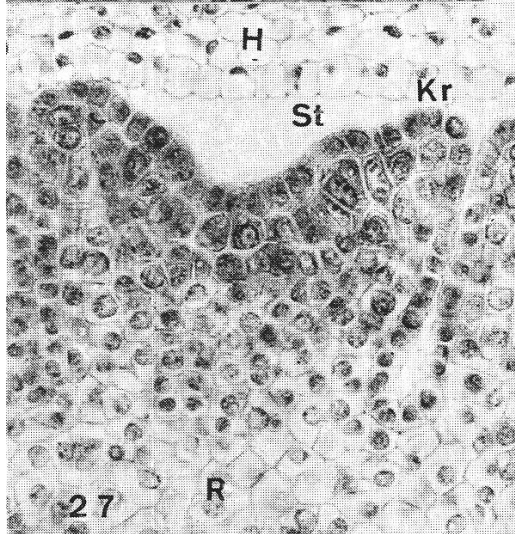
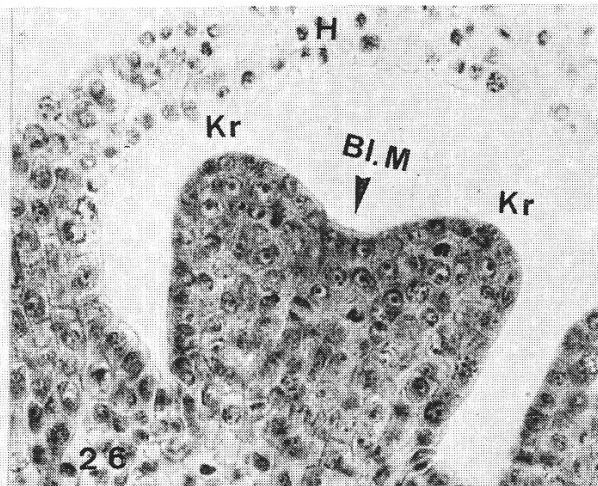
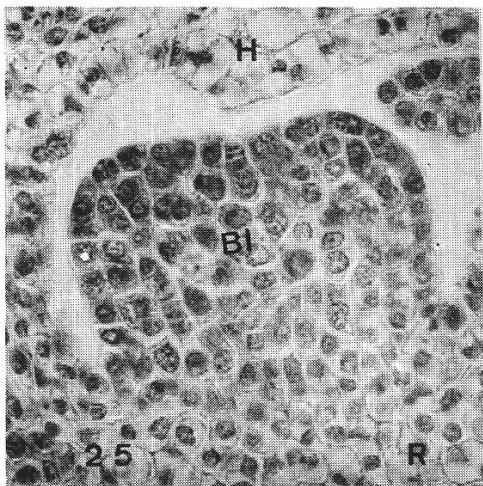
Tafel I



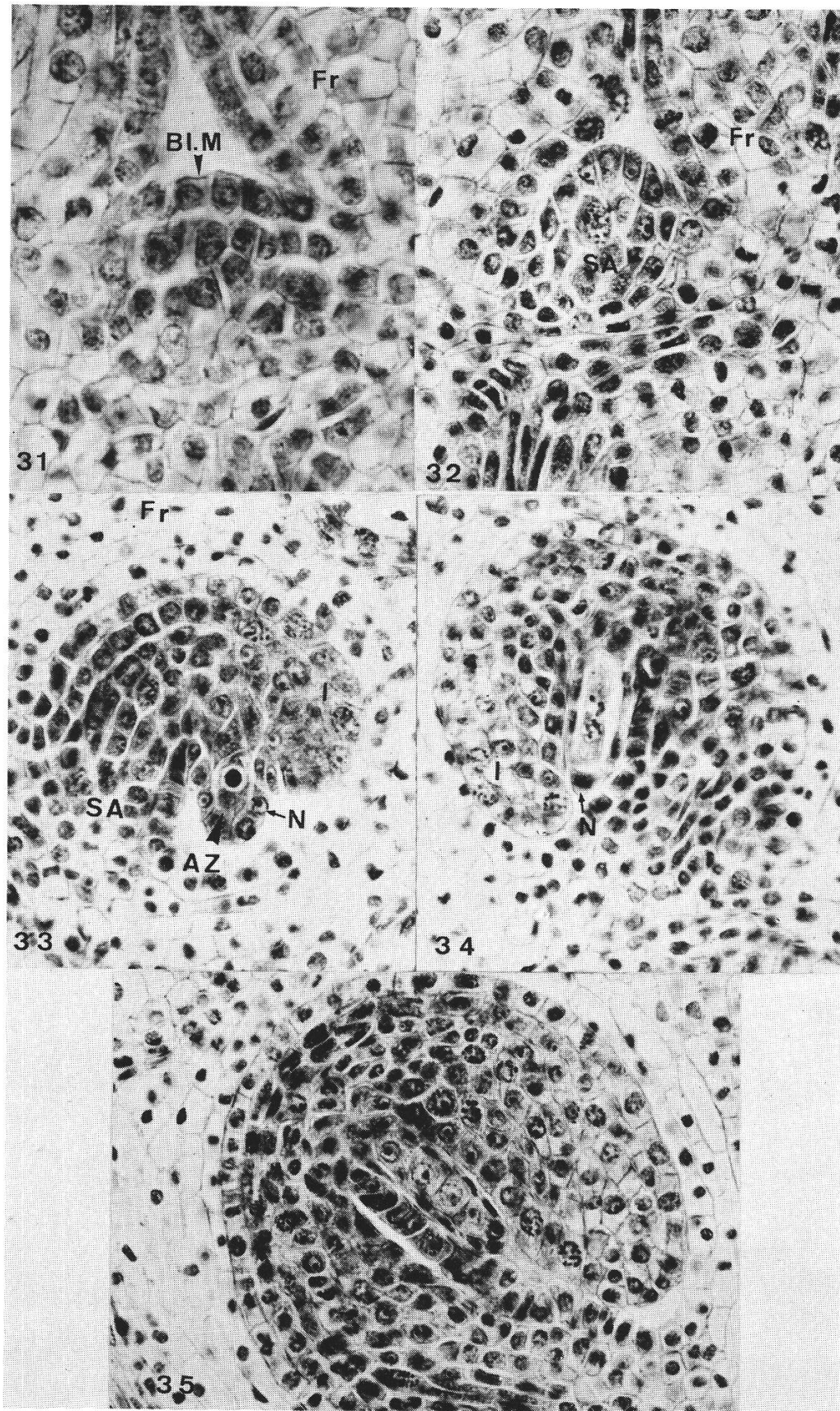
Tafel II



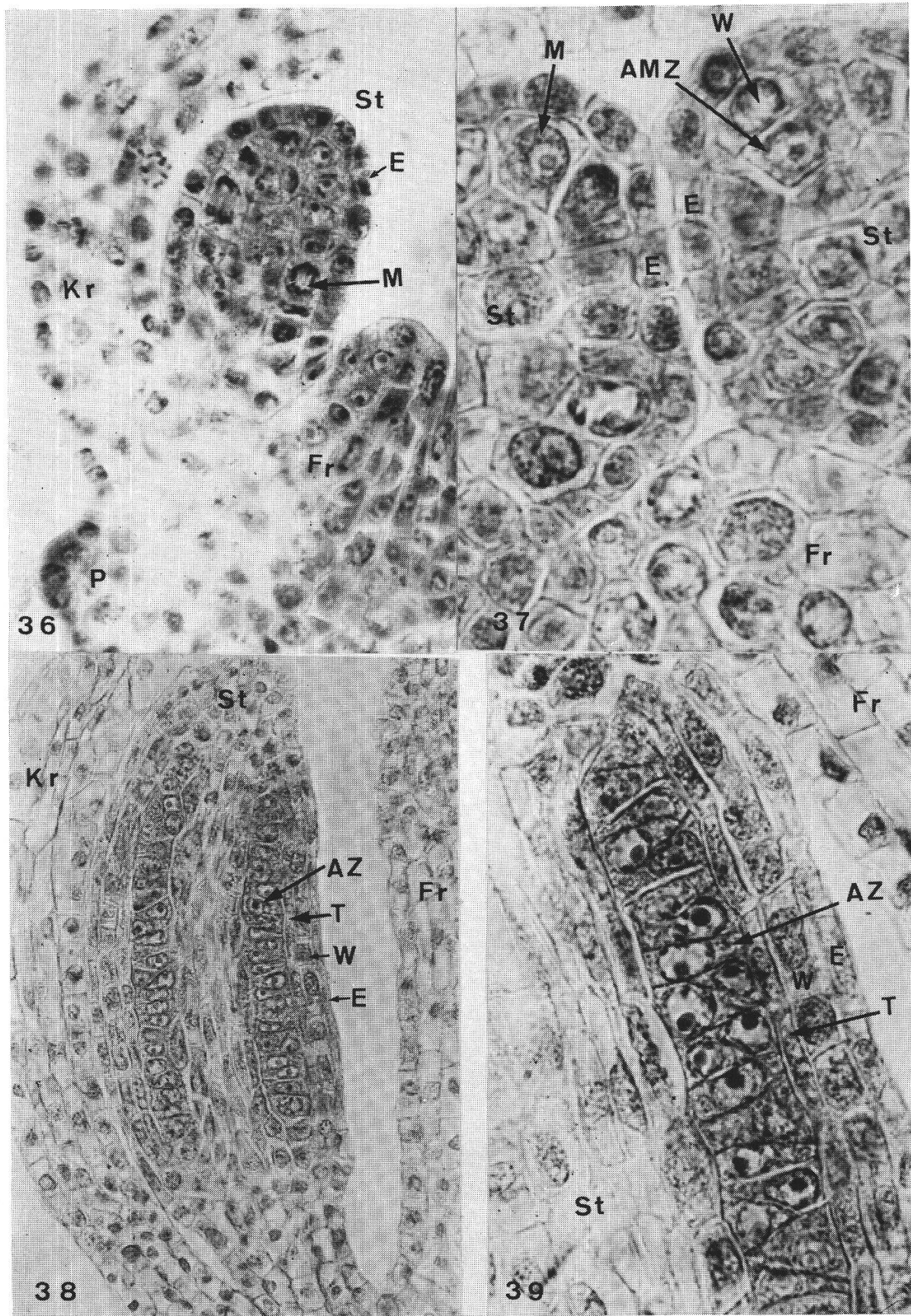
Tafel III



Tafel IV



Tafel V



## Tafel I

### Abbildung 15a

Ein Längsschnitt durch die Rosette. Er zeigt das primäre Dicken- und Erstarkungswachstum. Die Gefäße (G) sind mit Phloroglucin angefärbt. Man beachte den Weg der Gefäße, die zu den Blättern (B) führen. M Mark, VP Vegetationspunkt, pR primäre Rinde (2 ×)

### Abbildung 15b

Der Längsschnitt zeigt die Einsenkung des flachen Scheitelmeristems (VP) als Folge des starken primären Dickenwachstums. Die Markzellen (M) bilden konkav bogenförmige Reihen. B Blatt (100 ×)

### Abbildung 16

Ein Längsschnitt durch das Scheitelmeristem einer vegetativen Pflanze. Es wird von einem zweischichtigen Mantel überdeckt. In seinem Zentrum sind helle Zellen, die Zentralzellgruppe (ZZ), darunter der Markmutterzellkomplex (MM), seitlich das Flankenmeristem (F). M Mark, B Blatt (220 ×)

### Abbildung 17

Ein Schnitt durch die Blattachsel mit meristematischen Zellen (A). S Stengel, B Blatt (260 ×)

### Abbildung 18

Ein Längsschnitt durch eine junge Achselknospe (A). Sie hat die Form einer Halbkugel und hat noch keine Blätter gebildet. TB Tragblatt, S Stengel (300 ×)

### Abbildung 19

Ein Schnitt durch die Achselknospe mit Laubblättern (B). MS Mantelschicht (380 ×)

## Tafel II

### Abbildung 20

Ein Längsschnitt durch eine Achselknospe (A) mit Laubblättern (B) und Stengel (S), die zum Seitenspross herangewachsen ist. TB Tragblätter (90 ×)

### Abbildung 21

Ein Schnitt durch eine Blattachsel, in der neben der Achselknospe (A<sub>1</sub>) noch eine Beiknospe (A<sub>2</sub>) entstanden ist. TB Tragblatt, S Stengel (70 ×)

### Abbildung 22

Ein Längsschnitt durch ein junges Rezeptakulum (R). H Hüllblatt, S Stengel (200 ×)

### Abbildung 23a/b

Längsschnitt durch Blütenprimordien (Bl). In Abbildung 23a Längsstreckung und periklinale Teilungen der Zellen in der zweiten Mantelschicht. H Hüllblatt, R Rezeptakulum (550 ×/380 ×)

### Abbildung 24

Rezeptakulum (R) mit zentripetaler Blütenausbildung (Bl) im Längsschnitt (130 ×)

### Tafel III

#### Abbildung 25

Ein Längsschnitt durch den Blütenhöcker (Bl) vor der Kronblattausbildung. H Hüllblatt, R Fruchtboden (360 ×)

#### Abbildung 26

Ein Blütenhöcker mit Kronblattprimordien (Kr) im Längsschnitt. Bl.M Blütenmeristem, H Hüllblatt (330 ×)

#### Abbildung 27

Längsschnitt durch Blütenhöcker mit Kron- (Kr) und Staubblattprimordien (St). H Hüllblatt (360 ×)

#### Abbildung 28

Ein Längsschnitt durch die Blüte mit Fruchtblatt(Fr)- und Pappus(P)-Primordien. Kr Kronblatt, St Staubblatt (350 ×)

#### Abbildung 29/30

Längsschnitte, die die Entwicklung der freien Teile der Fruchtblätter (Fr) zeigen. Kr Kronblatt, St Staubblatt (360 ×/340 ×)

### Tafel IV

#### Abbildung 31

Ein Längsschnitt durch den restlichen Teil des Blütenmeristems, aus dem die Samenanlage gebildet wird. Fr Fruchtblatt (480 ×)

#### Abbildung 32

Ein Längsschnitt durch das Primordium der Samenanlage (SA). Fr Fruchtblatt (390 ×)

#### Abbildung 33

Ein Längsschnitt durch eine Samenanlage (SA) mit subepidermaler Archesporzelle. Die Epidermis um sie wird zum einschichtigen Nuzellus (N). Das Integument (I) beginnt sich zu entwickeln. Die Samenanlage wird anatrop, sie krümmt sich. Fr Fruchtblatt (360 ×)

#### Abbildung 34

Ein Längsschnitt durch eine Samenanlage mit Embryosackmutterzellen in Meiose. Das Integument (I) hat den Nuzellus (N) umwachsen. Die Nuzellusepidermis beginnt zu degenerieren (380 ×)

#### Abbildung 35

Ein Längsschnitt durch eine Samenanlage mit einer Tetrade. Die Tetrade liegt nun in der Mitte der Samenanlage (340 ×)

## Tafel V

### Abbildung 36

Ein Längsschnitt durch ein junges Staubblatt (St). Direkt unter der Epidermis (E) liegen die Meristemzellen (M), die später die Archespormutterzellen bilden. Fr Fruchtblatt, P Pappus, K Kronblätter (510 ×)

### Abbildung 37

Ein Querschnitt durch einen Teil einer etwas älteren Blüte als in Abbildung 36. In der linken Anthere (St) sind die Meristemzellen (M) noch ungeteilt, in der rechten Anthere haben sie sich in eine äussere Wandzelle (W) und eine innere Archespormutterzelle geteilt (AMZ). E Epidermis, Fr Fruchtknoten (900 ×)

### Abbildung 38

Ein Längsschnitt durch ein Staubblatt (St). Die dichtgepackten Archesporzellen (AZ) vor der Meiose. Die Wandzellen (W) haben je eine Tapetumzelle (T) gebildet. E Epidermis, Fr Fruchtblatt (370 ×)

### Abbildung 39

Ein Ausschnitt aus Abbildung 38 (900 ×)