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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 75 (1965)

Artikel: Cytogenetik und Cytotaxonomie einheimischer Arten von Epipactis, Listera, Neottia (Orchidaceae)

Autor: Meili-Frei, Edith

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-52759

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Cytogenetik und Cytotaxonomie einheimischer Arten von Epipactis, Listera, Neottia (Orchidaceae)

Von *Edith Meili-Frei*

Institut für Allgemeine Botanik
der Universität Zürich

Manuskript eingegangen am 17. August 1965

Seite

Einleitung 221

I. Material und Methode 221

II. *Limodorinae (Cephalanterinae)* 223

A. Spezieller Teil 223

1. *Epipactis atropurpurea* (Rafin) 223
   a) Der Chromosomensatz 224
   b) Analyse der Farbvariationen von *Epipactis atropurpurea* (Rafin) 225
   c) Das Karyogramm 226
   d) Die B-Chromosomen 228
   e) Meiose 228
   f) RT II und erste postmeiotische Mitose 229
   g) Die Embryosackentwicklung 230
   h) Der Verstärkermechanismus der B-Chromosomen 230
   i) Besteht ein Zusammenhang zwischen der Polymorphie und der Zahl der B-Chromosomen? 234
   k) Die mutmassliche Entstehung der B-Chromosomen 235
   l) Hat der Standort einen Einfluss auf die Häufigkeit der B-Chromosomen? 237
   m) Ist die Differenz der mittleren Anzahl B-Chromosomen der 3 Standorte statistisch signifikant? 238
   n) Diskussion 239
2. *Epipactis latifolia* (Huds.) All. 241
   a) Cytologische Untersuchungen 241
   b) Das Karyogramm 244
   c) RT I, RT II und erste postmeiotische Mitose 247
3. *Epipactis purpurata* SM. 247
   a) Das Karyogramm 248
   b) Meiose und erste postmeiotische Mitose 248
4. *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. 249
   Das Karyogramm 249
5. *Epipactis palustris* (Müller) Crantz. 250
   Das Karyogramm 250

B. Allgemeiner Teil 251
   Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der 5 *Epipactis*arten 251

Seite

III. *Neottiinae (Listerinae)* 256

A. Spezieller Teil 256

1. *Listera ovata* R. Br. 256

a) Zusammenstellung der Ergebnisse 256
b) Standorte 257
c) Das Karyogramm 257
d) Das Verhalten der überzähligen Chromosomen in der Mitose 259
e) Morphologischer und physiologischer Effekt der Extrachromosomen ... 260
f) Meiose, RT I und RT II 261
g) Der Ringquadrivalent und dessen Entstehung 261
h) Die Verteilung des Ringquadrivalenten 263
i) Erste postmeiotische Mitose im primären Embryosackkern 264
k) Die Embryosackentwicklung 265
l) Das Verhalten der überzähligen Chromosomen während der Meiose und der ersten postmeiotischen Mitose 266
m) Die Häufigkeit der B-Chromosomen 268
n) Der Verstärkermechanismus der B-Chromosomen 269
o) Handelt es sich bei den überzähligen Chromosomen von *Listera ovata* tatsächlich um B-Chromosomen? 270
p) Die mutmassliche Entstehung der B-Chromosomen bei *Listera ovata* ... 271
q) Hat das B-Chromosom einen positiven Einfluss auf die Pflanze? 274
r) Diskussion 276

2. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. 277

Das Karyogramm 278

B. Allgemeiner Teil 279

Vergleich der Karyogramme von *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis* 279

IV. Zusammenfassung 282

Literaturverzeichnis 285

Einleitung

Die Orchideencytologie ist bis heute stark vernachlässigt worden[1]. Die bis heute angewandten cytologischen Präpatarionsmethoden lieferten unbefriedigende Resultate, so dass die Orchideen zu Forschungszwecken gemieden wurden. Dazu kommt, dass die Orchideenzucht als Spezialgebiet viel Erfahrung erfordert, dass Orchideen in gewissen Gegenden selten sind und oft zuwenig Exemplare für ausgedehnte Untersuchungen zur Verfügung stehen. Die lange Samenruhe und das langsame Wachstum erschweren die cytologische und genetische Forschung ausserordentlich. Die Präparation erfolgte meist mit der Schnittechnik, wobei als Objekte vorwiegend Wurzelspitzen verwendet wurden. Die auf diese Weise erhaltenen Chromosomenbilder erlaubten keine morphologische Charakterisierung der verschiedenen Chromosomentypen. Erst die Anwendung der Quetschtechnik, die von den Autoren ihren jeweiligen Objekten angepasst wurde, brachte bessere Resultate. Die Qualität der Präparate erlaubte aber noch keine cytotaxonomischen Vergleiche (K. Afzelius, 1943; K. Heusser, 1938). Die vorliegende Arbeit ist ein erster Versuch einer Cytogenetik und Cytotaxonomie einiger Orchideenarten.

I. *Material und Methode*

Die Anwendung einer neuen Technik brachte die Cytologie der Orchideen auf denselben Stand, den wir heute bei den meisten andern Pflanzenfamilien allgemein gewohnt sind. Zur Aufklärung der Karyogramme verwendete ich hauptsächlich Samenanlagen junger Knospenstadien, wobei man an einer Blütenähre alle entscheidenden Entwicklungsstadien vorfindet. Zu Vergleichszwecken wurden auch Wurzelspitzen und Pollinien auf dieselbe Art und Weise präpariert, doch zeigte es sich schnell, dass die Präparate aus den Samenanlagen die besten Resultate lieferten. Die Verwendung von Samenanlagen hat zudem den grossen Vorteil, dass neben Mitosen, die hauptsächlich aus dem Integument- und Nucellusgewebe stammen, im gleichen Präparat Meiosen und postmeiotische Mitosen untersucht werden können. Für den Präparationserfolg war die Vorbehandlung der Objekte mit Colchizin entscheidend. Da die Colchizinlösung ins Wurzelspitzenmeristem und in die Pollinien schlecht eindringt, war die Ausbeute an brauchbaren Präparaten, im Vergleich zu denjenigen aus Samenanlagen, bedeutend geringer. Die Präparation erfolgte nach der Feulgenquetschmethode. Dabei wurde folgendermassen vorgegangen: An Ort und Stelle wurden mehrere Fruchtknoten einer Traube abgeschnitten und der Länge nach halbiert, um das bessere Eindringen der Flüssig-

[1] Die Orchideen gelten allgemein als schwierige cytologische Objekte. Der Chromosomensatz ist nur von ca. 5 % der 20000 Arten untersucht worden.

keiten zu ermöglichen. Die Fruchtknoten wurden in einer 0,05–0,1% Colchizinlösung während höchstens 6 Std. vorbehandelt, darauf während 2 Std. in Carnoylösung (Alc. abs.:Eisessig:Chloroform = 6:3:1) fixiert und über Nacht in Alc. 95% aufbewahrt. Darauf wurden die Fruchtknoten allmählich in Wasser übergeführt, bei 60 °C während 12 Min. in 1n HCl hydrolysiert und mit Feulgen (Fuchsinschweflige Säure) 2 Std. lang gefärbt. Vor der Präparation wurden die Objekte nochmals in Wasser gelegt.

Präparation: Die Samenanlagen, die in einem Fruchtknoten zu Hunderten enthalten sind, wurden mit der Präparationsnadel auf den Objektträger in einen Tropfen Essigsäure gestreift oder mit der Pinzette aus dem Fruchtknoten herausgeschüttelt. Bei der Präparation wurde in der Folge genau gleich vorgegangen wie bei der Herstellung von Wurzelspitzenpräparaten. Zum Einbetten der Objekte wurde Euparal verwendet.

Fotos: Die Aufnahmen wurden mit dem Zeiss-Fotomikroskop anhand von Dauerpräparaten gemacht. Dabei verwendete ich einen AGEPE-FF-Film. Je nach Objekt wurde entweder mit Phasenkontrast- oder mit Planapoobjektiven 40 oder 100 fotografiert, mit Zwischenvergrösserungen 3,2mal (2, 1,6 oder 1,25). Bei der stärkstmöglichen Vergrösserung werden die Objekte 640mal vergrössert. Ein Millimeter auf dem Film entspricht 1,56 μ. Das grösste Epipactischromosom misst bei stärkster Spiralisation in der Metaphase bei der stärkstmöglichen Vergrösserung 4 mm, ist also in Wirklichkeit ungefähr 6,24 μ lang. (Das kleinste Chromosom, ein B-Chromosom, ist nur ca. 0,9 μ lang.)

Die beschriebene Methode lässt sich auch erfolgreich bei tropischen Orchideen anwenden. Falls sich die Untersuchung auf Mitosen der Samenanlagen beschränkt, fällt das Risiko der Pflanzenschädigung durch die Entnahme von Wurzelspitzen dahin. Testversuche an *Paphiopedilum* zeigten, dass mit einem Spezialinstrument, das für Augenoperationen verwendet wird, aus einem Fruchtknoten zylindrische Proben herausgestochen werden können, ohne die Blüte zu beschädigen, was bei kostbaren tropischen Orchideen schon einen Verlust bedeuten könnte. Die Verletzung wird mit Lanolinpaste wieder verschlossen, um Infektionen oder Austrocknung zu vermeiden. Falls in der Probe die gewünschten Teilungsphasen nicht enthalten sind, können am selben Fruchtknoten in bestimmten Zeitabständen weitere Proben entnommen werden.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. Rutishauser danke ich herzlich für die Leitung der Arbeit. Frau K. Bührer bin ich für die Herstellung der Fotokopien und Vergrösserungen zu Dank verpflichtet, und Frl. A. Stehelin danke ich für die Mithilfe bei der Herstellung der Präparate.

Die Qualität der Chromosomenbilder ermöglicht cytogenetische und cytotaxonomische Untersuchungen. Da im Hinblick auf die systematische Stellung der Gattungen und Arten widersprüchliche Meinungen herrschen, ist es besonders erfreulich, dass nun auch in der Familie der Orchideen cytotaxonomische Vergleiche möglich sind. Bei einer Art konnte ich mit derselben Präparationsmethode die Embryosackentwicklung abklären, die zwei Autoren verschieden interpretiert hatten. Es dürfte sich um den ersten Fall handeln, wo mit der Feulgenquetschmethode eine Embryosackentwicklung untersucht werden konnte.

Die Fotos, die nach den Dauerpräparaten hergestellt wurden, lieferten auch bei den kleinsten Chromosomen Resultate, die Zeichnungen, auch wenn sie mit dem Zeichnungsapparat gemacht worden sind, dank ihrer Objektivität überlegen sind.

II. *Limodorinae (Cephalanterinae)*

A. Spezieller Teil

1. *Epipactis atropurpurea* (Rafin)

Eine Orchideenart, die sich durch ausgeprägte Polymorphie auszeichnet, ist *Epipactis atropurpurea*. Synonyme: *E. rubiginosa* auct., *E. atrorubens* (Hoffm.) Schultes, *E. media* Fries, *E. purpurea* Hol., *Serapias latifolia* Scop., *S. microphylla* Merat, *Helleborine atropurpurea* Sch. et Thell., *Serapias latifolia* var. *silvestris* Lejeune, *S. latifolia* var. *microphylla* Marchand, *Epipactis latifolia* var. *microphylla* Tinant; Koltz; Krombach. Diese Art, die im Kanton Schaffhausen häufig vorkommt, schätzt kalkhaltigen Boden und starke Sonnenbestrahlung. Die auffallendsten Variationen finden sich in der Färbung des Perigons und des Labellums, ebenso vielgestaltig sind Anzahl, Form und Stellung der Blätter und die Ausprägung der Nervatur. Polymorphie hat oft den Ursprung in einer apomiktischen Entwicklung der Embryonen. Um abzuklären, ob es sich bei *Epipactis atropurpurea* um einen Apomikten handle oder ob die Polymorphie auf eine Polyploidie oder eine Aneuploidie zurückzuführen sei, wurde im Sommer 1961 in einem Kalksteinbruch oberhalb Osterfingen, am Südabhang des Wannenberges (Pkt. 627) erstmals Pflanzenmaterial zu Voruntersuchungen gesammelt. Nach der erwähnten Methode habe ich Quetschpräparate hergestellt. Da die cytologischen Ergebnisse ausserordentlich interessant waren, wurde das Hauptgewicht auf die cytogenetischen und cytotaxonomischen Untersuchungen gelegt und von embryologischen Studien abgesehen. Nach und nach wurden dann die vier übrigen Epipactisarten, die im Kanton Schaffhausen vorkommen, cytologisch untersucht und zusätzlich noch 2 stark verbreitete

Arten der *Neottiinae*, *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis*. Das Material zur Erforschung der 7 Arten wurde mit wenigen Ausnahmen im Gebiet des Randens (Kanton Schaffhausen) gesammelt, wo man eine besonders interessante Orchideenflora vorfindet. Die Standorte der 7 Arten sind auf der Karte Abbildung 1 angegeben[1]. Es war interessant, zu prüfen, ob durch die cytotaxonomischen Untersuchungen der 7 Arten das allgemein gebräuchliche System dieser Orchideengruppen bestätigt werden könne.

a) Der Chromosomensatz

O. Hagerup (1947) gibt für *Epipactis atropurpurea* die diploide Chromosomenzahl 2n = 40 an. Die Überraschung war gross, als beim Zählen von Mitosen aus dem Nucellus- und Integumentgewebe Chromosomenzahlen zwischen 40 und 52 gefunden wurden. Es fiel sofort auf, dass bei Chromosomenzahlen über 40 zusätzlich sehr kleine Chromosomen vorhanden waren, die im gleichen Gewebe derselben Pflanze zahlenmässig variierten. Das Verhalten der überzähligen Chromosomen in der Meiose und in der postmeiotischen Mitose liess darauf schliessen, dass es sich um akzessorische Chromosomen oder B-Chromosomen handeln müsse. Damit waren zum erstenmal bei einer Orchideenart B-Chromosomen gefunden worden. Robert E. Duncan (1959) schreibt in «The Orchids», S. 225: "B-chromosomes (chromosomes which differ greatly in size from the ordinary chromosomes of the set and consist mainly of heterochromatin) have not been identified with certainty in orchids. The behaviour of some chromosomes suggest that they belong to this category...." E. Duncan denkt dabei höchstwahrscheinlich an die Aneusomatie bei *Paphiopedilum wardii* (Duncan, 1945) und an die Extrachromosomen von *Listera ovata* (McMahon, 1936). Es lag nahe, zu untersuchen, wie sich die B-Chromosomen von *Epipactis atropurpurea* innerhalb einer Population verhalten und ob zwischen dem Vorkommen von B-Chromosomen und der morphologischen Variabilität ein Zusammenhang bestehe. Aus diesem Grund wurden an 3 verschiedenen Standorten im Kanton Schaffhausen Pflanzen gesammelt (Abb. 1).

Der eine Standort, A, liegt, wie schon erwähnt, am Südabhang des Wannenbergs (Pkt. 627), in einem Kalksteinbruch. Die Pflanzen wachsen auf Kalkschutt mit äusserst wenig Humus auf einem Gelände, das stark südlich exponiert ist. Die Begleitflora ist, ausser einigen wenigen Sträuchern, sehr spärlich. Standort B liegt am Südabhang des Osterberges bei Merishausen (Pkt. 608) in einem lichten, sekundären Föhrenwald.

---

[1] Herr H. Oefelein, Sekundarlehrer in Neunkirch SH, ein hervorragender Kenner der einheimischen Flora, hatte die Freundlichkeit, mir die meisten in dieser Arbeit erwähnten Pflanzenstandorte zu zeigen. Ihm sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

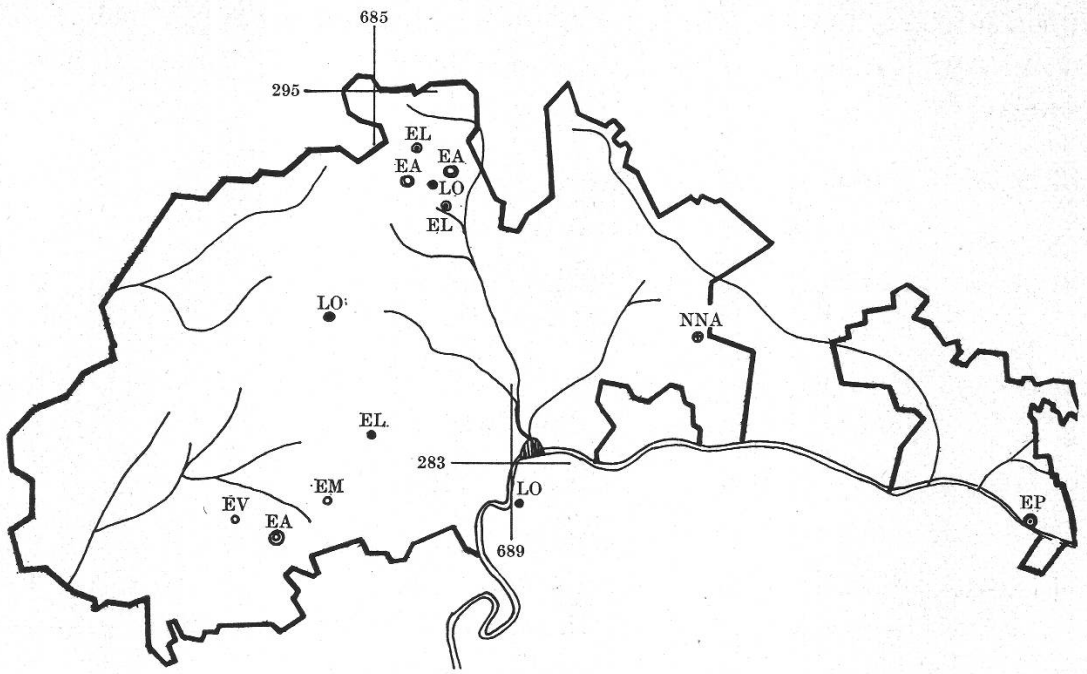


Abbildung 1

Karte des Kantons Schaffhausen mit eingezeichneten Standorten

EP = *Epipactis palustris* (Miller) Crantz.
EL = *Epipactis latifolia* (Huds.) All.
EV = *Epipactis violacea* (Dur. Duq.) Bor. = *Epipactis purpurata* SM.
EM = *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw.
EA = *Epipactis atropurpurea* Rafin
LO = *Listera ovata* (L.) R. Br.
NNA = *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

Die Konkurrenz durch die Begleitflora ist an diesem Standort beträchtlich (*Viburnum lantana* L., *Ligustrum vulgare* L., *Cornus mas* L., *Lonicera Xylosteum* L., *Anthericum ramosum* L., *Buphthalmum salicifolium* L.). Standort C befindet sich am Fusse der Ladelshalde im Laabachtal bei Merishausen (zwischen Pkt. 608 und 725) in einem schmalen Magerwiesengürtel entlang einer Drittklassstrasse. Begleitflora: *Anthericum ramosum* L., *Asperula cynanchica* L., *Medicago falcata* L., *Stachys recta* L., *Buphthalmum salicifolium* L., *Lathyrus heterophyllus* L., *Ononis spinosa* L., *Scabiosa Columbaria* L., *Origanum vulgare* L., *Gymnadenia conopea* L. R. Br., *Carlina acaulis* L., *Bromus erectus* Hudson, *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Campanula persicifolia* L. Die Standorte findet man auf der Landeskarte der Schweiz, Massstab 1:25000, Blatt 1011, 1031 und 1032.

b) Analyse der Farbvariationen von *Epipactis atropurpurea* (Rafin)

Im Sommer 1962, 1963 und 1964 wurden an den Standorten B und C die dort vorkommenden Farbvarianten ausgezählt. Fünf Farbklassen

konnten unterschieden werden, doch ist ihre gegenseitige Abgrenzung nicht immer eindeutig. (Dem Original sind Farbfotos der 5 Farbklassen beigelegt.)

Farbklasse 1: Perigon und Labellum dunkles purpurrot, Stengel der Blütentraube rot überlaufen, Blätter dunkelgrün.

Farbklasse 2: Perigon und Labellum purpurrot, Stengel grün, Blätter grün.

Farbklasse 3: Perigon und Labellum wie 2, Spitzen der Perigonblätter weisslich, Stengel grün, Blätter grün.

Farbklasse 4: Perigon schwach rot, Labellum purpurrot, Stengel grün, Blätter hellgrün.

Farbklasse 5: Perigon gelb bis weiss, mit oder ohne rote Punkte, Labellum schwach rosa oder gelb, Stengel und Blätter hellgrün.

Tabelle 1

Analyse der Farbvarianten von *Epipactis atropurpurea*

Farbklasse	Standort C						Standort B			
	1962		1963		1964		1962		1964	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1	22	5,6	15	6,0	36	15,1	7	4,9	8	8,7
2	163	41,4	109	43,9	74	31,4	41	29,0	41	44,5
3	152	38,5	91	36,6	88	37,2	58	41,1	28	30,4
4	46	11,6	25	10,0	33	13,9	31	22,2	13	14,1
5	11	2,7	8	3,5	6	2,4	4	2,8	2	2,3

c) Das Karyogramm

In Feulgenquetschpräparaten von Samenanlagen, die hauptsächlich Mitosen des Integument- und Nucellusgewebes enthalten, konnte der Chromosomensatz gut analysiert werden. Das Karyogramm von *Epipactis atropurpurea* setzt sich folgendermassen zusammen:

4 Paar grosse, akrozentrische Chromosomen, 6,25 μ lang;

3 Paar kleine, akrozentrische Chromosomen, 1 Paar davon ist relativ gross;

5 Paar kleine, telozentrische Chromosomen, alle sind ungefähr gleich gross;

8 Paar kleine, meta-submetazentrische Chromosomen, mit gleitendem Übergang vom grössten zum kleinsten Paar;

x metazentrische B-Chromosomen, ca. 0,9 μ lang (Abb. 2, 3, 4).

Es ist interessant festzustellen, dass die Zahl der B-Chromosomen im selben Gewebe von Zelle zu Zelle zahlenmässig variiert, bei konstant bleibender Zahl der A-Chromosomen (Abb. 6, 7, 8, 9). Untersucht man Wurzelspitzenmitosen derselben Pflanze, so streut auch im Wurzelspitzenmeristem die Zahl der B-Chromosomen um denselben Mittelwert wie in Zellen des Integument- und Nucellusgewebes (Abb. 5) (M. Rozmus, 1963). Es ist also nicht wie bei *Crepis pannonica* (Fröst, 1959) oder *Poa alpina* (Håkansson, 1948; Müntzing, 1948), wo die B-Chromosomen aus den Wurzeln eliminiert werden und nur im zentralen Teil der Pflanze und in der Keimbahn vorkommen. In den Blüten von *Crepis pannonica* wird die Zahl der B-Chromosomen sogar verdoppelt.

Um die Zahl der B-Chromosomen einer Pflanze zu bestimmen, wurden hauptsächlich Mitosen des Integument- und Nucellusgewebes der Samenanlagen ausgezählt. Dabei war ersichtlich, dass die Variabilität der B-Chromosomen-Zahl innerhalb desselben Gewebes vor allem bei Individuen mit viel B-Chromosomen gross war. Es besteht die Möglichkeit, dass B-Chromosomen durch A-Chromosomen überdeckt werden und dass ein Teil der Variation auf Zählfehler zurückzuführen ist.

Tabelle 2

Variation der B-Chromosomen-Zahl innerhalb eines Gewebes

Pflanze	Anzahl B-Chromosomen in diploiden Zellen													Total	Mittlere Anzahl
Nr.	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Zellen	B-Chromosomen
EA-7					1	–	1	6	7	11	9	–	3	38	8,52
EA-3	21	21	12	1										55	0,87
EA-35			1	3	7	1	2							14	4,70
EA-9				3	12	3								18	4,00
EA-2					1	3	11	5						20	6,00
EA-31	2	1	5	3	3									14	2,29
EA-6	18	17	3	3										41	0,78

Nach Darlington und Upcott (1941) ist eine solche Variation das Zeichen für ein defektes Centromer, wie es z. B. für die B-Chromosomen von *Zea Mais* zutrifft. Dies kann zu somatischer «non-disjunction» und zu Eliminationen führen. Es ist auch möglich, dass die Centromere normal

sind und die Variation auf «stickiness» zurückzuführen ist, welche die B-Chromosomen am Teilen hindert, wie dies nach Fröst (1956) bei *Centaurea scabiosa* der Fall sein soll. Tatsächlich habe ich auch in meinem Material sehr oft somatische Mitosen mit Eliminationen beobachtet (Håkansson, 1950; Kayano, 1955; Roman, 1947).

d) Die B-Chromosomen

Die B-Chromosomen unterscheiden sich von den Chromosomen des Normalsatzes vor allem durch ihre Kleinheit. In Mitosen des Wurzelmeristems und der Samenanlagen ist das Standard-B-Chromosom, das an allen 3 Standorten sehr häufig vorkommt, in bezug auf die Färbbarkeit von den A-Chromosomen nicht zu unterscheiden. Gute Platten zeigen deutlich, dass die akzessorischen Chromosomen ein medianes Centromer besitzen. Da die beiden Schenkel des Chromosoms genau gleich lang sind, kann es sich beim Standard-B-Chromosom um ein Isochromosom handeln. Von den 74,5% Pflanzen, die 1 bis 8 B-Chromosomen enthalten, wurden Pflanzen gefunden (4,38%), die neben dem Standard-B-Chromosom ein akzessorisches Chromosom enthielten, das nur etwa 0,5 μ lang ist und sich in Mitose und Meiose genau gleich verhält wie das Standard-B-Chromosom (Abb. 32, 34). Es könnte sich bei diesem B-Chromosom um den einen Arm des metazentrischen Standard-B-Chromosoms handeln, das durch «misdivision» in der Meiose entstanden ist (Abb. 32, 34). Es ist schwer zu sagen, ob es sich beim B-Chromosom tatsächlich um ein telozentrisches Fragment handelt. In guten Platten ist oft eine Einschnürung sichtbar, doch lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich dabei um das Centromer oder den Äquationsspalt handelt.

e) Meiose

Zum Studium der Meiose und des Verhaltens der B-Chromosomen wurden hauptsächlich RT[1] der EMZ[1] in Feulgenquetschpräparaten untersucht (Abb. 10, 11, 12, 13). Mit den Samenanlagen wurden oft gleichzeitig auch noch Pollinien fixiert und gleich präpariert wie die Samenanlagen, doch war die Ausbeute an brauchbaren Stadien äusserst gering. Es fällt sofort auf, dass sich weder das B- noch das kleine B′-Chromosom mit Chromosomen des A-Satzes paaren. In mehr als 95% der Fälle sind die B-Chromosomen während der RT I univalent und haben ein kugeliges Aussehen (Abb. 14, 15, 16). In einigen Platten mit B-Chromosomen wurde ab und zu eine lockere Assoziation zwischen 2 B-Chromosomen beobachtet. Das seltene Vorkommen von Bivalenten dürfte darauf hinweisen, dass das Standard-B-Chromosom ein Isochromosom ist, das seine

[1] RT = Reduktionsteilung, EMZ = Embryosackmutterzelle.

Paarungstendenz durch «interarmpairing» absättigt. Wie bereits erwähnt, ist aus somatischen Mitosen nicht ersichtlich, ob das B-Chromosom heterochromatisch ist. In der RT I, vor allem im Diplotän und in der Diakinese und auch in den Metaphasen sind die B-Chromosomen deutlich heller gefärbt als die kleinsten A-Chromosomen. Sie sind *negativ heteropyknotisch* (Abb. 14, 15). Eine weitere Eigenschaft der B-Chromosomen zeigt sich im Verhalten während der Metaphase der RT I. Sind die A-Chromosomen in der Äquatorialebene eingeordnet, so liegen die B-Chromosomen zerstreut zwischen den beiden Polen (Abb. 14, 15, 16). Dieses Verhalten ist wohl grösstenteils auf die Univalenz zurückzuführen und kann bei Pflanzen mit einem oder mehreren B-Chromosomen beobachtet werden. Es ist deutlich ersichtlich, dass sich die univalenten B-Chromosomen in der Anaphase der RT I nicht teilen.

f) RT II und erste postmeiotische Mitose

Im chalazalen Prophasekern sind die B-Chromosomen nicht heteropyknotisch und unterscheiden sich färberisch in keiner Weise von den A-Chromosomen (Abb. 24). Die beiden Chromatiden sind in der Pro- und Metaphase der RT II immer weit voneinander gespreizt, die B-Chromosomen zeigen ebenfalls das Centromer und 2 sehr kurze, punktförmige Chromatiden. Während der Anaphase der RT II teilen sich die beiden Chromatiden normal und wandern wie die A-Chromosomen zu den beiden Polen. Ein unkoordiniertes Verhalten der B-Chromosomen oder ein Vorauseilen habe ich nie beobachtet. Die grössere chalazale Dyade teilt sich immer früher als die mikropylare, stark zusammengedrückte Dyadenzelle (Abb. 24). Nach Abschluss der RT II finden sich 4 Makrosporen, die sich in bezug auf Grösse und Färbbarkeit stark unterscheiden. Die beiden kleinen mikropylaren Kerne sind sehr dunkel gefärbt, dazwischen liegt ein grösserer, heller gefärbter Kern. Die 3 Makrosporen degenerieren schnell. Nur der grösste, sehr helle chalazale Kern bildet den primären Embryosackkern (Abb. 32). Die Metaphasechromosomen der ersten, postmeiotischen Mitose lassen sich im haploiden Kern gut analysieren. In der Metaphase erkennt man die kleinen, kugeligen B-Chromosomen, die stark *positiv heteropyknotisch* sind, sich also schon aufgrund ihrer dunklen Farbe deutlich von den kleinsten A-Chromosomen unterscheiden (Abb. 17 bis 22). Chromatiden kann man bei den B-Chromosomen in dieser Phase nicht erkennen, im Gegensatz zu den kleinsten A-Chromosomen, wo die Doppelstruktur immer deutlich sichtbar ist. Es ist durchaus möglich, dass dieses unterschiedliche Verhalten in bezug auf die Färbbarkeit, das wir schon in der Meiose beobachtet haben, auf die *heterochromatische Natur* der B-Chromosomen hinweist.

g) Die Embryosackentwicklung

Die Embryosackentwicklung habe ich bei allen untersuchten Epipactisarten nicht weiter verfolgt. Brown und Sharp (1911) haben bei *Epipactis pubescens* die Embryosackentwicklung untersucht. Es handelt sich um einen normalen, achtkernigen Embryosack mit 2 Synergiden, Eizelle, 3 Antipoden und 2 verschmolzenen Polkernen. Doppelte Befruchtung findet statt, der Endospermkern degeneriert, ohne sich geteilt zu haben. Die vom Normaltypus abweichenden Embryosäcke, nach dem Scilla- und Liliumtypus, sollen Reduktionen der Zellteilungen zwischen Archesporzelle und Bildung der Eizelle darstellen. Das unterschiedliche Schicksal der Kerne in den verschiedenen Entwicklungsstadien sei eher auf äussere Faktoren als auf vererbte, innere Kräfte zurückzuführen. Nach Brown und Sharp (1911) soll die Lage der Spindel in der meiotischen Teilung von entscheidender Bedeutung sein. Je nachdem erfolgt mono-, bi- oder tetraspore Embryosackentwicklung. Es kann vorkommen, dass die beiden antipodialen Spindeln während der dritten Teilung miteinander verschmelzen. Die 2 entstandenen Kerne enthalten auf diese Weise doppelt so viele Chromosomen als normale Antipoden. Nach Vermoessen (1911) haben *Epipactis latifolia* und *Epipactis palustris* durchwegs achtkernige Embryosäcke. (Bei Orchideen herrscht der achtkernige Embryosack vor, wenn auch die Tendenz zur Reduktion des Antipodenapparates weit verbreitet ist.)

h) Der Verstärkermechanismus der B-Chromosomen

In der Anaphase der RT I kann man häufig beobachten, dass die heteropyknotischen B-Chromosomen entweder als «laggards» zwischen den A-Chromosomen, die zu den Polen wandern, liegen oder sonst zu weit von den Telophasechromosomen entfernt sind, um in den Interphasekern eingeschlossen zu werden. In den Dyaden und Tetraden kann man häufig Kleinkerne beobachten, die aus eliminierten B-Chromosomen und anderem eliminiertem Chromatinmaterial bestehen. Bei 7 Pflanzen wurde die Eliminationshäufigkeit nach der RT I bis nach Beendigung der ersten postmeiotischen Mitose ausgezählt. Dabei erhielt ich Werte zwischen 2,5 und 13,9%. Die mittlere Elimination der 7 Pflanzen beträgt 5,69%. Dies ist gegenüber der Eliminationshäufigkeit bei *Caltha palustris* (Reese, 1954) von 20–30% sehr wenig. Es ist nun interessant zu untersuchen, ob der geringe Verlust an B-Chromosomen durch einen Verstärkermechanismus, z.B. «preferential segregation» der univalenten B-Chromosomen während der RT I der EMZ, wie dies für *Plantago serraria* (Fröst, 1959), *Lilium callosum* (T.Kayano, 1956, 1957) oder *Trillium grandiflorum* (Rutishauser, 1956, 1960) zutrifft, kompensiert wird. Da die Spindel in der RT I stark gegen das mikropylare Ende ver-

schoben ist und der eine Dyadenkern beträchtlich kleiner angelegt wird, könnte man annehmen, dass aufgrund der ungleichen Plasmaanteile relativ mehr B-Chromosomen in die grosse chalazale Dyade gelangen.

Da bei diesem Material keine Kreuzungsversuche durchgeführt werden können, kann nur die B-Chromosomen-Zahl somatischer Mitosen und der RT I mit den B-Chromosomen haploider Zellen, wie z. B. des primären Embryosackkerns, miteinander verglichen werden. Die mittlere Anzahl B-Chromosomen in den Zellen des Integument- und Nucellusgewebes stimmt mit der Zahl der univalenten B-Chromosomen in der Meiose weitgehend überein. Da sich die B-Chromosomen erst in der Anaphase der RT II teilen, ist zu erwarten, dass, falls keine gerichtete Verteilung der B-Chromosomen in der RT I oder der RT II stattfindet und keine B-Chromosomen eliminiert werden, in den haploiden Zellen der ersten postmeiotischen Mitose 50 % der mittleren Anzahl B-Chromosomen der betreffenden Pflanze zu erwarten sind.

Somatische Zelle — Reduktionsteilung I

$$2n = 40 \text{ A-Chr.} + x \text{ B-Chr.} = 20 \text{ Bivalente} + x \text{ B-Univalente} =$$

Primäre ES-Zelle

$$2 \cdot (20 \text{ A-Chr.} + \frac{x}{2} \text{ B-Chr.})$$

Wie erwähnt, ändert von Pflanze zu Pflanze der Prozentsatz der eliminierten B-Chromosomen. Wir dürfen also nach der Reduktionsteilung in den haploiden Zellen nicht mehr 50 % der mittleren Anzahl B-Chromosomen der betreffenden Pflanze erwarten, sondern nur noch ca. 44,5 %, bei einer mittleren Eliminationshäufigkeit von 5,5 % (siehe Tab. 4).

Bei Pflanzen mit einem B-Chromosom wird am deutlichsten ersichtlich, ob in der Anaphase der RT I eine gerichtete Verteilung zugunsten derjenigen Dyade stattfindet, die sich zum Embryosack entwickelt. In den primären Embryosackzellen sind, sofern die Elimination nicht einbezogen wird, zu 50 % Makrosporen mit B-Chromosomen zu erwarten, unter Einbeziehung einer Eliminationshäufigkeit von 5,5 %, 44,5 % Makrosporen mit B-Chromosomen und 55,5 % Makrosporen ohne B-Chromosomen. Meine Untersuchungen ergaben aber trotz Elimination 59,75 % Zellen mit B-Chromosomen. Im Vergleich zu den erwarteten 44,5 % Zellen mit B-Chromosomen ergibt dies eine Differenz von 15,25 %. Ob diese Differenz rein zufällig oder statistisch gesichert ist, zeigt der X^2-Test (Tab. 3).

Von 164 untersuchten Zellen haben total 98 Zellen B-Chromosomen. Bei 5,5 % Elimination erwartet man total nur 73 Zellen mit B-Chromo-

Tabelle 3

Chromosomenzahlen im primären ES-Kern von Pflanzen mit 1 B-Chromosom und X^2-Test

Haploide Chromosomenzahl	Pflanzennummer								
	EA-6	EA-14	EA-6R	EA-18	EA-6RT	EA-8	EA-9	Total	In %
n = 20	15	10	9	5	9	9	15	72	
n = 21	25	3	16	7	13	11	11	86	
n = 22	3	—	—	—	2	1	—	6	
Ausgezählte Zellen	43	13	25	12	24	21	26	164	100
Total Zellen mit B	31	3	16	7	17	13	11	98	59,75
Erwartete Anzahl B bei 5,5 % Elimination	19,14	5,79	11,13	5,34	10,68	9,36	11,57	73	44,50
Differenz (d)	11,86	–2,79	4,87	1,66	6,32	3,64	–0,57	25	15,25
$\frac{d^2}{e}$	7,35	1,34	2,13	0,52	3,74	1,42	0,03	Σ 16,53	

somen. Der Verstärkermechanismus aufgrund von «preferential segregation» beträgt demnach:

Tatsächlicher Verstärker: 59,75 %—44,5 % = *15,25* %

Sichtbarer Verstärker: 59,75 %—50,0 % = 9,75 %

Das X^2 für den tatsächlichen Verstärker beträgt 16,53, der zugehörige *p*-Wert liegt zwischen 0,02 und 0,01. Dies bedeutet, dass die Differenz statistisch gesichert ist, d.h. dass tatsächlich eine gerichtete Verteilung stattfindet. Es gelangen 15,25 % mehr B-Chromosomen in die chalazale Dyadenzelle, die sich zum Embryosack entwickelt. Das Vorkommen von primären Embryosackzellen mit 22 Chromosomen weist auf eine prämeiotische oder meiotische (RT II) «non-disjunction» hin. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die gerichtete Verteilung der B-Chromosomen während der RT I auf die Asymmetrie der Spindel zurückzuführen ist.

Es muss nun untersucht werden, ob ein gleicher Mechanismus auch bei Pflanzen mit höherer Anzahl B-Chromosomen zu finden ist. In der folgenden Tabelle sind die Resultate von 7 Pflanzen der 3 Standorte aufgeführt.

Tabelle 4

Eliminationshäufigkeit und Verstärkermechanismus der B-Chromosomen

	Pflanze Nr.	EA-5	EA-1	EA-15	EA-31	EA-2	EA-17	EA-6
Mittlere Anzahl B-Chromosomen	in dipl. Zellen	8,69	4,83	4,15	2,60	2,09	3,0	1,0
	in hapl. Zellen	4,60	1,66	2,00	1,48	1,33	2,08	0,62
Dyaden- und Tetradenzellen	Total	155	333	590	418	359	320	660
	Total mit Elimination	5	17	22	37	10	8	102
	Elimination in %	3,12	5,09	3,72	8,80	2,70	2,50	13,90
Verstärker inkl. Elimination	erwartet in %	46,88	44,90	46,28	41,20	47,30	47,50	36,10
	gefunden in %	52,00	34,40	48,18	56,90	63,63	69,33	62,00

Bei den ausgewählten Pflanzen variiert die Eliminationshäufigkeit zwischen 2,5% und 13,9%, die mittlere Eliminationshäufigkeit beträgt 5,69%. Nur bei einer Pflanze findet offensichtlich eine gerichtete Verteilung zugunsten der mikropylaren Dyade statt (EA-1), da sich der gefundene negative Verstärker von 34,4% nicht durch die Elimination von 5,09% erklären lässt. Bei den übrigen 6 Pflanzen gelangen die B-Chromosomen vorzugsweise in die chalazale Dyadenzelle. Ein positiver Verstärker, der sich trotz Elimination über 50% erhebt, zeigt sich nur bei 5 Pflanzen. Der «boosting» schwankt zwischen 52% und 69,33%. Es macht den Anschein, dass die Verträglichkeit der Pflanzen gegenüber B-Chromosomen unterschiedlich ist. Es erfolgt entweder eine Kontrolle vom A-Genom aus, oder dann spielen ökologische Faktoren eine Rolle. Es ist möglich, dass die B-Chromosomen genetisch unterschiedlich sind und dementsprechend der Trägerpflanze mehr oder weniger schaden. Die Eliminationshäufigkeit dürfte damit im Zusammenhang stehen.

Betrachtet man die Übertragung der B-Chromosomen im weiblichen Gametophyten während 3 nacheinanderfolgenden Vegetationsperioden, so erhält man folgende Resultate:

Tabelle 5

Die mittlere Anzahl B-Chromosomen im weiblichen Gametophyten

	Mittlere Anzahl B: 2n	Mittlere Anzahl B: n	Erwartete Anzahl: n	Verstärkung %
Standort A	2,37	1,12	1,18	47,2
Standort B	1,60	0,83	0,80	51,5
Standort C	2,27	1,06	1,13	46,9
Mittel	2,08	1,0	1,04	48,1

Innerhalb der 3 Populationen kann der Verstärkermechanismus die Elimination nur am Standort B kompensieren. Es erfolgt ein Gewinn an B-Chromosomen von 1,5%. An den beiden übrigen Standorten erfolgt innerhalb der Population ein B-Chromosomen-Verlust von 3,1% und 2,8% (Ehrendorfer, 1960, 1961; Fröst, 1957, 1958, 1960; Håkansson, 1948.)

Es wäre interessant zu untersuchen, wie sich die B-Chromosomen während der Reduktionsteilung im männlichen Gametophyten verhalten. Die Lage der Spindel ist hier, im Gegensatz zur RT im weiblichen Gametophyten, symmetrisch, und die Dyadenkerne werden gleich gross angelegt. Eine gerichtete Verteilung der B-Chromosomen ist in der RT I nicht zu erwarten. Die erste postmeiotische Mitosespindel ist im Gegensatz zu derjenigen im weiblichen Gametophyten asymmetrisch, der generative Kern hat den grösseren Plasmaanteil als der vegetative Kern. Es könnte also während dieser Teilung, wie dies für *Anthoxanthum aristatum* (Oestergren, 1947) zutrifft, ebenso für *Secale cereale* (Müntzing, 1954) oder *Phleum phleoides* (Bosemark, 1957) beschrieben wurde, zu einer «non-disjunction» der B-Chromosomen kommen (Brumfield, 1941; Hagerup, 1938a; Kayano, 1955).

i) Besteht ein Zusammenhang zwischen der Polymorphie und der Zahl der B-Chromosomen?

Um abzuklären, ob ein Zusammenhang zwischen der Zahl der B-Chromosomen und der Variabilität bestehe, wurden von den Pflanzen, die cytologisch untersucht wurden, einige morphologische Eigenschaften festgehalten. Blüte: Farbklasse, Durchmesser der Blüte, Öffnungszustand, Form des Labellums, Form der Schwielen, Farbe des Hypochiliums, Zahl der Blüten. Blätter: Zahl der Blätter, Farbe, Form, Nervatur, Stellung der Blätter, Höhe der Pflanze, Behaarung, Farbe des Stengels.

Es zeigte sich schnell, dass die akzessorischen Chromosomen auf die erwähnten Eigenschaften keinen Einfluss haben. Die drei nachfolgenden Tabellen sollen dies erläutern. Es besteht z.B. kein Zusammenhang zwischen der Zahl der B-Chromosomen und der Farbklasse, der Blütenzahl oder der Höhe der Pflanze. Die Polymorphie ist höchstwahrscheinlich autosomal bedingt.

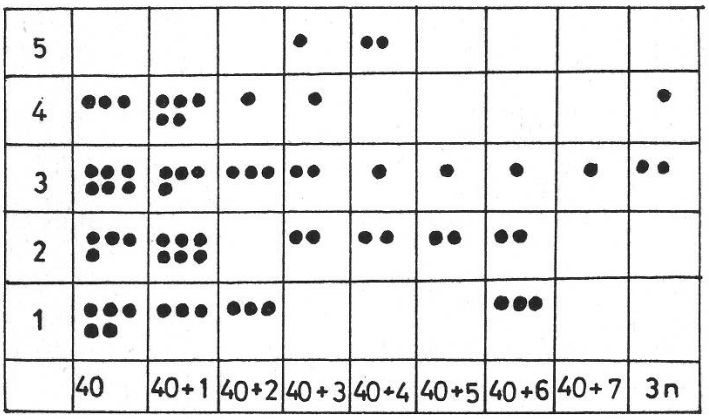
Ob bei höherer Anzahl B-Chromosomen Fertilität und Vitalität negativ beeinflusst werden, wie dies für *Achillea* (Ehrendorfer, 1960), *Secale cereale* (Müntzing, 1948) und *Zea Mais* (Randolph, 1928) zutrifft, konnte nicht festgestellt werden. Die vegetative Entwicklung schien auch bei Pflanzen mit höherer Anzahl B-Chromosomen in keiner Weise ver-

mindert zu sein. Bosemark (1957) stellte bei *Festuca pratensis* fest, dass 1–2 akzessorische Chromosomen in bestimmtem Material eine stimulierende Wirkung auf die vegetative Entwicklung haben können. Bei *Epipactis atropurpurea* habe ich keine entsprechende Beobachtung machen können.

Tabelle 6

Anzahl B-Chromosomen und Farbklasse

Farbklasse

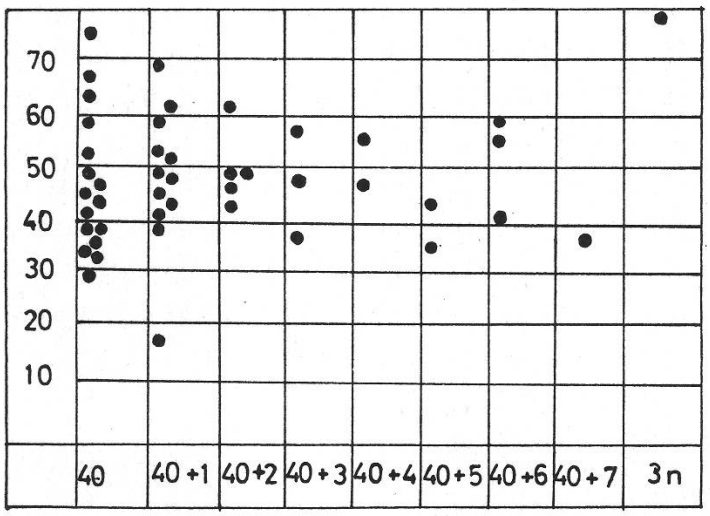


Anzahl B-Chromosomen

Tabelle 7

Pflanzenlänge und Zahl der B-Chromosomen

Länge der Pflanze



Anzahl B-Chromosomen

k) Die mutmassliche Entstehung der B-Chromosomen

Von 118 Pflanzen, die ich untersucht habe, waren 4 Pflanzen triploid. Die Chromosomenzahl dieser 4 Pflanzen bewegte sich zwischen 60 und 64 in Zellen der Samenanlagen (Abb. 28, 29). Zwei der triploiden Pflanzen enthielten zusätzlich noch B-Chromosomen (Abb. 28). In allen 4 Pflanzen

Tabelle 8

Zahl der Blüten und Zahl der B-Chromosomen

Zahl der Blüten

45									•
40									
35	•	••		•					
30	•	•		•					
25	•	•	••	•	•				
20	•• •	•• •	• •			•	• •	•	
15	• ••••	• •• •		•	•	•			
10	•••• ••					•	•		
5									
	40	40+1	40+2	40+3	40+4	40+5	40+6	40+7	3n

Anzahl B-Chromosomen

fielen die häufigen Eliminationen in Dyaden und Makrosporen auf (Abb. 25, 26, 27, 30, 33). Die Meiose ist bei diesen Triploiden ebenfalls stark gestört. Neben Trivalenten finden sich häufig Bi- und Univalente (Abb. 31). Es ergeben sich in der Metaphase der RT I der triploiden Pflanzen dieselben Bilder wie bei Pflanzen mit hoher Anzahl B-Chromosomen. Man findet dasselbe unkoordinierte Verhalten der univalenten A-Chromosomen, wie ich es für univalente B-Chromosomen beschrieben habe. Nach Hagerup (1947) sollen «non-disjunction» in der Meiose der Pollenkornmutterzelle und unreduzierte Gameten zu den unterschiedlichen Chromosomenzahlen innerhalb der Gattung *Epipactis* geführt haben. Es soll auch vorkommen, dass eine Tochterzelle 2 normale (n = 20) Pollenkörner bildet, während die dritte ungeteilt bleibt und n = 40 Chromosomen aufweist. Auch in normalen Tetraden sollen polyploide Riesenkerne vorkommen. Bei verwandten Arten, wie *Cephalanthera Damasonium* (Mill.), *Listera ovata* (L.) R. Br., *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., soll Superfertilisation vorkommen. Dies führe zu triploiden Embryonen.

Die Entstehung der triploiden Embryonen kann also sowohl auf Überbefruchtung als auch auf die Befruchtung durch unreduzierte Gameten zurückgeführt werden. Verteilungsschwierigkeiten während der Anaphase der RT I führen bei Triploiden zu massiven Eliminationen, so dass häufig in einer Tetrade 1–4 Kleinkerne beobachtet werden können. Leider konnten in triploiden Pflanzen keine primären Embryosackkerne ausgezählt werden, um die Stärke der Elimination festzustellen. Dass Eliminationen auch in der Pollenkornmitose vorkommen, zeigen die Zählungen aus einer triploiden Pflanze.

Tabelle 9

Chromosomenvariabilität in der ersten Pollenkornmitose einer triploiden Pflanze

Haploide Chromosomenzahlen	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Anzahl Zellen	1	1	1	6	6	5	3	6	3	–	2	1	1

Erwartete haploide Chromosomenzahl n = 30
Erhaltene mittlere haploide Chromosomenzahl n = 27,48 = 91,6 %
Verlust an Chromosomen durch Elimination 8,4 %

Wird eine Eizelle mit n = 20 Chromosomen durch eine aneuploide Gamete befruchtet, so erwarten wir Chromosomenzahlen in der Zygote zwischen 40 und 54. Bestimmt kann die Aneuploidie zu letalen und sterilen Kombinationen führen. Es wird aber auch Zygoten geben, deren Trisomie in bezug auf Chromosomen mit relativ unwichtigen Genen wenig störend wirkt und zu fertilen Pflanzen führen kann. Um den störenden Einfluss der überzähligen Chromosomen so stark als möglich zu reduzieren, werden wohl strukturelle Umbauten, Heterochromatisierung usw., die vom A-Genom gesteuert werden, erfolgen. Es ist denkbar, dass die kleinen, stark heterochromatischen B-Chromosomen in dieser Pflanze weitgehend inert sind. Sie können aus einer Triploidie resultieren und schon soweit umgeändert sein, dass ihr störender Einfluss gering ist und sie vom A-Genom toleriert werden.

1) Hat der Standort einen Einfluss auf die Häufigkeit der B-Chromosomen ?

Es muss noch untersucht werden, ob ökologische Unterschiede einen Einfluss auf die Häufigkeit der B-Chromosomen haben können. Entsprechende Versuche waren von Bosemark (1956) bei *Festuca pratensis* gemacht worden. Er fand, dass die Frequenz der B-Chromosomen in verschiedenen Gebieten Schwedens stark ändert und dass eine positive Korrelation zwischen Tongehalt des Bodens und Zahl der B-Chromosomen besteht. Fröst (1958) fand einen ähnlichen Zusammenhang bei *Centaurea scabiosa*. In trockenen Gebieten Europas mit kontinentalem Klima ist die Zahl der B-Chromosomen höher als in relativ feuchten Gebieten mit atlantischem Klima. Fröst schliesst daraus, dass Pflanzen mit oder ohne B-Chromosomen unter verschiedenen Umweltsbedingungen einen unterschiedlichen selektiven Wert haben. Lewis (1950) fand bei *Clarkia elegans* einen ähnlichen Zusammenhang zwischen Anpassung an Trockengebiete und Vorkommen von überzähligen Chromosomen (Kayano Hiroshi, 1960).

Die 3 Standorte von *Epipactis atropurpurea* sind recht unterschiedlich, und es liegt daher nahe zu untersuchen, ob diese in bezug auf die mittlere Anzahl B-Chromosomen einen Unterschied zeigen. Da die Standorte relativ nahe beieinander liegen, ist nicht zu erwarten, dass starke klimatische Unterschiede bestehen. Die 3 Standorte unterscheiden sich dagegen bezüglich der Bodenzusammensetzung und der Konkurrenz durch die Begleitflora. Am Standort C, wo die Pflanzen in einer Magerwiese in ausserordentlich grosser Zahl vorkommen (es wurden in einem Sommer auf ca. 100 Quadratmetern mehr als 400 Pflanzen gezählt), haben 83,33 % der Individuen 1–6 B-Chromosomen. Die mittlere Anzahl B-Chromosomen pro Pflanze beträgt 2,27. Die Konkurrenz durch die Begleitflora ist an diesem Standort gering. Am Standort B, wo die Pflanzen in einem sekundären Föhrenwald wachsen, haben 70 % der Individuen 1–7 B-Chromosomen. Dies ergibt eine mittlere Anzahl B-Chromosomen pro Pflanze von 1,6. Am Standort A wachsen die Pflanzen auf Kalkschutt, und die Begleitflora ist ausserordentlich gering. 72,6 % der Pflanzen haben 1–8 B-Chromosomen, die mittlere B-Chromosomen-Zahl pro Individuum beträgt 2,37.

Tabelle 10

Vergleich der B-Chromosomen-Zahlen der 3 Standorte

Standort	Pflanzen ohne B %	Pflanzen mit B %	Mittlere Anzahl B in diploiden Zellen	Variationsbreite
A, Osterfingen 1961, 1962, 1963	27,40	72,60	2,37	1–8 B
B, Randen 1961, 1962, 1963	30,00	70,00	1,60	1–7 B
C, Randental 1961, 1962, 1963	16,66	83,33	2,27	1–6 B

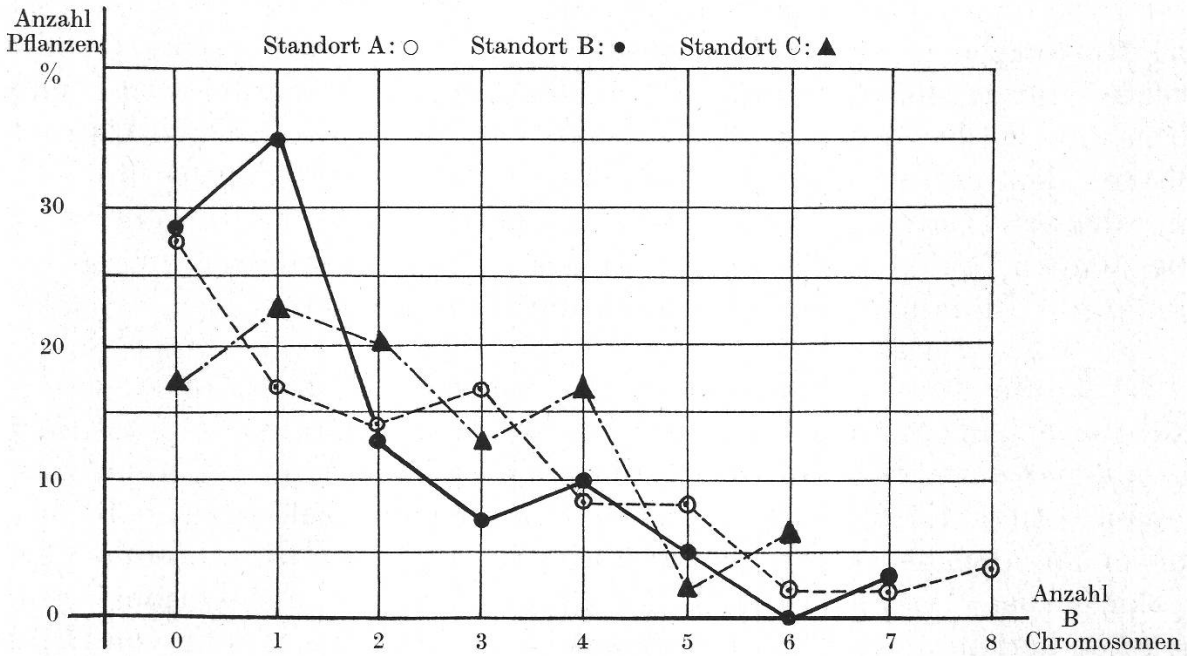
m) Ist die Differenz der mittleren Anzahl B-Chromosomen der 3 Standorte statistisch signifikant?

Trägt man in einem Koordinatensystem den prozentualen Anteil der Pflanzen in Abhängigkeit zur Zahl der B-Chromosomen auf, so ergibt sich, wie die Berechnungen zeigen, für Standort A eine hyperbelähnliche Kurve mit dem Maximum bei 0 B-Chromosomen. Die Standorte B und C haben eine asymmetrische Verteilung, die sich einer Poissonverteilung annähert. Das Maximum liegt hier bei 1 B-Chromosom pro Pflanze. Da das Zahlenmaterial gering ist (am Standort A wurden total 43 Pflanzen untersucht, am Standort B 40, am Standort C 30 Pflanzen), erübrigt sich

ein Vergleich der 3 Kurven. Erst grossangelegte Versuchsserien mit statistisch einwandfreiem Zahlenmaterial würden einen Vergleich der 3 Standorte erlauben. Dann würde es sich zeigen, ob die unterschiedlichen Häufigkeiten für 0 B-Pflanzen an den Standorten B und C im Vergleich mit Standort A rein zufällig sind und ob bei grossem Zahlenmaterial kein Unterschied mehr besteht. Es ist möglich, dass ein B-Chromosom für die Population der Standorte B und C optimal ist, in der Population des Standortes A aber einen schädlichen Einfluss hat. Wie bereits erwähnt, könnte in dichten Pflanzengesellschaften die gegenseitige Konkurrenz um Licht, Wasser und Nährsalze einen Einfluss auf die B-Chromosomen-Häufigkeit der Population haben. Nimmt man an, dass eine höhere B-Chromosomen-Zahl der Pflanze in irgendeiner Weise schadet, so werden Individuen mit viel B-Chromosomen bei starker Konkurrenz nicht überleben können. Dies dürfte für Standort B zutreffen, wo die Konkurrenz in der dichten Pflanzengesellschaft des sekundären Föhrenwaldes gross ist. Am Standort C, wo die mittlere Anzahl B-Chromosomen höher ist, ist auch die Konkurrenz schwächer. Am Standort A wachsen die Pflanzen auf Kalkschutt sozusagen ohne Konkurrenz einer Pflanzengesellschaft. Hier ist die mittlere Anzahl B-Chromosomen pro Individuum am höchsten.

Tabelle 11

Verteilung der Häufigkeit der B-Chromosomen an den 3 Standorten



n) Diskussion

Das kugelige Aussehen der B-Chromosomen während der Meiose und das Vorkommen als Univalente deuten darauf hin, dass es sich um Iso-

chromosomen handeln könnte. Iso-B-Chromosomen sind häufig und wurden auch bei *Centaurea scabiosa* (Fröst, 1956), *Festuca pratensis* (Bosemark, 1956), *Secale cereale* (Müntzing, 1944), *Anthoxanthum* (Oestergren, 1947) beobachtet. Auch wenn in einer Pflanze mehrere B-Chromosomen vorhanden sind, so sind diese während der Metaphase der RT I meistens univalent. Dies trifft auch für die B-Chromosomen von *Centaurea scabiosa* (Fröst, 1956) und *Caltha palustris* (Reese, 1954) zu. Es ist möglich, dass seltene Bivalentbildung der B-Chromosomen auf ihre heterochromatische Natur hinweist, die die Chiasmabildung reduziert. Das kugelige Aussehen während dieser Phase könnte auch den Grund im «interarmpairing» der Isochromosomen haben. Wie bei *Poa*, *Anthoxanthum*, *Caltha* usw. teilt sich ein univalentes B-Chromosom erst in der Anaphase der RT II und nicht wie bei *Centaurea scabiosa* in der Anaphase der RT I. Dies kann von Nachteil sein, da die univalenten B-Chromosomen schon während der RT I verlorengehen, falls sie in die mikropylare Dyadenzelle gelangen und keine «preferential segregation» die Ausscheidung verhindert. Es trifft aber zu, dass infolge der Asymmetrie der Spindel während der RT I und der damit verbundenen ungleichmässigen Verteilung der Plasmaanteile in den beiden Dyadenzellen mehr B-Chromosomen in die chalazale Dyadenzelle gelangen und dass damit die Elimination von B-Chromosomen kompensiert wird. Es darf aber nicht übersehen werden, dass, wenn man die mittlere Anzahl B-Chromosomen der 3 Populationen betrachtet, sich im weiblichen Gametophyten kein positiver Verstärkermechanismus abzeichnet. Statt der 50 % B-Chromosomen, die die Mutterpflanze erwartungsgemäss auf die Gameten übertragen sollte, werden nur ca. 48,5 % weitergegeben. Die Population wird also zusehends ärmer an B-Chromosomen, falls ein «boosting» im männlichen Gametophyten den Verlust nicht wettmacht oder falls durch Polyspermie oder unreduzierte Gameten nicht ständig neue, triploide Pflanzen entstehen, die zu aneuploiden Nachkommen Anlass geben und damit den Ausgangspunkt zur Bildung neuer B-Chromosomen sein können.

Im Laufe der Untersuchungen der weiteren Epipactisarten, die im Kanton Schaffhausen vorkommen, stellte es sich heraus, dass *Epipactis atropurpurea* wahrscheinlich die einzige Epipactisart ist, die B-Chromosomen besitzt. Es ist möglich, dass die Tendenz zur Bildung von B-Chromosomen oder die Toleranz gegenüber akzessorischen Chromosomen artspezifisch ist. Dass sich die B-Chromosomen von Translokationsheterozygoten herleiten, als Folge einer ungleichmässigen Verteilung von Multivalenten während der Meiose, ist bei der hohen Zahl, mit der sie gelegentlich vorkommen (die höchste gefundene mittlere B-Chromosomen-Zahl beträgt bei *Epipactis atropurpurea* 8,45), unwahrscheinlich. Die beobachteten triploiden Individuen lassen sich nicht nur als Verschmelzungsprodukte unreduzierter Gameten mit reduzierten Gameten erklären oder

auf doppelte Befruchtung zurückführen. Es besteht auch die Möglichkeit, dass sie durch Endoreduplikation oder Restitutionskernbildung, wie Miduno (1938) für *Epipactis sayekina*, *Epipactis shizuoi* in Wurzelspitzen beobachtet hat, auch bei dieser Art vorkommen. In Samenanlagen von *Listera ovata* habe ich Endoreduplikationen relativ häufig beobachten können. Dass auch auf diese Weise B-Chromosomen entstehen können, liegt auf der Hand.

2. *Epipactis latifolia* (Huds.) All.

Synonyme: *Epipactis Helleborine* (L.) Cr., *Serapias Helleborine* L. p. p., *Helleborine latifolia* Druce.

Reichling (1955), S. 131: Section *Eu-Epipactis* Irmisch: «Labelle à épichile cordiforme ou subtriangulaire, acuminé en pointe, plus ou moins courbé vers le bas, relié par un joint arqué, large et peu mobile à l'hypochile en forme de coupe, sans lobes latéraux.»

a) Cytologische Untersuchungen

Nach der Entdeckung der B-Chromosomen bei *Epipactis atropurpurea* wurden alle Epipactisarten, die im Kanton Schaffhausen vorkommen, ebenfalls cytologisch untersucht um abzuklären, ob diese gleichfalls B-Chromosomen enthalten. Dabei wurde bei der Herstellung von Feulgenquetschpräparaten gleich vorgegangen, wie ich es für *Epipactis atropurpurea* beschrieben habe. Zum Vergleich mit den Chromosomensätzen aus Samenanlagen wurden bei allen Arten noch Quetschpräparate aus Wurzelspitzen hergestellt.

Beim Bestimmen der Epipactisarten stützte ich mich auf den Schlüssel von Léopold Reichling (1955), «Les *Epipactis* de la flore luxembourgoise».

Über die Chromosomenzahl von *Epipactis latifolia* ist folgendes bekannt:

H.N.Barber (1942) n = 19

O.Hagerup (1945) n = 20

J.Weijer (1952) studierte auf der Insel Ameland (Holland) den Umweltseinfluss auf die Farbvarietäten von *Epipactis latifolia*. S. 21: "The statement of Barber (1942) and Hagerup (1945) could be confirmed. From the table it is clear that the number n = 20 frequently occurs in the reproductive cells. On the other hand the number 10 occurs in both colour-varieties (red-violet veined, white green veined) and in the inter-

mediary one (light-violet veined), between these two in the reproductive cells. This should indicate that *Epipactis helleborine* breaks up cytologically into two orthoploids: A. diploid with n = 10, B. tetraploid with n = 20."

Es war interessant zu untersuchen, ob die euploiden Chromosomenzahlen auch bei Pflanzen des Kantons Schaffhausen vorkommen. Die drei erwähnten Farbvarietäten können auch bei diesen Pflanzen beobachtet werden. Die morphologischen Unterschiede im Habitus der Pflanze ändern ebenfalls von Standort zu Standort. Es besteht die Möglichkeit, dass sich an den verschiedenen Standorten ökologische Rassen gebildet haben, die sich cytologisch unterscheiden lassen.

Die cytologischen Untersuchungen wurden an Pflanzen dreier verschiedener Standorte gemacht.

Der eine Standort, A, befindet sich am Westabhang des Osterberges bei Merishausen, beim «Chatzenstieg», Pkt. 725 (Abb. 1), bei der Abzweigung Osterberg-Tüelen. Die Pflanzen sind ausserordentlich kräftig, werden bis zu 70 cm hoch und haben spiralig angeordnete Blätter. Diese haben eine ovale Form und weisen eine kräftige Längsnervatur auf. Die Blätter sind 3 bis 6 cm breit und 6 bis 12 cm lang. Die Blüten zeigen alle Farbabstufungen von violett über hellviolett zu weiss. Die Farbe des Hypochiliums variiert von braungrün bis purpur. Rostellum und Klebscheibe sind bei allen Pflanzen gut entwickelt. Die Bestäubung erfolgt vorwiegend durch Wespen. An diesem Standort wurden zusammen mit *Epipactis latifolia* nie *Epipactis atropurpurea* gefunden. Die Pflanzen dieses Standorts blühen von Mitte Juli bis Ende August/anfangs September.

Epipactis latifolia vom Standort B befindet sich ebenfalls am Südabhang des Osterberges in der Nähe des Pkt. 608 zusammen mit *Epipactis atropurpurea*. *Epipactis latifolia* ist an diesem Standort gegenüber *Epipactis atropurpurea* in der Minderzahl. Die Pflanzen sind weniger kräftig als diejenigen des Standorts A. Weisse Blüten habe ich an diesen Pflanzen nie beobachtet. Die Pflanzen werden auch bedeutend weniger hoch, maximal 40 cm. Form und Anordnung der Blätter entsprechen denjenigen des Standorts A. Rostellum und Klebscheibe sind an diesen Blüten immer gut ausgebildet, was auf Kreuzbestäubung hinweist. Die Pflanzen blühen gleichzeitig mit *Epipactis atropurpurea* von anfangs Juli bis Ende August, also früher als die *Epipactis latifolia* des Standorts A. Standort B ist stark südlich exponiert, was einen starken Einfluss auf den Beginn des Blühens hat.

Standort C befindet sich in einem schattigen Laubmischwald an der Ergoltinger Halde südlich von Neunkirch (Pkt. 465). Die Pflanzen sind

auffallend klein und schmächtig, höchstens 30 cm hoch und ausgesprochen wenigblütig. Die Blätter sind schmal, höchstens 2–3 cm breit, 6–8 cm lang und von dunkelgrüner Farbe. Es fällt sofort auf, dass die für diese Art charakteristische, ausgeprägte Längsnervatur der Blätter fehlt. Die spiralige Anordnung der Blätter ist nur noch undeutlich erkennbar, meist befinden sich diese in disticher Anordnung. Die Blüten sind relativ wenig geöffnet, meist sind die inneren Perigonblätter und das Labellum schwach violett gefärbt. Bei einigen Individuen war die Klebscheibe so stark reduziert, dass das Pollinium nicht mehr damit herausgezogen werden konnte. Dies deutet auf Selbstbestäubung hin. Frisch geöffnete Blüten anderer Individuen hatten dagegen ein Rostellum und eine normal funktionierende Klebscheibe. Die Pflanzen blühen ca. 14 Tage früher als die Pflanzen des Standorts B, von anfangs bis Ende Juli.

Herr Oefelein, der mir diesen Standort zeigte, vermutete, es könnte sich bei diesen Pflanzen um *Epipactis Muelleri* Godfery handeln. (Synonyme: *Epipactis viridiflora* Rchb., sensu Mueller, 1868; sensu Rosbach, 1880; *Parapactis epipactoides* Zimmermann, 1922). Die Beschreibung dieser Art von L. Reichling (1955), S. 137–139, trifft in den Hauptzügen für die Pflanzen dieses Standorts zu. Als typisches Unterscheidungsmerkmal zu *Epipactis latifolia* gibt er das Fehlen des Rostellums an. Selbstbestäubung ist bei dieser Art die Regel. Seite 137: «Gynostème vert jaunâtre; pollinies jaune clair, se dégageant de leurs loges déjà avant l'épanouissement de la fleur; rostellum complètement dégénéré; l'autofécondation est la règle chez cette espèce dont la fleur fut étudiée et décrite en détail pour la première fois par Mueller...»

H. Müller (1868), der die Blüte erstmals gründlich studiert und beschrieben hat, kann nicht mit Sicherheit entscheiden, ob das Rostellum vollständig fehlt. Seite 7: «*Epipactis viridiflora* unterscheidet sich von den übrigen Formen durch die Abwesenheit des Rostellums. Sie bieten einen ebenso ausgeprägten Fall von Selbstbefruchtung dar wie *Ophrys apifera*. Ihre Narbe hat sich viel weiter nach hinten gekehrt als in einer der anderen Formen, so weit, dass ihre ganze obere Hälfte unter die Anthere zu stehen kommt und dass von einem Rostellum auch nach Hinwegnahme der Anthere nichts zu sehen ist. Ob das Rostellum schon völlig verschwunden oder an dem rückwärts eingerollten oberen Narbenrand noch in verkümmertem Zustand vorhanden ist, wage ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls ist es verkümmert und völlig wirkungslos...»

M. J. Godfery (1920) beobachtete, dass in frisch geöffneten Blüten das Rostellum vorhanden ist, seine Wirksamkeit aber weitgehend eingebüsst hat. Seite 35: "In *Epipactis viridiflora* var. *leptochila* the viscid gland is present in the newly opened flower, but it is inoperative. If touched with any suitable object, it does not adhere to it as a whole; a few strings of

viscid matter can be withdrawn, but these are far too weak to remove the pollinia, which ordinarily do not come into contact with the Rostellum."

Dass bei diesen Pflanzen Selbstbestäubung die Regel ist, dürfte wohl zutreffen, da ich nie Wespen als Pollinienüberträger beobachtet habe. Es ist sehr schwierig, zu entscheiden, ob es sich bei den Pflanzen dieses Standorts tatsächlich um *Epipactis Muelleri* Godf. handelt. Auffallend kleine, schmächtige Pflanzen mit schmalen, distichen Blättern kommen auch zuweilen an Standorten vor, wo hohe, kräftige Exemplare mit breiteiförmigen Blättern und ausgeprägter Längsnervatur dominieren.

Tabelle 12

Resultate cytologischer Untersuchungen der 3 Standorte von *Epipactis latifolia*

Standort	Anzahl Chromosomen 2n = 38	2n = 39	2n = 40
A: Wegweiser			
1962	2	–	–
1963	20	–	1
B: Osterberg			
1962	–	–	11
1963	–	–	1
C: Neunkirch			
1961	4	1	2
1962	7	–	–
1963	4	–	–

Trotz relativ weniger Resultate wird ersichtlich, dass sich die drei Standorte voneinander unterscheiden. Am Standort A und am Standort C herrschen Pflanzen mit 2n = 38 deutlich vor. Pflanzen des Standorts B hatten immer 2n = 40 Chromosomen. Leider fand ich an diesem Standort im Jahre 1963 nur ein einziges brauchbares Exemplar, obschon die *Epipactis atropurpurea* am selben Standort ebenso häufig wie im Vorjahr vorhanden waren.

b) Das Karyogramm

Die Chromosomen aus dem Nucellus- und Integumentgewebe einer Pflanze mit 2n = 40 Chromosomen des Standorts B lassen sich folgendermassen charakterisieren:

4 Paar akrozentrische, grosse Chromosomen;
4 Paar akrozentrische, kleine Chromosomen;

4 Paar telozentrische, kleine Chromosomen;
8 Paar meta-submetazentrische Chromosomen (Abb. 35, 36).

Bei Pflanzen mit 2n = 38 Chromosomen fehlt höchstwahrscheinlich ein meta-submetazentrisches Chromosomenpaar. Ganz eindeutig lässt sich das leider nicht feststellen, da bei einer Mitosenplatte nicht immer bei allen Chromosomen das Centromer sichtbar ist und die Interpretation einer Platte oft grosse Schwierigkeiten bereitet (Abb. 37). Der Chromosomensatz von *Epipactis latifolia* unterscheidet sich also nur unwesentlich von demjenigen von *Epipactis atropurpurea*. *Epipactis latifolia* hat offensichtlich ein telozentrisches Chromosomenpaar weniger als *Epipactis atropurpurea*, dafür aber ein akrozentrisches Chromosomenpaar mehr. Die 4 Paar grossen, akrozentrischen Chromosomen unterscheiden sich in den beiden Arten in keiner Weise.

Im Laufe der drei Vegetationsperioden, während deren ich die Pflanzen untersucht habe, beobachtete ich nur ein einzigesmal einen aneuploiden Chromosomensatz mit 2n = 39 Chromosomen (Abb. 40). Triploide oder tetraploide Pflanzen habe ich nie gefunden. Im Gegensatz zum holländischen Material von Weijer (1952) fand ich an meinen Standorten nie Pflanzen mit 2n = 20 Chromosomen.

Aufgrund der Karyogramme lässt sich nicht eindeutig feststellen, ob es sich bei den Pflanzen des Standorts B um Bastarde zwischen *Epipactis latifolia* und *Epipactis atropurpurea* handelt. Die Meiosebilder lassen nichts Derartiges vermuten (Abb. 45).

Vergleicht man den Chromosomensatz der mutmasslichen *Epipactis Muelleri* Godf. 2n = 38, 39 und 40 (Abb. 38–41) mit *Epipactis latifolia* des Standorts A (Abb. 44), so kann man nicht mit Sicherheit einen Unterschied feststellen. Ebensowenig zeigt sich ein eindeutiger cytologischer Unterschied zwischen den Chromosomensätzen von Pflanzen mit 2n = 40 Chromosomen der Standorte B und C (Abb. 35, 36, 41).

Wie der Chromosomensatz 2n = 38 zustande kommt, habe ich nicht beobachten können. O. Hagerup (1947) gibt dafür folgende Erklärung: Seite 17: "Thus *Epipactis* seems to be a standard example of how gametes with a deviating chromosome number may develop spontaneously in nature. And it is important to note that, though the species do not seem to be direct hybrids, yet there is normally distinct non-disjunction in the formation of a certain small number of pollen grains in each pollen sac. This affords a chance for the development of individuals with aneuploid chromosome numbers; such individuals must also have new genetic characters, and so they must also have the chance of becoming founders of new species...." In den Figuren 61–71, S. 18, zeigt Hagerup, wie die aneuploiden Chromosomenzahlen von *Epipactis latifolia* zustande

kommen. "*Epipactis latifolia* non-disjunction: During meiosis one or more uni- or bi-valent chromosomes are ejected (Fig. 61–64), and microspores are formed with different aneuploid numbers and nuclei of different sizes. The largest nuclei are polyploid (Fig. 65, 66 and 69)." «Non-disjunction» in der Meiose der EMZ konnte ich in den mit Colchizin vorbehandelten Präparaten nicht beobachten, dagegen kann ich bestätigen, dass in den Pollenkorntetraden häufig ein fünftes, viel kleineres Pollenkorn vorkommt. Es dürfte sich um Chromosomenmaterial handeln, das während der Meiose eliminiert wurde und einen unabhängigen, fünften Kleinkern bildete, der sich zu einem zusätzlichen Pollenkorn entwickelte. O. Hagerup (1947), S. 16: "In our Danish *Epipactis* species there are, almost in every section through a pollen sac, certain microspores from which arise gametes with a deviating chromosome number...." Seite 17: "It may also happen that one daughter cell forms two normal (n = 20) pollen grains, while the other remains undivided and has n = 40 in an apparently normal tetrad, too, there may occur polyploid giant nuclei (Fig. 71)."

Während der Meiose im weiblichen Gametophyten habe ich keine «non-disjunction» beobachten können (Abb. 42, 43). In Dyaden und bei den 4 Makrosporen kann man jedoch bei Pflanzen mit 2n = 40 Chromosomen häufig Kleinkerne beobachten. Es handelt sich dabei um eliminierte Chromosomen, die einen Kleinkern bilden.

Tabelle 13

Elimination von Chromatinmaterial bei *Epipactis latifolia*

Pflanzennummer	*Epipactis latifolia* XII R	*Epipactis latifolia* X R
Total Zellen in RT I	40	92
«Laggards»	—	—
Total Dyadenzellen	72	116
Total mit Elimination	4	7
Total Makrosporen	463	574
Total mit Elimination	17	30
Total erste postmeiot. Mitosen	20	66
Total mit Elimination	—	1
Total Zellen nach RT I	576	791
Total mit Elimination	21 (3,7 %)	38 (4,8 %)

Nur ca. 50 % der Eliminationen betreffen diejenige Makrospore, die sich zum Embryosack entwickelt. Eliminationen in der mikropylaren Dyade oder in den 3 mikropylaren Makrosporen haben keinen Einfluss auf die Chromosomenzahl im primären Embryosackkern, sofern die Elimination nicht auf eine «non-disjunction» in der Meiose zurückzuführen ist. Ob Pflanzen mit 38 oder 39 Chromosomen weiterbestehen können, dürfte vom Standort abhängen. Es ist interessant, dass ich nie Pflanzen mit 2n = 41 Chromosomen gefunden habe, wie dies bei «non-disjunction»-Gameten einer Pflanze mit 2n = 40 zu erwarten wäre. Wird eine «non-disjunction»-Gamete einer Pflanze mit n = 19 oder n = 19+2 von einer Pflanze mit 2n = 38 Chromosomen befruchtet, so entstehen lauter balancierte Gameten mit 2n = 38 und 40 Chromosomen. Ich neige zur Auffassung, dass die Chromosomenzahl 2n = 38 auf eine Elimination zurückzuführen ist und nicht auf eine «non-disjunction» während der Meiose.

c) RT I, RT II und erste postmeiotische Mitose

Die Meiose in den Samenanlagen und die nachfolgende, erste postmeiotische Mitose verlaufen genau gleich wie bei *Epipactis atropurpurea*. Je nach Chromosomenzahl bilden sich 19 oder 20 Bivalente. Multivalente habe ich bei Pflanzen mit 2n = 40 nie mit Sicherheit beobachten können. Die Metaphase der RT II in der chalazalen Dyade geht wiederum derjenigen in der mikropylaren voraus. Die Teilung in der mikropylaren Dyadenzelle wird ebenfalls vollendet, so dass 4 Makrosporen entstehen. Nur die unterste Makrospore entwickelt sich zum Embryosack, die 3 oberen degenerieren rasch. Die Metaphasenchromosomen der ersten postmeiotischen Mitose lassen sich relativ leicht analysieren. Es zeigt sich auch hier, dass bei Gameten mit n = 20 Chromosomen alle gleich gefärbt sind und dass es sich beim zusätzlichen kleinsten Chromosom nicht um ein B-Chromosom handelt. Dies bestätigen auch die Meioseuntersuchungen der 20 Bivalente, wo kein Chromosomenpaar durch Heteropyknose auffällt (Abb. 42, 43).

3. *Epipactis purpurata* SM.

Synonyme: *Epipactis sessilifolia* Peterm., *E. violacea* (Dur. Duq.) Bor., *E. varians* Fl. et Rech., *Helleborine purpurata* Druce.

Diese Pflanze wurde nur an einem Standort untersucht. Dieser befindet sich zwischen Neunkirch und Wilchingen im «Oberholz» (Pkt. 519) in einem düsteren Tannenwald entlang einer Drittklassstrasse (Abb. 1). Diese Pflanze fällt durch die violette Färbung des Stengels und der relativ kleinen Blätter auf. Der Blütenstand ist sehr dicht, die Blüten relativ gross. Die Farbe des Perigons variiert zwischen hellgrün und hellviolett.

Die Blüten sind denjenigen von *Epipactis latifolia* sehr ähnlich. Das Rostellum und die Klebscheibe sind immer gut entwickelt, die Bestäubung erfolgt durch Wespen. Blütezeit: Anfangs August bis anfangs September. Damit ist sie die spätestblühende Epipactisart.

Früher wurde *Epipactis purpurata* SM. als eine Unterart von *Epipactis latifolia* betrachtet. Hegi, S. 376, Bd. II: «Als Unterart wird wohl am besten auch hierher gezogen: *E. varians* Fleischmann et Rechinger (*E. sessilifolia* Peterm. = *Helleborine purpurata* Druce = *E. latifolia* All. e. *violacea* Aschers.)... *E. varians* hat schon viele Deutungen erfahren. Während sie schon als Bastard von *E. latifolia* und *E. microphylla* angesprochen wurde, wird sie von andern (Gremli) zu *E. atropurpurea* gezogen oder aber als selbständige Art behandelt. Verschiedene Übergangsformen verbinden sie mit *E. latifolia*...»

a) Das Karyogramm

Der Chromosomensatz von *Epipactis purpurata* wurde bis jetzt noch nie untersucht. Aus Samenanlagen lässt sich folgendes Karyogramm ermitteln (Abb. 46, 47):

4 Paar grosse, akrozentrische Chromosomen;
4 Paar kleine, akrozentrische Chromosomen;
7 Paar kleine, telozentrische Chromosomen;
5 Paar kleine, meta-submetazentrische Chromosomen.

Der Chromosomensatz von *Epipactis purpurata* unterscheidet sich also wesentlich von demjenigen von *Epipactis latifolia* durch das Vorhandensein von 7 Paar telozentrischer Chromosomen (*Epipactis latifolia* 3 Paar) und 5 Paar meta-submetazentrischer Chromosomen (*Epipactis latifolia* 9 Paar).

b) Meiose und erste postmeiotische Mitose

Die Reduktionsteilung in der EMZ unterscheidet sich nicht wesentlich von derjenigen der übrigen Epipactisarten. Die Teilungen in der mikropylaren Dyadenzelle werden häufiger als in den übrigen Epipactisarten unterdrückt, so dass nur 3 Makrosporen gebildet werden (Abb. 48 und 49). Sehr oft können nach vollendeter RT Kleinkerne beobachtet werden, die auf Eliminationen von Chromatinmaterial hinweisen (Abb. 51 und 52). Trotz der häufigen Eliminationen habe ich nie aneuploide Chromosomensätze gefunden. Auch im Wurzelspitzenmeristem beträgt die Chromosomenzahl durchwegs 2n = 40. Es war überraschend, als in 200 Zellen von Mitosen der ersten postmeiotischen Teilung zu 94,5 % Chromosomenzahlen zwischen 21 und 23 gezählt wurden. Die prozentuale Verteilung

sieht folgendermassen aus: n = 20 (5,5 %) n = 21 (26,5 %) n = 22 (61,5 %) n = 23 (6,5 %).

In primären Embryosackzellen, wo mehr als die erwarteten 20 Chromosomen vorhanden waren, befanden sich 1–3 zusätzliche, kleine Chromosomen mit telozentrischer SFA. Zuerst dachte ich an eine «non-disjunction» von telozentrischen Chromosomen während der Anaphase der RT I oder RT II. Nach genauer Untersuchung zeigte es sich dann, dass die heterochromatischen Abschnitte im Centromerbereich der grossen, akrozentrischen Chromosomen so stark geschwächt werden, dass in nur 5,5 % der Fälle der Chromosomensatz intakt bleibt und in 94,5 % der Fälle 1–3 kleine Chromosomenarme der 4 grossen, akrozentrischen Chromosomen abgesprengt werden. Im Phasenkontrastmikroskop lässt sich beinahe in jedem Fall eine feine Chromatinverbindung sehen. In keiner anderen Epipactisart wurden ebenso empfindliche, heterochromatische Stellen in den grossen, akrozentrischen Chromosomen beobachtet (Abb. 49, 50).

4. *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw.

Synonyme: *Serapias microphylla* Ehrh., *Helleborine microphylla* Sch. und Thell.

L. Reichling, S. 143: «Feuilles très petites (au maximum 3 cm de long), plus courtes que les entrenœuds, peu nombreuses (généralement 3–5), fleurs petites, vert jaunâtre, peu ouvertes, peu nombreuses (généralement 6–12), en grappe lâche; tige, pédicelles et ovaires; densément couvert d'un duvet blanc jaunâtre; forêts sombres sur calcaire.»

Diese Art ist sehr selten und wird wegen ihrer Unauffälligkeit oft übersehen. Blütezeit Juli/August. An der «Pfaffenhalde», am Südostabhang des Wannenberges fand Herr Oefelein im Sommer 1960 erstmals ca. 10 Exemplare (Abb. 1) (Kummer, 1939). Leider waren die Präparate, die ich in jenem Sommer herstellte, durchwegs unbrauchbar. In den beiden folgenden Vegetationsperioden konnten wir an diesem Standort kein einziges Exemplar mehr finden. Erst im Sommer 1963 entdeckte Herr Oefelein ein einziges Exemplar am Südabhang des Rossberges (Pkt. 641). Von dieser Pflanze habe ich einige gute Präparate herstellen können.

Das Karyogramm

O. Hagerup (1947) hat den Chromosomensatz von *Epipactis microphylla* bestimmt. Er fand im Pflanzenmaterial aus der Schweiz in Wurzelspitzen eine diploide Chromosomenzahl von 2n = 40.

Meine Präparate habe ich wiederum aus den Samenanlagen hergestellt. Dabei konnte ich die Chromosomenzahl von 2n = 40 bestätigen. Das Karyogramm setzt sich folgendermassen zusammen (Abb. 55):

4 Paar grosse, akrozentrische Chromosomen;
3 Paar kleine, akrozentrische Chromosomen (1 Paar davon sehr klein);
6 Paar kleine, telozentrische Chromosomen;
7 Paar meta-submetazentrische Chromosomen.

Bei diesem Chromosomensatz fallen die beiden kleinen, akrozentrischen Chromosomen stark auf. Die Vermutung lag nahe, es könnte sich um B-Chromosomen handeln. Leider fehlten in meinem Material Meiosestadien, dafür fand ich einige gute postmeiotische Mitosen. Das kleine Chromosom ist in diesem Stadium nicht heteropyknotisch, wie dies für die B-Chromosomen von *Epipactis atropurpurea* zutrifft. Da ich leider nur Präparate aus einem Exemplar herstellen konnte, kann ich nicht feststellen, ob bei dieser Art B-Chromosomen vorkommen.

5. *Epipactis palustris* (Miller) Crantz.

Synonyme: *Serapias palustris* Miller, *Helleborine palustris* Schrank.

«Labelle à épichile suborbiculaire, presque plan, relié par un étranglement étroit et mobile à l'hypochile, qui présente deux lobes latéraux étalés.» Sektion *Arthrochilium* Irmisch.

L. Reichling, 1955, S. 142: «Rostellum bien développé; feuilles spiralées, vert grisâtre ou vert clair, ovales-lancéolées à lancéolées-linéaires; fleurs grandes, brunâtres et blanches, en inflorescence lâche; partie supérieure de la tige, pédicelles et ovaires densément pubescents; marécages sur calcaire.»

Die Pflanzen wurden nur an einem Standort untersucht. Blütezeit: Mitte Juli bis Mitte August. Dieser Standort befindet sich westlich von Stein am Rhein am Ufer des Rheins in einer Sumpfwiese, die ans Naturschutzgebiet angrenzt. Die Pflanzen, die an diesem Standort zu Hunderten vorkommen, variieren wenig. Ihre Blüte unterscheidet sich morphologisch sehr stark von denjenigen der 4 übrigen untersuchten Epipactisarten.

Das Karyogramm

O. Hagerup (1947) gibt für diese Art eine Diploidzahl von $2n = 40$ Chromosomen an. Anhand von Feulgenquetschpräparaten, die ich wiederum aus Samenanlagen herstellte, lässt sich das folgende Karyogramm zusammenstellen (Abb. 56):

4 Paar grosse, akrozentrische Chromosomen;
4 Paar kleine, akrozentrische Chromosomen;
8 Paar kleine, telozentrische Chromosomen;
4 Paar kleine, meta-submetazentrische Chromosomen.

Reiht man die Chromosomen der Grösse nach nebeneinander, so fällt auf, dass von den 4 Paar grossen Chromosomen ein gleitender Übergang bis zu den kleinsten Chromosomen besteht. Bei den 4 andern Epipactisarten, die ich untersuchte, besteht dagegen dieser gleitende Übergang nicht. Dort heben sich die 4 Paar grossen, akrozentrischen Chromosomen deutlich von den kleinen Chromosomen ab. Die von Weijer (1952) ermittelte Basiszahl 10 für *Epipactis latifolia* lässt sich anhand des Karyogramms gut ableiten. Es ist sehr wohl möglich, dass es sich hier um eine alloploide Art handelt im Gegensatz zu den 4 Epipactisarten der Sektion *Eu-Epipactis*, die eher autopolyploid zu sein scheinen. Schon aus diesem Grund ist die Sonderstellung, die diese Art innerhalb der Epipactisarten einnimmt, gerechtfertigt. Auch in dieser Art habe ich weder aneuploide noch polyploide Chromosomensätze gefunden.

B. Allgemeiner Teil

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der 5 Epipactisarten

Léopold Reichling (1955) gibt folgende Einteilung der Epipactisarten, die in Luxemburg vorkommen:

A. Sektion *Arthrochilium* Irmisch

1. *Epipactis palustris* (Miller) Crantz.

B. Sektion *Eu-Epipactis*

2. *Epipactis latifolia* (Huds.) All.
3. *Epipactis purpurata* SM.
4. *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw.
5. *Epipactis Muelleri* Godfery
6. *Epipactis atropurpurea* Rafin

Es fragt sich nun, ob man aufgrund von cytotaxonomischen Überlegungen zu demselben System kommt. Da alle 5 untersuchten Arten dieselbe Chromosomenzahl 2n = 40 besitzen, ist man allein auf den Vergleich der Chromosomentypen angewiesen.

Dass die Einteilung von *Epipactis palustris* in eine besondere Sektion berechtigt ist, zeigt auch der Chromosomensatz, der sich von den übrigen 4 untersuchten Epipactisarten wesentlich unterscheidet. Schon beim oberflächlichen Betrachten einer Mitoseplatte fällt auf, dass sich die 4 Paar grossen, akrozentrischen Chromosomen nicht von den restlichen Chromosomen des Satzes deutlich abheben, wie dies für die Chromosomensätze der Arten der Sektion *Eu-Epipactis* der Fall ist. Es besteht ein gleitender Übergang von den grössten zu den kleinsten Chromosomen. Es ist entweder der stärkst abgeleitete Chromosomensatz, oder dann ist *Epipactis palustris* eine allopolyploide Art.

Schwieriger ist die Aufdeckung der verwandtschaftlichen Beziehungen in der Sektion *Eu-Epipactis*. Der ausserordentlichen Kleinheit der Chromosomen ist es zuzuschreiben, dass in einer Mitoseplatte nie alle Centromere eindeutig lokalisiert werden können. Die Zuordnung der Chromosomen zu den verschiedenen Chromosomentypen wird dadurch ausserordentlich erschwert.

Was den Blütenbau anbelangt, so unterscheiden sich die 4 Arten nur unwesentlich voneinander. Die cytologischen Untersuchungen geben neben den morphologischen Differenzen einen weiteren Anhaltspunkt dafür, dass es sich bei *Epipactis purpurata* um eine Art handelt und nicht um eine Unterart von *Epipactis latifolia*, wie lange Zeit angenommen wurde. Die Chromosomensätze der beiden Arten unterscheiden sich wesentlich. Der Chromosomensatz von *Epipactis purpurata* weist mehr telozentrische Chromosomen auf und dürfte aus diesem Grund stärker abgeleitet sein. *Epipactis latifolia* und *Epipactis atropurpurea* unterscheiden sich cytologisch nur unwesentlich. Die letztere Art besitzt ein telozentrisches Chromosomenpaar mehr und scheint deshalb wiederum stärker abgeleitet zu sein. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Arten auseinander hervorgegangen sind, da sie sich erwiesenermassen leicht bastardieren lassen. L. Reichling (1955) hat in seiner Arbeit einen solchen Bastard erwähnt: *Epipactis Schmalhausenii* Richter *(E. latifolia × atropurpurea)*.

Die Blüte von *Epipactis purpurata* unterscheidet sich kaum von derjenigen von *Epipactis latifolia*, aber wesentlich von derjenigen von *Epipactis atropurpurea*. Die Möglichkeit, dass es sich bei dieser Art um einen stabilen Bastard zwischen *Epipactis latifolia* und *Epipactis microphylla* handelt, kann aufgrund des Karyogramms ebenfalls ausgeschlossen werden. Aufgrund von cytotaxonomischen und morphologischen Vergleichen leitet sich *Epipactis purpurata* am ehesten von *Epipactis latifolia* ab. Nach Hegi, S. 376, Bd. II, sollen sie verschiedene Übergangsformen mit *Epipactis latifolia* verbinden.

Epipactis microphylla hat eine ähnliche Blüte wie *Epipactis atropurpurea*, unterscheidet sich aber wesentlich von *Epipactis latifolia* und *Epipactis purpurata*. Cytotaxonomische Überlegungen machen eine Ableitung dieser Art von *Epipactis atropurpurea* sehr wahrscheinlich.

Die Karyogramme der Arten der Sektion *Eu-Epipactis*, vor allem dasjenige von *Epipactis latifolia*, lassen vermuten, dass es sich um autopolyploide Arten handelt. O. Hagerup (1947), S. 15: "It would seem that at some time or other polyploidy has played a part in the development of some of the species; for in particularly well suited stages of division with $2n = 40$ the different size classes of chromosomes are present in a number of four, and often lying near each other, as indeed is frequently the case

with polyploids." Weijer (1952), der in den *Epipactis latifolia* der Insel Ameland (Holland) diploide mit n = 10 und tetraploide Pflanzen mit n = 20 Chromosomen findet, gibt aufgrund der Resultate von O. Hagerup und eigenen Untersuchungen eine Basiszahl für die Gattung *Epipactis* von 10 an.

Das Karyogramm einer *Epipactis latifolia* mit 2n = 40 Chromosomen zeigt die Vierergruppe der morphologischen Chromosomentypen am deutlichsten. Aufgrund dieser Zusammenstellung lässt sich Weijers Vermutung bestätigen, dass die Basiszahl der Gattung *Epipactis* 10 betrage und dass es sich um eine tetraploide Art handle. Da die Chromosomen eines morphologischen Chromosomentypus bei *Epipactis latifolia* praktisch gleich sind, drängt sich die Vermutung auf, es könnte sich um eine autotetraploide Art handeln. Ob die Alloploidie auf die Verschmelzung zweier unreduzierter Gameten zurückgeht oder ob bei der Polyploidisierung Endoreduplikation eine Rolle gespielt hat (bei *Listera ovata* wurde dieses Phänomen in einzelnen Zellen der Gewebe aus Samenanlagen oft beobachtet), kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Die Karyogramme der 4 übrigen Epipactisarten zeigen ebenfalls die Vierergruppen der verschiedenen morphologischen Chromosomentypen, wenn sie auch vom Grundschema mehr oder weniger abgeleitet sind. Vergleicht man die 4 Karyogramme miteinander, so erkennt man, dass im Laufe der Evolution kein Centromerabbau stattgefunden hat, sondern nur ein Chromosomenumbau. Trotz gleicher Chromosomenzahl der 5 Arten ist die «nombre fondamental» (Matthey, 1949) nicht dieselbe. Es ist möglich, dass sich auf dem Weg der Totalzahl der Chromosomenarme im Karyogramm die verwandtschaftlichen Beziehungen der 5 Arten aufdecken lassen.

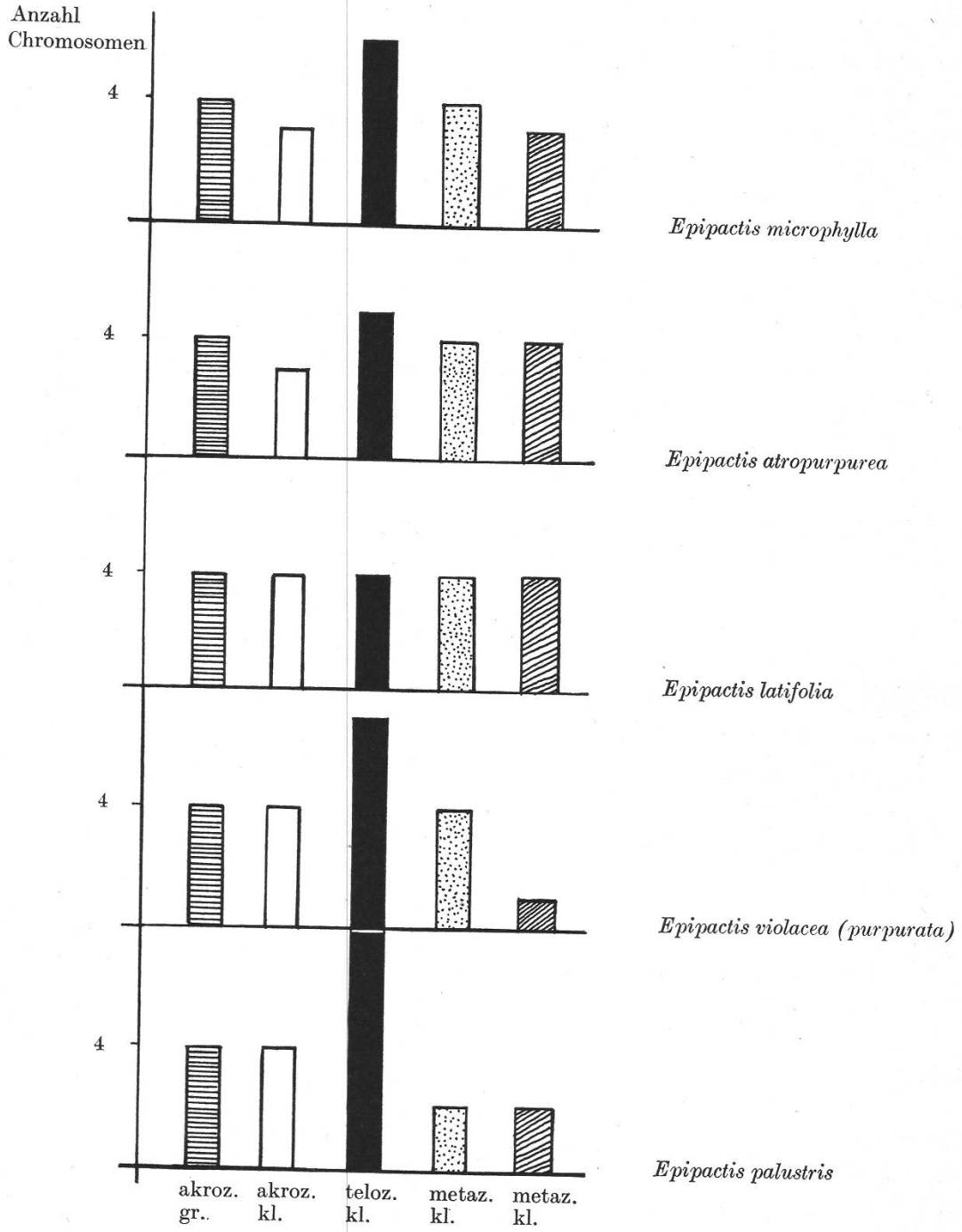
Bei tetraploiden Arten ist ein Chromosomenverlust viel eher tragbar, da weitere Chromosomen ähnlicher genetischer Konstitution vorhanden sind und somit durch den Chromosomenausfall keine empfindliche Balancestörung eintritt, die das Überleben einer Pflanze gefährden könnte. Dass bei *Epipactis latifolia* Individuen mit einer Chromosomenzahl von 2n = 38 vorkommen, denen höchstwahrscheinlich ein kleines, metazentrisches Chromosomenpaar fehlt, deutet darauf hin, dass sich entweder auf den verlorenen Chromosomen relativ unwichtige Gene befinden, dass die Chromosomen eventuell weitgehend heterochromatisch sind oder dass die 3 restlichen Chromosomenpaare dieser morphologischen Vierergruppe mit ihrem genetisch ähnlichen Material in die entstandene Lücke einspringen.

Die Zusammenstellung der Chromosomentypen der 5 Epipactisarten der Sektion *Arthrochilium* und *Eu-Epipactis* zeigt, wie sich die Arten möglicherweise voneinander abgeleitet haben.

Tabelle 14

Die morphologischen Chromosomentypen der 5 Epipactisarten

Chromosomentypen	*E. lat.*	*E. atro.*	*E. micro.*	*E. viol.*	*E. pal.*
Akrozentr. Chr. gross A	4	4	4	4	4
Akrozentr. Chr. klein a	4	3 (—1)	3 (—1)	4	4
Telozentr. Chr. klein t	4	5 (+1)	6 (+2)	7 (+3)	8 (+4)
Metazentr. Chr. klein m	4	4	3 (—1)	1 (—3)	0 (—4)
Metazentr. Chr. klein m	4	4	4	4	4
«Nombre fondamental»	36	35	34	33	32



Nach Stebbins (1950) soll im Laufe der Evolution ein Chromosomenabbau zu vermehrter Asymmetrie des Chromosomensatzes stattfinden, d.h. Pflanzen, die eine höhere Anzahl telozentrischer Chromosomen besitzen, können als stärker spezialisiert angesehen werden als primitivere Formen mit einem symmetrischen Karyogramm (mehr meta- und akrozentrische Chromosomen). Das heisst, auf die 4 Arten der Sektion *Eu-Epipactis* angewandt, dass *Epipactis purpurata* den stärkst abgeleiteten Chromosomensatz und damit die kleinste «nombre fondamental» aufweist. Sie leitet sich aber am ehesten von *Epipactis latifolia* her. Ein Chromosomenumbau hat vor allem die kleinen, metazentrischen Chromosomen betroffen. Die übrigen Chromosomentypen scheinen unverändert. Den am drittstärksten abgeleiteten Chromosomensatz besitzt *Epipactis microphylla* mit Armreduktionen in je einem akrozentrischen und einem metazentrischen Chromosom. Am wenigsten unterscheidet sich der Chromosomensatz von *Epipactis atropurpurea* vom hypothetischen Ausgangskaryogramm von *Epipactis latifolia*. Das Karyogramm weist nur einen Chromosomenabbau in einem kleinen submetazentrischen Chromosom auf.

Beim Vergleich der 5 Arten fällt wiederum die Sonderstellung von *Epipactis palustris* auf. Diese Art hat den asymmetrischsten Chromosomensatz und damit die kleinste «nombre fondamental». Die Ansicht Stebbins (1950), dass spezialisierte Arten einen asymmetrischen Chromosomensatz aufweisen, würde hier zutreffen.

Selbst wenn die Hypothese richtig wäre, dass es sich um eine allotetraploide Art handle, so müssten zwei stark abgeleitete Chromosomensätze miteinander verschmolzen sein. Welche beiden Sätze dabei beteiligt sind, kann ich aufgrund meiner Untersuchungen nicht feststellen. Weitere Arten der Sektion *Arthrochilium* standen mir im Gebiet des Kantons Schaffhausen nicht zur Verfügung, ebensowenig die restlichen Arten der Sektion *Eu-Epipactis*. Erst die Aufklärung der Karyogramme aller Epipactisarten könnte Klarheit schaffen (Nannfeldt, 1946; Young, 1953; Stephenson und Stephenson, 1920). Bei der geringen Grösse der Chromosomen, 80 % messen in der Metaphase 1–3 μ, ist es ausserordentlich schwierig festzustellen, ob bei der Entstehung der telozentrischen Chromosomen ein Chromosomenabbau, verbunden mit einem Verlust an Genmaterial, stattfindet oder ob die Segmente transloziert werden und somit nur ein Umbau erfolgte. Mit der Berechnung des Armindexes erhält man leider keine Resultate, die Schlüsse über Translokationen oder Deficiencies ermöglichen. Die Ungenauigkeiten sind bei diesen Messmethoden viel zu gross, da die Centromere selten bei allen Chromosomen einer Metaphaseplatte bei den äusserst geringen Dimensionen der Chromosomen lokalisiert werden können.

III. Neottiinae (Listerinae)

A. Spezieller Teil

1. *Listera ovata* R. Br.

Nach dem erstmaligen Auffinden von B-Chromosomen in der Orchideenart *Epipactis atropurpurea* war es interessant zu untersuchen, ob es sich bei den überzähligen Chromosomen von *Listera ovata* ebenfalls um B-Chromosomen handle. Gestützt auf die Untersuchungen von McMahon (1936) an *Listera ovata* äussert R.E.Duncan (1959) in «The Orchids» die Vermutung, es könnte sich bei den beobachteten Fragmenten um B-Chromosomen handeln. Da diese Annahme bis heute nicht bestätigt worden ist, habe ich *Listera ovata* nochmals cytologisch untersucht.

a) Zusammenstellung der Ergebnisse

Schon vielfach war *Listera ovata* Gegenstand cytologischer Untersuchungen. Diese Art, die in Europa weit verbreitet ist, gehört zum Subtribus der *Neottiinae*.

L.Guignard (1882, 1884) hat die Pflanze erstmals cytologisch untersucht. Er gibt eine Haploidzahl von n = 16 Chromosomen an.

O.Rosenberg (1905), der die Pflanze zum Studium der Meiose verwendete, zählte in der Meiose 16 Bivalente. In Figur 6a ist in der RT I ein vorauseilender Bivalent erkennbar, der im Text nicht erwähnt wird.

H.A.C.Müller (1912): Seine Untersuchungen stimmen nicht mit den Ergebnissen der zuvor erwähnten Autoren überein. Er findet in den Wurzeln ebensooft 2n = 34 wie 2n = 32 Chromosomen und nimmt an, 2n = 34 sei die richtige diploide Zahl. Seine Platte Nr. 39 mit 2n = 36 Chromosomen und die entsprechende Fotografie Nr. XXXIX, wo ein überzähliges Chromosom deutlich sichtbar ist, wird im Text nicht erwähnt.

M.Tuschnjakowa (1929) findet in der ersten Pollenkornmitose 16, 17 und 18 Chromosomen. In Wurzelpräparaten von H.A.C.Müller, die ihr zur Verfügung standen, findet sie Platten mit 2n = 36 Chromosomen, in einigen Präparaten die Chromosomenzahl 2n = 34.

K.Hoffmann (1929, 1930) bestätigt die diploide Chromosomenzahl von 2n = 34. P.Staner (1929) gibt aufgrund seiner Meioseuntersuchungen die Haploidzahl n = 17 an. Überzählige Chromosomen werden nicht erwähnt, doch könnte es sich bei Figur 19 um eine Metaphase der RT I mit vorauseilendem überzähligem Chromosom handeln.

M.M.Richardson (1933) gibt die erste detaillierte Beschreibung des Chromosomensatzes. Sie findet in Wurzeln die Chromosomenzahlen 2n = 34, 35 und 36. P.Martens (1924b) studierte an dieser Pflanze den Mitosezyklus, gibt aber keine Chromosomenzahl an.

B.McMahon (1936) untersuchte die Meiose im männlichen Gametophyten und widmet ein wichtiges Kapitel seiner Arbeit den «Extrachromosomen». O.Hagerup (1947) findet im Pflanzenmaterial von Kopenhagen n = 17 Chromosomen und in Pflanzen vom Zentralseeland die Chromosomenzahl n = 18.

Löve und Löve (1942, 1944) finden am einen Standort in Schweden (Östersund) 2n = 34, am andern Standort (Riseberga) 2n = 36, im dänischen Material von Prof. Hagerup 2n = 38 Chromosomen.

In den folgenden Ländern kommen demnach Pflanzen mit überzähligen Chromosomen vor:

Schweden (Stockholm), vom Autor (Rosenberg, 1905) übersehen;
Deutschland, vom Autor (Müller, 1912) übersehen;
Russland (Moskau) n = 16, 17 und 18 (Tuschnjakowa, 1929);
Belgien (Louvain), vom Autor (Staner, 1929) übersehen;
USA (Kalifornien) 2n = 34, 35 und 36 (Richardson, 1933);
Belgien (Louvain) 2n = 34, 35, 36, 38 (McMahon, 1936);
Dänemark 2n = 34 und 36 (Hagerup, 1947);
Schweden 2n = 34, 36 und 38 (Löve und Löve, 1942 und 1944).

b) Standorte

Das Pflanzenmaterial, das für diese Untersuchungen verwendet wurde, stammt zum Teil aus dem Kanton Schaffhausen, zum Teil aus dem Kanton Zürich. Der eine Standort befindet sich auf 790 Meter über Meer in einer Waldwiese ca. 500 Meter nördlich vom Siblinger Randenturm (Pkt. 805). Der zweite Standort liegt am südlichen Ufer des Rheins am Fuss der «Buechhalde» (Pkt. 488,1), die steil gegen den Rhein abfällt, ca. 500 Meter unterhalb der Flurlinger Rheinbrücke. Zusammen mit *Epipactis atropurpurea* wurden ferner am Standort Osterberg (Pkt. 608) einige wenige Exemplare gefunden und gleichfalls untersucht (Abb. 1).

Bei der Präparation wurde genau gleich vorgegangen wie bei den Epipactisarten. Die Präparationsmethode hat sich bei dieser Pflanze am besten bewährt.

c) Das Karyogramm

Über die Zusammensetzung des Karyogramms von *Listera ovata* wird in der Literatur nachstehendes angegeben:

Tabelle 15

Über die Zusammensetzung des Karyogramms von *Listera ovata*

Haploider Chromosomensatz	1 2 3	4 5	6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	Überz.
Rosenberg (1905)	lang	mittl.	kleine Chromosomen	—	—
Tuschnjakowa (1929)	lang	mittl.	kleine Chromosomen	?
Richardson (1933)	lang median	sub-median	median-submedian terminal	?
McMahon (1936)	lang median	sub-median	klein, subterminal (terminal)	?

Alle cytologischen Untersuchungen wurden bisher anhand von Schnittpräparaten gemacht. Zur Untersuchung der Reduktionsteilungen und Mitosen in Fruchtknoten und in den Wurzelspitzen habe ich zum erstenmal Feulgenquetschpräparate hergestellt. Die Platte, aus der das Karyogramm zusammengestellt wurde, stammt aus dem Integumentgewebe einer Pflanze mit 2 überzähligen Chromosomen. *Listera ovata* zeigt folgendes Karyogramm (Abb. 57):

3 Paar lange, akrozentrische Chromosomen (Nrn. 1, 2, 3). In der Metaphase ca. 7,8 μ lang;
1 Paar mittlere, akrozentrische Chromosomen (Nr. 4);
5 Paar kleine, akrozentrische Chromosomen mit kontinuierlichem Übergang vom grössten zum kleinsten Chromosom (Nrn. 5, 6, 7, 8, 9);
2 Paar kleine, telozentrische Chromosomen, eines mit Satellit (Nrn. 10,11);
6 Paar meta- bis submetazentrische Chromosomen, die in der Grösse den kleinen akrozentrischen Chromosomen entsprechen (Nrn. 12, 13, 14, 15, 16, 17);
2 überzählige, metazentrische Chromosomen. In der Metaphase ca. 1,25 μ lang.

Meine Untersuchungsresultate unterscheiden sich insofern von denjenigen Richardsons (1933), als ich nur 2 telozentrische Chromosomen fand. Wahrscheinlich hat Richardson Chromosom Nr. 9 als telozentrisch gedeutet. Beim Satelliten handelt es sich um Chromosom Nr. 10. Meistens ist der Satellit nach starker Spiralisation und Colchizinbehandlung in der Metaphase nicht sichtbar. Im primären Embryosack tritt er oft deutlich in Erscheinung. Damit muss McMahons (1936) Auffassung widerrufen werden, der das Vorkommen telozentrischer Chromosomen bezweifelte.

Dass die überzähligen Chromosomen immer zusätzlich zum normalen Chromosomensatz hinzukommen, wird deutlich beim Vergleich der Chromosomensätze einer Pflanze mit Extrachromosomen mit einer solchen ohne überzählige Chromosomen (Abb. 58). Es handelt sich also nicht um ein neu entstandenes Fragment, das eine Veränderung der Chromosomengestalt des normalen Satzes mit sich bringen müsste.

Über die überzähligen Chromosomen wurde von 3 Autoren nachstehendes angegeben:

Tuschnjakowa (1929), S. 39: «In der 18-Chromosomen-Gamete dagegen ist ein kleines Chromosom überzählig, da hier statt 12, 13 kleine Chromosomen vorhanden sind.»

Richardson (1933), S. 53: Sie beschreibt eine 2n = 36-Platte folgendermassen: "Two very small chromosomes or fragments with no visible attachment constr. and with blunt ends giving them the appearence of small, rectangular bodies...."

McMahon (1936), S. 214: "The extrachromosome can be picked out with ease by its small size, despite the presence of the many other small chromosomes...." and: "A constriction has not been seen to be present in any extrachromosomes."

Die Metaphasenplatten mit überzähligen Chromosomen, die Hagerup (1947) und Löve und Löve (1942, 1944) gezeichnet haben, ebenso wie diejenigen von Tuschnjakowa nach Präparationen von Müller (1912) lassen die überzähligen Chromosomen nicht mit Sicherheit erkennen. Ob es sich um einen anderen Chromosomentypus handelt oder ob der Unterschied auf eine mangelhafte Technik zurückzuführen ist, kann ich nicht mit Bestimmtheit feststellen.

d) Das Verhalten der überzähligen Chromosomen in der Mitose

Dadurch, dass das Pflanzenmaterial mit Colchizin vorbehandelt wurde, konnte ich relativ wenig Anaphasen untersuchen. In allen somatischen Geweben innerhalb derselben Pflanze, im Wurzelspitzenmeristem, im Nucellus- und Integumentgewebe, ist die Zahl der B-Chromosomen konstant. Die überzähligen Chromosomen werden also weder aus dem somatischen Gewebe noch aus den Keimbahnzellen eliminiert, wie dies bei verschiedenen andern Pflanzen der Fall ist. Man kann daraus schliessen, dass das überzählige Chromosom normal verteilt wird und sich wie ein Chromosom des Grundgenoms verhält. Auch zeigt es keinerlei Unterschied in bezug auf die Färbbarkeit.

Das metazentrische B-Chromosom ist weitaus das Häufigste und dürfte mit denjenigen übereinstimmen, die Richardson und McMahon beschrieben haben (Abb. 60, 61). Es ist auch das gleiche Chromosom, das

in der Mitosenplatte der Fotografie Nr. XXXIX von A. Müller zu sehen ist. Neben diesem Standard-Extrachromosom habe ich in 4 Pflanzen ein überzähliges Chromosom gefunden, das bedeutend kleiner ist, aber trotzdem eine Einschnürung besitzt (Abb. 62, 64). Ob es sich dabei um die SFA oder um den Äquationsspalt handelt, ist schwierig zu sagen. Aufgrund der Prophaseuntersuchungen muss ich annehmen, dass es sich um ein telozentrisches Chromosom handelt. Dieses kleine überzählige B′-Chromosom verhält sich in der Mitose genau gleich wie das überzählige Standardchromosom (Müntzing, 1948a).

Im Wurzelspitzenmeristem einer Pflanze mit 2n = 38 Chromosomen fand ich neben 2 überzähligen Standardchromosomen zwei um weniges grössere Chromosomen, die nicht mit Chromosomen des Normalsatzes identisch sind. Die zusätzlichen Chromosomen haben ein submetazentrisches Centromer, der kürzere Arm ist gleich lang wie derjenige des überzähligen Standardchromosoms. Auch diese Chromosomen verhalten sich in der Mitose normal, eine «non-disjunction» wurde nie beobachtet, und die Zahl dieser überzähligen Chromosomen ist ebenfalls in allen somatischen Geweben konstant (Abb. 63, 65, 66, 67).

Die 3 beobachteten Typen überzähliger Chromosomen bei *Listera ovata:*

Überzähliges Standardchromosom (B) | Überzähliges telozentrisches Chromosom (B′) | Überzähliges akrozentrisches Chromosom (B″)

e) Morphologischer und physiologischer Effekt der Extrachromosomen

Richardson (1933) äussert zum erstenmal die Vermutung, es könnte ein Zusammenhang zwischen einer Pflanze mit einem überzähligen Chromosom und dem zusätzlichen dritten Blatt der normalerweise 2blättrigen Pflanze bestehen. McMahon (1936) fand an seinem Standort bei Louvain, wo 50% der Pflanzen überzählige Chromosomen hatten, ein einziges Exemplar mit 3 Blättern, und dieses hatte in den Wurzeln 34 Chromosomen. An meinem Standort fand ich nie Pflanzen mit 3 Blättern, obschon überzählige Chromosomen sehr häufig sind. Löve und Löve (1944) berichten, dass sich die Pflanzen mit 34 und 36 Chromosomen, die an 2 verschiedenen Standorten wachsen, morphologisch unterscheiden ("...the plants are somewhat different but the authors are not able to decide whether they belong to different varieties of the species.") Bei 2 Pflanzen vom Siblinger Randen habe ich in meinen Notizen angegeben, dass diese sich in der Farbe des Chlorophylls von den übrigen Pflanzen unterscheiden (Blätter und Blüten waren bräunlich). Bei den cytologischen Untersuchungen stellte es sich heraus, dass die eine Pflanze ein

überzähliges Standardchromosom besass, die zweite ein überzähliges B'-Chromosom. Ob hier ein physiologischer Effekt der überzähligen Chromosomen vorliegt, kann nicht gesagt werden. Morphologische Unterschiede zwischen Pflanzen mit oder ohne zusätzliche Chromosomen sind mir nie aufgefallen.

f) Meiose, RT I und RT II

Die Meiose wurde in der EMZ untersucht und nicht in der Pollenkornmutterzelle, da diese schon von McMahon sehr sorgfältig untersucht worden war (McMahon, 1936). Da McMahon diese frühen Stadien in der Pollenkornmutterzelle beschrieben hat, erübrigt sich eine weitere Untersuchung.

Die Äquatorialansicht einer Metaphase der RT I zeigt, dass die Chromosomen nicht in der Mitte der EMZ liegen, sondern gegen das (prospektive) mikropylare Ende der Zelle hin verschoben sind (Abb. 74). Damit ist die Lage der kleineren mikropylaren Makrospore bestimmt. Die telozentrischen Chromosomen bilden meist nur ein Chiasma und sind nach erfolgter Terminalisation stabförmig. Dies gilt auch für die kleinsten der metazentrischen und akrozentrischen Chromosomen. Die übrigen Chromosomen weisen meist 2 oder mehr Chiasmata auf und bilden nach der Terminalisation der Chiasmata Ringbivalente (Abb. 68, 72).

Die mit Colchizin vorbehandelten Präparate erlauben eine Analyse ebenfalls nur in der Metaphase. Beide Dyadenzellen befinden sich im gleichen Stadium, nur sind die Chromosomen der mikropylaren Dyadenzelle, die später degeneriert, stark zusammengedrückt (Abb. 69). Die homologen Chromatiden sind in der RT II stark auseinandergespreizt und halten nur im Centromer zusammen. Die Anaphase in der chalazalen Dyade geht derjenigen in der mikropylaren Dyade voraus. Die beiden chalazalen Makrosporen befinden sich bereits in der Interphase, wenn die Anaphase in der kleineren Dyade beginnt (Abb. 71). Höchst selten wird die Teilung in der mikropylaren Dyade unterdrückt und auch nur dann, wenn das Plasma allzu extrem zugunsten der chalazalen Dyade verteilt wird (Abb. 81). Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu den Untersuchungen Tuschnjakowas (1929) und Vermoessens (1911). Im Material dieser Autoren wird die Teilung in der mikropylaren Dyade während der Metaphase immer unterdrückt, was zur Folge hat, dass eine unvollständige Tetrade mit 3 Makrosporen gebildet wird.

g) Der Ringquadrivalent und dessen Entstehung

Bei 4 Pflanzen der 3 Standorte wurde während der RT I ein Ringquadrivalent beobachtet, der auf eine reziproke Translokation zwischen ei-

nem der grössten Chromosomen und einem meta- oder akrozentrischen kleinen Chromosom zurückzuführen ist. Da im grösseren Chromosom das Centromer sichtbar ist, wird deutlich, dass es sich um Chromosom 2 oder 3 handeln muss. Ob es sich beim kleinen Chromosom um ein meta- oder akrozentrisches Chromosom handelt, kann erst die Ermittlung der Chiasmafrequenz deutlich machen. Dass das ausgetauschte Stück relativ kurz ist, beweist der hohe Prozentsatz an Bivalenten, die anstelle des Quadrivalenten gebildet werden (Abb. 72, 73).

Zur Lokalisation der Translokation wurde die Chiasmafrequenz ermittelt, da im Ringquadrivalent das Centromer des kleinen daran beteiligten Chromosoms nicht sichtbar ist. Im grossen Chromosom befindet sich die Translokation eindeutig im kürzeren Arm. Bildet sich in der Meiose ein Quadrivalent, so sind grundsätzlich folgende Chiasmata möglich:

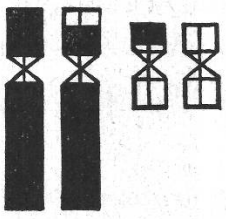
Tabelle 16

Möglichkeiten der Chiasmabildung im Ringquadrivalenten

Quadrivalentbildung	A D B C	Konfiguration	% Häufigkeit	Abbildung
2 Chiasmata bei	DB		23,2	73
3 Chiasmata bei	DAB DCB		7,9	78
3 Chiasmata bei	ADC		1,8	75, 77
3 Chiasmata bei	CBA		—	—
4 Chiasmata bei	ABCD		39,7	76,. 79
4 Chiasmata bei	ABCD		3,6	80
Kein Quadrivalent, sondern 2 Bivalente			23,8	72

Die Kettenbildung ——.. deutet auf einen Chiasmaausfall bei A oder C hin, die Formation .——. auf einen Chiasmaausfall bei B. Dass die Kettenform —.. — nie beobachtet wurde, lässt darauf schliessen, dass ein Chiasma im langen Arm des grossen Chromosoms in ca. 100 % aller Fälle gebildet wird. In den Chromosomenarmen A und C finden 53 % der Chiasmata statt, die bei erfolgter Quadrivalentbildung im Pachytän möglich sind. In der Meiose bildet sich bei dieser Translokationsheterozygoten aber nicht immer ein Quadrivalent. In 23,8 % der Fälle bilden sich, da das translozierte Stück sehr klein ist, 2 Bivalente, in 76,2 % ein Quadrivalent. Dabei finden sich im Chromosomenarm B 74,4 % aller Chiasmata, also bedeutend mehr als im Chromosomenarm A oder C. Mit zunehmender

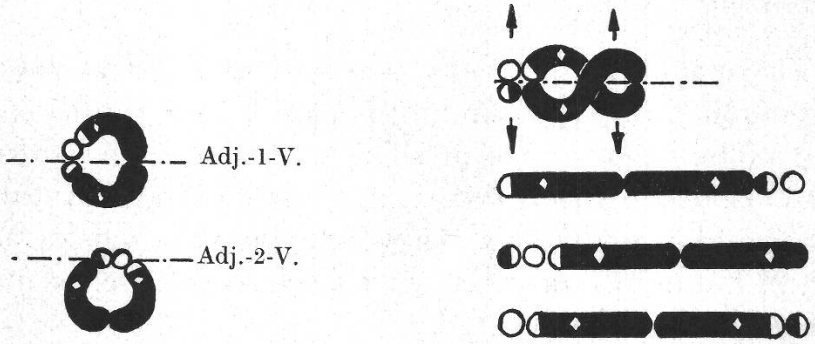
Armlänge steigt die Wahrscheinlichkeit für die Chiasmabildung. Die vorliegenden Resultate deuten darauf hin, dass sich die Translokation im kürzeren Arm von Chromosom 8 oder 9 befindet. Die Translokation dürfte folgendermassen aussehen:



2 oder 3 8 oder 9

h) Die Verteilung des Ringquadrivalenten

Es ist anzunehmen, dass bei der Teilung der Ringe oder Ketten die homologen Centromere getrennt werden, das heisst, dass sich der Quadrivalent wie ein Bivalent verhält. Dies führt zur «Adjacent-1-Verteilung» (McClintock, 1945). Eine «Adjacent-2-Verteilung» des Quadrivalenten wird wohl selten eintreffen, da eine Wanderung der beiden homologen Centromere zum selben Pol aus strukturellen Gründen verhindert wird. Tritt der Fall doch ein, so entstehen 4 völlig unbalancierte Gameten, die zu lebensunfähigen Zygoten führen dürften. Bei der «Adjacent-1-Verteilung» entstehen Gameten, die in bezug auf das translozierte Segment eine Deficiency oder eine Duplikation aufweisen. Einen Ausweg aus der «Adjacent-1-Verteilung», die zu unbalancierten Gameten und zur partiellen Sterilität von Translokationsheterozygoten führen kann, bildet die Schleifenbildung im langen Chromosom des Quadrivalenten. Dabei werden die alternierend im Ring liegenden Chromosomen auf denselben Pol verteilt. Die 4 resultierenden Gameten sind in bezug auf ihr genetisches Material balanciert und weisen weder Duplikationen noch Deficiencies auf. Bei der Verteilung der Ketten bestehen dieselben Möglichkeiten. Auch hier können wieder benachbarte oder alternierende Chromosomen auf denselben oder auf verschiedene Pole verteilt werden mit denselben Konsequenzen, die beim Ringquadrivalenten beschrieben wurden. Aus



strukturellen Gründen werden auch hier ausschliesslich unbalancierte Gameten entstehen, da das kleine Chromosom wohl zum selben Pol wandern wird wie der benachbarte grosse Partner.

Der hohe Prozentsatz an Bivalenten, der anstelle der Ketten und Ringe gebildet wird, hat ebenfalls genetische Konsequenzen. Je nach der Verteilung der Austauschchromosomen entstehen zu 50 % Gameten mit Duplikationen und Deficiencies und zu 50 % balancierte, normal funktionierende Gameten.

Von den 11 Autoren, die *Listera ovata* bearbeitet haben, hat keiner auf das Vorkommen von Ringquadrivalenten hingewiesen. Staner (1929), S. 222: «Nous nous sommes demandé si le *Listera* ne montrerait pas au moins parfois des chaînes de chromosomes analogues à celles de certain type d'*Oenothera*. Nous en avons observé aucun cas.»

i) Erste postmeiotische Mitose im primären Embryosackkern

Nach der Beendigung der RT II lassen sich die 4 Makrosporen deutlich voneinander unterscheiden. Die beiden mikropylaren Kerne sind klein und stark gefärbt, die beiden chalazalen Makrosporen sind deutlich heller und wesentlich grösser. Auch die beiden letzteren Kerne unterscheiden sich bezüglich Grösse und Färbbarkeit. Die mikropylare Makrospore ist kleiner und dunkler gefärbt, der chalazale Kern hell und sehr gross. Die vier Kerne trennen sich nicht voneinander, obschon zwischen den drei mikropylar gelegenen Makrosporen und der chalazalen Makrospore eine Membran gebildet wird (Abb. 82). Sobald sich der chalazale Kern, der primäre Embryosackkern, zu teilen beginnt, degenerieren die drei übrigen Makrosporen (Abb. 83). Die drei Kerne lassen sich, wie Vermoessen (1911) feststellt, mit den Polzellen der tierischen Eizelle vergleichen. Die Chromosomen der ersten postmeiotischen Mitose erlauben eine genaue Analyse in der Metaphase (Abb. 90). Die Chromosomen sind trotz Colchizinbehandlung aussergewöhnlich lang, doch lässt sich das Karyogramm, das aus diploiden, somatischen Zellen zusammengestellt wurde, genau bestätigen. Wiederum zeigt es sich auch hier, dass selbst bei geringer Spiralisation der Satellit von Chromosom Nr. 10 nicht immer sichtbar ist.

Tuschnjakowa (1929) hat am russischen Material dieselben Beobachtungen gemacht. Sie stellt eindeutig monospore Embryosackentwicklung fest und nicht bispore, wie in «The Orchids» nach Hagerup (1947) angegeben ist. Es dürfte sich dabei um eine Fehlinterpretation von Figur 1 in der Publikation von O. Hagerup im «Biologiske Meddelelser», Bd. XX, Nr. 9, handeln. Im Text wird vom Autor nichts über einen bisporen Embryosack erwähnt.

k) Die Embryosackentwicklung

Die Embryosackentwicklung von *Listera ovata* haben bereits 2 Autoren untersucht: Tuschnjakowa (1929) und Hagerup (1947). Beide Autoren geben monospore Embryosackentwicklung an, über den weiteren Verlauf der Entwicklung gehen ihre Interpretationen aber weit auseinander. Nach Tuschnjakowa setzt sich der Embryosack folgendermassen zusammen: 2 Synergiden, Eizelle, oberer Polkern, unterer Polkern, 3 Antipoden. Die Verschmelzung der Polkerne findet statt, doch wird kein eigentlicher Endospermkern gebildet. Die drei Antipodenkerne verschmelzen. Die eine Synergide wird beim Eintritt des Pollenschlauches zerstört. Hagerup schreibt, dass keine Antipoden gebildet werden. Der reife Embryosack scheine aus 4 Kernen zu bestehen. Der tiefer gelegene Kern, der Polkern, könne sich teilen, so dass er aus 2 oder mehreren, teilweise verschmolzenen Kernen bestehe. Hagerup glaubt, dass die von Tuschnjakowa beschriebenen 8kernigen Embryosäcke auf schlechte Carnoyfixierung zurückzuführen seien. Auch er beobachtet, dass der eintretende Pollenschlauch die eine Synergide zerstört.

Meine Beobachtungen weichen in mancher Hinsicht von denjenigen der genannten Autoren ab. Alle Untersuchungen habe ich anhand von Quetschpräparaten gemacht. Nach einer Hydrolysierdauer von 7 Minuten bleiben alle Embryosackkerne beieinander. Im 4-Kern-Stadium (Abb. 85) bildet sich zwischen den beiden oberen und den 2 unteren Kernen eine Vakuole. Bei der dritten Teilung ist die Stellung der Spindel des mikropylaren Kernpaares verschieden. Die obere Spindel ist waagrecht, diejenige des darunterliegenden Kerns senkrecht zur Längsachse des Embryosackes (Abb. 86). Die beiden Kerne im chalazalen Teil des Embryosackes setzen zur Teilung an, doch wird diese meist entweder in der Meta- oder Anaphase unterdrückt (Abb. 87, 89). Als Resultat haben wir einen 6kernigen Embryosack (Abb. 87). Höchst selten wird die Teilung in der einen oder in beiden chalazalen Kernen beendet, so dass ein 7- oder 8kerniger Embryosack entsteht (Abb. 91). Meist besteht der Embryosack nach Beendigung der dritten Teilung aus 4 hellen, mikropylaren Kernen, 2 dunkel gefärbten, chalazalen Kernen, die durch eine Vakuole von den 4 höher gelegenen Kernen getrennt sind. Einer der 4 mikropylaren Kerne wandert zu den dunklen chalazalen Kernen und verschmilzt mit diesen zu einem grossen, dunklen Kern (Abb. 88). Es dürfte sich dabei um den Antipodenkern handeln, den Hagerup (1947) als Polkern, Tuschnjakowa (1929) aber als Antipodenkern interpretiert. Einen Polkern habe ich nie beobachtet. Wird zufällig ein 8kerniger Embryosack gebildet, so verschmelzen die chalazalen Kerne alle zusammen zu einem grossen, 4- oder 5kernigen Antipodenkern (Abb. 91). Der fertige Embryosack besteht folglich aus 4 Kernen: 2 Synergiden, Eizelle, Antipodenzelle, die aus 3 oder mehreren verschmolze-

nen Kernen besteht (Abb. 92). Bei der Befruchtung zerstört der eindringende Pollenschlauch eine Synergide (Abb. 93). Meist dringen alle 3 Pollenschlauchkerne in den Embryosack ein. Der eine Spermakern verschmilzt mit der Eizelle, die beiden übrigen Kerne, die stark gefärbt sind, liegen im oberen Teil des Embryosackes (Abb. 94, 95). Leider habe ich die Befruchtung der Eizelle nie beobachten können. Es trifft tatsächlich zu, dass oft mehrere Pollenschläuche in einen Embryosack eindringen, wie Hagerup (1947) beobachtet hat. Es besteht die Möglichkeit der doppelten Befruchtung der Eizelle. Wie Hagerup habe ich trotzdem nie triploide Embryonen festgestellt. Fakultative Parthenogenese soll nach Hagerup (1947) auch vorkommen. Meine Bilder des befruchteten Embryosackes stimmen genau mit denjenigen von Hagerup (1947), Figur 15, und Tuschnjakowa (1929), Figur 15, überein, nur dass ich die Kerne anders interpretiere. Im Unterschied zu den beiden zitierten Autoren habe ich keine Zentralzelle beobachtet. Die von mir verwendete Methode hat den Vorteil, dass alle Kerne des Embryosackes zusammenbleiben und dass man nicht, wie bei Schnittpräparaten, Schnittfolgen interpretieren muss.

Die beschriebene Embryosackentwicklung stimmt mit derjenigen von *Phaius grandifolius* Lour., *Corallorhiza maculata*, *Braugthonia sanguinea* überein (Sharp, 1912). Weder im Proembryo noch in den Embryonen der reifen Samen habe ich je einen Suspensor beobachtet. *Listera ovata* braucht den stimulierenden Reiz des Pollenauxins, um die Reduktionsteilung durchzuführen. Es ist nicht leicht die Embryosäcke zu interpretieren, da mit kastrierten Pflanzen nicht gearbeitet werden kann. Daher ist es nicht verwunderlich, dass es zu diesen unterschiedlichen Interpretationen des Embryosackes von *Listera ovata* kommen konnte (Afzelius, 1916, 1954; Poddubnaya-Arnoldi, 1960; Swamy, 1949a, b; Håkansson, 1948).

l) Das Verhalten der überzähligen Chromosomen während der Meiose und der ersten postmeiotischen Mitose

Ein überzähliges univalentes Standardchromosom paart in der Meiose nicht mit Chromosomen des Normalsatzes (Abb. 96). Es liegt ab und zu nahe bei einem der kleinsten Bivalenten (Abb. 97). Ob dies auf eine lokkere Assoziation oder auf einen Zufall zurückzuführen ist, lässt sich schwer sagen. Selten lassen sich in der Meiose die beiden Schenkel des Univalenten erkennen. In den meisten Fällen ist das überzählige Chromosom in der Metaphase tropfenförmig (Abb. 100). Das überzählige Chromosom ist in der Metaphase immer gut sichtbar, da die Koorientierung in die Äquatorialplatte nicht stattfindet. Das Chromosom liegt meist irgendwo zwischen den Polen. Dies kann auch so gedeutet werden, dass das univalente

Chromosom den A-Chromosomen in der Anaphasebewegung vorauseilt (Abb. 98, 99). Nicht selten wird es von den nachfolgenden Chromosomen nicht mehr in deren Verband aufgenommen, was zu Eliminationen führen kann (Abb. 103). Ab und zu kann man neben den 4 Tetradekernen einen fünften Kleinkern beobachten. Oft gelangt das überzählige Chromosom nicht zum Pol und bleibt als «laggard» zwischen den Telophasechromosomen liegen (Abb. 101, 105). Die Kugel- oder Tropfenform des Univalenten in der Meiose lässt vermuten, dass die beiden Schenkel gepaart sein könnten und dass es sich um ein Isochromosom, d.h. um ein Chromosom mit 2 genetisch identischen Schenkeln handeln könnte (Müntzing, 1951; Lima de Faria, 1952; Totomu Haga, 1961; Rhoades, 1936). Tatsächlich wurden verschiedene Diplotänstadien gefunden, wo die beiden Schenkel des überzähligen Chromosoms deutlich gepaart waren (Abb. 102). Nach Fernandes (1949) soll das univalente Ringchromosom in der RT I von *Narcissus bulbocodium* kein Isochromosom mit «interarmpairing» darstellen, sondern den Grund im Heterochromatin haben, das in bezug auf das Paarungsvermögen unspezifisch ist. Normalerweise geht der Univalent ungeteilt durch die RT I (Abb. 104). Nur in einem Fall habe ich beobachtet, dass das univalente Chromosom als «laggard» zwischen den beiden Fronten der Anaphasechromosomen lag. Der Univalent war in der Mitte entzweigerissen, und beide Chromosomenarme waren in Richtung der beiden Pole orientiert (Abb. 106). Wahrscheinlich hat sich der Isobivalent in diesem Fall wie ein normaler Bivalent verhalten, was zur «misdivision» des Centromers führte (Darlington, 1939).

Sind 2 oder mehrere überzählige Standardchromosomen vorhanden, so bilden sie während der Meiose Univalente (Abb. 111), selten auch Bivalente. Das Genmaterial scheint also weitgehend identisch zu sein, und das Paarungsvermögen ist bis zu einem gewissen Grad erhalten geblieben. Da es sich wahrscheinlich um Isochromosomen handelt, ist das häufige Vorkommen von Univalenten nicht verwunderlich. Während der RT II teilt sich das überzählige Standardchromosom normal, die beiden Chromatiden werden auf die Makrosporen verteilt (Abb. 107, 108).

Das kleine überzählige Chromosom B′ verhält sich in der Meiose genau gleich wie das überzählige Standardchromosom. Eine Paarung dieser Chromosomen mit dem Normalsatz wurde nie beobachtet (Abb. 109). Das Chromosom teilt sich ebenfalls erst während der RT II. Mitoseuntersuchungen lassen vermuten, dass es sich um ein telozentrisches Fragment handelt. Das Chromosom B′ ist etwa so lang wie der kleine Arm von Chromosom Nr. 9, die Breite entspricht genau derjenigen der beiden Chromatiden der A-Chromosomen. Der Schluss liegt nahe, dass es sich bei der hellen Einschnürung um den Äquationsspalt handelt und nicht um das Centromer, da das Chromosom sonst nur Chromatidenbreite hätte. In

der RT II lassen sich ebenfalls nur 2 Schenkel erkennen und nicht 4, wie dies sonst bei allen metazentrischen Chromosomen der Fall ist (Abb. 112, 113).

Die überzähligen Chromosomen B″, die ich nur in einer Pflanze zusammen mit 2 überzähligen Standardchromosomen beobachtet habe, verhalten sich insofern anders, als in mindestens 50 % aller Fälle in der Meiose Paarung eintritt (Abb. 110). Quadrivalent- oder Trivalentbildung zwischen überzähligen Standardchromosomen und B″-Chromosomen wurde nie beobachtet. Sind die beiden B″-Chromosomen nicht gepaart, verhalten sie sich genau gleich wie die überzähligen Standardchromosomen. Sie gehen den normalen Chromosomen in der Anaphasebewegung voraus, als Bivalente verhalten sie sich wie Glieder des A-Satzes.

Das Verhalten aller überzähligen Chromosomentypen ist während der Metaphase der ersten postmeiotischen Mitose normal (Abb. 114, 115). Fielen die überzähligen Chromosomen in der RT I und in der RT II ab und zu durch ihre hellere Färbung auf, was entweder auf eine schwächere Spiralisation oder auf ihre heterochromatische Natur hinweist, so verhalten sie sich während der ersten postmeiotischen Mitose, im Gegensatz zu den B-Chromosomen von *Epipactis atropurpurea*, nicht heteropyknotisch.

m) Die Häufigkeit der B-Chromosomen

Beim Pflanzenmaterial, das während dreier Jahre an 3 verschiedenen Standorten gesammelt wurde, zeigt es sich, dass überzählige Chromosomen häufig vorkommen. Die Ergebnisse sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 17

Häufigkeit der überzähligen Chromosomen an den 3 verschiedenen Standorten

Jahr	Standort	0	1	2	3	4	Total Pflanzen	Mittlere Anzahl B-Chromosomen	Anzahl Pflanzen mit Translokation
1961	FL	4	2	1	2	–	19	0,68	2
1963	FL	7	3	–	–	–			
1961	SR	1	1	–	1	–			
1962	SR	1	1	–	–	–	17	0,76	1
1963	SR	6	4	–	–	1			
1962	R	1	–	1	–	–	6		1
1963	R	4	–	–	–	–			
Tot. Anteil in %		57,14	28,5	4,7	7,14	2,4	42	0,67	9,52 ·/.

Von insgesamt 42 Pflanzen enthalten 18 Pflanzen B-Chromosomen. Dies sind 42,85 %, also beinahe die Hälfte. Das Ergebnis stimmt mit der Schätzung von McMahon (1936) überein, der angibt, dass ca. 50 % der Pflanzen des Standorts Louvain überzählige Chromosomen enthalten. Der mittlere B-Gehalt der Pflanzen beträgt an den 3 Standorten 0,67 B-Chromosomen. Bei insgesamt 4 Pflanzen oder 9,52 % wurde in der Meiose ein Ringquadrivalent gefunden.

n) Der Verstärkermechanismus der B-Chromosomen

Da mit diesen Orchideen keine Kreuzungsversuche gemacht werden können, ist die Frage, ob ein Verstärker- oder Boostingmechanismus, der zur zahlenmässigen Erhöhung der B-Chromosomen-Zahl innerhalb der Population führen kann, bestehe, schwierig zu beantworten. Falls eine «preferential segregation» in der RT I stattfindet, müssten mehr als 50 % der primären Embryosackkerne bei einer Pflanze mit einem überzähligen Chromosom das überzählige Chromosom enthalten. Da die Spindel in der RT I stark gegen den mikropylaren Pol verschoben ist, könnte dies aufgrund der ungleichmässigen Plasmaverteilung zu einer gerichteten Verteilung führen. Zählt man in der RT I, wie viele B-Chromosomen in die chalazale Dyadenzelle und wie viele in die mikropylare Dyadenzelle gelangen, so erhält man bei einer Pflanze mit einem B-Chromosom folgendes Resultat: mikropylare Dyadenzelle 52 %, chalazale Dyadenzelle 48 %. Da dieses Resultat aus 25 EMZ berechnet wurde, dürfte bei grösserem Material das 1:1-Verhältnis erreicht werden. Es findet keine «preferential segregation» zugunsten einer Dyadenzelle statt. Zählt man dagegen die Chromosomen einer andern Pflanze mit einem B-Chromosom in der Metaphase der RT II und des primären Embryosackkerns, so erhält man folgendes Resultat:

Pflanze 1:	haploide Zelle mit B-Chromosom	71,4 %
	haploide Zelle ohne B-Chromosom	28,6 %
Pflanze 2:	haploide Zelle mit B-Chromosom	78,5 %
	haploide Zelle ohne B-Chromosom	21,5 %

Wegen des kleinen Zahlenmaterials ist es unmöglich, zu sagen, ob es sich tatsächlich um einen Unterschied handelt, das heisst, ob der Verteilermechanismus der überzähligen Chromosomen von Pflanze zu Pflanze individuell gesteuert wird, wie dies für die B-Chromosomen-Verteilung bei *Epipactis atropurpurea* zutrifft.

Leider waren die entscheidenden Stadien im Pflanzenmaterial mit 2, 3 und 4 B-Chromosomen zu gering, um entsprechende Zählungen zu machen. Es ist also ungewiss, ob bei diesen Pflanzen eine «preferential segre-

gation» oder eine «directed non-disjunction» zugunsten der chalazalen Dyadenzelle erfolgt.

o) Handelt es sich bei den überzähligen Chromosomen von *Listera ovata* tatsächlich um B-Chromosomen?

Eine wichtige Eigenschaft der B-Chromosomen ist, dass sie arm an wirksamen Genen sind und auch bei stärkerer Akkumulation keinen sichtbaren morphologischen Effekt haben. Wird dagegen bei einer Pflanze die Zahl der A-Chromosomen vermehrt, so kann dies zu stark sterilen, unbalancierten Typen führen, die zudem morphologische Veränderungen aufweisen. Diese Eigenschaft, auch bei Akkumulationen bis zu 4 zusätzlichen Chromosomen morphologisch unwirksam zu sein, haben auch die überzähligen Chromosomen von *Listera ovata*. Es wird allgemein angenommen, dass dies auf die heterochromatische Natur der B-Chromosomen zurückzuführen sei. Håkansson (1945) vertritt die Ansicht, dass die Gene der heterochromatischen B-Chromosomen durch die Nukleinsäure, die sie auch im Ruhekern enthalten, maskiert werden, so dass sie wirkungslos werden.

In der Mitose ist das überzählige Chromosom von *Listera ovata* in jeder Phase gleich gefärbt wie die A-Chromosomen. Das Verhalten der überzähligen Chromosomen in der Meiose weist darauf hin, dass es sich nicht um eine Trisomie eines Autosoms handeln kann. Das überzählige Chromosom ist mit keinem A-Chromosom identisch und hat auch nicht die Tendenz, sich mit A-Chromosomen zu paaren. Dass das überzählige Chromosom die Syndesefähigkeit nicht ganz verloren hat, beweist das seltene Vorkommen von Bivalenten bei Pflanzen mit 2 und mehr zusätzlichen Chromosomen. Während der RT I, vor allem in der Metaphase, ist das univalente überzählige Chromosom meist heller gefärbt als die A-Bivalente. Wie bereits erwähnt, könnte dies einen Spiralisationseffekt darstellen, oder dann könnte das unterschiedliche Verhalten auf die Univalenz zurückgeführt werden. Ob das überzählige Chromosom in der Interphase heteropyknotisch ist, lässt sich nicht sagen, da die Zahl der Chromozentren auch in den Pflanzen ohne B-Chromosomen variabel ist und diese die Tendenz haben, zu verschmelzen. In der Metaphase der RT I kann es sich gelegentlich heteropyknotisch verhalten, in der ersten postmeiotischen Mitose dagegen nie.

Charakteristisch ist das irreguläre Verhalten der überzähligen Chromosomen während der Metaphase der RT I. Die Chromosomen haben das Koorientierungsvermögen offensichtlich verloren. Dies führt dazu, dass die Synchronisierung mit den A-Chromosomen während der Teilung schlecht ist und die überzähligen Chromosomen den A-Chromosomen in der Wanderung zu den Polen vorausgehen. Darlington (1939) schreibt

diese Eigenschaft einem defekten Centromer zu. «Preferential segregation» oder «directed non-disjunction» während der Meiose wurde nicht beobachtet. Auch in den somatischen Mitosen, im Wurzelspitzenmeristem, im Nucellus und Integumentgewebe, ebenso wie in der EMZ, ist die Zahl der B-Chromosomen konstant. Eliminationen oder «non-disjunction», die den Grund in einem defekten Centromer haben könnten, habe ich in diesen Teilungen nie gesehen.

Das überzählige Chromosom ist strukturellen Änderungen stark unterworfen. Dies führt zur Bildung von kleineren B′-Chromosomen. Ob dies ebenfalls auf die heterochromatische Natur hinweist oder ob Mutationen beim genetisch wenig wirksamen B-Chromosom eher toleriert werden als bei A-Chromosomen, ist ungewiss.

Die für die B-Chromosomen charakteristische unregelmässige Verteilung innerhalb einer Population trifft auch für diese Pflanze zu. Das häufige Vorkommen des Standard-B-Chromosoms an verschiedenen Orten Europas und in Kalifornien dürfte darauf hinweisen, dass das Chromosom entweder sehr alt ist oder häufig auf dieselbe Art und Weise gebildet wird.

Obschon einige wichtige Kriterien für ein sicheres B-Chromosom nicht erfüllt sind, wie eindeutig heterochromatische Natur und Verstärkermechanismus, erachte ich es aufgrund der erwähnten Eigenschaften als richtig, das überzählige Standardchromosom und das kleinere B′-Chromosom zu den B-Chromosomen zu zählen (Müntzing, 1948c; Nygren, 1962; Melander, 1950; Fröst, 1959; Swanson, 1944).

p) Die mutmassliche Entstehung der B-Chromosomen bei *Listera ovata*

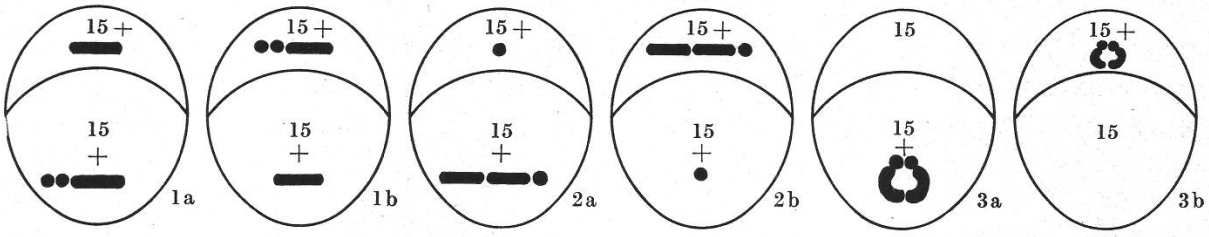
Seit Tuschnjakowas (1929) Untersuchungen wissen wir um das Vorkommen von überzähligen Chromosomen bei *Listera ovata*. Sie äussert die Vermutung, dass die überzähligen Chromosomen durch die «non-disjunction» eines Bivalenten entstehen, was zu Gameten mit 16 und 17 Chromosomen führen kann. «Leider liegen mir dafür noch keine sicheren Beweise vor. Wegen des spärlichen Materials habe ich keine Anaphasen der heterotypischen Teilung finden können, die ganz augenscheinlich für das Bestehen zweier Tochterkernplatten mit 16 und 18 Chromosomen beweisend wäre.» Dem gegenüber stehen die Untersuchungen von Richardson (1933). Sie glaubt, dass die «non-disjunction»-Theorie von Tuschnjakowa verworfen werden soll, und führt die Entstehung der überzähligen Chromosomen auf einen Chromosomenbruch zurück. McMahon (1936) stellt fest, dass das «Fragment» immer zusätzlich zum normalen Autosomensatz kommt und dass nie ein Bruch beobachtet wurde. Die zusätzlichen Chromosomen sind immer kleiner als die kleinsten A-

Chromosomen und haben keine sichtbare SFA. "In no single case however has fragmentation actually been taking place and if a single fragment did occur at some epoch its method of origin must remain a mystery." Er verwendet daher den Begriff «Fragment» mit grosser Zurückhaltung.

Durch das Auffinden eines Ringquadrivalenten bei 4 Pflanzen ergibt sich eine neue Möglichkeit, die Entstehung der B-Chromosomen zu erklären. Durch die irreguläre 3:1-Verteilung der Ketten oder Ringe in der Anaphase der RT I infolge einer «non-disjunction» haben wir in der einen Dyade 17 + 1 Chromosomen und in der andern 16 Chromosomen. Die Kette ——.. scheint für eine 3:1-Verteilung besonders anfällig zu sein. Man darf annehmen, dass die Zelle mit einem kleinen überzähligen Chromosom Nr. 8 oder 9 funktionsfähig ist und dass die Genbalance nicht stark gestört ist. Beträge die «non-disjunction» die beiden grossen Chromosomen Nrn. 2 und 3, so würde die Genbalance bestimmt zu stark gestört, um die Funktionsfähigkeit der Zelle zu garantieren. Dasselbe gilt auch für den Fall, dass der ganze Ring in eine der beiden Dyadenzellen gelangen würde.

Tabelle 18

«Non-disjunction» im Ringquadrivalenten



Tritt Fall 1a ein, so sind in der primären ES-Zelle bereits 2 Chromosomen 8 oder 9. Wird die Pflanze von einer Null-B-Pflanze befruchtet, so entsteht eine Zygote, die für Chromosom 8 oder 9 trisom ist.

In Präparaten, die mit Colchizin vorbehandelt wurden, sind Anaphasen äusserst selten. Eine «non-disjunction» des Quadrivalenten habe ich leider nie beobachten können. Die Meiosebilder der Pollenkornmutterzelle und die Gameten mit 16, 17 und 18 Chromosomen, die Tuschnjakowa anhand des russischen Materials gezeichnet hat, beweisen, dass Unregelmässigkeiten in der Meiose tatsächlich vorkommen. Tritt eine 3:1-Verteilung ein, so wird der pflanzliche Organismus darauf hinzielen, den störenden Einfluss des zusätzlichen Chromosoms durch strukturelle Umbauten oder Eliminationen zu vermindern oder auszuschalten. Dies kann zu den kleinen, reduzierten Chromosomentypen geführt haben, die beschrieben worden sind.

Meine Untersuchungen stimmen darin weitgehend mit denjenigen von Lewis (1950) überein, der bei *Clarkia elegans* entsprechende Resultate erhielt. Er findet in seinem Material 25% Pflanzen, die heterozygot sind für strukturelle Umbauten, einschliesslich reziproker Translokationen. An denselben Standorten findet er 1–6 überzählige Chromosomen, die sich aber vom Normalsatz nicht unterscheiden lassen (Longley, 1956; Håkansson, 1941, 1944, 1945). Lewis (1950), S. 156: "The supernumerary chromosomes in *Clarkia* (including *Godetia*) have probably arisen as a result of structural rearrangement of the chromosomes and subsequent meiotic irregularities involving failure of chiasma formation in certain structural heterozygotes followed by random segregation of the chromosome or chromosomes involved and unequal separation of ring or chain configurations in translocation heterozygotes. Thus it is probable, that the supernumerary chromosomes in these plants are duplicates of chromosomes that may form the basic set." (Cleland, 1951.)

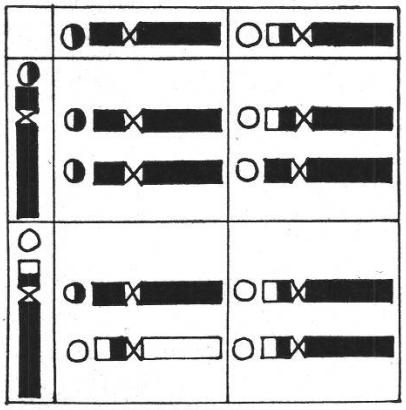
Bei meinen Untersuchungen fand ich auch einen sehr kleinen Prozentsatz tetraploider Mitosen, Meiosen und primärer Embryosackkerne. Bei allen tetraploiden Zellen fällt auf, dass die beiden homologen Chromosomen immer beieinander liegen, obschon es sich um Metaphasen und keinesfalls um Anaphasen handelt (Abb. 116, 120). Die Chromosomen treten in der Prophase als Diplochromosomen auf und verbleiben in der Metaphase in der typischen Parallellagerung. Ob die Endoreduplikation eine Eigenschaft dieser Pflanze ist oder ob es sich bei dieser Erscheinung um einen Colchizineffekt handelt, ist schwierig zu sagen. Es ist sehr fragwürdig, ob das Colchizin nach 6stündiger Einwirkung schon einen Effekt auf die Spindelbildung und den Mitoseablauf haben kann. Interessant ist, dass auch McMahon (1936) diese Feststellung machte, obschon er nicht mit Colchizin gearbeitet hatte. McMahon (1936), S. 214: "Very occasionally among the flowerbuds sectioned somatic cells with considerably more than the normal chromosome number occurred. The number of chromosomes in the few somatic metaphase plates of this type as were observed was not counted accurately, but it was clear that it was something more than 60. Hence it may be concluded that such cells were tetraploid." Sicher führen diese polyploiden Zellen zu Störungen in der Meiose und zu unbalancierten Gameten, die ebenfalls als Ausgangspunkt für die Entstehung von B-Chromosomen in Frage kommen könnten (Abb. 117, 118, 119) (Miduno, 1938).

Hagerup (1947) gibt eine weitere Erklärung für die Entstehung der aneuploiden Chromosomenzahlen bei *Listera ovata*. Polyspermie ist bei dieser Pflanze häufig zu beobachten und es kommt vor, dass 2 Spermakerne die Eizelle befruchten. Nicht selten entwickeln sich aber auch unbefruchtete Eizellen zu haploiden Embryonen. Neben der Eizelle kann auch eine Synergide zu einem zweiten Embryo auswachsen. In meinem

Material habe ich weder haploide noch triploide Pflanzen gefunden. Obschon Hagerup doppelte Befruchtung beobachtet hatte, fand er dennoch nie triploide Embryonen.

q) Hat das B-Chromosom einen positiven Einfluss auf die Pflanze?

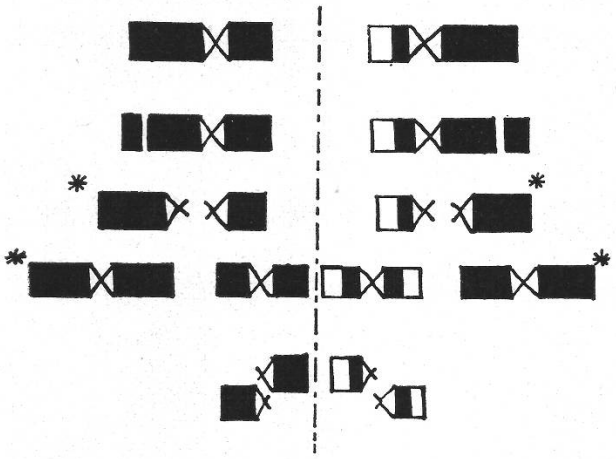
Dass die «Adjacent-1-Verteilung» zu unbalancierten Gameten führt, wurde bereits erwähnt. Wenn man annimmt, dass es im männlichen Gameten ebenfalls zur Bildung von Ringquadrivalenten kommt und die «Adjacent-1-Verteilung» vorherrscht, so sind bei Selbstung 50% balancierte und 50% unbalancierte Zygoten zu erwarten.



Ob die unbalancierten Zygoten überleben, ist äusserst fragwürdig, da sie eine homozygote Deficiency aufweisen, die aufgrund des Funktionsausfalls bestimmter Gene und der damit verbundenen Verschiebung der Genbalance bestimmt letal wirkt. Kommt zu einer unbalancierten Zygote 1 oder 4 ein Chromosom 8 oder 9, das aus der 3:1-Verteilung eines Ringquadrivalenten resultiert, so wird die homozygote Deficiency heterozygot. Das überzählige Chromosom bildet bei unbalancierten Zygoten einen Ausweg aus der Letalität. Kommt zu den balancierten Zygoten ein zusätzliches kleines Chromosom, so wird die Genbalance mehr oder weniger ungünstig beeinflusst, je nach der Bedeutung des Genmaterials, das in diesen Zygoten in 3facher Dosis vorkommt. Verschmilzt eine Gamete, die aus einer «Adjacent-1-Verteilung» resultiert, mit einem balancierten Spermakern, so entstehen lauter unbalancierte Zygoten. Ein zusätzliches kleines Chromosom kann hier die Lücken der heterozygoten Deficiencies ausfüllen, führt aber gleichzeitig zur Erhöhung der duplizierten Chromosomensegmente. Ob diese Duplikationen letal wirken oder einen positiven Einfluss auf die Pflanze haben, hängt von den qualitativen Eigenschaften der vermehrt auftretenden Loci ab.

Sind die B-Chromosomen aus einer 3:1-Verteilung des Quadrivalenten entstanden, so sind 2 Ausgangstypen für die Entstehung der B-Chromosomen vorhanden: das Translokationschromosom 8 oder 9 oder das Nor-

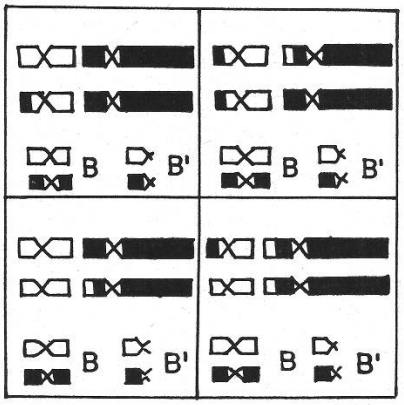
malchromosom 8 oder 9. Die Entstehung der 3 B-Chromosomen-Typen lässt sich folgendermassen erklären:



* Diese Chromosomen wurden nie beobachtet.

Die grossen telozentrischen Fragmente und die grossen Isochromosomen habe ich nie beobachtet. Sie dürften auch so schnell als möglich eliminiert werden, da sie die Genbalance ungünstig beeinflussen.

Trifft die beschriebene Entstehungsweise der 3 B-Chromosomen-Typen zu und hat eine Reduktion des Chromosomenarmes von Chromosom 8 oder 9, das die Translokation nicht enthält, tatsächlich stattgefunden, so wird der störende Einfluss der zusätzlichen Chromosomen im unbalancierten Gameten immer kleiner, da die Duplikationen vermindert werden.



Zygoten, die aus der Verschmelzung von weiblichen Gameten aus einer «Adjacent-1-Verteilung» und balancierten männlichen Gameten entstehen, sind unbalanciert. Kommt ein Standard-Iso-B-Chromosom hinzu, so ist in einem Fall das Standard-B-Chromosom oder das Chromosom B′, welches aus dem Translokationschromosom entstanden ist, günstiger, im andern Fall das Standard-B-Chromosom oder das B′-Chromosom aus

dem Normalchromosom 8 oder 9. Die Deficiencies der unbalancierten Zygoten werden, je nach dem Typus des Standard-Iso-B-Chromosoms, mit 50% Wahrscheinlichkeit nicht nur aufgehoben, sondern überkompensiert, da es sich um ein Isochromosom handelt. Falls nur ein Standard-Iso-B-Chromosom-Typus vorkommt, z. B. derjenige mit dem Translokationssegment, so ist das Standard-B-Chromosom in Translokationsheterozygoten in 50% der Fälle von Vorteil. Leitet sich das kleine B′-Chromosom durch eine «misdivision» vom Standard-Iso-B-Chromosom ab, oder auch durch «misdivision» vom B″-Chromosom, so kann dieser reduzierte Chromosomentypus für die Pflanze nur von Vorteil sein, da die Duplikationen vermindert werden. Die Deficiencies in den unbalancierten Zygoten mit Translokationschromosomen werden dennoch kompensiert.

r) Diskussion

Die Möglichkeit der Entstehung der B-Chromosomen durch die 3:1-Verteilung des Quadrivalenten wurde erörtert. Sollte dies nicht die tatsächliche Entstehungsweise der B-Chromosomen sein, sondern leitet sich das B-Chromosom durch Fragmentation von einem A-Chromosom ab, so haben beide, Fragment oder überzähliges Chromosom, dieselben Schwierigkeiten, um weiter bestehen zu können. Die meisten überzähligen Chromosomen werden eliminiert, da ihnen ein spezieller Konservierungsmechanismus fehlt. Nur ein kleiner Teil der überzähligen Chromosomen wird weiter bestehen können, wenn ein verändertes Centromer und damit ein abweichendes Verhalten in der Teilungsphase die Möglichkeit zu weiterer Evolution, und zwar unabhängig vom normalen Chromosomensatz, bildet.

Ist ein überzähliges Chromosom zum normalen Satz hinzugekommen, so wird der Genaustausch vorerst nicht unterbunden sein. Befinden sich auf dem überzähligen Chromosom günstige Faktoren, so wird die Tendenz vorhanden sein, diese zu konservieren und durch «crossing over» dem A-Chromosomen-Satz einzuverleiben. Dies führt zur teilweisen Entleerung der überzähligen Chromosomen, die dadurch genetisch inert oder subinert werden. Sind die überzähligen Chromosomen durch strukturelle Umbauten so stark verändert, dass ein Genaustausch mit dem A-Chromosomen-Satz unterbleibt, so sind die Voraussetzungen für ein physiologisch unterschiedliches Verhalten gegeben, die das Weiterbestehen der überzähligen Chromosomen innerhalb der Population ermöglichen. Diese Ansicht äussert auch Oestergren (1945), der den überzähligen Chromosomen eine Parasitennatur zuschreibt. Ist der Akkumulationsmechanismus der B-Chromosomen sehr wirkungsvoll und wird der ungünstige Einfluss der B-Chromosomen zu stark, so wird der Normalsatz durch

Selektion Faktoren anreichern, die dem Akkumulationsmechanismus entgegenwirken. Sobald das Eliminationssystem zur Eindämmung der B-Chromosomen führt, wird es seine Wirksamkeit einbüssen, was zum erneuten Anwachsen der akzessorischen Chromosomen innerhalb der Population führen kann.

Bei *Listera ovata* schadet höchstwahrscheinlich eine zu grosse B-Chromosomen-Akkumulation. Bis jetzt wurden nie mehr als 4 B-Chromosomen in einer Pflanze beobachtet. Müntzings (1952) Untersuchungen am Roggen zeigen, dass eine hohe Akkumulation von B-Chromosomen zu ausgesprochener Sterilität führt. Dass von 43% *Listera ovata* mit B-Chromosomen 28,5% 1 B-Chromosom und nur 4,7% 2 B-Chromosomen haben, dürfte darauf hinweisen, dass 1 B-Chromosom eventuell einen günstigen Einfluss auf die Pflanze haben kann. Bosemark (1957a, b) zeigte bei *Festuca pratensis*, dass ein B-Chromosom unter bestimmten Bedingungen und bei gewissen Genotypen kräftigere Pflanzen bewirkt. Bei *Listera ovata* wird kein Mechanismus entwickelt, um eine meiotische Paarung der überzähligen Chromosomen und damit einen normalen Verteilermechanismus zu ermöglichen. Es besteht die Möglichkeit, dass durch bevorzugte Befruchtung von Spermien mit B-Chromosomen, wie Randolph (1928) beim Mais beschrieben hat, Eliminationen von B-Chromosomen wieder kompensiert werden.

Springt das B-Chromosom bei *Listera ovata* mit seinem Genmaterial für die Deficiencies in den unbalancierten Gameten der Translokationsheterozygoten ein, so braucht die Pflanze keinen speziellen Mechanismus zu entwickeln, um das Weiterbestehen der überzähligen Chromosomen zu ermöglichen. Das überzählige Chromosom nützt in vielen Fällen dem pflanzlichen Organismus, und die Tendenz zur Elimination wird gering sein. Die B-Chromosomen von *Listera ovata* sind keine parasitischen Chromosomen. Sobald aber das Genmaterial der B-Chromosomen dem A-Chromosomen-Satz einverleibt und das überzählige Chromosom genetisch inert geworden ist, kann das B-Chromosom als parasitisch bezeichnet werden. Es ist dann, wie Oestergren (1945) schreibt, ein Chromosom, das nicht mehr der Pflanze, sondern sich selbst nützt.

2. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

Eine nahe verwandte Art von *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, eine epiphytische Orchideenart, die im Kanton Schaffhausen häufig vorkommt, wurde ebenfalls auf das Vorkommen von B-Chromosomen untersucht. Die Präparationsmethode war wiederum dieselbe. Mit den Samenanlagen wurden gleichzeitig auch noch Pollinien fixiert. Von dieser Art wurde im Zusammenhang mit einer früheren Arbeit ausserordentlich viel

Material untersucht. Mittels Kastrationsversuchen wollte ich damals feststellen, ob die Pflanze autonom sei oder ob sie das Pollenauxin benötige, um die Reduktionsteilung und die Embryosackentwicklung durchzuführen (Abb. 140, 141, Heslop-Harrison, 1957). Diese Versuche waren aber nicht eindeutig. Wurden in frühen Knospenstadien die Pollinien entfernt, so fanden sich dennoch in den Samenanlagen vier Makrosporen. Dies weist auf autonome Entwicklung hin. Es ist aber durchaus möglich, dass der Auxinreiz noch früher wirksam ist und dass ich das entscheidende Entwicklungsstadium nicht erfasste. Das Problem konnte also nicht eindeutig gelöst werden.

Während vier Vegetationsperioden wurde das Material am selben Standort gesammelt. Der Standort befindet sich an der Strasse Thayngen–Dörflingen in einem Laubmischwald (Abb. 1).

Das Karyogramm

Die nachstehenden Autoren haben *Neottia nidus-avis* cytologisch untersucht:

J. Modilewski (1918)	2n = 36
P. Eftimiu-Heim (1941)	2n = 36
H. N. Barber (1942)	n = 18

Über die Zusammensetzung des Karyogramms war nichts Genaues bekannt. Anhand der Mitoseplatten aus Samenanlagen lässt sich folgendes Karyogramm zusammenstellen (Abb. 125, 123, 124, 121):

1 Paar grosse, akrozentrische Chromosomen;
8 Paar kleine, akrozentrische Chromosomen;
6 Paar kleine, telozentrische Chromosomen, 1 Paar mit Satellit;
3 Paar kleine, metazentrische Chromosomen.

Bei diesem Satz fällt das grosse, akrozentrische Chromosomenpaar Nr. 1 und das telozentrische Paar Nr. 14 mit Satellit auf. Der Chromosomensatz lässt sich in keiner Weise mit demjenigen der Epipactisarten oder von *Listera ovata* vergleichen. Die grossen, telozentrischen Chromosomen entsprechen in der Länge dem längeren Schenkel des grössten Chromosomenpaars. Es ist sehr wohl möglich, dass ursprünglich mehr grosse, akrozentrische Chromosomen vorhanden waren und dass durch Brüche in der Centromerregion telozentrische Chromosomen entstanden sind. Weder B-Chromosomen, noch polyploide, haploide oder aneuploide Chromosomensätze habe ich in diesem reichhaltigen Material beobachtet. Im Gegensatz zu meinen Untersuchungen stehen die Ergebnisse von J. Modilewski (1936), an *Neottia nidus-avis*, S. 90: «Die Ergebnisse der Hybridisationsver-

suche lassen darauf schliessen, dass in einzelnen Fällen neben den normalen auch diploide Gameten entstehen, sonst wäre in vielen Fällen die Entwicklung von polyploiden und amphidiploiden Pflanzen schwer zu erklären. Während einer Musterung meiner alten Präparate von *Neottia nidus-avis* bemerkte ich, dass in einer Pollenmutterzelle anstatt einer heterotypen Kernplatte mit 18 Bivalenten eine somatische mit 36 entstanden war. Diese Chromosomen erinnerten in den Hauptzügen an die somatischen Chromosomen und wichen nur in jener Beziehung ab, dass sich ihre morphologischen Besonderheiten teilweise verwischten und damit den Gliedern der Bivalenten ähnelten. Die anormale Pollenkornmutterzelle wurde allseitig von ganz normalen Tetraden der Pollenkörner umgeben, deren Kerne sich in verschiedenen Stadien der Teilung befanden. Die Zelle war dem Aussehen nach vollkommen gesund und übertraf an Grösse jede beliebige der umgebenden Tetradenzellen... Eine solche anormale Kernteilung in der Pollenmutterzelle von *Neottia nidus-avis* wurde nur ein einzigesmal festgestellt, obwohl mehrere Tausende von Pollenmutterzellen und Tetraden durchmustert wurden...»

Die Beobachtung stimmt mit derjenigen von Hagerup (1947) überein, der bei *Epipactis latifolia* ebenfalls unreduzierte Gameten beobachtete (p. 16, Fig. 67–71).

Bei *Listera ovata* habe ich verschiedentlich Endoreduplikationen in somatischen Mitosen und auch in der ersten postmeiotischen Mitose im Embryosack beobachtet. Es ist sehr wohl möglich, dass *Neottia nidus-avis* ebenfalls zu Polyploidisierung neigt und dass ich in meinem Material nur zufälligerweise diese Stadien nicht erfasste.

B. Allgemeiner Teil

Vergleich der Karyogramme von *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis*

Die beiden Arten des Subtribus der *Neottiinae*, *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis*, haben, im Gegensatz zu den untersuchten Arten des Subtribus der *Limodorinae*, weniger als n = 20 Chromosomen. Da im Chromosomensatz von *Listera ovata* die Vierergruppe der grossen, akrozentrischen Chromosomen vorkommt, die für alle untersuchten Epipactisarten charakteristisch ist, fragt es sich, ob es sich ebenfalls um eine tetraploide Art handle und ob die Basiszahl ebenfalls 10 betrage. Durch den Verlust von Chromosomen könnte die ursprüngliche Chromosomenzahl von 2n = 40 auf 2n = 34 reduziert worden sein. Die «nombre fondamental» (Matthey, 1949), die Totalzahl der Chromosomenarme im Karyogramm von *Listera ovata*, beträgt im haploiden Chromosomensatz 32. Nimmt man an, dass die telozentrischen Chromosomen die abgeleitetsten Chromoso-

menformen darstellen und sich von meta- oder akrozentrischen Chromosomen herleiten, so besteht die Möglichkeit, dass im Ausgangskaryogramm von *Listera ovata* n = 16 Chromosomen vorhanden waren. Das Ausgangskaryogramm könnte so ausgesehen haben, wie es in Abbildung 126 dargestellt ist.

Robert E. Duncan (1959) schreibt in «The Orchids»: "The most common n-number in orchids is 20, 23 of 77 genera having this number. The remaining genera have genetic chromosome numbers which range from 10–41, the majority having between 16 and 24...."

In der graphischen Darstellung der Häufigkeit haploider Chromosomenzahlen der Orchideengattungen, die Robert E. Duncan (1959) auf S. 234 gibt, zeigt es sich, dass die Haploidzahl n = 16 am zweithäufigsten vorkommt. Die Basiszahl von *Listera ovata* könnte demnach gerade so gut 8 wie 10 betragen. Wie verhält es sich mit dem Karyogramm von *Neottia nidus-avis*, einer Art, die ebenfalls zum Subtribus der *Neottiinae* gezählt wird? Zuerst hat es den Anschein, als ob zwischen dem Karyogramm von *Listera ovata* und demjenigen von *Neottia nidus-avis* kein Zusammenhang bestünde; viel näher verwandt scheint *Listera ovata* mit den Epipactisarten. Im Karyogramm von *Neottia nidus-avis* fallen die 6 Paar telozentrischen Chromosomen stark auf. 3 Paar davon sind länger, 3 Paar kürzer. Bestimmt man im haploiden Chromosomensatz wiederum die «nombre fondamental», so erhält man total 30 Chromosomenarme. Das Ausgangskaryogramm von *Neottia nidus-avis* könnte demzufolge n = ± 15 meta- oder akrozentrische Chromosomen aufgewiesen haben. Setzt man je ein kleines telozentrisches Chromosom mit dem grossen telozentrischen Chromosom zusammen, so ergeben sich 3 akrozentrische Chromosomen, die dem grössten Chromosom des Satzes entsprechen. Daraus ergibt sich ein hypothetisches Ausgangskaryogramm von n = ± 15 Chromosomen (Abb. 125). Nimmt man an, es handle sich ebenfalls um eine tetraploide Art (die Vierergruppe ist vor allem bei den akrozentrischen Chromosomen deutlich), so könnte durch einen Chromosomenverlust in der Vierergruppe der metazentrischen Chromosomen die ursprüngliche Haploidzahl von n = 16 auf n = 15 reduziert worden sein. Aus diesen Überlegungen ergibt sich, dass die Basiszahl dieser Art ebenfalls 8 betragen könnte und dass es berechtigt ist, *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis* unter demselben Subtribus zusammenzufassen, die Epipactisarten dagegen unter den Subtribus der *Limodorinae*, da sie eine mutmassliche Basiszahl 10 besitzen.

Das Karyogramm von *Neottia nidus-avis* lässt sich aber auch noch anders interpretieren. Es besteht die Möglichkeit, dass die Art ursprünglich n = 20 Chromosomen besass und dass durch zentrische Fusion zweier telozentrischer Chromosomen das grosse, akrozentrische Chromosom ent-

standen ist. Die Basiszahl würde in diesem Fall nicht 8, sondern 10 betragen. Diese Möglichkeit der Interpretation scheint mir aber äusserst fragwürdig, da die telozentrischen Chromosomen abgeleitete Chromosomenformen darstellen und da im Laufe der Evolution und mit zunehmender Spezialisierung einer Pflanze die Tendenz zu fortschreitender Asymmetrie der Chromosomensätze zunimmt. Falls dies zutreffen sollte, hätte dieses Karyogramm sehr wenig Ähnlichkeit mit denjenigen der 6 andern untersuchten Arten. Die 4 Paar grossen, akrozentrischen Chromosomen, die für die *Neottieae* besonders charakteristisch sind, würden bei dieser Art fehlen, und die Zusammenfassung der beiden Arten, *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis* unter denselben Subtribus der *Neottiinae*, würde dann aufgrund cytotaxonomischer Überlegungen fragwürdig. Die Karyogramme aller 7 untersuchten Arten des Tribus der *Neottieae* zeigen mehr oder weniger deutliche Vierergruppen der verschiedenen morphologischen Chromosomentypen. Es ist wahrscheinlich, dass Polyploidisierung während der Evolution dieser Arten eine wichtige Rolle gespielt hat (Hagerup, 1947). Ein Chromosomenverlust oder -gewinn muss bei polyploiden Arten keine empfindlichen Balancestörungen zur Folge haben, und es ist nicht verwunderlich, dass gerade bei Orchideen aneuploide Chromosomensätze häufig vorkommen. Meine Beobachtungen stimmen also nicht mit denjenigen Midunos (1940) überein. Aufgrund seiner cytologischen Untersuchungen schliesst er, dass Polyploidie in dieser Familie, im Vergleich mit anderen höheren Pflanzenfamilien, selten ist. Eine deutliche Polyploidie sei nur in der Gattung *Orchis* zu bemerken, wo man eine klare Polyploidie mit der Grundzahl 10 finde (Hagerup, 1938b). Bei den andern Gattungen habe man fast keine Euploidie, sondern nur Aneuploidie gefunden. Man dürfe diese Erscheinung als ein Charakteristikum der *Orchidaceae* ansehen.

Es wäre erfreulich, wenn sich die cytologische Forschung vermehrt der vernachlässigten Familie der *Orchidaceae* zuwenden würde. An cytogenetisch und cytotaxonomisch interessanten Problemen fehlt es bei dieser Familie nicht. Unsicherheiten in der systematischen Einteilung jener Orchideenarten, die aufgrund der morphologischen Variabilität dem Züchter tropischer Orchideen immer wieder Schwierigkeiten bereiten und zu Verwirrungen führen, können durch eindeutige cytologische Untersuchungen behoben werden.

IV. Zusammenfassung

1. Bei einer kalkliebenden Orchideenart, *Epipactis atropurpurea*, die im Kanton Schaffhausen häufig vorkommt, wurden B-Chromosomen gefunden und deren Verhalten in Mitose und Meiose untersucht. Die Feulgenquetschpräparate wurden von Samenanlagen und Wurzelspitzen hergestellt.

2. An den 3 verschiedenen Standorten haben durchschnittlich 75,33 % der Pflanzen 1–8 B-Chromosomen. Neben dem häufig vorkommenden Standard-Iso-B-Chromosom von ca. 0,9 μ Länge hatten 4,38 % der Pflanzen ein ca. 0,5 μ langes B′-Chromosom. Es handelt sich dabei höchstwahrscheinlich um ein telozentrisches Fragment des Standard-B-Chromosoms.

3. Die Zahl der B-Chromosomen variiert in derselben Pflanze von Zelle zu Zelle. In der Wurzel streut die Zahl der B-Chromosomen um denselben Mittelwert wie in den Geweben der Samenanlagen.

4. Die beiden B-Chromosomen-Typen paaren in der Meiose nicht mit den A-Chromosomen. Selten bilden sich bei den B-Chromosomen Bivalente, meist erfolgt «interarmpairing» des Iso-B-Chromosoms. Die univalenten B-Chromosomen gehen ungeteilt durch die RT I, teilen sich während der Anaphase der RT II normal. Beide B-Chromosomen-Typen sind in der Metaphase der RT I negativ heteropyknotisch, in der Metaphase der ersten postmeiotischen Mitose positiv heteropyknotisch. Dieses Verhalten weist auf die heterochromatische Natur der B-Chromosomen hin.

5. Durch «preferential segregation» während der RT I gelangen mehr als 50 % der B-Chromosomen in die chalazale Dyadenzelle, die sich zum Embryosack weiter unten entwickelt (monospore Embryosackentwicklung). Die durchschnittliche Eliminationshäufigkeit während der Meiose beträgt ca. 5,5 %. Innerhalb einer Population kann der dadurch eintretende Chromosomenverlust durch den Verstärkermechanismus im weiblichen Gametophyten nicht kompensiert werden.

6. Es konnte kein Zusammenhang zwischen der Zahl der B-Chromosomen und der morphologischen Variabilität gefunden werden.

7. Zwischen den 3 Standorten besteht kein statistisch gesicherter Unterschied, was die mittlere Anzahl B-Chromosomen anbelangt.

8. Die mutmassliche Entstehung der B-Chromosomen aus einer Triploidie wurde erörtert. 3,4 % der untersuchten Pflanzen waren triploid.

9. Von *Epipactis latifolia* (Huds.) All. wurden an 3 verschiedenen Standorten die Chromosomenzahlen 2n = 38, 39 und 40 gefunden. Die Aneuploidie ist wahrscheinlich auf die Elimination eines kleinen, metazentrischen Chromosoms während der Meiose zurückzuführen. Es ist möglich, dass es sich bei den Pflanzen des Standortes C um die selbstbestäubende «Art» *Epipactis Muelleri* Godfery handelt.

10. Aufgrund der cytologischen Untersuchungen konnte bestätigt werden, dass es sich bei *Epipactis purpurata* SM. um eine Art handelt und nicht um eine Unterart von *Epipactis latifolia*. Die diploide Chromosomenzahl beträgt 2n = 40.

11. Die diploide Chromosomenzahl von *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. beträgt ebenfalls 2n = 40. Da nur ein Exemplar für cytologische Untersuchungen zur Verfügung stand, kann nicht gesagt werden, ob bei dieser Art B-Chromosomen vorkommen.

12. Der Chromosomensatz von *Epipactis palustris* (Müller) Crantz. weicht stark von demjenigen der 4 übrigen untersuchten Arten ab. Die diploide Chromosomenzahl beträgt ebenfalls 2n = 40.

13. Mit Hilfe des Karyogramms wurde versucht, die Evolution der Epipactisarten aufzuklären. Die Arten der Sektion *Eu-Epipactis* scheinen autopolyploid zu sein, diejenige Art der Sektion *Arthrochilium* allopolyploid.

14. Bei den überzähligen Chromosomen von *Listera ovata* R. Br., die an den 3 Standorten im Kanton Schaffhausen bei 42,85 % der Pflanzen vorkommen, handelt es sich um B-Chromosomen. Neben dem Standard-Iso-B-Chromosom von ca. 1,25 μ Länge kommt auch ein telozentrisches B′-Chromosom von ca. 0,7 μ Länge vor. Dabei handelt es sich wahrscheinlich um das telozentrische Fragment des Standard-B-Chromosoms.

15. Ein Verstärkermechanismus konnte im weiblichen Gametophyten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

16. Durch das Auffinden eines Ringquadrivalenten konnte eine Hypothese über die Entstehung der B-Chromosomen aufgestellt werden.

17. Mittels Feulgenquetschpräparaten wurde die Embryosackentwicklung abgeklärt. Es handelt sich um einen 6kernigen Embryosack, die Entwicklung erfolgt nach dem «Phaiustyp».

18. Von *Neottia nidus-avis* wurde zum erstenmal das Karyogramm aufgestellt. Die Diploidzahl 2n = 36 konnte bestätigt werden. Es wur-

den weder polyploide noch aneuploide Chromosomensätze noch B-Chromosomen gefunden.

19. Der Vergleich der Karyogramme von *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis* zeigt, dass es berechtigt ist, die beiden Arten, trotz aller Verschiedenheit der Karyogramme, unter demselben Subtribus der *Neottiinae* zusammenzufassen.

Diese Arbeit ist Teil eines Forschungsprojektes, das von Herrn Prof. Dr. A. Rutishauser mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds durchgeführt wird.

Literaturverzeichnis

Afzelius K. 1916. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svensk Bot. Tidskr. **10**, 183–227.

— 1943. Cytologische Beobachtungen an einigen Orchidaceen. Svensk Bot. Tidskr. **37**, 266–276.

— 1954. Embryosac development in *Epipogium aphyllum*. Svensk Bot. Tidskr. **48**, 513–520.

Barber H.N. 1942. The pollen grain division in the Orchidaceae. J. Gen. **43**, 97–103.

Bosemark N.O. 1956. On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. Hereditas **42**, 189–210.

— 1957. Further studies on accessory chromosomes in grasses. Hereditas **43**, 236–297.

— 1957. On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. Hereditas **43**, 211–235.

Brown W.H. und L.Sharp. 1911. The embryosac of *Epipactis*. Bot. Gaz. **52**, 439–452.

Brumfield R.T. 1941. Asymmetrical spindles in the first microspore division of certain Angiosperms. Am. J. Bot. **28**, 713.

Cleland R.E. 1951. Extra, diminutive chromosomes in *Oenothera*. Evolution **5**, 165–176.

Darlington C.D. 1939. Misdivision and the genetics of the centromere. J. Gen. **XXXVII**, 341–364.

— 1956. Chromosome Botany.

— und M.B.Upcott. 1941. The activity of inert chromosomes in Mays. J. Gen. **XLI**, 275–295.

Duncan R.E. 1945. Production of variable aneuploid numbers of chromosomes within the root tips of *Paphiopedilum wardii*. Am. J. Bot. **32**, 506–509.

Eftimiu-Heim P. 1941. Recherches sur les noyaux des orchidées. Botaniste **31**, 65–111.

Ehrendorfer F. 1960. Accessorische Chromosomen bei *Achillea:* Auswirkungen auf das Fortpflanzungssystem, Zahlenbalance und Bedeutung für die Micro-Evolution. Zschr. Vererbungsl. **91**, 400–422.

— 1961. Accessorische Chromosomen bei *Achillea:* Struktur, zytologisches Verhalten, zahlenmässige Instabilität und Entstehung. Chromosoma **11**, 523–552.

Engler A. 1964. Syllabus der Pflanzenfamilien II.

Fernandes A. 1949. Le problème de l'hétérochromatinisation chez *Narcissus bulbocodium* L. Bol. Soc. Brot. **23** (IIe série), 5–88.

Fröst S. 1956. The cytological behaviour of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. Hereditas **42**, 415–431.

— 1957. The inheritance of the accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. Hereditas **43**, 403–422.

— 1958. Studies of genetical effect of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. Hereditas **44**, 112–122.

— 1958. The geographical distribution of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. Hereditas **44**, 75–111.

— 1959. The cytological behaviour and mode of transmission of accessory chromosomes in *Plantago serraria*. Hereditas **44**, 191–210.

— 1959. Two more species having accessory chromosomes, *Crepis pannonica*, *Crepis conycaefolius*. Hereditas **45**, 211–214.

— 1960. A new mech anism for numerical increase of accessory chromosomes in *Crepis pannonica*. Hereditas **46**, 497–503.

Godfery M.J. 1920. *Epipactis viridiflora* Reich. J. Bot. **LVIII**.

Guignard L. 1882. Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des orchidées. Ann. Sc. Nat. Bot. (Ser. VI) **14**, 26–45.

— 1884. Structure et division du noyau cellulaire. Ann. Sc. Nat. Bot. (Ser. VI) **17**, 5–59.

Haga Totomu. 1961. Intraindividual variation in number and linear patterning of the chromosomes. Proc. Japan Acad. **37**, **10**, 627–632.

Hagerup O. 1938a. A peculiar asymmetrical mitosis in the microspore of *Orchis*. Hereditas **24**, 94–96.

— 1938b. Studies on the significance of polyploidy. II. *Orchis*. Hereditas **24**, 258–264.

— 1945. Facultative parthenogenesis and haploidy in *Epipactis latifolia*. K. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Medd. **19**, 1–13.

— 1947. The spontaneous formation of haploid, polyploid, and aneuploid embryos in some orchids. K. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Medd. **20**, 1–22.

Håkansson A. 1941. Zur Zytologie von *Godetia*arten und Bastarden. Hereditas **XXVII**, 319–336.

— 1944. Studies on peculiar chromosome configuration in *Godetia whitneyi*. Hereditas **30**, 597–612.

— 1945. Überzählige Chromosomen in einer Rasse von *Godetia nutans*. Bot. Not., Heft **1**, 1–19.

— 1948. Embryology of *Poa alpina* plants with accessory chromosomes. Hereditas **34**, 231–247.

— 1948. Behaviour of accessory rye chromosomes in the embryo-sac. Hereditas **34**, 35–59.

— 1950. Spontaneous chromosome variation in the roots of species hybrid. Hereditas **36**, 39–59.

Hegi G. 1939. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. II.

Heslop-Harrison J. 1957. The physiology of reproduction in *Dactylorchis*. Bot. Not., Heft **110**, 28–48.

Heusser K. 1938. Chromosomenverhältnisse bei schweizerischen basitonen Orchideen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **48**, 562–605.

Hoffmann K. 1929. Zytologische Studien der Orchideen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **47**, 321–326.

Kayano Hiroshi. 1955. Abnormalities in pollen grain formation in *Trillium kamtschaticum*. La Kromosomo **22–24**, 826–829.

— 1956. Cytogenetic studies in *Lilium callosum*. II. Preferential segregation of a supernumerary chromosome. Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ., Ser. E, Vol. **2**, Nr. **2**, 53–60.

— 1956. Cytogenetic studies in *Lilium callosum*. I. Three types of supernumerary chromosomes. Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ., Ser. E, Vol. **2**, Nr. **2**, 45–52.

— 1957. Cytogenetic studies in *Lilium callosum*. III. Preferential segregation of a supernumerary chromosome in the EMZ. Proc. Japan Acad., Vol. **33**, Nr. 9.

— 1960. Local variation in the frequencies of B-chromosomes in a grasshopper, *Arida lata*. Japan J. Gen. **1960**, 95–99.

Kummer G. 1939. Die Flora des Kantons Schaffhausen. Mitt. Nat. Ges. Schaffhausen, Band **XV**.

Lewis H. 1950. The origin of supernumerary chromosomes in natural populations of *Clarkia elegans*. Evolution **5**, 142–157.

Lima de Faria. 1952. Chromomere analysis of the chromosome complement of rye = *Secale cereale*. Chromosoma **5**, 1–68.

Longley A.E. 1956. The origin of diminutive B-type chromosomes in Maize. Am. J. Bot. **43**, 18–22.

Löve A. und D.Löve. 1942. Chromosome numbers of Scandinavian plant species. Bot. Not., Heft **1**, 19–59.

— — 1944. Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of Scandinavian plants. Arkiv f. Bot. **31 A**, 1–22.

Martens P. 1924. Le cycle de chromosomes somatique dans le *Listera ovata*. C. R. Acad. Sc. Paris **179**, 1280–1282.

Matthey R. 1949. Les chromosomes des vertébrés. Lausanne.

McClintock B. 1945. *Neurospora* I. Preliminary observation of the chromosomes of *N. crassa*. Am. J. Bot. **32**, 671.

McMahon B. 1936. Meiosis in the pollen mother-cell of *Listera ovata*. Cellule **45**, 209–262.

Melander Y. 1950. Accessory chromosomes in animals, especially in *Polycelis tenuis*. Hereditas **36**, 19–38.

Miduno T. 1938. Chromosomenstudien an Orchidaceen. I. Karyotyp und Mixoploidie bei *Cephalanthera* und *Epipactis*. Cytologia **8**, 505–514.

— 1940. Chromosomenstudien an Orchidaceen. IV. Chromosomenzahlen einiger Arten und Bastarde bei Orchideen. Cytologia **11**, 1941, 178–185.

Modilewsky J. 1918. Cytological and embryological studies on *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. Verh. Kiewer Ges. Naturf. **26**, 1–55. (Diese Zeitschrift war nicht im Original erhältlich.)

— 1936. Cytological and embryological studies on *Neottia nidus-avis*. J. Inst. Bot. Acad. Sc. RSS d'Ukraine **9** (17), 87–90.

Müller H. 1868. Beobachtungen an westfälischen Orchideeen. Verh. Naturhist. Ver. Rheinld. und Westfalen **25**, 1–62.

Müller H.A.C. 1912. Kernstudien an Pflanzen. Arch. Zellf. **8**, 1–52.

Müntzing A. 1944. Cytological studies of fragment chromosomes in rye. I. Isofragments produced by misdivision. Hereditas **30**, 231–248.

— 1948a. Cytological studies of extra fragment chromosomes in rye. A new fragment type arisen by deletion. Hereditas **34**, 434–442.

— 1948b. Cytological studies of extra fragment chromosomes in rye. The position of various fragment types in somatic plates. Hereditas **34**, 161–179.

— 1948c. Accessory chromosomes in *Poa alpina*. Heredity **2**, 49–61.

— 1951. The meiotic pairing of isochromosomes in rye. Portug. Acta Biol., Ser. **A**, 831–860.

— 1954. Cyto-genetics of accessory chromosomes (B-chromosomes). Cariologia **VI**, 282–301.

— und Lima de Faria. 1952. Pachytene analysis of a deficient accessory chromosome in rye. Hereditas **38**, 1–10.

Nannfeldt J.A. 1946. Tre för Norden nya *Epipactis*-arter. Bot. Not., Heft **1**.

Nygren A. 1962. On *Poa badensis*, *Poa concinna*, *Poa pumila*, *Poa xerophila* and the possible origin of *Poa alpina*. Ann. Acad. R. Soc. Upsal. **6**, 1–29.

Oestergren G. 1945. Parasitic nature of extra fragment chromosomes. Bot. Not. **1945**, 157–163.

— 1947. Heterochromatic B-chromosomes in *Anthoxantum*. Hereditas **33**, 261–296.

Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1960. Study of fertilization in the living material of some angiosperms. Phytomorphol. **10**, Nr. **2**, 185–198.

Randolph L.F. 1928. Genetic characteristics of the B-chromosome in Maize. Genetics **26**, 608–631.

Reese G. 1954. Euploidie, Aneuploidie und B-Chromosomen bei *Caltha palustris*. Planta **44**, 203–268.

Reichling L. 1955. Les *Epipactis* de la flore luxembourgeoise. Grand-Duché de Luxemb., Musée hist. nat. **27**, 123–145.

Rhoades M.M. 1936. A cytogenetic study of chromosome fragment in Maize. Genetics **21**, 491–502.

Richardson M.M. 1933. Chromosome variation in *Listera ovata* R. Br. Univ. Calif. Publ. Bot. **17**, 51–60.

Roman H. 1947a. Mitotic non-disjunction in the case of interchanges involving the B-type chromosome in Maize. Genetics **32**, 391–409.

— 1947b. Directed fertilization in maize. Proc. Nat. Acad. Sc. **34**, 46–52.

Rosenberg O. 1905. Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Bot. Not. **1a**, 1–25.

Rozmus M. 1963. Cytogenetical studies in biotypes of *Anthoxanthum alpinum* with accessory chromosomes. Acta Biol. Cracov., Bot., Vol. VI, **1963**, 116–141.

Rutishauser A. 1956a. Genetics of fragment chromosomes in *Trillium grandiflorum*. Heredity **10**, 195–204.

— 1956b. Chromosome distribution and spontaneous chromosome breakage in *Trillium grandiflorum*. Heredity **10**, 367–407.

— 1960a. Fragmentchromosomen bei *Crepis capillaris*. Beitr. Zschr. Schweiz. Forstw. **30**, 93–106.

— 1960b. Telocentric fragment chromosomes in *Trillium grandiflorum*. Heredity **15**, 241–246.

— 1960. Zur Genetik überzähliger Chromosomen. Arch. Julius-Klaus-Stiftung, Band XXXV, Heft 3/4, 440–458.

Sharp L.W. 1912. The Orchid embryo sac. Bot. Gaz. **54**, 372–385.

Staner P. 1929. Préréduction ou postréduction dans *Listera ovata* R. Br. Cellule **39**, 219–235.

Stebbins G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press. 643 S.

Stephenson A. und T.A.Stephenson. 1920. The genus *Epipactis* in Britain. J. Bot. Vol. **18**, 209.

Swamy B.G.L. 1949a. Embryological studies in the orchidaceae. I. Gametophytes. Am. Midland Nat. **41**, 184–201.

— 1949b. Embryological studies in the orchidaceae. II. Embryogeny. Am. Midland Nat. **41**, 202–232.

Swanson C.P. 1944. Secondary association of fragment chromosomes in the generative nucleus of *Tradescantia* and its bearing on their origin. Bot. Gaz. **105**, 108–112.

Tuschnjakowa M. 1929. Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Listera ovata* (Orchidaceae). Planta **7**, 29–44.

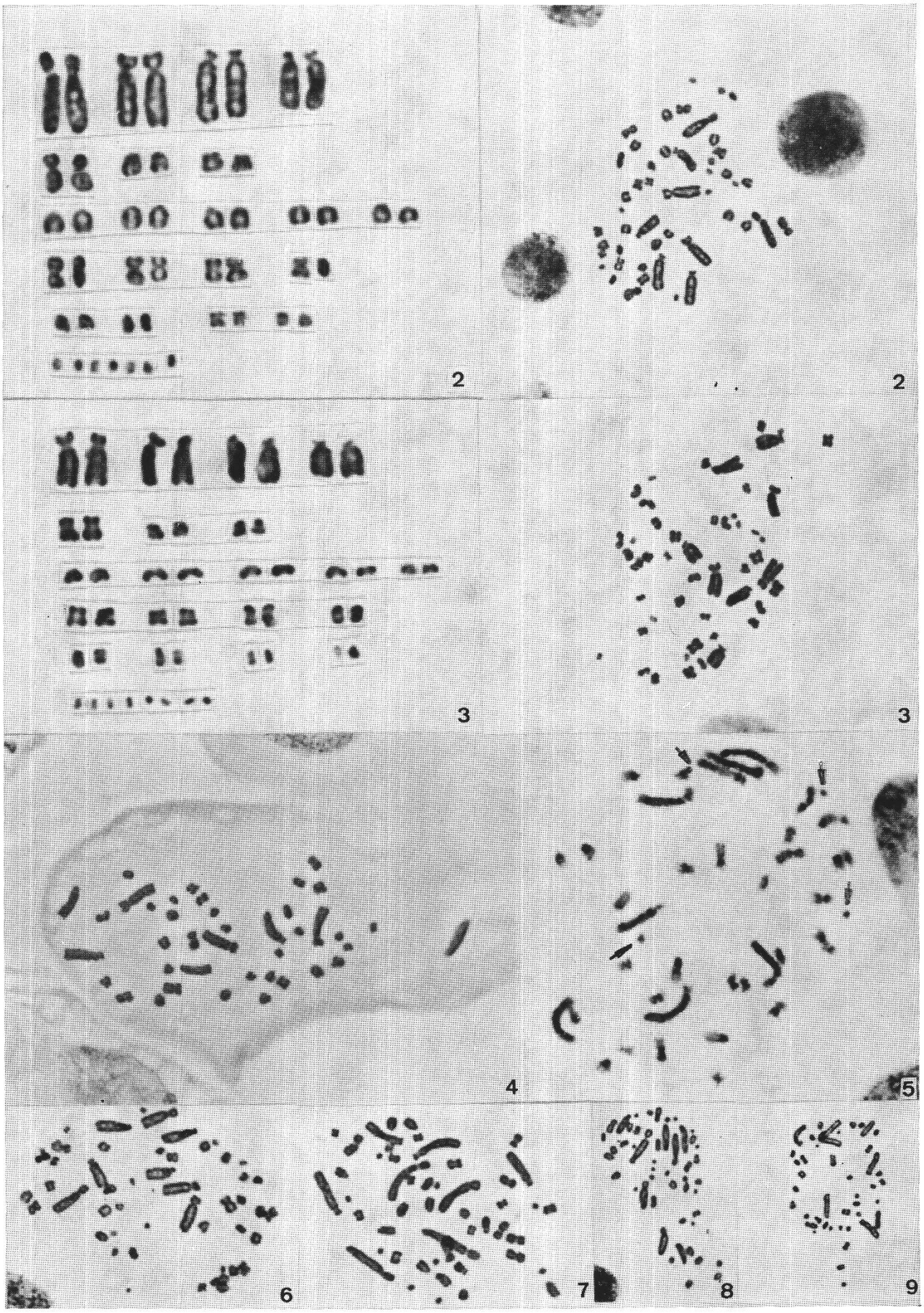
Vermoessen C. 1911. Contribution à l'étude de l'ovule, du sac embryonnaire et la fécondation dans les angiospermes *(Neottia ovata, Orchis latifolia, O. maculata, Epipactis palustris, E. latifolia)*. Cellule **27**, 115–162.

Weijer J. 1952. The colour-differences in *Epipactis helleborine* (Cr. Wats.) Coult. and the selection of the genetical varieties by environment. Genetica **26**, 1–32.

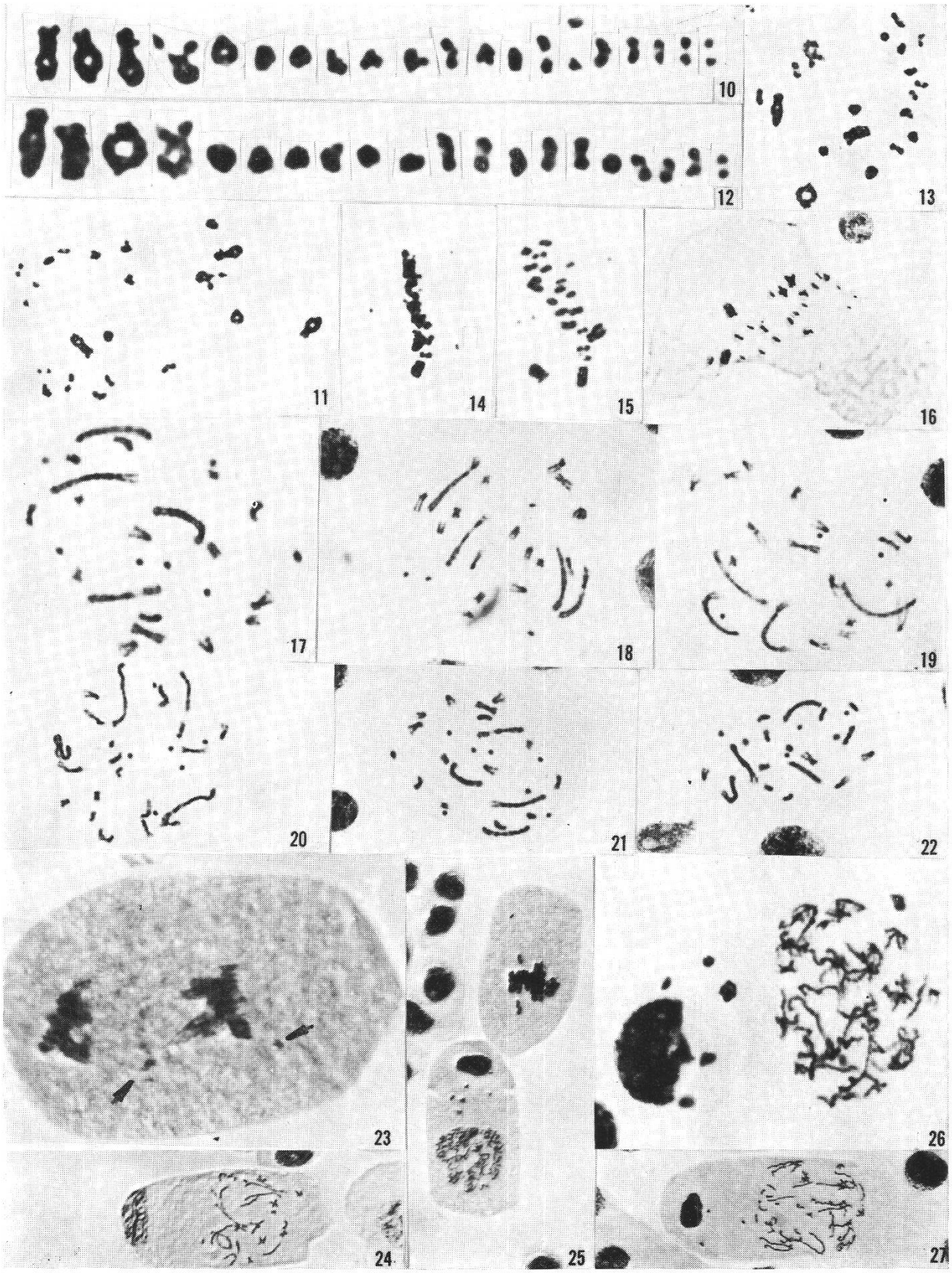
Withner C.L. 1959. The Orchids. A Scientific Survey.

Young D.P. 1953. Autogamous *Epipactis* in Scandinavia. Bot. Not., Heft **3**, 233–270.

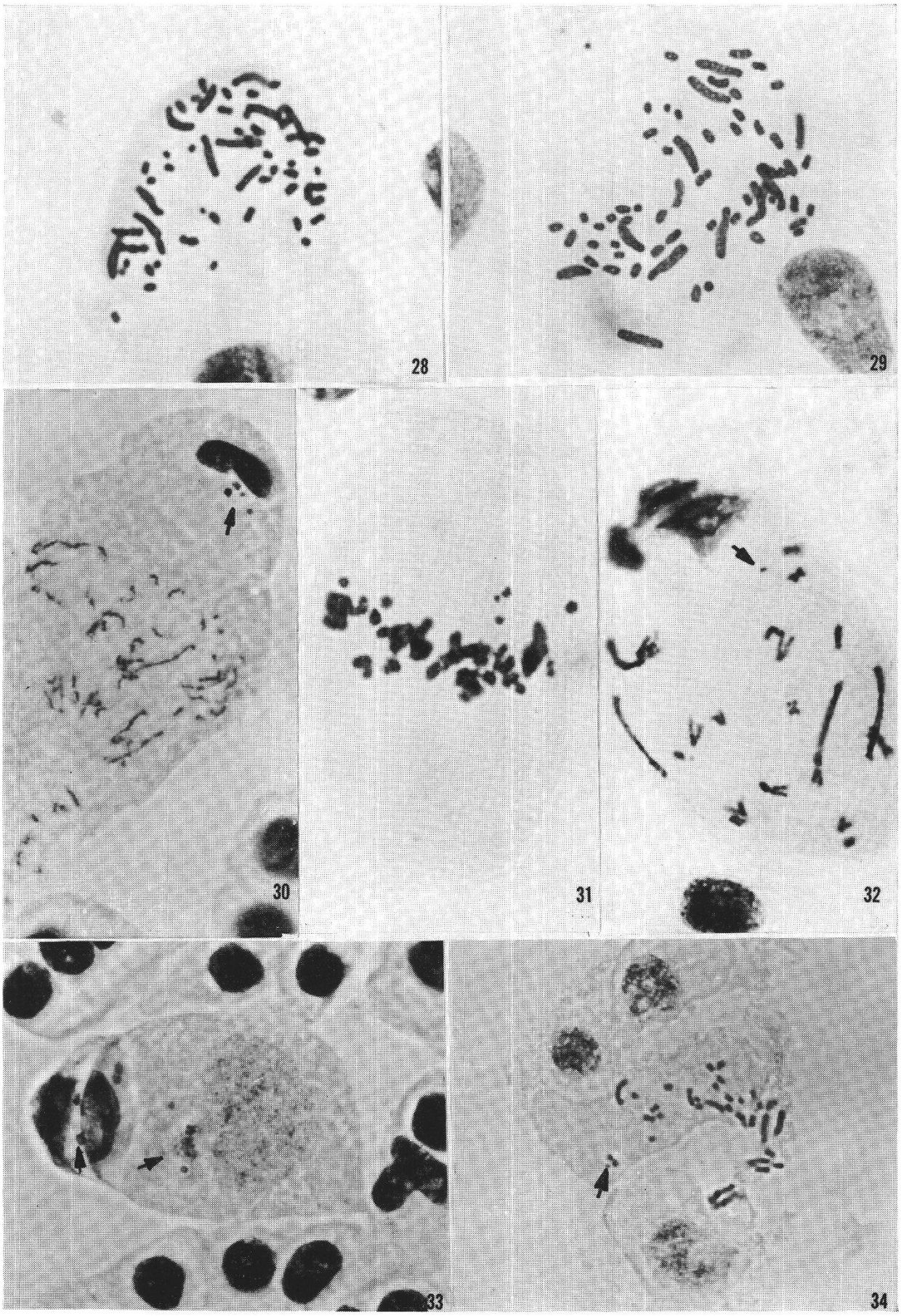
Tafel 1



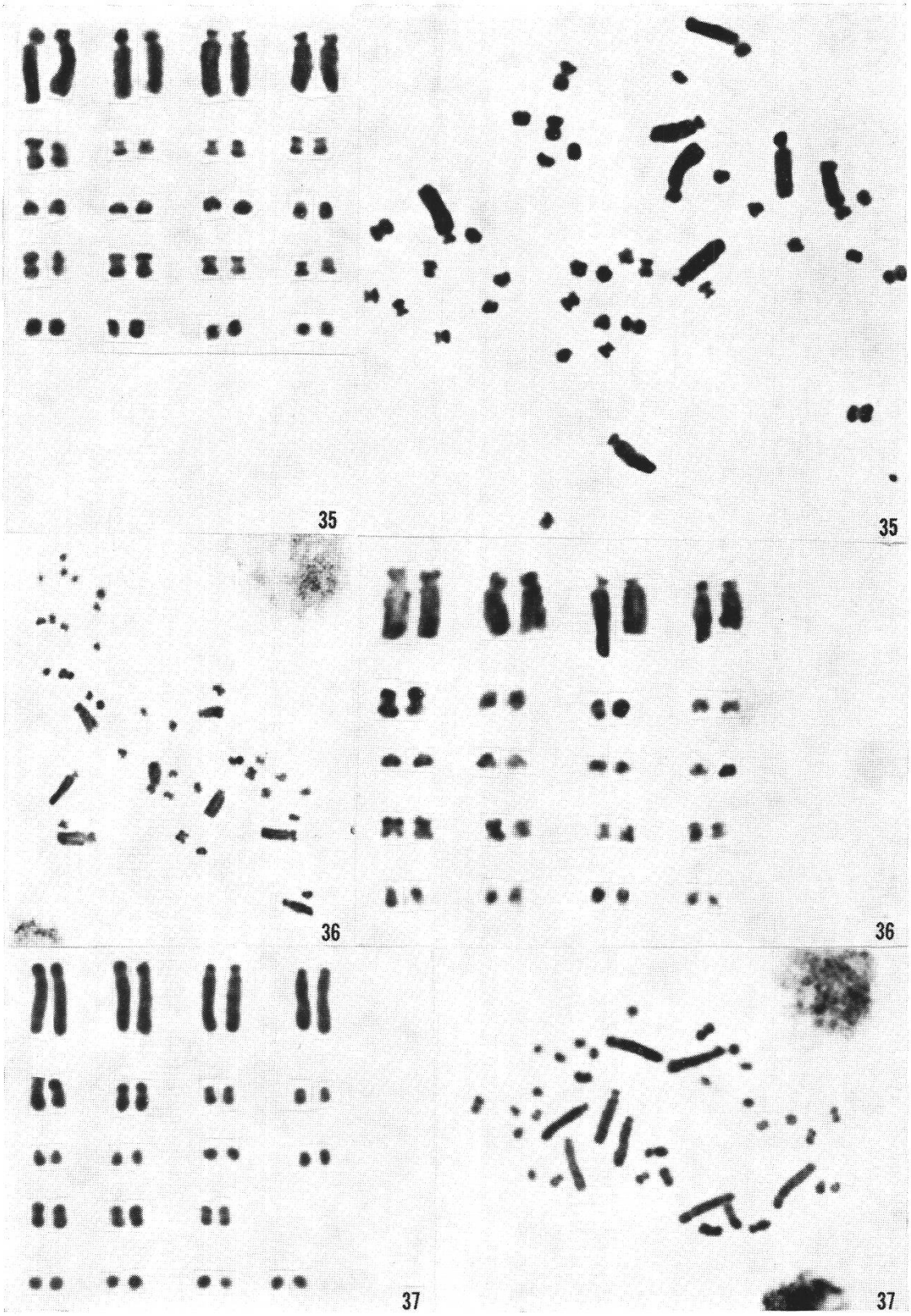
Tafel 2



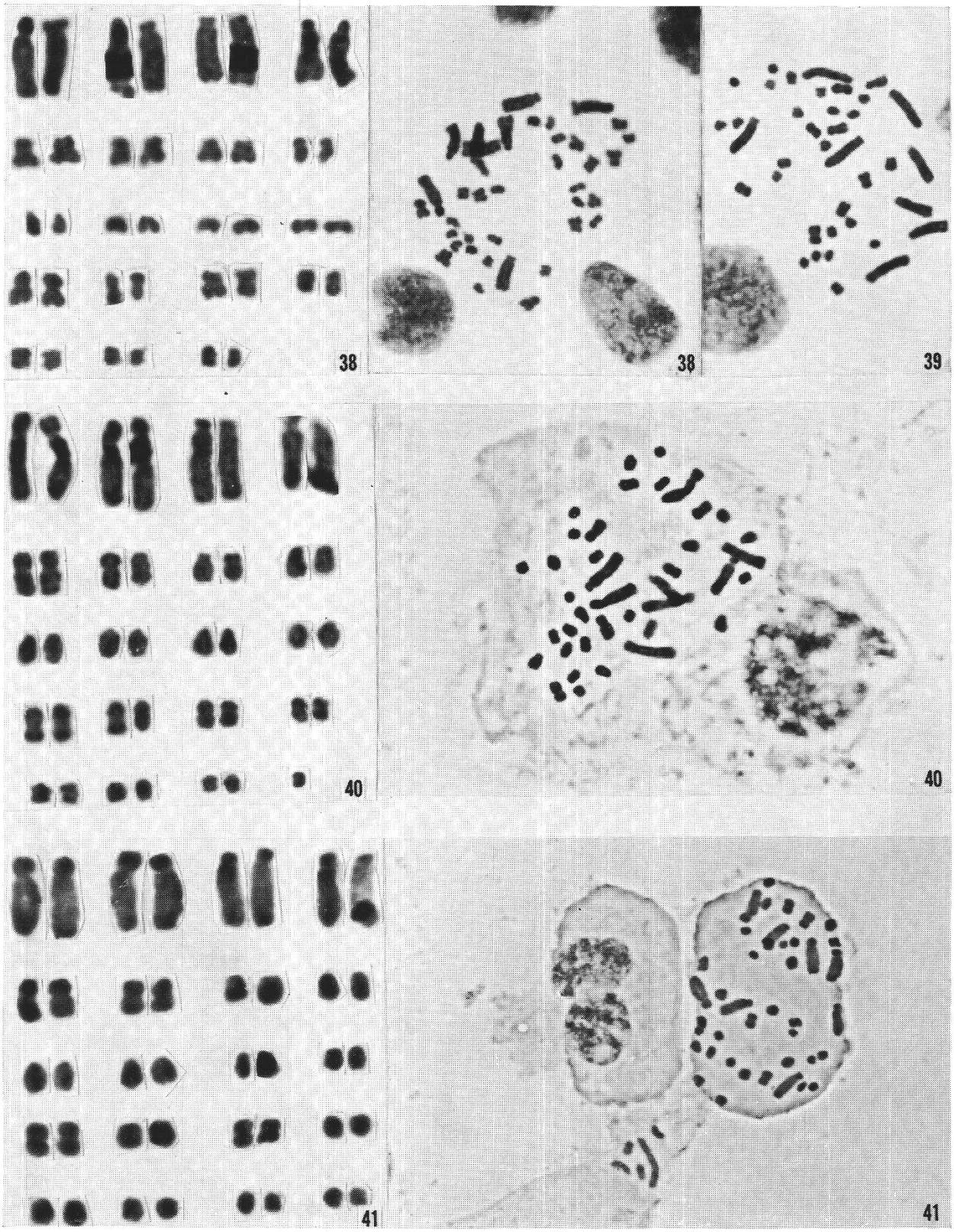
Tafel 3



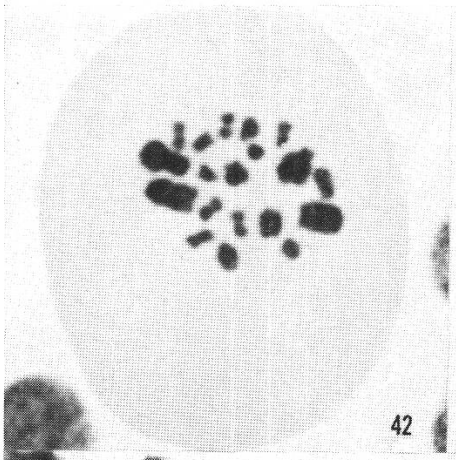
Tafel 4



Tafel 5

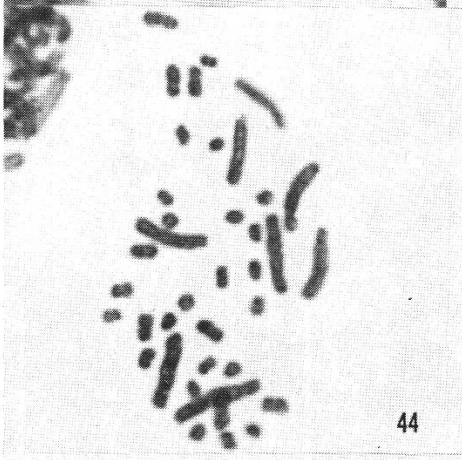


Tafel 6

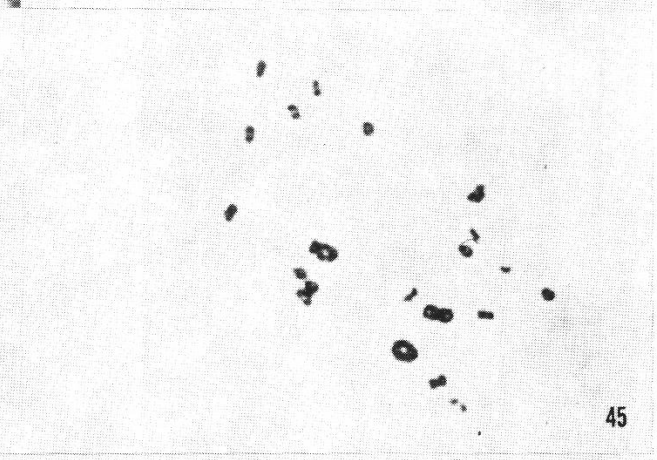


42

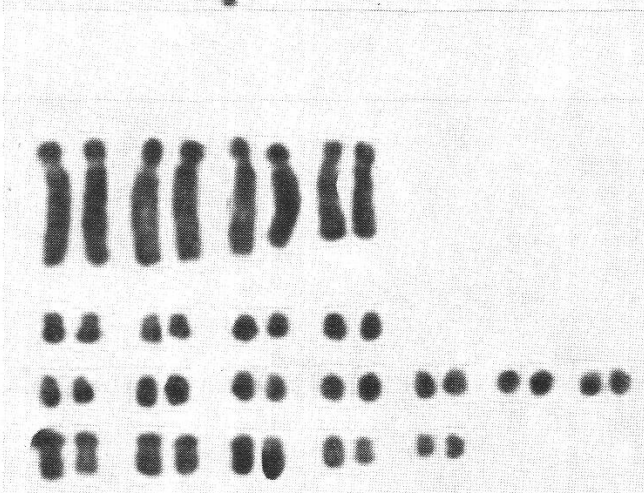
43



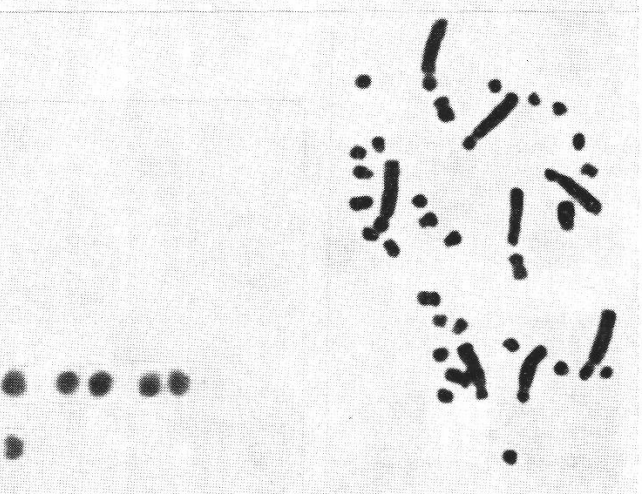
44



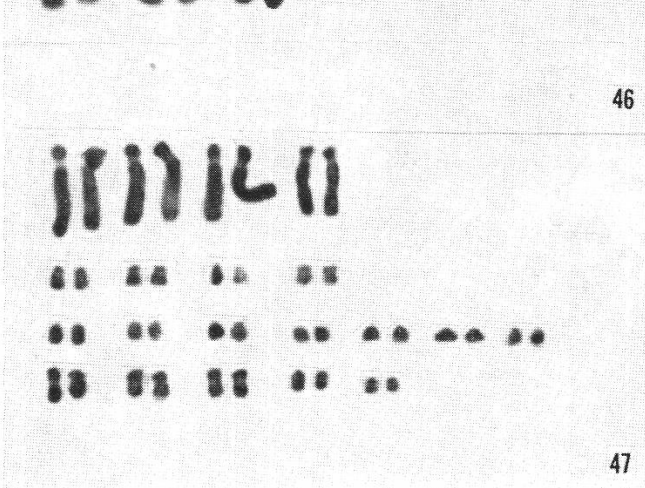
45



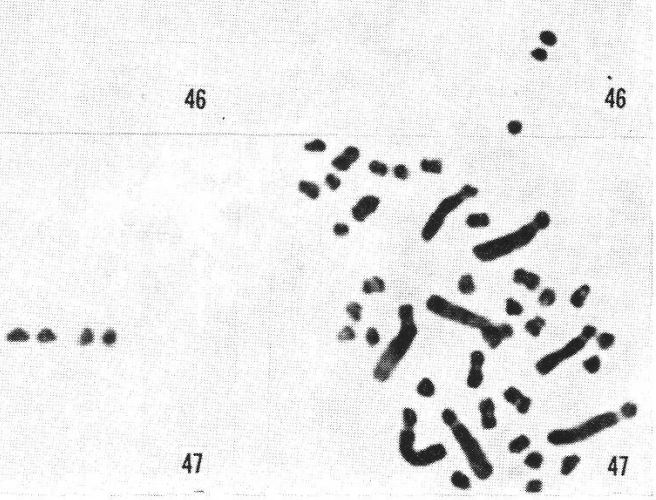
46



46

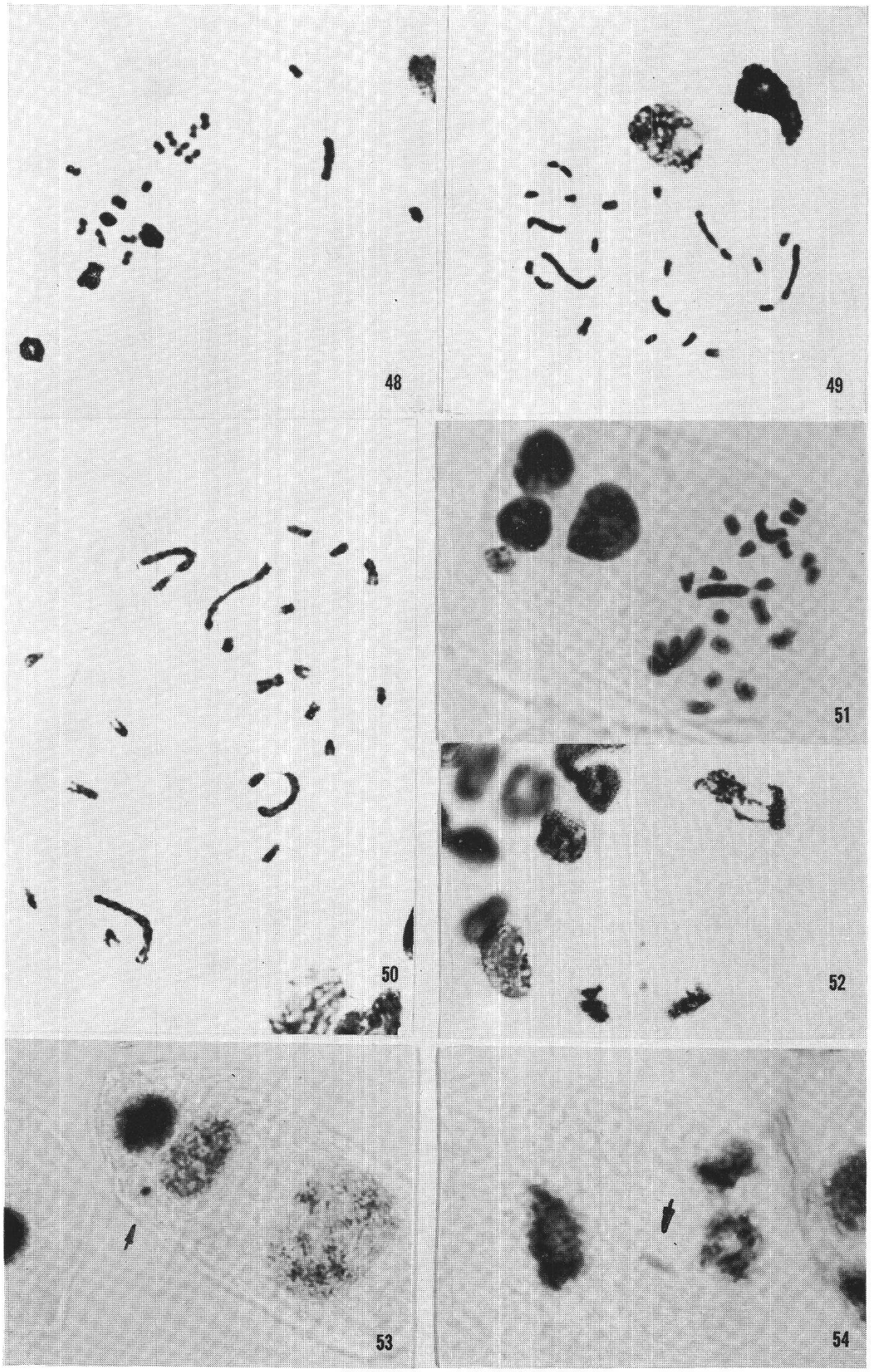


47

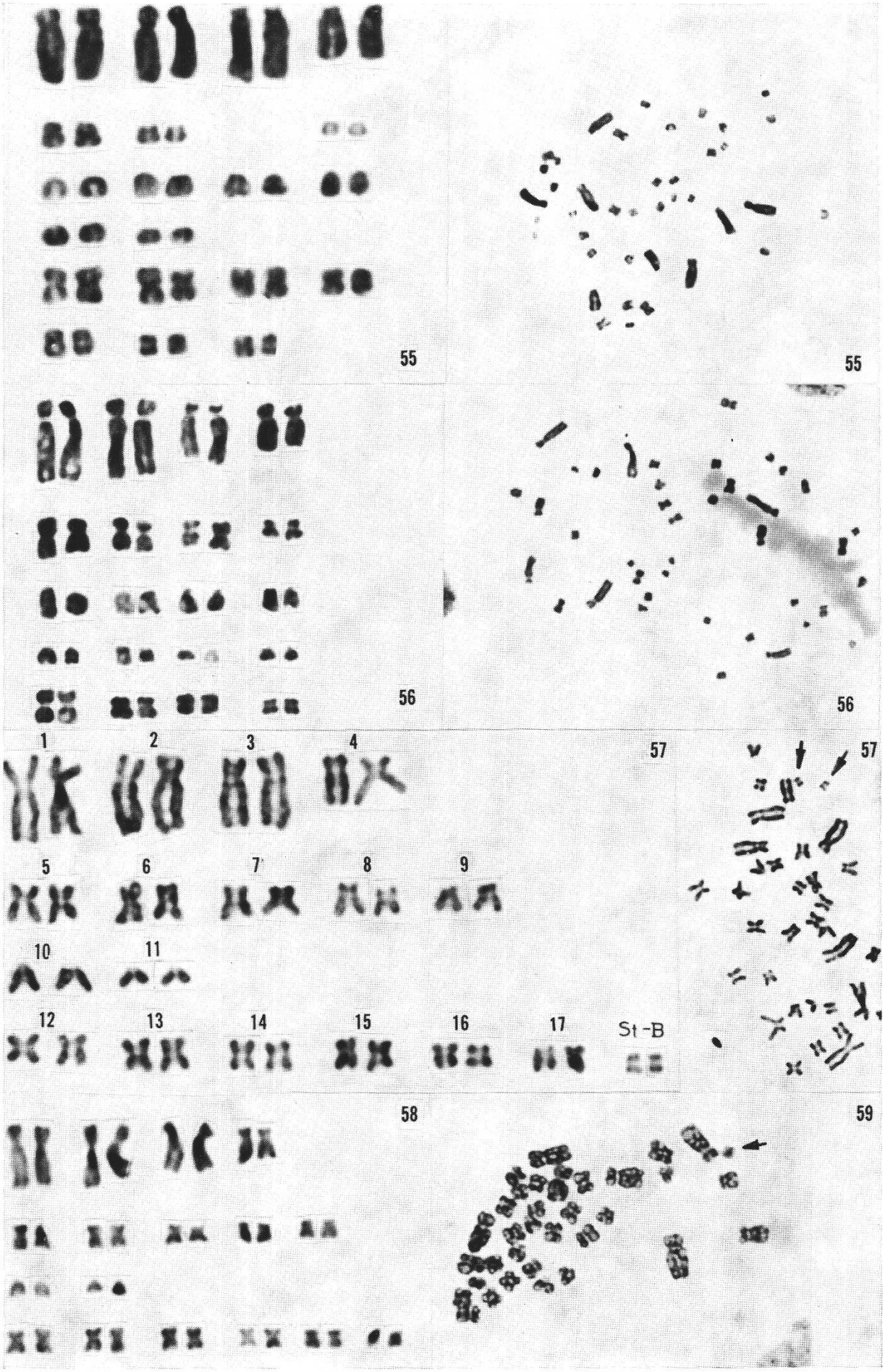


47

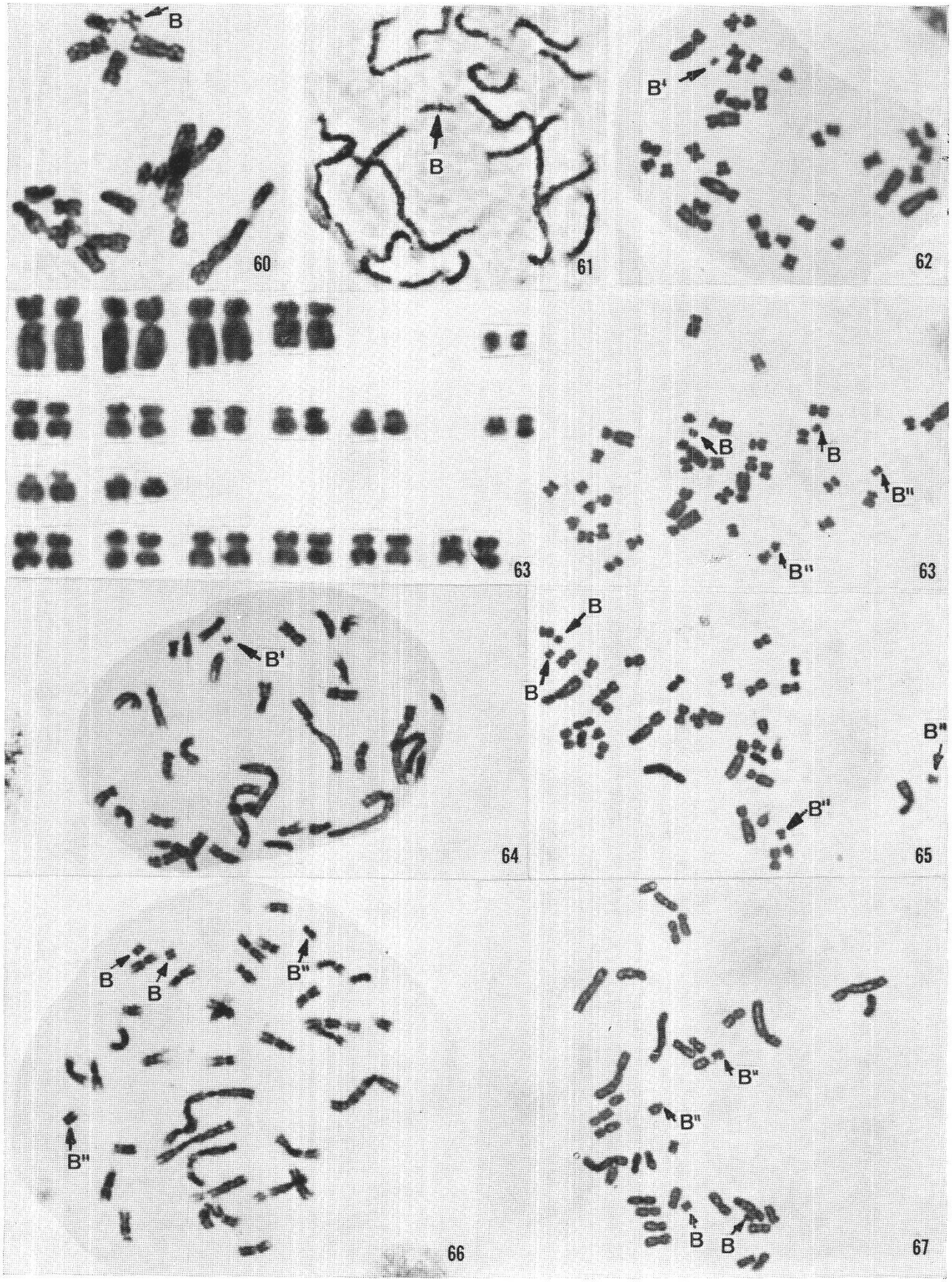
Tafel 7



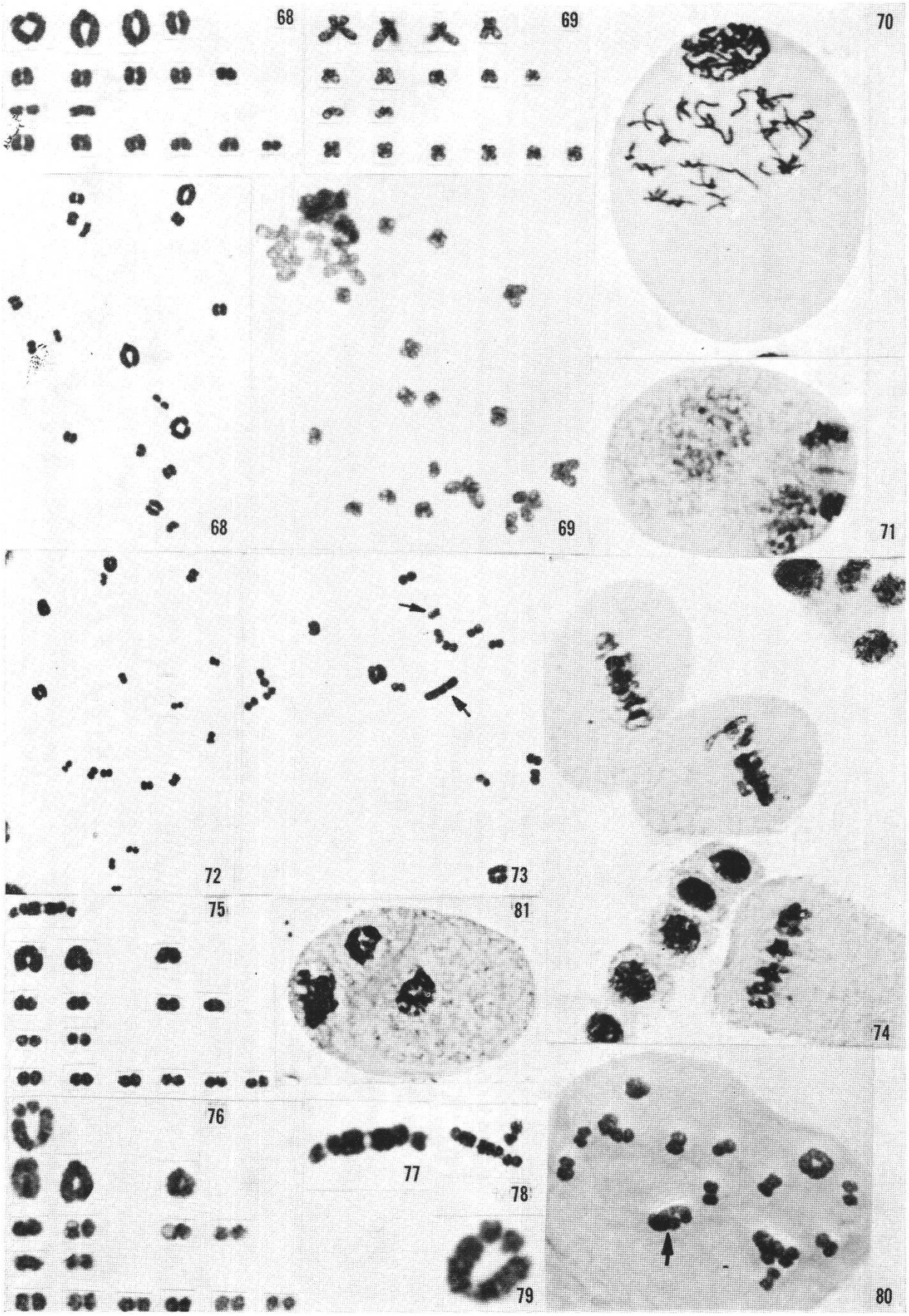
Tafel 8



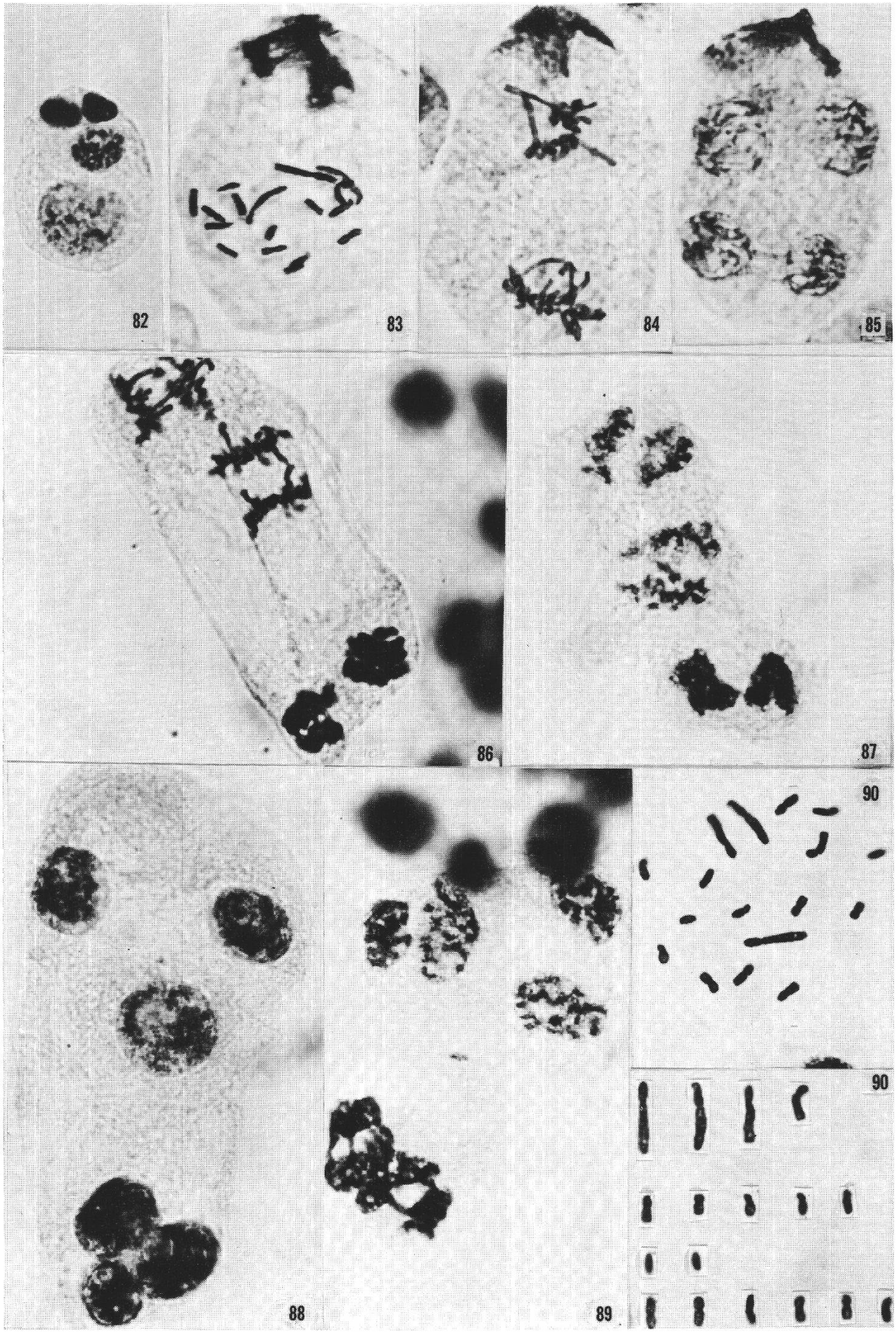
Tafel 9



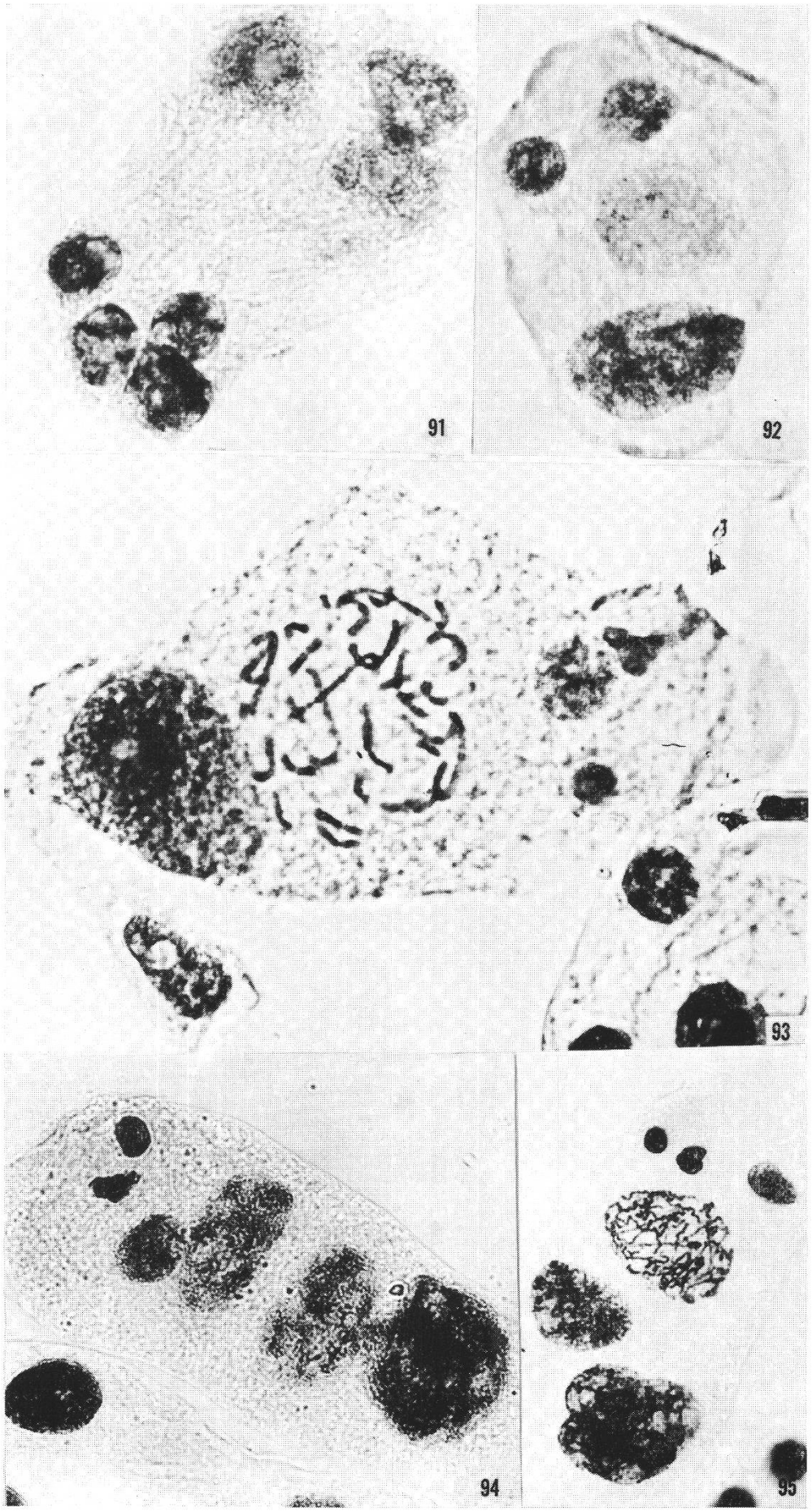
Tafel 10



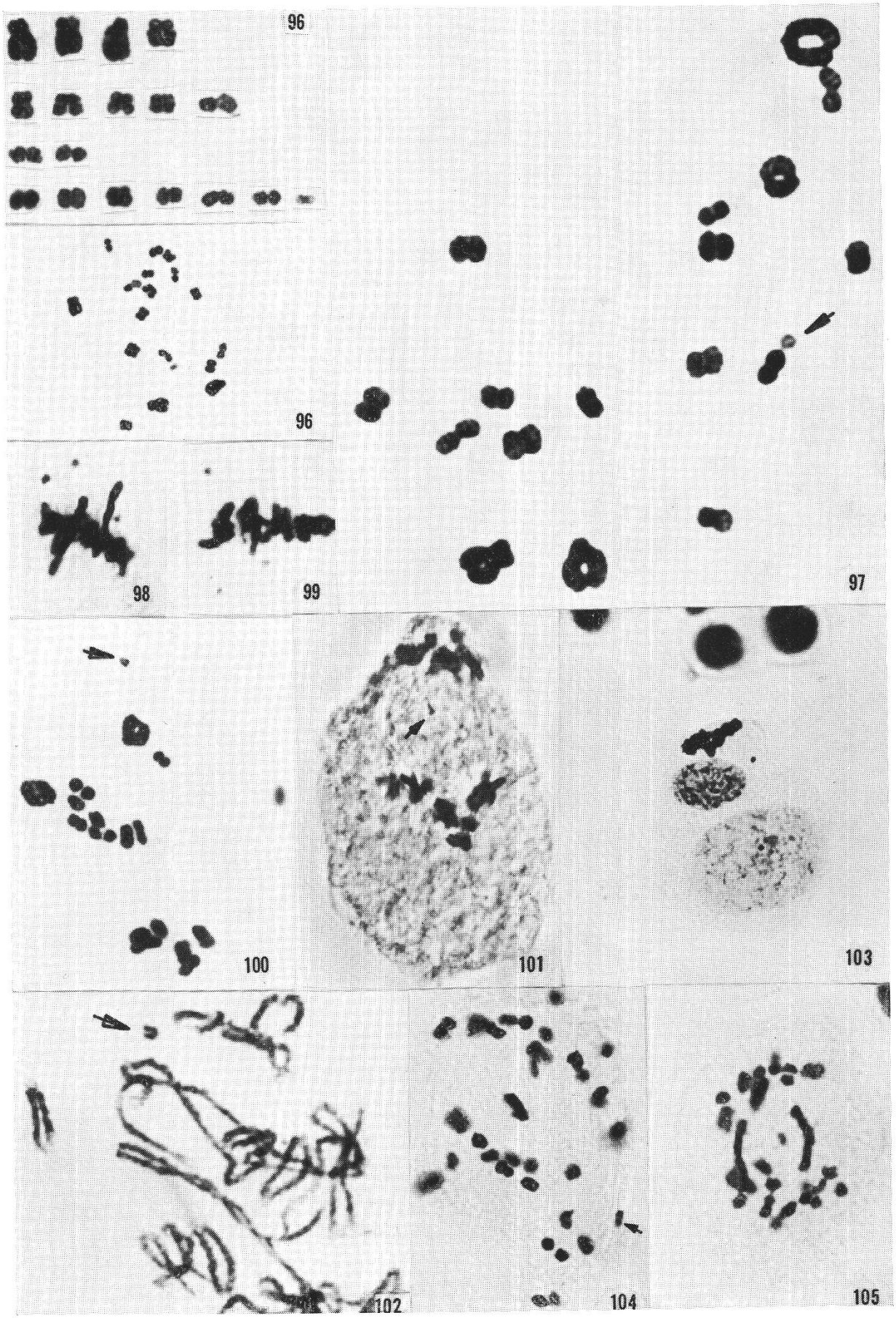
Tafel 11



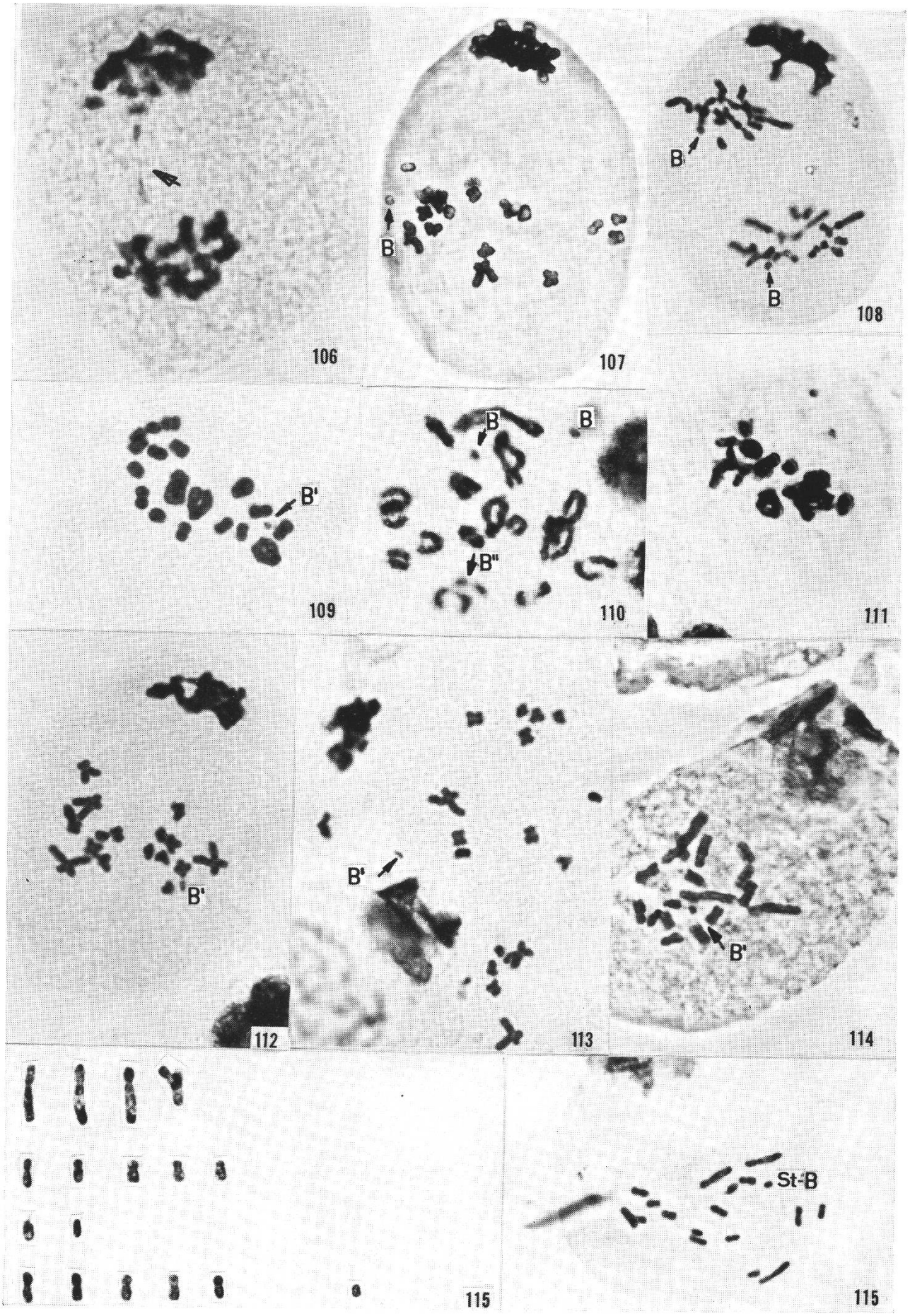
Tafel 12



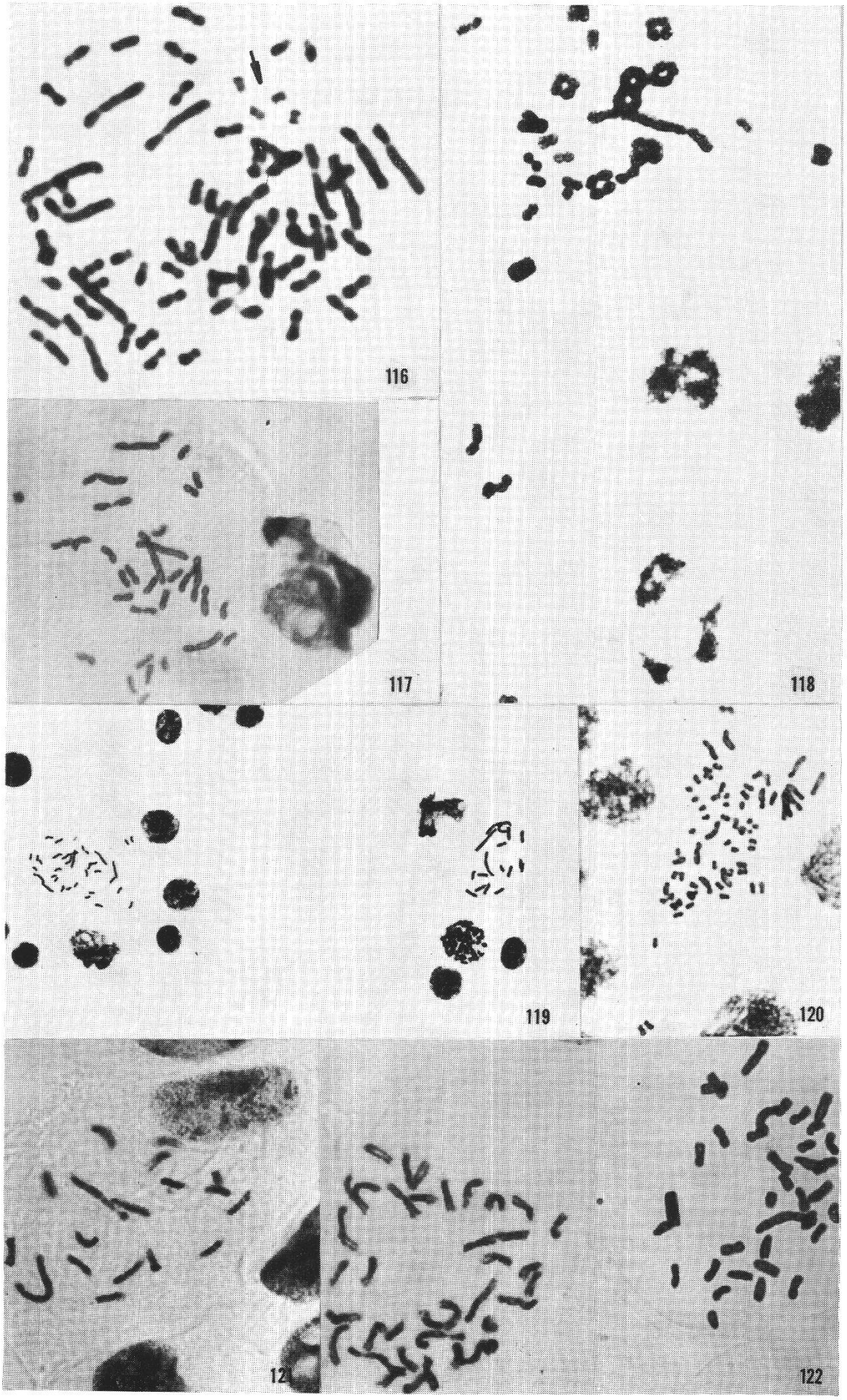
Tafel 13



Tafel 14

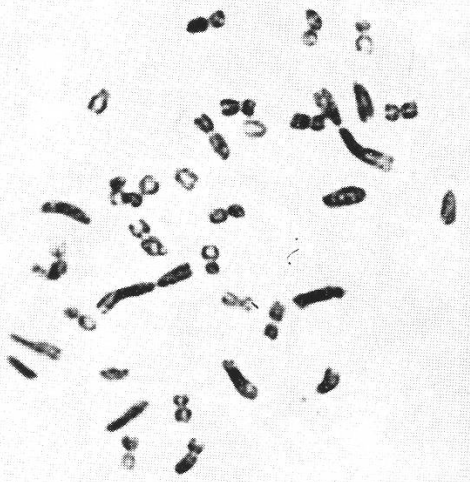


Tafel 15



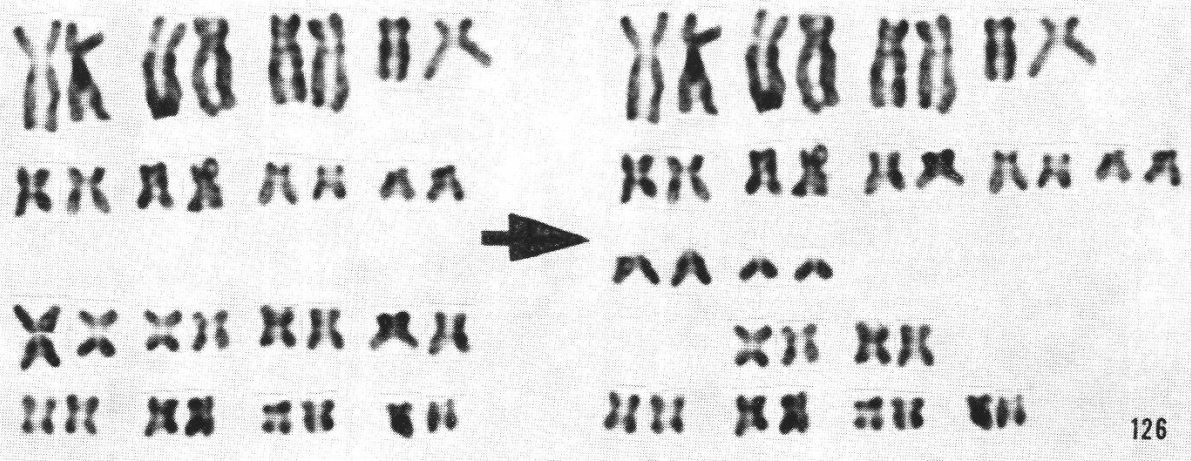
Tafel 16

123



124

125



126

Tafel 1, Abbildungen 2 bis 9

Mitoseplatten von *Epipactis atropurpurea*

2 Karyogramm aus einer Zelle des Integumentgewebes mit 2n = 40 + 7B und entsprechende Mitoseplatte
3 Karyogramm aus einer Zelle des Integumentgewebes und 2n = 40 + 8B und entsprechende Mitoseplatte
4 Zelle des Integumentgewebes mit 2n = 40 Chromosomen
5 Zelle aus dem Wurzelspitzenmeristem mit 2n = 40 + 4B-Chromosomen
6 Diploide Zelle aus Samenanlage mit 2n = 40 + 11B
7 Diploide Zelle aus Samenanlage mit 2n = 40 + 9B
8 Diploide Zelle aus Samenanlage mit 2n = 40 + 10B
9 Diploide Zelle aus Samenanlage mit 2n = 40 + 3B

Tafel 2, Abbildungen 10 bis 27

RT I, RT II und erste postmeiotische Mitose von *Epipactis atropurpurea*

10 Metaphase der RT I mit 20 Bivalenten
11 Entsprechende Meioseplatte
12 Metaphase der RT I mit 20 Bivalenten
13 Entsprechende Meioseplatte
14 Metaphase RT I, Äquatorialansicht, mit drei vorauseilenden univalenten B-Chromosomen
15 dito, mit vier univalenten, hellen B-Chromosomen
16 dito, mit vier univalenten B-Chromosomen
17 bis 22 Erste postmeiotische Mitose mit verschiedener Anzahl heteropyknotischer B-Chromosomen
23 Telophase RT I mit eliminierten Chromosomen und «laggard»
24 Prophase RT II einer 2n-Pflanze
25 RT I und RT II einer 3n-Pflanze mit eliminierten Chromosomen
26 RT II einer 3n-Pflanze mit 6 Kleinkernen
27 Prophase RT I einer 3n-Pflanze

Tafel 3, Abbildungen 28 bis 34

Triploide Pflanze von *Epipactis atropurpurea* und Pflanzen mit B′-Chromosom

28 Triploide Pflanze von *Epipactis atropurpurea* mit 3n = 60 + 2B-Chromosomen
29 Triploide Pflanze ohne B-Chromosomen
30 Prophase einer 3n-Pflanze mit eliminierten Chromosomen in der mikropylaren Dyade
31 Metaphase RT I einer 3n-Pflanze mit Uni-, Bi- und Trivalenten
32 Metaphase der ersten postmeiotischen Mitose mit B′-Chromosom
33 Tetrade einer 3n-Pflanze mit Kleinkern und eliminiertem Chromatinmaterial
34 Wurzelspitzenmitose einer Pflanze mit B′-Chromosom

Tafel 4, Abbildungen 35 bis 37

Epipactis latifolia, Standorte B und C

35 Mitoseplatte aus Samenanlagen mit 2n = 40 Chromosomen, Standort B
36 Mitoseplatte aus Samenanlagen mit 2n = 40 Chromosomen, Standort B
37 Mitoseplatte mit 2n = 38 Chromosomen, Standort C

Tafel 5, Abbildungen 38 bis 41

Epipactis latifolia, Standort C, Karyogramme mit entsprechenden Mitoseplatten aus Samenanlagen

38 Mitoseplatte aus Samenanlagen einer Pflanze mit 2n = 38 Chromosomen
39 Mitoseplatte aus Samenanlage, 2n = 38 Chromosomen
40 Mitoseplatte aus Samenanlage mit 2n = 39 Chromosomen
41 Mitoseplatte aus Samenanlage mit 2n = 40 Chromosomen

Tafel 6, Abbildungen 42 bis 47

Epipactis latifolia, Standorte A und B

42 Metaphase RT I einer Pflanze mit 2n = 38 Chromosomen, Standort A
43 RT I mit 19 Bivalenten, Standort A
44 *Epipactis latifolia*, Standort A, mit 2n = 38 Chromosomen
45 Metaphase RT I mit 20 Bivalenten, Standort B

Epipactis purpurata, Karyogramme mit entsprechenden Mitoseplatten aus Samenanlagen

46 Metaphaseplatte mit 2n = 40 Chromosomen
47 Metaphaseplatte mit 2n = 40 Chromosomen

Tafel 7, Abbildungen 48 bis 54

Epipactis purpurata, Meiose und erste postmeiotische Mitose

48 Metaphase RT I mit 20 Bivalenten aus Samenanlage
49 Metaphase der ersten postmeiotischen Mitose mit n = 20 Chromosomen. Die mikropylare Dyadenzelle ist ungeteilt, drei Makrosporen
50 Haploide Zelle mit n = 20 Chromosomen aus Samenanlage
51 Tetrade und fünfter Kleinkern
52 Telophase RT II mit eliminiertem Chromatinmaterial
53 Drei Makrosporen, mikropylare Dyadenzelle ungeteilt und Kleinkern
54 Telophase RT II mit «laggard»

Tafel 8, Abbildungen 55 bis 59

Epipactis microphylla, Karyogramm mit entsprechenden Mitoseplatten aus Samenanlagen

55 Karyogramm mit 2n = 40 Chromosomen aus Samenanlage

Epipactis palustris, Karyogramm und entsprechende Mitoseplatte aus Samenanlagen

56 Karyogramm von *Epipactis palustris* mit 2n = 40 Chromosomen aus Samenanlage

Listera ovata, Karyogramme und Mitoseplatten

57 Karyogramm einer Pflanze von *Listera ovata* mit 2n = 34 + 2B und entsprechende Mitoseplatte aus einer Samenanlage
58 Karyogramm von *Listera ovata* mit 2n = 34 Chromosomen aus Samenanlage
59 Wurzelspitzenmitose einer Pflanze mit 2n = 34 + 1B

Tafel 9, Abbildungen 60 bis 67

Listera ovata, die verschiedenen B-Chromosomen-Typen

60 Erste postmeiotische Mitose mit n = 17 Chromosomen + Standard-B-Chromosom
61 Erste postmeiotische Mitose, Prophase mit Standard-Iso-B-Chromosom
62 und 64 *Listera ovata*, Mitose aus dem Wurzelspitzenmeristem mit B′-Chromosom
63, 65 bis 67 Wurzelspitzenmitosen einer Pflanze mit 2n = 34 Chromosomen und zwei zusätzlichen Standard-B-Chromosomen und zwei akrozentrischen B″-Chromosomen

Tafel 10, Abbildungen 68 bis 81

Listera ovata, RT I und RT II

68 Metaphase RT I
69 Metaphase RT II
70 Prophase RT II, unterschiedliche Grösse der beiden Dyadenkerne
71 Telophase in der mikropylaren Dyadenzelle
72 Metaphase RT I mit 17 Bivalenten
73 Metaphase RT I mit Quadrivalentbildung. Chiasmata bei DB
74 Metaphase RT I, Äquatorealansicht, mit vorauseilendem univalentem B-Chromosom
75 und 77 Metaphase RT I mit Ringquadrivalenten. Chiasmata bei ADC
76 und 79 Metaphase RT I mit Ringquadrivalent. Chiasmata bei ABCD
78 Ringquadrivalent. Chiasmata bei DCB oder DAC
80 Schleifenbildung im langen Chromosom des Ringquadrivalenten. Chiasmata bei ABCD
81 Drei Makrosporen, mikropylare Makrospore ungeteilt

Tafel 11, Abbildungen 82 bis 90

Listera ovata, Embryosackentwicklung

82 Schluss der Reduktionsteilung, vier unterschiedliche Makrosporen
83 Erste postmeiotische Mitose in der chalazalen Makrospore. Die drei übrigen Kerne degenerieren
84 Zweite postmeiotische Mitose
85 Vierkerniger Embryosack
86 und 87 Bildung des sechskernigen Embryosackes. Die beiden chalazalen Kerne bleiben ungeteilt
88 Sechskerniger Embryosack, ein mikropylarer Kern wandert zu den chalazalen Kernen
89 Sechskerniger Embryosack, unvollständige Teilung der beiden chalazalen Kerne
90 Erste postmeiotische Mitose mit n = 17 Chromosomen und Karyogramm

Tafel 12, Abbildungen 91 bis 95

Listera ovata, Embryosackentwicklung

91 Ein chalazaler Kern hat sich ausnahmsweise vollständig geteilt. Vier Kerne verschmelzen zu einer grossen Antipodenzelle
92 Vierkerniger Embryosack, zwei Synergiden, Eizelle, Antipoden (drei bis vier Kerne verschmolzen)
93 Embryosackentwicklung, erste Teilung der befruchteten Eizelle
94 und 95 Zweikerniger Embryo, zwei sehr dunkle Spermakerne, eine Synergide (eine Synergide ist durch den eindringenden Pollenschlauch zerstört worden), zwei Embryokerne, Antipode (drei Kerne verschmolzen)

Tafel 13, Abbildungen 96 bis 105

Listera ovata, Verhalten der B-Chromosomen während der Meiose

96 Metaphase RT I mit 17 Bivalenten und Standard-B-Chromosom
97 Metaphase RT I mit «interarmpairing» des Standard-B-Chromosoms und lockerer Assoziation mit einem A-Bivalenten
98 und 99 Metaphase RT I, Äquatorealansicht, mit vorauseilendem univalentem B-Chromosom
100 RT I, «interarmpairing» des Standard-B-Chromosoms
101 Anaphase RT I mit «laggard»
102 Prophase RT I, Diplotän, «interarmpairing» des Standard-B-Chromosoms
103 Vier Makrosporen mit eliminiertem Chromatinmaterial
104 Anaphase RT I mit ungeteiltem Standard-B-Chromosom
105 Anaphase RT I mit «lagging» Standard-B-Chromosom

Tafel 14, Abbildungen 106 bis 115

Listera ovata, RT I, RT II und erste postmeiotische Mitose

106 Anaphase RT I, «misdivision» des Standard-B-Chromosoms
107 Metaphase RT II, Standard-B-Chromosom in der chalazalen Dyadenzelle
108 Anaphase RT II, Standard-B-Chromosom geteilt
109 Metaphase RT I, 17 Bivalente plus univalentes B′-Chromosom
110 Diakinese, zwei univalente Standard-B-Chromosomen plus lockerer B″-Bivalent
111 Metaphase RT I mit zwei univalenten Standard-B-Chromosomen
112 und 113 Metaphase RT II mit B′-Chromosom
114 Erste postmeiotische Mitose mit B′-Chromosom
115 Erste postmeiotische Mitose und Karyogramm mit Standard-B-Chromosom

Tafel 15, Abbildungen 116 bis 122

Listera ovata, tetraploide Zellen und Zellen von *Neottia nidus-avis*

116 Tetraploide Zelle aus einer Samenanlage mit 4 Standard-Iso-B-Chromosomen
117 Erste postmeiotische Mitose mit Endoreduplikation und charakteristischer Parallellagerung der homologen Chromosomen
118 RT I einer tetraploiden Zelle mit Bivalenten, Trivalenten und Quadrivalenten
119 Erste postmeiotische Mitose, links mit Endoreduplikation, rechts normale Zelle
120 Zelle aus Samenanlage mit Endoreduplikation, 2n = 68 Chromosomen
121 Zwei Mitoseplatten aus Samenanlagen von *Neottia nidus-avis* mit 2n = 36 Chromosomen
122 Erste postmeiotische Mitose aus einer Samenanlage mit n = 18 Chromosomen

Tafel 16, Abbildungen 123 bis 126

Neottia nidus-avis und *Listera ovata*, Mitosen und Karyogramme

123 Mitose aus einer Samenanlage mit 2n = 36 Chromosomen
124 Mitose aus einer Samenanlage mit 2n = 36 Chromosomen
125 Hypothetisches Ausgangskaryogramm von *Neottia nidus-avis*
126 Hypothetisches Ausgangskaryogramm von *Listera ovata*