

4. GREEN, C. H., and E. C. STEVENSON: Effects of ploidy differences on horticultural characteristics in watermelons. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **80**, 550–555 (1962). — 5. GYÖRFFY, B.: Die Colchicinmethode zur Erzeugung polyploider Pflanzen. *Züchter* **12**, 139–149 (1940). — 6. KIHARA, H.: Triploid watermelons. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **58**, 217–230 (1951). — 7. KUŻDOWICZ, A.: Das Problem der Fertilität und der Ertragsfähigkeit von Autotetraploiden der Gattung *Lycopersicon* Mill. *Züchter* **30**, 6–11 (1960). — 8. LEHMANN, CHR. O.: Das morphologische System der Kulturtomaten. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955. — 9. LI, C. C.: The concept of path coefficient and its impact on population genetics. *Biometrics* **12**, 190–210 (1956). — 10. NILSSON, E.: Some experiments with tetraploid tomatoes. *Hereditas* **36**, 181–204 (1950). — 11. QUADT, F.: Beobachtungen an den Nachkommen tetraploider Tomatenbastarde. *Züchter* **25**, 241–245 (1955). — 12. RICK, C. M., and L. BUTLER: Cytogenetics of the tomato. *Advances in Genetics* **8**, 267–382 (1956). — 13. SINNOTT, E. W., A. F. BLAKESLEE and H. E. WARMKE: The effect of colchicine-induced polyploidy on fruit shape in cucurbits. *Genetics* **24**, 84–85 (1939). — 14. WRIGHT, G.: The genetics of quantitative variability. In: E. REEVE and C. H. WADDINGTON, *Quantitative Inheritance*, p. 5–41. London: H.M.S.O. 1952.

Die Entwicklung des sogenannten „Fadenapparates“ im Embryosack von *Petunia hybrida**

J. VAN WENT und H. F. LINSKENS

Botanisches Institut der Universität Nijmegen

The development of the so-called „filiform apparatus“ in the embryo sac of *Petunia hybrida*

Summary. A reinvestigation of the embryo sac of *Petunia* by electron microscopy shows the existence of a so-called filiform apparatus in the micropylar region of the synergids. It is a thickened cellulose wall with two layers which can be distinguished by electron density. The “filiform” structure is built up very quickly during anthesis but is suddenly broken down in the synergid cell when the pollen tube tip enters it.

The cytoplasm of the synergids has complex structure with strongly polarized distribution of a large number of mitochondria, dictyosomes and highly developed ER in parallel arrangement. It can be concluded that the synergid cell exhibits high metabolic activity with a maximum immediately after anthesis when pollen tubes arrive at the tip of the embryo sac. The pollen tube does not open until the tube tip comes in contact with the synergid plasma. The circular structure of the plasma can be interpreted as caused by injection under pressure of the pollen tube contents.

The physiological function of the filiform structure seems to be twofold: (1) it functions as an attraction center for the chemotropical orientation of the pollen tubes and (2) it functions as a system for opening the pollen tube tip and for the effusion of the male material.

Einleitung

Über die Struktur des Embryosackes besteht eine sehr umfangreiche Literatur, die auf lichtmikroskopischen Beobachtungen beruht (MAHESHWARI 1950, 1963). Seit einigen Jahren sind mit Hilfe der Elektronenmikroskopie neue Befunde über die submikroskopische Struktur hinzugekommen (JENSEN 1963, 1964, 1965a, b; VAN DER PLUIJM 1963; DIBOLL u. LARSON 1966).

Unter den Strukturen des Embryosackes, die durch die Anwendung der submikroskopischen Analyse einer erneuten Untersuchung zugänglich werden, ist besonders der sogenannte „Fadenapparat“ zu nennen. Am akropetalen Ende der Synergiden der meisten Angiospermen befindet sich eine stark lichtbrechende Struktur (MAHESHWARI 1950), die zuerst durch SCHACHT (1856) wahrgenommen und später als „Fadenapparat“ beschrieben worden ist: „Der

obere Teil der Keimkörperchen erscheint scharf umgrenzt, mit einer zarten Längsstreifung versehen und bricht das Licht in hohem Grade. Mit einer Nadel zerrissen, zeigt sich der obere gestreifte Teil aus einer Menge zarter Fäden zusammengesetzt.“ Die Längsstreifen hat HOFMEISTER (1861) als echte Verdickungen der Embryosackwand gedeutet. STRASBURGER (1877) nennt die Struktur „Synergidenkappe“ und schließt aus der Färbbarkeit mit Chlorzinkjod auf die Anwesenheit von Zellulose. Beide Begriffe wurden zunächst synonym gebraucht. Später ist diese „Zelluloseanhäufung am mikropylaren Ende der Synergiden“ als Fadenapparat oder filiformous structure in die Literatur eingegangen (STRASBURGER 1884, SCHNARF 1929, STEFFEN 1951).

Die Frage der Natur der Streifen bleibt ungeklärt. HABERMANN (1906) nimmt keine fädigen Strukturen, sondern eher eine wabenförmige wahr. Bei *Anchusa officinalis* sowie bei einigen anderen Boraginaceen stellt SVENSSON (1925) einen Übergang des Fadenapparates in Synergiden-Kappe fest, ein Prozeß, der von der Synergidenspitze zur Basis verläuft. Die Streifung des ersten soll eine Folge der durch das Cytoplasma gebildeten Zellulosefäden sein. Der Zellulose- und Pektin-Gehalt wird von verschiedenen Autoren bestätigt (TISCHLER 1899, ISHIKAWA 1918, WEST 1930). STEFFEN (1951) schließt sich der Auffassung von SVENSSON an und erachtet die Unterscheidung zwischen Fadenapparat und Synergidenkappe als fragwürdig. Neuerdings wird allerdings von VAZART (1958) wieder Nachdruck auf die Verschiedenheit der beiden Strukturen gelegt: Als Fadenapparat wird eine plasmatische Struktur aus feinen, konvergierenden Tubuli, die eine Membran bilden, definiert; die Synergidenkappe soll hingegen eine zellulosehaltige Struktur an der Spitze der Synergiden sein.

Die skizzierte Polemik wurde erst durch elektronenmikroskopische Beobachtungen (VAN DER PLUIJM 1963, JENSEN 1964, 1965a, DIBOLL u. LARSON 1966) in eine neue Richtung gelenkt: offensichtlich ist die Struktur an der Spitze des Embryosackes artspezifisch verschieden; es werden sowohl glattrandige als auch stark gelappte und zerfaserte Fadenapparate gefunden (Abb. 1). Der „Faden-Eindruck“ kann

* Herrn Prof. Dr. HANS STUBBE zu seinem 65. Geburtstag gewidmet.

dabei durchaus an die Entwicklung der genannten Struktur gebunden sein.

Im Rahmen der elektronenmikroskopischen Analyse des Pollenschlauchwachstums und des Befruchtungsprozesses bei *Petunia* trat die skizzierte Problematik erneut auf. COOPER (1946) hatte zwischen den Synergiden von *Petunia* eine Kaverne beschrieben (Abb. 2), jedoch keine Wandverdickungen vermeldet. Aus dem vorliegenden Schnittmaterial konnte eine lückenlose Entwicklungsgeschichte des sogenannten Fadenapparates im Embryosack rekonstruiert werden.

Material und Methoden

Fruchtknoten von *Petunia hybrida* der Klone W166k und T2U (LINSKENS 1955) wurden zu verschiedenen Zeitpunkten während der Blütenentwicklung und nach der Bestäubung in 0,5 mm dicke Scheibchen zerteilt und in Glutaraldehyd (5% in Phosphatpuffer 0,1 M, pH 7,2) 3 h bei 4 °C fixiert. Nach der Fixierung wurde über Nacht gespült in Phosphatpuffer. Die Färbung erfolgte 7 h lang in 5% KMnO₄ bei Zimmertemperatur. Das Gewebe wurde sodann dehydriert durch Aufführen in einer Alkohol-Reihe 30 – 50 – 70 – 90 – 100% (je 10 Min.). Die Einbettung erfolgte in folgenden Schritten:
 Gemisch 1 100% Alkohol – 100% Epoxydpropan 3:1, 30 min
 Gemisch 2 100% Alkohol – 100% Epoxydpropan 1:1, 30 min
 Gemisch 3 100% Alkohol – 100% Epoxydpropan 1:3, 30 min
 Gemisch 4 100% Epoxydpropan 2 × 30 min
 Gemisch 5 Epon (A:B = 5:5) – 100% Epoxydpropan 1:9, 1 Nacht
 Polymerisation dauerte 24 h bei 35 °C und 36 h bei 60 °C. Die Schnitte (silbergrau, ca. 600 Å) wurden mit einem LKB Ultratom 4801 A hergestellt und mit dem Philips EM 100C bei 60 kV untersucht.

Beobachtungen

Eine Übersicht über die Topographie des ausgewachsenen Embryosackes gibt Abb. 3.

In den jungen Knospen vor der Anthese ist die Wand zwischen den Synergiden wie jede normale primäre Wand unmittelbar nach der Zellteilung aufgebaut (Abb. 4); die Dicke variiert zwischen 0,05 und 0,1 μ. Das gleiche gilt für die Trennwand zwischen Eizelle und Synergiden. Hingegen ist die Wand zwischen Embryosack und den Zellen des Integument-Tapetums (ESSER 1963) 1–1,5 μ dick.

Bereits während der Anthese streckt sich der gesamte Embryosack stark in die Länge. Die Synergiden hängen wie birnenförmige Tropfen von der Spitze des Embryosackes in die sekundäre Embryosackzelle hinein (Abb. 3, 5). Die Synergiden sind in diesem Stadium nicht mehr vollständig von einer Wand umgeben: die basalen Abschnitte werden lediglich von einer Plasmamembran abgegrenzt. Die Trennwand zwischen den Synergiden ist auf einer Länge von ca. 7 μ stark verdickt (Abb. 6 u. 7), die Entwicklung des Fadenapparates beginnt!

Nach der Anthese, jedoch vor der Befruchtung, hat sich die Geometrie des Embryosackes nicht mehr wesentlich verändert (Abb. 3). Im Fadenapparat können jedoch nunmehr verschiedene Teile unterschiedlicher Struktur unterschieden werden (Abb. 8): im oberen Teil ist die Wand am stärksten verdickt, jedoch nur gering kontrastiert. Die Mittellamelle ist als Serie dunkler Flecken sichtbar, d. h. sie ist an verschiedenen Stellen unterbrochen. Auf dem Quer-

schnitt können große, dunkle Flecken in den beiden lateralen Enden des Fadenapparates beobachtet werden, die mit den Mittellamellen der angrenzenden Wände in Verbindung stehen (Abb. 9). Dieser hellgefärbte Teil des Fadenapparates hat eine Länge von ca. 7 μ. Darunter liegt der andere Teil, der eine Länge von ca. 10 μ hat und neu hinzugekommen ist (Abb. 8). Hierin kann man zwei Lagen unterscheiden, die verschieden strukturiert sind: in der Mitte befindet sich ein heller, wenig kontrastierter Teil, der wahrscheinlich die primäre Wand darstellt. Dagegen ist an beiden Seiten eine Lage abzugrenzen, die stärker kontrastiert ist und zahlreiche Einschlüsse enthält. Die Oberfläche dieses Teils der Wand ist profiliert. Auch hier befinden sich in den lateralen Teilen dunkle Flecken an der Stelle der Mittellamelle (Abb. 10).

Bei der Befruchtung dringt der Pollenschlauch in eine der beiden Synergiden ein, wobei eine offene Verbindung zwischen Schlauchplasma und Synergidenplasma entsteht (Abb. 11). Diese Verbindung entsteht kurz vor der Befruchtung in der einen Synergide an der Stelle, wo der Fadenapparat sich befand. In der verbleibenden ungestörten Synergidenzelle, in welche kein Pollenschlauch eingedrungen ist, bleibt die als Fadenapparat beschriebene Verdickung einseitig erhalten – meist solange, bis die Kernverschmelzung abgeschlossen und die Embryoentwicklung eingeleitet ist (Abb. 12 u. 13).

Deutung

Der Fadenapparat bei *Petunia* hat ephemeren Charakter. Er wird sehr kurzfristig während der Anthese aufgebaut und beim Eindringen des Pollenschlauches in der betroffenen Synergide rasch wieder abgebaut.

Es ist nicht erstaunlich, daß COOPER (1946) in der Wand zwischen den Synergiden eine Höhlung angibt (Abb. 2). Diese ist in Wirklichkeit, wie das EM-Bild zeigt, eine Wandverdickung. Solche Fehlinterpretationen dürften in der Vergangenheit bei lichtmikroskopischen Untersuchungen von Embryosäcken häufiger aufgetreten sein.

Für den Aufbau des Fadenapparates kann folgende Vorstellung entwickelt werden: Der hellgefärbte Teil hat die gleiche Struktur wie die normale Zellwand. Lediglich an den lateralen Teilen ist die Mittellamelle stark verdickt, wodurch sich die starke Dunkelfärbung erklärt (Abb. 9 u. 10). Diese wird verursacht durch die Anwesenheit von größeren Mengen stark färbbarer Wand-Matrix. Der dunkel gefärbte Teil des Fadenapparates hat eine andere Struktur als die normale Zellwand. Die Inklusionen können nach dem bekannten Schema der Wandentstehung nicht erklärt werden. Im Plasma der Synergiden befinden sich besonders zahlreich Golgi-Vesikel. Eine große Zahl dieser Vesikel liegt sehr dicht beim Fadenapparat oder ist sogar an diesen angeheftet (Abb. 10). Nimmt man an, daß auf einer bestimmten Stelle eine Anzahl dieser Vesikel miteinander und mit dem Fadenapparat verschmilzt, um an dem Wandaufbau teilzunehmen, so ist es durchaus möglich, daß zwischen verschmelzenden Vesikeln gelegentlich Kavernen übrigbleiben. Diese sind dann mit Plasma gefüllt und von einer Membran umgeben. Sie können dann als Inklusionen in dem

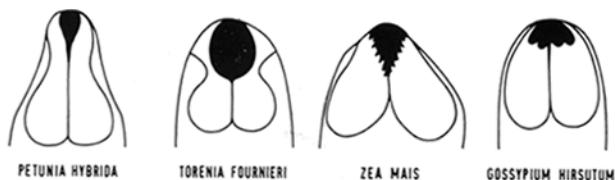


Abb. 1. Verschiedene Formen des „Fadenapparates“ bei *Petunia*, *Torenia* (nach VAN DER PLUIJM 1963), Mais (nach DIBOLL u. LARSON 1966) und Baumwolle (JENSEN 1965a).

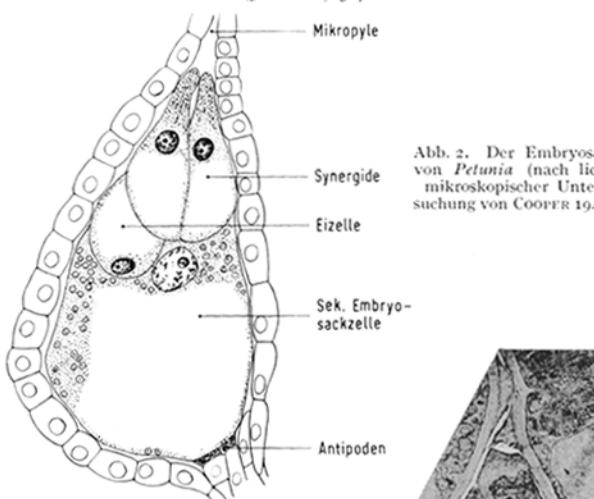


Abb. 2. Der Embryosack von *Petunia* (nach lichtmikroskopischer Untersuchung von COOPER 1946).



vollständig entwickelten Fadenapparat zurückbleiben. Derartige Inklusionen können bei der weiteren Entwicklung des Fadenapparates flachgedrückt werden, so daß sie schließlich nur noch als Striche sichtbar sind. Für diese Deutung spricht außerdem die unregelmäßige Oberfläche des Fadenapparates, die bei lichtmikroskopischer Betrachtung sicherlich bei anderen Arten zur Deutung einer Fadenstruktur Anlaß geben kann.

Vergleicht man den Fadenapparat von *Petunia* mit dem von *Torenia* (VAN DER PLUIJM 1963), *Gossypium* (JENSEN 1965a) und *Zea mays* (DIBOLL u.

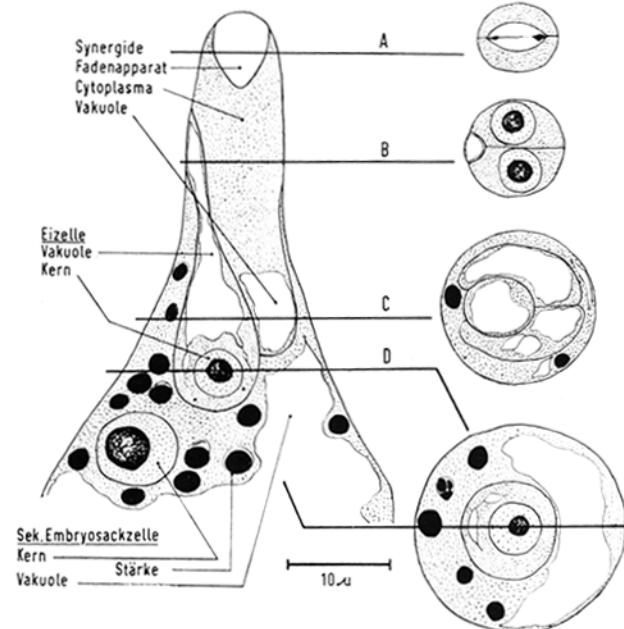


Abb. 4. Längsschnitt durch beide Synergiden und die Eizelle. Der Embryosack wurde einen Tag vor der Anthese fixiert.

Abb. 4. Längsschnitt durch beide Synergiden und die Eizelle. Der Embryosack wurde einen Tag vor der Anthese fixiert.

Abkürzungen in den EM-Abbildungen

D — Dictyosom, Golgi-Feld; E — Eizelle; ER — endoplasmatisches Retikulum; ESW — Embryosack-Wand; Fa — Fadenapparat; It — Integument-Tapetum; M — Mitochondrium; MI — Mittellamelle; N — Zellkern; Ps — Pollenschlauch; PsW — Pollenschlauchwand; P — Plastide; SEZ — sekundäre Embryosack-Zelle; Sy — Synergide; SyV — Synergiden-Vakuole; V — Vakuole; W — Zellwand.

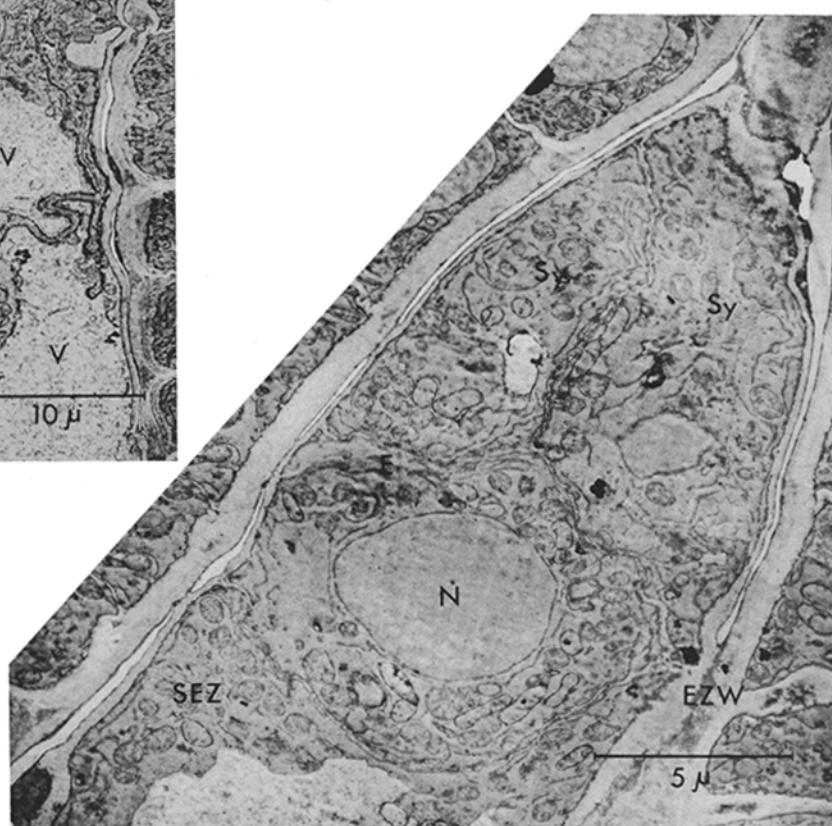




Abb. 6. Längsschnitt durch die Spitze des Embryosacks während der Anthese. Die Ausbildung des Fadenapparates hat eingesetzt.

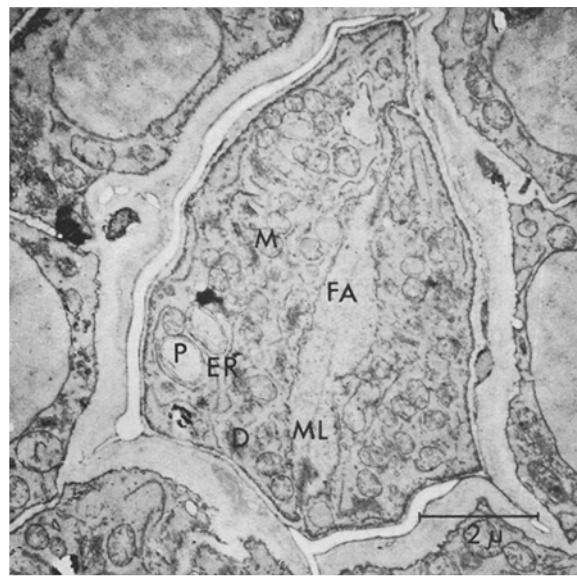


Abb. 7. Querschnitt durch die Synergidenspitze (Niveau A der Abb. 3) während der Anthese. Die Mittellamelle an den lateralen Enden des Fadenapparates ist verdickt (zu erkennen an der verstärkten Schwarzung).

LARSON 1966), so kann neben einer artspezifischen Verschiedenheit in der Form (Abb. 1) jedoch eine auffällige Übereinstimmung konstatiert werden: der Fadenapparat besteht aus 2 Teilen, die durch ihre Dichte im EM unterschieden werden können. Der größere obere Teil ist hell, während der andere Teil (bei *Gossypium* durch fingerförmige Ausstülpungen, bei *Zea mays* mit strahligen Ausläufern) übereinstimmt mit dem dunkel gefärbten Teil bei *Petunia*. Hier dürfte sich eine Erklärung für die frühere Unterscheidung zwischen Synergidenkappe und eigentlichem Fadenapparat anbieten. Auch die oftmals beobachteten „fadenartigen“ Strukturen, welche zur Namensgebung geführt haben, dürften das lichtmikroskopische Bild der Ausstülpungen wiedergeben. Bei *Petunia* hingegen findet sich jedoch lediglich eine schwache Oberflächenprofilierung und keine oder nur sehr geringe Streifung.

Das Synergidenplasma ist besonders komplex strukturiert. Die große Zahl der Mitochondrien,

Dictyosomen und das stark entwickelte endoplasmatische Retikulum geben eine deutliche Indikation für einen Zustand intensiver Stoffwechselaktivität. Nach HRSEL (1966) besitzen alle Zellen mit hoher metabolischer Aktivität ein ER in der Form eines „parallel arrangement“. Dies gilt auch für die reifen Synergiden (Abb. 9 u. 10), vor allem kurz vor der Befruchtung. Bei tierischen Zellen findet sich diese Struktur vor allem in Zellen mit starken exkretorischen Funktionen (FAWCETT 1966).

Die funktionelle Bedeutung des Fadenapparates wurde bereits ausführlich von VAN DER PLUIJM (1963) diskutiert. Unsere statischen Aufnahmen während eines Entwicklungsprozesses können zu folgender Hypothese ausgebaut werden: In den Synergiden wird ein Teil der aus dem Fruchtknoten via sekundäre Embryosackzelle importierten Stoffe für die Synthese von chemotropischem Material verbraucht; dieses wird aus den Synergiden via Fadenapparat in die mikropylare Region abgegeben.

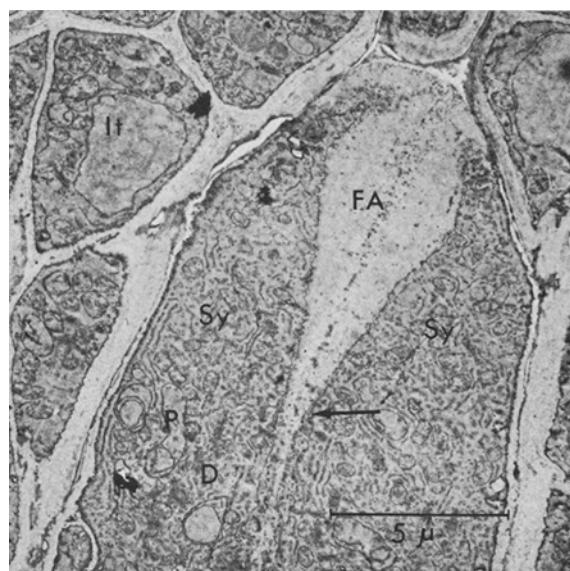


Abb. 8. Längsschnitt durch Synergiden-Spitzen in einer geöffneten Blüte, jedoch vor der Befruchtung. Der Fadenapparat besteht aus zwei verschiedenen Lagen.

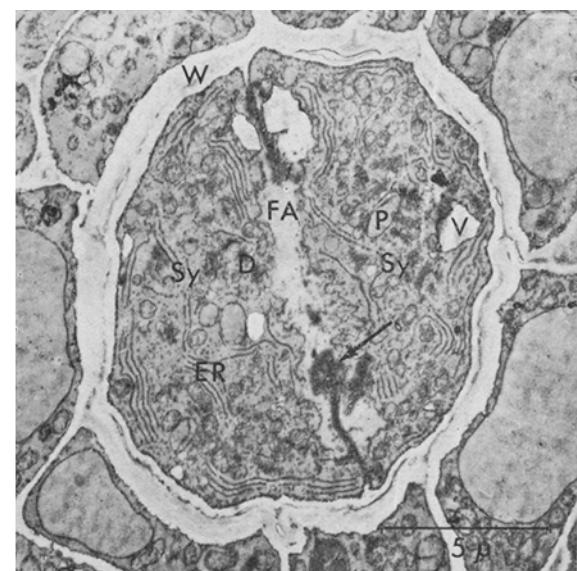


Abb. 9. Querschnitt durch die Spitze der Synergiden (wie Abb. 8 auf dem Niveau A der Abb. 3). Bei Pfeil: die stark verdickte Mittellamelle mit den Inklusionen.

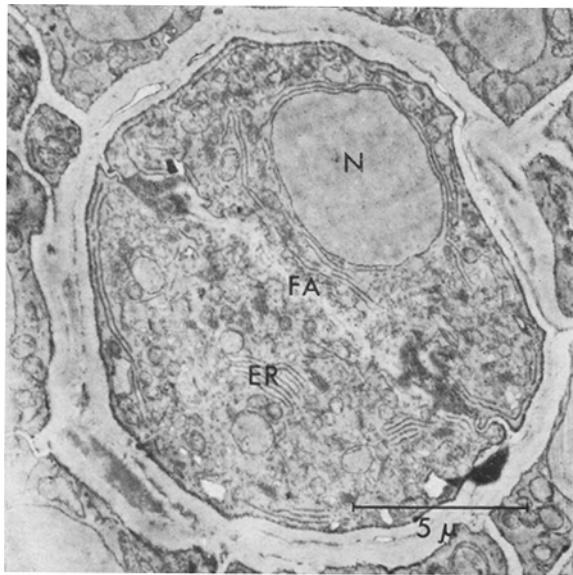


Abb. 10. Querschnitt durch die Spitzen der Synergiden (wie Abb. 8, jedoch auf dem Niveau B der Abb. 3). Der Fadenapparat ist in dem dunkleren Teil getroffen. Eine große Anzahl von Golgi-Vesikeln liegt dicht an den Fadenapparat gepreßt.

Der Fadenapparat dient also als Sekretionszentrum bei der Bildung eines chemotropischen Gradienten.

Daneben kommt den Synergiden sicherlich auch eine spezielle Funktion bei der Öffnung der Pollenschlauchspitzen (LINSKENS u. SCHRAUWEN 1966), sowie bei dem Transport und der Verteilung des männlichen Materials zur Eizelle einerseits, zur sekundären Embryosack-Zelle anderseits, zu. Aus der Tatsache, daß der Fadenapparat nur einseitig, d. h. an der Seite der penetrierten Synergide, abgebrochen wird, während gleichzeitig an dieser Stelle die Pollenschlauchwand noch intakt ist, kann man den Schluß ziehen, daß der Anstoß für den Zusammenbruch des Fadenapparates von dem Pollenschlauch ausgeht.

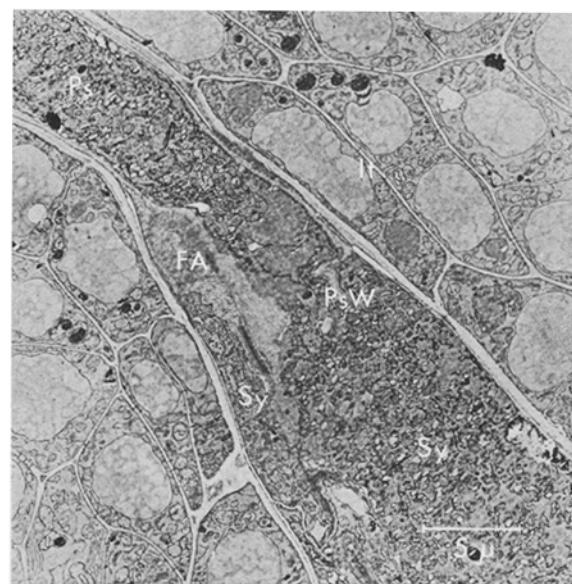


Abb. 11. Längsschnitt durch die Spitzen des befruchteten Embryosackes. Der Fadenapparat ist noch teilweise intakt, die Pollenschlauchwand ist bereits geöffnet.

Zusammenfassung

1. Zwischen den Spitzen der Synergiden im Embryosack von *Petunia* ist die Trennwand stark verdickt zum sog. Fadenapparat.
2. Dieser Fadenapparat besteht aus zwei Teilen, die während der Anthese kurzfristig nacheinander angelegt werden und jede eine spezielle submikroskopische Struktur besitzen.
3. Das Plasma der Synergiden ist komplex strukturiert und gekennzeichnet durch eine große Zahl von Mitochondrien, Dictyosomen und ein stark entwickeltes ER in paralleler Anordnung. Daraus kann auf eine starke stoffwechselphysiologische Aktivität mit einem Maximum zum Zeitpunkt des Eintreffens der Pollenschlauchspitze geschlossen werden.

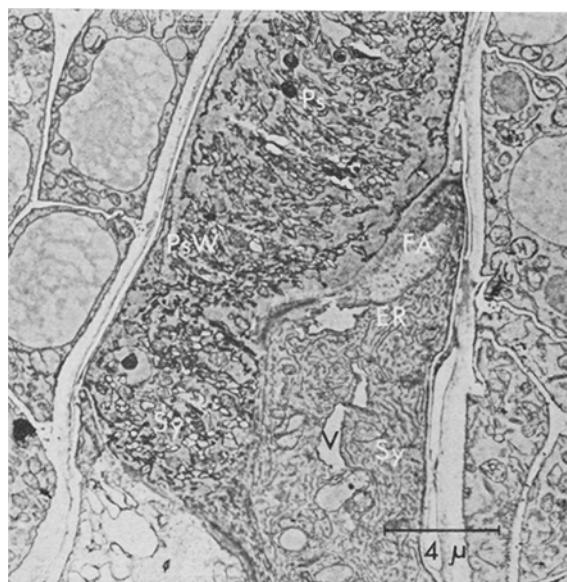


Abb. 12. Längsschnitt durch die Spitzen der Synergiden bei der Befruchtung. Zwischen der Pollenschlauchspitze und einer der beiden Synergiden besteht eine offene Verbindung. Ein Teil des Fadenapparates in der erhaltenen Synergide (zu erkennen an dem schwächer kontrastierten Plasma) ist noch erhalten.

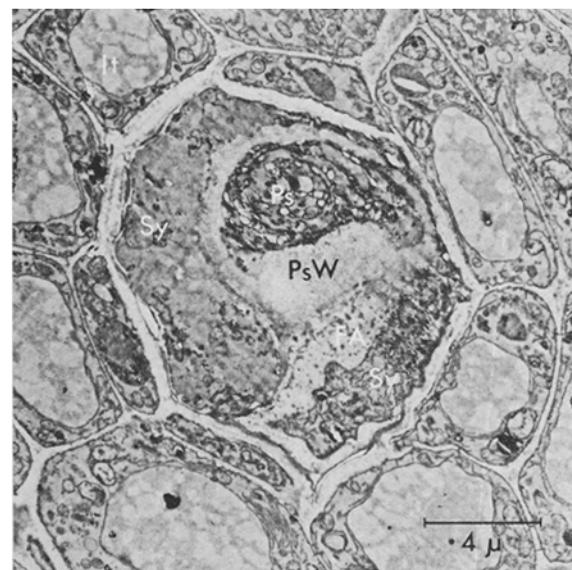


Abb. 13. Querschnitt durch die Spitz eines befruchteten Embryosackes. Das Plasma des Pollenschlauches zeigt eine kreisförmige Struktur. Die Synergide, in welche sich der Pollenschlauchinhalt ergossen hat, hat stark an Volumen zugenommen. Die andere Synergide (rechts unten) besitzt noch ihren Teil des Fadenapparates.

4. Der Pollenschlauch dringt in eine der beiden Synergiden durch Vermittlung des Fadenapparates ein. Während des Eindringens wird ein Teil des Fadenapparates — wahrscheinlich enzymatisch — schlagartig aufgelöst.

5. Die Pollenschlauchspitze öffnet sich erst, wenn sie das Synergidenplasma erreicht hat. Sie ergießt dann ihren Inhalt unter Druck in eine der beiden Synergiden. Die zirkuläre Struktur des Synergidenplasmas spricht für eine Druckströmung.

6. Der Fadenapparat scheint eine doppelte Funktion beim Befruchtungsprozeß zu haben:

a) er funktioniert als Attraktionszentrum für die chemotropische Orientierung der Pollenschläuche,

b) er steht im Zusammenhang mit der Öffnung der Pollenschlauchspitze und dem Erguß des männlichen Materials in eine der beiden Synergiden.

Literatur

1. COOPER, D. C.: Double fertilization in *Petunia*. Amer. J. Bot. **33**, 54—57 (1946). — 2. DIBOLL, A. G., and D. A. LARSON: An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. Amer. J. Bot. **53**, 391—402 (1966). — 3. ESSER, K.: Bildung und Abbau der Calloße in den Samenanlagen von *Petunia hybrida*. Z. Bot. **51**, 32—51 (1963). — 4. FAWCETT, D. W.: The cell, its organelles and inclusions, p. 133—160. Philadelphia-London: W. B. Saunders Co. 1966. — 5. HABERMANN, A.: Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. Beih. Cbl. **20**, 300—317 (1906). — 6. HOFMEISTER, W.: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. J. wiss. Bot. **1**, 82—190 (1858). — 7. HOFMEISTER, W.: Neue Beitr. zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. **7**, 629—760 (1861). — 8. HRSEL, J.: Morphology and formation of the E.R. Biol. Plant. (Praha) **8**, 36—52 (1966). — 9. ISHIKAWA, M.: Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. Ann. Bot. **32**, 279—317 (1918). — 10. JENSEN, W. A.: Cell development during plant embryogenesis. Brookhaven Symp. Biol. **16**, p. 179—201 (1963). — 11. JENSEN, W. A.: Observations on the fusion of nuclei in plants. J. Cell Biol. **23**, 669—672 (1964). — 12. JENSEN, W. A.: The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. Amer. J. Bot. **52**, 238—256 (1965a). — 13. JENSEN, W. A.: The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. J. Bot. **52**, 781—797 (1965b). — 14. LINSKENS, H. F.: Physiologische Untersuchungen der Pollenschlauch-Hemmung selbststeriler Petunien. Z. Bot. **43**, 1—44 (1955). — 15. LINSKENS, H. F., and J. SCHRAUWEN: Measurement of oxygen-tension changes in the style during pollentube growth. Planta **71**, 98—106 (1966). — 16. MAHESHWARI, P.: An introduction to the embryology of angiosperms. New York: McGraw Hill 1950. — 17. MAHESHWARI, P.: Recent advances in the embryology of Angiosperms. Intern. Soc. Plant Morphologists, Univers. of Delhi (1963). — 18. PLUIJM, J. E. VAN DER: An electron-microscopic investigation of the filiform apparatus in the embryosac of *Torenia fournieri*. In: Pollen Physiology and Fertilization, ed. by H. F. LINSKENS, p. 8—16. Amsterdam: North Holl. Publ. Co. 1963. — 19. SCHACHT, H.: Vorgang der Befruchtung bei *Gladiolus segetum*. Monatsber. Königl. Akad. Wiss., Berlin, 266—270 (1856). — 20. SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen. In: Hb. Pfl. Anatomie, hrsg. v. K. LINSBAUER, Abt. II, Teil 2. Berlin: Bornträger 1929. — 21. STEFFEN, K.: Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glanduligera*. Planta **39**, 175—244 (1951). — 22. STRASBURGER, E.: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena: Fischer 1877. — 23. STRASBURGER, E.: Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena: Fischer 1884. — 24. SVENSSON, H. G.: Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Boraginaceen und Heliotropaceen. Uppsala Univers. Arsskr. Mat. Nat. **2**, 1—176 (1925). — 25. TISCHLER, G.: Über die Verwandlung der Plasmastärke in Zellulose im Embryosack bei *Pedicularis palustris*. Ber. Königl. „Physikalisch-Oekonomische Gesellschaft“ 1899. — 26. VAZART, B.: Différenciation des cellules sexuelles et fécondations chez les Phanérogames. Protoplasmatologia **VII**, 3a, 1—158 (1958). — 27. WEST, G.: Cleistogamy in *Viola Riviniana* with special reference to its cytological aspects. Amer. J. Bot. **44**, 87—109 (1930).

Genetische Variabilität und relative Fitness in vorwiegend selbstbefruchtenden Populationen*

KLAUS WÖHRMANN

Institut für Genetik der Universität Tübingen

Genetic variability and relative fitness in predominantly selfing populations

Summary. Recent investigations on the structure of several experimental as well as wild populations of predominantly self-pollinated plant species revealed unexpectedly high amount of heterozygosity. The maintenance of a high proportion of heterozygotes despite heavy inbreeding could not be explained merely on the basis of natural outcrossing and mutation. The data were very suggestive of heterozygote superiority. In this review models for estimates of fitness values and their dependence on some other population parameters are considered. The impact of the present studies on plant breeding practices of self-pollinated crops are also discussed.

Einleitung

Nach der Formulierung des Begriffs der „reinen Linien“ durch JOHANNSEN (1903) hat es an Arbeiten

* Herrn Prof. Dr. HANS STUBBE zum 65. Geburtstag gewidmet.

nicht gefehlt, in denen die Möglichkeit der Auslese in reinen Linien untersucht bzw. deren Unmöglichkeit nachgeprüft wurde, obwohl der Begriff der reinen Linien bereits per Definition keinen Selektionserfolg zuläßt. In diesen Arbeiten wurde JOHANNSENS Vorstellung stets bestätigt (CHRISTIE und GRAN 1926, FRUWIRTH 1915, 1920, 1925, 1927; KISSLING 1915, POPE 1935, ROEMER 1910, SURFACE und PEARL 1915, TORNNAU 1921). Gelegentliche Selektionserfolge bzw. Nachweise einer Variabilität (FRUWIRTH 1927, HARRINGTON 1927, HUTCHESON 1914, LORENZ 1928, ROEMER 1910, RUDORF 1958, SURFACE und PEARL 1915) widersprachen zwar nicht der Theorie der reinen Linien, gaben jedoch einen Hinweis, daß Sorten nicht immer aus einer reinen Linie bestehen, sondern in der Regel zumindest ein Liniengemisch darstellen. Aber auch diese Vorstellung hat nur dann Gültigkeit, wenn Fremdbestäubung und Mutation ausgeschlossen sind.