

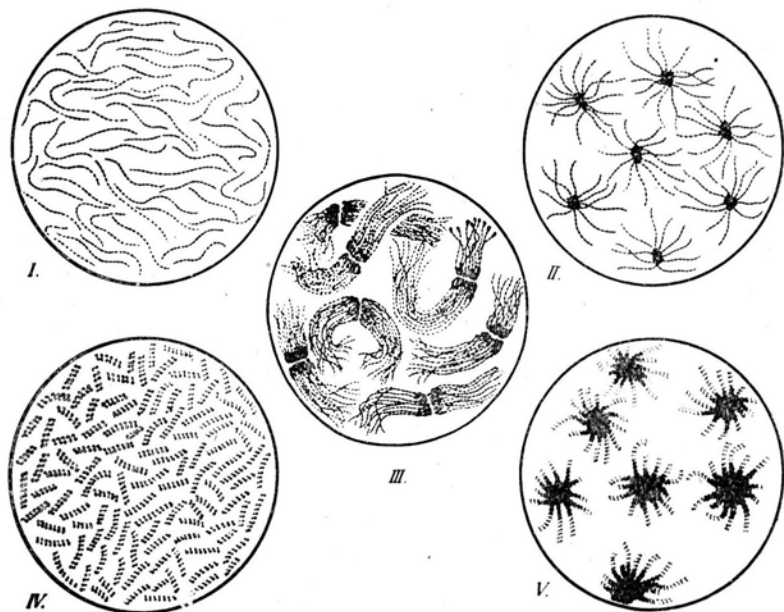
KRYSTYNA TURAŁA

## CHROMOSOMY OLBRZYMIE U ROŚLIN

Wśród różnorodnych struktur, jakie obserwowane były u roślin w poliploidalnych jądrach powstałych na drodze procesu endomitozy\*, chromosomy olbrzymie zasługują na szczególną uwagę. Chromosomy olbrzymie opisane zostały po raz pierwszy w gruczołach śliniankowych larw *Diptera*, gdzie na skutek połączenia w pary chromosomów homologicznych (somatyczna koniugacja), występują w jądrach metabolicznych w liczbie haploidalnej. Obok silnie powiększonych rozmiarów w porównaniu do chromosomów mitotycznych, chromosomy olbrzymie *Diptera* charakteryzują się regularnym ułożeniem chromomerów w prążki poprzeczne.

Przez dłuższy czas badania nad chromosomami olbrzymimi prowadzone były wyłącznie na materiale zwierzęcym (Lit. u Beermana 1962). Dopiero w roku 1956 Hasitschka opisała w endopoliploidalnych jądrach antypod *Papaver rhoeas*, obok czterech innych typów struktur, występowanie utworów podobnych morfologicznie do chromosomów olbrzymich *Diptera*. Dla podkreślenia różnic z chromosomami olbrzymimi u zwierząt, autorka określiła te struktury jako roślinne chromosomy olbrzymie lub „chromosomy olbrzymie“. *Papaver rhoeas* jest krańcowym przykładem gatunku, u którego endopoliploidalne jądra antypod mogą posiadać tak różnorodną budowę (Ryc. 1). W jądrach tych endomitotycznie powstałe chromosomy (endochromosomy) mogą leżeć oddzielnie i są słabiej lub mocniej zespiralizowane (typy I i IV), chromosomy siostrzane mogą w sposób mniej lub więcej zwarty łączyć się w odcinkach heterochromatynowych (typy II i V), czy wreszcie mogą pozostawać zespolone ze sobą na całej długości i tworzyć chromosomy olbrzymie (typ III). Chromosomy olbrzymie nie są więc pojedynczymi chromosomami, jakie zwykle obserwuje się w mitozie, ale zwartymi pęczkami endochromosomów, które trzymają się razem na całej długości i wykazują budowę chromomerową. Każdy z takich pęczków powstał z jednego chromosomu wyjściowego na drodze procesów endomitozy. W obrębie pęczka istotne cechy budowy poszczególnych chromosomów zostają jednak zachowane, a uwielokrotnienie elementów w obrębie chromosomu olbrzy-

\* Proces ten polega na podziale chromosomów w obrębie jądra komórkowego, bez wytworzenia wrzeciona i bez podziału jądra.



Ryc. 1. *Papaver rhoeas* I—V. Typy strukturalne endopoliploidalnych jąder antypod (schemat), (wg Hasitschka 1956).

miego i znacznie zwiększone jego rozmiary w stosunku do pojedynczego chromosomu, umożliwiają lepsze poznanie jego budowy, a w niektórych przypadkach powiązanie jej z funkcją poszczególnych odcinków chromosomu. Z tych też względów badania nad chromosomami olbrzymimi, rozpoczęte na materiale zwierzęcym, a ostatnio kontynuowane również na materiale roślinnym, wydają się mieć duże znaczenie teoretyczne.

Intensywne prace prowadzone w dziedzinie anatomii kariologicznej, których wyniki zostały zebrane przez Geitlera (1953) i Tschermak-Woess (1956a, 1963), a w Polsce przez Pogań (1964), doprowadziły do poznania interesujących szczegółów budowy jąder endopoliploidalnych, zaś w ostatnich latach do wykrycia chromosomów olbrzymich również u innych gatunków roślin. Chromosomy olbrzymie zostały opisane w jądrach endopoliploidalnych szeregu komórek wykazujących wzmożoną aktywność metaboliczną, a mianowicie w antypodach kilku gatunków rodzaju *Aconitum* i *Clivia miniata* (Tschermak-Woess 1956b, 1957b), suspensorze *Gagea lutea* i *Phaseolus coccineus* (Hasitschka-Jenschke 1962, Nagl 1962), synergidach *Allium nutans* i *A. ammophilum* (Håkansson 1957, Hasitschka-Jenschke 1958) oraz w endospermie i jej utworach haustorialnych *Rhinanthus*, *Phlomis viscosa*, *Thesium alpinum* i *Allium ursinum* (Tschermak-Woess 1957a, Enzenberg 1961, Erbrich 1965, Turała 1966). Należy podkreślić, że we wszystkich wymienionych wyżej obiektach chromosomy olbrzymie znajdowały się w jądrach endopoliploidalnych

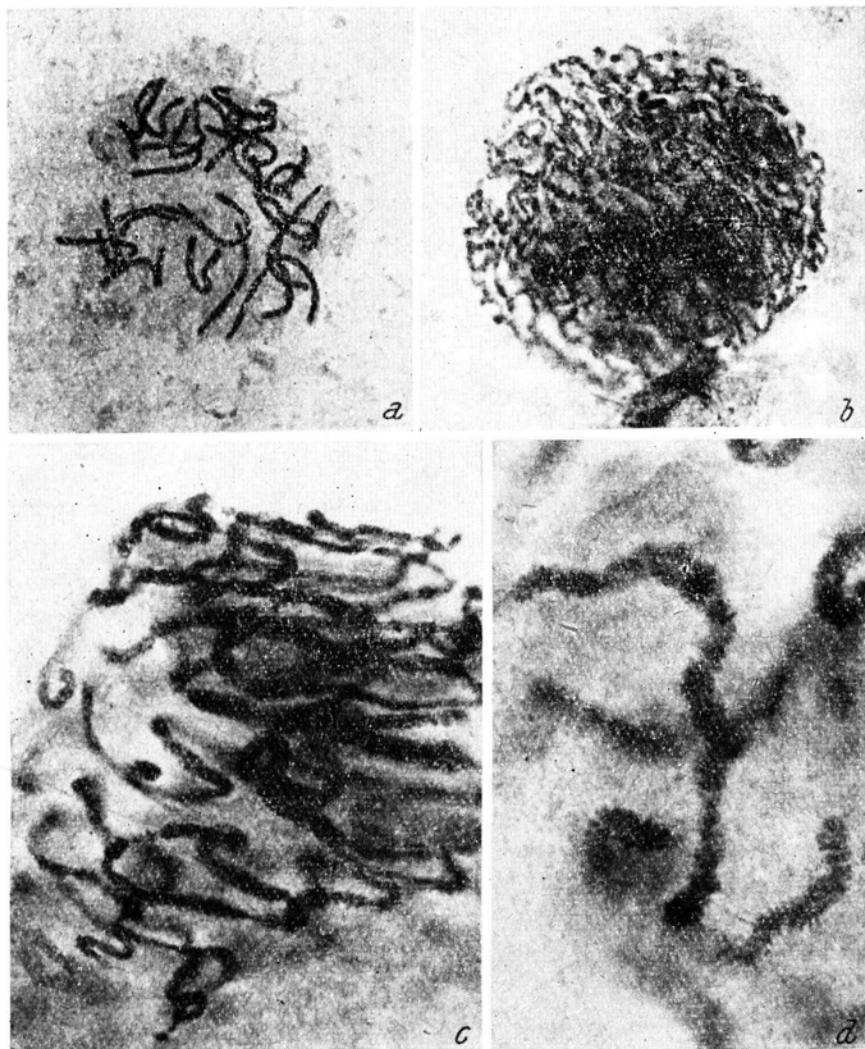
elementów woreczka zalążkowego, pełniących bezpośrednio funkcje troficzne lub pośredniczących w transporcie substancji odżywczych do rozwijającego się zarodka. Poza tym stwierdzono również występowanie chromosomów olbrzymich, jednak w formie niezupełnie typowej, w innych elementach kwiatu, a mianowicie we włoskach pylnikowych *Bryonia dioica* (Hasitschka-Jenschke 1961) oraz w epidermie zewnętrznego integumentu *Melandrium viscosum* (Tschermak-Woess i Hasitschka 1954). Struktury obserwowane w wysoko-poliploidalnych jądrach włosków pylnikowych *Bryonia dioica* zajmują pozycję pośrednią między typowymi roślinami chromosomami olbrzymimi a endochromocentrami. Struktury przypominające chromosomy olbrzymie występują u tego gatunku w liczbie odpowiadającej diploidalnej liczbie chromosomów. Zbudowane są one z długich odcinków zwartej heterochromatyny, która nadaje im charakterystyczny wygląd i w przeciwieństwie do przylegającej do niej luźno zbudowanej heterochromatyny i euchromatyny, wykazuje bardzo nieznaczny wzrost długości w toku poliploidyzacji.

Należy zaznaczyć, że nigdy dotąd nie obserwowano chromosomów olbrzymich w wegetatywnych częściach rośliny, pomimo, że ich jądra mogą osiągać niekiedy wysoki stopień poliploidalności; na przykład w tkance wodnej niektórych sukulentów dochodzą do  $64n$  (Fenzl i Tschermak-Woess 1954, Schlichtinger 1956). W obrębie woreczka zalążkowego występowanie chromosomów olbrzymich nie jest także związane w sposób jednoznaczny z określonym stopniem poliploidalności. U pewnych obiektów np. w suspensorze *Phaseolus* (Nagl 1962) chromosomy te tworzą się dopiero w jądrach, które osiągnęły bardzo wysoki stopień poliploidalności (od około  $256n$ ), podczas gdy u innych, jak w haustorium chalazalnym *Rhinanthus*, czy w aparacie basalnym endospermy *Allium ursinum* (Tschermak-Woess 1957a, Turała 1966) obserwowane były już w jądrach  $12n$ . Tschermak-Woess (1963) wyraża przypuszczenie, że wykształcenie określonych struktur w endopoliploidalnych jądrach tkanek roślinnych nie jest związane ze stopniem poliploidalności, ale z działaniem odpowiednich hormonów, w tym przypadku specjalnych hormonów w obrębie kwiatu. Z pewnością odgrywają tutaj rolę i inne czynniki, gdyż chromosomy olbrzymie występujące w określonych elementach woreczka zalążkowego, są najczęściej tylko jednym z typów strukturalnych jąder endopoliploidalnych. Zróżnicowanie strukturalne takich jąder wyraża się w różnym stopniu spiralizacji i zespolenia endochromosomów w poszczególnych jądrach. Różnice te dają się obserwować nie tylko w materiałach utrwalanych w różnych sezonach wegetacyjnych, czy pochodzących z różnych stanowisk, ale także i w materiałach utrwalanych równocześnie z tego samego stanowiska, a nawet w tkance jednej rośliny. Przyczyny występowania tak dużej zmienności struktur jądrowych w materiale roślinnym nie są dotąd poznane. Procentowy udział jąder z chromosomami olbrzymimi jest różny w różnych obiektach i tak np. w haustorium mikropylarnym *Phlomis viscosa* (Enzenberg 1961) i w suspensorze *Gagea lutea* (Hasitschka-Jenschke 1962) jądra z chromosomami olbrzymimi występują w przewodzie w stosunku do jąder o innych typach struktur, podczas gdy u innych badanych gatunków obserwowane one były tylko sporadycznie.

W aparacie basalnym endospermy *Allium ursinum* (Turała 1966) na około 200 badanych załączków znaleziono tylko 6 jąder z chromosomami olbrzymimi, przy czym 3 jądra, których struktury dawały się analizować, wykazywały różne stopnie poliploidalności. W porównaniu z chromosomami metafazowymi endospermy, chromosomy olbrzymie wykazywały wyraźną budowę chromomerową (Ryc. 2a—d). Jak wynika z wcześniejszych badań Geitlera (1955) w większości jąder endospermy *Allium ursinum*, endomitotycznie powstałe chromosomy siostrzane są silnie zespiralizowane i tworzą luźne pęczki. Rzadko tylko, przy despiralizacji endochromosomów i ścisłym równoległym ich ułożeniu, powstają chromosomy olbrzymie. W antypodach *Clivia miniata* (Tschermak-Woess 1957b) poliploidalne jądra z endochromocentrami i jądra z chromosomami olbrzymimi, jako dwa krańcowe typy strukturalne, nie były od siebie ostro odgraniczone, lecz występowały między nimi liczne typy pośrednie. Chromosomy olbrzymie tego gatunku nie posiadają zwartej heterochromatyny, lecz chromomery w ich obrębie są luźno rozmieszczone, a same chromosomy w sposób zwarty wypełniają przestrzeń jądra.

Jedynymi obiektami, w których chromosomy olbrzymie były wyłącznym typem strukturalnym jąder endopoliploidalnych, są haustorium chalazalne *Rhinanthus* (Tschermak-Woess 1957a, Tschermak-Woess i Hasitschka-Jenschke 1963) i basalna wysoko-poliploidalna część suspensora *Phaseolus coccineus* (Nagl 1962, 1965). W związku z tym obiekty te stanowią dogodny materiał do badań nad roślinnymi chromosomami olbrzymimi. Tschermak-Woess (1957a) przypuszcza, że pewien wpływ na regularność występowania chromosomów olbrzymich u *Rhinanthus* może mieć duża ilość heterochromatyny w jądrach tego gatunku, przyczyniająca się do pozostawiania w łączności chromosomów siostrzanych na całej ich długości. Prawdopodobnie jednak również i inne czynniki warunkujące wydłużenie chromosomów siostrzanych w toku poliploidyzacji są odpowiedzialne za ich ściśle powiązanie w pęczki.

U *Rhinanthus* (Tschermak-Woess 1957a) jądra haustorium chalazalnego osiągają maksymalny stopień poliploidalności 384n. W przeciwieństwie do *Clivia miniata* (Tschermak-Woess 1957b) chromosomy olbrzymie *Rhinanthus* składają się w większości z heterochromatyny i z krótkiego odcinka euchromatynowego (Ryc. 3c—f); rozdział eu- i heterochromatyny odpowiada w przybliżeniu stosunkom panującym w chromosomach mitotycznych. W chromosomach olbrzymich zaznacza się ponadto zróżnicowanie w obrębie heterochromatyny na zwartą część proksymalną i przylegającą do niej część luźną złożoną z chromomerów. Ta ostatnia część obejmuje dłuższy odcinek i przechodzi w strefę euchromatynową. Podobne zróżnicowanie wykazuje heterochromatyna chromosomów olbrzymich u *Phaseolus coccineus* (Nagl 1962). U *Rhinanthus* w chromosomach olbrzymich niektórych jąder 12n i 24n można było stwierdzić występowanie 4 względnie 8 podłużnych elementów zbudowanych z chromomerów; elementy te odpowiadają poszczególnym chromosomom. Charakterystyczne dla *Rhinanthus* jest zachowanie się jąder; ich liczba i wielkość zwiększają się w toku poliploidyzacji jąder haustorium chalazalnego. Równocześnie



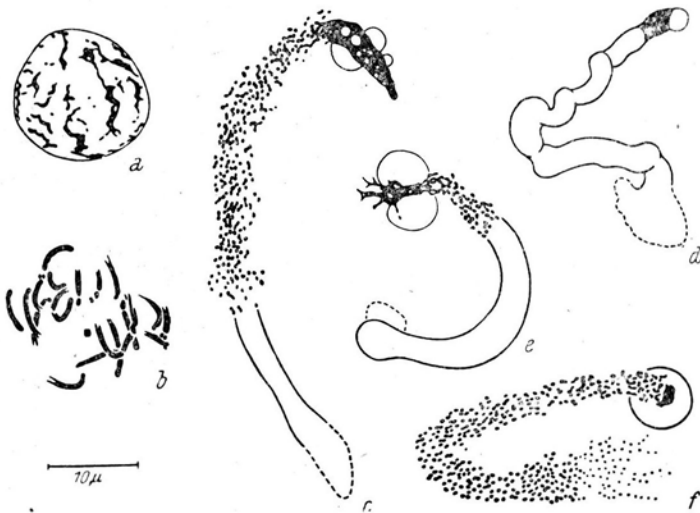
Ryc. 2a-d. *Allium ursinum*. a-triploidalna płytka metafazowa z właściwej endospermy, b-jądro 12n basalnego aparatu endospermy z chromosomami olbrzymimi, c, d-dwa różne fragmenty jądra wyżej poliploidalnego z chromosomami olbrzymimi. Pow. a-c 470 $\times$ , b-1100 $\times$  (wg Turała 1966).

ulega również zwiększeniu liczba chromosomów olbrzymich, które biorą udział w produkowaniu względnie kondensowaniu substancji jąderkowej, z 9 w jądrach triploidalnych (chromosomy SAT) do 17 w jądrach poliploidalnych. W jądrach o najwyższych stopniach poliploidalności prawie wszystkie chromosomy olbrzymie pozostają w kontakcie z jąderkami przylegając do nich odcinkami zbudowanymi ze zwartej heterochromatyny (Ryc. 3c-f).

Niektóre populacje *Rhinanthus serotinus* i *Rh. alectorolophus* (Tschermak-

Woess i Hasitschka-Jenschke 1963) posiadają w kompleksie haploidalnym obok siedmiu chromosomów A, cztery małe chromosomy B. Te ostatnie zachowują się inaczej w procesie poliploidyzacji niż pozostałe chromosomy kompleksu; u *Rh. serotinus* nie tworzą one chromosomów olbrzymich lecz pojedyncze drobne chromocentry.

W odróżnieniu od zwierzęcych chromosomów olbrzymich (Beermann 1962), u roślin pęczki endochromosomów pochodzących z chromosomów homologicznych, nie są połączone parami (nie wykazują tzw. koniugacji somatycznej) lecz występują oddzielnie. Przeto liczba chromosomów olbrzymich u roślin odpowiada w przybliżeniu wyjściowej liczbie chromosomów danej tkanki (liczbie haploidalnej — w antypodach i synergidach, diploidalnej — w suspensorze, triploidalnej — w endospermie i jej utworach). Poza tym chromomery homologiczne w endochromosomach wchodzących w skład jednego roślinnego chromosomu olbrzymiego, najczęściej nie wykazują regularnego ułożenia poprzecznego; dlatego też poprzeczne prążki tak charakterystyczne dla chromosomów olbrzymich *Diptera*, zaznaczają się tylko w niektórych chromosomach olbrzymich u roślin. Na przykład u *Rhinanthus* chromomery

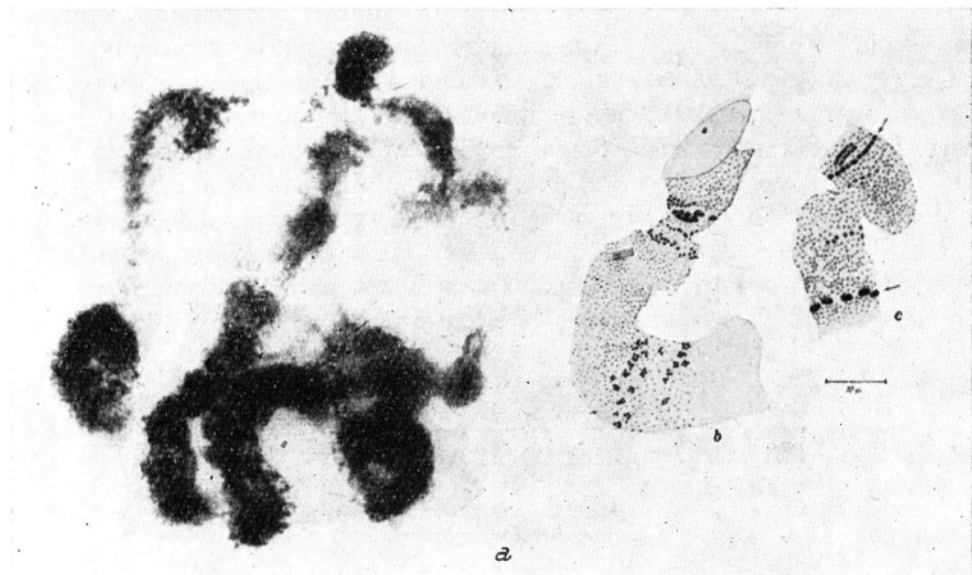


Ryc. 3a-f. *Rhinanthus alectorolophus*. a-triploidalne jądro interfazowe i b-triploidalna profaza z właściwej endospermy, c-f chromosomy olbrzymie z endopoliploidalnych jąder haustorium chalazalnego (wg Tschermak-Woess 1957a z Tschermak-Woess 1963).

w obrębie chromosomu olbrzymiego nie wykazują tendencji do poprzecznego ułożenia, natomiast prążki chromomerów lub zbiorowych chromomerów występują w chromosomach olbrzymich antypod *Aconitum* i suspensora *Phaseolus coccineus* (Tschermak-Woess 1956b, Nagl 1962). Wyraźną prążkową budowę posiadają również struktury chromatynowe, występujące regularnie obok endochromocentrow



w wysokopoliploidalnym jądrze komórki basalnej suspensora *Potamogeton densus* (Hasitschka-Jenschke 1959). Struktury te odpowiadają przypuszczalnie krótkim odcinkom chromosomów olbrzymich. W antypodach kilku gatunków *Aconitum* (Tschermak-Woess 1956b) chromosomy olbrzymie wykazują poprzeczne szeregi chromomerów, zarówno w zwartej jak i w luźno zbudowanej heterochromatynie (Ryc. 4); prowadzi to do powstania prążków heterochromatynowych, występujących w przypadku tego obiektu jednak w sposób nieregularny. W chromosomach olbrzymich *Phaseolus coccineus* (Nagl 1962) obok prążków heterochromatynowych



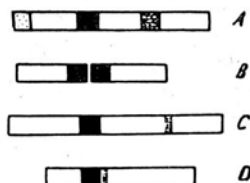
Ryc. 4a-c. *Aconitum ranunculifolium* (a) i *A. variegatum* (b, c). a-jądro z chromosomami olbrzymimi z dwujądrowej antypody, b, c-fragmenty chromosomów olbrzymich; w niektórych miejscach widoczny poprzeczny układ chromomerów. Pow. a-1000 $\times$  (wg Tschermak-Woess 1956b, z Tschermak-Woess 1963).

występują również prążki w obrębie euchromatyny. U tego ostatniego gatunku występowanie niektórych prążków, szczególnie euchromatynowych i wąskich heterochromatynowych, jest cechą zmienną, natomiast inne występują w sposób stały.

Analiza struktury chromosomów olbrzymich u *Phaseolus coccineus* pozwoliła na wyróżnienie poszczególnych ich typów (Nagl 1962, 1965). Na podstawie rozmieszczenia prążków eu- i heterochromatynowych oraz stosunku długości ramion chromosomów, w diploidalnym kompleksie *Phaseolus coccineus* ( $2n = 22$ ) zostały wyodrębnione, obok 2 par chromosomów olbrzymich SAT będących w połączeniu z jąderkiem (względnie jąderkami), 4 pary chromosomów określone jako chromosomy

A, B, C, D (Ryc. 5). U *Thesium alpinum* (Erbrich 1965) w jądrach chalazalnego haustorium endospermowego można było również zidentyfikować większość chromosomów olbrzymich, natomiast u innych badanych gatunków dawały się rozpoznać w poszczególnych jądrach najczęściej tylko chromosomy olbrzymie SAT będące w kontakcie z jąderkiem (względnie jąderkami), co miało miejsce na przykład w aparacie basalnym endospermy *Allium ursinum* (Turała 1966). W poliploidalnych jądrach haustorium *Rhinanthus* (Tschermak-Woess 1957a) niemal wszystkie chromosomy olbrzymie pozostawały w kontakcie z przeważnie licznymi, silnie powiększonymi jąderkami, co dodatkowo utrudniało analizę.

U *Phaseolus coccineus* (Nagl 1962, 1965) identyfikację chromosomów olbrzymich ułatwiał duży współczynnik wydłużania się i wzrostu średnicy chromosomów olbrzymich przy przejściu z jednego stopnia ploidalności do drugiego, przy równoczesnym osiągnięciu bardzo wysokich stopni poliploidalności, które u tego gatunku sięgają do 4096n. Jest to najwyższy znany dotąd u roślin stopień poliploidalności jąder, w których obserwowano chromosomy olbrzymie. Maksymalny stopień wydłużenia chromosomów olbrzymich, wiążącego się z despiralizacją endochromosomów, sięga u *Phaseolus coccineus* do  $25\times$  (współczynnik wydłużenia wynosi średnio 1,6). U innych gatunków roślin maksymalny stopień wydłużenia jest mniejszy i wynosi u *Rhinanthus*  $17\times$ , u *Aconitum*  $10\times$  (Tschermak-Woess 1956b, 1957a), podczas



Ryc. 5. *Phaseolus coccineus*. Schemat rozdziału eu- i heterochromatyny w 4 chromosomach olbrzymich A—D (wg Nagla 1962).

gdy chromosomy olbrzymie gruczołów śliniankowych *Diptera* są około  $100\times$  dłuższe od chromosomów metafazowych. Początkowo przypuszczano, że istnieją bardzo duże różnice w stopniu wydłużenia roślinnych i zwierzęcych chromosomów olbrzymich. Okazało się jednak że współczynnik wydłużenia u *Phaseolus coccineus* jest podobnego rzędu jak u *Diptera*, przy czym jądra gruczołów śliniankowych owadów osiągają znacznie wyższe stopnie poliploidalności, sięgające do około 32000n i dlatego chromosomy olbrzymie *Diptera* dochodzą do tak znacznych rozmiarów.

Obserwacje nad *Phaseolus coccineus* (Nagl 1965) pozwoliły również stwierdzić, że poliploidalne jądra z chromosomami olbrzymimi zachowują się w czasie endomitozy tak, jak jądra endopoliploidalne posiadające inne struktury, mianowicie przechodzą podobne zmiany strukturalne („Zerstäubung“). W jądrach z chromosomami



olbrzymimi zmiany te polegają na przejściu zwartych odcinków heterochromatynowych chromosomów w ugrupowania chromomerów, oraz rozluźnieniu euchromatyny, w obrębie której chromomery zostają równomiernie rozłożone. Równocześnie zaciera się różnica między eu- i heterochromatyną. U *Phaseolus coccineus* szczególnie dobrze stadium to zaznacza się w odcinkach chromosomów SAT, które zwykle wykazują struktury siateczkowate, a w endomitozie tworzą zbiór lub szeregi ostro odgraniczonych chromomerów. Rozmiary chromosomów olbrzymich w czasie endomitozy powiększają się, a same chromosomy wydają się słabiej zabarwione. Stadium to jest krótkotrwałe i po niedługim czasie chromosomy olbrzymie wracają do swej typowej dla jąder metabolicznych postaci. — Tego typu przemiany strukturalne są charakterystyczne dla jąder endopoliploidalnych różnych tkanek roślinnych (Tschermak-Woess i Hasitschka 1953) i stanowią u roślin jedyny dostrzegalny dotąd mikroskopowo obraz procesu endomitozy. W endopoliploidalnych jądrach tkanek zwierzęcych obrazy takie nie były dotąd obserwowane.

Stosunkowo rzadkie i niestałe występowanie chromosomów olbrzymich u roślin, jako jednego z typów strukturalnych jąder endopoliploidalnych oraz osiąganie niższych stopni poliploidalności i w związku z tym mniejszych rozmiarów, czynią badania nad roślinnymi chromosomami olbrzymimi trudniejsze od podobnych badań na materiale zwierzęcym. Być może dlatego te ciekawe struktury pozostawały u roślin tak długo nie zbadane i dopiero w ostatnich latach znalazły się w centrum zainteresowania anatomii kariologicznej.

Kierownikowi Katedry Anatomii i Cytologii Roślin U. J., Doc. Dr Eugenii Pogan serdecznie dziękuję za krytyczne uwagi i okazane zainteresowanie w czasie przygotowania niniejszego artykułu.

Katedra Anatomii i Cytologii Roślin  
Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków

#### LITERATURA

- Beermann W. 1962. Riesenchromosomen. Protoplasmatologia VI. Springer-Verlag, Wien.
- Enzenberg U. 1961. Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Öst. Bot. Zeit. 108, 245—285.
- Erbrich P. 1965. Über Endopolyploidie und Kernstrukturen in Endospermhaustorien. Öst. Bot. Zeit. 112, 197—262.
- Fenzl E. und Tschermak-Woess E. 1954. Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. Öst. Bot. Zeit. 101, 140—164.
- Gajewski W. 1955. Endomitoza. Kosmos 5, 682—690.
- Geitler L. 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia VI. 1—89.
- Geitler L. 1955. Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. Öst. Bot. Zeit. 102, 460—475.
- Geitler L. 1965. Riesenchromosomen bei Pflanzen. Forsch. u. Fortschr. 39, 295—298.
- Håkansson A. 1957. Notes on the giant chromosomes of *Allium nutans*. Bot. Not. (Lund) 110, 196—200.
- Hasitschka G. 1956. Bildung von Chromosomenbündeln nach Art der Speicheldrüsenchromosomen und

- andere Struktureigentümlichkeiten in den endopolyploiden Riesenkernen der Antipoden von *Papavere rhoeas*. Chromosoma 8, 87—113.
- Hasitschka-Jenschke G. 1958. Zur Karyologie der Samenanlage dreier *Allium*-Arten. Öst. Bot. Zeit. 105, 71—82.
- Hasitschka-Jenschke G. 1959. Bemerkenswerte Kernstrukturen im Endosperm und im Suspensor zweier *Helobiae*. Öst. Bot. Zeit. 106, 301—314.
- Hasitschka-Jenschke G. 1961. Das Längenverhältnis der eu- und heterochromatischen Abschnitte riesenchromosomenartiger Bildungen verglichen mit dem der Prophasechromosomen bei *Bryonia dioica*. Chromosoma 12, 466—483.
- Hasitschka-Jenschke G. 1962. Notizen über endopolyploide Kerne im Bereich der Samenanlage von Angiospermen. Öst. Bot. Zeit. 109, 125—137.
- Nagl W. 1962. Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme. Öst. Bot. Zeit. 109, 431—494.
- Nagl W. 1965. Die SAT-Riesenchromosomen der Kerne des Suspenders von *Phaseolus coccineus* und ihr Verhalten während der Endomitose. Chromosoma 16, 511—520.
- Pogan E. 1964. Z zagadnień anatomii kariologicznej. Wiad. Bot. 8, 27—40.
- Schlichtinger F. 1956. Karyologische Untersuchungen an endopolyploiden Chromozentrenkernen von *Gibbaeum heathii* im Zusammenhang mit der Differenzierung. Öst. Bot. Zeit. 103, 485—528.
- Tschermak-Woess E. 1956a. Karyologische Pflanzenanatomie. Protoplasma 46, 798—834.
- Tschermak-Woess E. 1956b. Notizen über die Riesenkernkerne und „Riesenchromosomen“ in der Antipoden von *Aconitum*. Chromosoma 8, 114—134.
- Tschermak-Woess E. 1957a. Über das regelmässige Auftreten von „Riesenchromosomen“ im Chalazahaustorium von *Rhinanthus*. Chromosoma 8, 523—544.
- Tschermak-Woess E. 1957b. Über Kernstrukturen in den endopolyploiden Antipoden von *Clivia miniata*. Chromosoma 8, 637—649.
- Tschermak-Woess E. 1963. Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren. Protoplasmatologia V. Springer-Verlag, Wien.
- Tschermak-Woess E. und Hasitschka G. 1953. Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. Chromosoma 5, 574—614.
- Tschermak-Woess E. und Hasitschka G. 1954. Über die endomitotische Polyploidisierung im Zuge der Differenzierung von Trichomen und Trichozyten bei Angiospermen. Öst. Bot. Zeit. 101, 77—117.
- Tschermak-Woess E. und Hasitschka-Jenschke G. 1963. Das Verhalten von B-Chromosomen besonderer Ausbildung in den endopolyploiden Riesenkernen des chalazalen Endospermshaustorium von *Rhinanthus*. Öst. Bot. Zeit. 110, 468—480.
- Turała K. 1966. Strukturen endopolyploider Kerne im Bereich der Samenanlage einiger Monocotylen. Öst. Bot. Zeit. 113, 529—541.