

KRYSTYNA TURAŁA-SZYBOWSKA

ENDOPOLIPLOIDALNOŚĆ I JEJ ZNACZENIE W RÓŻNICOWANIU

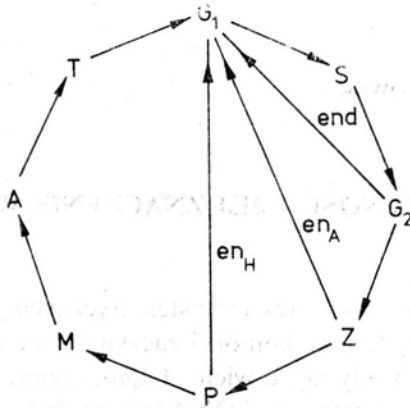
Cechą charakterystyczną komórek merystematycznych jest ich zdolność do odbywania cykli mitotycznych. Gdy komórki zaczynają różnicować się, zwykle ztracają tę zdolność, choć niekiedy np. u wielu *Angiospermae*, pomimo braku podziałów mitotycznych mogą nadal syntetyzować DNA i pomnażać swoją liczbę chromosomów w obrębie jądra komórkowego w trakcie endocykliów (Nagl 1976a). Te ostatnie obejmują procesy endomitozy oraz endoreduplikację i prowadzą do endopoliploidalności (Geitler 1953, Tschermak-Woess 1971, 1973, Nagl 1976a, b, Turała-Szybowska 1974), stanowiącej dobrze utrwaloną genetycznie formę somatycznej poliploidalności.

Różnica między cyklem endomitotycznym i endoreduplikacją jest natury morfologicznej (Nagl 1976a, b): polega ona na tym, że w cyklu endomitotycznym zachodzą mniej lub bardziej wyraźne przemiany strukturalne chromosomów, przypominające przemiany w mitozie. Natomiast w endoreduplikacji brak jest takich przemian a w cyklu jądrowym fazy endo-S i endo-G następują po sobie (Fig. 1).

Należy dodać, że endoreduplikacja w typowej swej postaci zachodząca w gruczołach śliniankowych larw *Diptera*, wyjątkowo tylko obserwowana była u roślin (Lit. u Nagla 1976a). W literaturze botanicznej najczęściej spotyka się termin „endoreduplikacja” dla określenia poliploidyzacji w sensie ogólnym, wtedy gdy trudno jest prześledzić procesy do niej prowadzące, a więc podać drogę jej powstania (związaną z procesami endomitozy lub z tworzeniem jąder restytucyjnych w trakcie zahamowanych mitoz). Występowanie mitoz z diplo- czy quadruplo-chromosomami nie wskazuje jeszcze na drogę poliploidyzacji, ale na poliploidyzację jako taką. Obszerniejsze wyjaśnienie terminologiczne cykli jądrowych prowadzących do somatycznej poliploidalności podał Nagl (1972a, s. 99).

D'Amato i jego współpracownicy (D'Amato 1964, 1965) pod pojęciem endoreduplikacji ujmują proces endomitozy (Geitler 1953, Tschermak-Woess 1971). Jest to o tyle zrozumiałe, że u *Angiospermae* endomitoza przebiega w sposób mało uchwytny i jedynym morfologicznym jej wyrazem jest stadium rozpylenia substancji chromatynowej jądra (Tschermak-Woess i Hasitschka 1953). Stadium rozpyle-

nia obserwowane również w przebiegu profazy mitotycznej, jest bardziej wyraźne w jądrach chromocentrowych, natomiast często trudne do zidentyfikowania u obiektów roślinnych posiadających inną strukturę jąder (Tschermak-Woess 1963). Roślinna forma endomitozy charakteryzuje się zatem skróceniem cyklu jądrowego do bardzo wczesnych stadiów profazy (Ryc. 1).



Ryc. 1. Rysunek schematyczny cyklu mitotycznego i endocyklów. G_1 — stadium pre-syntetyczne; S — okres syntezy DNA; G_2 — stadium post-syntetyczne; Z — stadium rozpylenia („Zerstäubung”) bardzo wczesnej profazy; P — profaza; M — metafaza; A — anafaza; T — telofaza; end — endoreduplikacja; en_A — endomitoza typu Angiospermae; en_H — endomitoza typu Heteroptera (wg Nagla 1970c, częściowo zmienione).

Odmienne niż u *Angiospermae* przebiega cykl endomitotyczny u niektórych owadów z grupy *Heteroptera* (Ryc. 1), gdzie zachodzi kondensacja chromosomów a w jądrach będących w toku endomitozy można wyodrębnić poszczególne stadia: endo-profazę, endo-metafazę i endo-anafazę (Geitler 1953).

Dla niektórych roślin niższych i licznych tkanek wielu *Angiospermae* endopoliploidyzacja nie jest wyjątkiem ale regułą w procesie różnicowania komórek. W pewnych grupach systematycznych jest ona bardzo rozpowszechniona. Buterfass (wg Nagla 1976b) stwierdził, że u buraka cukrowego ok. 80% komórek somatycznych jest endopoliploidalnych. Chociaż endopoliploidalność była opisywana niemal we wszystkich tkankach *Angiospermae* (Geitler 1953, Tschermak-Woess 1956a, 1971, Pogan 1964, D'Amato 1965, Nagl 1976a), najwyższe jej stopnie znajduwane były w obrębie zalążka i w galasach (Tabela I). Ponieważ większość komórek z jądrami wysokopoliploidalnymi pełni funkcje odżywcze lub wydzielnicze, można wnioskować o funkcjonalnym znaczeniu endopoliploidalności. Na tej drodze, na skutek podwyższenia ilości DNA w obrębie jądra, osiągnany jest wyższy stopień aktywności syntetycznej komórki. Komórki o jądrach endopoliploidalnych charakteryzują się zwiększeniem swych rozmiarów oraz powiększeniem jąder i jąderek. Często tworzą się dodatkowe jąderka (Tschermak-Woess i Enzenberg-Kunz 1965, Turała 1966b, Nagl 1973a). Zmiany zachodzą również na poziomie ultrastruktury: jądra obserwowane w mikroskopie elektronowym posiadają płatowaty

zarys a cytoplazma wykazuje dużą ilość ribosomów, które często skupiają się w poliosomy. Rozbudowie ulega także retikulum endoplazmatyczne (Schulz i Jensen 1969, Schnepf i Nagl 1970, Barlow i Sargent 1975, Turała-Szybowska 1975). Te cechy ultrastruktury wskazują także na dużą aktywność metaboliczną komórek endopoliploidalnych.

Dalszą korzyścią endomitozy jest to, że na skutek braku spiralizacji i segregacji chromosomów zachowana jest ciągłość transkrypcji i syntezy białka, co umożliwia nieprzerwany bieg różnicowania. Ma to ważne znaczenie szczególnie w przypadku tkanek aktywnych przez krótki okres rozwoju ontogenetycznego, u których istotną sprawą jest szybkość różnicowania. Należy tu między innymi: tapetum pylnikowe, suspensor, haustoria endospermowe, antypody.

Należy podkreślić, że pomimo że podwyższenie stopnia ploidalności w tkankach niektórych roślin może być wynikiem zakłóconych mitoz (Tschermak-Woess 1973, Nagl 1976a), endopoliploidalność jako proces bardziej ustabilizowany genetycznie a więc mniej podatny na zakłócenia oraz szerzej rozpowszechniony, odgrywa większe znaczenie w różnicowaniu tkanek *Angiospermae*. Na drodze cyklów endomitotycznych osiągnięte są też znacznie wyższe stopnie ploidalności (Tabela I), niż na drodze restytucji czy fuzji grup chromosomowych, gdzie maksymalny stopień poliploidalności podany był dla antypod *Ammophila arenaria* i wynosił $256n$ (Kubiś 1968).

TABELA

Przykłady wysokich stopni endopoliploidalności u *Angiospermae*

Stopień ploidalności	Gatunek	Tkanka	Autor
1024 n	<i>Scilla bifolia</i>	suspensor	Nagl 1976e
1024 n	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	suspensor	Bohdanowicz 1973
1536 n	<i>Melampyrum pratense</i>	haustorium endospermowe	Erbrich 1965
1536 n	<i>Plantago atrata</i>	haustorium endospermowe	Czapska-Dziekanowska 1965
3072 n	<i>Echinocystis lobata</i>	endosperma	Turała 1966a
4096 n	<i>Scilla bifolia</i>	elajosom	Speta 1972
4096 n	<i>Poa nemoralis</i>	tkanka odżywcza galasa	Hesse 1969
4096 n	<i>Phaseolus vulgaris</i>	suspensor	Nagl 1962
8192 n	<i>Phaseolus coccineus</i>	suspensor	Brady 1973
24576 n	<i>Arum maculatum</i>	haustorium endospermowe	Erbrich 1965

Stwierdzono, że gatunki (względnie wyższe taksony), u których obserwowano różnicowanie się tkanek na drodze endocyklów, posiadają pewną wspólną cechę: oznaczają się niską ilością jądrowego (podstawowego) DNA. W związku z tym Nagl (1976c) wysunął hipotezę, że endopoliploidalność stanowi pewne ewolucyjne rozwiązanie, które w rozwoju ontogenetycznym rekompensuje powstały w toku filogenezy brak odpowiedniego poziomu DNA, potrzebnego dla utrzymania określonego stanu funkcjonalnego danej tkanki.

Na uwagę zasługuje jeszcze rozpatrzenie relacji między somatyczną (ontogenetyczną) poliploidalnością a poliploidalnością generatywną. Pewne światło rzucają tu badania Titzza (1965) nad różnicowaniem się tkanek w obrębie dwóch lub trzech cytotypów jednego gatunku. Okazuje się, że u nielicznych roślin cytotypy o niższym stopniu ploidalności odbywają więcej cykli endomitotycznych, niż cytotypy o stopniu ploidalności wyższym, np. w epidermie pędu *Arenaria ciliata* L. s.-1. w cytotypie 4x osiągnięty jest stopień ploidalności 16n, natomiast w cytotypie 8x, stopień ploidalności 8n. W liczniejszych jednak przypadkach badanych przez tego autora (Titz 1965) w obu cytotypach ilość fal endomitotycznych w obrębie jednej tkanki jest równa. Zatem nie ma ścisłej zależności między stopniem generatywnej poliploidalności a poliploidalnością osiąganą w toku ontogenezy.

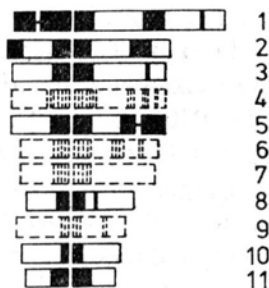
Jądra endopoliploidalne najczęściej odbiegają swą strukturą od struktury jąder o wyjściowym stopniu ploidalności i często charakteryzują się dużą jej różnorodnością (Tschermak-Woess 1963). Najbardziej charakterystycznymi i niezwykle interesującymi strukturami są chromosomy olbrzymie (politeniczne) obserwowane u roślin prawie wyłącznie w obrębie zalążka (Tabela II). Jądra politeniczne będące szcze-

TABELA II

Występowanie chromosomów olbrzymich u roślin

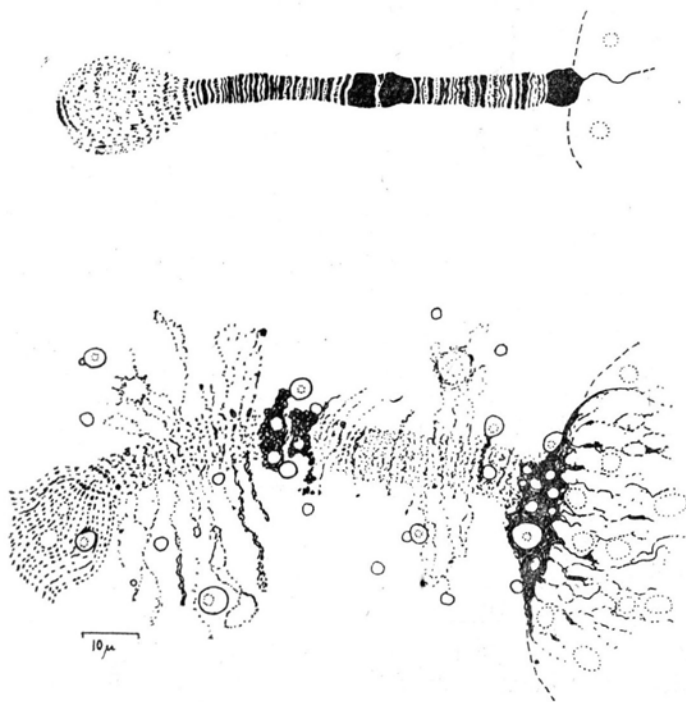
Tkanka	Gatunek	Autor
Antypody	<i>Aconitum</i> (3 gatunki)	Tschermak-Woess 1956b
	<i>Clivia miniata</i>	Tschermak-Woess 1957b
	<i>Papaver rhoeas</i>	Hasitschka 1956
	<i>Triticum durum</i>	Ivanovskaya 1973
Synergidy	<i>Allium ursinum</i>	Hasitschka-Jenschke 1957
	<i>Phaseolus coccineus</i>	Nagl 1962
<i>Phaseolus vulgaris</i>		Nagl 1969
Suspensor	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Bohdanowicz 1973
	<i>Tropaeolum maius</i>	Nagl 1976d
Endosperma	<i>Allium ursinum</i>	Geitler 1955, Turała 1966b
	<i>Bryonia dioica</i>	Turała-Szybowska 1974
Haustoria endospermowe	<i>Rhinanthus</i> (3 gatunki)	Tschermak-Woess 1957a, 1967
	<i>Thesium alpinum</i>	Erbrich 1965
Elajosom	<i>Scilla bifolia</i>	Speta 1972
Włoski pylnikowe	<i>Bryonia dioica</i>	Tschermak-Woess i Hasitschka 1954, Hasitschka-Jenschke 1961, Barlow 1975

gólnym typem jąder endopoliploidalnych są niezwykle dogodnym obiektem badań nad strukturą i aktywnością chromosomów (Nagl 1962 i prace późniejsze, Geitler 1965, Turała 1969). Materiał roślinny przedstawia jednak pewne trudności związane z tym, że jądra politeniczne występują najczęściej obok jąder wykazujących inne struktury a endochromosomy w obrębie pęczka są mniej ściśle ze sobą zespolone niż u *Diptera*, stąd prążkowanie jest słabiej zaznaczone. Chromosomy olbrzymie



Ryc. 2. Idiogram chromosomów politenicznych *Phaseolus coccineus*; linią przerywaną zaznaczone są chromosomy, których nie można odróżnić w każdej komórce suspensora (wg Nagla 1967).

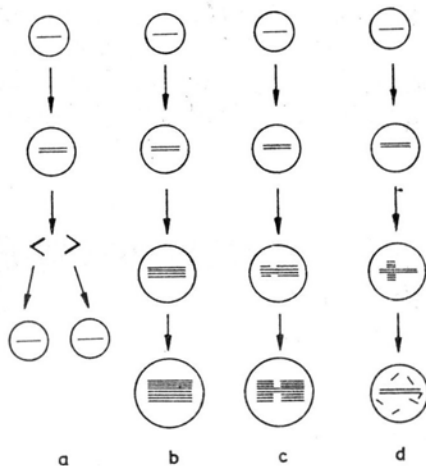
występują stale na pewnym szczeblu ploidalności, w jądrach suspensora *Phaseolus coccineus* i *Ph. vulgaris*. U tych gatunków jądra politeniczne osiągają wysokie stopnie ploidalności a chromosomy olbrzymie posiadają stosunkowo wyraźne prążki, dlatego obiekty te stanowią w chwili obecnej najdogodniejszy materiał dla studiów politenii u roślin. Dla *Phaseolus coccineus* ($2n = 22$) opracowany też został idiogram chromosomów olbrzymich (Nagl 1962, 1967, Ryc. 2). Identyfikacja chromosomów w poszczególnych jądrach politenicznych nie jest jednak łatwa ze względu na dużą zmienność chromosomów zależnie od stanu funkcjonalnego. W chromosomach



Ryc. 3. *Phaseolus coccineus*. Rysunek fragmentu jąderka (na prawo) i przylegającego do niego V chromosomu politenicznego: góra — chromosom w temperaturze niskiej 8—12°C, dół — chromosom po podwyższeniu temperatury do 27°C (wg Nagla 1970a).

olbrzymich *Phaseolus coccineus* i *Ph. vulgaris* (Nagl 1967, 1970a) oraz *Thesium alpinum* (Erbrich 1965) obserwowano „puffs”, pierścienie Balbianiego i stan szczoteczkowy, struktury dobrze znane wcześniej z materiału zwierzęcego. Badania eksperymentalne ostatnich lat (Nagl 1970a, b, c, 1973b, 1974, Avanzi et al. 1972) rzucają światło na te zagadnienia. Obok czynnika genetycznego stwierdzono wpływ warunków zewnętrznych (Ryc. 3) i regulatorów wzrostu na aktywność jąder politeicznych i morfologię chromosomów. W odpowiednich warunkach temperatury, długości dnia itp. chromosomy olbrzymie wykazują budowę chromomerową charakterystyczną dla stanu aktywnego, a w partiach heterochromatynowych wytwarzają dodatkowe jąderka. Natomiast niekorzystne warunki powodują inaktywację i wystąpienie wyraźnych prążków (Ryc. 3). Regulujący wpływ mają również substancje wzrostowe. Badania nad chromosomami olbrzymimi mają szerszy aspekt; dotyczą regulacji aktywności genetycznej w ontogenezie (Olszewska 1971).

Obok cykli z całkowitą replikacją DNA, w jądrach może zachodzić niekiedy częściowa synteza DNA (Ryc. 4). Jeżeli większość genomu jest replikowana w okresie



Ryc. 4. Zachowanie się jąder w okresie różnicowania komórki (kreska w jądrze oznacza diploidalny kompleks chromosomowy); a — cykl mitotyczny, w wyniku którego powstają dwa jądra diploidalne o identycznych genomach; b — cykl endomitotyczny prowadzący do powstania jądra endopoliploidalnego o podwyższonej liczbie chromosomów; c — niepełna replikacja (większość genomu ulega replikacji, a tylko w nieznacznej jego części replikacja nie zachodzi); d — amplifikacja DNA (tylko część genomu ulega replikacji), (wg Nagla 1976b).

endo-S, a tylko nieduża jego część nie ulega replikacji (przeważnie dotyczy to heterochromatyny lub satelitarnego DNA), mówi się o niepełnej replikacji („underreplication”). Natomiast w przypadku, gdy w obrębie genomu tylko krótki odcinek DNA ulega replikacji, ma się do czynienia z amplifikacją DNA czyli dodatkową replikacją („DNA amplification” = „extrareplication”). Cechą charakterystyczną niepełnej replikacji jest jej nieodwracalność, podczas gdy amplifikacja ma charakter przejściowy.

Zróznicowana replikacja opisana była początkowo na materiale zwierzęcym;

niezupełną replikację podano dla licznych komórek somatycznych owadów, natomiast amplifikację DNA obserwowano głównie w oocytach płazów i w gruczolach śliniankowych owadów (Lit. u Nagla 1976a). Dopiero w ostatnich latach oba te procesy stwierdzone zostały również u roślin.

W materiale roślinnym niezupełna replikacja wykazana została m. inn. w epikotyli *Pisum*, w dojrzewających owocach *Cucurbitaceae* oraz w jądrach politenicznych suspensora *Phaseolus* (cyt. wg. Nagla 1976a) i *Tropaeolum maius* (Nagl 1976d, Nagl et al. 1976). U *Tropaeolum maius* obok jąder politenicznych bogatych w heterochromatynę, występują jądra słabo barwiące się. Ilość DNA w tych jądrach jest niska, a heterochromatyna najczęściej nie ulega replikacji.

Najbardziej charakterystyczne przykłady amplifikacji DNA znaleziono w suspensorze *Phaseolus* (Avanzi et al. 1972) i w komórkach mięksiszowych bulwek pedowych *Cymbidium* (Nagl 1972b, Schweizer i Nagl 1976). U tego ostatniego obiektu, jądra, w których stwierdzono dodatkową replikację, posiadały bardzo znaczną ilość substancji heterochromatynowej; w niektórych jądrach jej ilość odpowiadała stopniowi ploidalności 1024 C*, podczas gdy euchromatyna była na poziomie 32C (Nagl 1972b, Schweizer i Nagl 1976).

Endocykle w porównaniu do cyklu mitotycznego stanowią bardziej ekonomiczne rozwiązanie w gospodarce komórki będącej na określonym etapie rozwoju i różnicowania (Ryc. 1). Podczas endomitozy u *Angiospermae* i endoreduplikacji, w fazie S cyklu jądrowego zachodzi synteza DNA, natomiast brak jest spiralizacji i ruchu anafazowego chromosomów, nie ma też tworzenia wrzeciona a także zaniku oraz odbudowy błony jądrowej. Komórka koncentruje się na wykonywaniu funkcji specyficznej dla danej tkanki (Nagl 1976a).

Cykle jądrowe ze zróżnicowaną replikacją DNA można rozumieć jako dalszą redukcję endocykłów, co stanowi dalszą adaptację w ekonomicie syntezy DNA potrzebnego do rozwoju i różnicowania.

Zakład Cytologii i Embriologii Roślin
Instytutu Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie

LITERATURA

- Avanzi S., Durante M., Cionini P. G. and D'Amato F. 1972. Cytological localization of ribosomal cistrons in polytene chromosomes of *Phaseolus coccineus*. *Chromosoma* 39, 191—203.
- Barlow P. W. 1975. The polytene nucleus of the giant hair cell of *Bryonia* anthers. *Protoplasma* 83, 339—349.
- Barlow P. W. and Sargent J. A. 1975. The ultrastructure of the hair cells on the anther of *Bryonia dioica*. *Protoplasma* 83, 351—364.
- Bohdanowicz J. 1973. Karyological anatomy of the suspensor in *Alisma L. 1. Alisma plantago-aquatica*. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 16, 235—246.
- Brady T. 1973. Cytological studies on the suspensor polytene chromosomes of *Phaseolus*: DNA content and synthesis, and the ribosomal cistrons. *Caryologia Suppl.* 25, 233—259.

* C — ilość DNA w haploidalnym kompleksie chromosomowym.

- Czapska-Dzieskanowska D. 1965. Studies in the mode of reproduction and the differentiation of the endosperm of *Plantago atrata* var. *carpatica*. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 8, 101—112.
- D'Amato F. 1964. Nuclear changes and their relationships to histological differentiation. Caryologia 17, 317—325.
- D'Amato F. 1965. Endopolyploidy as a factor in plant tissue development. Proc. Int. Conf. on Plant Tissue Culture, Berkeley, 449—462.
- Erbrich P. 1965. Über Endopolyploidie und Kernstrukturen in Endospermhaustorien. Öst. Bot. Zeit. 112, 197—262.
- Geitler L. 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia VIC, Springer, Wien
- Geitler L. 1955. Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. Öst. Bot. Zeit. 102, 460—475.
- Geitler L. 1965. Riesenchromosomen bei Pflanzen. Forsch. Fortschr. 39, 295—298.
- Hasitschka G. 1956. Bildung von Chromosomenbündeln nach Art der Speicheldrüsenchromosomen, spiralisierte Ruhekernechromosomen und andere Struktureigentümlichkeiten in den endopolyploiden Riesenkernen der Antipoden von *Papaver rhoeas*. Chromosoma 8, 87—113.
- Hasitschka-Jenschke G. 1957. Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden. Öst. Bot. Zeit. 104, 1—24.
- Hasitschka-Jenschke G. 1961. Die Längenverhältnis der eu- und heterochromatischen Abschnitte riesenchromosomenartiger Bildungen verglichen mit dem der Prophasechromosomen bei *Bryonia dioica*. Chromosoma 12, 466—483.
- Hesse M. 1969. Anatomische und karyologische Untersuchungen an der Galle von *Mayetiola poae* auf *Poa nemoralis*. Öst. Bot. Zeit. 117, 411—425.
- Ivanovskaya H. V. 1973. Functional morphology of polytene chromosomes of wheat antipodal cells. Citologija 15, 1445—1452.
- Kubieñ E. 1968. Cytological processes during the development of antipodals in *Ammophila arenaria* Link. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 11, 21—29.
- Nagl W. 1962. Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme Öst. Bot. Zeit. 109, 431—494.
- Nagl W. 1967. Die Riesenchromosomen von *Phaseolus coccineus*: Baueigentümlichkeiten, Strukturmodifikationen, zusätzlichen Nucleolen und vergleich mit den mitotischen Chromosomen. Öst. Bot. Zeit. 114, 171—182.
- Nagl W. 1969. Banded polytene chromosomes in the legume *Phaseolus vulgaris*. Nature 221, 70—71.
- Nagl W. 1970a. Differentielle RNS-Synthese an pflanzlichen Riesenchromosomen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 83, 301—309.
- Nagl W. 1970b. Temperature-dependent functional structures in the polytene chromosomes of *Phaseolus* with special reference to the nucleolus organizers. J. Cell Sci. 6, 87—107.
- Nagl W. 1970c. Inhibition of polytene chromosomes formation in *Phaseolus* by polyploid mitoses. Cytologia 35, 252—258.
- Nagl W. 1972a. Chromosomen. Struktur, Funktion und Evolution, Goldmann, München.
- Nagl W. 1972b. Evidence of DNA amplification in the orchid *Cymbidium* in vitro. Cytobios 5, 145—154.
- Nagl W. 1973a. Origin and fate of the micronuclei in the giant cells of the *Phaseolus* suspensor. The Nucleus 16, 100—109.
- Nagl W. 1973b. Photoperiodic control activity of the suspensor polytene chromosomes in *Phaseolus vulgaris*. Z. Physiol. 70, 350—357.
- Nagl W. 1974. The *Phaseolus* suspensor and its polytene chromosomes. Z. Pflanzenphysiol. 73, 1—44.
- Nagl W. 1976a. Zellkern und Zellzyklen. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Nagl W. 1976b. Nuclear organization. Ann. Rev. Plant Physiol. 27, 39—69.
- Nagl W. 1976c. DNA endoreduplication and polyteny understood as evolutionary strategies. Nature 261, 614—615.
- Nagl W. 1976d. Early embryogenesis in *Tropaeolum maius* L. Plant Science Letters 7, 1—6.
- Nagl W. 1976e. The polytenic antipodal cells in *Scilla bifolia*: DNA replication pattern and possibility of nucleolar DNA amplification. Cytophysiologie 14, 165—170.

- Nagl W., Peschke C. and Van Gysegheem R. 1976. Heterochromatin underreplication in *Tropaeolum* embryogenesis. *Naturwiss.* 63, 198—199.
- Olszewska M. 1971. *Cytologia roślin*, PWN Warszawa.
- Pogan E. 1964. Z zagadnień anatomii kariologicznej. *Wiad. Bot.* 8, 27—40.
- Schnepf E. and Nagl W. 1970. Über einige Strukturbesonderheiten der Suspensorzellen von *Phaseolus vulgaris*. *Protoplasma* 69, 133—143.
- Schulz S. P. and Jensen W. A. 1969. *Capsella* embryogenesis: The suspensor and the basal cell. *Protoplasma* 67, 139—163.
- Schweizer D. and Nagl W. 1976. Heterochromatin diversity in *Cymbidium* and its relationship to differential DNA replication. *Exp. Cell Res.* 98, 411—423.
- Speta F. 1972. Entwicklungsgeschichte und Kariologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. *Naturkundl. Jahrb. Linz*, 9—65.
- Titz W. 1965. Vergleichende Untersuchungen über den Grad der somatischen Polyploidie an der nahe verwandten diploiden und polyploiden Sippen einschliesslich der Cytologie von Antipoden. *Öst. Bot. Zeit.* 112, 101—172.
- Tschermak-Woess E. 1956a. Karyologische Pflanzenanatomie, *Protoplasma* 46, 798—834.
- Tschermak-Woess E. 1956b. Notizen über die Riesenkerne und „Riesenchromosomen“ in den Antipoden von *Aconitum*. *Chromosoma* 8, 114—134.
- Tschermak-Woess E. 1957a. Über das regelmässige Auftreten von „Riesenchromosomen“ im Chalazalhaustorium von *Rhinanthus*. *Chromosoma* 8, 523—544.
- Tschermak-Woess E. 1957b. Über die Kernstrukturen in den endopolyploiden Antipoden von *Clivia miniata*. *Chromosoma* 8, 637—649.
- Tschermak-Woess E. 1963. Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren. *Protoplasmatologia VI/1*, Springer, Wien und New York.
- Tschermak-Woess E. 1967. Der eigenartige Verlauf der I meiotischen Prophase von *Rhinanthus*, die Riesenchromosomen und das besondere Verhalten der kurzen Chromosomen in Mitose, Meiose und hochendopolyploiden Kernen. *Caryologia* 20, 135—152.
- Tschermak-Woess E. 1971. Endomitose in: *Handbuch der Allgemeinen Pathologie*, Altmann, Berlin, Heidelberg, New York.
- Tschermak-Woess E. 1973. Somatische Polyploidie bei Pflanzen. *Gustav Fischer Verlag*.
- Tschermak-Woess E. und Enzenberg-Kunz U. 1965. Die Struktur der hochendopolyploiden Kerne im Endosperm von *Zea mays*, das auffalende Verhalten ihrer Nukleolen und ihr Endopolyploidiegrad. *Planta* 64, 149—169.
- 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. *Österr. Bot. Zeit.* 101, 79—117.
- Turała K. 1966a. Endopolyploidie im Endosperm von *Echinocystis lobata*. *Österr. Bot. Zeit.* 113, 235—244.
- Turała K. 1966b. Strukturen endopolyploider Kerne im Bereich der Samenanlage einiger Monocotyledonen. *Österr. Bot. Zeit.* 113, 529—541.
- Turała K. 1969. Chromosomy olbrzymie u roślin. *Wiad. Bot.* 13, 33—42.
- Turała-Szybowska K. 1974a. Karyological anatomy of the endosperm of *Bryonia dioica* and *Cucurbita pepo*. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 17, 75—90.
- Turała-Szybowska K. 1974b. Z ostatnich badań nad endomitozą u Angiospermae. *Wiad. Bot.* 18, 47—53.
- Turała-Szybowska K. 1975. Ultrastructure of the endosperm of *Echinocystis lobata* (*Cucurbitaceae*) at the cellular stage. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 18, 27—39.