

Über das Wachstum von Endosperm, Embryo und Samenanlagen von *Vitis vinifera*

H.-H. KASSEMAYER und G. STAUDT

Growth and development of endosperm, embryo and ovules of *Vitis vinifera*

S u m m a r y . — In ovaries and young grape berries of defined age, referring to the day of anthesis as day 0, the development of endosperm, embryos and ovules of the cvs. Weisser Burgunder and Gewürztraminer were investigated over two years.

In both years the mitotic cycle of the zygotes lasted about 20 d, without any dependence to different weather conditions. After cytokinesis of the zygote, the development of the embryo started with an enhanced cell division rate, passing through five steps of divisions within 3 d. The primary endosperm nucleus, however, began dividing already 2 d after fertilization, i.e. 3 d after anthesis and after it had moved to the center of the embryo sac. At first the endosperm showed free caryokineses, all the nuclei dividing simultaneously every 3—4 d. Compared with the volume of the nuclei of the adjacent nucellus cells, the endosperm nuclei can be considered polyploid. Shortly before formation of the proembryo, 20—21 d after anthesis, the endosperm became cellular.

The growth of the ovules was induced by fertilization. Within 22 d three maxima of the relative growth rate could be ascertained. The 1st maximum showed no different behaviour in both years. In 1978 the 2nd maximum was clearly below that of 1977, and the 3rd occurred 2 d later attaining, however, a higher degree. Thus, in both years the ovules showed corresponding sizes after 18 d. It can be assumed that the embryo may only be able to start its development if the endosperm has become cellular and the ovules have attained a certain size.

Einleitung

Die Befruchtung, Embryo- und Endospermentwicklung und das Wachstum der Samenanlagen stehen in kausalem Zusammenhang mit der Entwicklung der Beeren. Nach COOMBE (1960, 1965, 1973), NITSCH (1965), ALLEWELDT *et al.* (1975), ALLEWELDT (1977) und DÜRING und ALLEWELDT (1980) spielen hierbei Phytohormone eine entscheidende Rolle. Um deren Wirkungen richtig interpretieren zu können, sind eingehende Kenntnisse der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge der Beerenentwicklung eine unabdingbare Voraussetzung. Mit den folgenden Untersuchungen soll hierzu ein weiterer Beitrag geliefert werden (vergl. KASSEMAYER und STAUDT 1981, 1982, 1983).

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1977 und 1978 an *Vitis vinifera* L. cv. Weißer Burgunder und cv. Gewürztraminer durchgeführt. Zu allen Untersuchungen wurden solche Blüten herangezogen, die an einem bestimmten Tag aufgeblüht waren. Alle Zeitangaben beziehen sich auf diesen Tag (Tag 0). Die Probenahme und Verarbeitung des Materials erfolgte nach den von KASSEMAYER und STAUDT (1981, 1982, 1983) beschriebenen Methoden.

Als Parameter des Wachstums der Samenanlagen wurde ihre Länge ausgewertet. In medianen Längsschnitten wurde die Strecke von der Chalaza bis zur Mikropyle ausgemessen. Durch logarithmisches Auftragen der Länge auf der Ordinate erfolgte eine

Transformation der Wachstumskurve in eine Gerade. Die Gleichung der Geraden entspricht der Wachstumsfunktion $L_t = L_0 \cdot e^{k \cdot t}$, wobei L_0 die Länge der Samenanlagen zu Beginn der Messungen, L_t die Länge der Samenanlagen nach der Zeit t und k die Steigung der Geraden ist. Nach Integration der Gleichung erhält man:

$$k = \frac{\ln L_t - \ln L_0}{t - t_0}$$

Der Faktor k stellt die relative Wachstumsrate dar (BLACKMANN 1919); $t - t_0$ ist der Zeitraum zwischen zwei Messungen.

Die Größe der Nucelluszellen wurde durch Planimetrieren der Oberfläche bestimmt. Dazu wurden je Sorte und Untersuchungszeitpunkt von 10 Fruchtknoten vom chalazalen Teil des Nucellus Mikrophotographien hergestellt und ausgewertet.

Ergebnisse und Diskussion

1. Die Entwicklung des Endosperms

Die Befruchtung des sekundären Embryosackkerns konnte anhand der Volumenvergrößerung bereits 24 h nach dem Aufblühen (Anthese) festgestellt werden (KASSEMAYER und STAUDT 1981). Anschließend wanderte der nunmehr triploide primäre Endospermkern in die Mitte des Embryosacks und teilte sich dort am 3. d nach dem Aufblühen; dies entspricht dem 2. d nach der Befruchtung. Zu einem ähnlichen Ergeb-

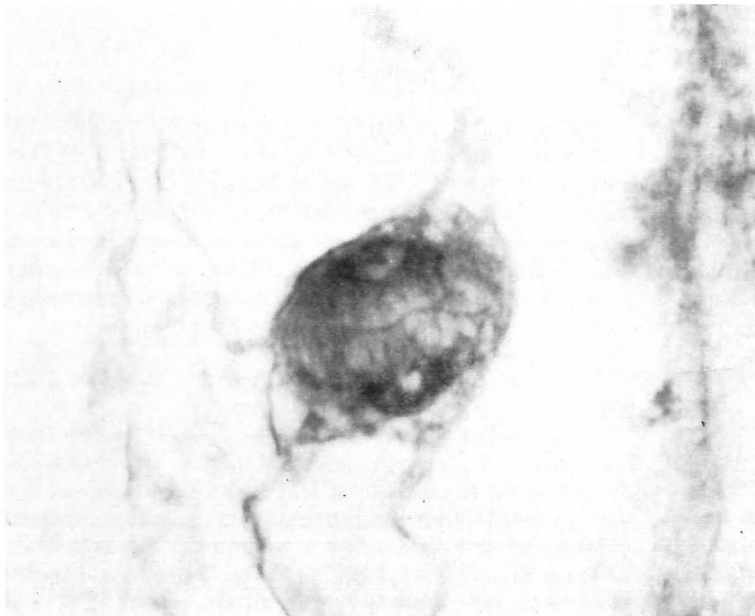


Abb. 1: Primärer Endospermkern, Telophase mit Spindelfasern und unvollständigem Phragmoplast. 1600 \times .

Primary endosperm nucleus, telophase with spindle fibers and incomplete phragmoplast. \times 1600.

nis kam KIM (1967) bei Untersuchungen an *Vitis labrusca* × *V. vinifera* cv. Fredonia. Allerdings konnte KIM die Befruchtung der Eizelle erst 3 d nach der Bestäubung (= Tag des Aufblühens) feststellen, und die Teilung des primären Endospermkerns fand am 5. d statt. In der Telophase wichen die Tochterkerne in Richtung Mikropyle beziehungsweise Chalaza auseinander; es entstand ein unvollständiger Phragmoplast (Abb. 1), und die Bildung einer Zellwand unterblieb. Die folgenden Mitosen verliefen, bezogen auf eine Samenanlage, immer synchron (Abb. 2). Etwa alle 3—4 d teilten sich die vorhandenen Kerne und bildeten ein polyenergid, nucleäres Endosperm (Abb. 3). Nach den vorliegenden Untersuchungen verläuft die Endospermentwicklung bis etwa zum 20. d nach dem Aufblühen nach dem nucleären Typ, wie dies auch von MULAY *et al.* (1953) bei *Vitis pedata*, NITSCH *et al.* (1960) bei *Vitis* sp. cv. Concord, NAIR und PARASURAMAN (1962) bei *Vitis pallida* und OKAMOTO und IMAI (1982) bei *Vitis* sp. cv. Muscat of Alexandria gefunden wurde. Die von KIM (1967), RAMIREZ (1968) und BARRIT (1970) beobachtete helobiale Entwicklung des Endosperms konnte nicht bestätigt werden.

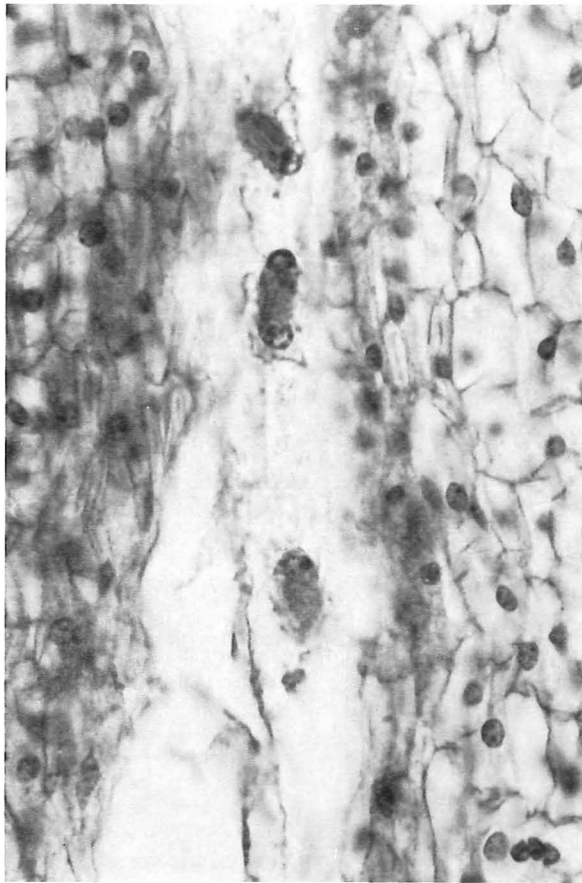


Abb. 2: Synchroner Mitosen der Endospermkerne; nach drei Teilungsschritten sind acht Tochterkerne vorhanden, ein Kernpaar liegt außerhalb der Bildebene. 440 ×.

Synchronous mitoses of the endosperm nuclei; after three karyokineses eight daughter nuclei are present, one pair of nuclei is not visible. × 440.

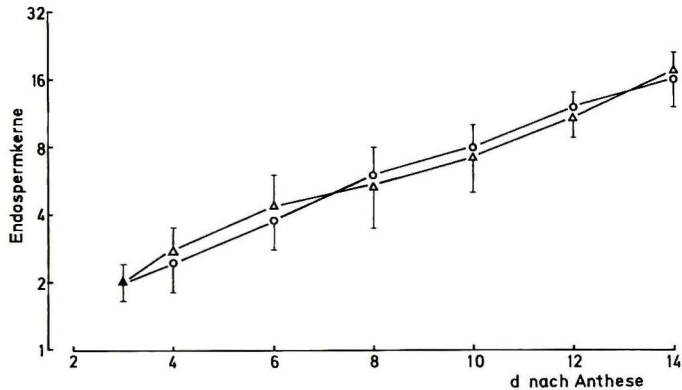


Abb. 3: Die Entwicklung des Endosperms, dargestellt anhand der Zunahme der Anzahl der Endospermkerne vom 3. bis 14. d nach der Anthese; \bar{x} von 15–20 Einzelwerten der Sorten Weißer Burgunder und Gewürztraminer; der mittlere Fehler konnte nur einseitig eingetragen werden; — ○ — = 1977, — Δ — = 1978.

Development of endosperm, presented as increase of the number of endosperm nuclei from the 3rd to the 14th d after anthesis; \bar{x} of 15–20 data of the cvs. Weisser Burgunder and Gewürztraminer; the standard deviation is given only in one direction; — ○ — = 1977, and — Δ — = 1978.

Etwa 20 d nach dem Aufblühen wurde das Endosperm zellulär. Zur gleichen Zeit begann die Einlagerung von Lipidtropfen und Stärke in den Vakuolen.

Die Bildung des Proembryos fiel zeitlich mit dem Zellulärwerden des Endosperms zusammen. Auch BRINK und COOPER (1947) und SCHULZ und JENSEN (1977) haben bei den von ihnen untersuchten Objekten eine enge Beziehung zwischen der Embryoentwicklung und dem Zellulärwerden des Endosperms gefunden. Stets folgte die Embryoentwicklung dem Zellulärwerden des Endosperms. Möglicherweise ist das Endosperm erst in diesem Stadium imstande, den Embryo optimal zu versorgen. Nach NAGL (1974), ALPI *et al.* (1975) und CIONINI *et al.* (1976) sind Embryonen mit gering entwickeltem Suspensor, wie dies bei *Vitis* der Fall ist, von der Phytohormonzufuhr aus dem Endosperm abhängig. Embryonen mit stark differenziertem, polyploidem Suspensor, zum Beispiel von *Phaseolus sp.*, besitzen dagegen die Fähigkeit, Phytohormone im Suspensor zu synthetisieren.

Der primäre Endospermkern und die Kerne des nucleären Endosperms zeichneten sich durch einen großen Nucleolus aus. Die Kerne des Endosperms waren ca. 5,6mal größer (Volumen $\bar{x}=368 \mu\text{m}^3$) als die der angrenzenden Somazellen (Volumen $\bar{x}=65 \mu\text{m}^3$). Wahrscheinlich sind die Kerne des Endosperms polyploid, hexaploid. Nach TSCHERMAK-WOESS und HASITSCHKA (1953), ENZENBERG (1961), RUTISHAUSER (1969) und NAGL (1970 und 1982) kommt es bei vielen Gattungen im Verlauf der Endospermwicklung zu einer Polyploidisierung.

2. Die Entwicklung des Embryos

Nach der Befruchtung änderte die Eizelle zunächst ihr Aussehen nicht. Der größte Teil des Zellvolumens der Zygote wurde von einer zentralen Vakuole eingenommen. Der Zellkern lag am chalazalen Pol in einem schmalen Cytoplasmasaum. Nach ca. 14 d verkleinerte sich die Zygote und es konnte eine Akkumulation von Cytoplasma um den Zellkern herum beobachtet werden. Die Abnahme des Volumens der Zygote war die Folge einer sukzessiven Verkleinerung der zentralen Vakuole, wie es auch JENSEN

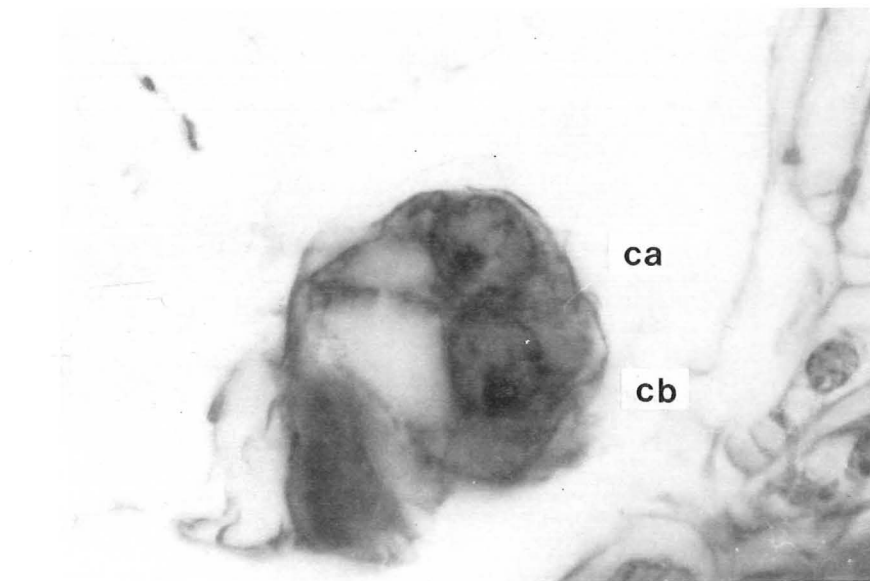


Abb. 4: Proembryo 21 d nach der Anthese; ca = apikale Zelle, cb = basale Zelle. 1600 \times .
Proembryo 21 d after anthesis. ca = apical cell, cb = basal cell. \times 1600.

(1968) bei *Gossypium* sp. gefunden hat. Am 19. d besaß die Zygote weniger als die Hälfte ihres ursprünglichen Volumens, das Cytoplasma war sehr dicht und teilweise stark angefärbt.

In den meisten Fällen fand die Teilung der Zygote zwischen dem 20. und 21. d nach dem Aufblühen statt. Von verschiedenen Autoren (KASHYAP 1958, KIM 1967) ist der Zeitraum zwischen Befruchtung und Teilung der Zygote als Ruhephase bezeichnet worden. Wie die Untersuchungen von KASSEMAYER und STAUDT (1983) aber zeigen, nahm das Volumen der Zellkerne der Zygoten während dieser Zeit in rhythmischen Abständen zu. Diese rhythmische Vergrößerung der Kerne der Zygoten konnte als G_1 -, S-, G_2 - und Z-Phase des mitotischen Zyklus identifiziert werden. Inwieweit der stark verzögerte Ablauf des Mitosezyklus mit der Entwicklung des Endosperms korrespondiert, soll in weiteren Untersuchungen geprüft werden.

Obwohl die Witterung im Jahr 1977 während der ersten 20 d nach dem Aufblühen infolge geringerer Niederschläge, längerer Sonnenscheindauer und höherer Tagesmitteltemperaturen deutlich günstiger war als 1978, konnten in beiden Jahren keine Unterschiede bei der Entwicklung der Zygoten und dem Beginn der Proembryobildung festgestellt werden. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die Entwicklung nach der Befruchtung durch im normalen Bereich liegende unterschiedliche Witterungsbedingungen nicht wesentlich beeinflußt wird. Bei dem zweizelligen Proembryo konnte eine Polarisierung in eine größere basale und eine kleinere apikale Zelle (cellule basale und cellule apicale) beobachtet werden (Abb. 4). Aus der basalen Zelle entwickelte sich der Suspensor. Er bestand aus vier Zellen und war an der Nucelluskalotte inseriert.

Die Entwicklung des Embryos begann mit der Teilung der apikalen Zelle. Die nächste Teilung fand während der folgenden 24 h statt. Danach setzte eine rege Zellteilung ein, bei der in weiteren 2 d vier Teilungsschritte durchlaufen wurden. In diesem

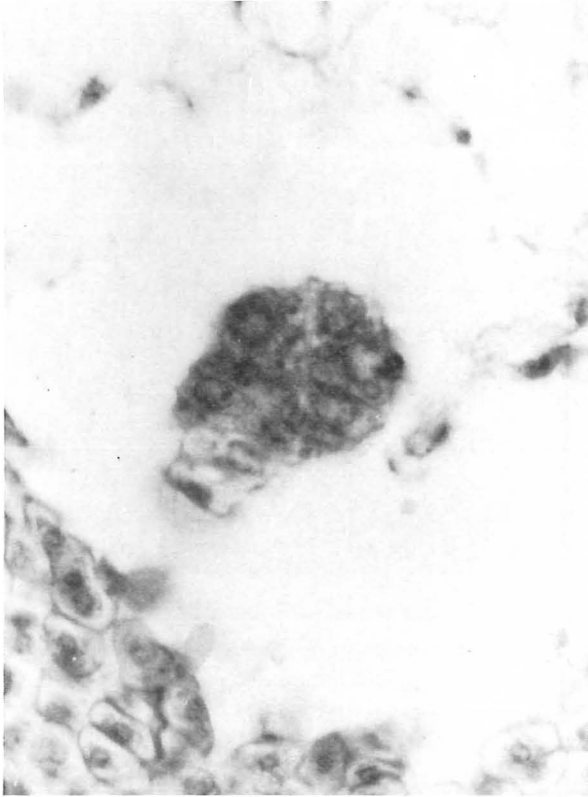


Abb. 5: Embryo 24 d nach der Anthese. 640 \times .
Embryo 24 d after anthesis. \times 640.

Stadium hatte der Embryo eine kugelförmige Gestalt (Abb. 5). Die Bildung des Embryos nach dem Astereen-Typ (RUTISHAUSER 1969) konnte, wie KASHYAP (1958), NAIR und PARASURAMAN (1962), KIM (1967) und RAMIREZ (1968) auch bei anderen *Vitis*-Arten beziehungsweise Gattungen der Vitaceae festgestellt haben, bestätigt werden.

3. Das Wachstum der Samenanlagen

Sofort nach der Befruchtung begannen die Samenanlagen zu wachsen. In Abb. 6 und 7 ist ein starker Anstieg der relativen Wachstumsrate direkt nach der Befruchtung zu erkennen. Er wird durch das sofortige Einsetzen des Zellteilungswachstums im Nucellus ausgelöst. Die Samenanlagen unbefruchteter und verrieselter Fruchtknoten zeigten dagegen nur einen ganz geringen Anstieg der relativen Wachstumsrate (Abb. 8). Man kann daher die Befruchtung als auslösendes Moment der mitotischen Aktivität ansehen. Da aber auch in unbefruchteten und verrieselten Fruchtknoten eine, zwar sehr geringe, Steigerung der relativen Wachstumsrate auftrat, könnte vielleicht ein gewisser Anteil der Stimulierung des Wachstums auf die in die Samenanlagen gewachsenen Pollenschläuche zurückgeführt werden. Denn in ca. 95 % aller untersuchten unbefruchteten und verrieselten Fruchtknoten wurden Pollenschläuche beob-

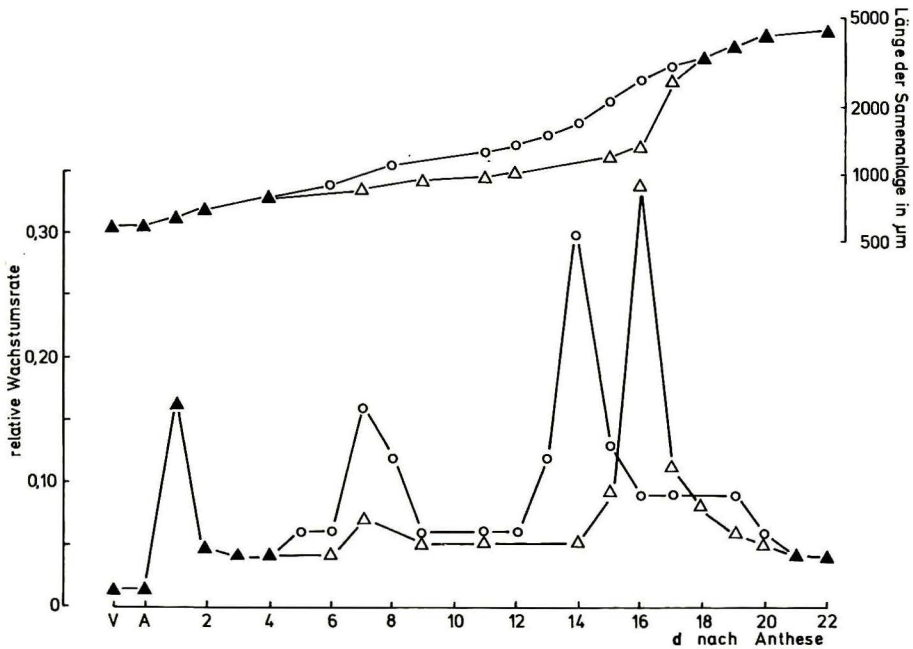


Abb. 6: Wachstum der Samenanlagen der Sorte Weißer Burgunder (halblogarithmisch) und relative Wachstumsrate; V = Tag vor der Anthese, A = Tag der Anthese, \bar{x} von 25 Einzelwerten; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = 1977 und 1978 übereinstimmende Werte.

Growth of ovules of cv. Weisser Burgunder (semilogarithmic) and relative growth rate; V = day before anthesis, A = day of anthesis, \bar{x} of 25 data; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = corresponding data in 1977 and 1978.

achtet, die zum Teil sogar bis an den Eiapparat gewachsen waren (KASSEMAYER und STAUDT 1982).

Zwischen dem 5. und 6. d nach dem Aufblühen stieg die relative Wachstumsrate erneut an. Sie erreichte bei beiden Sorten in beiden Jahren um den 7. d ein Maximum. Zu dieser Zeit wurde das Zellteilungswachstum im Nucellus durch ein intensives Zellstreckungswachstum abgelöst (Abb. 9). Die Nucelluszellen blieben bis etwa 10 d nach dem Aufblühen meristematisch. Danach setzte mit der Zellstreckung eine starke Vakuolisierung ein. Die maximale Größe erreichten die Nucelluszellen 18 bis 20 d nach dem Aufblühen.

Der Beginn des Zellstreckungswachstums steht möglicherweise in kausalem Zusammenhang mit einer Akkumulation von Phytohormonen im Samen und Endosperm. Nach NITSCH *et al.* (1960), ALLEWELDT und HIFNY (1972) und ALLEWELDT (1977) steigt bei *Vitis* der Auxinspiegel in den Beeren ca. 10 d nach dem Aufblühen an.

Zwischen dem 14. und 16. d nach dem Aufblühen begann mit einem intensiven Zellstreckungswachstum die Entwicklung der Testa und die Differenzierung der Integumente. Die Zellen des äußeren Integuments begannen mit der Ausbildung einer sekundären Zellwand, die mit zahlreichen Tüpfeln versehen war. Vom 18. bis 20. d an bildeten diese Zellen eine Sklerenchymscheide um Nucellus und Embryosack, die besonders am mikropylaren Pol stark ausgebildet war. Die Hypostasis vergrößerte sich im Verlauf der Integumententwicklung und wuchs in das Nucellusgewebe ein. Sie ist für den Stofftransport zwischen Phloem und Xylem sowie Nucellus und Endosperm

mit Embryo von großer Bedeutung (TILTON 1980). Zugleich setzte nochmals ein starkes Zellstreckungswachstum der Nucelluszellen ein. Die Entwicklung der Testa und das erneute Wachstum der Nucelluszellen führten zu einem weiteren, dritten Maximum der relativen Wachstumsrate.

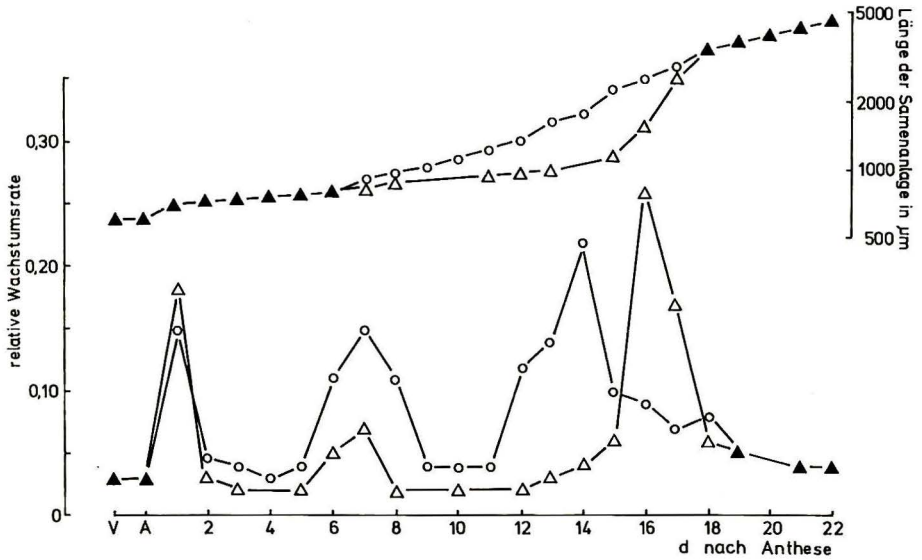


Abb. 7: Wachstum der Samenanlagen der Sorte Gewürztraminer (halblogarithmisch) und relative Wachstumsrate; V = Tag vor der Anthese, A = Tag der Anthese, \bar{x} von 25 Einzelwerten; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = 1977 und 1978 übereinstimmende Werte.

Growth of ovules of cv. Gewürztraminer (semilogarithmic) and relative growth rate; V = day before anthesis, A = day of anthesis, \bar{x} of 25 data; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = corresponding data in 1977 and 1978.

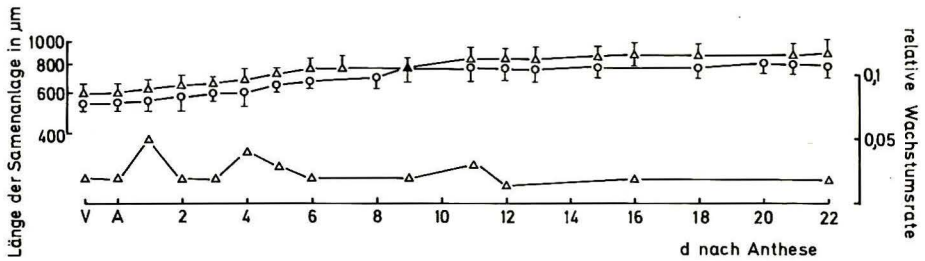


Abb. 8: Wachstum der Samenanlagen unbefruchteter und verrieselter Fruchtknoten (halblogarithmisch) und relative Wachstumsrate; V = Tag vor der Anthese, A = Tag der Anthese; \bar{x} von 50 Einzelwerten der Sorten Weißer Burgunder und Gewürztraminer; der mittlere Fehler konnte nur einseitig eingetragen werden; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = 1977 und 1978 übereinstimmende Werte.

Growth of the ovules of unfertilized and abscised ovaries (semilogarithmic) and relative growth rate; V = day before anthesis, A = day of anthesis; \bar{x} of 50 data of the cvs. Weisser Burgunder and Gewürztraminer, the standard deviation is given only in one direction; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = corresponding data in 1977 and 1978.

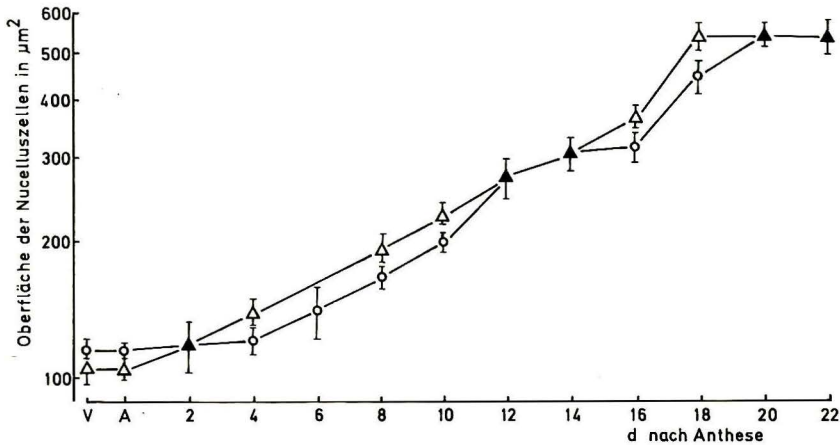


Abb. 9: Wachstum der Zellen des Nucellus (halblogarithmisch); V = Tag vor der Anthese, A = Tag der Anthese; \bar{x} von 25 Einzelwerten der Sorten Weißer Burgunder und Gewürztraminer; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = 1977 und 1978 übereinstimmende Werte.

Growth of cells of the nucellus (semilogarithmic); V = day before anthesis, A = day of anthesis; \bar{x} of 25 data of the cvs. Weißer Burgunder and Gewürztraminer; — ○ — = 1977, — △ — = 1978, — ▲ — = corresponding data in 1977 and 1978.

Während die ersten beiden Maxima der relativen Wachstumsrate keine Jahresunterschiede zeigten, trat das dritte Maximum im Jahr 1978 bei beiden Sorten 2 d später auf (Abb. 6 und 7). Möglicherweise ist dies auf einen Temperaturrückgang zurückzuführen, der bei der Sorte Gewürztraminer um den 9. d und bei der Sorte Weißer Burgunder um den 14. d nach dem Aufblühen auftrat. Die Wachstumsverzögerung wurde während des dritten Maximums aufgeholt, so daß die Samenanlagen am 18. d die gleiche Größe wie im Vorjahr erreicht hatten.

Zusammenfassung

In Fruchtknoten und jungen Beeren definierten Alters, bezogen auf den Tag der Anthese als Tag 0, wurde bei den cv. Weißer Burgunder und Gewürztraminer in zwei Jahren die Entwicklung des Endosperms, des Embryos und der Samenanlagen untersucht.

Der Mitosezyklus der Zygoten dauerte, unabhängig von den unterschiedlichen Witterungsbedingungen, in beiden Jahren ca. 20 d. Nach der Cytokinese der Zygote begann die Entwicklung des Embryos mit einer regen Zellteilung. In 3 d wurden fünf Teilungsschritte durchlaufen. Der primäre Endospermkern begann sich dagegen bereits 2 d nach der Befruchtung, 3 d nach der Anthese, nachdem er in die Mitte des Embryosacks gewandert war, zu teilen. Zunächst entwickelte sich das Endosperm durch freie Kernteilung, bei der sich alle 3—4 d die vorhandenen Kerne synchron teilten. Verglichen mit dem Volumen der Kerne der angrenzenden Nucelluszellen können die Kerne des Endosperms als polyploid angesehen werden. Kurz vor der Proembryo-bildung, am 20.—21. d nach der Anthese, wurde das Endosperm zellulär.

Das Wachstum der Samenanlagen wurde durch die Befruchtung ausgelöst. Innerhalb der ersten 22 d konnten drei Maxima der relativen Wachstumsrate festgestellt

werden. Das erste Maximum zeigte kein unterschiedliches Verhalten in beiden Jahren. Das zweite lag 1978 deutlich unter dem des Jahres 1977 und das dritte trat 1978 2 d später auf, erreichte aber einen höheren Wert, so daß die Samenanlagen in beiden Jahren nach 18 d übereinstimmende Werte aufwiesen. Es kann angenommen werden, daß als Voraussetzung für die Entwicklung des Embryos das Endosperm zellulär geworden sein muß und die Samenanlagen eine bestimmte Größe erreicht haben müssen.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung des Forschungsrings des Deutschen Weinbaues durchgeführt.

Frau B. WIESMANN-PIENING danken wir für ihre gewissenhafte Mitarbeit.

Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G., 1977: Wachstum und Reife der Weinbeere. Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. **140**, 25—34.
- —, DÜRING, H. und WAITZ, G., 1975: Untersuchungen zum Mechanismus der Zuckereinlagerung in die wachsenden Weinbeeren. Angew. Bot. **49**, 65—73.
- — und HIFNY, H. A. A., 1972: Zur Stiehlähme der Reben: II. Kausalanalytische Untersuchungen. *Vitis* **11**, 10—28.
- ALPI, A., TOGNONI, F. and D'AMATO, F., 1975: Growth regulator levels in embryo and suspensor of *Phaseolus coccineus* at two stages of development. *Planta* **127**, 153—162.
- BARRIT, B. H., 1970: Ovule development in seeded and seedless grapes. *Vitis* **9**, 7—14.
- BLACKMANN, V. H., 1919: The compound interest law and plant growth. *Ann. Bot.* **33**, 353—360.
- BRINK, R. A., and COOPER, D. C., 1947: The endosperm in seed development. *Bot. Rev.* **13**, 423—541.
- CIONINI, P. G., BENNICI, A., ALPI, A. and D'AMATO, F., 1976: Suspensor, gibberelline and *in vitro* development of *Phaseolus coccineus* embryos. *Planta* **131**, 115—117.
- COOMBE, B. G., 1960: Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins and gibberellins in fruits of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera* L. *Plant Physiol.* **35**, 241—250.
- —, 1965: The effect of growth substances and leaf number on fruit set and size of Corinth and Sultanina grapes. *J. Hort. Sci.* **40**, 307—316.
- —, 1973: The regulation of set and development of the grape berry. *Acta Horticult.* **34**, 261—273.
- DÜRING, H. and ALLEWELDT, G., 1980: Effects of plant hormones on phloem transport in grapevines. *Ber. Dt. Bot. Ges.* **93**, 339—347.
- ENZENBERG, U., 1961: Beiträge zur Karyologie des Endosperms. *Österr. Bot. Z.* **108**, 245—284.
- JENSEN, W. A., 1968: Cotton embryogenesis: The zygote. *Planta* **79**, 346—366.
- KASHYAP, G., 1958: Studies in the family Vitaceae. III. Floral morphology of *Vitis latifolia* ROXB., *V. himalayana* BRANDIS, and *V. trifolia* LINN. *J. Indian Bot. Soc.* **37**, 240—248.
- KASSEMAYER, H.-H. und STAUDT, G., 1981: Über die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung der Reben. *Vitis* **20**, 202—210.
- — und — —, 1982: Cytologische Untersuchungen über die Ursachen des Verrieselns bei *Vitis*. *Vitis* **21**, 121—135.
- — und — —, 1983: Der Mitosezyklus der Zygotenkerne von *Vitis vinifera*. *Ber. Dt. Bot. Ges.* (im Druck).
- KIM, K. S., 1967: A contribution to embryological studies on *Vitis labrusca* × *V. vinifera* Fredonia variety. Ph. D. Thesis Univ. New Brunswick, N. J.
- MULAY, B. N., NAIR, N. C. and SASTRY, S. R. K., 1953: Contribution to the embryology of Vitaceae. I. Male and female gametophytes of *Vitis pedata*. *Proc. Rajasthan Acad. Sci.* **4**, 17—28.
- NAGL, W., 1970: Karyologische Anatomie des Endosperms von *Phaseolus coccineus*. *Österr. Bot. Z.* **118**, 566—571.
- —, 1974: The *Phaseolus* suspensor and its polytene chromosomes. *Z. Pflanzenphysiol.* **73**, 1—44.
- —, 1982: Cell growth and nuclear DNA increase by endoreduplication and differential DNA replication. In: NICOLINI, C. (Ed.): *Cell growth*, 619—651. Plenum Publishing Corporation, New York, London.
- NAIR, N. C. and PARASURAMAN, V., 1962: Embryological studies of *Vitis pallida* W. and A. *Phyton* **18**, 157—164.
- NITSCH, J. P., 1965: Physiology of flower and fruit development. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 15/1, 1537—1647. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

- —, PRATT, C., NITSCH, C. and SHAULIS, N. J., 1960: Natural growth substances in Concord and Concord Seedless grapes in relation to berry development. Amer. J. Bot. **47**, 566—576.
- OKAMOTO, G. and IMAI, S., 1982: A histological study of berry setting in "Muscat of Alexandria" grapes. J. Japan. Soc. Hort. Sci. **50** (4), 436—444.
- RAMIREZ, O. D., 1968: Comparative embryogenesis of Erie, Concord and Golden Muscat grape varieties as related to the germinability of seeds. Ph. D. Thesis Univ. New Brunswick, N. J.
- RUTISHAUSER, A., 1969: Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer-Verlag, Wien, New York.
- SCHULZ, S. R. and JENSEN, W. A., 1977: Cotton embryogenesis: The early development of the free nuclear endosperm. Amer. J. Bot. **64**, 384—394.
- TILTON, V. R., 1980: Hypostase development of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules. Canad. J. Bot. **58**, 2059—2066.
- TSCHERMAK-WOESS, E. und HASITSCHKA, G., 1953: Veränderung der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. Chromosoma **5**, 574—614.

Eingegangen am 24. 2. 1983

Prof. Dr. G. STAUDT
Staatliches Weinbauinstitut
Merzhauser Str. 119
D-7800 Freiburg