

bekanntlich befähigt, ständig an der Luft zu leben¹⁾, während gewisse *Bangiaceae* das Wasser nur vorübergehend, aber nicht dauernd entbehren können. Es ist nun denkbar, daß auch letztere Familie sich dem Luftleben anpassen konnte und zwar durch Reduktion ihres Thallus. Reduktionserscheinungen sind ja selbst den wasserbewohnenden Rotalgen nicht fremd. Ich erinnere an das Vorkommen von reduzierten Stammsegmenten ohne Perizentralzellen, von Zwergsprossen und reduzierten Keimaxen, sowie an die epiphytischen und parasitischen Formen.

Die Abbildung, welche BERTHOLD (l. c. Fig. 5 u. 20. Taf. I) von den Keimpflanzen der *Erythrotrichia obscura* und den „Übergangsformen zu neutralen Sporen“ der *Porphyra leucosticta* gibt, lassen eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit gewissen Zuständen der *Porphyridium*-Zelle erkennen. Ich möchte deshalb diese Alge vorläufig als eine höchstgradig rudimentäre *Bangiacee* auffassen, deren Entwicklungsgang schon mit dem Keimlingsstadium abschließt.

48. A. Ernst: Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen.

(Mit Tafel VII.)

(Eingegangen am 20. Juni 1908.)

Die im Embryosack der Angiospermen sich vollziehenden Entwicklungsvorgänge zeichnen sich bei der großen Mehrzahl der bis jetzt untersuchten Gattungen durch eine weitgehende Übereinstimmung aus. Sie bereiten daher der phylogenetischen Deutung²⁾

1) Vergl. DE TONI e FORTI: *Intorno al Byssus purpurea*. Venezia 1904.

2) STRASBURGER, E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. *Botanische Zeitung* 58. Jahrg. 1900, S. 293—316; STRASBURGER, E., Die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endospermbildung bei Angiospermen. *Flora* 95. Band 1905, S. 215—231; PORSCH, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907; BERRIDGE, E. M., The origin of triple fusion. *New Phytologist*, 6, 1907, p. 279; SARGANT, E., The reconstruction of a race of primitive Angiosperms. *Ann. of Botany*, Vol. 32, April 1908, p. 121—186.

große Schwierigkeiten. Nach mehr oder weniger vollständiger Tetradenteilung einer Mutterzelle erfolgen in der Embryosackzelle nacheinander drei Kernteilungsschritte. Im achtkernigen Embryosack entstehen zwei polar gelagerte Zellkomplexe zu je drei Zellen: am Mikropylarende die Eizelle und die zwei Synergiden, am Chalazaende die drei Antipodenzellen. Die beiden übrig bleibenden Kerne, die Polkerne, vereinigen sich zum sekundären Embryosackkern. Von diesem Entwicklungsgange, den man als den Normaltypus der Embryosackausbildung bei den Angiospermen bezeichnen kann, sind allerdings zahlreiche Abweichungen bekannt, von denen aber nur wenige Anhaltspunkte zur Deutung des Normalfalles liefern.

In Hinsicht auf die viel weitergehende Entwicklung der keimenden Makrospore der Gymnospermen sind für die Phylogenie des Embryosackes (der Makrospore) der Angiospermen jene Abweichungen vom Normaltypus von besonderer Bedeutung, bei welchen nach dem dritten Teilungsschritte im Embryosacke, vor Beginn der Zellbildung, noch weitere Teilungen stattfinden. Beispiele von Embryosäcken mit derart vermehrter Kernzahl (16 Kerne) sind schon seit einigen Jahren aus zwei verschiedenen Gattungen, *Peperomia* und *Gunnera*, bekannt. Über *Peperomia* haben in den Jahren 1899—1902 CAMPBELL¹⁾ und JOHNSON²⁾ berichtet. Die Entwicklungsvorgänge im Embryosack von *Gunnera*arten hat SCHNEGG³⁾ 1902 besprochen. Da für beide Gattungen diese Entwicklungsvorgänge noch nicht in wünschenswerter Klarheit festgestellt waren, schienen weitere Untersuchungen an Vertretern derselben notwendig. Über *Peperomia* liegen bereits neue Angaben von JOHNSON⁴⁾ vor und sind weitere angekündigt; über *Gunnera* soll im nachfolgenden berichtet werden. Die Untersuchungen von SCHNEGG waren vorwiegend an der neuseeländischen *Gunnera Hamiltonii* und zum kleineren Teil an der schon von

1) CAMPBELL, D. H., Die Entwicklung des Embryosackes von *Peperomia pellucida* Knuth. Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. 17, 1899, S. 452—456; CAMPBELL, D. H., A peculiar Embryo-Sac in *Peperomia pellucida*. Ann. of Botany, Vol. 13, 1899, p. 626; CAMPBELL, D. H., The Embryo-Sac of *Peperomia*. Ann. of Botany, Vol. 15, 1901, p. 101—118.

2) JOHNSON, D. S., On the Endosperm and Embryo of *Peperomia pellucida*. Botan. Gazette, Vol. 30, 1900, p. 1—11; JOHNSON, D. S., On the development of certain *Piperaceae*. Botan. Gazette, Vol. 34, 1902, p. 321—340.

3) SCHNEGG, H., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora Bd. 90, 1902, S. 161—208.

4) JOHNSON, D. S., A new type of Embryo-Sac in *Peperomia*. Johns Hopkins University Circular, 1907, Nr. 3, p. 19—21.

KELLERMANN¹⁾ untersuchten *Gunnera chilensis* ausgeführt worden. Die in dieser Abhandlung mitgeteilten Untersuchungsergebnisse beziehen sich auf die im malayischen Archipel vorkommende *Gunnera macrophylla* Bl. Das Untersuchungsmaterial wurde von mir zu verschiedenen Malen (November 1905 bis Januar 1906) auf einer sumpfigen Waldlichtung in der Nähe von Tjiburum im Gedehgebirge gesammelt, wahrscheinlich an demselben Standorte, an welchem 1885 GOEBEL das später von MERKER²⁾ bearbeitete Material von *Gunnera macrophylla* gesammelt hat. Ein Teil des Materials wurde in den Monaten März bis Mai 1906 am Krater Sitsimat im Dienggebirge auf Java und an den Abhängen des Vulkans Merapi in Sumatra eingelegt. Die Fixierung ist hauptsächlich mit absolutem Alkohol, Alkohol-Essigsäure, an kleineren Proben mit Chromessig- und Chromosmiumessigsäure ausgeführt worden. Herr stud. rer. nat. SAMUELS hat in meinem Laboratorium die Bearbeitung des Materials unternommen. Die Präparate, nach welchen ich die den Verlauf der Embryosackentwicklung darstellenden Zeichnungen (Tafel VII) ausgeführt habe, stammen aus seiner Präparatensammlung. Herr SAMUELS wird in kurzem an Hand seiner Präparate eine ausführliche Darstellung seiner Untersuchungsergebnisse beginnen, in welcher die Entwicklung von Blüte und Samenanlage, diejenige des Pollens, der Verlauf der Kernteilungen während der Embryosackbildung, die Befruchtungsverhältnisse, sowie die Embryo- und Endospermbildung von *Gunnera macrophylla* behandelt werden sollen.

Der Entwicklungsgang des Embryosackes ist bei *Gunnera macrophylla*, wie bei den von SCHNEGG untersuchten Arten nicht leicht festzustellen. Die ungünstige Orientierung der kleinen Fruchtknoten mit einer einzigen Samenanlage macht die Herstellung guter Präparate von der Verarbeitung eines reichen Materiales abhängig. Die frühzeitig beginnende Entwicklung einer harten Fruchtschale bereitet beim Schneiden älterer Stadien ebenfalls große Schwierigkeiten. Indessen liegen nun doch für alle zu beschreibenden Entwicklungsstadien mehrere, für die wichtigsten (4, 8, 16 Kernstadium usw.) zahlreiche gute Präparate vor, so daß der Entwicklungsgang des Embryosackes, wie er im nachfolgenden geschildert wird, völlig sicher steht. Da derselbe ganz anders verläuft als von SCHNEGG für *Gunnera Hamiltonii* beschrieben

1) KELLERMANN, W. A., Die Entwicklungsgeschichte der Blüte von *Gunnera chilensis* Lam. Dissertation, Zürich 1881, S. 17.

2) MERKER, P., *Gunnera macrophylla* Bl., Flora, Bd. 72, 1889, S. 211—212.

worden ist und Anhaltspunkte vorhanden sind, daß die Angaben SCHNEGGs auf unrichtiger Deutung einer lückenhaften Serie von Entwicklungsstadien beruhen, sei zunächst seine Darstellung des Entwicklungsganges des Embryosackes von *Gunnera Hamiltonii* kurz rekapituliert.

Die Embryosackmutterzelle von *Gunnera Hamiltonii* tritt in der zweiten subepidermalen Zellschicht der jungen Samenanlage auf und soll zunächst eine Tetradenteilung erfahren. In der Embryosackzelle selbst erfolgen nach SCHNEGG die ersten Teilungen des Kernes in vier Tochterkerne in normaler Weise. Das weitere Verhalten weicht dagegen vom Normaltypus der Embryosackentwicklung ab. Die vier Kerne wandern nämlich nach SCHNEGG nicht nach den beiden Polen des Embryosackes. Ihre weiteren Teilungen erfolgen vielmehr in der Mitte desselben, an der Stelle, an welcher ursprünglich der Mutterkern lag und auch die ersten Teilungen eingetreten waren.

An der gleichen Stelle sind auf einem späteren Stadium acht Kerne dicht aneinander gedrängt wahrnehmbar, oder, da einige derselben sich mehrmals teilen sollen, statt acht zuweilen auch neun bis zehn Kerne. Nun erst erfolgt nach SCHNEGG eine Trennung in dieser Kernmasse und zwar in der Weise, daß zwei Kerne nach dem oberen, zwei nach dem unteren Pole des Embryosackes wandern und dort noch weitere Veränderungen erfahren. Von den beiden mikropylwärts gewanderten Kernen wird der eine, der sich stark vergrößert und von einer Cytoplasmamasse umgeben wird, zur Eizelle. Der andere soll eine nochmalige Teilung erfahren, durch welche es zur Bildung der Kerne der beiden meist kleinen Synergiden kommt. Die beiden Kerne am basalen Ende des Embryosackes erfahren ebenfalls noch weitere Teilungen, so daß ihre Anzahl auf sechs bis sieben anwächst. Die in der Mitte des Embryosackes dicht gedrängt liegenden Kerne vereinigen sich während der Bildung des Eiapparates und der Antipodenkerne zum großen sekundären Embryosackkern. Die weitere Ausbildung der Antipoden und das Verhalten des sekundären Embryosackkernes wurden von SCHNEGG nicht beobachtet, dagegen gibt er für die Endosperm-bildung noch an, dass sie nicht wie gewöhnlich längs der Wand des Embryosackes erfolge, sondern ausschließlich an seiner Basis. Er schließt daraus auf nähere Beziehungen der Antipoden zur Endospermbildung.

Die Embryosackmutterzelle der von uns untersuchten *Gunnera macrophylla* Bl. gehört wie diejenige von *G. Hamiltonii*, der zweiten subepidermalen Zellschicht des Nucellus an (Fig. 1, Taf. VII)

und zeichnet sich zur Zeit der Anlage des inneren Integumentes bereits durch bedeutende Größe aus. In einer größeren Anzahl von Präparaten ist in dem dichten Plasma dieser Zellen der Kern im Synapsisstadium angetroffen worden. Die Tetradenteilung der Mutterzelle unterbleibt bei *Gunnera macrophylla* vollständig. Die Embryosackmutterzelle wächst direkt zum Embryosack aus. Beim ersten Teilungsschritt des Kernes liegt die Spindel in der Längsachse der Zelle und die beiden Tochterkerne (Fig. 2—4) stellen sich, mehr oder weniger den Polen der Zelle genähert, ebenfalls in diese Richtung ein. Im Cytoplasma des Embryosackes treten in diesem Stadium, namentlich in seiner mittleren Zone, kleine Vakuolen auf, die sich nicht sobald, wie es im Normaltypus geschieht, zu einem zentralen Safttraum vereinigen. Ebenso unterbleibt nach dem folgenden Teilungsschritte der Kerne die polare Lagerung der beiden Zweiergruppen. Es sind die Kerne im vierkernigen Embryosacke kreuzweis gelagert (Fig. 5 und 6), je einer dem Mikropylen- und Chalazaende des Embryosackes genähert, die beiden anderen an den Enden einer Querachse der Zelle. Im Cytoplasma der beträchtlich gewachsenen Zelle erscheinen die Vakuolen kranzartig um die vier Kerne geordnet (Fig. 5), oder es leitet die Ausbildung einiger weniger Vakuolen zwischen den vier Kernen (Fig. 6) die Entstehung eines zentralen Safttraumes ein. Nach dem dritten Kernteilungsschritte ist ein solcher im achtkernigen Embryosack stets vorhanden. Unmittelbar nach dieser Teilung liegen je zwei Kerne, die Abkömmlinge des scheidelständigen und des basal gelagerten Kernes des Vierkernstadiums, in größeren Plasmaansammlungen an den Schmalseiten, die vier anderen, aus den beiden mittleren der Kreuzfigur entstandenen, sind in dem seitlichen Wandbeleg der großen, stark in die Breite gewachsenen Zelle (Fig. 7) enthalten. Den drei beim Normaltypus der Angiospermen zur Bildung der acht Kerne notwendigen Teilungen folgt hier bei *Gunnera macrophylla* ein vierter Teilungsvorgang nach. Bevor derselbe eingeleitet wird, wandern die vier mittleren Kerne (Fig. 7—10) gegen die basale Cytoplasmaansammlung hinunter und werden in derselben ungefähr in gleichen Abständen verteilt. Zur Zeit der Prophase der letzten Teilung sind also im achtkernigen Embryosack von *Gunnera macrophylla* stets zwei Kerne am Mikropylende, die anderen sechs am Antipodenende gelagert: Das erstere erhält durch den vierten Kernteilungsschritt vier Kerne, das letztere deren zwölf. Von Wichtigkeit für die Vergleichung mit dem von SCHNEGG für *Gunnera Hamiltonii* angegebenen Entwicklungsgang ist die Tatsache, daß sowohl beim dritten

(Bildung der acht Kerne), wie beim vierten Teilungsschritt (Bildung der sechzehn Kerne), alle Kerne sich gleichzeitig teilen. Es handelt sich bei *Gunnera macrophylla* also keinesfalls etwa nur um vereinzelte und nicht gesetzmäßig verlaufende Teilungen, wie von SCHNEGG für *G. Hamiltonii* angegeben wird, oder um einen Vorgang vergleichbar der nachträglichen Vermehrung der Antipodenzahl bei zahlreichen *Compositen*, *Gramineen*, *Sparganiaceen*, *Araceen* usw., sondern um eine unmittelbare Fortsetzung der Prothalliumbildung in der keimenden Makrospore durch einen dem dritten nachfolgenden und vollkommen regelmäßig verlaufenden weiteren Teilungsschritt.

Der letzten Teilung folgt im sechzehnkernigen Embryosack bald der Vorgang der Zellbildung nach. Am Mikropylarende entstehen um drei der vier Kerne dieser Gruppe die Eizelle und zwei Synergiden und am basalen Ende sechs Antipoden. Die sechs übrigen basal gelagerten Kerne legen sich aneinander und vereinigen sich zu einem großen Kern, in welchem später als Kennzeichen seiner Entstehung noch die sechs Kernkörperchen wahrnehmbar sind. In Analogie zum Schwesterkern der Antipoden des Normaltypus bezeichnen wir diesen durch Verschmelzung von sechs Kernen entstandenen Kern ebenfalls als unteren Polkern. Er vereinigt sich später mit dem oberen Polkern, dem Schwesterkern des Eikerns, zum sekundären Embryosackkern.

Die junge Eizelle und die Synergiden sind nach ihrer Anlage (Fig. 11) noch sehr klein. Der Scheitel des Embryosackes wird von den beiden flachen, dicht mit Plasma erfüllten Synergiden eingenommen. Die Eizelle ist etwas mehr seitlich gelagert.

Ihr Kern ist scheitelständig, an ihrer Basis umschließt ein dünner Wandbeleg einen großen Saft Raum. Später erscheinen Eizelle und Synergiden gestreckt (Fig. 12 und 13), die erstere mit scheitelständigem, die letzteren mit basal gelagertem Zellkern. Ein Fadenapparat kommt an den Synergiden nicht zur Ausbildung. Die Antipoden, die bis jetzt weder im Embryosacke von *Peperomia* noch bei *Gunnera* bekannt geworden sind, finden sich bei *Gunnera macrophylla* in ungewöhnlich schöner Ausbildung (Fig. 13—16). Sie treten fast konstant in Sechszahl auf; nur in einem einzigen Embryosacke habe ich bis jetzt mit Sicherheit eine andere Anzahl, nämlich sieben, gefunden. Ihre Gestalt und Lagerung ist nicht in allen Embryosäcken dieselbe. Meistens erscheinen sie in zwei Dreiergruppen gesondert, von denen häufig die eine etwas größere,

die andere etwas kleinere Zellen aufweist (Fig. 14 und 16). Entweder gehen alle sechs Zellen vom Grunde des Embryosackes aus, oder es ist die eine der beiden Gruppen etwas seitlich nach oben verlagert (Fig. 13 und 15). Beide Gruppen zusammen erfüllen, wie an Fig. 13 ersichtlich ist, etwa das untere Drittel des Embryosackes. Die ausgewachsenen Antipodenzellen sind von dünnen Wänden umgrenzt, die aber wenigstens in den Stadien vor Beginn der Embryo- und Endospermentwicklung keine Zellulosereaktion geben.

Die sechs bei der Antipodenbildung frei bleibenden Kerne vereinigen sich in einer Plasmaansammlung am Scheitel der Antipodengruppe. Sie sind während der Verschmelzung verschieden gelagert (Fig. 17—19). Die Umrisse der einzelnen Kerne bleiben ziemlich lang sichtbar und auch nach vollständiger Vereinigung ist die Anzahl der verschmolzenen Kerne noch an derjenigen der erhalten gebliebenen Kernkörperchen zu bestimmen. Die Verschmelzung des großen unteren mit dem oberen Polkern findet meistens am Antipodialende statt (Fig. 16), wohin der obere Polkern jedenfalls durch die Strömungen im Wandbelege oder in einem zentralen Strang des Cytoplasmas geführt wird. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß in anderen Fällen der untere Polkern eine Wanderung gegen den Eiapparat hin antritt und die beiden Kerne sich in der Mitte des Sackes oder am Eiapparat treffen (Fig. 11 und 13). Der Größenunterschied ist während der Vereinigung der beiden Kerne besonders auffällig. Der in Fig. 20 dargestellte große untere Polkern hat einen Durchmesser von 25—30 μ , während die Dimensionen des oberen nur 7,5 μ und 15 μ sind. Ihr Vereinigungsprodukt, der sekundäre Embryosackkern, liegt vor seiner Teilung im mittleren Teile des Embryosackes oder in der Nähe der Eizelle.

Verschiedene Umstände (Verwachsung der Fruchtknotenwand und der Integumente der Samenanlage, Verwachsung der Mikropyle, Ausbildung von Sklerenchymzellschichten in der Fruchtknotenwand, das Fehlen von Pollenschläuchen auf den Narben und im Innern der Fruchtknoten) hatten SCHNEGG veranlaßt, für *Gunnera* parthenogenetische Embryoentwicklung als wahrscheinlich anzunehmen. Unsere auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen sind erst nach langem Suchen zu einem sicheren Abschluß gekommen. Die Pollenkörner von *Gunnera macrophylla* werden in der großen Mehrzahl völlig normal ausgebildet. Sie sind nach ihrer Gestalt bereits von MERKER und SCHNEGG beschrieben

worden. Auf einigen Narben fanden wir normal gekeimte Körner mit wohlentwickelten Pollenschläuchen, und einige derselben konnten weit in das Griffelgewebe hinunter verfolgt werden. In einer größeren Anzahl von Präparaten waren am Scheitel des Embryosackes, meistens in unmittelbarer Nähe der Eizelle, in dichtem Plasma Kerne von ähnlicher Gestalt und Färbung wie diejenigen der Pollenkörner und Pollenschläuche wahrnehmbar. Die Deutung derselben als Spermakerne schien mir nicht vollkommen sicher gestellt, bevor auch der Pollenschlauch in der Mikropyle der Samenanlage und die Durchwachsung der beiden Nucellusschichten am Scheitel des Embryosackes durch den Pollenschlauch festgestellt war. Hierfür liegt nun wenigstens ein vollkommen überzeugendes Präparat vor. *Gunnera macrophylla* ist also nicht, wie für andere Arten der Gattung vermutet worden ist, parthenogenetisch, sondern zeigt zum mindesten eine normale Befruchtung der Eizelle. Ob auch die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern erfolgt, muß vorläufig noch dahin gestellt bleiben.

Nach der Befruchtung erfolgt die Teilung von Eikern und sekundärem Embryosackkern gleichzeitig. Wie der Teilung des Eikerns diejenige der Eizelle, so folgt derjenigen des sekundären Embryosackkerns die Spaltung des Embryosackraumes durch eine dünne Wand sofort nach. Eizelle und Embryosackzelle werden bei dieser ersten Teilung nicht quer, sondern längs geteilt. Die weitere Entwicklung von Embryo und Endosperm geht unter stetem Wachstum des Embryosackes vor sich. Die Antipoden degenerieren frühzeitig. In dem großzelligen Endospermgewebe fällt namentlich nach den ersten Teilungen die Verschiedenheit in der Kerngröße auf.

Die vorstehenden Ausführungen dürften zum Nachweis genügen, daß die Embryosackentwicklung bei *Gunnera macrophylla* trotz der Verdoppelung der Kernzahl und der Ausbildung einer größeren Anzahl von Zellen mit dem Normaltypus doch in wichtigen Punkten dieselbe Entwicklungsrichtung zeigt, während nach der SCHNEGGschen Darstellung der Entwicklungsgang bei *G. Hamiltonii* nach dem Vierkernstadium durch fast regellos stattfindende Teilungen vollendet werden sollte. Nun wissen wir allerdings, daß innerhalb verschiedener Angiospermengattungen wesentliche Unterschiede in wichtigen Prozessen der Fortpflanzung (verschiedene Art der Embryosackentwicklung, verschiedene Be-

fruchtungsverhältnisse, Abweichungen in Embryo- und Endosperm-entwicklung) sicher nachgewiesen sind und gerade für *Peperomia* hat ja die letzte Arbeit von JOHNSON eben denselben Nachweis erbracht. Es ist also keineswegs ausgeschlossen, daß auch innerhalb der verschiedenen Arten der Gattung *Gunnera* ebenfalls zwei oder mehrere Variationen der Embryosackentwicklung vorkommen können. Verschiedene Gründe sprechen aber dafür, daß wenigstens einzelne Punkte der SCHNEGGschen Darstellung revisionsbedürftig sind. Eingehende Untersuchungen an einem an frühen Entwicklungsstadien reicheren Material von *G. Hamiltonii* als es SCHNEGG zur Verfügung stand, werden sicher zu Ergebnissen führen, die einen Anschluß dieser und der anderen untersuchten Arten an *G. macrophylla* möglich machen. Hierfür scheinen mir folgende Überlegungen zu sprechen. Da die Entwicklungsvorgänge im Embryosack von *Gunnera* vorher noch völlig unbekannt waren und die Untersuchung eine so eigenartige Abweichung vom Normaltypus ergeben hatte, war eine möglichst vollständige Illustration der im Texte enthaltenen Ausführungen durch Zeichnungen geboten. Wir dürfen daher wohl annehmen, daß in den Figuren 23—28 der SCHNEGGschen Arbeit, welche die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes veranschaulichen sollen, wohl die wichtigsten und verschiedenartigsten Stadien seiner Präparate zur Darstellung gekommen sind. Nun stellen zwei der sieben Figuren das Ausgangsstadium der Embryosackentwicklung, die in der zweiten subepidermalen Zellreihe gelegene einkernige Embryosackmutterzelle dar, zwei weitere (Fig. 27 und 28) das sechszehnkernige Endstadium mit Eizelle, Synergiden, sechs Antipodenkernen und den zum sekundären Embryosackkern verschmelzenden übrigen Kernen. Seine Figur 25 gibt ferner ein Detail desselben Stadiums mit Eikern und Synergidenkernen. Zwischenstadien zwischen dem ein- und sechszehnkernigen Embryosack zeigen nur die Figuren 24 und 26, mit acht resp. neun Kernen. Aus den Zeichnungen und auch aus dem Text geht nicht hervor, ob weitere Zwischenstadien in den Präparaten sichtbar gewesen sind. Besonders vermißt man eine Illustration der im Texte beschriebenen letzten merkwürdigen Teilungsvorgänge, sowie einiger Zwischenstadien vom ein- bis achtkernigen Embryosack, welche die Anordnung der Kerne nach dem ersten, zweiten und dritten Teilungsschritte darstellen und die Richtigkeit der Annahme einer im ungefähr achtkernigen Sacke erfolgenden Wanderung der Zweiergruppen gegen die beiden Pole hin beweisen. Es ist unwahrscheinlich, daß diese großen Lücken nicht

teilweise ausgefüllt worden wären, wenn wirklich entscheidende Präparate vorgelegen hätten. Vergleicht man nun die SCHNEGGschen Abbildungen mit denjenigen meiner Tafel, ohne seinen Erklärungsversuch zu berücksichtigen, so zeigt sich, daß sie mit Ausnahme seiner Figur 26 auch ganz gut Stadien aus dem Entwicklungsgang des Embryosackes von *Gunnera macrophylla* darstellen könnten. Seine Figuren 27 und 28 mit sechs bis sieben Antipodenkernen, der Gruppe von circa sechs sich vereinigenden Kernen, den zwei Synergiden und der Eizelle und ebenso sein achtkerniger Embryosack von Figur 24 finden ihre Erklärung wohl einfacher in der Annahme der vier regelmäßigen, für *Gunnera macrophylla* festgestellten Teilungsschritte als in der von ihm angenommenen ungewöhnlichen Art der Entwicklung. Eine von uns in Aussicht genommene Nachprüfung dieser Verhältnisse bei einigen anderen *Gunnera*arten wird wohl ergeben, daß der Entwicklungsgang des Embryosackes derselben mit dem für *G. macrophylla* dargestellten, wenn vielleicht nicht vollkommen, so doch in vielen Punkten identisch sein wird. Eine solche Nachprüfung ist um so notwendiger, als auch die gelegentliche Bemerkung SCHNEGGs über die Vierteilung der Embryosackmutterzelle der Klarlegung bedarf und für die von ihm untersuchten Arten auch der weitere Verlauf der Embryosackdifferenzierung nach Erreichung des Sechszehnkernstadiums, die Ausbildung von Ei-, Synergiden- und Antipodenzellen, die Embryo- und Endospermentwicklung unbekannt geblieben sind. Daß die Angabe SCHNEGGs über den Vorgang der Endosperm-bildung und dessen Beziehungen zu den Antipodenkernen der Kritik nicht standhalten kann, braucht nicht weiter ausgeführt zu werden.

Die im vorstehenden besprochene Embryosackentwicklung von *Gunnera macrophylla* scheint mir für die phylogenetische Betrachtungsweise von nicht zu unterschätzender Bedeutung zu sein, gibt sie uns doch das erste Beispiel eines Angiospermen-Embryosackes, in welchem nach den obligaten drei Teilungsschritten noch ein vierter, ebenso regelmäßig erfolgender stattfindet, so daß an Stelle des achtkernigen der sechszehnkernige Embryosack tritt, der später entsprechend der größeren Kernzahl auch eine größere Anzahl von Zellen aufweist. Wahrscheinlich ist das Vorkommen dieser und ähnlicher vom Normaltypus der Angiospermen abweichender Formen der Embryosackentwicklung nicht allzu selten, denn von

zwei vorläufigen Mitteilungen¹⁾, die in jüngster Zeit neue Beispiele von mehr als achtkernigen Embryosäcken ankündigten, beschreibt die eine für Vertreter aus drei Gattungen ebenfalls sechszehnkernige Embryosäcke. Weitere Beispiele sind wohl zu erwarten, sobald das Material zu neuen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten etwas mehr als es bis jetzt geschehen ist, den zahlreichen in dieser Richtung noch wenig oder noch gar nicht untersuchten Familien entnommen wird.

Die bis jetzt gefundenen Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke rechtfertigen die Aufstellung eines neuen Typus, des sechszehnkernigen Embryosackes. Sie weisen, wie im folgenden noch ausgeführt werden soll, nach gleichem oder ähnlichem Entwicklungsgang Verschiedenheiten in der endgültigen Ausbildung des Embryosackes auf, welche für das Verständnis des neuen, wie des Normaltypus wichtig sind. Die bisher bekannt gewordenen Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke zeigen folgende Entwicklung und Differenzierung.

I. Sechszehnkerniger Embryosack mit vier Dreiergruppen von Zellen und vier miteinander verschmelzenden „Polkernen“.

Diese interessante Differenzierung des Embryosackinhaltes findet sich nach der vorläufigen Mitteilung von STEPHENS bei Vertretern der in ihrem Vorkommen auf das Kapland beschränkten Familie der *Penaeaceae*, von denen fünf Arten aus den Gattungen *Sarcocolla*, *Penaea* und *Brachysiphon* untersucht worden sind. Der Embryosackentwicklung geht eine Teilung der Embryosackmutterzelle in vermutlich drei Tochterzellen, also eine fast vollständige Tetradenteilung, voraus. Nach den zwei ersten Teilungsschritten sind im Embryosack die vier Kerne mehr oder weniger kreuzweise gelagert. Infolge der Ausbildung eines großen zentralen Saft-raumes werden sie auf diesem Stadium mit dem Cytoplasma an die Wand gedrängt. Jeder der vier Kerne liefert nun durch zwei weitere Teilungen eine Gruppe von vier Kernen. In allen Vierergruppen erfolgt um drei Kerne Zellbildung, so daß vier eiappa-

1) STEPHENS E. L., A preliminary note on the Embryo-Sac of certain *Penaeaceae*. Ann. of Botany, Vol. 22, Nr. 86, April 1908, p. 329; CAMPBELL D. S., The Embryo-sac of *Pandanus*. Ann. of Botany. Vol. 22, Nr. 86, April 1908, p. 330.

ratähnliche Gruppen gebildet werden. Die vier freibleibenden Kerne, „Polkerne“, vereinigen sich im Zentrum des Embryosackes zu einem einzigen großen Kern, dem sekundären Embryosackkern. So weit der kurzen Mitteilung STEPHENS zu entnehmen ist, sind die vier Kern- und späteren Zellgruppen im Embryosack der *Penaeaceae* ihrer Entstehung nach unter sich und ebenso den beiden Gruppen im Embryosack des Normaltypus vollkommen gleichwertig.

II. Sechszehnkerniger Embryosack mit drei Dreiergruppen von Zellen und sieben miteinander verschmelzenden Kernen.

Diese Differenzierung weist der Embryosack von *Gunnera macrophylla* und wahrscheinlich auch anderer *Gunnera*-arten auf. Nach der zweiten Kernteilung sind im Embryosacke die vier Kerne kreuzweise gelagert. Nach der dritten Teilung liegen zunächst zwei Kerne am Mikropylarende, zwei am Antipodialende und vier in der Mitte. Diese letzteren wandern an die Basis des Embryosackes, so daß also am Ende des Achtkernstadiums der eine Pol des Embryosackes zwei, der andere sechs Kerne aufweist. Beim Normaltypus ist die Bipolarität des Embryosackes gewöhnlich schon nach der ersten Kernteilung streng durchgeführt. Bei den *Penaeaceae* bleibt sie aus, bei *Gunnera* (ebenso bei *Peperomia hispida*) wird sie sehr spät, erst im Achtkernstadium eingeleitet. Durch den vierten Teilungsschritt entstehen im Embryosack von *Gunnera* am Mikropylende vier, am Chalazaende zwölf Kerne. Die ersteren liefern die Kerne des Eiapparates und einen Polkern, die letzteren sechs Antipoden (zwei Gruppen) und sechs freie Kerne (die „Polkerne“ zweier Vierergruppen und die vier Kerne einer Vierergruppe?), die sich mit dem Polkern des Eiapparates zum sekundären Embryosackkern vereinigen.

Gunnera wird gewöhnlich mit anderen vorwiegend australischen und neuseeländischen Gattungen (*Loudonia*, *Halorrhagis*, *Meionectes*, *Serpicua*, *Proserpinaca*) und den auch bei uns vertretenen Gattungen *Hippuris* und *Myriophyllum* zur Familie der *Halorrhagidaceae* zusammengefaßt. Über die Entwicklungsvorgänge im Embryosack dieser *Gunnera* am nächsten stehenden Formen ist noch sehr wenig bekannt. Nur für einen einzigen Vertreter dieser Gattungen, *Hippuris vulgaris*, liegen Angaben vor. Nach den Unter-

suchungen von FISCHER¹⁾ erfolgt in der Samenanlage von *Hippuris* nach einer normalen Tetradenteilung die Entwicklung der untersten der vier Tetradenzellen zum Embryosack nach dem Normaltypus der Angiospermen.

III. Sechszehnkerniger Embryosack mit einer einzigen (auf zwei Zellen reduzierten) Zellgruppe, sechs isolierten Zellen und acht verschmelzenden Kernen oder mit vierzehn zum sekundären Embryosack zusammentretenden Kernen.

Hierher gehören die verschiedenen von CAMPBELL und JOHNSON untersuchten *Peperomia*-arten. Bei der von beiden Forschern zuerst untersuchten *Peperomia pellucida* entstehen im Plasma des Embryosackes durch einen vierten Teilungsschritt ebenfalls sechzehn Kerne, die ungefähr gleichmäßig im Plasma verteilt liegen. In der Mykropylengegend differenzieren sich um zwei derselben die nackte Eizelle und eine Synergide. Acht Kerne ballen sich nach der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern zusammen. Die sechs verbleibenden Kerne behalten ihre seitliche Stellung bei und werden durch Membranen vom übrigen Embryosack abgetrennt. Bei der Bildung des Endosperms werden sie zusammengedrückt und resorbiert. Der Entwicklungsgang von *Peperomia hispidula*, der vor kurzem von JOHNSON beschrieben worden ist, zeigt bis zum Vierkernstadium Übereinstimmung mit den *Penaeaceae* und *Gunnera*, im achtkernigen Stadium noch mit *Gunnera*. Von den acht Kernen liegen wieder zwei in einer Plasmaansammlung am Mikropylenende, die sechs anderen am Chalazaende des Embryosackes. Nach dem letzten Teilungsschritte sind hier zwölf, dort vier Kerne vorhanden. Um einen der letzteren entsteht eine wohlgeformte Eizelle, um einen anderen eine Synergide, während die beiden übrigen Kerne dieser Vierergruppe ins Zentrum des Embryosackes wandern, um sich dort mit den sämtlichen zwölf Kernen der Antipodenseite zu vereinigen. Die Verschmelzung des sekundären Embryosackkerns mit dem zweiten Spermakern ist bei den *Peperomia*-arten, ähnlich wie bei *Gunnera*, noch nicht nachzuweisen gelungen.

1) FISCHER A., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 14. 1880. S. 117.

In welchem Verhältnis stehen nun diese Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke zum achtkernigen Normaltypus der Angiospermen? Anhaltspunkte für eine Ableitung derselben vom Normaltypus fehlen vollständig. Es ist also zu untersuchen, ob sie als Vertreter eines älteren oder eines neben dem achtkernigen entstandenen Entwicklungstypus aufzufassen sind. Der Auffassung derselben als älterer Formen scheint zunächst das Ausbleiben der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle bei *Gunnera* und *Peperomia* hinderlich zu sein. Zählt man nämlich die Kernteilungsschritte, die zum achtkernigen Embryosack der Angiospermen führen, nicht von der ersten Teilung in der Embryosackzelle, sondern von derjenigen in der Embryosackmutterzelle an, so erfolgen zur Bildung des Normaltypus bei vollkommener Tetradenteilung fünf Teilungsschritte, also mehr als zur Bildung des sechszehnkernigen Embryosackes von *Gunnera* und *Peperomia*. Teilt sich die Embryosackmutterzelle dagegen nur einmal in zwei Tochterzellen, von denen die eine zum Embryosacke wird, so ist die Anzahl der Teilungsschritte ebenfalls vier. Das Ausbleiben der die Reduktionsteilung begleitenden Tetradenbildung der Embryosackmutterzelle ist nun sicher kein Merkmal primitiven, sondern vielmehr reduzierten Verhaltens. Es sind aber, wie durch zahlreiche Beispiele belegt werden kann, die Entwicklungsvorgänge im Embryosack unabhängig von seiner Entstehung. Es braucht nur an das Beispiel der *Liliaceen*¹⁾ erinnert zu werden, um zu zeigen, daß innerhalb einer Familie, ja oft innerhalb einer Gattung, die mannigfaltigsten Variationen und Reduktionen im Verlauf der Tetradenteilung eingetreten sind, ohne daß deshalb die Teilungsvorgänge in der Embryosackzelle und die später erfolgende Zellbildung in derselben irgendwelche Verschiedenheit zeigen würden. Die Reduktion der Tetradenteilung bei den *Penaeaceae*, sowie das vollständige Ausbleiben dieser Teilung bei *Gunnera* und *Peperomia* wird also ebensowenig von Einfluß auf die Vorgänge während der nachfolgenden Embryosackentwicklung sein wie bei den *Liliaceen* und anderen Angiospermen mit normalem achtkernigen Embryosack. Es liegen also keine Anhaltspunkte vor, daß der vierte Teilungsschritt im Embryosacke

1) Siehe z. B. ERNST, A., Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* Salisb. Flora, Bd. 91, 1902, S. 7 und COULTER, J. M. und CHAMERLAIN, CH. J. Morphologie of Angiosperms. New York 1903, S. 77.

etwa in Beziehung zu setzen wäre mit der Unterdrückung zweier Teilungsschritte während der Entstehung desselben. Ein zweiter Einwand, der gegen die Auffassung des sechzehn-kernigen Embryosackes als einer unabhängigen älteren Form möglich wäre, könnte Bezug nehmen auf die, wenigstens bei *Gunnera* und *Peperomia*, nicht mit der Vermehrung der Kernzahl schritthaltende Vermehrung der Zellenzahl und die Vereinigung einer größeren Anzahl freibleibender Kerne. Im achtkernigen Embryosack des Normaltypus werden in der Regel um sechs der acht Kerne Zellen gebildet. Die Archegontheorie von PORSCH¹⁾ deutet die beiden Kern- und nachherigen Zellgruppen des Embryosackes als polar gelagerte Archegonien, von denen jedes aus vier Zellen resp. Kernen besteht, zwei Halszellen, der Eizelle und dem Bauchkanalkern. Der Eiapparat mit dem oberen Polkern (Bauchkanalkern des Archegoniums) stellt das obere, die Antipodengruppe mit dem unteren Polkern das untere Archegonium dar. Dieser Auffassung entspricht, wie PORSCH ausführt, wenigstens im typischen achtkernigen Embryosacke, Gestalt und Funktion der einzelnen Bestandteile und sie erklärt auch die Achtzahl der Kerne, sowie die Polarität und entwicklungsgeschichtliche Gleichheit beider Embryosackhälften. Nun ist ja allbekannt und braucht nicht ausführlich mit Beispielen belegt zu werden, daß der Vorgang der Zellbildung im achtkernigen Embryosack lange nicht bei allen Arten gleichmäßig erfolgt, sondern vielmehr bald die Ausbildung der Synergiden, bald einzelner oder aller Antipodenzellen unterbleibt, und für einzelne Arten, z. B. für die wildwachsenden Tulpen ist von GUIGNARD²⁾, für *Juglans*-arten von KARSTEN³⁾ und NAWASCHIN⁴⁾ ein vollständiges Ausbleiben der Zellbildung im Embryosack beschrieben worden.

Der entwicklungsgeschichtlichen Gleichheit der beiden Vierergruppen im bipolaren Embryosack des Normaltypus entspricht nun im sechzehn-kernigen Embryosacke diejenige der vier quadripolar gelagerten Vierergruppen bei den *Penaeaceae*. Bei *Gunnera macrophylla* und *Peperomia hispidula* findet

1) PORSCH, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.

2) GUIGNARD, L., L'appareil sexuel et la double fécondation dans les *Tulipes*. Ann. Sc. nat. Bot. 7, Vol. 11, p. 365—387, 1900.

3) KARSTEN, G., Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen *Junglandaceen*. Flora. Bd. 90, 1902, S. 316—333.

4) NAWASCHIN, S., Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralblatt, Bd. 63, 1895, S. 353—357.

die gleichmäßige Ausbildung der vier Vierergruppen nicht mehr statt und die quadripolare Anordnung der Kerne wird nur während der ersten Entwicklungsstadien, bis nach dem dritten Teilungsschritte, beibehalten. Im achtkernigen Embryosacke derselben wandern die Kerne der beiden mittleren Gruppen an den basalen Teil des Embryosackes hinunter, so daß schon vor der letzten Teilung eine bipolare Anordnung ungleichwertiger Kerngruppen zustande gekommen ist. Nach dem vierten Teilungsschritte werden im sechzehnkernigen Embryosacke von *Gunnera* die drei Zellen des Eiapparates und die sechs Antipoden gebildet. Bei *Peperomia pellucida* entstehen zwei Zellen des Eiapparates und sechs an der Wand zerstreut liegende kleine (Antipoden?)zellen, bei *Peperomia hispidula* nur die zwei Zellen des Eiapparates. Betrachtet man diese Gestaltungsverhältnisse im sechzehnkernigen Embryosacke vom Standpunkte der Archegontheorie, so enthält der Embryosack der *Penaeaceae* mit seinen vier quadripolar gelagerten Gruppen vier Archegonien, deren Bauchkanalkerne sich als die vier Polkerne zum sekundären Embryosackkern vereinigen. Bei *Gunnera* und *Peperomia* ist der Vorgang der Zellbildung innerhalb der vier Gruppen mehr oder weniger unvollständig. Zellbildung und Kernverschmelzung im Embryosacke von *Gunnera* entsprechen der Bildung dreier Archegonien. Mit den drei Bauchkanalkernen derselben vereinigen sich die vier Kerne des vierten Archegoniums. Nur ausnahmsweise (7 Antipoden) wird auch noch um einen Kern der vierten Gruppe eine besondere Zelle ausgebildet. Als Bildung dreier zum Teil in der Zellenzahl, zum Teil in der Zellengröße reduzierter Archegonien können nach dieser Theorie die Vorgänge im Embryosacke von *Peperomia pellucida*, eines einzigen auf zwei Zellen reduzierten Archegoniums diejenigen im Embryosacke von *Peperomia hispidula* gedeutet werden.

Die Verschmelzung einer größeren Anzahl von Kernen im sechzehnkernigen Embryosack (vier bei den *Penaeaceae*, sieben bei *Gunnera macrophylla*, acht bei *Peperomia pellucida* und zwölf bei *Peperomia hispidula*) scheint mir, obschon dieser Vorgang auf den ersten Blick am auffälligsten ist, für die Auffassung des ganzen Entwicklungsganges von geringster Bedeutung zu sein. Im sechzehnkernigen Embryosacke folgt einfach dem Vorgange der Zellbildung die Vereinigung aller noch frei im Embryosacke verbliebenen Kerne. Das gleiche ist, wie STRASBURGER¹⁾ ausgeführt

1) STRASBURGER, E., Die Samenanlage von *Drimys Winteri*. l. c. Seite 223.

hat, im achtkernigen Embryosack der Fall, in welchem, wie in anderen an sich einkernigen Zellen, denen aus irgendwelchem Grunde zwei oder mehr Kerne zufielen, es ebenfalls zu einer Verschmelzung der frei gebliebenen Kerne kommt. Werden im achtkernigen Embryosacke weniger als sechs Zellen ausgebildet, indem die Ausbildung von Synergiden oder Antipoden unterbleibt, so können die betreffenden Kerne wie z. B. für *Alchimilla* von MURBECK ¹⁾ festgestellt worden ist, sich ebenfalls mit den Polkernen zum sekundären Embryosackkern vereinigen. Von großem biologischen Werte scheint wenigstens bei *Peperomia* diese ungewöhnliche Vermehrung der Kernmasse vor Beginn der Endosperm bildung nicht zu sein. Die Teilungsenergie des großen, sekundären Embryosackkerns bleibt recht gering und das Endosperm, das im reifen Samen nur aus 40 bis 50 Zellen besteht, spielt im Vergleich zum Perisperm, dem eigentlichen Nährgewebe, eine geringe Rolle.

Aus den vorstehenden Betrachtungen geht wohl hervor, daß die besprochenen Beispiele sechzehn kerniger Embryosäcke nicht vom achtkernigen Typus abzuleiten sind. Sie bilden Glieder einer Formenreihe, deren Ausgangsform die doppelte Kern- und Zellenzahl des Normaltypus enthält und innerhalb welcher Abweichungen nach denselben Richtungen, wie vom Normaltypus aus, vorhanden sind. Es brauchen daher diese abweichenden Formen nicht in gerader Linie in der Aufwärtsentwicklung des typischen achtkernigen und dessen weiterer Reduktionsform, des vierkernigen Embryosackes zu liegen. Betrachtet man in der Aufwärtsentwicklung der Geschlechtsgeneration der Embryophyten die Reduktion der Archegonien und ihrer Anzahl, als besonders charakteristisch, so lassen sich wenigstens zwei der beschriebenen Formen sechzehn kerniger Embryosäcke als dem Normaltypus der Angiospermen vorausgehende Glieder am Schlusse der ganzen Reihe deuten. Ausgehend von einem Embryosack mit vier Archegonien (*Penaeaceae*) findet im sechzehn kernigen Embryosack eine Reduktion auf drei Archegonien (*Gunnera*) statt. Der achtkernige Embryosack repräsentiert zwei Archegonien und bei einzelnen Vertretern, bei denen der dritte Kernteilungsschritt im Embryosack unterbleibt,

1) MURBECK, S., Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. 38, Afd. 2, 1902. No. 2, pag. 6.

wie bei *Cypripedium*¹⁾, oder bei denen die zur Bildung der basalen Vierergruppe führenden Teilung ausfallen, wie bei *Helosis guyanensis*²⁾ und *Limnocharis emarginata*³⁾, liegt im Embryosack mit einer einzigen Vierergruppe (einem Archegonium) das Schlußglied in der Reduktion des Embryosackes innerhalb der Angiospermen vor.

In dieser kurzen Betrachtung verschiedenartiger Embryosackverhältnisse bei Angiospermen sind absichtlich die systematische Stellung der genannten Pflanzen, das Vorkommen oder Fehlen primitiver Merkmale an der Sporophytengeneration usw. nicht in die Diskussion gezogen werden. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Angiospermen sind noch zu sehr umstritten und nach dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse ist es wenig wahrscheinlich, daß die Entwicklungsvorgänge im Embryosack wesentliche Merkmale zur Feststellung der Beziehungen der Angiospermenreihen untereinander und zu den Gymnospermen liefern werden. Ferner ist sehr wohl möglich, daß die Formen, die uns weiteren Aufschluß über die Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen zu geben vermögen, nicht ausschließlich unter denjenigen zu suchen sind, welche auch in den Merkmalen der Sporophytengeneration Anklänge an die Gymnospermen aufweisen. Einen Fingerzeig in dieser Richtung geben auch andere mit der Bildung der Geschlechts- generation in Beziehung stehende Vorgänge wie zum Beispiel derjenige der Archesporbildung. Das Vorkommen einer größeren Anzahl von Archesporzellen im Nucellus der Angiospermen-Samenanlage ist sicher ein Merkmal primitiven Charakters, und doch findet man Beispiele dafür nicht nur bei Formen mit vermutlich primitiven Sporophyten wie *Casuarina*, *Fagaceen*, *Betulaceen* und *Salicaceen*, sondern, wie die Zusammenstellung bei COULTER und CHAMBERLAIN⁴⁾ zeigt, auch in hochstehenden Reihen, z. B. bei Vertretern von vierzehn Gattungen der *Rosaceen*, bei *Ranunculaceen*, auch bei vereinzelt Vertretern anderer Familien wie *Helianthemum*, *Capsella*, *Loranthus*, *Thesium* und gelegentlich bei *Asclepiadaceen*, *Rubiaceen* und *Compositen*. Das primitive Merkmal eines mehr-

1) PACE, L., Fertilisation in *Cypripedium*. Botan. Gazette, Vol. 44. Nov. 1907 S. 356.

2) CHODAT, R. et BERNARD, CH., Sur le sac embryonnaire d'*Helosis guyanensis*. Journal de Botanique, Vol. 14, 1900. Sep.-Abdr. S. 11.

3) HALL, J. G., An embryological Study of *Limnocharis emarginata*. Bot. Gazette. Vol. 32, 1902. pag. 214—218.

4) COULTER, J. M. and CHAMBERLAIN, CH. J., l. c. pag. 61.

zelligen Archespors ist also nicht mit dem Vorkommen anderer primitiver Merkmale am Sporophyten verknüpft und in gleicher Weise kann auch der Vorgang der Embryosackgestaltung von denselben unabhängig sein. Aufgabe künftiger Untersuchungen wird es sein, weitere Ausnahmen vom Normaltypus der Embryosackentwicklung der Angiospermen aufzusuchen. Es ist zu erwarten, daß noch mehr Beispiele zu finden sind, welche, wie die sechszehnkernigen Embryosäcke der *Penaeaceae*, von *Gunnera* und *Peperomia* unsere Kenntnis der Entwicklungsvorgänge im Embryosack der Angiospermen wesentlich erweitern und uns schließlich zu einer sicher begründeten Auffassung ihrer Bedeutung und ihrer Phylogenie führen werden.

Zürich, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität.

Erklärung der Abbildungen zu Tafel VII.

- Figur 1. Junges Ovulum zur Zeit der Integumentbildung. Embryosackmutterzelle von zweischichtigem Nucellusgewebe umschlossen. Kern der Embryosack(mutter)zelle im Synapsisstadium. Vergr. 420:1.
- Figur 2. Embryosackzelle kurz nach der ersten Kernteilung. Zwischen den beiden Kernen sind noch einzelne Spindelfasern sichtbar. Vergr. 420:1.
- Figur 3 u. 4. Beginn der Vakuolenbildung im Cytoplasma des zweikernigen Embryosackes. Vergr. 420:1.
- Figur 5 u. 6. Vierkernige Embryosäcke mit kreuzweise gelagerten Kernen; vakuoliges Cytoplasma. Nucellus am Scheitel des Embryosackes auf diesem wie auf allen späteren Stadien der Entwicklung zweischichtig. Länge des Embryosackes auf diesem Stadium 70—90 μ . Vergr. 420:1.
- Figur 7—9. Achtkernige Embryosäcke. Nach der Teilung der vier kreuzweis gelagerten Kerne bleiben die beiden Abkömmlinge des Kernes am Mikropylenende in einer Cytoplasmaansammlung dieser Seite, ebenso erfahren die Abkömmlinge des im Viererstadium basal gelagerten Kernes keine Stellungsveränderung. Die vier mittleren Kerne dagegen wandern an das Chalazaende, so daß hier eine Gruppe von sechs Kernen entsteht. Vergr. 420:1.
- Figur 10. Achtkerniger Embryosack unmittelbar vor der letzten Kernteilung. Vergr. 420:1.
- Figur 11. Junger Eiapparat. Die beiden Synergiden nehmen den Scheitel des Embryosackes ein, sie sind auf diesem Stadium noch dicht mit Plasma erfüllt. Eizelle mit scheidelständigem Kern und basaler Vakuole. An der Seitenwand des Embryosackes erfolgt die Vereinigung des oberen mit dem großen unteren Polkern. Vergr. 420:1.
- Figur 12. Ausgewachsene Eizelle mit einer Synergide am Scheitel des Embryosackes. Vergr. 420:1.

Figur 13. Embryosack mit Eiapparat, Antipoden und den verschmelzenden Polkernen. Eizelle mit scheidelständigem Kern und basaler Vakuole, Synergide mit inverser Lagerung von Kern und Vakuole. Die sechs Antipoden sind zu zwei Dreiergruppen angeordnet. Die Vereinigung des oberen und des unteren Polkernes erfolgt in einem zentralen, den Eiapparat mit den Antipoden verbindenden Plasmastrang. Länge des Embryosackes auf diesem Stadium (nach Messungen an mehreren Präparaten) 175—190 μ , Breite desselben 75—88 μ . Vergr. 420:1.

Figur 14—16. Verschiedene Formen der sechszelligen Antipodengruppe an der Basis des Embryosackes. In Figur 15 die eine Dreiergruppe an der Basis, die andere etwas seitlich verlagert; in Figur 16 drei kleinere und drei größere Antipoden, die alle sechs bis an die Basis des Embryosackes reichen. Vereinigung der Polkerne unmittelbar oberhalb der Antipoden. Vergr. 420:1.

Figur 17—19. Verschiedene Stadien der Vereinigung der sechs vom Antipodialende herstammenden freien Kerne. (Jeder Kern mit Kernkörperchen.) Vergr. 760:1.

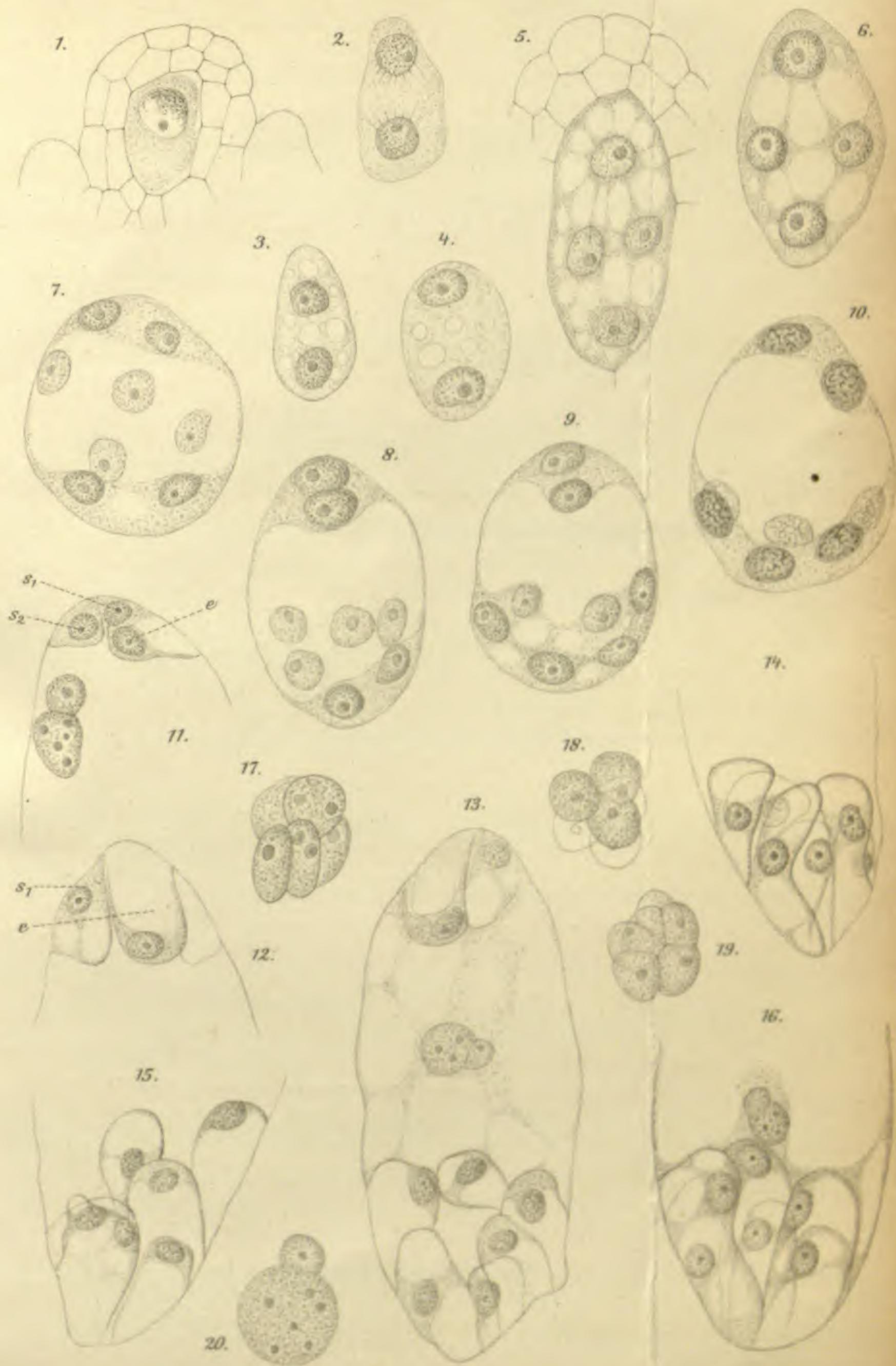
Figur 20. Vereinigung des unteren Polkernes (d. h. des Verschmelzungsproduktes der sechs freien Kerne vom Antipodialende) mit dem oberen Polkern. Im unteren Polkerne sind noch die Kernkörperchen der 6 verschmolzenen Kerne bei verschiedener Einstellung zu unterscheiden. Durchmesser des unteren Polkernes 27—30 μ , des oberen 15 und 7,5 μ . Vergr. 760:1.

49. Margery S. Rosing: Der Zucker- und Stärkegehalt in den Schließzellen offener und geschlossener Spaltöffnungen.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 23. Juni 1908.)

Es ist bekannt, daß die Turgeszenz der Schließzellen der Spaltöffnungen bei offener Spalte größer ist als bei geschlossener. Die Ursache dieser Volumenzunahme muß eine osmotisch wirkende, organische oder unorganische Substanz im Inhalt der Schließzellen sein. Es liegt nun nahe, aus dem fast regelmäßigen Auftreten von Chlorophyllkörnern in den Spaltöffnungsschließzellen anzunehmen, daß diese osmotisch wirksame Substanz ein lösliches Assimilationsprodukt, wahrscheinlich eine Zuckerart sei, die dann beim Schließen der Spalte in osmotisch unwirksame Stärke verwandelt oder veratmet wird. Dafür spricht auch die Tatsache, daß volles Licht,



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26a](#)

Autor(en)/Author(s): Ernst A.

Artikel/Article: [Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. 419-438](#)