Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 91 (1908)

Vereinsnachrichten: Botanische Sektion

Autor: Laager, J. / Fischer, E. / Wirz, H.

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 07.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

II.

Botanische Sektion.

Zugleich Versammlung der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft.

Sitzung: Dienstag, den 1. September 1908.

Einführender: Herr J. Laager, Sek.-Lehrer.
Präsident: „ Prof. Dr. E. Fischer.
Sekretär: „ H. Wirz, cand. phil.

---

1. Herr Prof. Dr. *A. Ernst* (Zürich) berichtet über den Embryosack der Angiospermen (siehe am Schluss den Vortrag in extenso).

An der Diskussion beteiligen sich die Herren Prof. Dr. *C. Schröter* und Prof. Dr. *R. Chodat.*

2. Herr Sek.-Lehrer *J. Wirz* (Schwanden, Kt. Glarus): *Übersichtsbild der Flora des Kantons Glarus.* Durch Flusskorrektionen, Trainierungen und Runsenverbauungen im Verlaufe des letzten Jahrhunderts hat das Florenbild zum Teil einen andern Habitus bekommen. Die weiten Sumpfgebiete und unfruchtbaren Kiesbänke verschwinden und machen den Kulturen Platz. An wenigen Stellen, in dem Torfmoor bei Bilten und in kleinern Torfmooren auf den Alpen finden wir noch die ursprünglichen Verhältnisse. Andererseits haben längs der Verkehrswege fremde Einwanderer Eingang gefunden und da und dort Boden gefasst. Die Talhänge sind meist bewaldet. Tanne und Buche führen die Vorherrschaft. In die Baumvegetation mischen sich besonders im Glarnerunterland zahlreiche Föhnpflanzen.

Im Schatten der Wälder haben sich zahlreiche Farne und Orchideen niedergelassen. Die Flora der Alpen zeigt engen Anschluss an die alpine Vegetation der Nachbarkantone. Innerhalb des Kantons bedingen die geologischen Verhältnisse eine scharfe Trennung zweier Florengebiete. Auf der einen Seite steht die Glärnisch- und Wiggiskette mit mehr kalkliebenden Pflanzen, auf der andern das Freiberggebiet aus Schiefer und Verrucano mit den Charakterpflanzen dieses Untergrundes.

3. Herr Prof. Dr. *A. Ernst* (Zürich): *Die Besiedelung vulkanischen Bodens auf Java und Sumatra.* An Hand von Photographien schildert der Vortragende:

1. Die Flora und Vegetation der Kraterebenen am Gedeh, einem nicht mehr tätigen Vulkan. Im Unterholze finden sich Kräuter, wie sie auch unsere Alpen schmücken: Arten von Viola, Primula, Ranunculus und Plantago. Besonders reich ist die Vegetation hier an Farnen und Moosen.
2. Die Flora und Vegetation der obersten Abhänge noch tätiger Vulkane. Die Eruption von 1840 zerstörte die Vegetation auf der einen Seite des Vulkankegels des Pangerango. Hier lässt sich der Vorgang der Neubesiedlung durch Albizzia, Gnaphalium, Vaccinium etc. verfolgen. Bis in die Nähe des Kraterkegels dringen Büsche vor. Ein riesiger Kraterwald umgibt im Tenggergebirge die Gipfelebene, aus der sich neue Krater erheben.
3. Die Flora und Vegetation in der Umgebung der Solfataren, heissen Quellen, Moffeten und heissen Seen. Die sie zusammensetzenden pflanzlichen Elemente sind dieselben wie an den Gipfeln der Krater. Die gleichen Moose, Flechten und Ericaceen sind hier zu treffen. Bis an die rauchenden Spalten dringen Melastoma, Gleichenia und Gymnogramme vor.
4. Die Besiedlung von Lava-, Aschen- und Lapillifeldern.

5. Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. Sie ist der Hauptsache nach eine Strandflora mit typischer Pes Caprae-Formation. In zweiter Linie folgt der Barringtoniawald, an dessen Zusammensetzung zahlreiche Arten beteiligt sind. Im Innern der Insel hat eine steppenartige Vegetation die Abhänge und Schluchten in Besitz genommen.

4. Herr Prof. Dr. *Ed. Fischer* (Bern) bringt einen *Beitrag zur Kenntnis der biologischen Arten der parasitischen Pilze.* Er referiert über zwei im botanischen Institut der Universität Bern ausgeführte Untersuchungen: diejenige des Herrn *René Probst* über die weitere Zerlegung der Hieracien-bewohnenden Puccinia Hieracii und diejenige des Herrn *Alfred Steiner* über die biologischen Verhältnisse der Sphaerotheca Humuli auf Alchemillen. Anschliessend an diese Untersuchungen erörtert der Vortragende die verschiedenen Faktoren, welche für die Entstehung biologischer Arten in Betracht kommen können.

An der Diskussion beteiligen sich die Herren Prof. Dr. *Schröter*, Prof. Dr. *Schinz* und Prof. Dr. *Chodat.*

5. Herr Dr. *J. Coaz*, Oberforstinspektor (Bern): *Über einen neuen Standort von Trientalis europaea L.* Der Vortragende teilt mit, dass für die Schweiz ein neuer Fundort obiger Pflanze durch Herrn Dr. *Steck*, Konservator der entomologischen Sammlung des Museums in Bern ermittelt worden sei. Der Vortragende hat mit seinem Sohn, Kreisförster *Karl Coaz*, den Standort besucht und die Richtigkeit desselben bestätigt. Er nennt weitere Fundorte in der Schweiz und bezeichnet die Pflanze als Relikt aus der Gletscherzeit. Einige der gesammelten Pflanzen legt Herr Coaz vor zu Handen des botanischen Museums des eidg. Polytechnikums.

Diskussion: Prof. Dr. *Schröter*, Prof. Dr. *Schinz.*

6. Herr Dr. *Th. Herzog: Über seine Reise durch Bolivia.*

Die erste Etappe führte den Vortragenden von Corumbá am Rio Paraguay nach Santa Cruz de la Sierra und zwar

zunächst durch eine weite Ebene, bedeckt von hochstämmigem, regengrünem Walde, der etwa den brasilianischen Caatingas entspricht und mit einigen Elementen des Chacowaldes gemischt ist. Dann wurde das Sandsteingebirge von Chiquitos durchquert, dessen Fuss von Leguminosenwäldern bedeckt ist, während sich in den höhern Lagen lichte Campos-Wäldchen finden. Durch den Niederwald des Monte Grande mit xerophytischem Charakter gelangte der Reisende in die Savannenregion der „Pampa von Santa Cruz“ und weiter nach Norden in die Urwälder am Rio Blanco. Dabei wurde das Hügelland von Velasco mit seinen mächtigen Palmenwäldern gequert. Die Urwälder des Rio Blanco selbst bilden den Übergang zu den Regenwäldern der Hylaea. Von Santa Cruz aus wurde auch der Nordwesthang der Cordillere besucht. Der Rand der Gebirge ist von tropischem Regenwald bestanden. Die Heimreise erfolgte quer durch die Cordillere. Auf den palmenarmen Bergwald folgt hier nach oben die Dornstrauch- und Succulentensteppe, dann die Busch- und Mattenzone. Durch das rauhe Hochland von Vacas erreichte der Vortragende die Kulturtäler von Cochabamba und von hier nach Überwindung mehrerer hoher Bergpässe die Puna von Oruro.

Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen.[1])

Von

A. Ernst, Zürich.

Im Vergleich zu der innerhalb der Pteridophyten und der Gymnospermen herrschenden Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Geschlechtsgeneration erscheint diese bei den Angiospermen auffallend stark und, bei Vertretern zahlreicher Familien, gleichmässig reduziert. Innerhalb der Pteridophyten ist die Reduktion des *Prothalliums* (Geschlechtsgeneration) von einer freilebenden, sich autotroph ernährenden Pflanze zu einem kleinen, oft nur wenig aus der keimenden Spore hervortretenden Zellkörper zu verfolgen, dem nur noch die wichtigste Aufgabe des Prothalliums, die Produktion von Sexualorganen, zukommt. Auch bei zahlreichen Gymnospermen bildet die Geschlechtsgeneration einen von der ungeschlechtlichen Generation ernährten Zellkörper, der im Innern von Geweben und Organen der ungeschlechtlichen Pflanze eingeschlossen bleibt. An seinem Scheitel werden bei der grossen Mehrzahl der

---

[1]) Da es sich in der vorliegenden Arbeit um Wiedergabe eines Vortrages handelt, glaube ich von der Beifügung detaillierter Literaturangaben absehen zu können. Die im Texte enthaltenen Zeichnungen sind — mit Ausnahme von Figur 8 (Embryosackentwicklung von Peperomia nach Johnson u. Campbell) — Reproduktionen nach Originalen aus eigenen Arbeiten und denjenigen meiner Schüler P. Tannert, E. Schmid, H. Huss und K. Peters, sowie Zeichnungen nach neuen, eigenen Präparaten und solchen der Herren H. Meier, J. Samuels und H. Wirz. Bei der Herstellung der Clichés sind alle Zeichnungen auf 3/4 der Originalgrösse reduziert worden. Die Vergrösserungsangaben in den Figurenerklärungen beziehen sich auf die Originalzeichnungen.

Gymnospermen Organe ausgebildet, welche den *Archegonien* der Pteridophyten homolog sind. Im einzelnen sind aber die zur Bildung des weiblichen Prothalliums führenden Vorgänge ebenfalls verschieden, und eine vergleichende Betrachtung derselben ergibt, dass auch innerhalb der Gymnospermen die aus der Makrospore hervorgehende Geschlechtsgeneration (weibliches Prothallium, Embryosack) einer verschieden weit gehenden Reduktion unterliegt.

Bei den *Angiospermen* ist der Entwicklungsgang der Geschlechtsgeneration noch viel weiter verkürzt worden. Was für die Deutung dieses Entwicklungsvorganges besonders ungünstig wirkt, ist der Umstand, dass er bei Vertretern aller Reihen und Familien im wesentlichen nach demselben Typus erfolgt, und daher eine Reduktionsreihe innerhalb der Angiospermen bis jetzt nicht aufgestellt werden konnte.

Der gewöhnliche Verlauf der Entstehung und Keimung der Makrospore (des Embryosackes) der Angiospermen ist etwa folgender:

Im Nucellus der jungen Samenanlage wächst eine subepidermal gelagerte Zelle stark heran (Fig. 1 A) oder erfahren die Zellen einer kleinen Zellgruppe eine starke Vergrösserung (Fig. 1 C). Sie werden zu *Makrosporen-* oder *Embryosackmutterzellen.* Haben sie unter gleichzeitiger Vergrösserung ihres Kernes und besonderer Lagerung der färbbaren Kernsubstanz ihre definitive Grösse erreicht, so erfahren sie eine Teilung in vier Enkelzellen (Embryosackzellen, Makrosporen) (Fig. 1 B). Man bezeichnet diesen Teilungsvorgang als *Tetradenteilung.* Die Kernteilungen, welche während derselben erfolgen, sind die *Reduktionsteilungen,* durch welche die Chromosomenzahl der Kerne auf die Hälfte reduziert wird. Der Verlauf der Tetradenteilung wird bei vielen Angiospermen abgekürzt (Fig. 10). An Stelle von vier Enkelzellen entstehen nur deren drei oder zwei (Fig. 1 D—G), oder es unter-

bleibt die Tetradenteilung vollständig. Die Embryosackmutterzelle wächst im letzteren Falle direkt als Embryosackzelle weiter. Die Reduktionsteilungen finden dann während der Entwicklung des Embryosackes statt oder bleiben in Fällen parthenogenetischer Fortpflanzung aus.

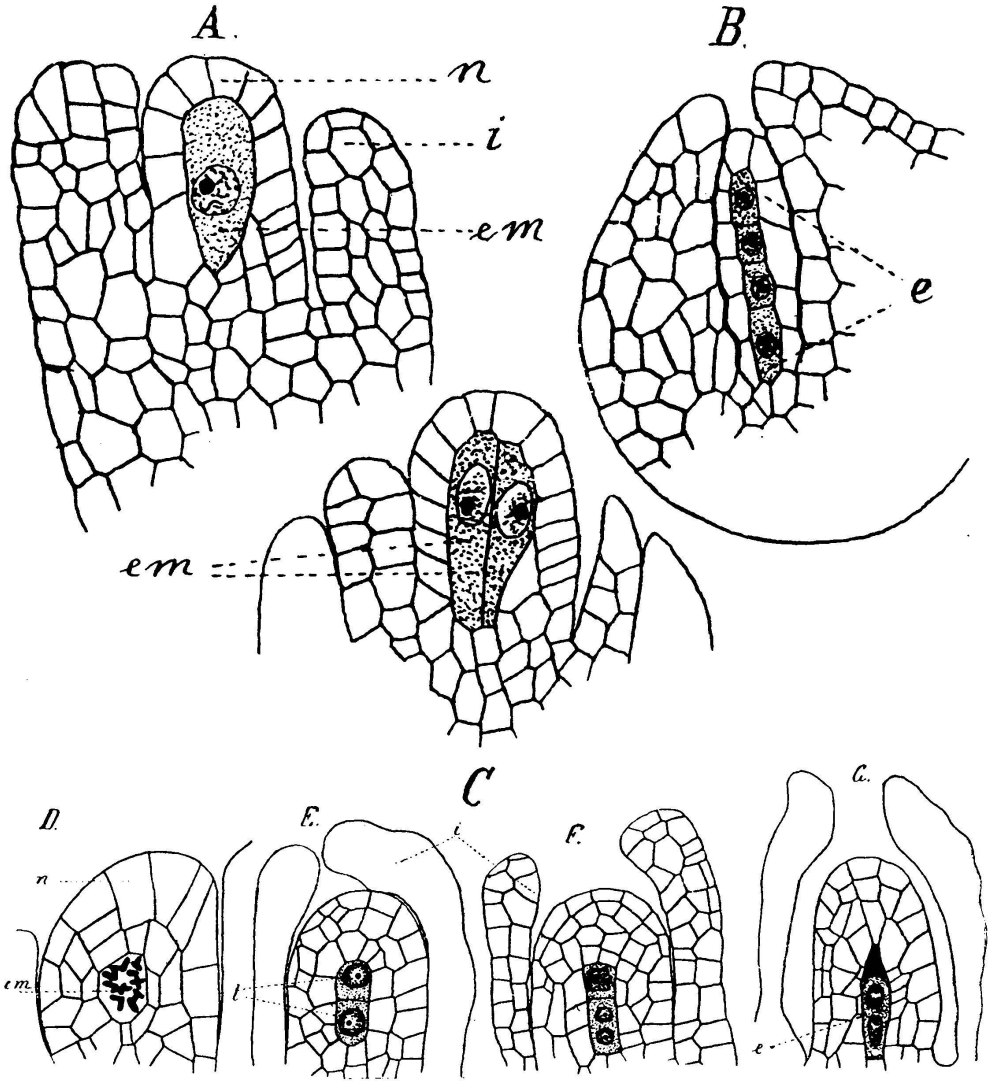

Fig. 1. Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle.

A. *Lathraea squamaria L.* Junge Samenanlage mit einer Embryosackmutterzelle. n = Nucellus, i = Integument, em = Embryosackmutterzelle. Vergr. 350/1.

B. *Scrophularia nodosa L.* Junge Samenanlage nach vollständiger Tetradenteilung einer Embryosackmutterzelle. e = Embryosackzellen (Makrosporen). Vergr. 400/1.

C. *Pedicularis foliosa L.* Samenanlage mit zwei Embryosackmutterzellen im Nucellus. em = Embryosackmutterzellen. Vergr. 350/1.

D. *Paris quadrifolia L.* Nucellus einer jungen Samenanlage; Kern der Embryosackmutterzelle in Teilung. n = Nucellus, em = Embryosackmutterzelle. Vergr. 150/1.

E. *Paris quadrifolia L.* Embryosackmutterzelle nach der ersten Teilung in die Tochterzellen t; i = Integument. Vergr. 150/1.

F. *Paris quadrifolia L.* Tochterzellen nach dem zweiten Kernteilungsschritt der Tetradenteilung. Vergr. 150/1.

G. *Paris quadrifolia L.* Verdrängung der oberen Tochterzelle durch die zum Embryosack (e) auswachsende, untere Zelle. Vergr. 150/1.

Nach der Produktion von vier, drei oder zwei Abkömmlingen der Embryosackmutterzelle entwickelt sich in der Regel nur eine einzige derselben, meistens die unterste Zelle der kurzen Zellreihe, weiter (Fig. 10). Haben in einem Nucellus eine grössere Anzahl von Embryosackmutterzellen Tetraden gebildet, so kann die Weiterentwicklung je einer Zelle jeder Tetrade einsetzen. Gewöhnlich aber beschränkt sich die Entwicklung schon von Anfang an auf eine einzige der durch die Teilungen der Mutterzellen entstandenen Enkelzellen (Makrosporen).

Wie bei den Gymnospermen bleibt auch bei den Angiospermen der *Embryosack* (Makrospore) im Inneren des *Nucellus,* eines Gewebes der ungeschlechtlichen Generation, eingeschlossen. Der Keimungsvorgang verläuft ausserordentlich einfach. Er beginnt wie bei den Gymnospermen mit dem Vorgang der *freien Kernteilung.* Während aber bei jenen zunächst durch eine grössere Anzahl von Teilungsschritten hundert und mehr Kerne erzeugt werden, ist die Anzahl der Teilungen und damit auch diejenige der entstehenden Kerne im Embryosack der Angiospermen sehr beschränkt. Bei der grossen Mehrzahl derselben werden durch drei aufeinanderfolgende Teilungsschritte zwei, vier und dann acht Kerne gebildet. Gleichzeitig erfolgt die Vergrösserung des Zellraumes. Das in der Zelle enthaltene Cytoplasma wird vacuolig. Die Vacuolenbildung beginnt

auf sehr frühen Stadien, und nach der ersten Kernteilung hat gewöhnlich schon die Vereinigung aller Vacuolen zu einem zentralen Saftraum stattgefunden, welcher mit dem Cytoplasma auch die beiden Kerne gegen die Schmalseiten des elliptischen Sackes hindrängt (Fig. 2 A und B).

Jedem der beiden Pole des Embryosackes wird in der Regel ein Kern zugeteilt. Während der beiden weiteren Teilungsschritte teilen sich die Kerne an den Enden der langgestreckten Zelle immer gleichzeitig. Wenn im ganzen acht Kerne, vier an jedem Ende des Embryosackes, gebildet sind (Fig. 2 E), folgt dem Vorgang der freien Kernteilung derjenige der simultanen Zellbildung nach. Die der Befruchtung vorausgehende Entwicklung des Embryosackes erreicht damit ihren Abschluss. Man hat diesen Entwicklungsgang als den *Normaltypus der Embryosackausbildung bei den Angiospermen* bezeichnet.

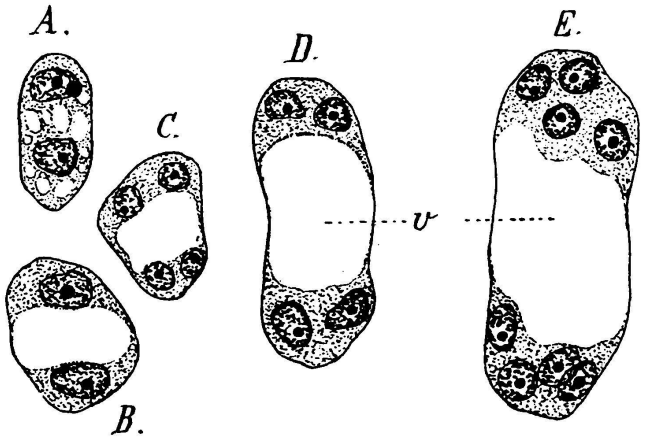

Fig. 2. Die drei Kernteilungsschritte im achtkernigen Embryosack.

A—E. *Paris quadrifolia L.* A: Embryosackzelle mit zwei Kernen und vacuoligem Plasma. Vergr. 300/1. B: zweikerniger Embryosack mit zentraler Vacuole. Vergr. 300/1. C: vierkerniger Embryosack unmittelbar nach der zweiten Kernteilung. Vergr. 300/1. D: vierkerniger Embryosack vor der letzten Teilung. E: achtkerniger Embryosack, je eine Vierergruppe von Kernen an den Polenden der Zelle. Vergr. 300/1.

Aus zahlreichen Tatsachen (Entwicklung der Samenanlage, Lage und Verhalten der Tetraden-bildenden Zellen, Übereinstimmung im Verlauf der Reduktionsteilung) geht sicher hervor, dass wir den Inhalt des Embryosackes der Angiospermen *homolog* zu setzen haben dem Inhalt der gekeimten Makrospore bei den heterosporen Pteridophyten und der im Nucellus eingeschlossenen Makrospore (Embryosack) der Gymnospermen, also einem weiblichen Prothallium mit Archegonien. Aus der Gestaltung des Embryosackinhaltes dagegen kann diese Homologie nicht mehr direkt festgestellt werden. Es werden daher bis in die neueste Zeit immer neue Ansichten über den phylogenetischen Wert der im Embryosacke enthaltenen Zellen und Kerne geäussert. Über die zahlreichen Versuche, die Bestandteile des Embryosackinhaltes (der gekeimten Angiospermen-Makrospore) mit Prothallium- und Embryosackteilen der Pteridophyten und Gymnospermen zu homologisieren, sei folgendes erwähnt:

An dem der Mikropyle der Samenanlage zugekehrten Teil des Embryosackes ist eine Zelle vorhanden, welche durch ihre besondere Gestalt und ihr späteres Verhalten vor allen anderen Inhaltsbestandteilen auffällt. Sie ist als *Eizelle* bezeichnet worden und wird gewöhnlich als ein bis auf die Eizelle reduziertes Archegonium aufgefasst. Bei einer grossen Zahl der bis jetzt embryologisch untersuchten Angiospermen sind Grösse, Lagerung und Differenzierung dieser Zelle ziemlich konstant. Sie ist meistens halbkugelig oder etwas in die Länge gezogen, elliptisch. Vor der Befruchtung wird sie durch eine zarte Plasmahaut umgrenzt; die Ausbildung einer Zellulosehaut erfolgt erst nach der Befruchtung. Das Protoplasma ist an ihrem gewölbten Scheitel angehäuft und enthält hier auch den grossen Zellkern. Durch Aufnahme eines männlichen Kernes wird die Eizelle befruchtet und entwickelt sich zum Embryo.

Mit der Eizelle sind am Mikropylarende des Embryosackes zwei weitere Zellen zu einer kleinen Zellgruppe

vereinigt. Sie sind unter dem Namen *Synergiden*, Gehülfinnen, bekannt. Diese Bezeichnung verdanken sie der Annahme, dass sie in irgend einer Weise beim Befruchtungsakt beteiligt seien. Ihr Name hat also keine Beziehung zu ihrer phylogenetischen Deutung. Diese ist sehr verschieden. Da die Synergiden bei einer grösseren Anzahl von Angiospermen ausnahmsweise befruchtungsfähig sind und hie und da auch Embryonen liefern, werden sie gewöhnlich als funktionslos gewordene Eizellen gedeutet. Nach einer zweiten Auffassung gehören sie mit der Eizelle demselben reduzierten Archegonium und zwar als dessen Halszellen an. Neuerdings sind sie von *Strasburger* als vegetative Prothalliumzellen bezeichnet worden, welche sich einer bestimmten Funktion (Zuleitung des Spermakerns zur Eizelle) angepasst haben.

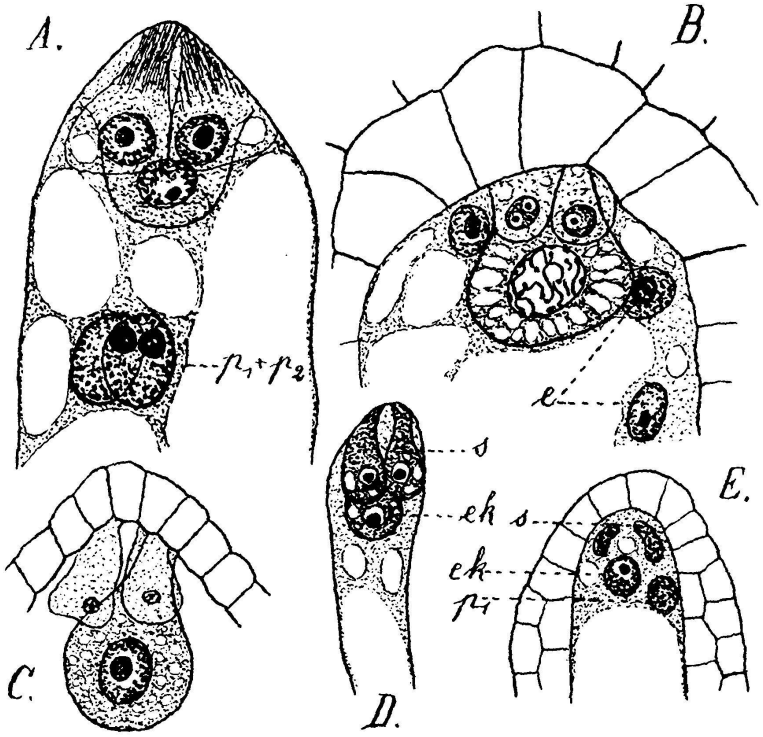

Fig. 3. Verschiedene Formen des „Eiapparates" im achtkernigen Embryosack.

A. *Paris quadrifolia L.* Embryosackscheitel mit Eizelle, den beiden Synergiden und den sich vereinigenden Polkernen ($p_1 + p_2$). Vergr. 500/1.

B. *Rafflesia Patma Bl.* Scheitel des Embryosackes mit grosser Eizelle und zwei kleinen Synergiden. Kern der befruchteten Eizelle unmittelbar vor der Teilung. Vergr. 630/1. e = Endospermkerne.

C. *Avena sativa L.* Flaschenförmige Eizelle und zwei kleinkernige Synergiden. Vergr. 350/1.

D. *Pedicularis foliosa L.* Eiapparat; s = Synergiden, ek = Eizelle. Vergr. 400/1.

E. *Tulipa Gesneriana L.* Mikropylenende des Embryosackes mit freien Kernen. s = Synergidenkerne, ek = kugeliger Eikern. p_1 = oberer Polkern. Vergr. 370/1.

Auch am entgegengesetzten Ende des Embryosackes sind drei Zellen vorhanden. Sie heissen *Antipoden,* Gegenfüsslerinnen. Nach einer weit verbreiteten Auffassung sind sie als vegetative Zellen des Prothalliums zu deuten.

Nach Bildung von sechs Zellen im achtkernigen Embryosacke verbleiben demselben noch zwei freie Kerne. Sie stammen von den beiden Polen des Embryosackes, der eine aus dessen scheitelständiger, der andere aus der basalen Vierergruppe von Kernen, und werden daher als dessen *Polkerne* bezeichnet. Später, meistens der Befruchtung vorausgehend, vereinigen sie sich zum *sekundären Embryosackkern.* Dieser liefert nach der Befruchtung durch Teilung zahlreiche Tochterkerne, die Kerne des Endosperms. Fasst man den sekundären Embryosackkern als Verschmelzungsprodukt vegetativer Prothalliumkerne auf, so ist auch das Endosperm als *vegetatives Prothalliumgewebe* zu bezeichnen. Während der Embryoentwicklung wird der wachsende Embryosackraum vollständig mit dem Reservestoffe speichernden Endosperm angefüllt. Hierin liegt ein weitgehender Unterschied zwischen Gymnospermen und Angiospermen. Während bei den meisten Gymnospermen der Embryosack *vor* der Befruchtung mit dem als vegetatives Prothallium zu deutenden Gewebe angefüllt wird, wird bei den Angiospermen dessen Bildung nach den ersten drei Teilungsschritten eingestellt und die Produktion des eigentlichen Nährgewebes vom Eintreten der Befruchtung abhängig

gemacht. Bei den Angiospermen findet der Vorgang *fraktionierter Prothalliumbildung* statt; der Anstoss zu der weiteren Entwicklung wird den beiden Polkernen oder ihrem Verschmelzungsprodukt durch den zweiten Spermakern gegeben.

Eine im letzten Jahre von *Porsch*[1]) veröffentlichte Auffassung des Embryosackinhaltes ist die Archegon-Theorie des Embryosackes. Unter Berücksichtigung der innerhalb der Geschlechts-Generation der *Gymnospermen* zum Ausdruck gelangenden Entwicklungstendenz kommt *Porsch* in seiner vergleichenden Studie zum Ergebnis, dass der Inhalt des Embryosackes der Angiospermen *aus einem scheitelständigen und einem basalen Archegonium* bestehe. Von den Zellen am Mikropylarende des Embryosackes entspricht nach seiner Auffassung die Eizelle der Eizelle eines Archegoniums; die beiden Synergiden sind Reste des Archegoniumhalses, zwei Archegoniumhalszellen; der obere Polkern, welcher beim dritten Teilungsschritt im Embryosack als Schwesterkern des Eikerns gebildet wird, ist nach ihm der Kern der nicht mehr zur Ausbildung gelangenden *Bauchkanalzelle* des Archegoniums. Die Antipodenzellgruppe, welche beim Normaltypus der Angiospermen hie und da ungefähr in gleicher Gestalt wie der Eiapparat auftritt, betrachtet er als zweites Archegonium. Es besteht nach seiner Auffassung ebenfalls aus Eizelle, zwei Halszellen und dem Kern der Bauchkanalzelle. Von den beiden Archegonien des Embryosackes ist eines, das basale, nicht mehr befruchtungsfähig, und die Embryoentwicklung erfolgt aus der Eizelle des oberen Archegoniums. Dem Endosperm, dessen Bildung durch die Vereinigung der beiden Bauchkanalkerne untereinander und mit einem Spermakern eingeleitet wird, misst *Porsch* eine Bedeutung zu, welche demselben schon früher, nach der Entdeckung der Doppel-

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

befruchtung, von *Nawaschin*[1]) und anderen ebenfalls zugelegt worden ist: diejenige eines *zur Fortpflanzung unfähig gewordenen Nährembryos,* in welchem die zur weiteren Entwicklung des aus der Eizelle des oberen Archegoniums hervorgehenden Embryos notwendigen Baustoffe gespeichert werden.

Die Auffassung des Embryosackinhaltes als bestehend aus zwei phylogenetisch gleichwertigen Gruppen von Zellen und Kernen wäre sehr bestechend, wenn wirklich beim achtkernigen Normaltypus der Angiospermen, welcher von *Porsch* vorläufig allein berücksichtigt worden ist, jenen Gruppen an den beiden Enden des Embryosackes immer ungefähr gleiche Gestalt zukäme. Innerhalb des achtkernigen Normaltypus sind aber eine grosse Zahl von Abweichungen bekannt; es ist also zu untersuchen, ob einzelne derselben vielleicht Anhaltspunkte zur Bestätigung der Porsch'schen Annahme geben. Im folgenden seien nur einige der häufigsten und wichtigsten dieser Abweichungen aufgezählt.

1. *Verschiedene Gestalt des „Eiapparates"* (Eizelle und Synergiden):

a) Eizelle und Synergiden von gleicher Grösse und mit gleicher Lagerung von Kern und Plasma.

b) Die Synergiden, wie schon angeführt, nicht selten befruchtungsfähig.

c) Eizelle sehr gross, Synergiden klein, aber dicht mit Plasma erfüllt (Fig. 3 B und C).

d) Die Synergidenzellen werden nicht ausgebildet, ihre Kerne liegen frei neben der Eizelle im Plasma des Embryosackes (Fig. 3 E).

2. *Verschiedene Gestaltung des „Antipodenapparates"* (Gruppe der als Antipoden bezeichneten Zellen):

---

[1]) Nawaschin, S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. imp. d. sc. St. Petersbourg. 1898. pag. 377.

a) Antipodengruppe im Grössenverhältnis und in der gegenseitigen Lagerung der Zellen dem Eiapparat ähnlich (Fig. 4 A).

b) Alle drei Zellen der Antipodengruppe von gleicher Grösse, nebeneinander gelagert, plasmareich oder plasmaarm (Fig. 4 B).

c) In engen Embryosäcken oder in nach unten spitz auslaufenden Formen Antipoden nicht nebeneinander, sondern in einer Reihe übereinander gelagert (Fig. 4 C).

d) Antipodenzellen klein, frühzeitig degenerierend (Fig. 4 D).

e) Antipodenzellen werden nicht ausgebildet, die Kerne des unteren Embryosackendes, mit Ausnahme des unteren Polkernes, werden aufgelöst oder zerfallen vorher in eine Anzahl Stücke (Fig. 4 D—G).

Die Entwicklung der unteren Kerngruppe im Embryosacke wird schon im zweikernigen Stadium unterbrochen. Der Kern am Antipodialende der Zelle degeneriert und die Bildung von zwei, in anderen Fällen (bei Unterbrechung nach dem zweiten Teilungsschritt) diejenige von vier Kernen im unteren Ende unterbleibt.

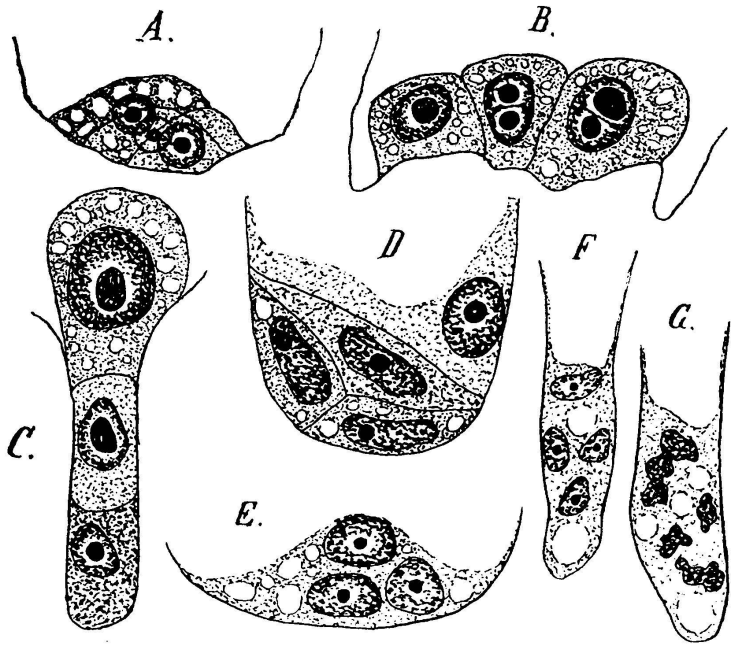

Fig. 4. Verschiedene Formen der Antipoden im achtkernigen Embryosacke.

A. *Myosurus minimus L.* Eiapparatähnliche Antipodenzellgruppe. Vergr. 600/1.

B. *Ranunculus Lingua L.* Antipodenzellen am breiten Basalende des Embryosackes nebeneinander liegend. Vergr. 600/1.

C. *Actaea Cimicifuga L.* Antipodenzellen in vertikaler Reihe das untere Ende des Embryosackes ausfüllend. Vergr. 600/1.

D. *Paris quadrifolia L.* Niedere Antipodenzellen am basalen Embryosackende; unterer Polkern. Vergr. 350/1.

E. *Paris quadrifolia L.* Die drei Antipodenkerne bei ausbleibender Zellbildung in einer gemeinschaftlichen, vakuoligen Plasmamasse. Vergr. 350/1.

F. *Tulipa Gesneriana L.* Die drei Antipodenkerne und der untere Polkern frei im Cytoplasma am basalen Ende des Embryosackes. Vergr. 350/1.

G. *Tulipa Gesneriana L.* Zerfall der Antipodenkerne. Vergr. 350/1.

f) Die Antipoden erfahren auch nach der Befruchtung noch eine beträchtliche Vergrösserung; ihr Protoplasma wird dichter, die Kerne nehmen an Grösse zu und teilen sich mitotisch oder amitotisch; die drei Antipodenzellen wachsen zu plasmareichen, mehrkernigen Riesenzellen heran (Fig. 5 A—C).

g) Den Teilungen der Antipodenkerne folgen Zellteilungen nach. Die Zahl der Antipoden wird bei zahlreichen Vertretern aus den Familien der Gramineen, Araceen und Sparganiaceen durch diese Teilungen nach und nach bis zu fünfzig, hundert und mehr Zellen vergrössert, welche das ganze basale Ende des Embryosackes erfüllen (Fig. 5 E). Auch bei Dicotyledonen gibt es zahlreiche Beispiele nachträglicher Vermehrung der Antipodenzahl im Embryosacke, so z. B. innerhalb einzelner Gattungen der Ranunculaceae, wie Anemone, Trautvetteria (Fig. 5 D), bei Asclepiadaceen, Rubiaceen, Gentianaceen und Compositen (Senecio, Conyza, Aster, Antennaria etc.). Die Anzahl der sekundär erzeugten Zellen ist sehr verschieden; bei den einen Beispielen finden nur wenige Zellteilungen statt, bei anderen aber wird die Basis des Embryosackes mit einem kompakten Gewebe erfüllt. Ist das Teilungsvermögen der Zellen erloschen, so werden sie nicht selten zum Schluss noch mehr- oder vielkernig.

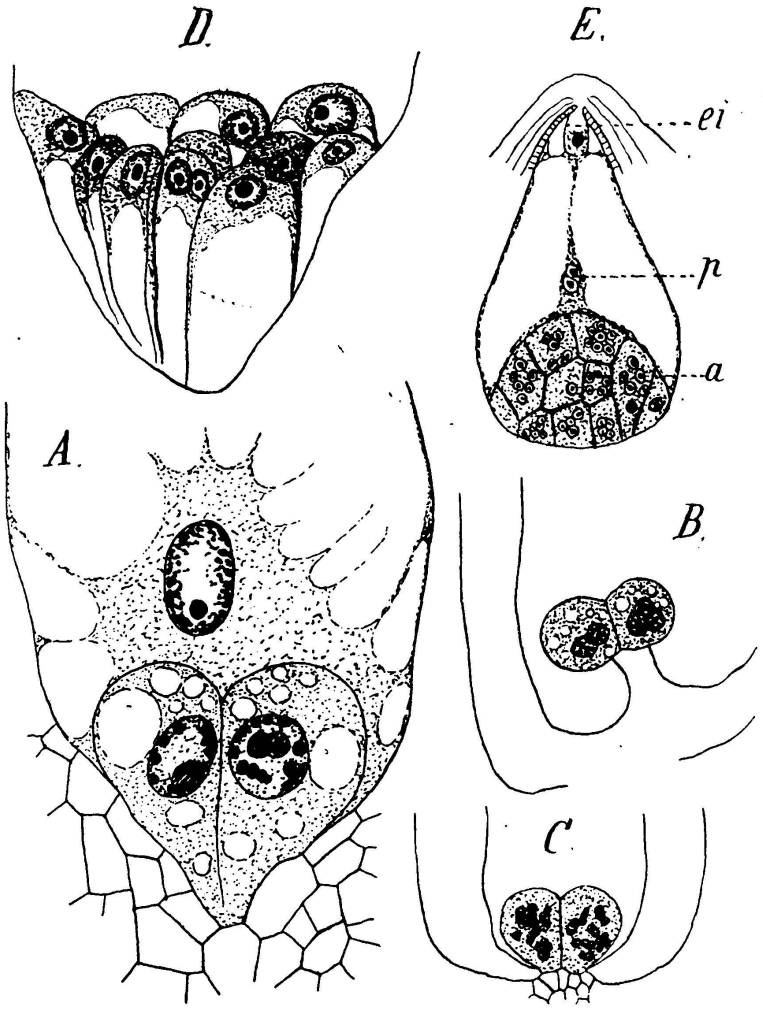

Fig. 5. Verschiedene Formen der Antipoden im achtkernigen Embryosacke.

A. *Aconitum Napellus L.* Grosse Antipodenzellen mit chromatinreichen Kernen; sekundärer Embryosackkern. Vergr. 350/1.
B. *Clematis orientalis L.* Mehrkernige Antipoden. Vergr. 110/1.
C. *Anemone Hepatica L.* Vielkernige Antipoden. (Amitotische Kernteilungen in den Antipodenzellen.) Vergr. 110/1.
D. *Trautvetteria palmata (Mich.) Fisch et Mey.* Antipodengruppe aus elf Zellen (durch Teilung aus drei Zellen entstanden). Vergr. 600/1.
E. *Avena sativa L.* Embryosack mit Eiapparat, verschmelzenden Polkernen und einem basalen Zellhügel aus dicht zusammenschliessenden, vielkernigen Antipodenzellen. ei = Eizelle, p = Polkerne, a = Antipoden. Vergr. 85/1.

In allen diesen Ausnahmefällen erfolgt die Kern- oder Zellvermehrung am Antipodenende erst, nachdem vorher im

achtkernigen Stadium des Embryosackes der Vorgang der freien Kernteilung unterbrochen und Zellbildung um sechs der acht Kerne erfolgt war. Unmittelbar nach vollzogener Embryosackdifferenzierung sind auch bei diesen Vertretern stets nur drei und zwar einkernige Antipoden vorhanden. Diese Tatsache ist zur Beurteilung all dieser abweichenden Bildungsformen von grosser Bedeutung.

3. *Verschiedenes Verhalten der Polkerne.* Noch vor wenigen Jahren nahm man an, dass die Verschmelzung der Polkerne der Befruchtung regelmässig vorausgehe und erst ihr Vereinigungsprodukt sich mit dem zweiten Spermakern des befruchtenden Pollenschlauches vereinige. In neuerer Zeit sind zahlreiche Variationen der „Endospermbefruchtung“ bekannt geworden. Der Spermakern kann sich statt mit dem Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne, dem sekundären Embryosackkern (Fig. 6 H und G), auch mit den beiden erst in Verschmelzung begriffenen Kernen (Fig. 6 F), oder einem derselben, dem unteren oder dem oberen, vereinigen. Die Verschmelzung der Polkerne unter sich, wie diejenige mit dem Spermakern kann am Eiende, in der Mitte des Embryosackes oder an seinem Antipodenende erfolgen (Fig. 6 A—D). Vor der ersten Teilung nimmt der „befruchtete Embryosackkern“ gewöhnlich in der Nähe des Eiapparates Aufstellung. Für einige wenige Beispiele ist auch gezeigt worden, dass zur Bildung des sekundären Embryosackkerns der eine der beiden Polkerne und der Spermakern genügen, der andere dagegen schon vor oder während deren Vereinigung degeneriert. In Fällen ausbleibender Befruchtung ist der sekundäre Embryosackkern oder der obere Polkern auch ohne Aufnahme eines männlichen Kerns für sich allein entwicklungsfähig.

Die zahlreichen Ausnahmen vom Normaltypus des achtkernigen Embryosackes lassen sich auf verschiedene Art deuten. Am wenigsten wird sich jedenfalls die Archegoniumtheorie auf diese Ausnahmen stützen können, da in

den meisten die Analogie zwischen Eiapparat und Antipodengruppe wegfällt. Speziell der auffallende Vorgang der Vermehrung der Antipodenzellen findet seine Erklärung am einfachsten in der älteren Auffassung der Antipoden als vegetative Prothalliumzellen. Im übrigen können vorläufig die zahlreichen Abweichungen vom achtkernigen „Normaltypus“ leichter zur Widerlegung bisheriger Deutungen herangezogen als zur Stütze derselben gebraucht werden.

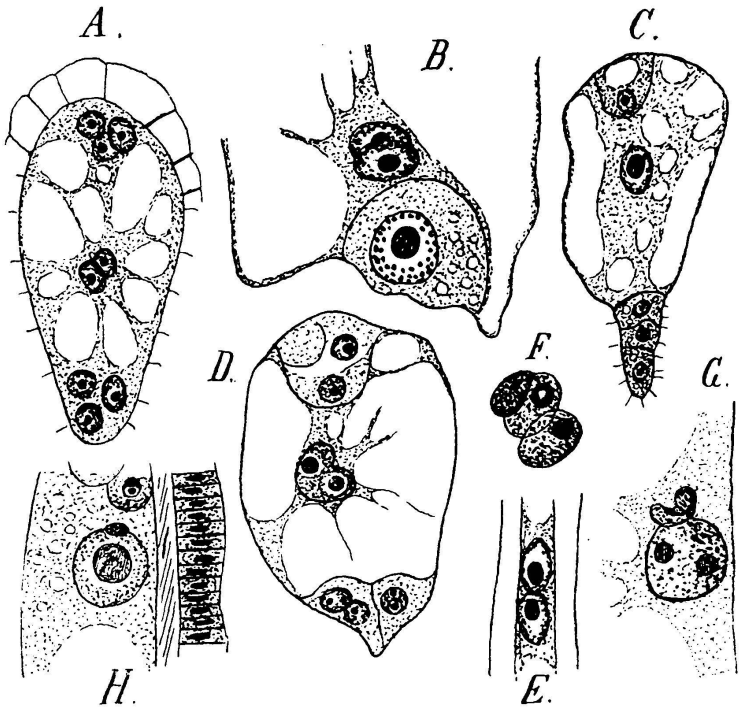

Fig. 6. Polkerne und sekundärer Embryosackkern.

A. *Avena sativa L.* Achtkerniger Embryosack vor der Ausbildung der Zellen des Ei- und Antipodenapparates; Vereinigung der beiden Polkerne in der Mitte des Embryosackes. Vergr. 370/1.

B. *Papaver bracteatum Lindl.* Vereinigung der Polkerne am Antipodenende des Embryosackes. Vergr. 600/1.

C. *Helleborus foetidus L.* Embryosack mit sekundärem Embryosackkern; vertikale Antipodenreihe. Vergr. 175/1.

D. *Caltha palustris L.* Verschmelzungsstadium der beiden Polkerne; Eiapparat und zwei Antipodenzellen, wovon die eine mit zwei Kernen. Vergr. 350/1.

E. *Pedicularis foliosa L.* Vereinigung der Polkerne in der Mitte des langgestreckten und schmalen Embryosackes. Vergr. 350/1.

F. *Paris quadrifolia L.* Vereinigung des birnförmigen Spermakerns mit den beiden Polkernen. Vergr. 250/1.

G. *Viscum album L.* Vereinigung des Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern. (Das Vorkommen von zwei Kernkörperchen in diesem letzteren zeigt an, dass er aus den beiden Polkernen entstanden ist.) Vergr. 630/1.

H. *Lathræa squamaria L.* Vereinigung des Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern. Vergr. 350/1.

Anders steht es mit einigen weiteren Ausnahmefällen, die in den letzten Jahren bekannt geworden sind. Bei einigen Angiospermengattungen sind im Embryosacke mehr als acht freie Kerne getroffen worden, im besonderen bei *Peperomia* (Piperacee) und bei *Gunnera* (Halorrhagidacee). Über *Peperomia* liegen Arbeiten von *Campbell*[1]) und *Johnson*[2]) aus den Jahren 1899—1902 vor. Für *Gunnera* ist der Entwicklungsgang des Embryosackes, der zu einem sechszehnkernigen Embryosacke führt, 1902 von *Schnegg*,[3]) allerdings lückenhaft und unrichtig, beschrieben worden. Die eigenartigen Embryosackverhältnisse dieser beiden Gattungen konnten bis vor kurzem auch nicht anders wie als unerklärbare Ausnahmefälle bezeichnet werden, da gerade das für die Auffassung als primitive Formen wichtige Verhältnis zwischen Kernteilung und Zellbildung im Embryosacke bei beiden Gattungen noch nicht mit wünschenswerter Klär-

---

[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.

heit festgestellt worden war. Weitere Untersuchungen an Vertretern dieser Gattungen waren notwendig. Über dieselben, sowie über eine weitere Gruppe von Gattungen mit sechszehnkernigen Embryosäcken liegen nun neueste Untersuchungen vor. *Johnson*[1]) hat letztes Jahr die Ergebnisse seiner Untersuchung einer weiteren *Peperomia*art veröffentlicht. *E. L. Stephens*[2]) hat sechszehnkernige Embryosäcke bei drei verschiedenen Gattungen aus der Familie der südafrikanischen *Penaeaceae* gefunden. Den Entwicklungsgang des Embryosackes einer *Gunnera*art[3]) habe ich selbst im Juniheft (1908) der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft eingehend beschrieben.

In Hinsicht auf die viel weitergehende Entwicklung der keimenden Makrospore der Gymnospermen sind nach meiner Ansicht die im Embryosacke der genannten Pflanzen stattfindenden Entwicklungsvorgänge von allergrösster Bedeutung für die Erklärung derjenigen im achtkernigen Embryosacke. Sie sind von denselben so verschieden, dass mir die Aufstellung eines zweiten Typus der Embryosackentwicklung bei den Angiospermen geboten erscheint. Dem *achtkernigen* ist der *sechszehnkernige Embryosacktypus* gegenüber zu stellen.

Zur Begründung dieser Ansicht möchte ich zunächst den Entwicklungsgang der Embryosäcke der genannten Gattungen kurz darstellen.

Bei den Penaeaceae (fünf Arten aus den Gattungen *Sarcocolla*, *Penaea* und *Brachysiphon*) geht nach den Mit-

---

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

[2]) Stephens, E. L., A preliminary note on the Embryo-Sac of certain *Penaeaceae*. Ann. of Botany, Vol. 22, Nr. 86, April 1908, p. 329.

[3]) Ernst, A., Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. deutsch. Botan. Gesellschaft. Jahrg. 1908, Bd. XXVI a, Heft 6, pag. 419—438.

teilungen von *E. L. Stephens* der Entwicklung des sechszehnkernigen Embryosackes eine Teilung der Embryosackmutterzelle in vermutlich drei Tochterzellen, also eine fast vollständige Tetradenteilung, voraus. In der Embryosackzelle sind nach den ersten beiden Teilungsschritten, im vierkernigen Stadium, die Kerne mehr oder weniger kreuzweise gelagert. Infolge der Ausbildung eines grossen, zentralen Saftraumes werden sie mit dem Cytoplasma an die Wand gedrängt. Jeder der vier Kerne erzeugt hierauf durch zwei weitere Teilungsschritte je eine Gruppe von vier Kernen. In den vier Vierergruppen erfolgt Zellbildung um je drei Kerne, so dass im Embryosack vier Eiapparat-ähnliche Gruppen gebildet werden. Die vier freibleibenden Kerne, „Polkerne", vereinigen sich im Zentrum des Embryosackes zu einem einzigen, grossen Kern, dem sekundären Embryosackkern. Nach einer brieflichen Mitteilung von *Fräulein Stephens* haben die seither weitergeführten Untersuchungen den in der vorläufigen Mitteilung geschilderten Verlauf der Entwicklung vollkommen bestätigt. Als wichtigste Abweichung ist gefunden worden, dass in einzelnen Embryosäcken mit den vier Polkernen sich noch andere Kerne vereinigen können, einzelne Zellgruppen also unvollständig werden. Im Maximum ist die Vereinigung von sieben Kernen (vier Polkerne und drei weitere Kerne) beobachtet worden.

Bei *Gunnera macrophylla* geht der Embryosackentwicklung keine Tetradenteilung der Mutterzelle voraus. Während der beiden ersten Kernteilungen im Embryosacke (Reduktionsteilungen) findet im Cytoplasma der wachsenden Zelle die Bildung zahlreicher, kleiner Vacuolen statt (Fig. 7 B und A). Nach der zweiten Teilung sind die vier Kerne im Embryosacke kreuzweise gelagert (Fig. 7 B). Unmittelbar nach der dritten Teilung liegen zwei Kerne am Mikropylarende, zwei am Antipodialende und vier in der Mitte der achtkernigen Zelle (Fig. 7 C).

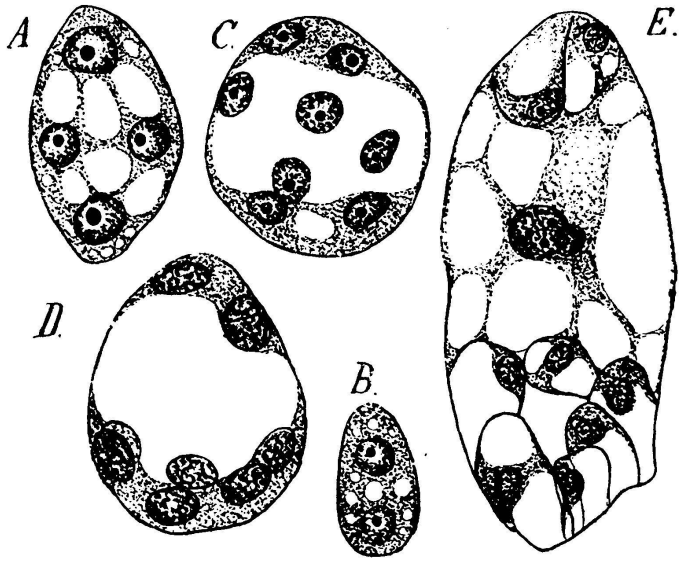

Fig. 7. Embryosackentwicklung von Gunnera macrophylla Bl.

A. Vierkerniger Embryosack mit kreuzweis gelagerten Kernen und vacuoligem Plasma. Vergr. 420/1.

B. Beginn der Vacuolenbildung im Cytoplasma des zweikernigen Embryosackes. Vergr. 420/1.

C und D. Achtkernige Embryosäcke vor und nach der Wanderung der vier mittleren Kerne an das Chalazaende. Vergr. 420/1.

E. Embryosack mit Eiapparat, Antipoden und den sich vereinigenden Polkernen. Eizelle mit scheitelständigem Kern und basaler Vacuole, Synergide mit inverser Lagerung von Kern und Vacuole. Die sechs Antipoden sind zu zwei Dreiergruppen angeordnet. Die Vereinigung des oberen und des unteren Polkernes (dieser aus sechs Kernen entstanden) erfolgt in einem zentralen, den Eiapparat mit den Antipoden verbindenden Plasmastrang. Vergr. 420/1.

Gewöhnlich haben sich auf diesem Stadium die Vacuolen schon zu einem grösseren, zentralen Saftraum vereinigt. Vor der letzten Teilung wandern die vier mittleren Kerne im seitlichen Wandbelag an die Basis des Embryosackes hinunter (Fig. 7 D). Am Ende des Achtkern-Stadiums enthält also der eine Pol des Embryosackes zwei, der andere sechs Kerne. Durch den vierten Teilungsschritt werden im Embryosacke von *Gunnera* am Mikropylarende vier, am Chalazaende zwölf Kerne erzeugt. Die ersteren liefern die Kerne für die Eizelle und zwei Synergiden, der

vierte derselben wird zum oberen Polkern. Von den zwölf basalgelagerten Kernen werden sechs zu Kernen von Antipodenzellen (zwei Gruppen von drei Zellen?), sechs bleiben freie Kerne (die Polkerne zweier Vierergruppen und die vier Kerne einer Vierergruppe?). Diese letzteren vereinigen sich zunächst gewöhnlich untereinander und hernach mit dem oberen Polkern zum sekundären Embryosackkern (Fig. 7 E).

Auch bei den *Peperomia*arten wird die Embryosackentwicklung ohne Tetradenteilung der Mutterzelle eingeleitet.

Im Embryosacke von *Peperomia pellucida* werden wieder durch einen vierten Teilungsschritt sechszehn Kerne erzeugt, die ungefähr gleichmässig im Plasma des Embryosackes verteilt liegen. In der Mikropylengegend entstehen um zwei derselben die Eizelle und eine Synergide (Fig. 8 D). Acht Kerne ballen sich zur Zeit der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern zusammen (Fig. 8 D und E). Die sechs verbleibenden Kerne behalten ihre seitliche Stellung und werden durch Membranen vom übrigen Embryosacke abgetrennt. Bei der Bildung des Endosperms werden diese seitlichen Zellen (Antipoden?) zusammengedrückt und resorbiert.

Der Entwicklungsgang des Embryosackes der kürzlich von *Johnson* untersuchten *Peperomia hispidula* zeigt bis zum Vierer-Stadium 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 (Fig. 8 A). Auch bei dieser Pflanze sind also nach dem vierten Teilungsschritte am einen Ende des Embryosackes zwölf, am anderen vier Kerne vorhanden (Fig. 8 B). Um einen der letzteren entsteht eine wohlgeformte Eizelle, um einen anderen eine Synergide; die beiden übrigen Kerne dieser Vierer-Gruppe

wandern ins Zentrum des Embryosackes und vereinigen sich dort mit den sämtlichen zwölf Kernen des Antipodialendes zum sekundären Embryosackkern (Fig. 8 C).

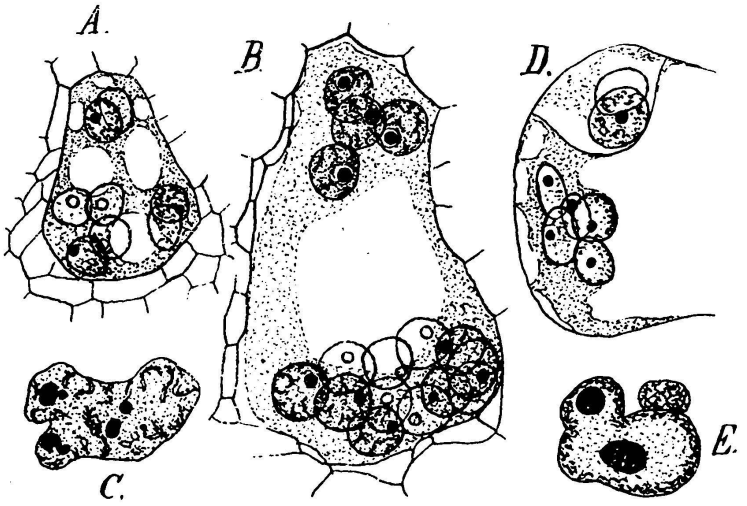

Fig. 8. Embryosackentwicklung bei Peperomia.

A. *Peperomia hispidula.* Achtkerniger Embryosack; zwei Kerne am Mikropylenende, 6 am Antipodialende des Embryosackes. (Nach Johnson.) Vergr. 500/1.

B. *Peperomia hispidula.* Sechszehnkerniger Embryosack vor Beginn der Zellbildung und der Kernverschmelzung. (Nach Johnson.) Vergr. 900/1.

C. *Peperomia hispidula.* Sekundärer Embryosackkern (aus 14 Kernen hervorgegangen) im befruchtungsfähigen Embryosacke. (Nach Johnson.) Vergr. 950/1.

D. *Peperomia pellucida Knuth.* Sechszehnkerniger Embryosack. In der Nähe der Eizelle eine Gruppe verschmelzender Kerne. (Nach Campbell.) Vergr. 600/1.

E. *Peperomia pellucida Knuth.* Schnitt durch die Gruppe der zum sekundären Embryosackkern verschmelzenden Kerne. (Nach Johnson.) Vergr. 775/1.

In Figur 9 stelle ich die Entwicklungsgänge der Embryosäcke bei den genannten Gattungen zum Vergleich mit demjenigen des achtkernigen Embryosackes in schematisierter Form zusammen. In den Zeichnungen sind die Kerne mit Punkten, die Zellen im Embryosacke mit Halbkreisen angedeutet. Um die Figuren möglichst klein zeichnen zu können und nicht mit Einzelheiten zu über-

laden, ist die Einzeichnung des Plasmas und der Vacuolen unterblieben.

Wie sind nun die sechszehnkernigen Embryosäcke der *Penaeaceae*, von *Gunnera* und *Peperomia* zu deuten? Sind sie vom achtkernigen Embryosack abzuleiten oder sind sie prinzipiell von demselben unterschieden und als Vertreter eines älteren oder eines neben dem achtkernigen entstandenen Entwicklungstypus aufzufassen? Ich möchte mich auf Grund der nachfolgenden Erwägungen für das Letztere entscheiden.

Beim Normaltypus des achtkernigen Embryosackes ist die Bipolarität gewöhnlich schon kurz nach der ersten Teilung durchgeführt. Zwischen den beiden Kernen entsteht der zentrale Saftraum, durch welchen sie mit dem grössten Teil des Plasmas an das obere und das untere Ende des Embryosackes gedrängt werden, wo dann die zwei weiteren Teilungen stattfinden und schliesslich, nach dem dritten Teilungsschritt, der Vorgang der Zellbildung erfolgt. Der Embryosack der *Penaeaceae* ist nicht zwei- sondern vierpolig. Bei *Gunnera macrophylla* und ebenso bei *Peperomia hispidula* wird der Embryosack erst sehr spät, im achtkernigen Stadium, zweipolig. Bei allen Vertretern mit sechszehnkernigen Embryosäcken sind im vierkernigen Stadium die Kerne mehr oder weniger kreuzweise, an den Enden der grossen und kleinen Achse der elliptischen Zelle, also quadripolar, gelagert. Von diesem Stadium an ist die Weiterentwicklung des Embryosackes bei den genannten Gattungen im einzelnen verschieden, in einem Punkte von grösster Wichtigkeit aber stets völlig gleich: es folgt dem dritten Kernteilungsschritte, durch welchen in der Ausbildung des achtkernigen Typus das definitive Achtkernstadium erreicht wird, noch ein *vierter*, vollkommen regelmässig verlaufender Teilungsschritt nach (Fig. 9 B, a—d). Die Vermehrung der Kernzahl im Embryosacke dieser Pflanzen ist also nicht etwa zu vergleichen mit der Vermehrung der Kernzahl, wie sie im achtkernigen Embryo-

sacke sekundär, zum Beispiel durch Teilung der Kerne in den Antipodenzellen, also *nach* erfolgter Zellbildung im Embryosacke, eintritt. Der Vorgang der freien Kernteilung, der im Embryosacke der Gymnospermen zur Bildung einer grossen Zahl freier Kerne führt, bei den meisten Angiospermen aber nach dem dritten Teilungsschritte eingestellt wird, ist bei diesen Formen durch einen vollkommen normalen, dem dritten sich anschliessenden, *vierten* Teilungsschritt verlängert. Hierin stimmen alle diese Formen, so verschieden auch nach dem vierten Teilungsschritt ihre weitere Ausgestaltung erfolgen mag, völlig überein und hierauf ist nach meiner Ansicht bei der Beurteilung dieser Fälle ein Hauptgewicht zu legen.

Gegen die Aufstellung des selbständigen, neben oder vor dem achtkernigen entstandenen Typus des sechszehnkernigen Embryosackes sind folgende Einwände vorauszusehen:

1. Steht die besondere Art der Embryosackentwicklung der genannten Pflanzen, im besonderen das Vorkommen eines vierten Teilungsschrittes, nicht etwa in Beziehung zu dem Umstand, dass die der Embryosackentwicklung vorausgehende Tetradenteilung bei den *Penaeaceae* unvollständig ist und bei den Gattungen *Peperomia* und *Gunnera* sogar ganz unterbleibt?

2. Im sechszehnkernigen Embryosacke dieser Pflanzen hält die Vermehrung der Zellenzahl derjenigen der Kernzahl nicht Schritt; es findet daher stets Verschmelzung einer grösseren Zahl von Kernen statt. Spricht das Ausbleiben der Zellbildung und die Vereinigung zahlreicher Kerne nicht eher für reduzierte als für primitive Verhältnisse?

Besonders eingehend wird der erste Einwand widerlegt werden müssen. Es scheint mir dies durch folgende Überlegungen möglich zu sein.

Zählt man die Kernteilungsschritte, die zum normalen achtkernigen Embryosacke der Angiospermen führen, nicht von der ersten Teilung in der Embryosackzelle, sondern

von derjenigen in der Embryosackmutterzelle an, so erfolgen bei vollkommener Tetradenteilung zur *Bildung des achtkernigen Sackes fünf Teilungsschritte* (Fig. 10 I und Fig. 9 A). Teilt sich die Embryosackmutterzelle nur in zwei Tochterzellen. von denen die eine zum achtkernigen Embryosacke wird, so ist die Anzahl der Teilungsschritte *vier* (Fig. 10 III u. IV u. Fig. 9 A). Unterbleibt die Tetradenteilung vollständig, so entsteht der achtkernige Embryosack durch *drei* Teilungsschritte (Fig. 10 V und Fig. 9 A). Im ersten Falle ist die Gesamtzahl der stattfindenden Teilungen grösser, im zweiten gleich gross und im dritten Falle kleiner als bei *Gunnera* und *Peperomia*.

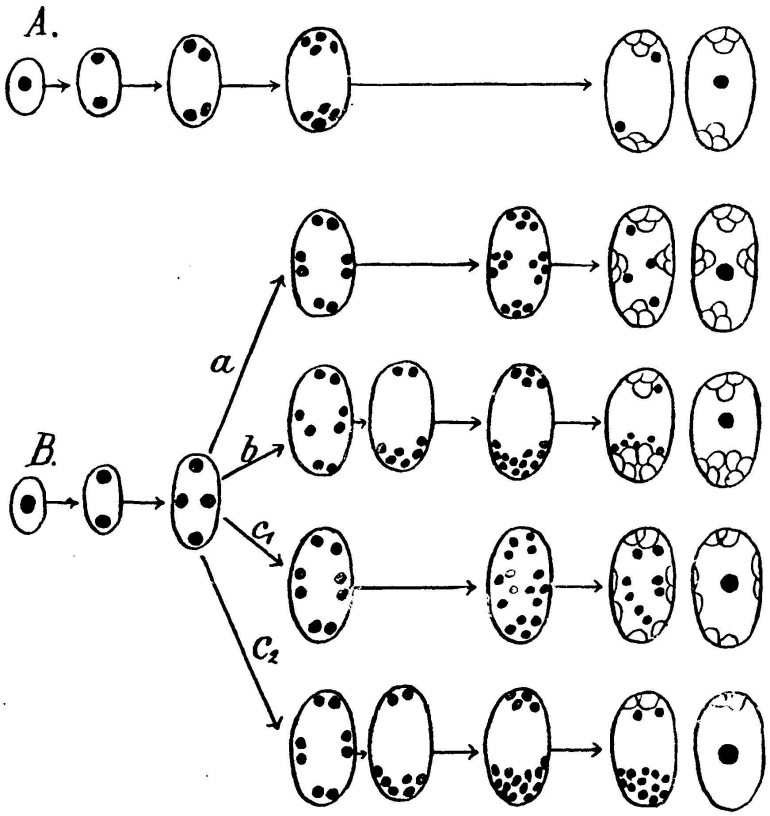

Fig. 9. Achtkerniger und sechszehnkerniger Embryosacktypus.

A. *Kern- und Zellbildung im achtkernigen Typus.* Durch *drei* Teilungsschritte entstehen zwei Vierergruppen von Kernen; Bildung von sechs Zellen und Vereinigung der beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern.

B. *Kern- uud Zellbildung im sechszehnkernigen Typus.* Nach dem *zweiten* Teilungsschritt sind die vier Kerne kreuzweise gelagert; dem *dritten* Teilungsschritt folgt ein regelmässig verlaufender *vierter* nach. a: Verlauf der Embryosackentwicklung bei den *Penaeaceae* (*Brachysiphon, Sarcocolla, Penaea*). b: Verlauf der Embryosackdifferenzierung bei *Gunnera macrophylla Bl.*, c1: bei *Peperomia pellucida* und c2: bei *Peperomia hispidula.*

Von dieser Überlegung geht auch in einer gleichzeitig mit meiner Mitteilung im Juni dieses Jahres erschienenen Studie *Coulter*[1]) aus und zwar zum entgegengesetzten Nachweis, dass die Embryosackverhältnisse der *Penaeaceae* und von *Peperomia abgeleiteter und nicht primitiver Natur* seien.

Von den fünf Teilungsschritten, die für den Verlauf der Tetradenteilung und die Entstehung des achtkernigen Embryosackes notwendig sind, sind die beiden ersten, die während der Tetradenteilung stattfinden, nach *Coulter* für den Prozess der Embryosackbildung die wichtigsten. Es sind die Reduktionsteilungen, die nicht wegfallen können, wenn später die Befruchtung erfolgen soll. Wird die Anzahl der Teilungsschritte von fünf auf vier, oder wie bei *Lilium, Tulipa* u. s. w. sogar auf drei reduziert, so finden daher immer zuerst diese beiden Reduktionsteilungen statt, und die Anzahl der nachfolgenden Teilungen wird von drei auf zwei oder sogar auf eine reduziert. Die Gesamtzahl der Teilungen vermindert sich dadurch auf vier oder drei. Ähnlicher Art wie die Reduktionsvorgänge innerhalb der Gattungen *Lilium* und *Tulipa* sind nach *Coulter* auch diejenigen der *Penaeaceae*, von *Peperomia* etc. Die Tetradenteilung unterbleibt teilweise oder vollständig, von den Reduktionsteilungen finden beide oder doch die zweite im Embryosacke selbst statt, und es folgen denselben, wenigstens bei *Peperomia*, nur noch zwei weitere Teilungen nach. Statt normalen fünf Teilungen finden also nur deren vier statt und die Embryosackentwicklung

[1]) Coulter, J. M., Relation of Megaspores to Embryo-sacs in Angiosperms. Botanical Gazette. Vol. 45. June 1908. p. 361—366.

dieser Gattungen erscheint trotz der Zahl von sechszehn Kernen im Vergleich zum achtkernigen Embryosack, dem eine normale Tetradenteilung vorausgeht, reduziert. Auch wenn diese Embryosäcke statt sechszehn Kerne deren zweiunddreissig enthalten würden, könnten sie, nach *Coulter*. immer noch nicht als primitive Formen bezeichnet werden, da dann erst die Fünfzahl der auch beim Normaltypus stattfindenden Teilungen erreicht wäre. Nach der Anzahl der Teilungsschritte ist also *Peperomia* — das Gleiche würde wohl auch für *Gunnera* gelten, — nach Coulters Auffassung zwischen die gewöhnlichen Angiospermen einerseits, *Lilium* und *Tulipa* anderseits einzustellen.

Die sechszehnkernigen Embryosäcke dieser Gattungen wären demnach nicht primitive, sondern ebenfalls reduzierte Formen.

Ich kann mich dieser Ansicht *Coulters* nicht anschliessen. Für die im Embryosacke sich abspielenden Entwicklungsvorgänge haben nicht alle Teilungen, von derjenigen in der Embryosackmutterzelle an gerechnet, dieselbe Bedeutung. Die Entwicklungsvorgänge *im* Embryosack scheinen mir unabhängig von seiner Entstehung betrachtet werden zu müssen. Gewiss ist das Ausbleiben der die Reduktionsteilungen begleitenden Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle kein Merkmal primitiven, sondern reduzierten Verhaltens; es hat aber nach meiner Ansicht keinen Einfluss auf die Embryosackentwicklung selbst. Die fünf Teilungen, welche bei einer grossen Zahl von Angiospermen von der Embryosackmutterzelle zum achtkernigen Embryosack führen, gehören ja ganz verschiedenen Entwicklungsvorgängen an. *Die beiden ersten repräsentieren die letzten Teilungen in einem Makrosporangium;* sie sind die Reduktionsteilungen einer tetradenbildenden Makrosporenmutterzelle und gehören dem Vorgang der Sporen*bildung* an. Die drei anderen Teilungen dagegen erfolgen im Verlaufe der Sporen*keimung*. Für die ersteren ist der *Vorgang der Chromosomenreduktion*, für die letzteren die *Schaffung bestimmter Polaritäts- und*

Gestaltsverhältnisse in der keimenden Spore charakteristisch. Die beiden ersten Teilungen einerseits, die drei letzten anderseits gehören also verschiedenen Entwicklungsprozessen an und haben innerhalb der Angiospermen, unabhängig von einander, in verschiedenem Grade Reduktionen erfahren. Gerade dieser Umstand bedingt, *dass die ursprünglich den Vorgang der Tetradenteilung begleitenden Reduktionsteilungen und der Vorgang der Embryosackentwicklung in einem ganz verschiedenen Verhältnis zu einander stehen können.* Bei zahlreichen Monokotyledonen, weniger häufig bei Dikotyledonen, wird der Vorgang der Tetradenteilung teilweise oder vollständig unterdrückt, von den Reduktionsteilungen wird die eine oder werden beide in den Embryosack hineinverlegt. Bei vollkommener Tetradenteilung verlaufen die beiden zur Chromosomenreduktion notwendigen Teilungen *vor* Beginn der Embryosackentwicklung (Makrosporenkeimung). Bei teilweiser Unterdrückung der Tetradenteilung (Bildung von zwei Tochterzellen) wird der zweite Teilungsschritt der Reduktionsteilung in die keimende Spore verlegt, und bei vollständig ausbleibender Tetradenteilung finden beide der zur *Reduktion notwendigen Teilungen innerhalb der keimenden Makrospore* statt.

Der in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren gebrauchte, nun von *Coulter* angegriffene Ausdruck „die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack“ ist also nicht unrichtig. Die Makrosporenmutterzelle ist ohne Teilung zur Makrospore geworden, die Reduktionsteilungen sind verschoben worden und finden nun während der *Sporenkeimung* statt. Für den Verlauf derselben (Embryosackentwicklung) ist die *Anzahl der Teilungsschritte*, die *Lagerung der Kerne*, die *Vacuolenbildung* und der *Vorgang der Zellbildung* charakteristisch. *Der Umstand, ob die Teilung der Kerne unter Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet oder nicht, scheint auf die Entwicklung des Embryosackinhaltes ganz ohne Einfluss zu sein.* Das geht ja gerade aus dem Beispiel der *Liliaceen*, das *Coulter* zum gegenteiligen Beweis benutzen möchte, besonders schlagend

hervor. Innerhalb dieser Familie finden sich, ausgehend von normaler Tetradenbildung *(Galtonia)* die verschiedensten Reduktionen im Verlauf der Tetradenteilungen und damit die Verlegung von einem oder von beiden Teilungsschritten der ursprünglich mit der Tetradenteilung verbundenen Reduktionsteilung der Kerne in den Embryosack hinein (Fig. 10 I—V). Dennoch hat diese Verschiebung des nach *Coulter* für die Embryosackbildung wichtigsten Vorganges die übrigen Gestaltungsvorgänge innerhalb des Embryosackes in keiner Weise berührt. Die Bipolarität, die Bildung der zentralen Vacuole, die Anzahl der Teilungsschritte im Embryosack, der Vorgang der simultanen Zellbildung, die Ausgestaltung der einzelnen Zellen, alles bleibt unverändert, gleichgültig, ob die acht Kerne aus einem, zwei oder aus vier „Megasporen-Kernen" (Kernen von Makrosporenzellen) hervorgegangen sind.

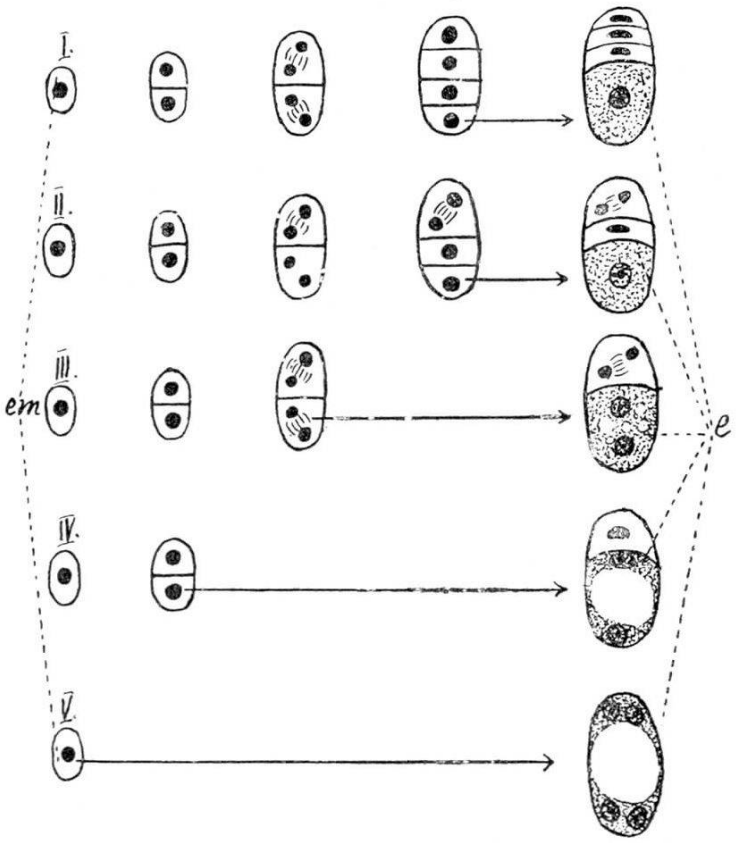

Fig. 10. Verhältnis von Tetradenteilung, Reduktionsteilungen und Embryosackentwicklung.

Bei vollkommener Tetradenbildung (I) verlaufen die beiden Reduktionsteilungen ausserhalb des Embryosackes; ebenso bei Ausbildung von drei Enkelzellen (II). In beiden Fällen entsteht der Embryosack aus der untersten Zelle der kleinen Reihe (unter allmählicher Verdrängung der anderen) und enthält nur einen einzigen der vier durch die Reduktionsteilungen erzeugten Kerne („Megasporenkerne"). In der Embryosackzelle finden noch *drei* Teilungsschritte statt.

Findet nur eine Teilung der Embryosackmutterzelle statt (III und IV) und entwickelt sich eine der beiden Tochterzellen zum Embryosack (gewöhnlich die untere), so enthält sie *zwei* der durch die Reduktionsteilungen erzeugten Kerne. Den beiden Reduktionsteilungen folgen noch zwei Teilungen nach.

Bleibt die Tetradenteilung ganz aus, wird also die Mutterzelle direkt zu einer Embryosackzelle, so verlaufen beide Reduktionsteilungen während der Entwicklung des Embryosackes. Es enthält dieser nach der zweiten Teilung *alle vier* der durch die Reduktionsteilungen erzeugten Kerne. Ein weiterer Teilungsschritt genügt zur Bildung der acht Kerne.

In ähnlicher Weise wie bei den *Liliaceen* und anderen Vertretern der Monokotyledonen und Dikotyledonen wird auch bei den *Penaeaceen* die Abkürzung der Tetradenbildung und die teilweise Verlegung der Reduktionsteilungen in den Embryosack, sowie bei *Peperomia* und *Gunnera* das vollständige Ausbleiben der Tetradenteilung und die Verlegung beider Teilungsschritte der Reduktionsteilung in den Embryosack nicht von Einfluss sein auf die Vorgänge während der nachfolgenden Embryosackentwicklung. Der vierte Teilungsschritt *im* Embryosack ist nicht in Beziehung zu setzen mit der Unterdrückung zweier Teilungsschritte *vor* dessen Entstehung. Der Vorgang der Tetradenteilung ist wie bei den *Liliaceen* reduziert, der Vorgang der Embryosackentwicklung (der Makrosporenkeimung) zählt einen normalen Teilungsschritt mehr und wird dadurch als *ältere oder doch als selbständige Form des Embryosackes der Angiospermen* gekennzeichnet.

Der zweite Einwand gegen die genannte Auffassung des sechszehnkernigen Embryosackes nimmt Bezug auf die bei *Gunnera,* besonders aber bei *Peperomia* nicht mit der

Vermehrung der Kernzahl schritthaltende Vermehrung der Zellenzahl und die Vereinigung einer grösseren Anzahl freibleibender Kerne.

Im Normaltypus des achtkernigen Embryosackes werden um sechs der acht Kerne Zellen ausgebildet. Wie schon in den einleitenden Ausführungen beschrieben worden ist, findet der Vorgang der Zellbildung im achtkernigen Embryosacke lange nicht bei allen untersuchten Formen regelmässig statt, vielmehr unterbleibt bald die Ausbildung der Synergiden, bald diejenige einzelner oder aller Antipoden und für einige Fälle ist — für die *wildwachsenden Tulpen* von *Guignard,*[1]) für *Juglans* von *Karsten*[2]) und *Nawaschin*[3]) — ein vollständiges Ausbleiben der Zellbildung im Embryosack beschrieben worden. In gleicher Weise wie im achtkernigen Embryosacke ist auch im sechszehnkernigen eine Reduktion der Zellenzahl möglich. Der entwicklungsgeschichtlichen Gleichheit der beiden Gruppen, bestehend aus drei Zellen und einem freien Kern, im bipolaren, achtkernigen Embryosacke entspricht im sechszehnkernigen Embryosacke diejenige der vier quadripolar gelagerten Vierergruppen, ebenfalls aus je drei Zellen und einem freien Kerne bestehend, wie sie bei den *Penaeaceae* in der Regel zu beobachten ist. Ausnahmsweise vereinigen sich mit den vier Polkernen auch noch ein bis drei weitere Kerne (im Maximum zusammen sieben Kerne), so dass also die Reduktion der Zellenzahl bereits innerhalb der *Penaeaceae* eingeleitet wird und bei den Gattungen *Gunnera* und *Peperomia* weiter fortschreitet. Nach dem vierten Kernteilungsschritt entstehen im sechszehnkernigen Embryosacke von *Gunnera* neun Zellen (drei Zellen des Eiapparates und sechs Antipoden); bei *Peperomia pellucida* entstehen

---

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

[2]) Karsten, G., Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen *Juglandaceen*. Flora. Bd. 90, 1902, S. 316–333.

[3]) Nawaschin, S., Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralblatt, Bd. 63, 1895, S. 353—357.

zwei Zellen des Eiapparates und sechs zerstreut an den Wänden entlang liegende kleine Zellen (Antipoden?); bei *Peperomia hispidula* ist die Zahl der entstehenden Zellen auf zwei eingeschränkt. Innerhalb der kleinen Reihe von Beispielen sechszehnkerniger Embryosäcke kommt also *Peperomia hispidula* ungefähr eine ähnliche Stellung zu wie den *wilden Tulpen* innerhalb der Beispiele achtkerniger Embryosäcke mit reduzierter Zellenzahl.

Die Verschmelzung einer grösseren Zahl von Kernen im sechszehnkernigen Embryosacke (vier, ausnahmsweise bis sieben bei den *Penaeaceae*, sieben bei *Gunnera*, acht bei *Peperomia pellucida* und zwölf bei *Peperomia hispidula*) scheint mir, obschon dieser Vorgang auf den ersten Blick sehr auffallend ist, für die Auffassung des ganzen Entwicklungsganges nicht von grosser Bedeutung. In den sechszehnkernigen Embryosäcken folgt einfach dem Vorgange der Zellbildung die Vereinigung von allen frei im Embryosacke verbliebenen Kernen nach. Das Gleiche ist nicht selten auch im achtkernigen Embryosacke der Fall. Werden in demselben weniger als sechs Zellen ausgebildet, indem die Ausbildung von Synergiden- oder Antipodenzellen unterbleibt, so können die betreffenden Kerne, wie z. B. von *Murbeck*[1]) für *Alchimilla* festgestellt worden ist, sich ebenfalls mit den Polkernen zum sekundären Embryosackkern vereinigen. Von grossem biologischem Wert scheint diese auffallende Vermehrung der Kernmasse zum mindesten bei *Peperomia* nicht zu sein, da die Teilungsenergie des grossen, sekundären Embryosackkerns gering ist und das Endosperm im reifen Samen höchstens aus 40 bis 50 Zellen besteht.

Aus den vorstehenden Betrachtungen geht nach meiner Ansicht hervor, dass die besprochenen Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke nicht vom achtkernigen Typus abzu-

[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.

leiten sind. Sie bilden vielmehr Glieder einer Formenreihe, deren Ausgangsform die doppelte Kern- und auch die doppelte Zellenzahl des achtkernigen Embryosackes enthält und innerhalb welcher Abweichungen im Vorgang der Zellbildung in derselben Richtung und relativ in demselben Masse vorkommen, wie sie vom Normaltypus des achtkernigen Embryosackes bekannt geworden sind. Es brauchen demnach auch die dieser Formenreihe angehörenden Beispiele nicht unmittelbar in der Aufwärtsentwicklung des achtkernigen Embryosackes und dessen weiterer Reduktionsform, des vierkernigen Embryosackes, zu liegen.

Anhänger der Archegoniumtheorie von *Porsch* werden die besprochenen Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke jedenfalls als Belege für die Richtigkeit dieser Theorie willkommen heissen. Betrachtet man mit *Porsch* die Reduktion der Archegonien und ihrer Anzahl als besonders charakteristisch für die Aufwärtsentwicklung der Geschlechtsgeneration der Embryophyten, so lassen sich wenigstens zwei der beschriebenen Formen sechszehnkerniger Embryosäcke als dem Normaltypus der Angiospermen vorausgehende Glieder dieser Entwicklungsreihe deuten.

Der Inhalt des Embryosackes der *Penaeaceae* mit seinen vier quadripolar gelagerten Gruppen kann nach der Archegoniumtheorie als bestehend aus vier Archegonien, deren Bauchkanalkerne sich als die vier Polkerne zum sekundären Embryosackkern vereinigen, aufgefasst werden. Bei *Gunnera* und *Peperomia* ist der Vorgang der Zellbildung innerhalb der vier Gruppen mehr oder weniger unvollständig. Zellbildungen und Kernverschmelzungen im Embryosacke von *Gunnera* würden der Bildung von drei Archegonien entsprechen. Mit den drei Bauchkanalkernen derselben vereinigen sich die vier Kerne des vierten, nicht mehr zur Ausbildung kommenden Archegoniums. Ausgehend von Embryosäcken mit vier Archegonien *(Penaeaceae)* würde also innerhalb der kleinen Reihe der bis jetzt bekannt gewordenen Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke eine Reduktion auf drei

Archegonien erfolgen. Der achtkernige Embryosack enthält noch zwei Archegonien und bei einzelnen Vertretern, bei denen der dritte Teilungsschritt unterbleibt, wie bei *Cypripedium*,[1]) oder bei denen die zur Bildung der basalen Vierergruppe führenden Teilungen ausfallen, wie bei *Helosis*[2]) und *Limnocharis*,[3]) liegt im Embryosacke mit einer einzigen Vierergruppe das Schlussglied in der Reduktion des Embryosackes der Angiospermen vor.

In den vorstehenden Betrachtungen über die verschiedenartigen Embryosackverhältnisse bei den Angiospermen ist absichtlich weder die systematische Stellung der genannten Pflanzen, noch das Vorkommen oder Fehlen primitiver Merkmale ihrer *Sporophytengeneration* in die Diskussion gezogen worden. Es geschah dies aus verschiedenen Gründen, vor allem, weil über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Angiospermen noch sehr wenig bekannt ist, und weil für die bisherigen Versuche, Beziehungen der Angiospermenreihen unter einander und zu den Gymnospermen fest zu stellen, durch die Entwicklungsvorgänge im Embryosack nähere Anhaltspunkte nicht gegeben worden sind. Nach dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse zu schliessen, ist es auch nur wenig wahrscheinlich, dass sie in Zukunft solche Merkmale liefern werden. So weit sich nämlich bis jetzt beurteilen lässt, ist es nicht ausgeschlossen, dass Formen, welche uns weiteren Aufschluss über die *Phylogenie des Embryosackes* geben können, nicht ausschliesslich unter denjenigen zu treffen sind, welche auch in den *Merkmalen der Sporophytengeneration primitiver Natur* sind; ferner weisen gerade diejenigen Angiospermen, welche in Gestalt oder Bau

---

[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'Hélosis 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.

am meisten Anklänge an die Gymnospermen zeigen, wie *Casuarina*, *Drimys* etc. im Verlauf der Embryosackentwicklung durchaus den Normaltypus des achtkernigen Embryosackes der Angiospermen auf. Dass primitivere Embryosackverhältnisse nicht innerhalb bestimmter Reihen und Familien, sondern sporadisch innerhalb weit auseinander stehender Familien vorhanden sein mögen, lassen auch andere mit der Bildung der Geschlechtsgeneration in Beziehung stehende Vorgänge, wie derjenige der *Archesporbildung*, erwarten. Das Vorkommen einer grösseren Zahl von Embryosackmutterzellen im Nucellus der Angiospermensamenanlage 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 auch in sog. hochstehenden Reihen, z. B. bei Vertretern von verschiedenen Gattungen der *Rosaceen*, bei *Ranunculaceen*, gelegentlich bei *Asclepiadaceen*, *Rubiaceen*, *Compositen* und vereinzelten Vertretern anderer Familien. Das primitive Merkmal eines mehrzelligen Archespors ist also gar nicht mit dem Vorkommen primitiver Merkmale am Sporophyten verknüpft. In gleicher Art kann auch der Vorgang der Embryosackgestaltung von jenen unabhängig sein. Damit ist allerdings auch das Aufsuchen weiterer Ausnahmen vom achtkernigen Embryosack erschwert. Doch werden neue Beispiele sechszehnkerniger Embryosäcke oder anderer primitiver Embryosacktypen vielleicht nicht allzu selten gefunden werden, sobald einmal das Material zu neuen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen etwas häufiger, als bis jetzt geschehen ist, den zahlreichen in dieser Richtung noch wenig oder gar nicht untersuchten Familien entnommen werden wird. Die in der letzten Zeit erzielten Erfolge berechtigen jedenfalls zu der Hoffnung, dass die weitere Forschung auf diesem Gebiete uns zuletzt doch noch zu einer sicher begründeten Auffassung der Entwicklungsvorgänge im Embryosack der Angiospermen führen wird.