

E. BATTAGLIA (\*)

EMBRYOLOGICAL QUESTIONS: 10. HAVE THE EXPRESSIONS  
'POLAR NUCLEI' AND 'SECONDARY NUCLEUS' BEEN RIGHTLY  
ESTABLISHED? APPENDIX: HOFMEISTER W. (1847),  
'UNTERSUCHUNGEN...BEI...OENOTHEREEN' (\*\*)

**Riassunto** — *Interrogativi embriologici: 10. Le espressioni 'nuclei polari' e 'nucleo secondario' sono state stabilite correttamente? Appendice: Hofmeister W. (1847), 'Untersuchungen...bei...Oenothereen'. Le espressioni 'nuclei polari' e 'nucleo secondario', con riferimento ai nuclei centrali del gametofito femminile angiospermico, sono insoddisfacenti perché non rispettano priorità terminologiche (cfr. VESQUE: 'noyaux centraux') ed inoltre sono descrittivamente inesatte.*

L'autore, perciò, propone una terminologia alternativa (nuclei centrali, sincario centrale, zigosincario) da discutersi eventualmente in una sezione terminologica di futuri congressi botanici.

**Abstract** — The author discusses from a historical and linguistic point of view today's terminology concerning the central nuclei of the mature angiosperm female gametophyte (polar nuclei, secondary nucleus, primary endosperm nucleus).

Owing to a lack of respect for the terminological priority which can be assigned to VESQUE (1879: 'noyaux centraux'), and to inexact and inadequate description, the aforementioned terminology is considered unsatisfactory. As an alternative, the author proposes a parallel terminology (central nuclei, central synkaryon, zygosynkaryon), with the hope that it will be discussed in a terminological section of future botanical congresses.

**Key words** — Angiosperm embryo sac. Plant embryology. History of Botany.

The use of the adjectives primary and secondary, referring to the nuclei (and cells) of the embryo sac<sup>(1)</sup> was introduced by

---

(\*) Dipartimento di Biologia Vegetale, Università «La Sapienza», Roma.

(\*\*) Supported by a grant from «Consiglio Nazionale delle Ricerche (Comitato Scienze Biologiche e Mediche, Gruppo Biologia della Riproduzione e Differenziamento)».

(<sup>1</sup>) For simplicity, the author adopts the terms embryo sac mother cell (E.M.C. or EMC), embryo sac (E.S. or ES) and megasporangium. Nevertheless he considers the terms gynospore mother cell (Gs. M.C.), gynogametophyte (G.G.) or abbreviated gynophyte, and gynospore (Gs.), as more appropriate (cfr. BATTAGLIA, 1982).

Hofmeister in 1847. In that year Hofmeister, in genera belonging to the 'Oenothereen' ('Godetia', 'Boisduvalia' 'Oenothera') illustrated in a morphologically complete manner, although providing an erroneous interpretation, the first case of the angiosperm embryo sac, in particular that 4-nucleate (and 4-celled) pattern well known today as Oenothera-type (2 synergids + the egg + a polar nucleus). This paper by Hofmeister, published in 1847 in 'Botanische Zeitung (5 November)', and unjustifiably never reproduced in any botany textbook, marks the beginning of classic plant embryology. Given its exceptional historical interest, it has been reprinted as an appendix to the present paper.

HOFMEISTER (1847) described the presence, before fertilization, of 2-4 free nuclei in the embryo sacs of the species mentioned above. Successively, a piriform cell, which Hofmeister identified as the egg cell ('Die birnförmige Zelle ist das währe Ey') organized around a nucleus. Below this cell, which Hofmeister termed Keimbläschen following the terminology of MEYEN (1839, p. 308) a nucleus with a large nucleolus was always visible. A second Keimbläschen was also organized near the 'birnförmige Keimbläschen, in which 2 sister cells could be formed occasionally. In the latter case Hofmeister distinguished the 3 Keimbläschen, using the adjectives primary, secondary and tertiary respectively (cfr. Appendix, explanations of Figs. 5a and 9). Two years later HOFMEISTER (1849) published his first famous paper entitled 'Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen'. In this article Hofmeister evidences the more usual organization of the embryo sac (documented in species belonging to the genera 'Orchis', 'Bartonia', 'Funckia', 'Daphne', 'Narcissus', 'Fritillaria', 'Zea', 'Sorghum', etc.) i.e. the regular occurrence of cells even in the chalazal part of the embryo sac 'generally three, rarely a multicellular group, cfr. 'ZEA' and 'SORGHUM'). These chalazal cells are described by Hofmeister as 'gestreckten Zellen', but in subsequent papers (cfr. HOFMEISTER, 1852, 1858, 1859, 1861, 1867) they are termed Gegenfüssler, Gegenfüsslerzellen, Gegenfüsslerinnen and also Antipoden (<sup>2</sup>).

---

(<sup>2</sup>) Antipode. No text-book of plant embryology or botany provides information concerning the introduction of the term antipode. The author has drawn together the following data. The embryological investigations of HOFMEISTER (1847, 1949) were extensively quoted in the Alexander Braun's well known book (1851) entitled 'Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur', (Leipzig). BRAUN

Ever since the paper of 1849, Hofmeister called the free nucleus situated below the egg cell 'der primäre Kern des Embryosacks' (only occasionally is the phrase used 'der centrale Kern des Embryosacks').

According to Hofmeister this nucleus disappears ('Resorption des primären Kerns des Embryosacks') after fertilization, and the 'Endospermzellen' are formed in its place. It is worth adding that the use of the adjective primary is very generalized in Hofmeister's terminology. Thus, for example', even the nucleus of the embryo sac (in its initial stage) is called 'der primäre Kern'. Moreover, Hofmeister, even describes a 'Resorption des primären Kerns der Pollenmutterzelle. The use of primary, secondary and tertiary to designate nuclear generations which are simple successions of one another is clearly spelled out, among others, in Hofmeister's last text-book (1867). Ten years later, STRASBURGER (1877)<sup>(3)</sup> discovers the exact process of development of the embryo sac of the angiosperms (Strasburger's Metaspermen), opening a new era in the history of plant embryology. The nucleus of the embryo sac does not dissolve, as Hofmeister maintains, but instead gives origin to an 8-nucleate stage (4 nuclei at either extremity of the embryo sac) through three

(1851, p. 297) mentions Hofmeister's *gestreckten Zellen im Chalazal-Ende*' with the sentence: 'Diese sonderbaren Gegenfüssler der Keimbläschen...'. Two years later, ARTHUR HENFREY (1853, p. 278) published an English translation of Braun's book, rendering the sentence written above as 'These strange antipodes of the germinal vesicles'. Paternity for the term Gegenfüssler must therefore be assigned to Alexander Braun, while Antipodes is simply the English translation of Gegenfüssler, Hofmeister, starting from February 1852 adopted the expression 'Gegenfüssler der Keimbläschen', quoting the terminological priority of ALEXANDER BRAUN (1851). In any case, Hofmeister in his famous papers of the years 1858, 1859 and 1861, rarely used Gegenfüsslerzellen, preferring the linguistic variation Gegenfüsslerinnen (Gegenfüsslerin). He also occasionally wrote Antipoden (cfr. e.g., HOFMEISTER, 1858, pp. 83, 85, 119, 141). On the other hand, in Hofmeister's last text-book (1867) we almost always find Gegenfüsslerzellen, and sometimes also Antipoden. Strasburger used at first (1875) Gegenfüssler, but later preferred Gegenfüsslerinnen (cfr. STRASBURGER, 1877, 1879, 1880, a,b, 1884). In the first edition (1894) of Strasburger's famous 'Lehrbuch der Botanik' (cfr. STRASBURGER, NOLL, SCHENCK, SCHIMPER, 1894, p. 389), we find the expression 'Gegenfüsslerinnen oder Antipoden'. Since English, French and Italian speaking writers have always used, for linguistic reasons, only the term 'Antipode', even German speaking writers abandoned Gegenfüsslerinnen in favor of Antipoden before the end of the last century. Finally, we recall how Marshall Ward, from 1880 on, was the first English speaking author to use not only 'Antipode' (WARD, 1880a), but also 'antipodal cells' and 'antipodals' (WARD, 1880b).

<sup>(3)</sup> This paper is more often cited as Strasburger (1878), cfr. References.

successive divisions. Subsequently 3 micropylar nuclei are organized into 3 distinct cells for which Strasburger coined the terms «Ei» (egg-cell) and «Gehülfinnen oder Synergiden», which together constitute an «Eiapparat». Even 3 chalazal nuclei are organized in as many cells which Strasburger calls «Gegenfüsslerinnen», following the terminology of Hofmeister. Still later, the 2 nuclei left free within the embryo sac approach one another ('die Wanderung der beiden Embryosackkerne gegeneinander') and then fuse and so give origin to the definitive nucleus of the embryo sac (STRASBURGER, 1877, p. 469: 'der definitive Embryosackkern'; p. 464: 'Er ist es, der bis jetzt als primärer Embryosackkern bezeichnet wurde').

A specific denomination of the two nuclei today called polar nuclei was proposed by VESQUE (1878, 1879) some two years later. In fact, in his paper of 1878 Vesque, while referring critically to some of STRASBURGER's (1877)<sup>(4)</sup> embryological data, simply cites today's polar nuclei, using the phrase 'noyaux centraux', ascribing to them, at the same time, a somatic (= vegetative) meaning<sup>(5)</sup>. In particular in the 1879 paper<sup>(6)</sup>:

a) Vesque states explicitly that he gives the name 'noyaux centraux' to the two nuclei in question, cfr. VESQUE, 1879, p. 290.

*a.. Sac embryonnaire proprement dit, à deux tétrades.—*

L'ensemble des cellules 1 et 2 réunies après la dissolution de la cloison 1-2; renferme huit noyaux placés quatre à quatre dans les deux extrémités de la cavité (pl. 13, fig. 18; pl. 16, fig. 7, 9, 10, 28). Trois noyaux de la tétrade 1 se constituent en un appareil sexuel composé de deux synergides et d'un œuf; le quatrième descend vers la chalaze; les noyaux de la tétrade 2 subissent des métamorphoses semblables à leurs homologues supérieurs, et forment l'appareil antipode, le quatrième se dirige en montant vers le micropyle. Je donne le nom de centraux aux deux noyaux qui ne prennent point part à la formation des deux appareils. Ils se rencontrent au milieu du sac embryonnaire proprement dit (pl. 14, fig. 1; pl. 16, fig. 11, 20; pl. 18, fig. 20, etc.), s'accollent et finissent par se confondre.

<sup>(4)</sup> VESQUE (1878) cites this paper as STRASBURGER (1878), see References.

<sup>(5)</sup> VESQUE (1878, p. 264): 'les deux autres noyaux fonctionnent comme des nouveaux végétatifs des deux cellules fusionnées'.

<sup>(6)</sup> The extreme divergence of opinion between STRASBURGER (1877, 1879a) and VESQUE (1878, 1879) concerning the origin and development of the angiosperm embryo sac, have been amply discussed elsewhere (cfr. BATTAGLIA 1985b).

b) Vesque also extends the same term ('noyau central') to the nucleus originating from the union of the polar nuclei (Vesque's 'noyaux centraux'), and admits that these 2 nuclei may or may not belong to the same nuclear generation. Thus, for instance, in the «Monocotylées» VESQUE (1879, pp. 306-307) distinguishes the following cases:

**MONOCOTYLÉES.**

A. Sac embryonnaire composé de deux cellules-mères spéciales, renfermant à l'état adulte un appareil sexuel, un noyau central issu de la conjonction de deux noyaux de même génération, et un appareil antipode. — Pas d'anticline.

— — — — —

B. Sac embryonnaire composé de *trois ou quatre* cellules-mères spéciales.

1. Il se produit *deux* tétrades. Le sac embryonnaire renferme, à l'état adulte, un appareil sexuel, un noyau central issu de la conjonction de deux noyaux de même génération, un appareil antipode et *une ou deux anticlines inertes*.

— — — — —

2. Il ne se produit qu'une seule tétrade. Le sac embryonnaire renferme, à l'état adulte, un appareil sexuel, un noyau central issu de la conjonction de deux noyaux de *générations différentes, pas d'appareil antipode*; une ou deux anticlines.

— — — — —

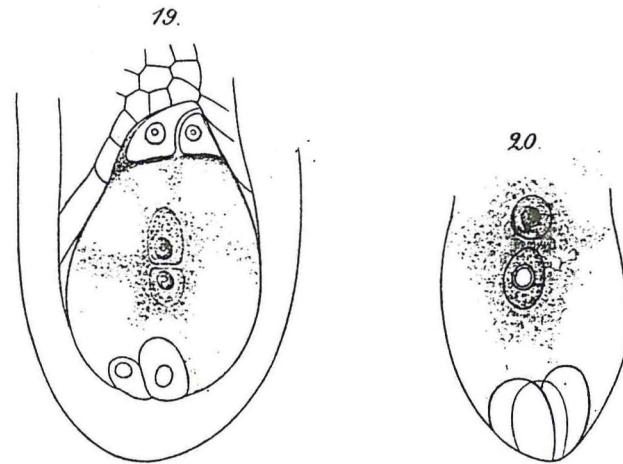
c) Vesque better clarifies the vegetative (somatic) meaning to be assigned to the 'noyaux centraux', cfr. VESQUE, 1879, p. 291:

4. *Signification biologique de la conjonction des noyaux.*

— Cette conjonction des noyaux est-elle une véritable copulation, c'est-à-dire un acte semblable à un acte sexuel, ou bien est-elle un phénomène d'une autre nature? M. Strasburger, qui l'a observée pour la première fois, n'agit pas cette question. Dans mon travail précédent, j'ai émis l'avis qu'il ne faut y voir qu'une chose en quelque sorte accidentelle. Aujourd'hui encore je professe la même opinion. Ces deux noyaux (dans

le cas de deux tétrades) sont en effet les véritables noyaux *végétatifs* des cellules 1 et 2, les autres étant employés à la construction des appareils sexuel et antipode. Je leur aurais conservé ce nom, si je n'avais craint d'éveiller dans l'esprit du lecteur une comparaison, un rapprochement qui eussent été inexacts, avec les *noyaux végétatifs* du pollen gymnosperme.

In the same year (cfr. DARAPSKY, 1879) the expression 'secondary nucleus' appears (precisely 'the division of the secondary nucleus' = 'Die Theilung des secundären Embryosackkerns'), explicitly attributed to the division of the nucleus originating from the fusion of the two free nuclei in the central part of the embryo sac. In the 'Botanische Zeitung (29. August 1879)' Darapsky criticized the formation of the endosperm in '*Myosurus minimus*' described a few months before by Strasburger in the same journal ('Botanische Zeitung, 25. April 1879'). In the embryo sacs of '*Hyacinthus ciliatus*' '*Ornithogalum umbellatum*', '*Anthericum ramosum*', etc. Darapsky describes the two polar nuclei (modern terminology) in contact with one another, and defines this structure as 'Doppelkern'. Later this double nucleus is described as dissolving, and in its place the endosperm is formed. Darapsky also reinvestigates '*Myosurus minimus*' and shows for this species only Figs. 19 and 20, reproduced here.



From DARAPSKY (1879), Taf. VII, p. 557: 'Fig. 19-20. *Myosurus minimus*. 'Embryosäcke mit doppeltem Centralkern'. Verg. 450. Details in the text.'

In discussing these figures, which illustrate the usual mature embryo sac stage showing 2 polar nuclei already approaching one another, DARAPSKY (1879, pp. 555-556) writes:

Da Strasburger seine Resultate wesentlich an *Myosurus minimus* gewann, so versuchte ich an demselben mich hiervon zu überzeugen. Bilder, wie Fig. 19 und 20 waren die einzigen, welche ich bei fortgesetzter Bemühung, die Theilung des secundären Embryosackkerns zu fixiren, erhielt. Dieselben lassen fast die Annahme zu, dass hier eine Vereinigung der fertigen Kerne vorliegt, wenn anders die Analogie von *Hyacinthus* aus der Vacuolenbildung in dem dichten Nucleolus (Fig. 20) auf eine beginnende Destruction zu schliessen erlaubt. Ob die beiden Kerne nach ihrer Vermischung sich wieder lösen und sich ferner durch Theilung vermehren, dazu bieten meine Präparate keinen Anhalt; ebensowenig vermochte ich Spaltungen der jungen Endospermkerne, die hier, wie Strasburger sie beschreibt, »fast kugelrund« auftreten, festzustellen.

With the publication of the 3rd edition of his famous book 'Zellbildung und Zelltheilung', a few months later, STRASBURGER (1880a) answered Darapsky's criticisms, while also using the phrase 'division of the secondary nucleus':

cfr. STRASBURGER (1880a, p. 7):

Hingegen trat wiederum Darapsky in der botanischen Zeitung<sup>4)</sup> mit der Angabe auf, dass bei *Hyacinthus ciliatus* M. B. die Endospermkerne frei auftauchen, während der Doppelkern des Embryosackes schwindet. Die jungen Endospermkerne sollen sich als Vereinigungen von Körnchen, um welche ein lichter, leise hingehauchter Contour auftaucht, offenbaren, neue Kerne zwischen schon vorhandenen ihren Ursprung nehmen. *Ornithogalum umbellatum* und *Anthericum ramosum* giebt Darapsky als mit *Hyacinthus* übereinstimmend an; bei *Myosurus minimus* konnte er weder die Theilung des secundären Embryosackkerns, noch der Endospermkerne fixiren; im Uebrigen lässt er es dahingestellt, ob der Vorgang der Endosperm Bildung sich nicht in den einzelnen Fällen verschieden verhalte.

Cfr. STRASBURGER (1880a, p. 10):

*Myosurus minimus* bleibt nämlich ein sehr günstiges Object um die Theilung des secundären Embryosackkerns zur Anschauung zu bringen. Es thut mir leid, dass es Darapsky auch hier nicht gelang, sich von dem Sachverhalt zu überzeugen. Auf

---

Der in Fig. 1, Taf. I dargestellte Embryosack zeigt im vorderen Ende den aus drei Zellen bestehenden Eiapparat, im hinteren Ende die drei Gegenfüsslerinnen und zwischen diesen beiden Zellgruppen suspendirt, den, aus der Verschmelzung zweier Kerne hervorgegangenen, secundären Embryosackkern. In Fig. 2 ist dieser Zellkern bereits getheilt, die aus ihm hervorgegangenen Schwesterkerne werden noch durch die Verbindungsfäden zusammengehalten. Der Zustand ist so charakteristisch, dass er jede andere Möglichkeit der Deutung ausschliesst, daher ich ihn wieder zur Veröffentlichung wähle. Die Theilung erfolgt zu der Zeit, wo die Befruchtung bereits vollendet ist, das Ei sich aber noch nicht zu strecken begann. Es ist nun weiter leicht, Embryosäcke ausfindig zu machen, die zwei völlig getrennte, dann 4, 8, 16 u. s. w. Zellkerne zeigen. Auch gelingt es, doch freilich

---

The meaning ascribed by Strasburger to the term 'secondary' must in any case be examined. In the aforementioned book (STRASBURGER, 1880a) the adjectives 'primärer' and 'secundärer' are used several times even for nuclei which are much different from Vesque's 'noyaux centraux'. Thus STRASBURGER (1880a, p. 39) calls primary nucleus even the nucleus of the initial stage of the embryo sac (=1 - nucleate gametophyte: 'Der junge Embryosack ... führt nur einem, den primären Zellkern').

Secondary nuclei originate from the, even repeated, division of this primary nucleus. Thus, for example, his Figs. 140 and 141 ('Senecio vulgaris') showing an ordinary gametophyte in the 4-nucleate stage, are described in this way: cfr. STRASBURGER, 1880a, p. 378: 'Fig. 140. Die secundären Kerne haben die Theilung wiederholt'; 'Fig. 141. Die secundären Kerne rücken aus einander'.

Even the nucleus formed from the fusion of the 2 polar nuclei (modern terminology) is described as secondary nucleus. For exam-

ple, his Fig. 145 illustrating ('*Senecio vulgaris*') a mature 7-celled gametophyte (2 synergids + egg cell + secondary nucleus + 3 antipodals) is described thus: 'Fig. 145. Der Embryosack zur Empfängnisszeit; die beiden Zellkerne im Innern des Embryosacks zu dem secundären Embryosackkern verschmolzen'. The same meaning is also found in the expression 'der secundäre Embryosackkern' still used by Strasburger in 1880b ('Eine Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus'. Bot Zeit., Dec. 1880).

In order to complete the comment on the use of the adjectives primary and secondary by Strasburger, it is necessary to add that in a later and equally famous paper of 1884, Strasburger denominates as secondary nuclei the two polar nuclei even when they do not carry out their fusion, cfr. STRASBURGER (1884, p. 59):

Der secundäre, aus der Verschmelzung zweier Zellkerne hervorgegangene Embryosackkern (nm), ist oft noch mit zwei Kernkörperchen versehen; er hält sich meist in der Nähe des Eies. Manchmal liegen auch noch in der empfängnissfähigen Samenknospe zwei secundäre Embryosackkerne neben einander: dann ist eben die Verschmelzung noch nicht vollzogen (Fig. 61). Das Alles ist an frischen

In any case, in early 1880, even before Strasburger's papers mentioned above, the expression 'polar nuclei' was proposed for the first time by one of Strasburger's students, Alfred Fischer ('Inaugural-Dissertation der Philosophischen Facultät zu Jena, zur Erlangung der Doctorwürde, Jena, 1880').

This autor calls the modern 'upper polar nucleus', 'lower polar nucleus' and 'secondary nucleus', respectively 'oberer Polkern', 'unterer Polkern' and 'Centralkern'; cfr. FISCHER (1880, p. 94-95):

Die drei Kerne im Chalazaende, um welche die Gegenfüsslerinnen sich später ausbilden, nenne ich die „Gegenfüsslerkerne“, den vierten Kern den „unteren Polkern“. Im oberen Ende des Keimsackes mögen die beiden Schwesternkerne, welche in die Synergiden aufgenommen werden, den Namen „Synergidenkerne“ führen; die beiden anderen unterscheide ich als „Eikern“ und „oberen Polkern“, je nachdem sie später das Ei bilden oder mit dem unteren Polkern sich vereinigen. Dieses Verschmelzungsproduct sei als „Centralkern“ des Embryosackes bezeichnet.

Finally, in the following year the combination of polar nuclei and secondary nucleus is adopted by GUIGNARD (1881, p. 199):

Les grains d'amidon disparaissent pendant la formation des huit noyaux qui donnent les synergides et l'oosphère, les antipodes et les deux noyaux polaires qui se fusionnent pour former le noyau secondaire du sac embryonnaire.

This terminological combination is found in all the numerous and well known embryological papers published in the years 1881-1921 by this Author (L. GUIGNARD, 1881-1921, cfr. references in DAVIS, 1966).

In the period 1880-1905 the expression 'polar nuclei' was unanimously accepted, while the term 'secondary nucleus' was less common since some authors continued to use the classical terms such as 'definitive nucleus' and 'primary endosperm nucleus'. Thus, for example, in the famous text-book of COULTER & CHAMBERLAIN (1905, p. 87) we find: 'micropylar polar nucleus', 'antipodal polar nucleus' and 'primary endosperm nucleus'. In any case, already in Goebel's equally famous 'Organographie der Pflanzen' (1901, p. 804) and Strasburger's 'Lehrbuch der Botanik' (1905, 7 Aufl.), the combination 'Polkerne & secundärer Embryosackkern' was accepted, and soon came into common usage.

The present author today holds, on the basis of the historical investigation provided above, that the modern combination 'polar nuclei & secondary nucleus' is manifestly unacceptable for various reasons.

First, owing to irrefutable terminological priority, Fischer's polar nuclei (1880) would have to be renamed Vesque's central nuclei (1879), since the latter author was the first to write explicitly: 'Je donne le nom de centraux aux deux noyaux' (cfr. VESQUE, 1879, p. 290).

Secondly Fischer's terminology is criticizable since it terms as polar those nuclei which are not in a polar position at all. In fact, the only nuclei of the embryo sac, in a polar position are the nuclei of the synergids and the antipodes.

A further critical observation, even more unfavorable to the qualification as polar position of nuclei at issue here, may be added. In the tetrakaryosporic *Plumbago* type (?) (Penaea type, etc.) at least

---

(?) The expressions, mono-, di- and tetrakaryosporic are more exact than the usual mono-, bi-, tetrasporic (embryo sacs), cfr. BATTAGLIA (1983).

half (numerically) of the so-called polar nuclei have neither polar origin nor polar position. These nuclei, in fact, derive from spore nuclei situated ab initio (i.e. since the end of meiosis) in a central-lateral position; cfr. the so-called crosswise polarization (8).

The Author is consequently in favor of maintaining, owing to its priority and descriptive exactness, Vesque's terminology exclusively as concerns the expression 'noyaux centraux', further distinguishing these nuclei into the upper central nucleus, the lower central nucleus, and the median (middle) central nuclei (cfr. *Penaea*, *Peperomia*, etc.). *This terminology, in contrast to the modern one, is the only terminology having general validity.*

The problem remains of how to distinguish the nucleus originating from the fusion of the central (ex-polar) nuclei (Vesque's 'noyau central'), and which today is called the 'secondary nucleus'. This nucleus, on the basis of its origin and position, can according to the present author be satisfactorily defined a *central synkaryon* (9).

Aside from being motivated by the priority of Vesque, it is clear that this terminology is also supported by a decisive criticism concerning the expression 'secondary nucleus', which can be summarized as follows:

- a) In plant embryology there is no unanimous or homogeneous usage of the adjectives primary and secondary. Indeed, the expressions primary and secondary nucleus have been repeatedly used to indicate nuclei of profoundly different origin, morphology and function;
- b) In classical embryology, cfr. for instance HOFMEISTER (1867), the adjectives primary, secondary and tertiary have been proposed to indicate successive nuclear generations. This rule has not been respected in defining as secondary nucleus the author's central synkaryon.

For these reasons, the author maintains that it is entirely justifiable to abolish the expression 'secondary nucleus' and to substitute it with the term 'central synkaryon'.

The author has intentionally left until the end, the discussion

(8) Since there are only two poles, the author holds it to be more exact to replace the term 'polarization' with 'arrangement', 'position', etc..

(9) The number of nuclei involved in the formation of the synkaryon can be easily expressed by introducing the terminology: syndikaryon, syntrikaryon, syntetrakaryon, etc..

of the problem of how to distinguish the central syncaryon after its fertilization.

He holds, owing to parallelism and concordance with zygote<sup>(10)</sup> that the term *zygosyncaryon* could be acceptably proposed to indicate the central syncaryon after its union with a male nucleus.

In order to complete the preceding considerations the author holds it necessary also to examine the different terminological solution constituted by substituting the aforementioned *positional* denomination of the nuclei of the central part of the mature embryo sac (central cell, central nuclei and central syncaryon), with a corresponding *functional* denomination, i.e.:

- a) proendospermatic cell (= central cell)<sup>(11)</sup>;
- b) upper, lower, middle (median) proendospermatic nuclei (= polar nuclei);
- c) proendospermatic syncaryon (= secondary nucleus);
- d) zygoendospermatic syncaryon (= fertilized secondary nucleus, primary endosperm nucleus sensu lato).

First, it must be observed that in discussing this terminology the priority over the expression 'die Mutterzelle des secundären Endosperms' (SOLTWEDEL, 1881) must be remembered. The latter author warrants citation for having proposed the following logical distinction, within the angiosperms, between primary and secondary endosperm, cfr. SOLTWEDEL, 1881, p. 1-2:

<sup>(10)</sup> Priority over the term *zygote* is unknown to many writers, and incorrectly cited by others. This term, along with *Gameten* and *Gametangium*, was proposed by STRASBURGER (1877, p. 756, in DE BARY & STRASBURGER, 1877):

differenzirung involvirt. Zum Schluss erlaube ich mir aber, da nun ihr ganzes Verhalten für *Acetabularia* klar vorliegt, für diese Schwärmer den Namen *Gameten* vorzuschlagen. Die Spore, welche dieselben erzeugt, hatte sich somit nicht in ein Sporangium, sondern in ein *Gametangium* verwandelt. Das Product der Paarung der *Gameten* könnte aber den Namen *Zygote* führen.

Cfr. also STRASBURGER (1877). In the 'Genetisches Wörterbuch' of RIEGER & MICHAELIS (1958, cfr. also RIEGER, MICHAELIS, GREEN, 1968), for example, the term *Zygote* is attributed to BATESON (1902).

<sup>(11)</sup> The expression «cellula proendospermatica», with this meaning, was first suggested by CHIARUGI & FRANCINI (1930).

Nachdem Strasburger gezeigt hat, dass bei den *Angiospermen* die Zellen des Eiapparates, der Gegenfüsslerinnen, und die Zelle, welche den secundären Embryosackkern einschliesst, den Zellen des Eiweisskörpers der *Gymnospermen* gleichwerthig sind, kann man bei den *Angiospermen* zwei Arten von Endosperm unterscheiden: primäres und secundäres. Das primäre Endosperm entsteht vor der Befruchtung im Embryosack der *Phanerogamen* und, soweit die Beobachtungen reichen, überall durch freie Zellbildung. Unter freier Zellbildung verstehe ich nach der Definition von Strasburger diejenige Zellbildung, bei der nicht nach jeder Kerntheilung eine Zellwand zwischen den Tochterkernen gebildet wird, sondern die Zellwände erst nach wiederholt stattgefundener Kerntheilung in der Regel zwischen je zwei benachbarten Kernen nachträglich auftreten.

Das primäre Endosperm besteht in der Regel aus sieben Zellen. Drei der Zellen befinden sich im oberen (der Mikropyle zunächst gelegenen) Ende des Embryosackes und bilden den Eiapparat. Drei Zellen des primären Endosperms, die Gegenfüsslerinnen, sind im unteren (der Chalaza zunächst gelegenen) Ende des Embryosackes gelegen und in der Mitte zwischen beiden Zellgruppen befindet sich die bei weitem grösste Zelle mit dem secundären Embryosackkern, der aus der Verschmelzung von zwei freien Kernen hervorgegangen ist. Aus dieser Zelle allein entwickelt sich nach erfolgter Befruchtung der Eizelle das secundäre Endosperm, und ich nenne daher diese Zelle Mutterzelle des secundären Endosperms. Diese Zelle ist aber nicht gleichbedeutend mit Embryosack, mit dem Hofmeister dieselbe häufig gleichsetzt, sondern sie ist nur ein Theil desselben. Zum Embryosack gehören ausserdem noch der Eiapparat und die Antipoden.

In any case, the present author is opposed to the endospermatic (proendospermatic) denomination of the nuclei of the embryo sac and the derivatives of the fertilized syncaryon (= *zygosyncaryon*), or apomictic syncaryon (= *apozygosyncaryon*)<sup>(12)</sup>, for the following reasons:

a) the prefixes *spermo*, *spermio*, *sperma*, *spermato*, etc. do not possess an unequivocal meaning. Indeed today they are used to coin expressions which involve both the male sex as well as the seed.

---

<sup>(12)</sup> *Apozygosyncarion* is more exact than *azygosyncaryon*, since in the case mentioned above the lack of fertilization implies the suppression of a phenomenon which usually occurs.

The author instead is of the opinion that it would be preferable to use the aforementioned prefixes for terminology involving only the male sex. Consequently, he is not in favor of using the term endosperm and its derivatives in plant embryology;

b) the generation which derives from the zygosynkaryon is usually a triploid generation additional to the haploid generation, (deriving from the spore), and to the diploid generation (deriving from the zygote). For this reason, just as a *haplophyte* is distinguished from a *diplophyte*, so a *polyplophyte* could be distinguished. In the same way, just as a *gametophyte* is distinguished from a *sporophyte*, so a *trophophyte* could be distinguished<sup>(13)</sup>. The latter term, which the author prefers to the preceding one (polyplophyte), requires some explanation. In both gnetales (*Gnetum* & *Welwitschia*) and angiosperms, a cellularization phenomenon takes place in the developing multinucleate female gametophyte. Considering, for simplicity, the central and chalazal part of the gametophyte, it can be said that in the gnetales the cellularization generates numerous compartments which are always plurinucleate (more than four nuclei), while in angiosperms it only generates 4 compartments, that is, one 2-nucleate compartment (the central cell = Chiarugi & Francini's proendosper-

<sup>(13)</sup> *Zygosynkaryophyte* could also be proposed. However this term has the disadvantage of having already been proposed (MAIRE, 1900) in the form *synkaryophyte*, and with a different meaning. Indeed, MAIRE (1900, pp. 95-96) writes as follows:

Je remplace le terme de *sporophyte* par *synkaryophyte*, afin de pouvoir établir la correspondance chez les animaux en disant synkaryozoaire, le terme sporozoaire ayant déjà une toute autre acceptation. Gamétophyte signifiant non seulement « plante produisant des gamètes », mais aussi, d'après la terminologie ci-dessus, « plante composée de progamètes », le mot de synkaryophyte, « plante composée de synkaryocytes », lui correspondra mieux. Enfin je considère un troisième tronçon dans l'évolution de l'individu, tronçon intermédiaire entre le synkaryophyte et le gamétophyte, dans lequel se produit la progamétisation et que j'appelle *protogamétophyte*. On verra que ce tronçon est particulièrement individualisé chez les Urédinées où il est constitué par la téléutospore et son promycélium. Les cellules de ce tronçon sont des *protogamètes*, leurs noyaux des *protokaryogamètes*.

matic cell), and three chalazal 1-nucleate compartments (the 3 antipodal cells) (14).

After cellularization, nuclear fusion followed by cell division takes place *autonomously* in the multinucleate compartments of gnetales, and *stimulated* by fertilization in the solitary 2-nucleate compartment of angiosperms (the central cell).

In the author's opinion the resulting tissues do not seem ontogenetically and phylogenetically different in the two cases (gnetales and angiosperms, cfr. BATTAGLIA, 1980b). In Welwitschia, this tissue has been termed *Trophophyte* by PEARSON (1909, p. 335), and the present author finds no difficulty in extending this term even to the case of the angiosperms, obviously substituting it for the current expression 'secondary endosperm'. The only difference between the two cases would be that the angiosperm trophophyte being normally conditioned by the 'fertilization' of its initial cell (the central cell) by a sperm nucleus, would be a *zygotrophophyte*. In gnetales on the other hand, the trophophyte proves to be definable, on the basis of present knowledge, as an *azygotrophophyte* (15). In any case, it must be added that since the details of fertilization in Gnetum and Welwitschia have not yet been fully clarified, in particular the behavior of the second male nucleus has never been convincingly followed, the author would not be at all surprised if future embryological research also demonstrated in gnetales the even occasional occurrence of a zygotrophophyte. This would obviously entail extending to the gnetales (Gnetum & Welwitschia) that phenomenon improperly termed «double fertilization», until now considered limited to the angiosperms.

In conclusion the author holds the following terminological system, both concerning priority and in term of descriptive precision, to be preferable to the current terminology:

- a) central cell,
- b) upper, lower, median (middle), central nuclei,
- c) central syncaryon,
- d) zygosyncaryon,
- e) trophophyte (zygotrophophyte).

---

(14) Sometimes there may be only two antipodal cells, 2-nucleate and 1-nucleate respectively.

(15) I.e. a trophophyte whose development occurs without the fertilization of the initial cell.

However, as the author is opposed to individually proposed terminological innovations, which are usually conditioned by personal preferences and also often dissonant in other languages, he does not wish to propose the introduction of the foregoing terminological system. Instead he hopes that this system, along with other similar issues (cfr. BATTAGLIA, 1982, 1985a), may be the object of preliminary discussion in a terminological section of future botanical congresses.

# Botanische Zeitung.

5. Jahrgang.

Den 5. November 1847.

45. Stück.

**Inhalt. Orig.:** W. Hofmeister Untersuchungen d. Vorgangs b. d. Befruchtung d. Oenothereens. — **Lit.:** The Lond. Journ. of Bot. VI. — Bot. Regist. August. — Sibthorp Fl. Graeca. — Verhandl. d. Pariser Akademie. — C. Sprengel Meine Erfahrungen im Gebiete d. allg. u. speciell. Pflanzenkultur. — **Gel. Ges.:** Linn. Ges. zu London. — **P. Not.:** Bonpland. — **K. Not.:** Albumen v. *Lagurus ovatus*. — Blumenzahl v. *Yucca gloriosa*.

— 785 —

— 786 —

## Untersuchungen des Vorgangs bei der Befruchtung der Oenothereens.

Von W. Hofmeister.

Hierzu Taf. VIII.

Zu der Zeit, da in den Zellen der Blumenblätter der Farbstoff sich zu entwickeln beginnt; — bei *Oenothera* und bei *Godetia* beiläufig 3 Tage vor dem Aufspringen der Antheren — enthält der Embryosack, ausser zahlreichen  $\frac{1}{3500}$  bis  $\frac{1}{5000}$  grossen Körnchen, die in einer zähen, schleimigen Flüssigkeit schwimmen, keine festen Bildungen. Sein oberes Ende ist kolbig; ungefähr auf der Hälfte des Längsdurchmessers der Saamenknospe verengert er sich — bei *Godetia* um mehr als  $\frac{2}{3}$  seines Durchmessers und verläuft bis zur Chalaza als enge cylindrische Röhre (Fig. 1); — bei *Oenothera* und *Boisduvalia* ist die Verminderung seines Lumens geringer. Er ist zunächst von einer Schicht kleiner, beinahe tafelförmiger Zellen umgeben, die mit Protoplasma- und Stärkekörnchen gefüllt sind. Ein Strang kleiner cubischer Zellen gleichen Inhalts führt von seinem obern Ende (Fig. 3.) zur Kernwarze (Fig. 2).

Bald nachdem die Blumenblätter die erste An deutung ihrer zukünftigen Färbung zeigten, erfolgt eine beträchtliche Ansammlung von Bildungsstoff im oberen (dem Mikropyle-) Ende des Embryosacks. In der körnigen Masse finden sich einige (zwei bis vier) frei schwimmende Zellkerne, zum Theil mit deutlichen Kernkörperchen, zum Theil ohne solche (Fig. 3.). — Um einen dieser Kerne bildet sich eine Zelle, welche, eine birnförmige Gestalt annehmend, mit ihrem kegelförmigen Ende die Membran des Embryosacks berührt; mit ihrem anderen halbkugeligen Ende frei in seine Höhlung hinein hängt (Fig. 4.). Zugleich erscheint im Embryosack, nahe seiner Verengungsstelle, ein Kern mit deutlicher

Membran und grossem Kernkörperchen. Der Inhalt des Letzteren lässt häufig eine schaumige Anordnung einer das Licht stark brechenden halbfüssigen Substanz wahrnehmen (F. 5.). Die birnförmige Zelle ist das wahre Ey der Pflanze: die Grundlage des zukünftigen Embryo, von dessen erster Zelle, dem Embryohälschen Trev., wohl zu unterscheiden. Sie ist das Gebilde, welches Meyen \*) das *Keimblüschen*, Amici \*\*) la vescichetta embrionale nannte, und welches der Erstere an *Mesembrianthemum glomeratum* und *Helianthemum canariense*, der Letztere an *Orchis Morio* abbildete. — Neben ihr bildet sich unmittelbar darauf eine zweite, in allen Stücken ihr ähnliche Zelle (F. 5a.b. 6. 7. 8.), die nicht selten durch Entstehung zweier Tochterzellen in ihrem Innern (Fig. 9.) in zwei zerfällt (Fig. 10. 11.). Der letztere Vorgang ist bei *Godetia* und *Boisduvalia* der gewöhnlichere, bei *Oenothera* der seltner.

Wahrscheinlich sind die zwei oder drei Keimblüschen gleichwertig und sämmtlich fähig, befruchtet zu werden. Ich sah indess bei einer sehr grossen Anzahl von mir untersuchter befruchteter Saamenknospen von Oenothereens nie mehr als einen Embryo im Embryosack; die nicht befruchteten Keimblüschen sterben, während der Entwicklung des befruchteten zum Embryo, wieder ab. Es scheint, dass in dieser Familie dem Embryosack nicht mehr Nahrungsflüssigkeit zugeführt zu werden

\*) Physiologie Bd. III. p. 308. Meyen glaubte übrigens, dass diese Zelle erst nach der Befruchtung entstehe. Der von ihm gebrauchte Name ist nicht glücklich gewählt, er giebt zu Missverständnissen Anlass, ebenso wie die von Amici jener Zelle beigelegte Benennung. Ich werde übrigens im Folgenden den Ausdruck Meyen's beibehalten, in Ermangelung eines besseren.

\*\*) In seinem Memoire über die Befruchtung der Orchideen.

vermag, als zur Ernährung eines der Keimbläschen nöthig ist. — In einigen Fällen fand ich, schon vor der Befruchtung, zwei der Keimbläschen in Auflösung begriffen, nur eins noch, vermutlich das primäre, in Lebenstätigkeit (Fig. 12. 13.). — Bei der Resorption der absterbenden Keimbläschen verschwindet ihre Cellulose-Membran; es erfolgt eine starke Zusammenziehung des Primordialschlauchs und die Umwandlung seines Inhalts zu einer grünlich gelben grumösen Masse, durch welche der mit wasserheller Flüssigkeit gefüllte Kern hindurchscheint. Endlich verwandelt sich der Rest des Keimbläschen zu einem gelbbraunen Klumpen ohne bestimmte Form.

Bei *Oenothera* nach dem Verwelken der Corolle, bei *Godetia* und *Boisduvalia* noch während deren Frische, erscheinen die Pollenschläuche in der Höhle des Germen als den Placenten sich anschmiegende weissliche Stränge. Den Knospennmund durchlaufend, dringt der Pollenschlauch zwischen den Zellen der Spitze des Nucleus ein. Die Zellen des von der Kernwarze zur Spitze des Embryosackes führenden Zellstranges, in ihrem Zusammenhange gelockert, werden theils verflüssigt, theils vom rasch nachwachsenden Pollenschlauche zur Seite geschoben (F. 13.), der, im Nucleus angelangt; seinen Durchmesser verdoppelt oder verdreifacht, während auch seine Membran sich beträchtlich verdickt (F. 14.). Der Inhalt seines vom Knospenkern eingeschlossenen Theiles ist bei weitem concentrirter, als der des ausserhalb der Saamenknospe befindlichen. Er enthält eine überaus grosse Anzahl kleiner Stärke- und Caseinkörnchen\*).

Der Pollenschlauch, das Mikropyle-Ende des Embryosacks erreichend, stülpt dessen Membran ein wenig ein. Die höchst zarte Wandung des Embryosacks von *Oenothera* drängt er meist weiter zurück, als die derbe von *Boisduvalia* und von *Godetia* (vergl. F. 15. bis 24. mit der Erklärung). Besonders bei letzterer widersteht der Embryosack dem Druck des Pollenschlauch-Endes bisweilen so kräftig, dass dieser genötigt ist, sich schüsselförmig über dem kolbigen Ende des Embryosacks auszubreiten (F. 15. 22.).

Das Keimbläschen ist im Augenblicke der Befruchtung durch die unverletzt bleibende Membran des Embryosackes vom Ende des Pollenschlauchs getrennt; oft liegt es völlig frei in der bauchigen

Erweiterung des Mikropyle-Endes des Embryosackes (F. 15.), oder es berührt dessen Membran an einer ganz andern Stelle als an der, welcher der Pollenschlauch sich anschmiegt (F. 18.). Nur durch zweifache Endosmose kann die Flüssigkeit im Keimbläschen mit der im Pollenschlauch in Verbindung treten. Der Augenschein zeigt, dass der Inhalt des Pollenschlauchs bei Weitem concentrirter ist als der des Embryosack und des Keimbläschen. Die stärkere, die endosmotische Strömung wird also aus dem Keimbläschen durch den Embryosack in den Pollenschlauch gehen. Wir können die Befruchtung, die Aareitung zur specificischen Entwicklung des Keimbläschen uns nicht anders denken, als bewirkt durch die, exosmotisch aus dem Pollenschlauch in den Embryosack, und aus diesem ins Keimbläschen dringende Flüssigkeit. Bekannten physikalischen Gesetzen gemäss kann deren Quantität nur höchst gering sein.

Während der Befruchtung verschwindet der, namentlich bei *Godetia* bis dahin stets deutlich sichtbar gewesene Kern des Keimbläschen, und mit ihm die Strömungsfäden von Protoplasma, die von den Aussenwandungen des Keimbläschen zum Kern des Embryosackes führten. Das befruchtete Keimbläschen nimmt durch einseitiges Spitzenwachsthum eine birnförmige Gestalt an (F. 18.). In seinem, dem Pollenschlauche abgewandten Ende sammelt sich Vorzugsweise die Bildungsflüssigkeit seines Inhalts (F. 16. 19.). Es entsteht in dieser Anhäufung von Protoplasma ein Kern (F. 17.). Unmittelbar darauf erscheint das untere halbkugelige Ende des Keimbläschen durch eine horizontal verlaufende Wand von der oberen, kolbigen, grösseren Hälfte abgeschieden (F. 20. 21.). Diese Scheidewand wird urplötzlich sichtbar; nie fand ich Mittelstufen zwischen ihrem Auftreten und dem Erscheinen eines Kerns im halbkugeligen Ende des Keimbläschen. Alles spricht dafür, dass durch Ausscheidung von Zellstoff an der ganzen Oberfläche der jenen Kern umgebenden Protoplasmamasse die Zelle gebildet werde, welche das untere Ende des Keimbläschen einnimmt. Sie ist die erste Zelle des Embryo.

Kurz nach ihrem Entstehen zieht ihr Kern sich etwas in die Breite; es erscheinen in ihm zwei Kernkörperchen (F. 22.). Bald darauf zerfällt er in zwei kleinere Kerne, zwischen denen, unmittelbar nach ihrer Bildung, die sich berührenden Membranen zweier, den ganzen Raum der ersten Zelle des Embryo gleich bei ihrer Entstehung ausfüllenden Tochterzellen als senkrecht verlaufende Linie erscheinen (F. 23. 24. 25.). Zugleich beginnt im oberen kolbigen Theile des Keimbläschen eine Vermehrung der Zellen, durch welche sich dasselbe

\*) Die Proteinverbindung, aus welcher die kleinen mit Jod sich braun färbenden Kugelchen des Pollenschlauchs bestehen, kann keine andere sein, als Pflanzen-Kässtoff. Die festen Körnchen (Albumin würde flüssig sein) werden von verdünnter Phosphorsäure nicht gelöst, wie mit Pflanzenfibrin geschehen würde.

in eine kurze einfache Zellenreihe, den Embryoträger, verwandelt (F. 23. 25.). Zugleich tritt im Embryosack eine transitorische Endosperm Bildung um freie Zellenkerne auf (F. 25.).

In jeder der beiden Zellen, aus denen jetzt der Embryo besteht, bilden sich demnächst zwei neue Zellen senkrecht über einander (F. 26. 27. 28.); — hierauf in jeder der vier Zellen zwei Tochterzellen horizontal neben einander (F. 29.). Dieser Vorgang wiederholt sich mehrere male, mit senkrechter Richtung abwechselnd. Der Embryo verwandelt sich dadurch in einen kugeligen Zellenkörper, das *Embryokügelchen*, dessen Zellen, 2<sup>a</sup>. an der Zahl, sämmtlich Kugelpyramiden sind. — Nach einer Reihe solcher Zellengenerationen, bei *Godetia* nach der 6ten, von denen 4 in horizontaler, 2 in vertikaler Richtung erfolgten (Fig. 30.), beginnt eine Vermehrung der Zellen in radialer Richtung. Sie füllen sich von hier ab so dicht mit undurchsichtigen Stoffen, dass Beobachtungen über die Weise der ferneren Zellenvermehrung unthunlich werden.

Aus dem Embryokügelchen gehen die Kotyledonen sowohl als das Würzelchen hervor. Keine Zelle des Embryoträgers nimmt an der Bildung des Letzteren Anteil.

Auf keiner Entwickelungsstufe des Embryo der Oenothereen finden sich Tochterzellen lose in den Mutterzellen liegend. Stets erscheinen die sich berührenden Wände der Tochterzellen, wenn ihre Primordialschläuche zur Contraction gebracht werden, als höchst zarte, bei den schärfsten Vergrösserungen einfache Membranen, der Wandung der Mutterzelle unmittelbar aufgesetzt (F. 25 b.). Ich bin der Ansicht, dass auch hier keine andere Erklärung des Vorgangs bei der Zellenbildung zulässig ist, als die, dass der Kern der Mutterzelle in zwei zerfällt, dass um jeden der beiden Tochterkerne eine Hälfte des Zelleninhalts sich versammelt, und dass beide an ihrer ganzen Oberfläche Zellstoff aussondern.

Bei *Godetia* sind noch im reifen Saamen Spuren des Pollenschlauchs wahrzunehmen. Es kommt hier bisweilen das merkwürdige Verhältniss vor, dass der Pollenschlauch während der Entwicklung des Keimbläschen fortwuchert, sich verästelt und verlängert, und so sich zu einer dickwandigen Röhre mit mannigfachen Auswüchsen entwickelt, welche in die Höhlung hinein ragt, die im Innern des Nucleus dadurch entsteht, dass die den Embryosack umgebenden Zellen des Perisperms resorbirt werden. In dieser Höhlung liegt der intakte Embryosack völlig frei, den Embryo umschliessend.

Noch bis zur vierten Generation von Zellen im Embryo erscheint der Pollenschlauch dicht mit grünoser Masse gefüllt. Stets ist er vom Keimbläschen und dem sich entwickelnden Embryo durch die unverletzte Membran des Embryosackes völlig gesondert. Bei *Godetia quadrivulnera* und *rubicunda* besitzen Embryosack und Pollenschlauch eine so derbe und zähe Membran, dass es nichts weniger als schwierig ist, unterm einfachen Mikroskop beide Theile mit der Nadel aus einander zu ziehen. Man findet dann beide an den Enden, mit denen sie einander berührten, völlig unverletzt (F. 15 b, 20 b.); man kann sich aufs Schlagendste davon überzeugen, das Schleiden's Theorie der Weise der Entstehung des phanerogamen Embryo auf die Familie der Oenothereen völlig unanwendbar ist.

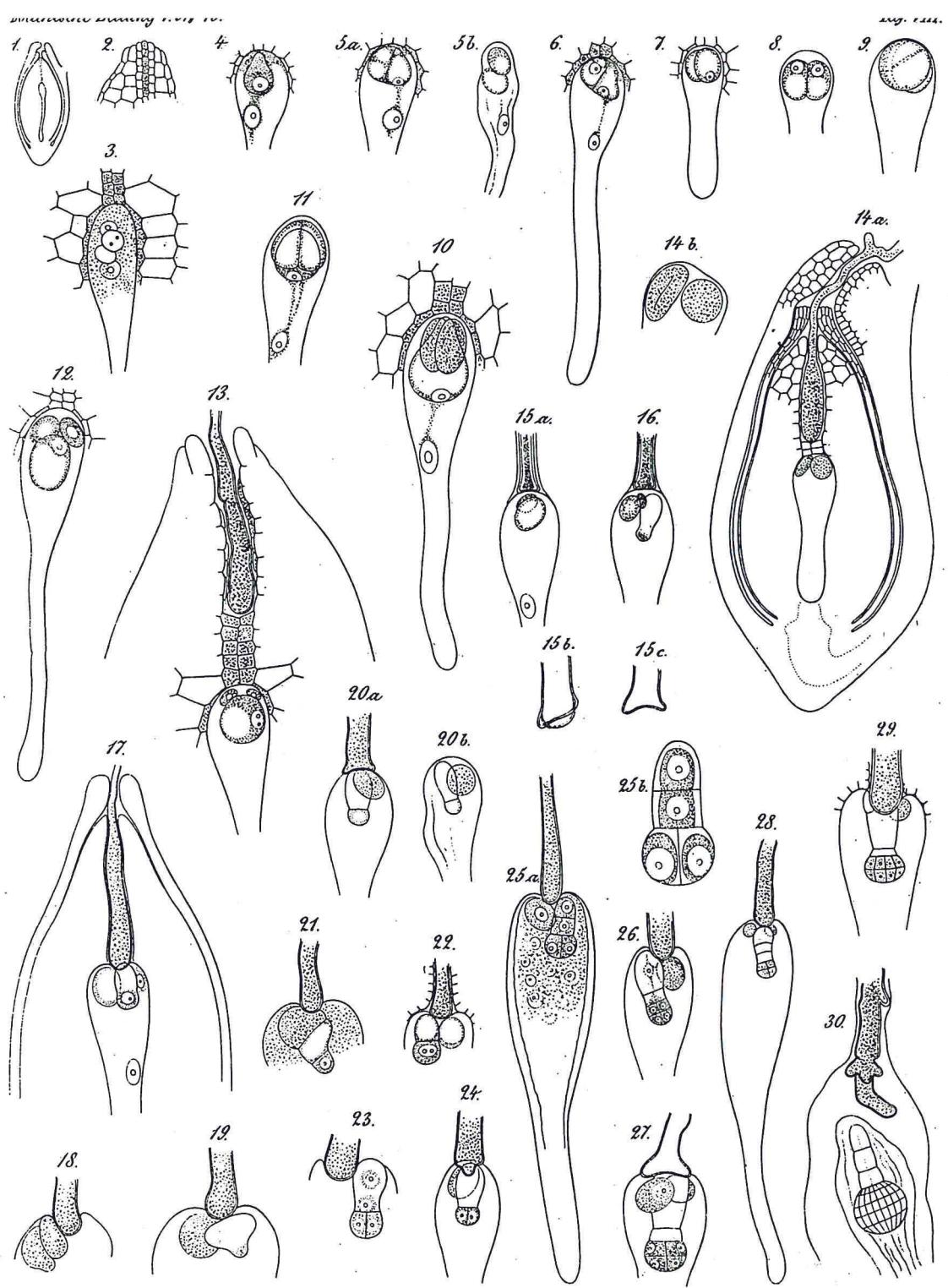
Die Zeichnung Schleiden's in Nova Acta Acad. L. C. Bd. XIX. 1. Abth. Taf. 7. Fig. 7. 8. weiss ich nicht zu erklären. Ich fand bisweilen das Ende des Pollenschlauchs von jener Darstellung ähnlicher Gestalt; nie aber sah ich in ihm freie Zellenkerne, nie sah ich den Embryosack so tief von ihm eingestülpt, wie auf jener Abbildung gezeichnet.

Die Zeichnung auf Taf. IV. Fig. 8. des 2. Bdes. der Grundzüge wissensch. Bot. II. Aufl. giebt, in der plötzlichen Abnahme der Dicke des Pollenschlauchs, und der an dieser Stelle quer verlaufenden Strieme, Andeutungen des Verhältnisses des Pollenschlauchs zum Embryo, wie ich es darstellte. Vielleicht hätte es bei diesem Präparate nur einer leichten Berührung des Keimbläschen mit der Präparirnadel bedurft, um die Sache ins Klare zu bringen.

#### Erklärung der Abbildungen.

1. *Godetia quadrivulnera*. Unbefruchtete Saamenknospe im Längsschnitte, zur Zeit da die Petala noch grünlichgelb. Der Embryosack enthält lediglich körnigen Schleim.
2. *Godetia rubicunda*. Kernwarze im Längsschnitt, von einer Saamenknöspe gleichen Alters wie die vorige.
3. 4. Dieselbe Pflanze. Oberer Theil des Embryosacks und ihr umgebendes Zellgewebe etwas später.
- 5a. *Godetia quadrivulnera*. Oberer Theil des Embryosacks und ihn umgebendes Zellgewebe. Das primäre und secundäre Keimbläschen ist gebildet.
- 5b. Derselbe, frei aus dem umgebenden Zellgewebe präparirt.
6. *Godetia rubicunda*. Embryosack, gleiche Entwickelungsstufe.
7. 8. *Boisduvalia concinna*. Oberer Theil des Embryosacks, gleiche Entwickelungsstufe.
9. *Godetia quadrivulnera*. Oberer Theil des Embryosacks. Im secundären Keimbläschen bilden

- sich die beiden tertären. Das primäre schimmert von unten durch.
10. 11. *Godetia rubicunda*. Embryosack und obere Hälfte desselben. 3 Keimbläschen sind vorhanden. Auf dieser Entwickelungsstufe sind die Blumenblätter bereits roth gefärbt und die Antheren springen auf, sobald sie berührt werden.
12. Dieselbe Pflanze. Embryosack. Zwei der Keimbläschen sind im Absterben (aus demselben Gersten wie 10.).
13. *Godetia quadrivulnera*. Obere Hälfte des Nucleus. Der Pollenschlauch hat den grössten Theil seines Weges zum Embryosack zurückgelegt. Zwei der Keimbläschen sind abgestorben, das dritte zeigt noch seinen Kern in scharfen Umrissen.
14. *Oenothera longiflora*. Saamenknospe im Längsschnitt. Man sieht den Verlauf des Pollenschlauchs bis in die grösste Nähe des Embryosacks.
- 14b. Oberer Theil des Embryosacks stärker vergrössert. Ein lebendes und ein absterbendes Keimbläschen.
15. *Godetia quadrivulnera* während der Befruchtung. Ein lebendes, ein absterbendes Keimbläschen. Der Kern des ersteren ist verschwunden, ebenso die Saftströmung zum Kern des Embryosacks.
- 15b. Der Pollenschlauch des vorigen Präparats, herausgezogen.
- 15c. Derselbe, um 90° gedreht.
16. *Godetia quadrivulnera*, nach der Befruchtung. Eines der beiden abgestorbenen Keimbläschen im letzten Stadium der Auflösung.
17. *Boisduvalia concinna*. Oberer Theil des Nucleus, gleich nach der Befruchtung.
18. *Oenothera Sellowii*, während der Befruchtung.
19. Dieselbe, etwas später.
20. *Godetia quadrivulnera*. Die 1 Zelle des Embryo ist gebildet.
- 20b. Der Embryosack (obere Hälfte) frei präparirt, ist an der Spitze vollkommen intact und ohne Zusammenhang mit dem Ende des Pollenschlauchs.
21. *Oenothera longiflora*
22. *Boisduvalia concinna*
23. *Oenothera Sellowii*
24. *Godetia quadrivulnera*
25. *Boisduvalia concinna*
26. 27. *Godetia quadrivulnera*
28. *Oenothera longiflora*
29. *Godetia quadrivulnera*. Das Embryokügelchen besteht bereits aus 16 Zellen, und noch sind Pollenschlauch und unbefruchtetes Keimbläschen deutlich zu sehen.
30. *Godetia quadrivulnera*. Seltsame Wucherung
- nach der Befruchtung, vgl. den Text.
- überall sieht man die Reste der unbefruchtet gebliebenen Keimbläschen.
- des Pollenschlauches während der Entwickelung des Embryo. Vgl. den Text.
- Leipzig, 23. August 1847.
- 
- ### Literatur.
- The London Journal of Botany etc. By Sir W. J. Hooker etc. London. Vol. VI. 1847. 8.
- (Fortsetzung.)
- Kurze Beschreibung einer neuen Pflanzengattung aus der Familie der Proteaceae von Südafrika, von W. H. Harvey, Esq. S. 272—276. T. XV. Lindley führt es in seinem Bericht über die Vegetation am Schwanenfluss als etwas Bemerkenswerthes an, dass trotz der grossen Menge neuer Entdeckungen in der Familie der Proteaceae, doch, mit Ausnahme von *Manglesia*, keine neue Gattung seit Rob. Brown's Bearbeitung habe aufgestellt werden können. Der Verf. erhielt von Sir Hooker Exemplare eines von Burke und Zeyher entdeckten südafrikanischen Strauchs mit der Erlaubniß zur Beschreibung, welcher eine neue Gattung *Faurea* bildet, welche durch ihre in schlanken Aehren stehenden Blumen ohne Involucrum sich sehr von *Protea* und allen capischen Proteaceen auszeichnet, obwohl sie in der Frucht mit *Protea* übereinstimmt. Genannt ist die Gattung zu Ehren eines Freunde, W. C. Faure, Esq., Sohn des alten Pfarrers an der Holländisch reformirten Kirche in der Capstadt, Rev. A. Faure. Er ging 1844 vom Cap nach Indien, und nachdem er dort die Cholera glücklich überstanden, wurde er aus einem Hinterhalt in einem Dickicht erschossen. Er hatte mit dem Verf. vielfache bot. Excursionen auf dem Cap gemacht und kannte dessen Flor sehr gut, in welcher ihn besonders die *Oxalis*-Arten interessirten, deren Arten und Varietäten er meist sehr gut kannte.
- Bemerkungen über die in verschiedener Höhe in Aberdeenshire beobacht. Algen, von G. Dickie. (Forts.). S. 376—380. Der Verf. spricht hier von den übrigen beobachteten Algen, erwähnt zuerst die Bewegung mancher Oscillatoren, welche eine dreifache sei, einmal eine oscillirende, indem das eine Ende fixirt ist, beschreibt das andere mit grösserer oder geringerer Geschwindigkeit ein Zirkelsegment; dann eine bestimmte Biegung des Fadens gegen sich selbst, eine scheinbar drehende Bewegung; drittens eine fortschreitende gleitende Bewegung des ganzen Fadens oder eines Stücks, ähnlich der mehrerer Mollusken oder Planarien. Mr. P. Grant lenkte des Verf.'s Aufmerksamkeit auf eine Bewegung bei *Haematococcus binialis*, welcher sich durch Selbsttheilung fortpflanzt. Die Zahl der Zel-



## ACKNOWLEDGEMENTS

The author is very grateful to: Prof. Canio G. Vosa (Dept. Plant Sciences, Univ. Oxford, U.K.), for critical reading of the manuscript; Dr. Gregory Smith (Roma) and Mrs. Elettra Pepe-D'Amato (Dip. Biologia Vegetale, Univ. Roma), for cooperation throughout the work; Mr. Enrico Giraldi, Mrs. Pieranna Andolfi and Mr. Erminio Conti (Ist. Botanico, Univ. Pisa). Mrs. Claudia Scardocci and Mr. Gino Biagiotti (Dip. Biologia Vegetale, Univ. Roma) for expert technical assistance.

## BIBLIOGRAFIA

- BATTAGLIA E. (1980a) - Embryological questions: 1. On the occurrence of the last step of the male gametophyte evolution in *Spiranthes* (Orchidaceae). *Ann. Bot. (Roma)*, **39**, 1-7.
- BATTAGLIA E. (1980b) - Embryological questions: 2. Is the endosperm of Angiosperms sporophytic or gametophytic? *Ann. Bot. (Roma)*, **39**, 9-30.
- BATTAGLIA E. (1981) - Embryological questions: 3. Semigamy, Hemigamy and Gynandromembryony. *Ann. Bot. (Roma)*, **39**, 173-175.
- BATTAGLIA E. (1982) - Embryological questions: 4. Gynogonium versus Archegonium and the generalization of the prefixes andro- and gyno- in plant reproduction. Appendix: BISCHOFF T.G. (1835) «De Hepaticis...». *Ann. Bot. (Roma)*, **40**, 1-48.
- BATTAGLIA E. (1983) - Embryological questions: 5. Discussion of the concepts of spore, sporogenesis and apospory in relation to the female gametophyte of angiosperms. *Ann. Bot. (Roma)*, **41**, 1-25.
- BATTAGLIA E. (1985a) - Meiosis and Mitosis: a terminological criticism. *Ann. Bot. (Roma)*, **43**, 101-140.
- BATTAGLIA E. (1985b) - Embryological questions: 6. Anticline versus Antigone and the priority over the Hyacinthoides (ex-Endymion) type. *Ann. Bot. (Roma)*, **43**, 141-179.
- BATTAGLIA E. (1986a) - Embryological questions: 7. Do new types of embryo sac occur in *Schisandra*? *Ann. Bot. (Roma)*, **44**, 69-82.
- BATTAGLIA E. (1986b) - Embryological questions: 8. *Euphorbia dulcis* type versus *Fritillaria* type. *Ann. Bot. (Roma)*, **44**, 97-136.
- BATTAGLIA E. (1987) - Embryological questions: 9. Who discovered the mono- and polysiphonous pollen grains? A documentation of the role played (1760-1830) by C. Linnaeus, D. Cirillo, A. Brongniart and G.B. Amici. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem., Serie B*, **94**, 53-125.
- BRAUN A. (1851) - Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Leipzig, Verlag W. Engelmann.
- CHIARUGI A. e FRANCINI E. (1930) - Apomissia in *Ochna serrulata*. *N.G. Bot. Ital.*, **37**, 1-250.
- COULTER J.M. and CHAMBERLAIN C.J. (1903) - Morphology of Angiosperms. New York.
- DARAPSKY (1879) - Der Embryosackkern und das Endosperm. *Bot. Zeit.*, **37**, 553-557.
- DAVIS G.L. (1966) - Systematic embryology of the Angiosperms. New York-London-Sidney.

- DE BARY A. und STRASBURGER E. (1877) - *Acetabularia mediterranea*. *Bot. Zeit.*, **35**, 713-758 (713-736: DE BARY; 737-756: STRASBURGER).
- FISCHER A. (1880) - Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. *Jen. Zeit f. Nat.*, **14**, 9-132.
- GOEBEL K. (1898-1901) - *Organographie der Pflanzen*. Jena, Fischer.
- GUIGNARD L. (1881) - Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. *Bull. Soc. Bot. France*, **28**, 197-201.
- HENFREY A. (1853) - *The Phenomenon of Rejuvenescence in Nature...* by dr. A. Braun; transl. by A. Henfrey. Ray Society, London.
- HOFMEISTER W. (1847) - Untersuchungen des Vorgangs bei der Befruchtung der Oenotheren. *Bot. Zeit.*, **5**, 785-792.
- HOFMEISTER W. (1849) - Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig.
- HOFMEISTER W. (1851) - Vergleichende Untersuchungen der Keimung. Entfaltung und Fruchtbildung Höherer Kryptogamen. Leipiz.
- HOFMEISTER W. (1852) - Zur Entwicklungsgeschichte der Zostera. *Bot. Zeit.*, **10**, 121-131; 137-149; 157-158.
- HOFMEISTER W. (1858) - Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **1**, 82-186.
- HOFMEISTER E. (1859) - Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zelltheilung wachsendem Endosperm. *Abh. Konigl. Sachs. Gesell. Wiss.*, 1859, pp. 535-672.
- HOFMEISTER W. (1861) - Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. *Abh. Konigl. Sachs. Gesell. Wiss.*, **7**, 629-760.
- HOFMEISTER W. (1862) - On the germination, development and fructification of the Higher Cryptogamia and on the fructification of the Coniferae. Ray Society, London.
- HOFMEISTER W. (1867) - Die Lehre von der Pflanzenzelle; in DE BARY A., IRMISCH TH. und SACHS J., Handbuch der Physiol. Botanik, Ersten Band. Engelmann, Leipzig.
- JÖNSSON B. (1880) - Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. *Lunds Univ. Arssk.*, **16**, 1-86.
- MAIRE R. (1900) - L'évolution nucleaire chez les Endophyllum. *Journ. de Bot.*, **14**, 80-97; 369-382.
- MARSHALL WARD H.: cfr. WARD H.M..
- MEYEN F.G.F. (1839) - Neues System der Pflanzen - Physiologie. Dritter Band. Berlin, Haude und Spenersche Buchhandlung.
- PEARSON H. (1909) - Further observations on Welwitschia. *Philos Trans. Roy Soc. London*, **B**, **200**, 331-402.
- RIEGER R. & MICHAELIS A. (1958) - Genetisches und Cytogenetisches Wörterbuch. Springer-Verlag Berlin, Gottingen, Heidelberg, New York.
- RIEGER R., MICHAELIS A. & GREEN M.M. (1968) - A Glossary of Genetics and Cytogenetics Classical and Molecular. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- STRASBURGER E. (1875) - Ueber Zellbildung und Zelltheilung. H. Dabis, Jena.

- STRASBURGER E. (1877) - Über Befruchtung und Zelltheilung. *Jenaische Ztschr. f. Naturw.*, **11**, 435-536.
- STRASBURGER E. (1878) - Über Befruchtung und Zelltheilung. Jena, Dabis.
- STRASBURGER E. (1879a) - Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, Fischer.
- STRASBURGER E. (1879b) - Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. *Bot. Zeit.*, **37**, 265-279, 281-288.
- STRASBURGER E. (1880a) - Zellbildung und Zellteilung. Jena, Fischer.
- STRASBURGER E. (1880b) - Einige Bermerkungen über vielkernige Zellen und Embryogenie von Lupinus. *Bot. Zeit.*, **38**, 845-854, 858-868.
- STRASBURGER E. (1882a) - Über den Bau und das Wachstum vegetabilischer Zellhäute, Jena.
- STRASBURGER E. (1882b) - Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. *Arch. microsk. Anat.*, **21**, 476-590.
- STRASBURGER E. (1884) - Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, Fischer.
- STRASBURGER E., NOLL F., SCHENK H., SCHIMPER A.F.W. (1894) - Lerbuch der Botanik. Fischer, Jena.
- STRASBURGER E., NOLL F., SCHENK H., KARSTEN G. (1905) - Lerbuch der Botanik. Fischer, Jena (7 Aufl.).
- VESQUE J. (1878) - Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. *Ann. Sci. nat. Bot.* (6), **6**, 237-285.
- VESQUE J. (1879) - Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. *Ann. Sci. nat. Bot.* (6), **8**, 261-390.
- WARD H.M. (1880a) - On the embryo sac and development of *Gymnadenia conopsea*. *Quart. J. Micr. Sci.*, **20**, 1-18.
- WARD H.M. (1880b) - A contribution to our knowledge of the embryo sac in Angiosperms. *J. Linn. Soc. London (Bot.)*, **17**, 519-546.

(ms. pres. il 15 dicembre 1986; ult. bozze il 20 maggio 1987)