Parthenogenesis bei Gnetum Ula Brogn.

Von **J. P. Lotsy.**

Mit Tafel IX und X und 3 Figuren im Text.

Bereits i. J. 1898 stellte ich in meinen „Contributions to the life-history of the genus Gnetum“ [1]) nähere Mitteilungen über diese Spezies in Aussicht.

Ich teilte damals mit, dafs die angefangene Arbeit nicht fortgesetzt werden konnte, weil in jenem Jahre alle Nucelli von einer Krankheit befallen und dadurch zerstört wurden. In den Jahren 1899 und 1900 wurde sowohl von Herrn Dr. Valeton wie von mir eifrig weiter gesammelt, jedoch mit geringem Resultat. Das einzige, im Buitenzorger Garten vorhandene Exemplar blühte erstens sehr dürftig und die unangenehme Nucellarkrankheit herrschte, obwohl in geringerem Mafse, aufserdem weiter. Trotz dieser ungünstigen Umstände ist es mir gelungen, eine interessante, wenn auch leider noch lückenhafte Serie von der Entwicklung dieser Pflanze zu erhalten. Ich glaube denn auch — da Aussicht auf das Erhalten besseren Materials in nächster Zukunft ausgeschlossen ist — die gewonnenen Resultate nicht länger zurückhalten zu dürfen, um so weniger, als die noch fehlenden Stadien durch Vergleich mit Gnetum Gnemon, mit grofser Wahrscheinlichkeit konstruiert werden können.

Die jüngsten Stadien, welche ich zu Gesicht bekam, zeigen (Fig. 15 Taf. IX) einen oder auch wohl zwei Embryosäcke in der Mitte des Nucellus. In diesem Stadium befindet sich im Embryosack (Fig. 13, 14 Taf. IX, Fig. 7 Taf. X), ein protoplasmatischer Wandbelag, welcher eine grofse Anzahl freier Kerne enthält. Es läfst sich dieses Stadium also vollkommen mit dem auf Taf. IV Fig. 27 der oben zitierten Arbeit abgebildeten Stadium von Gnetum Gnemon vergleichen. Das nächst ältere Stadium (Fig. 4 Taf. IX) zeigt den Embryosack mit einer Zellenmasse erfüllt, welche im unteren Teil aus dicht aneinander schliefsenden Zellen, im oberen aus einem ganz lockeren Gewebe besteht. Überdies sind die oberen Zellen um vieles gröfser als die unteren. Der Unterschied zwischen diesen beiden Zellenarten wird bald bedeutend gröfser (Fig. 2 Taf. IX, Fig. 1 Taf. X),

---

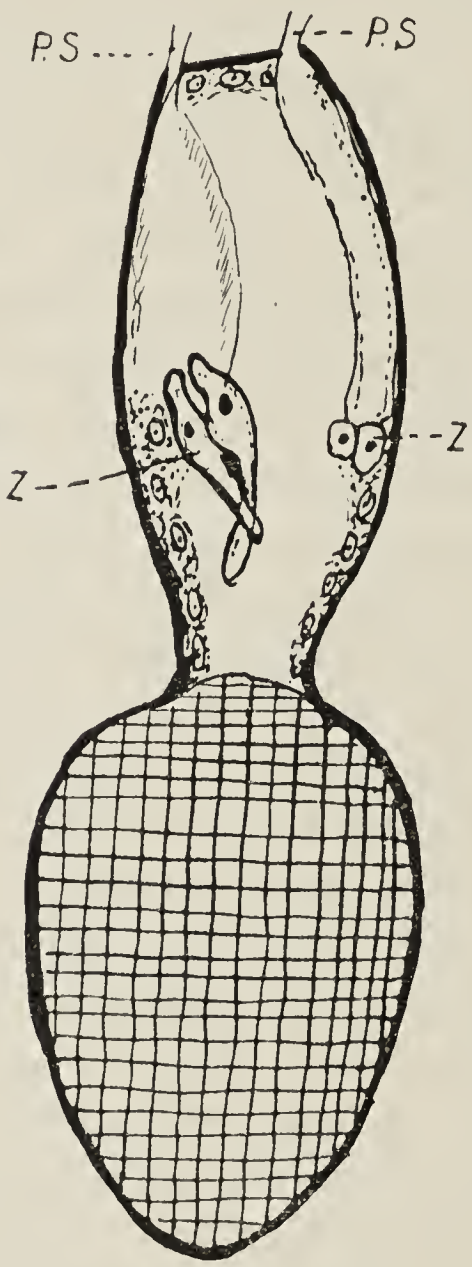
1) Ann. d. Jardin Bot. de Buitenzorg 2. Sér. Vol. 1. 1er partie 1899 pag. 47.

auch zeigt sich bald (Fig. 2 Taf. IX) am unteren Ende des Embryosacks ein Fortsatz, welcher wohl als ein Haustorium anzusehen ist.

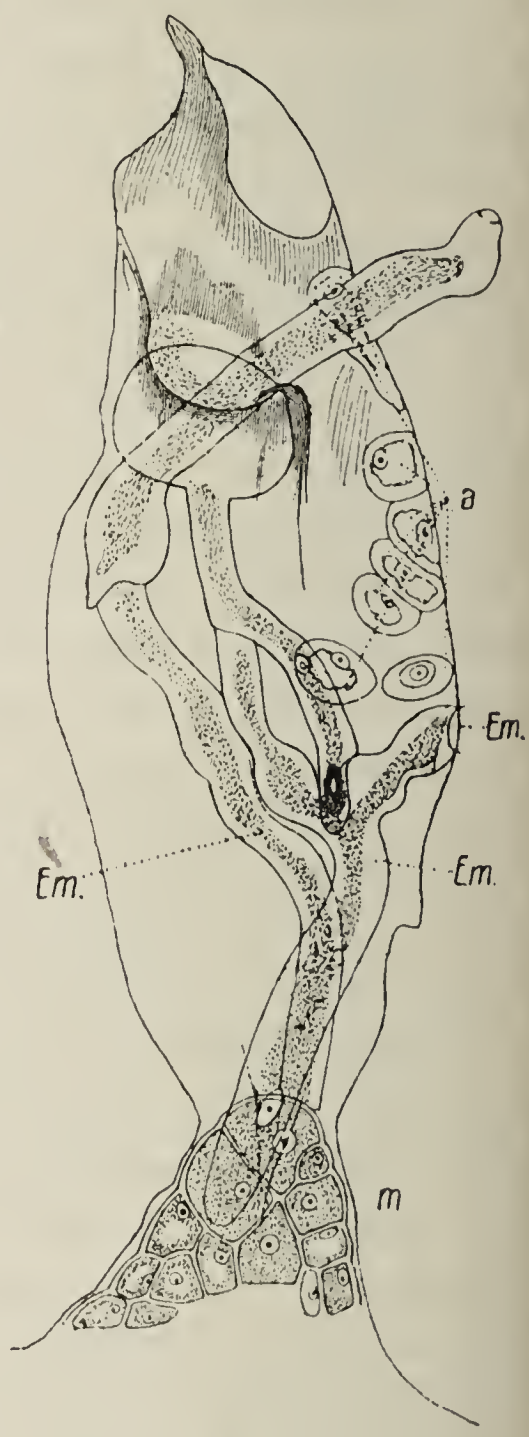
Wie sich der protoplasmatische Wandbelag der Fig. 13 Taf. IX in die Zellenmasse der Fig. 4 Taf. IX umbildet, ist mir durch direkte Anschauung nicht bekannt geworden, so dafs die Frage ohne Kenntnis der Vorgänge bei Gnetum Gnemon wohl nicht zu lösen wäre. Unter Beihilfe dieser Art aber scheint mir der Vorgang leicht zu verstehen. Bei Gnetum



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Gnemon (vgl. Textfig. 1) bildet sich aus dem protoplasmatischen Wandbelag ebenfalls eine Zellenmasse, welche jedoch vorläufig auf dem untern Teile des Embryosacks beschränkt bleibt, während im oberen Teile der ursprüngliche Wandbelag mit den darin enthaltenen freien Kernen bestehen bleibt. Ich nehme an, dafs ein gleiches Stadium bei Gnetum Ula ebenfalls der Bildung der Zellenmasse entweder in der Tat oder

in theoretischer Weise vorangeht. Im ersteren Falle wäre mir dieses Stadium entgangen, was bei dem lückenhaften Material sehr gut möglich ist; im letzteren Falle fände eine verkürzte Entwicklung statt, wobei dieses Stadium übersprungen würde und die Bildung der beiden Zellenmassen gleichzeitig stattfände. Dafs dies sehr gut möglich wäre, geht aus dem Folgenden hervor. Denn was geschieht weiter bei Gnetum Gnemon? Es dringen dort jetzt in den Embryosack ein oder mehrere Pollenschläuche ein (*P.-S.* vgl. Textfig. 2), von welchen jeder seine beiden generativen Kerne in den Embryosack übertreten läfst. Ein jeder dieser generativen Kerne vereinigt sich mit einem der freien Kerne des protoplasmatischen Wandbelags zu einer Zygote (*Z* vgl. Textfig. 2), welche bald fadenförmig auswächst, sich dem Prothallus zuwendet, darin eindringt und einen Embryo bildet. In dieser Weise entsteht im Embryosack von Gnetum Gnemon eine Zahl Zygoten, doppelt so grofs als die Zahl der eingedrungenen Pollenschläuche. Um die unbefruchtet gebliebenen freien Kerne bilden sich alsbald (vgl. Textfig. 3) Zellen, welche in gar keinen oder in äufserst lockeren Verband mit einander treten. Es sind diese Zellen (*a* der Textfig. 3) also ganz mit den lockeren Zellen der Fig. 4 Taf. IX zu vergleichen, um so mehr, als sich im nächsten Stadium (Fig. 2 Taf. IX) nahe der Spitze ein paar schlauchförmige Zellen erblicken lassen, welche sich sehr gut als Kopulationsprodukte, als Zygoten, deuten liefsen. Es konnte also das Stadium der Fig. 4 Taf. IX als ein Stadium gedeutet werden, auf welchem die Zygoten sich nicht von den unbefruchtet gebliebenen Zellen unterscheiden liefsen, während dieser Unterschied, in dem Stadium durch Fig. 2 Taf. IX repräsentiert, bereits sehr ausgeprägt wäre.

Dagegen sprechen aber zwei Umstände, erstens dies, dafs ich nie einen Pollenschlauch bei dieser Spezies gesehen habe. Diesem Umstande wäre aber, der Dürftigkeit des Materials wegen, kein entscheidender Wert beizulegen.

Der zweite Umstand ist weit wichtiger. Es wird dieser vom nächsten Stadium geliefert, welches auf Fig. 1 Taf. X abgebildet ist. Dieses Stadium ist das häufigste und läfst immer die hier abgebildeten Verhältnisse in klarster Weise erkennen. Es zeigt sich dort, dafs sämtliche Zellen des oberen lockeren Gewebes zu schlauchförmigen Zellen auswachsen. Dieser Prozess geht mit Kernteilung gepaart, welche anscheinend erst auf karyokinetische Weise geschieht (Figg. 8, 9, 10, 11, 12 Taf. IX), später aber direkt erfolgt (Figg. 2, 3, 4, 5, 6 Taf. X). Wären diese Zellen durch Befruchtung entstandene Zy-

goten, so müfste die Zahl der eingedrungenen Pollenschläuche die Hälfte der Zahl dieser schlauchförmigen Zellen betragen, also eine sehr hohe sein. Unter solchen Umständen könnten die Reste dieser Pollenschläuche einem wohl kaum entgangen sein.

Es ist also eine andere Erklärung zu suchen und ich glaube, dafs uns nichts übrig bleibt, als anzunehmen, dafs hier parthenogenetische Entwicklung vorliegt.

Der Vorgang scheint mir in folgender Weise zu verlaufen:

Bei Gnetum Ula bildet sich alsbald im Embryosack ein protoplasmatischer Wandbelag mit sehr vielen Kernen aus. Diese Kerne sind mehr oder weniger regelmäfsig im Wandbelag verteilt und zeigen keine sichtbare Differenzierung in Geschlechts- und vegetativen Kernen. Es entwickelt sich jedoch im untern Teile alsbald eine feste Zellenmasse, während sich im oberen Teile entweder noch freie Kerne befinden oder diese gleichzeitig mit der Prothalliumbildung im untern Teile sich parthenogenetisch weiter entwickeln. Von der Unmenge parthenogenetisch entstandener Embryonen entwickelt sich später wohl nur eines weiter. Ob dieses ein für Gnetum Ula immer stattfindende Entwicklung oder nur ein durch die auftretende Nucellarkrankheit notwendiger Notbedarf ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Wie dem auch sei, im Embryosack von Gnetum Ula finden wir eine scharfe Trennung in einen oberen, rein fertilen, und einen untern, rein sterilen Teil.

Von diesem Ergebnis ausgehend, drängt sich die Frage uns auf, ob dieses Verhalten vielleicht Licht werfen kann auf die Vorgänge im Embryosack der Angiospermen. Ich möchte, bevor ich darauf eingehe, ganz besonders betonen, dafs folgende Auseinandersetzungen rein spekulativer Natur sind. Es liefsen sich aber die Vorgänge, welche zur Bildung von Gymnospermen, Angiospermen und Gnetaceen führten, vielleicht in folgender Weise etwas verständlicher machen.

Ausgehend von heterosporen Filicineen, läfst sich ganz gut begreifen, wie aus Formen mit noch teilweise autotrophem Prothallium (wie z. B. Salvinia), Formen mit gänzlich parasitischem Endosperm, wie z. B. die Cycadeen, entstanden sind. Scott und Oliver haben kürzlich durch ihre schönen Untersuchungen an Lagenostoma Lomaxi [1])

1) Oliver et Scott, On Lagenostoma Lomaxi, the seed of Lyginodendron, read before the Royal soc. on May 7 1903, reprinted from the Proceedings in Annals of Botany 1903 pag. 625—629 und Scott, The origin of seed-bearing plants. Royal Institution of Great Britain. Weekly Evening Meeting. Friday May 15. 1903. 8°. 14 pp.

diesen Stammbaum in seinen grofsen Zügen klargelegt und folgendes Resultat erhalten: Heterospore Filices, Cycadofilices (Lyginodendron Oldhamium, deren Samen Lagenostoma Lomaxi genannt wird), Cycadeae, Cordaitaceae, Gymnospermae. Von diesen Gymnospermen läfst sich Welwitschia durch Reduktion der Archegonien in ungezwungener Weise ableiten. Bei allen diesen Formen ist es ja ganz klar, dafs das Endosperm als Prothallium aufzufassen ist; eine Differenzierung in einen sterilen und einen fertilen Teil im Embryosack tritt nicht ein.

Anders ist es bei Gnetum Gnemon und Ula einerseits und den Angiospermen andrerseits. Bei beiden tritt eine Differenzierung in einen sterilen und einen fertilen Teil des Embryosacks ein. Bei Gnetum Ula ist das ja ganz klar, bei Gnetum Gnemon bleiben die sterilen Zellen im oberen Teile des Embryosacks, welche ich früher als retardiertes Endosperm beschrieben habe, übrig. Im Lichte der an Gnetum Ula gewonnenen Resultate möchte ich diese aber nicht mehr als sterile Zellen, sondern vielmehr als in der Entwicklung stehen gebliebene Sexualzellen betrachten, Sexualzellen also, welche sich dort parthenogenetisch bis zu dieser Stufe, aber nicht weiter zu entwickeln vermögen. Akzeptiert man diese Anschauung, dann sind ja Gnetum Ula und Gnetum Gnemon vollkommen gleichwertige Formen, nur hat erstere die Fähigkeit erworben, seine sämtlichen Sexualzellen zu parthenogenetischen Embryonen (von denen schliefslich wohl nur einer überlebt) zu entwickeln.

Wie verhalten sich nun in dieser Hinsicht die Angiospermen? Auch dort tritt meiner Ansicht nach eine Differenzierung in einen sterilen und einen fertilen Teil des Embryosacks ein und zwar bei der ersten Teilung des Embryosacknucleus. Beide dadurch entstehende Kerne geben ganz verschiedenen Produkten das Dasein. Die aus dem obern (der Mikropyle zunächst liegenden) entstehenden Produkte: vier Kerne, sind alle sexueller Natur. Zwei von diesen, Eikern und Polkern, beweisen diese Natur durch die Kopulation mit je einem vom Pollenschlauch eingeführten Spermakern. Der Auffassung, dafs die beiden Synergidenkerne Sexualkerne sind, steht wohl nichts entgegen. Eine rezente Beobachtung Guignards über eine wahrscheinliche Fusion einer der Synergidenkerne mit einem Spermakern unterstützt sogar diese Meinung.

Die Teilungsprodukte des untern (der Chalazza zunächst liegenden) Kernes möchte ich jetzt, im Gegensatz zu einer früher von mir vertretenen Ansicht, sämtlich als vegetativ auffassen und in sie das Homologon des sterilen Teiles, des Prothalliums von Gnetum Ula

sehen. Für die drei Antipodenkerne macht das wohl keine Schwierigkeit; die einzige Schwierigkeit liegt in der bekannten Verschmelzung des untern Polkernes mit dem oberen Polkerne und dem Spermakern. Eine Erklärung hierzu fehlt uns; sicher scheint es aber, dafs diese Verschmelzung dazu führt, dafs sich aus dem Kopulationsprodukt des oberen Polkerns mit dem Spermakern kein normaler Embryo bildet, sondern ein Embryo (denn mit Nawaschin möchte ich das Endosperm der Angiospermen als „nutritives Embryo“ auffassen) von vollständig thallöser Natur.

Während also das Endosperm von Gnetum Gnemon und Ula ungeschlechtlicher Natur ist, ist dasjenige der Angiospermen geschlechtlicher Natur. Beide dienen dazu, dem Embryo die nötige Nahrung zuzuführen; bei Gnetum Gnemon und Ula geschieht dies in althergebrachter Weise durch das Prothallium; bei den Angiospermen ist das Prothallium auf die Antipoden reduziert und meistens (mit Ausnahme der Antipodenhaustorien) funktionslos geworden; die Ernährung des Embryos wird durch ein umgebildetes Schwesterembryo übernommen.

Wir sahen oben, dafs Gnetum Ula im Vergleich zu Gnetum Gnemon wahrscheinlich einen verkürzten Entwicklungsgang durchmacht. Die Karsten'schen Gnetumarten[1]) scheinen mir ihren Entwicklungsgang bedeutend mehr abgekürzt zu haben. Zweifelsohne ist die verspätete Prothalliumbildung im untern Teile eine wirkliche Prothalliumbildung, während im obern Teile wohl ebenso wie bei Gnetum Gnemon und Ula teilweise parthenogenetische Entwicklung von Sexualzellen vorliegt. Es würde, falls dies richtig wäre, der Embryo der Karsten'schen Gnetumarten sowohl von Prothalliumzellen wie von Schwesterzellen des Embryos ernährt werden. Sie befänden sich in dieser Hinsicht in ähnlicher Lage wie die Angiospermen mit Antipodialhaustorien, wo also auch Prothallium und Endosperm zusammen den Embryo ernähren.

Ich glaube, dafs der oben gegebenen Auffassung des Endosperms als umgebildetes Embryo keine zwingenden Gründe entgegenstehen [auch Strasburger[2]) war dieser Auffassung, wie mir scheint, nicht ganz abgeneigt, spricht sich aber später (Bot. Ztg. 1900 pag. 314) dagegen aus], aufser dasVerhalten des Embryosackinhaltes bei Balanophora.

---

1) Karsten, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gnetum. Taf. VIII bis XI. — Cohn, Beitr. z. Biol. der Pflanzen. Breslau. VI, H. 4. 1893.

2) Besprechung der Nawaschin'schen Arbeit. Bot. Ztg. 1. Juli 1899.

Die zuerst von Treub bei Balanophora elongata, später von mir bei B. globosa beschriebenen Vorgänge wurden von uns beiden als Apogamie aufgefafst, da die Zelle, welche den Embryo liefert, von einer Endospermzelle abgeschnitten wird. Betrachtet man das Endosperm als Prothallium, so ist diese Anschauung zweifellos richtig. Sie läfst sich aber, wenn man das Endosperm als einen rückgebildeten Embryo auffafst, als eine Art vegetative Knospenbildung erklären.

Selbstverständlich wird durch obenstehende Auseinandersetzungen keineswegs besagt, dafs die Angiospermen von Gnetaceen abstammen, wie es Karsten in seiner Juglansarbeit will[1]). Vielmehr bin ich jetzt, wie früher, der Ansicht, dafs die Gnetaceen keine Vorfahren der Angiospermen sind; es sind beide vielmehr als seit längerer Zeit parallel verlaufende Reihen anzusehen, welche sehr weit zurück im System ihren gemeinsamen Ursprung haben.

Da, wie wir sahen, die Ausbildung sowohl von Gnetaceen wie von Angiospermen auf eine Differenzierung in einem sterilen und einem fertilen Teile des Embryosacks zurückgeführt werden könnte, liegt es auf der Hand als ihre gemeinsamen Stammeltern eine Form anzusehen, wo, wie bei Selaginella, eine zwar noch unvollständige Differenzierung in dieser Hinsicht eintritt, denn die erste Teilung des Macrospor-Nucleus führt zu einem untern vollständig sterilen Teile, in welchem später das „Selaginellaendosperm“ gebildet wird, und zu einem obern Teile, der die Geschlechtszellen — allerdings auch noch sterile Zellen — bildet.

Es sollen obenstehende Auseinandersetzungen keineswegs den Eindruck hervorrufen, als wäre es meine Meinung, dafs die Gnetaceen und Angiospermen in dieser Weise entstanden sind, höchstens können sie in dieser Weise entstanden sein. Zu etwas weiterem können meiner Ansicht nach dergleichen Vergleiche nie führen. Begründete Aufschlüsse über Phylogenie kann nur die Paläontologie geben. Von einem genauen Studium fossiler Samen läfst sich in dieser Hinsicht — die schöne Lagenostoma-Arbeit von Oliver und Scottt zeigt es zur Genüge — noch sehr viel erwarten.

Leiden, September 1903.

---

1) Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. Flora Bd. 90, 1902, Heft 2 pag. 316—333.

Tafelerklärung.

Tafel IX.

Fig. 1. Längsschnitt der Blüte, zeigt die Integumente, das Perianth und den Embryosack im Nucellargewebe. × 17.

„ 2. Der Embryosack der Fig. 1 × 100. Es zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen dem untern und dem obern Teil des Inhalts. Der untere Teil ist das Prothallium, dem Prothallium des Gnetum-Gnemon vergleichbar. Der obere Teil ist ausgefüllt mit einer grofsen Menge junger, sich parthenogenetisch entwickelnder Embryonen; die, welche nahe der Spitze des Embryosackes liegen, sind am weitesten fortgeschritten.

„ 3. Der Embryosack im ersten Stadium der Parthenogenese, in der jungen Frucht. × 17.

„ 4. Ein Embryosack, etwas jünger als jener von Fig. 2. × 100. Nur die Konturen sind gezeichnet; es ist dies der Embryosack von Fig. 3.

„ 5. Ein Embryosack, in welchem anscheinend keine Parthogenese stattgefunden hat und welcher deswegen vom Prothallium gänzlich ausgefüllt ist. × 17.

„ 6. Die Blüte, die weit hervorragende, stigmaähnliche Verbreitung des inneren Integumentes zeigend. × 17.

„ 7. Die Embryonen des oberen Teiles der Fig. 4, stärker vergröfsert × 250. Die parthenogenetisch entstandenen Embryonen enthalten 1—4 Kerne. Färbung Fuchsinpikrinsäurealkohol. Material morgens 9 Uhr 30 Min. in Dec. in Buitenzorg von Dr. Valeton gesammelt und auf der Stelle in Alkohol konserviert.

„ 8—12. Embryonen mit verschiedener Kernzahl. Fig. 8. Obj. 8. Winkler Oc. 1, übrige Obj. 8, Hom. Oc. 3. Färbung: Gentianaviolett, Jodkalium.

„ 13. Zwei Embryosäcke mit freien Kernen. Obj. 3 Oc. 1.

„ 14. Unterer Teil eines solchen Embryosackes. Obj. 5, Oc. 1.

Tafel X.

Fig. 1. Embryosack mit Prothallium und parthenogenetischen Embryonen, sämtlich zu langen Schläuchen ausgewachsen. In der rechten unteren Ecke bohrt sich ein Embryo (wie bei Gnetum Gnemon) im Prothallium ein. Ein Vergleich mit Fig. 4 Taf. IX zeigt, wie sehr das Prothallium sich entwickelt hat.

„ 2—6. Die in den parthenogenetischen Embryonen stattfindende direkte Kernteilung. Fig. 2 Obj. 8, Oc. 1, die übrigen Obj. 8, Hom. Oc. 3. Fig. 3 die Kerne aus Fig. 2.

„ 7. Ein Embryosack im Stadium der freien Kernbildung. Obj. 3, Hom. Oc. 3.

Fig. 1.

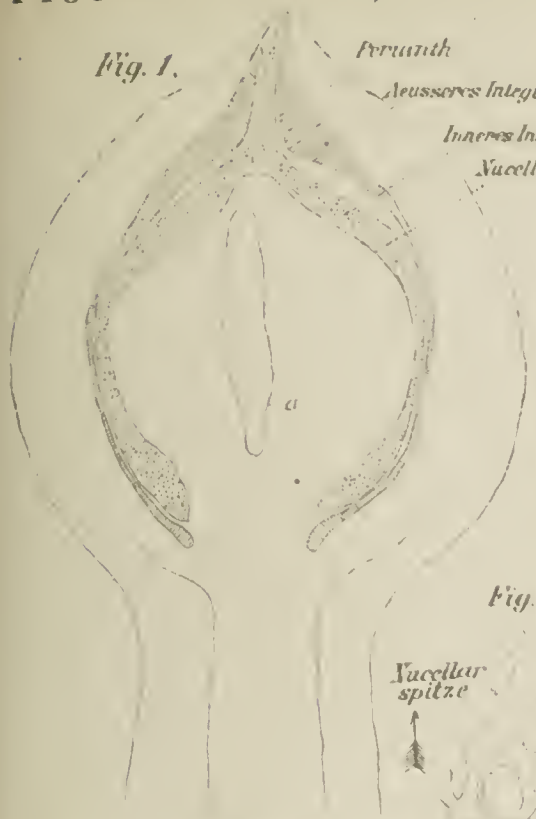


Fig. 2.

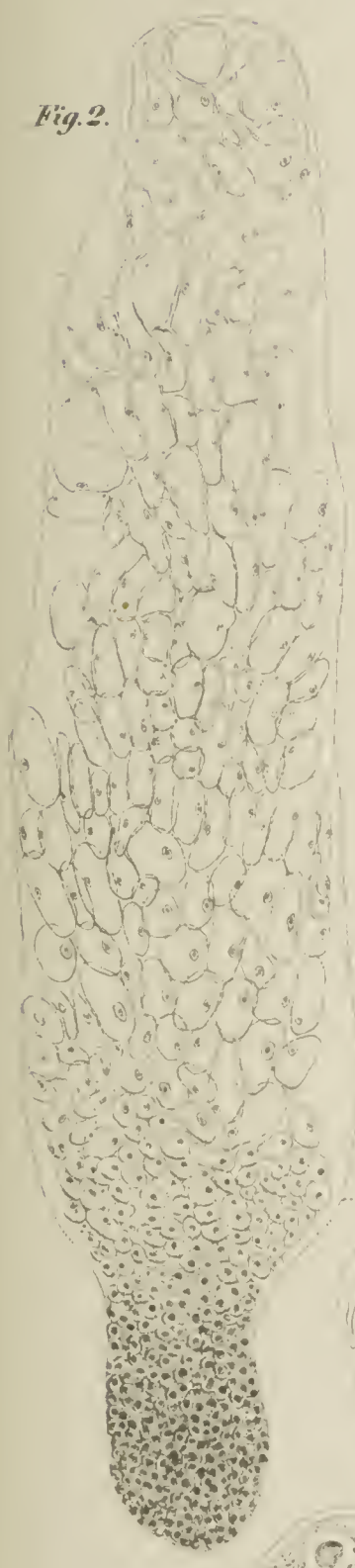


Fig. 3.



Fig. 4.

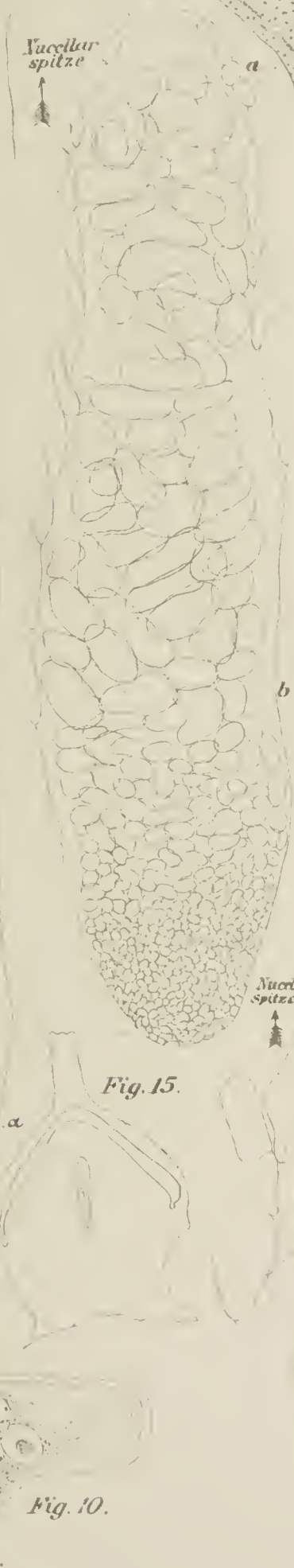


Fig. 5.

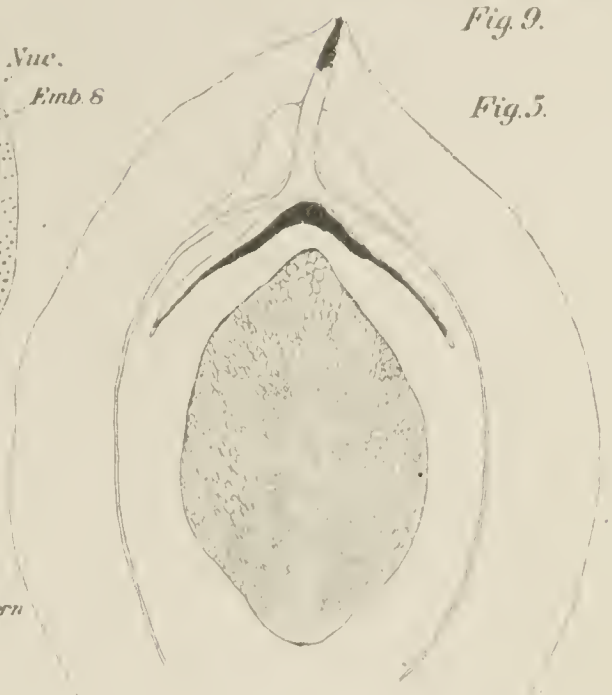


Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

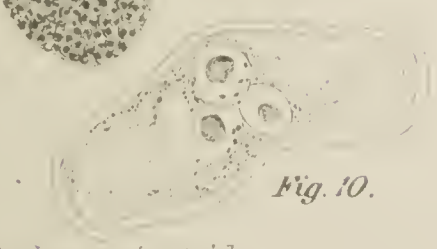


Fig. 11.

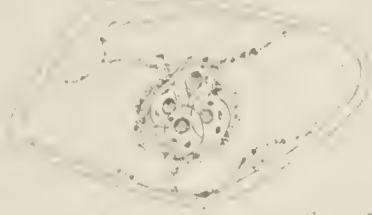


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

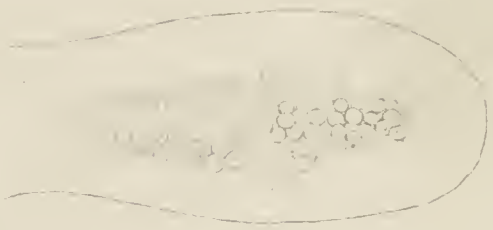


Fig. 15.

E. Lotzy ad nat. del.

L.J. Thomas Lith. Inst. Berlin S. 42



Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 1.

a

b

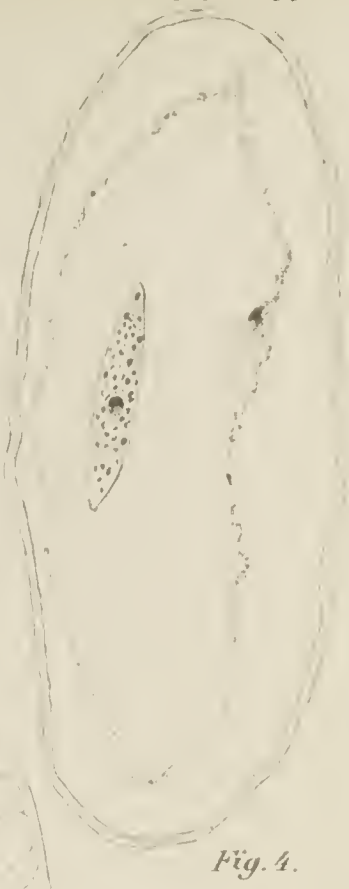


Fig. 4.



Fig. 5.

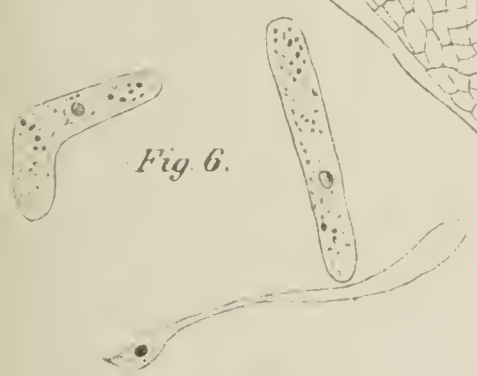


Fig. 6.

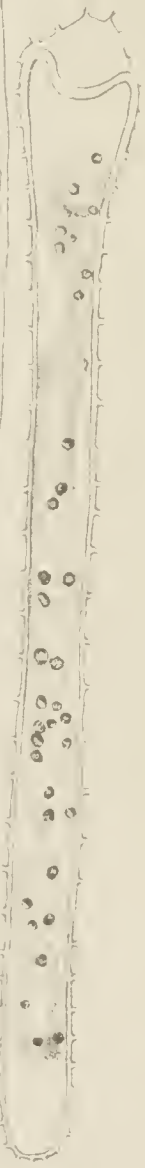


Fig. 7.

J. F. Lotz gez. u. lith.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Lotsy Johannes Paulus

Artikel/Article: Parthenogenesis bei Gnetum Ula Brogn: 397-404