

Funktionelle Anatomie des Gynocciums bei Staphylea

Autor(en): **Ramp, Eduard**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **97 (1987)**

Heft 1

PDF erstellt am: **20.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-67857>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Funktionelle Anatomie des Gynoeciums bei *Staphylea*

Eduard Ramp

Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich, Zollikerstraße 107,
CH-8008 Zürich, Schweiz

Manuskript angenommen am 12. Februar 1987

Abstract

Ramp E., 1987. Functional anatomy of the gynoecium in *Staphylea*. Bot. Helv. 97: 89–98.

The anatomy of the gynoecium, and the paths of the pollen tubes in *Staphylea* are examined and described. Due to the syncarpous ovary and the postgenital fusion of the apical parts of the stylodia, a compitum could be expected at two sites in the gynoecium. Nevertheless, the crossing of pollen tubes between carpels was observed only at the apical part. At the top to the style a strong reduction in pollen tube number occurs. The number of pollen tubes that grows down into the ovary corresponds to the number of mature seeds. It is suggested that apocarpy in Staphyleaceae is evolutionarily a secondary trait. The syncarpous condition in *Tapiscia* and *Huerteia* can probably be considered as original, the apocarpous condition in *Euscaphis* as derived, while the partly apocarpous condition in *Staphylea* and *Turpinia* take an intermediate position. The Staphyleaceae can be added as a seventh dicot family of the middle and higher level of evolution to the six families already described (Rutaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae, Loganiaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae), which contain at least one genus with apocarpous or partly apocarpous gynoecia and postgenital fusion of the apical parts.

1. Einleitung

Endress, Jenny & Fallen (1983) beschrieben 6 Familien aus den höher entwickelten Dikotylen der Ordnungen Sapindales, Malvales und Gentianales, welche neben synkarpen Vertretern auch apokarpe enthalten, die durch postgenitale Fusion der apikalen Teile ein Compitum bilden. Mindestens teilweise scheint die Apokarpie bei diesen Gruppen evolutiv sekundär zu sein. In der Zusammenstellung nicht enthalten sind die Staphyleaceae, eine je nach Autor zu den Sapindales (z. B. Cronquist 1981), Celastrales (z. B. Heimsch 1942) oder Cunoniales (z. B. Carlquist & Hoekman 1985) gestellte Familie, welche durch einige Vertreter mit ebenfalls postgenitaler Fusion der apikalen Teile auffällt. Allerdings ist hier bei 2 der 3 „apokarpen“ Gattungen wenigstens eine synkarpe Basalzone vorhanden, also die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums an 2 verschiedenen Stellen des Gynoeciums.

In dieser Arbeit werden Struktur und Funktion eines solchen Gynoeciums anhand dreier Vertreter der Gattung *Staphylea* untersucht. Dabei soll dem Verlauf der Pollen-

schläuche von der Narbe bis zu den Samenanlagen besondere Aufmerksamkeit zukommen.

Bei *Staphylea* handelt es sich um Sträucher und kleine Bäume, welche in Bergwäldern der nördlich-gemäßigten Zone verbreitet sind, aber als Ziersträucher auch in Parkanlagen kultiviert werden. Eine Art, *S. pinnata*, kommt auch in der Schweiz vor, vor allem in Lindenmischwäldern der Föhngebiete.

Herrn Prof. P. K. Endress danke ich herzlich für Anregung und Beratung zu dieser Arbeit. Danken möchte ich auch Herrn U. Jauch, Institut für Pflanzenbiologie der Universität Zürich, für die technische Assistenz am REM, sowie Herrn A. Zuppiger für die Hilfe bei photographischen Aufnahmen.

2. Material und Methode

Für diese Studie wurden Knospen, Blüten und Früchte der folgenden drei im Botanischen Garten Zürich kultivierten Arten benutzt:

Staphylea colchica Stev.; Endress 6630, Ramp 362, 365.

Staphylea pinnata L.; Endress 7107, Ramp 363, 364.

Staphylea trifolia L.; Ramp 361.

Die in FAA fixierten Knospen und Blüten wurden in Alkohol-Xylol-Serien dehydriert, in Paraplast eingebettet, mit einem Rotations-Mikrotomgerät 10 µm dick geschnitten und mit Safranin/Astrablau angefärbt. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Mikroskops mit Zeichenarm hergestellt.

Für REM-Studien wurde in FAA fixiertes Material verwendet, das zuvor nach der „critical-point“-Methode getrocknet und anschließend mit Au/Pd beschichtet worden war.

Untersucht wurden Gynoecien, welche im Botanischen Garten natürlich bestäubt worden waren. Zur Lokalisierung der Pollenschläuche im Transmissionsgewebe wurden die Gynoecien 10–15 µm dick geschnitten und mit einer wäßrigen Lösung von Anilinblau (1 g/l), Kaliumphosphat (31,5 g/l) und Glycerien (100 ml/l) behandelt. Die Schnitte wurden mit einem Auflicht-Fluoreszenzmikroskop untersucht.

3. Ergebnisse

3.1. Blütenbau

Die mittelgroßen, zwittrigen Blüten stehen in hängenden, zusammengesetzte Trauben bildenden Infloreszenzen mit langen Blütenstielen. Die je 5 Sepalen und Petalen sind ähnlich gebaut, weiß, etwa gleich lang und neigen glockenförmig zusammen. Das Androecium bildet einen Wirtel mit 5 vor den Sepalen stehenden, an der Basis mit dem Discus verwachsenen Staubblättern. Nach Beille (1901) sind die Blüten hier obdiplostemon, wobei der äußere Wirtel des Androeciums mit den epipetal stehenden Staubblättern reduziert ist. Der Discus (Abb. 13) ist teller- bis wulstförmig und hat 5 epipetal stehende Lappen. Sein Gewebe besteht aus kleinen, plasmareichen und mit Safranin stark rot anfärbbaren Zellen (Abb. 1 g); es ist nektarsezernierend. Das Gynoecium ist aus 2 oder 3 Karpellen gebaut. Beim 3fächrigen Gynoecium steht 1 Karpell hinten und episepal, die andern 2 vorne und lateral vor je einem Kronblatt; beim 2fächrigen Gynoecium steht das eine Karpell episepal hinten und das andere epipetal vorne.

3.2. Gynoecium zur Zeit der Anthese

Das Gynoecium von *S. colchica* ist meist aus 2 Karpellen (selten 3) gebaut. Es sei hier deshalb anhand einer Querschnittserie (Abb. 1) durch ein 2fächriges Gynoecium

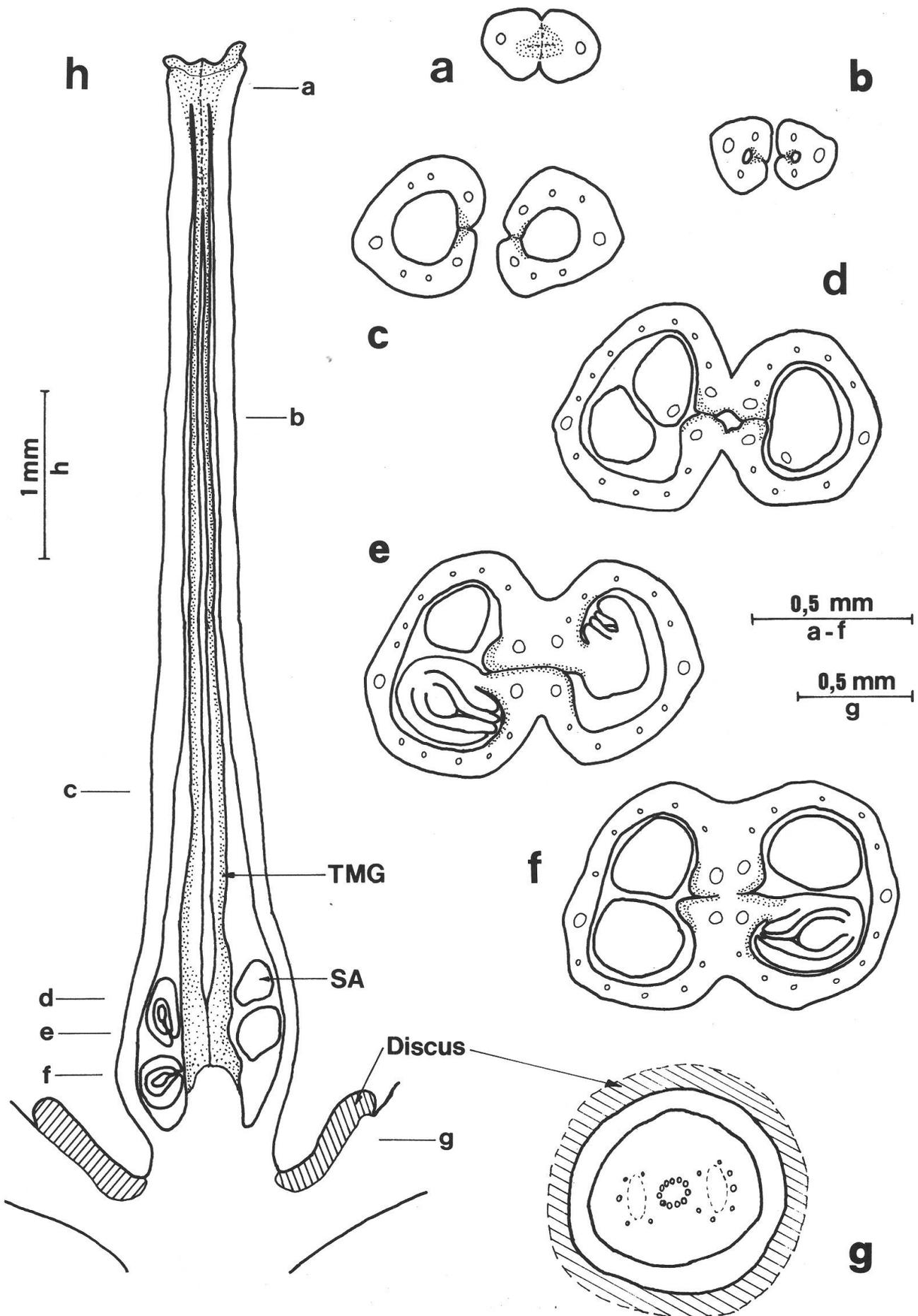


Abb. 1. a-g. Querschnitt-Serie durch das Gynoecium von *Staphylea colchica*. h: Längsschnitt durch das Gynoecium.

beschrieben. Die Karpelle sind im Ovarium bis auf die Höhe der oberen Samenanlagen (SA) kongenital verwachsen. Die synascidiate Zone erstreckt sich bis unterhalb der Plazenten, und die Plazenten befinden sich in der symplikaten Zone. Das Gynoecium ist akrostyl, wobei der Übergang Ovarium–Griffel, resp. Fruchtfach–Griffelkanal, allmählich erfolgt. Das Ovarium ist etwa 1,5–2,5 mm hoch, der die plikate Zone bildende Griffel etwa 5–8 mm. Apikal sind die Griffeläste auf einer Länge von etwa 0,5–3 mm postgenital verwachsen. Der Griffel ist leicht verdreht.

Die kleine, kopfförmige Narbe ist schwach 2lappig, mit einzelligen, bei der Anthese nekrotisch werdenden Papillen überzogen, und sie bildet einen unscheinbaren, mit Sekret bedeckten Trichter (Abb. 14). Nach Heslop-Harrison & Shivanna (1977) dagegen ist die Narbe nicht papillös. Sie stellen die Gattung *Staphylea* in ihre Gruppe IV (Wet stigmas, receptive surface non-papillate).

Das Pollenschlauch-Transmissionsgewebe (TMG) durchzieht die Griffeläste bis zum Ovarium entlang den Ventralnähten. Es besteht aus 4–6 Schichten kleiner, plasmareicher Zellen. Direkt unterhalb der Narbenpapillen erstreckt es sich noch über den ganzen Querschnitt (Abb. 1 h), verengt sich aber schnell auf den Bereich der Ventralnähte (Abb. 1 a). Die etwa 1,7 mm unter der Narbe auslaufenden Griffelkanäle (Abb. 10) werden vom TMG nur adaxial berührt (Abb. 1 b), was bis zu ihrer Ausweitung zu den Ovarhöhlen verfolgt werden kann (Abb. 1 c, d, e, f). Nach der Einteilung von Hanf (1936) ist das TMG vom „geschlossenen“ Typ, d. h. die Pollenschläuche wachsen innerhalb des Leitungsgewebes. Im Bereich der oberen, postgenital verwachsenen Zone des Griffels treten die TMG-Stränge der einzelnen Griffeläste miteinander in Kontakt und bilden ein Compitum (Abb. 1 a). Die Abb. 2–8 zeigen eine Querschnittserie durch den oberen Teil des Griffels eines Individuums von *S. colchica*, bei welchem der linke Narbenlappen stärker mit Pollen belegt wurde als der rechte. In Abb. 10 ist der Verlauf der Pollenschläuche graphisch dargestellt. Es wird gezeigt, daß zahlreiche Pollenschläuche vom einen Karpell zum andern wachsen, ohne daß aber ein vollständiger mengenmäßiger Ausgleich zustandekommt. Obwohl das kleinzellige TMG der 2 Karpelle auf etwa 2,75 mm Länge miteinander in Kontakt tritt, erfolgt der Übertritt der Pollenschläuche nur in den obersten 0,9 mm, nämlich dort wo die postgenitale Fusion am intensivsten ist, d. h. das Compitum ist nur hier nachgewiesen. Außerdem wird nahe unter dem Keimungsort des Pollens die Anzahl Pollenschläuche stark reduziert. Schon nach 3 mm wächst in jedem der nun getrennten Karpelle nur noch je ein Pollenschlauch. Diese starke Reduktion wurde bei allen 11 untersuchten Gynoecien festgestellt. Auch in der symplikaten Zone treten die kleinzelligen TMG-Stränge der 2 Karpelle miteinander in Kontakt (Abb. 1 d, e). In Fluoreszenz-Querschnitten konnte aber hier ein Übertritt der wenigen diese Zone erreichenden Pollenschläuche nie beobachtet werden (Abb. 9). In der synascidiaten Zone (Abb. 1 f) ist das kleinzellige Gewebe der 2 Karpelle deutlich voneinander getrennt.

Jedes Karpell trägt meist etwa 4 in 2 Reihen stehende, marginale SA. Sie sind biteg-misch, crassinuzellat, anatrop, und richten ihre Mikropylen ventralwärts zum kleinzelligen Leitungsgewebe (Abb. 1 e, f). Sie stehen horizontal oder leicht geneigt, die oberen SA nach unten, die unteren nach oben.

Die wichtigsten Leitbündel sind in den Querschnitten (Abb. 1 a–g) eingezeichnet. Nur der Dorsalmedianus durchzieht den Griffelast bis zur Narbe, während die Lateralen unterhalb des postgenital vereinigten Bereichs auslaufen. Die andern vertikalen Leitbündel laufen schon oberhalb des Ovariums aus.

Der Bauplan des Gynoeciums der beiden andern hier untersuchten Arten gleicht grundsätzlich jenem bei *S. colchica*. Die wichtigsten Unterschiede sind die größere An-

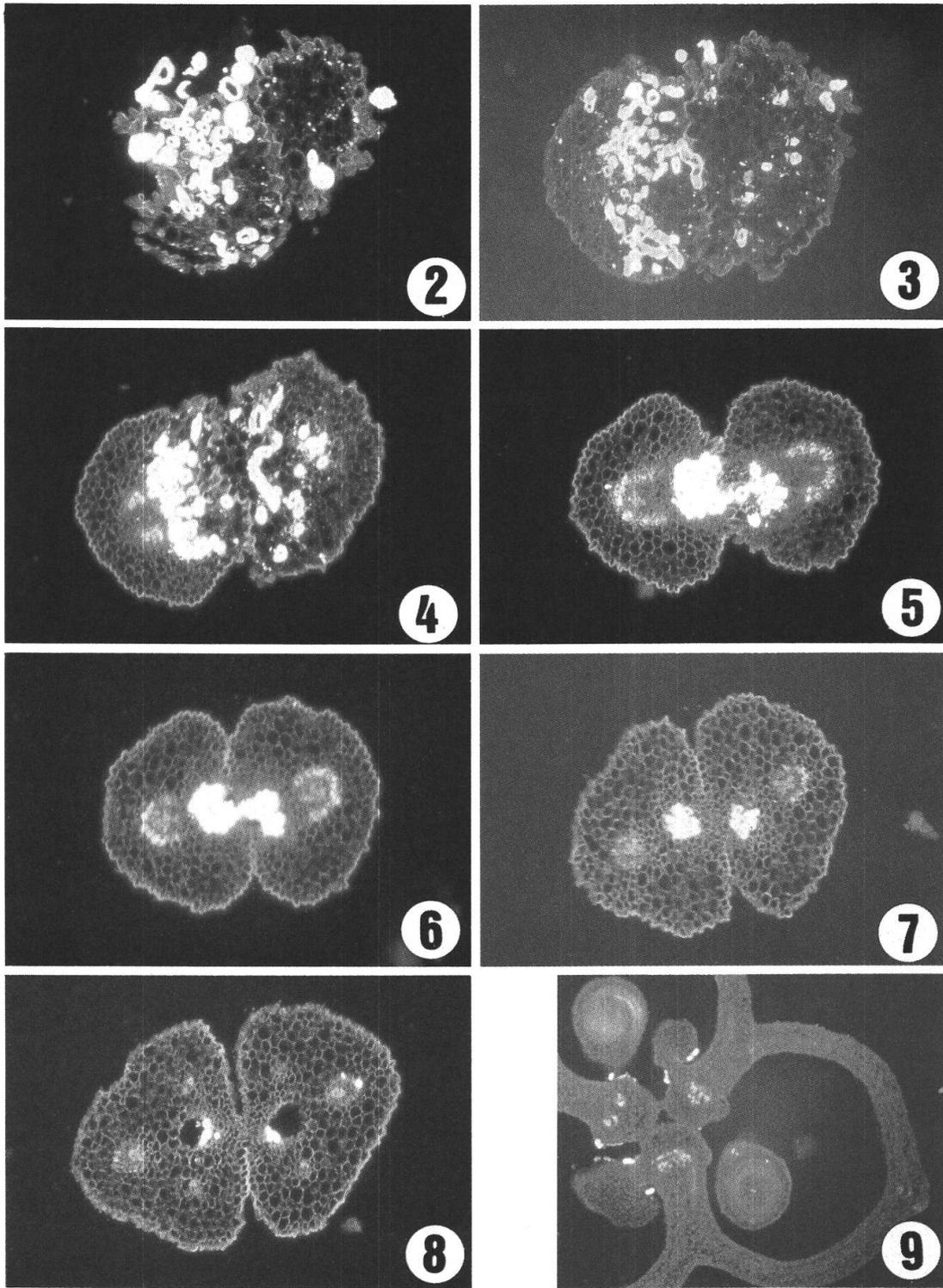


Abb. 2–9. Fluoreszenz-Querschnitt-Serie. Abb. 2–8: Pollenschlauch-Verlauf im Bereich der Griffelspitze von *Staphylea colchica*. Abb. 9: Pollenschläuche im Bereich der oberen SA von *S. pinnata*.

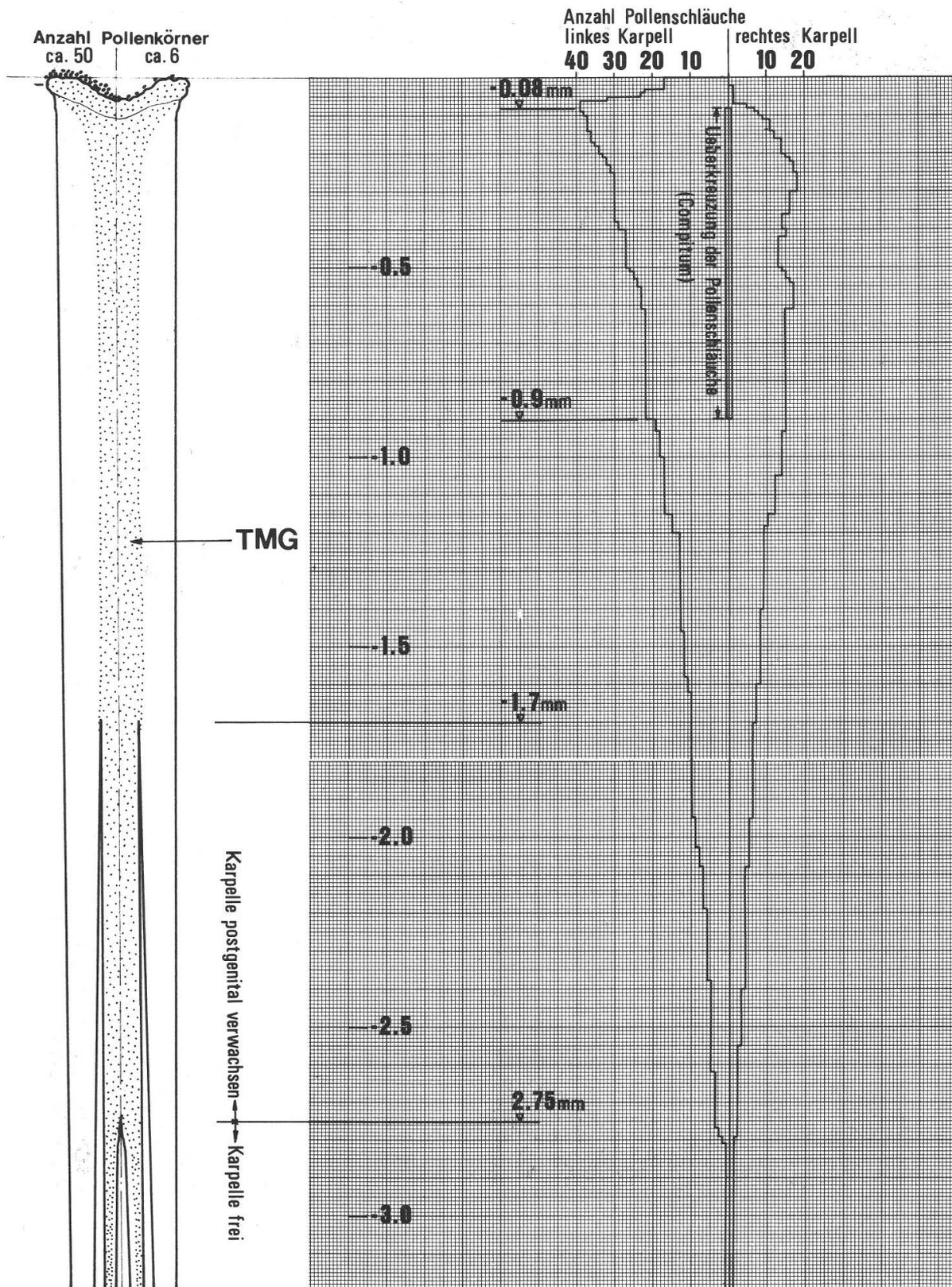


Abb. 10. Verlauf und Reduktion der Pollenschläuche im Bereich der an der Griffelspitze postgenital verwachsenen Karpelle von *Staphylea colchica*.

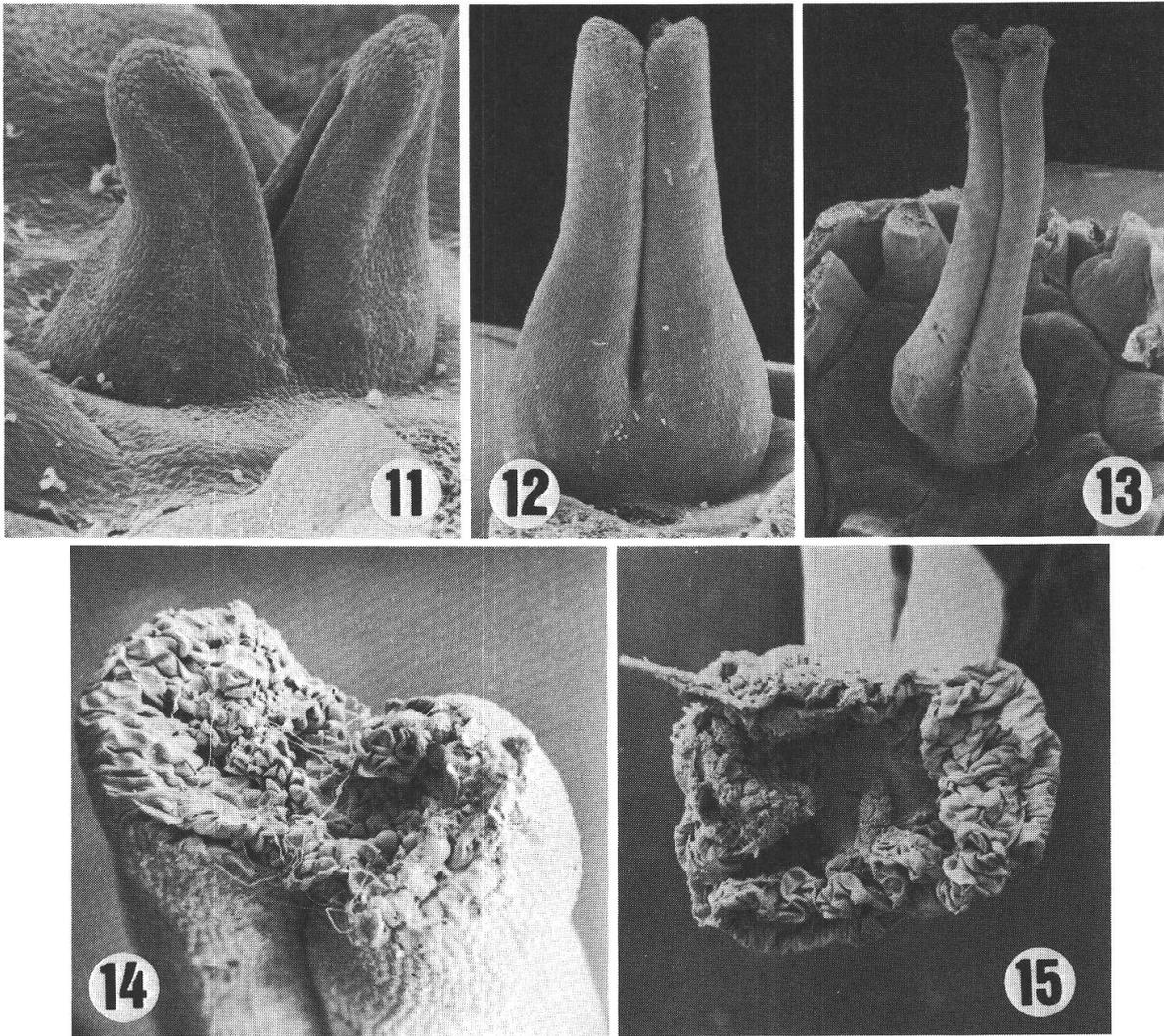


Abb. 11–13. Ontogenese des Gynoeciums von *Staphylea colchica* bis zur Anthese. Abb. 13: Gynoecium und Discus bei der Anthese. Abb. 14: Narbe von *S. colchica*, teilweise bedeckt mit Narbensekret, Papillen nekrotisch. Abb. 15: trichterförmige Narbe von *S. trifolia*, Trichter mit Narbensekret gefüllt. Abb. 11 = 115 ×, Abb. 12 = 55 ×, Abb. 13 = 16 ×, Abb. 14 = 100 ×, Abb. 15 = 45 ×.

zahl SA pro Ovarfach (6–8 in 2 Reihen stehende SA), bei *S. pinnata* der eher unscheinbare Discus, bei *S. trifolia* die Ausschließlichkeit von 3fährigen Gynoecien, der zwar fast so markante, dafür aber eher wulstförmige Discus, das stark behaarte Ovarium und die einen markanteren, mit Sekret gefüllten Trichter bildende Narbe (Abb. 15).

3.3. Ontogenese bis zur Anthese

Die Entwicklungsgeschichte des Gynoeciums bei *Staphylea* wird anhand von REM-Aufnahmen von *S. colchica* dargestellt. Im ersten Bild (Abb. 11) ist bereits der Discus zu sehen, welcher nach Beille (1901) wie bei allen „Disciflores“ in der Ontogenese zuletzt erscheint, und zwar als Anschwellung des Blütenbodens zwischen Androecium und Gynoecium. Beim Gynoecium dominiert der apokarpe Bereich gegenüber dem noch unscheinbaren synkarpen deutlich. In den folgenden Stadien wird der synkarpe

Bereich gegenüber dem apokarpen gefördert, und es erfolgt allmählich die Gliederung in das synkarpe Ovarium und den apokarpen Griffel. Die Griffeläste legen sich schon früh aneinander (Abb. 12), und ihre Spitzen verwachsen postgenital miteinander, worauf bald die Narbenpapillen gebildet werden.

3.4. Frucht und Fruchtentwicklung

Die beigebraunen, dünnhäutigen und stark aufgeblasenen Früchte von *S. colchica* und *S. pinnata* bestehen aus je 2 oder 3 miteinander verwachsenen Bälgen, welche oben an der Bauchnaht aufspringen. Die Länge der Bälge schwankt zwischen 2 cm und 4 cm. Die Griffeläste persistieren ohne weiteres Wachstum. Ihre postgenital verwachsenen Spitzen reißen oft erst bei der Fruchtreife, nach dem Aufspringen der Bälge, auseinander. Aus den zahlreichen SA je Fruchtfach wird meist nur eine zu einem reifen, kugeligen Samen mit harter Testa. Gelegentlich sind die Fruchtfächer auch leer, manchmal enthalten sie 2 reife Samen. Auch die Zahl der Früchte einer Pflanze ist gegenüber der Anzahl Blüten stark reduziert. Bei *S. trifolia*, welche nur mit einem Individuum im Botanischen Garten Zürich vorkommt, wurden keine Früchte gebildet. Bei *S. colchica* sind die Samen meist etwa erbsengroß, bei *S. pinnata* eher etwas größer.

4. Diskussion

Die Gattung *Staphylea* hat ein teilweise apokarpes Gynoecium, d. h. das Ovarium ist synkarp und der Griffel apokarp. Als Besonderheit kommt hinzu, daß die Karpelle apikal postgenital miteinander verwachsen. Daher ist ein Übertritt von Pollenschläuchen von einem Karpell zum andern an zwei Orten denkbar: an der Griffelspitze und im synkarpen Ovar. Tatsächlich konnte ich jedoch solche Übertritte nur an einem kurzen, oberen Teil des postgenital vereinten Bereichs des Griffels, und nie im Ovarium beobachten. Auch Jenny (1985) hat bei Sterculiaceae nachgewiesen, daß das Compitum erstaunlich kurz ist. Daneben wurde an der Griffelspitze von *Staphylea* eine starke Reduktion der Anzahl wachsender Pollenschläuche beobachtet.

Offenbar findet hier eine Selektion der Pollenschläuche statt, von denen meist nur 1 (selten 2) pro Karpell zu den SA wachsen, also gerade soviel wie die spätere Samenzahl in den reifen Früchten. Nach Endress (1982) sind eine reguläre Verteilung der Pollenschläuche, sowie eine zentralisierte Selektion der Pollenschläuche, statt je einer getrennten Selektion in jedem Karpell, wichtige Vorteile der Synkarpie. Dank dem Compitum müssen zur Befruchtung aller SA nicht alle Narbenlappen bestäubt werden, was nach Carr & Carr (1961) ein abgeleitetes Merkmal ist. Für die zentralisierte Selektion der Pollenschläuche ist es günstig, wenn das Compitum sich möglichst nahe bei der Narbe befindet. Man kann deshalb mit einem Selektionsdruck zur Verlagerung des Compitums vom Ovar zur Spitze des Gynoeciums rechnen. Bei der Bildung eines Compitums durch postgenitale Verwachsung der freien Karpellspitzen kann auch der Selektionsdruck zur Ausbildung von Synkarpie wegfallen, wodurch die Apokarpie eher bestehen bleiben kann. Die Fusion der apikalen Teile apokarper Gynoecien kann unter Umständen zu einer Kombination der Vorteile von Synkarpie und Apokarpie führen, weshalb diese evolutiv sekundär sein könnte (Endress et al. 1983). Bei den Staphyleaceae ist somit *Euscaphis* mit seinem vollständig apokarpen Gynoecium und postgenitaler Fusion der apikalen Teile möglicherweise als die höchst evoluierte Gattung, und die synkarpen *Tapiscia* und *Huertia* (Unterfamilie Tapiscioideae cf. Krause 1942) als ur-

sprünglich anzusehen, während *Staphylea* und *Turpinia* (zusammen mit *Euscaphis* in der Unterfamilie Staphyleoideae) mit teilweise apokarpem Gynoecium eine Zwischenstellung einnehmen. Für eine abschließende Würdigung dieses Sachverhaltes ist aber noch eine genaue Untersuchung des Gynoeciums der andern 4 Gattungen der Familie notwendig.

Untersuchungen über die Kompatibilitätsverhältnisse sind nicht ausgeführt worden. In unserem Zusammenhang ist jedoch wichtig, daß der postgenital verwachsene Spitzenbereich der freien Karpelle tatsächlich als Compitum funktioniert, nicht aber der synkarpe Basalbereich, und daß im Bereich des Compitums die Selektion der Pollenschläuche offenbar am stärksten ist, gleich welcher Art diese Selektion nun sein mag. *Staphylea trifolia* ist selbstinkompatibel (Garwood & Horvitz 1985).

In Endress et al. (1983) wurden die Dikotylen-Familien des mittleren und höheren Evolutionsniveaus mit mindestens einer Gattung mit apokarpem oder teilweise apokarpem Gynoecium zusammengestellt. Dabei wurden 6 Familien aus 3 Ordnungen aufgeführt, bei welchen die apokarpen Gattungen durch postgenitale Fusion der apikalen Teile und der damit zusammenhängenden Bildung eines Compitums gekennzeichnet sind. Zu dieser Gruppe kommt also als 7. Familie jene der Staphyleaceae hinzu.

5. Zusammenfassung

Die Anatomie des Gynoeciums sowie der Verlauf der Pollenschläuche bei *Staphylea* werden untersucht und beschrieben. Wegen der Synkarpie des Ovariums und der postgenitalen Fusion der apikalen Teile der Griffeläste ist an zwei Stellen des Gynoeciums die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums denkbar. Ein Übertritt von Pollenschläuchen wurde aber nur im apikalen Bereich beobachtet. An der Griffelspitze erfolgt eine starke Reduktion der Anzahl Pollenschläuche. Zum Ovarium wachsen nur so viele wie die spätere Anzahl reifer Samen. Es wird die Möglichkeit erwogen, daß die Apokarpie hier evolutiv sekundär ist. Die synkarpen *Tapiscia* und *Huertia* können damit als ursprünglich, die apokarpe *Euscaphis* als abgeleitet angesehen werden, während die teilweise apokarpen *Staphylea* und *Turpinia* eine Zwischenstellung einnehmen. Die Staphyleaceae können als 7. Dikotylen-Familie des mittleren und höheren Evolutionsniveaus den 6 früher beschriebenen Familien (Rutaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae, Loganiaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae) zugezählt werden, welche mindestens eine Gattung mit apokarpem oder teilweise apokarpem Gynoecium und mit postgenitaler Fusion der apikalen Teile enthalten.

Literatur

- Beille L. 1901. Recherches sur le développement floral des Disciflores. Actes Soc. Linn. Bordeaux 61: 244–407.
- Carlquist S. & Hoekman D. A. 1985. Wood anatomy of Staphyleaceae: Ecology, statistical correlations, and systematics. Flora 177: 195–216.
- Carr S. G. M. & Carr D. J. 1961. The functional significance of syncarpy. Phytomorphol. 11: 249–256.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Endress P. K. 1982. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. Taxon 31: 48–52.

- Endress P. K., Jenny M. & Fallen M. E. 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons (Sapindales, Malvales, Gentianales). *Nord. J. Bot.* 3: 293–300.
- Garwood C. G. & Horvitz C. C. 1985. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, *Staphylea trifolia* L. (Staphyleaceae). *Amer. J. Bot.* 72: 453–466.
- Hanf M. 1936. Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. *Beih. Bot. Centralbl.* A54: 99–141.
- Heimsch C. 1942. The comparative anatomy of the secondary xylem in the “Gruinales” and “Terebinthales” of Wettstein with special reference to taxonomic grouping. *Lilloa* 8: 83–198.
- Heslop-Harrison Y. & Shivanna K. R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. *Ann. Bot.* 41: 1233–1258.
- Jenny M. 1985. Struktur, Funktion und systematische Bedeutung des Gynoeciums bei Sterculiaceen. *Diss. Univ. Zürich.*
- Krause J. 1942. Staphyleaceae. In: Engler A. & Prantl K.; *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Band 20b, 2. Aufl.: 253–321. Engelmann, Leipzig.