

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen.

Von

Adolf Oes.

Durch die Publikationen *Halliers* (vergl. z. B. die Nummern 1—4 des Literaturnachweises) scheint eine Grundlage geschaffen zu sein, welche es vielleicht ermöglichen wird, das System der Angiospermen phylogenetisch aufzubauen. Nach *Hallier* sind nicht die Monocotyledonen, sondern die Polycarpiceae an die Basis des Stammbaumes der bedecktsamigen Blütenpflanzen zu stellen. Wenn auch viele Botaniker sich bisher nicht entschliessen konnten, das altgewohnte Geleise zu verlassen, so haben doch *Wettstein*¹⁾ (5) und *Karsten* (6), besonders aber *Senn* (7), dem Hamburger Systematiker sekundiert. *Senn* hat in Übereinstimmung mit *Hallier* hervorgehoben, dass nicht die Monocotylen, sondern die Magnoliaceen, Anonaceen und andere Familien der Polycarpiceae eine relativ grosse Zahl alter Merkmale aufweisen. *Beyer* (12) konstatierte eine einförmige Anatomie der Anonaceen und *Fries* (13) macht auf ein bisher unbeachtet gebliebenes Monocotyledonenmerkmal (die adossierte Blattstellung) bei vielen Nymphaeaceen, Anonaceen und Aristolochiaceen aufmerksam, indem er gleichzeitig für die Ableitung der Monocotyledonen von den Polycarpiceae eintritt. Darum sind die Polycarpiceae heute in den Vordergrund des Interesses gerückt, und es lag die Frage nahe, ob vielleicht auch in der Entwicklung des Embryosackes und der Pollenkörner dieser Pflanzen Anklänge an die Verhältnisse bei den Gymnospermen zu finden wären. Da die hier speziell in Betracht kommenden Anonaceen eine rein tropische Gruppe bilden, so hat Herr Prof. Dr. G. *Senn* während seines Aufenthaltes in Singapore und auf Java (1910) ein reiches Anonaceenmaterial gesammelt. Von diesem Material hat der Verfasser bisher nur eine einzige Spezies, *Cananga odorata* (Lam.) Hook. f. et Thoms. in Untersuchung genommen. Ich bin mir wohl bewusst, dass es wünschenswert wäre, meine Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte dieser Art durch Untersuchung weiterer Anonaceen-Gattungen und Arten zu ergänzen. Ich

¹⁾ *Wettstein* betrachtet die Monochlamydeae als älteste Angiospermen; den Polycarpiceae erkennt er eine, „wenn auch nicht ursprüngliche, so doch tiefe entwicklungsgeschichtliche Stellung“ zu. Die Monocotyledones lassen sich von den Polycarpiceae ableiten.

hoffe hierüber später berichten zu können; für *Cananga* konnte festgestellt werden, dass die Entwicklung sowohl des Embryosackes als auch der Pollenkörner im allgemeinen dem normalen Angiospermentypus entspricht. Über die morphologischen Verhältnisse der Anonaceen, sowie über ihre Systematik und geographische Verbreitung siehe *Engler* und *Prantl* (8).

Methode. Die Objekte waren zum Teil in 98prozentigem Alkohol fixiert und dann für den Transport und die Aufbewahrung durch 90prozentigen in 80prozentigen Alkohol übertragen worden. Diese Art der Konservierung ergab ziemlich gute Resultate; die Schrumpfung war nur unbedeutend. Als vorzüglich erwies sich das Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch. Die mit der Flemming'schen Lösung fixierten Objekte waren nach der Wässerung für den Transport in 70prozentigen Alkohol übertragen worden (durch steigende Konzentrationen von 25 0/0, 50 0/0, 60 0/0, 70 0/0). Der so fixierte Zellinhalt zeigte nur in seltenen Fällen eine schwache Schrumpfung; meistens war die Fällung sehr gut. Die Herstellung der Paraffinschnitte durch ganze Knospen, reife Staubblätter und grössere Früchte war mit Schwierigkeiten verbunden; jüngere Fruchtknoten und Antheren liessen sich jedoch leicht verarbeiten. Zur Färbung der 5 bis 10 μ dicken Schnitte wurden benutzt: 1. Safranin (ohne und mit Kontrastfärbung durch Gentianaviolett), 2. Hämatoxylin nach Heidenhain mit nachfolgender Safranin-Kontrastfärbung. Die Safranin-Gentiana-Färbung eignete sich besonders für die nach Flemming fixierten Objekte. Die Bilder wurden mit dem Zeichenapparat von Zeiss entworfen.

Entwicklung des Embryosackes.

Querschnitte durch Fruchtknoten aus jungen Blütenknospen (Fig. 1) zeigen eine erste Hervorwölbung der Ränder des nach innen gerollten Fruchtblattes; es sind die noch undifferenzierten Samenanlagen. Fig. 2 zeigt eine solche Anlage bei stärkerer Vergrößerung. Es ist noch keine Archesporzelle zu erkennen; ebenso sind die Integumente noch nicht angelegt. Die Entwicklung des Embryosackes verläuft nun vollkommen typisch. Zunächst tritt in der Mitte des Nucellusgewebes, gewöhnlich unter der vierten Zellschicht, eine grosse Zelle auf, welche sich sowohl durch ihren grossen Kern, als auch durch ihr dichtes, die Farbstoffe intensiv speicherndes Cytoplasma von den übrigen Zellen unterscheidet; es ist

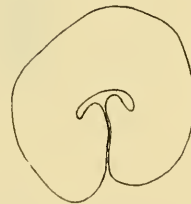


Fig. 1.

Querschnitt durch den jungen Fruchtknoten.

Vergr. 87 1/2.

die Embryosackmutterzelle oder Archespoizelle (Fig. 3). Diese Zelle liegt demnach bei *Cananga* nicht subepidermal, wie bei den

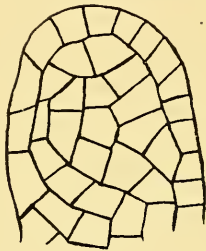


Fig. 2.

Undifferenzierte Samen-
anlage.
Vergr. 770.



Fig. 3.

Samenanlage mit Archespoizelle.
Vergr. 720.

meisten Angiospermen (vergl. z. B. *Wettstein* (5), *Schmid* (9), *Wirz* (10), sondern in der Tiefe des Nucellus. Doch ist offenbar dieser Beobachtung kaum eine systematische Bedeutung zuzu-

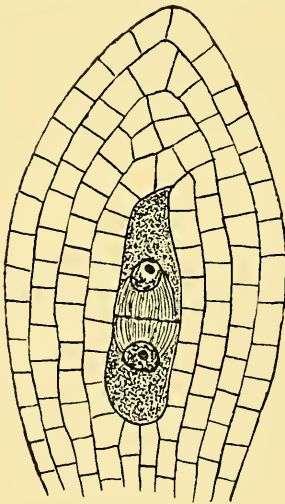


Fig. 4.

Erste Tetradenteilung
der Embryosackmutterzelle.
Anaphase.
Vergr. 720.

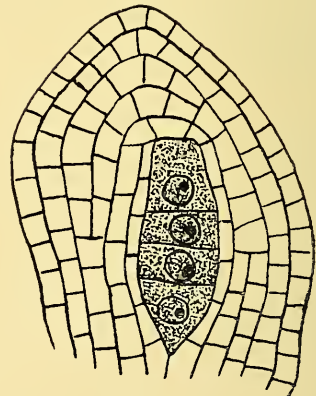


Fig. 5.

Zweite Tetradenteilung
beendigt
Vergr. 720.

schreiben, da *Strasburger* (11) gezeigt hat, dass Gattungen und Arten derselben Familie inbezug auf die Lage der Embryosack-

mutterzelle sich verschieden verhalten können. Im Nucellus von *Urtica dioica* liegt die Mutterzelle etwa unter der vierten Zellschicht; bei *Elatostema sessile* liegt sie subepidermal, bei *Elatostema acuminatum* hingegen wieder tiefer im Nucellus.

Die Embryosackmutterzelle teilt sich durch zwei aufeinander folgende Teilungsschritte in vier Tetradenzellen (Fig. 4 und 5.) Die Kerne der in einer Reihe liegenden Tetradenzellen zeichnen sich aus durch einen grossen, intensiv färbaren Nukleolus und durch Chromatinarmut. Sie sind kleiner als der Kern der Embryosackmutterzelle, jedoch immer noch grösser als die gewöhnlichen Nucelluskern. Der protoplasmatische Inhalt der Tetradenzellen ist sehr dicht.

Die in den Figuren 3 bis 6 dargestellten Stadien stammen aus derselben Blütenknospe. Fig. 6 stellt die gleiche Samenanlage dar wie Fig. 5, jedoch als Übersichtsbild bei schwächerer Vergrößerung.

Das innere Integument bildet die Mikropyle.

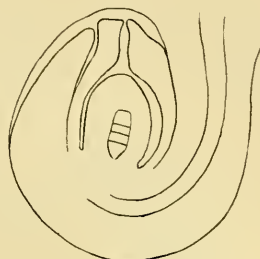


Fig. 6.

Übersichtsbild einer jugendlichen Samenanlage aus einer Blütenknospe. Tetraden.

Vergr. 145.

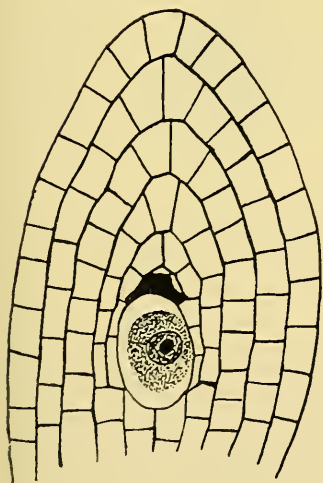


Fig. 7.

Einkerniger Embryosack.
Zerdrückte Tetraden.

Vergr. 720.



Fig. 8.

Zweikerniger Embryosack.

Vergr. 720.

Die Figuren 7 und 8 zeigen die folgenden Entwicklungsstadien aus einer geöffneten Blüte. Die untere Tetradenzelle ist auf Kosten der drei oberen, deren zerdrückte Reste noch sichtbar sind, gewachsen,

und hat sich zum jungen Embryosack entwickelt. Es folgen die normalen drei Teilungsschritte des Embryosackkerns zur Bildung des achtkernigen Embryosackes. (Fig. 9 und 10). Leider habe ich trotz zahlreicher Paraffinschnitte das Vierkernstadium nicht beobachtet, was darauf schliessen lässt, dass die zweite und dritte Kernteilung rasch aufeinander folgen. Die Figuren 9 und 10 stammen aus einem Querschnitt durch eine ganz junge Frucht. Blütenhüllen, Staubblätter und Narben sind also bereits abgefallen zu einer Zeit, wo



Fig. 9.
8kerniger
Embryosack.
Vergr. 720.



Fig. 10.
Oberer Teil des 8kernigen Embryosackes
mit den 3 Kernen des Eiapparates.
Vergr. 720.



Fig. 11.
Beginnende Verschmelzung
der beiden Polkerne zum
sekundären Embryosack-
kern.
Vergr. 720.

in dem mächtig gewachsenen Embryosack noch kein Anzeichen der Befruchtung zu bemerken ist. In Fig. 9 ist ein Kern des Eiapparates nicht sichtbar; dafür ist in Figur 10 ein vollständiger Eiapparat aus demselben Präparat dargestellt. Die beiden Polkerne haben sich in der Mitte des Sackes einander genähert (Fig. 9). Fig. 11 zeigt ein weiteres Stadium der Annäherung, resp. der beginnenden Verschmelzung. Alle Kerne des Embryosackes besitzen grosse Nukleolen, aber wenig Chromatin. Jeder Kern hat eine Portion Protoplasma an sich gezogen. Die bedeutendsten Cytoplasmamassen liegen auffallenderweise im Bereich der drei Antipodenkerne, was dafür zu sprechen scheint, dass dem rudimentären Prothallium bei *Cananga* noch eine

wichtige ernährungsphysiologische Funktion zukommt. Vielleicht dürfte dies als ein „altes Merkmal“ angesprochen werden. In diesem Stadium haben sich innerhalb des Embryosackes noch keine Zellwände gebildet.

Endlich ist in Fig. 12 ein Übersichtsbild der ganzen anatropen Samenanlage aus einer jungen Frucht dargestellt. Die Synergiden sind in diesem Schnitt nicht zu sehen. Es ist nur ein Polkern sichtbar; wahrscheinlich ist es bereits der sekundäre Embryosackkern.

Hermes (14) berichtet über die Embryologie einer andern Anonacee: *Asimina triloba*. Da mir die Originalarbeit nicht zugänglich war, zitiere ich nach dem Referat in *Just's Bot. Jahresbericht* 1907. *Hermes* fand häufig tetrade Megasporen und konstatierte eine auffallend

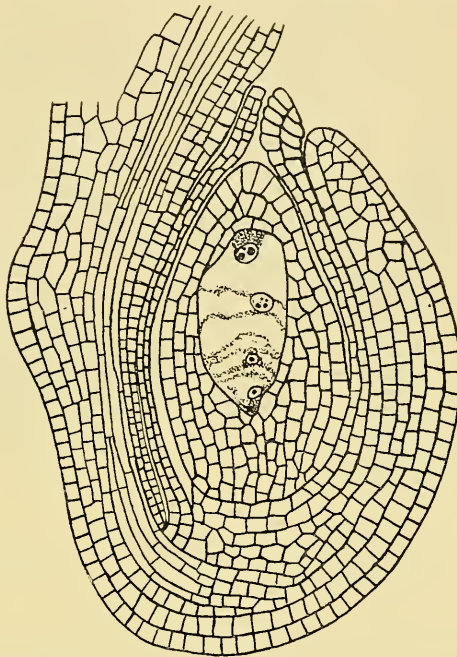


Fig. 12.

Samenanlage.

Vergr. 142 $\frac{1}{2}$.

große Verlängerung des Embryosackes. „Das Endosperm bildet sich auf eigenartige Weise. Die erste Wand ist transvers und teilt den Sack in zwei gleiche Teile. Nun folgt die Bildung einer linearen Serie von Endosperm, fortschreitend bis ungefähr ein Dutzend Zellen gebildet sind; dann beginnt eine vertikale Teilung an der Basis des Sackes. Der Embryo ist sehr klein und unvollständig entwickelt, selbst im Samen. *Asimina* weicht in ihrer Entwicklung von den *Ranunculaceen* ab und ähnelt mehr oder weniger stark den *Ceratophyllaceen*“. *Hermes* hat demnach mehr die älteren Entwicklungsstadien, die Bildung des Endosperms und des Keimlings, beobachtet.

Entwicklung des Pollens.

Die zahlreichen Staubblätter der *Cananga* stehen auf einer flachen, scheibenförmigen Blütenachse. Das fertige Sporophyll

besitzt ausgesprochene Blattgestalt. (Fig. 13. Das Blatt wurde aus Alkohol in Xylol übertragen, um es etwas durchsichtig zu machen.)

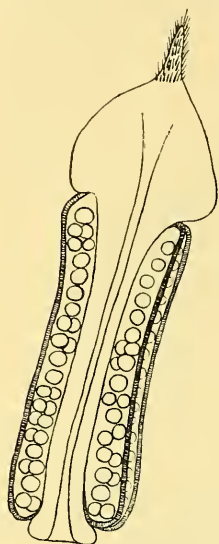


Fig. 13.
Staubblatt.
Vergr. 28.

Das von einem Gefässbündel durchzogene Konnektiv setzt sich nach vorn in eine die Anthere überragende Blattspreite fort, welche in eine behaarte Spitze ausläuft. Jede Antherehälfte besteht aus zwei Pollensäcken. Die Wand der reifen Anthere wird aus Zellen mit stark verdickten Wänden gebildet.

Ein Längsschnitt durch eine junge Blütenknospe lässt zahlreiche Staubblattanlagen er-

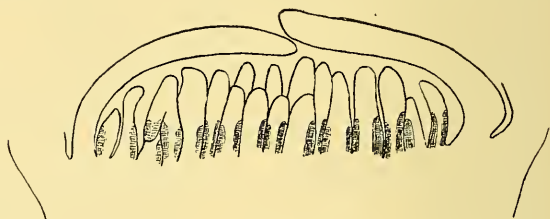


Fig. 14.
Längsschnitt durch eine junge Blütenknospe mit
Staubblattanlagen.
Vergr. 28.

kennen (Fig. 14). An der Basis jeder Blattanlage bemerkt man zwei Zellkomplexe, welche durch reichen Zellinhalt auffallen. Fig. 15 stellt einen Querschnitt durch die basale Region eines solchen jungen Staubblattes bei stärkerer Vergrößerung dar. In der Mitte zeigt sich schon die Anlage des Leitbündels. Man bemerkt ferner die

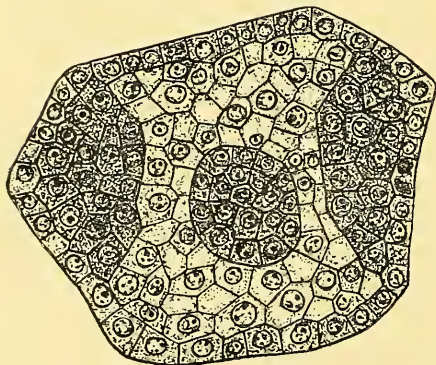


Fig. 15.
Querschnitt durch ein junges Staubblatt.
Vergr. 520.

beiden seitlichen Komplexe protoplasmareicher Zellen, aus denen die beiden Theken hervorgehen. Die Zellen dieses sporogenen Gewebes zeichnen sich noch kaum durch größeres Volumen oder grosse Zellkerne vor den übrigen Parenchymzellen aus. Gleichwohl aber treten sie im Präparat durch ihren dichten Inhalt und die intensive Farbstoffspeicherung deutlich hervor. Die beiden seitlichen Zellkomplexe sind ein viel-

zelliges Archesper, aus welchem nach mehrfachen Teilungen die mehrschichtigen Wände der Pollensäcke, das Tapetum und die Pollenmutterzellen hervorgehen. (Fig. 16—18). Letztere liegen in

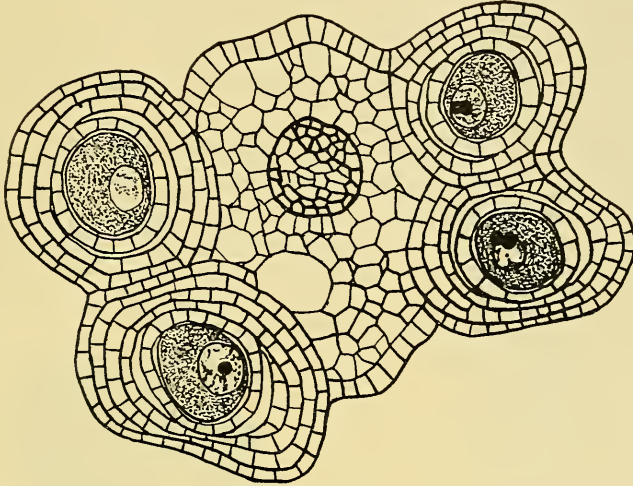


Fig. 16.

Querschnitt durch ein Staubblatt aus einer Knospe.
Grosse Pollenmutterzellen, umgeben vom Tapetum.

Vergr. 370.

jedem Pollenfach in einer Reihe (Fig. 18). Sie sind zylindrisch oder tonnenförmig, sehr gross und mit dichtem Cytoplasma angefüllt. Ihr Kern ist ebenfalls sehr umfangreich mit grossem Nucleolus. Die Pollenmutterzellen liefern durch zwei normale Tetradenteilungen die Pollenkörner (Fig. 19 und 20). Da in jedem Pollenfach 8 bis 12 Mutterzellen auftreten, beträgt die Zahl der Pollenkörner jedes Faches 32 bis 48. Schon in den Antheren älterer Knospen trifft man fertige Pollenkörner mit zwei Kernen an (Fig. 20), da sich der Kern des jungen Pollens bald nach der zweiten Tetradenteilung in einen vegetativen und einen generativen Kern teilt.

Wie aus Fig. 18 zu erschen ist, liegen die Pollenmutterzellen eines Pollenfaches in einer ununterbrochenen Reihe. Von einer Querteilung der



Fig. 17.

Querschnitt durch ein
Pollenfach mit Pollenmutterzelle.

Vergr. 720.

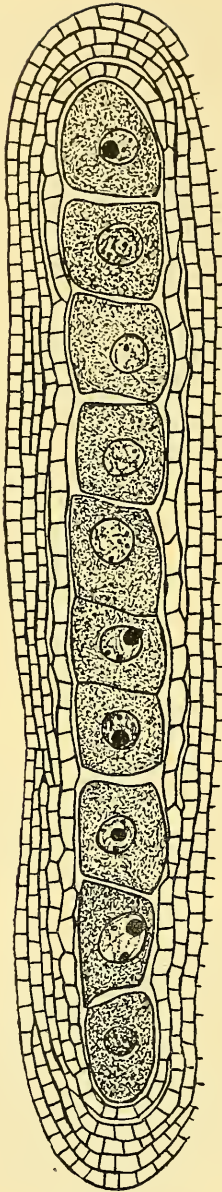


Fig. 18.

Längsschnitt durch ein
Pollenfach mit Pollen-
mutterzellen.
(aus einer jungen Knospe.)

Vergr. 370.

Pollenfächer durch steriles Gewebe, was nach *Hallier* (2, Seite 40) als ein Zeichen hohen Alters anzusprechen wäre und bei verschiedenen Anonaceen, Mimosen etc. beobachtet sein soll, ist bei *Cananga* nichts zu bemerken.

Die Wand der reifen Anthere wird fast ausschliesslich von der „fibrösen Schicht“ gebildet. Diese ist subepidermalen Ursprungs. Die Tapetenzellen, sowie die zwischen dem Tapetum und der Faserschicht liegenden Zellen sind zerquetscht und resorbiert worden; auch

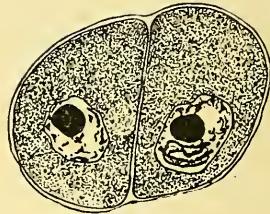


Fig. 19.

Pollenmutterzelle in 2 Tetradenzellen
geteilt. Querschnitt.

Vergr. 770.

die Epidermiszellen sind bis auf wenige Reste abgestossen worden.

Wie aus obiger Darstellung zu ersehen ist, geht die Entwicklung des Androeceums derjenigen des Gynaeceums bedeutend voraus; die Blüten sind also ausgesprochen proterandrisch. Die Figuren 1 und 2 zeigen die noch undifferenzierte Samenanlage, während in den Antheren derselben Blütenknospe bereits die Pollenmutterzellen gebildet sind (Fig. 16 und 17). Zur Zeit, da im Nucellus die Embryosackmutterzelle und die Tetradeilung derselben zu beobachten ist (Fig. 3 bis 6), treffen wir in den Antheren bereits fertige, z. T. zweikernige Pollenkörner (Fig. 20).

Zur Zeit der Blüte ist der Embryosack erst ein- oder zweikernig (Fig. 7 und 8). Den achtkernigen Embryosack habe ich immer nur nach dem Verblühen, in jungen Früchten, angetroffen. Befruchtung wurde nicht beobachtet.

Zusammenfassung: Embryosack und Pollenkörner von *Cananga odorata* entwickeln sich nach dem normalen Angiospermentypus. Die Blüten sind ausgesprochen proterandrisch. Diese Tatsachen sprechen weder für noch gegen das hohe phylogenetische Alter der Anonaceen.

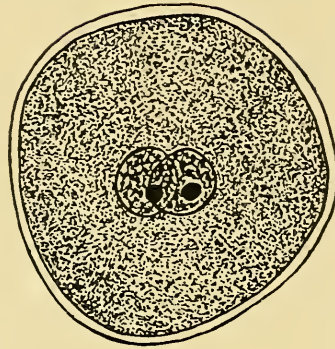


Fig. 20.
Pollenkorn mit 2 Kernen.
(Aus einer älteren Blütenknospe).
Vergr. 720.

Basel, Bot. Inst. der Universität, Ende August 1914.

Literatur-Verzeichnis.

1. *Hallier, Hans.* Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren u. Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. (Hamburg 1901, Abhandlungen des Naturwissensch. Vereins).
2. — Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. (Hamburg 1901, Jahrbuch d. Hamb. Wissensch. Anstalten, XIX, 3. Beiheft).
3. — Über *Hornsuchia* Nees und *Mosenodendron* R. E. Fries, sowie über einige Verwandtschaftsbeziehungen der Anonaceen. (Beihefte zum Botanischen Centralblatt, Bd. 13, 1903).
4. — Über *Juliania* etc. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte der Dicotyledonen. (Ebenda Bd. 23, 1908).
5. *v. Wettstein, R. R.* Handbuch der Systematischen Botanik. I. Bd. Leipzig und Wien 1901.
6. *Strasburger, Noll, Schenk, Karsten:* Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 6. Aufl., Jena 1903.
7. *Senn, G.* Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermensystems. (Ebenda, Bd. 17, 1904).
8. *Engler und Prantl.* Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 2, pag. 23–39.
9. *Schmid, Eduard.* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. (Dissert. Zürich 1906.)
10. *Wirz, Hans.* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila* spez. und von *Epirrhizantes elongata* Bl. (Flora. Neue Folge. Erster Band. 1910.)
11. *Strasburger, Ed.* Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei den Urticaceen. (Pringsh. Jahrb. 1910. Bd. 47.)
12. *Beyer, H.* Beiträge zur Anatomie der Anonaceen, insbesondere der afrikanischen. (Englers Bot. Jahrb. f. Systematik etc. XXXI, 1902).
13. *Fries, Rob. E.* Ein unbeachtet gebliebenes Monocotyledonenmerkmal bei einigen Polycarpicae. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft 1911.)
14. *Herns, William B.* Contribution to the life history of *Asimina triloba*. (Ohio Nat. VIII. 1907. Referat in Just's Bot. Jahresber. XXXV. 1907. 1. S. 145).

Manuskript eingegangen 31. August 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [25 1914](#)

Autor(en)/Author(s): Oes Adolf

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen 168-178](#)