

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 18	3	71 – 89	2004	Freiburg im Breisgau 12. Dezember 2004
--	---------	---	---------	------	---

# Adaptive Gewebebildung im Verlauf der Ontogenie in Achsen der karbonischen Samenpflanze *Lyginopteris oldhamia*

von

TOM MASSELTHER, NICHOLAS P. ROWE & THOMAS SPECK \*

**Zusammenfassung:** Bei vielen rezenten Lianen ist ein hohes Vermögen zur adaptiven Gewebebildung vorhanden. Durch (semi)quantitative und qualitative Untersuchungen an anatomisch erhaltenen Achsenquerschnitten von *Lyginopteris oldhamia* aus dem Oberkarbon konnten bei dieser fossilen Pflanze ähnliche anatomische Eigenschaften nachgewiesen werden. Die vorgestellten Daten über die Bildung von sklerotischen Nestern, sowie von speziellen meristematischen Zonen außerhalb und innerhalb des sekundären Holz/Bast-zylinders sollen dazu beitragen, die Frage zu klären, ob und wie diese Pflanze an eine kletternde Lebensweise und die damit einhergehenden speziellen mechanischen Belastungen angepasst war.

## 1. Einleitung

*Lyginopteris oldhamia* ist eine in Ablagerungen des Oberkarbons Europas häufig vorkommende Samenpflanze. Echte Versteinerungen der Achsen sind vor allem in den „Coal Balls“ der so genannten britischen Lower und Middle Coal Measures in großer Zahl vorhanden, wo sie über 90% der fossil erhaltenen Biomasse bilden können (GALTIER 1997). Die Gattung *Lyginopteris* unterscheidet sich von den oft in die gleiche Familie gestellten Gattungen *Heterangium* und *Microspermopteris* durch die Ausbildung einer Eustele (d.h. die kollateralen Leitbündel sind auf einem Ring angeordnet). Ein vorhandenes bifaziales Gefäßkambium bildet im Verlauf der Ontogenie sekundäres Gewebe, wobei vor

---

\*Anschriften der Verfasser: T. Masselter & Prof. Dr. T. Speck, Botanischer Garten der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Schänzlestr.1, D-79104 Freiburg;  
Dr. N.P. Rowe, Botanique et Bioinformatique, AMAP, TA 40/PS2, Boulevard de la Lironde, F-34398 Montpellier cedex 5

allem sekundäres Xylem in größerem Ausmaß abgegeben wird. Diese sekundäre Gewebebildung nimmt erheblichen Einfluss auf die Form und die Anordnung der außen liegenden primären Rindengewebe. Die Modellierung der Veränderung der Achsenanatomie im Verlauf der Ontogenie dieser Pflanze ist Gegenstand eines laufenden Forschungsprojekts (vgl. MASSETER et al., submitted). Untersuchungsschwerpunkt ist die (semi)quantitative Analyse der durch das sekundäre Dickenwachstum auftretenden Gewebeveränderungen. Basierend auf diesen Analysen und den neuen Ergebnissen wurden Modellrechnungen zur Wuchsform von *Lyginopteris oldhamia* durchgeführt, die schon von vielen Autoren diskutiert und rekonstruiert wurde. Die Rekonstruktionen reichen von einem kleinen selbst-tragenden Baum (RESTALLACK & DILCHER 1988) oder Busch (BERTRAM 1989), über Spreizklimmer (ZIMMERMANN 1959; ANDREWS 1961; MÄGDEFRAU 1968; SPECK et al. 1992; STEWART & ROTHWELL 1993; SPECK 1994; SPECK & ROWE 1999) bis hin zu kletternden Lianen (POTONIÉ 1897-1899; SCOTT 1923; PHILIPPS 1981; GALTIER 1986, 1988).

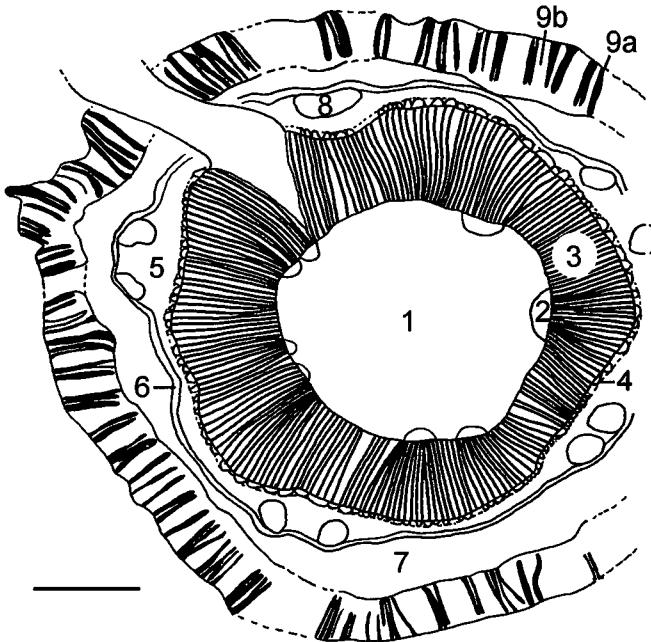
*L. oldhamia* wird zu den „Farnsamern“ gestellt, einer paraphyletischen Gruppe, die echte Samenpflanzen mit farnartiger Beblätterung umfasst. Im Karbon des Schwarzwalds finden sich Abdrucksfossilien von verschiedenen Vertretern dieser Gruppe. Für anatomische Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit werden jedoch echte Versteinerungen benötigt, wobei die untersuchten Dünnschliffe aus den „Coal Balls“ des Ostrauer Kohlereviere und schottischer Ablagerungen eine hervorragende Erhaltung zeigen. Das frühe Ausfällen des Karbonats fand teilweise noch während der Torfbildung statt und somit bei einer nur wenig fortgeschrittenen Zersetzung des Pflanzenmaterials. Dies hat einen außergewöhnlich guten Erhaltungszustand der Fossilien zur Folge, der Untersuchungen von Details auf zellulärer Ebene ermöglicht. Über manche Einzelheiten der Entstehung der „Coal Balls“ besteht noch Unklarheit, wenn auch verschiedene Modelle zur Diskussion stehen (SCOTT et al. 1996). Das Auftreten echter „Coal Balls“ ist ausschließlich an paralische, d.h. in Flachmeeren entstandene Kohlevorkommen der Nordhalbkugel gebunden (BERTRAM 1989). „Coal Balls“ sind meist mehr oder weniger abgeflachte Ellipsoide oder Kugeln und bestehen aus calcitisch versteinertem Torf (HATCHER et al. 1982). In „Coal Balls“ sind nach Schätzungen dieser Autoren ein besonders hoher Anteil (über 75%) der den karbonischen Sumpfwald besiedelnden Taxa erhalten geblieben sind. Aus diesem Grund sind „Coal Ball“-Taxa im Vergleich zu anderen fossilen Pflanzen in großer Individuen- und Artenzahl überliefert (SCOTT & REX 1985). Zu diesen Taxa gehört auch *L. oldhamia*, auf die schon in frühen Werken detailliert eingegangen wird (vgl. WILLIAMSON, 1873, 1890). Nach der Entdeckung der „Coal Balls“ im Jahre 1855 (HOOKER & BINNEY 1855) haben sich in der Anfangszeit vor allem W.W. BINNEY, W.C. WILLIAMSON und D.H. SCOTT mit der Erforschung dieser Ablagerungen beschäftigt.

Das Material aus dem Natural History Museum in London erlaubt eine (semi)quantitative Analyse der Gewebeverteilungen in Achsen verschiedener Altersstadien und somit eine Modellierung der Ontogenie der Achsen und der damit einhergehenden Veränderung der strukturellen und biomechanischen Eigenschaften. Ergänzend soll in der vorliegenden Arbeit eine qualitative Übersicht der an den untersuchten Exemplaren nachzuweisenden Gewebebildung und Gewebeveränderung insbesondere im Bereich der Wedelblattabgänge diskutiert werden.

Der „Erfolg“ der ausgestorbenen Gruppe der „Farnsamer“ beruht unter anderem auf einer modernen Stammstruktur, die ein ausgeprägtes kambiales sekundäres Dickenwachstum und eine effiziente Wasserleitung ermöglichte. Es gab im mittleren bis oberen Devon mindestens fünf große systematische Gruppen mit sekundärem Dickenwachstum (ROWE 2000), von denen eine die Vorfahren der heute dominierenden Samenpflanzen beinhaltete. Diese Pflanzen besaßen bereits die drei wichtigsten Schlüssel-Innovationen der Lignophyten-Architektur: (1) ein bifaziales Gefäßkambium, (2) eine äußere im Rindenbereich gelegene meristematische Zone, die das Periderm bildete, und (3) seitliche Meristeme, die zur Bildung von Blättern und/oder axillär stehenden Zweigen befähigten (ROWE 2000, ROWE & SPECK 2004). Anhand der vorliegenden Arbeit soll aufgezeigt werden, dass *L. oldhamia*, deren primäre Leitgewebestruktur eustelisch ist, über Möglichkeiten der gesteuerten, reaktiven Gewebeproduktion verfügte, die den Anforderungen einer „modernen“ Stammanatomie gerecht wurden. Dies beinhaltet die Fähigkeit zur adaptiven Regelung der sekundären und (in geringerem Ausmaß) der primären Gewebeproduktion in Bereichen, in denen es zu veränderten mechanischen Belastungen (wie z.B. an Gabelungen und Abzweigungen), zur Ausbildung von Blättern und/oder zu Verletzungen kommt.

Besondere Bildungen der sekundären Gewebe bei *L. oldhamia* sind die recht häufig zu beobachtende „Zonierung“ des Xylems, das dabei einen Übergang von großlumigen zu kleinumigen Tracheiden (Abb. 3a) und umgekehrt zeigt, sowie die anormale Ausbildung von sekundärem Gewebe in der Markhöhle, was bei einer Serie von Dünnschliffen aus der Scott Collection nachgewiesen wurde (SCOTT 1923).

Eng mit der Wiederherstellung der strukturellen Identität und der mechanischen Eigenschaften der Gewebe zusammenzuhängen scheint die Bildung von sklerotischen Nestern.

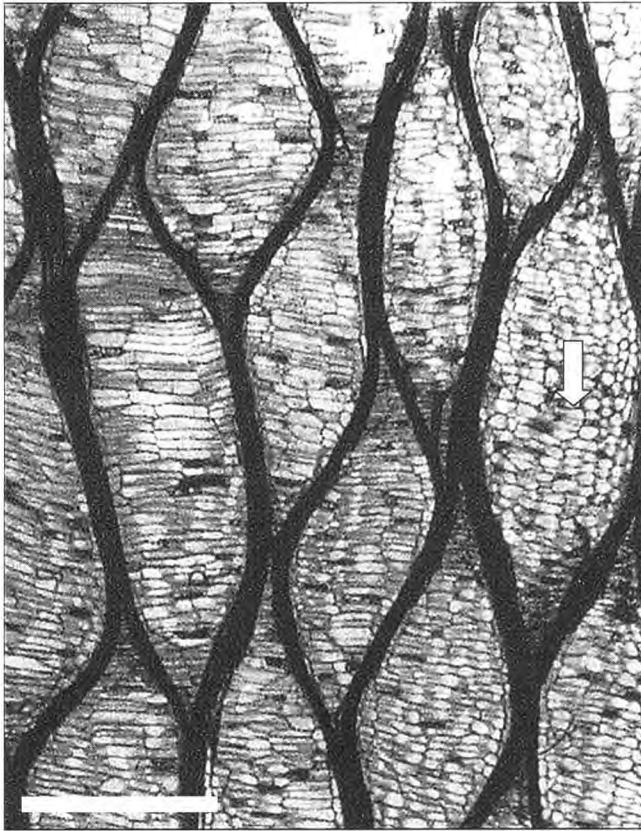


**Abb. 1:** Schematischer Querschnitt von *Lyginopteris oldhamia*.

1= Mark, 2 = Primärxylem, 3 = Sekundärxylem, 4 = sekundäres Phloem (inkl. Gefäßkambium), 5 = innere Zone der inneren primären Rinde, 6 = Periderm (inkl. Rindenkambium), 7 = äußere Zone der inneren primären Rinde, 8 = Blattspur, 9a = Sklerenchymstrang (äußere primäre Rinde), 9b = parenchymatische Einschübe (äußere primäre Rinde). Maßstab = 5 mm.

### Achsenanatomie von *Lyginopteris oldhamia*

Die primäre Organisation umfasst ein zentrales Mark (1) und die primären Xylemstränge der Eustele (2). Die innere primäre Rinde kann oft in eine innere (5) und äußere (7) Zone unterteilt werden (Abb. 1). Die Blattspuren (8) verlaufen in der inneren primären überwiegend parenchymatischen Rinde, während die äußere primäre Rinde eine so genannte „Dictyoxyylon-Struktur“ zeigt, die aus radialen netzartig verbundenen Sklerenchymsträngen (9a) mit parenchymatischen Einschüben (9b) besteht. Dieses Gewebe bildet in tangentialer Schnittrichtung ein deutliches Netzwerk mit rautenförmigen Maschen (Abb. 2). Bei den sekundären Geweben handelt es sich um das vom bifascialen Gefäßkambium nach außen abgegebene sekundäre Phloem (4, Abb. 5d) und den nach innen gebildeten Holzzylinder (sekundäres Xylem) (3), der große parenchymatische Holzstrahlen besitzt, die sich oft zum Außenrand hin verbreitern. Ein weiteres Meristem in der inneren primären Rinde gibt ein mehr oder weniger kontinuierliches Band von Periderm ab (6, Abb. 5d).



**Abb. 2:** Tangentialschnitt der äußeren primären Rinde von *Lyginopteris oldhamia* mit teilweise gedehnten und geteilten (Pfeil) Zellen in den parenchymatischen Bereichen. Maßstab = 1 mm.

In der normalerweise parenchymatischen inneren primären Rinde von *L. oldhamia* kommt es zur Ausbildung von andersartigen, im Fossilmaterial dunkelbraunen bis opaken (=undurchsichtigen) Zellen. Dabei handelt es sich oft um Sekretzellen (BLANC-LOUVEL 1966) und/oder um Steinzellen (ZIMMERMANN 1930). Des Weiteren wurden dunkle bis opake, sphärische und lang gestreckte aus mehreren bis vielen Zellen bestehende Gebilde gefunden. Je nach Aussehen derselben lassen sich bei *L. oldhamia* diese Strukturen vier verschiedenen Grundtypen zuordnen.

(1) Sekretzellen: Der Zellinhalt erscheint dunkel, die Zellen zeigen oft einen kreisrunde Form, kommen isoliert vor und zeichnen sich durch einen verdickt wirkenden Zellrand aus (Abb. 3d, 4b, 5d).

(2) Steinzellen (=Sklereiden): Diese isodiametrischen, abgestorbenen Zellen mit dicken, geschichteten sekundären Zellwänden findet man auch in den Rindengeweben vieler rezenter Holzgewächsen (vgl. Lexikon der Biologie 1999-2004). In der inneren primären Rinde von *L. oldhamia* lassen sich opake, extrem dickwandige, isodiametrische Zellen nachweisen, die entweder einzeln oder in kleinen Gruppen vorkommen (Abb. 3d, 5d) und als Steinzellen interpretiert werden können.

(3) Sklerotische Nester: Als sklerotische Nester werden große, opake (= undurchsichtige), aus zahlreichen Zellen bestehende Gebilde in der inneren Rinde bezeichnet. Diese kommen bei *L. oldhamia* sowohl in der inneren primären Rinde (vgl. Abb. 3b, 3e, 4a, 5a, 5d) als auch in der Markhöhle und seltener in der äußeren primären Rinde (vgl. Abb. 4c-f) vor. Es liegt nahe, dass die sklerotischen Nester einen Zusammenschluss von einzelnen Steinzellen darstellen, wobei die Grenzen der individuellen Zellen nicht mehr sichtbar sind. Ob diese Zellen nach und nach entstehen oder simultan gebildet werden, ist ungeklärt.

(4) Dunkle Bänder: Als dunkle Bänder werden im Folgenden undurchsichtige, im Querschnitt lang gestreckte Gebilde bezeichnet, die sich in ihrer Form den sekundär gebildeten Geweben anpassen. Diese nicht näher zu identifizierenden Regionen befinden sich bei *L. oldhamia* um Blattspuren mit sekundärem Xylem (vgl. Abb. 5b). Ähnlich aussehende dunkle Bänder kommen zwischen den Einzelstelen mancher Medullosaceae und um die Sekundärgewebe mancher Calamopityaceae vor. Es wird angenommen, dass die dunklen Bänder Gewebebereiche aus kollabierten parenchymatischen Zellen darstellen.

**Abb. 3:** *Lyginopteris oldhamia*. →

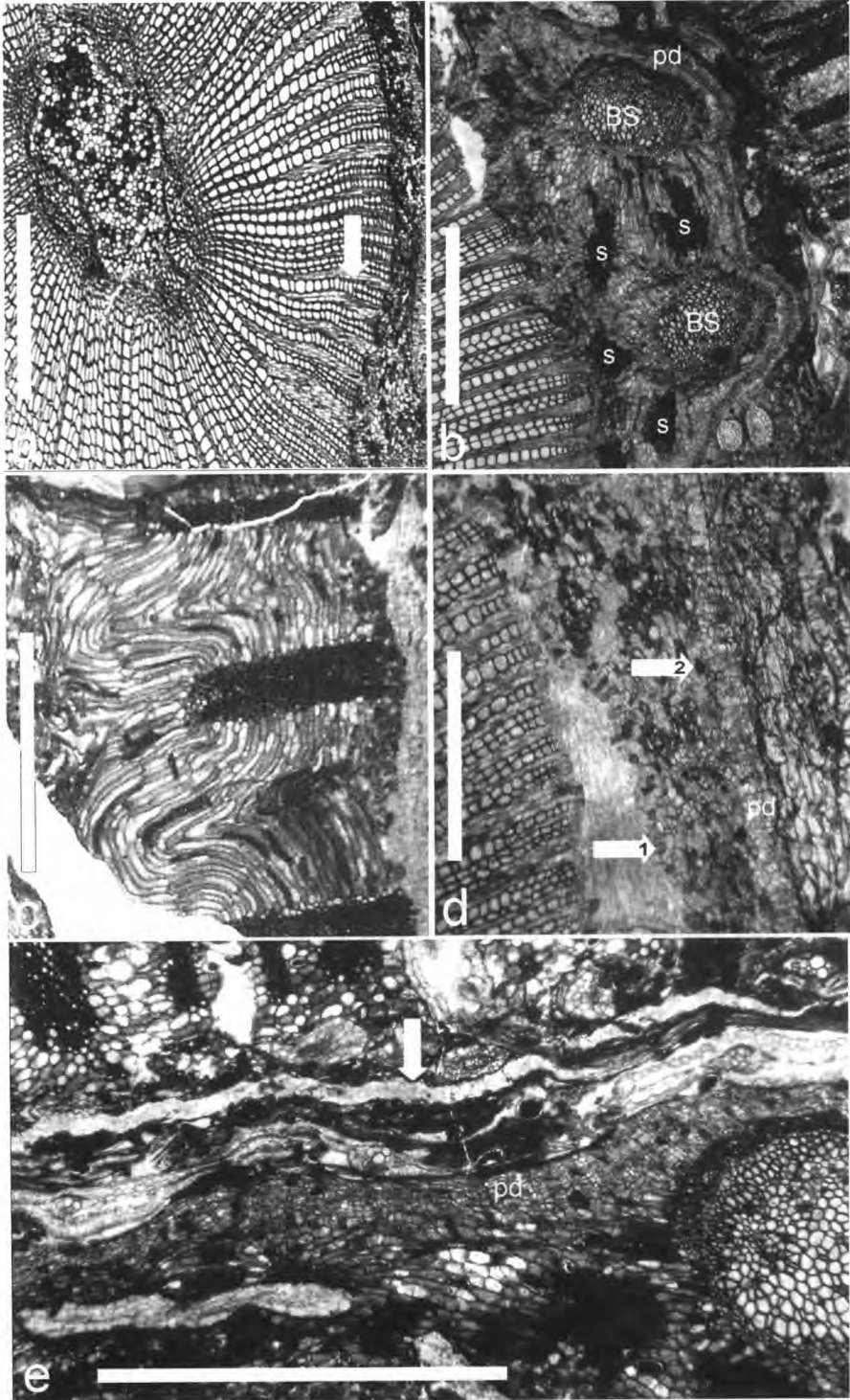
(a) Querschnitt mit zoniertem sekundärem Xylem. In der inneren Zone sind die Tracheiden großlumiger als in der äußeren, der Pfeil zeigt die Position des Übergangs an. Maßstab = 2 mm.

(b) Querschnitt mit Blattspuren (BS), sklerotischen Nestern (s) und gut entwickeltem Periderm (pd). Maßstab = 2 mm.

(c) Querschnitt der äußeren primären Rinde mit Zellteilung in den parenchymatischen Einschüben. Maßstab = 2 mm.

(d) Querschnitt der inneren primären Rinde mit Periderms (pd) und exemplarischer Position einer Sekretzelle (Pfeil 1) und einer Steinzelle (Pfeil 2). Maßstab = 1 mm.

(e) Querschnitt der inneren primären Rinde (unten), des Periderms (pd) und der äußeren primären Rinde (oben). Der Pfeil zeigt die Position der Abspaltung der äußeren primären Rinde von der Achse. Maßstab = 2 mm.







## 2. Material und Methoden

Das Material entstammt den Sammlungen „Scott“ und „Oliver“ des Natural History Museum in London, sowie der paläobotanischen Sammlung der Universität Tübingen.

### Anzahl der Achsen:

- mit Xylemzonierung: 54 von 191 Achsen (davon 40 analysierbar)
- mit messbaren sklerotischen Zellnestern: 21
- mit fehlender äußerer primärer Rinde: 11
- mit messbarem Periderm: 22

Ein zentripetales Hineinwachsen von sekundärem Xylem in die Markhöhle ist nur aus seriellen Schnitten eines einzelnen Exemplars aus dem London Natural History Museum (Dünnschliffe 2808-2812) bekannt.

### **Messungen an den sklerotischen Nestern**

Da es aufgrund verschiedener Erhaltungszustände in den meisten Fällen nicht möglich war, einzelne sklerotisierte Zellen und/oder sehr kleine sklerotische Nester zu vermessen, besitzen die kleinsten vermessenen Nester einen Durchmesser von 0,25 mm. Sklerotische Nester, die zumindest in einer Ausdehnung eine Mindestgröße von 0,5 mm erreichen, wurden einem Formtyp (lang gestreckt oder rundlich) zugeordnet. Die Anzahl der sklerotischen Nestern, die als unmittelbar mit der Blattspurentwicklung zusammenhängend angesehen werden, entspricht jenen, die direkt unter oder zwischen den (bereits geteilten) Blattspuren nachgewiesen wurden (Abb. 3b). Diese Zuordnung, wie auch das Auszählen kann durch die oft eng zusammenstehenden sklerotischen Nester erschwert werden, so dass die Anzahl der hier der Entstehung der Blattspuren zugeordneten Nester nur einen semi-quantitativen Näherungswert darstellt. Die Unterteilung in Apoxo-, Meneto und Epidogenese erfolgt nach einer Methode, die durch das Verhältnis des Durchmessers von Mark und primärem Xylem zum sekundären Xylem bestimmt wird (cf. MASSELTTER et al., subm.).

## 3. Ergebnisse

### **3.1 Sklerotische Nester**

Sklerotische Nester in der inneren primären Rinde von *L. oldhamia* wurden erstmals durch WILLIAMSON (1895) beschrieben. Nach JENNINGS (1976) ist das Vorhandensein von sklerotischen Nestern im inneren Teil der Rinde typisch für die Gruppe der Lyginopteriden.

#### **3.1.1 Innere primäre Rinde**

Obwohl aufgrund der - bei der Analyse fossiler Gewebe nicht untypischen - hohen Standardabweichungen viele der beobachteten Unterschiede nicht signifikant sind, lassen sich aber dennoch einige Tendenzen beobachten, die für eine Interpretation der beobachteten Gewebeveränderungen im Verlaufe der Onto-

genie von Interesse sind. So sind die Gesamtanzahl sowie die Größe der sklerotischen Nester während des menetogenetischen (größten, mittleren) Ontogeniestadiums am höchsten (Tab. 1). Das Verhältnis der durch die Entstehung von Blattspuren unmittelbar hervorgerufenen sklerotischen Nester zur Gesamtanzahl der sklerotischen Nester ist im apoxogenetischen (jüngsten) Stadium am größten und im ältesten (epidogenetischen) Stadium am kleinsten. Umgekehrt ist das Verhältnis der lang gestreckten sklerotischen Nester zu den rundlichen im epidogenetischen Stadium deutlich höher als im apoxogenetischen.

**Tab. 1:** Analyse der sklerotischen Nester in der inneren primären Rinde mit Mittelwerten und Standardabweichungen für die jeweiligen ontogenetischen Stadien.

Sklerotische Nester	Apoxogenese	Menetogenese	Epidogenese
Gesamtanzahl (pro Achsenquerschnitt)	15.83 ±11.34	21.82 ±5.74	15.25 ±3.59
Größe (mm)	0.36 ±0.07	0.40 ±0.07	0.37 ±0.04
Verhältnis Anzahl skl. Nester durch BS initiiert/ Gesamtzahl der skl. Nester	0.37 ±0.18	0.30 ±0.24	0.21 ±0.22
Verhältnis Anzahl längliche skl. Nester/runde skl. Nester	0.46 ±0.30	0.65 ±0.33	0.94 ±0.13

### 3.1.2 Äußere primäre Rinde

#### (qualitative Beschreibung des Durchgangs der Blattspuren)

Nach dem Aufspalten befinden sich die Blattspurleitbündel im äußersten Bereich der inneren primären Rinde und durchbrechen das Periderm (Abb. 4a), wobei unterhalb der Blattspuren (BS) schon eine erhöhte Anzahl an sklerotischen Nestern zu sehen ist. Dann treten die beiden Blattspurleitbündel in die äußere primäre Rinde ein und drücken die Dictyoxylon Struktur weiter nach außen (Abb. 4b). Dieser Vorgang wird begleitet von der Ausbildung vieler Sekretzellen (Abb. 4b, Pfeile) rund um die Blattspuren. Es kommt zu einer erheblichen radialen Verdickung der parenchymatischen Anteile der äußeren primären Rinde (Abb. 4c), die sich weiter verstärkt (Abb. 4d). Deutlich ist die beginnende Bildung von sklerotischen Nestern zu sehen (Abb. 4c-d, s, s1, s2). Neben einer Reihe von peripheren Nestern links und rechts der Blattspuren (BS) existieren zwei große innen liegende sklerotische Nester (s1 und s2 in Abb. 4c-f), die später in der Achse verbleiben. Das parenchymatische Gewebe unmittelbar um die sklerotischen Nestern ist deformiert (Abb. 4d). Die Blattspur erreicht den äußersten Rand der Mutterachse (Abb. 4e) und hinterlässt rund ein Dutzend sklerotischer Nester sowie teilweise stark verzerrtes Parenchymgewebe. Nach dem endgültigen Abgang der Blattspur bleiben an der Austrittsstelle vermehrt dickwandige Zellen zurück, sowie zwei große, rundliche sklerotische Nester, die sich in die äußere primäre Rinde einfügen (s1 und s2 in Abb. 4f).

## 3.2 Ungewöhnliche Ausbildung von sekundären Geweben

### 3.2.1 Markhöhle

In einzelnen Achsen kann es zum Hineinwachsen von zentripetal gebildetem sekundärem Xylem in die Markhöhle kommen, welches im Extremfall das Mark vollständig ersetzen kann (SCOTT 1923). Dies könnte ein Vorstadium der späteren Spaltung des Holzkörpers darstellen, der während dieses Vorgangs von einem dicken parenchymatischen Zellband umgeben ist.

### 3.2.2 Zonierung im sekundären Xylem

Es kommt in rund einem Drittel der untersuchten Achsen zu einer sprunghaften Änderung der Querschnittsgröße der Tracheiden innerhalb des Holzkörpers. Zwei typische Ausbildungen können hierbei unterschieden werden.

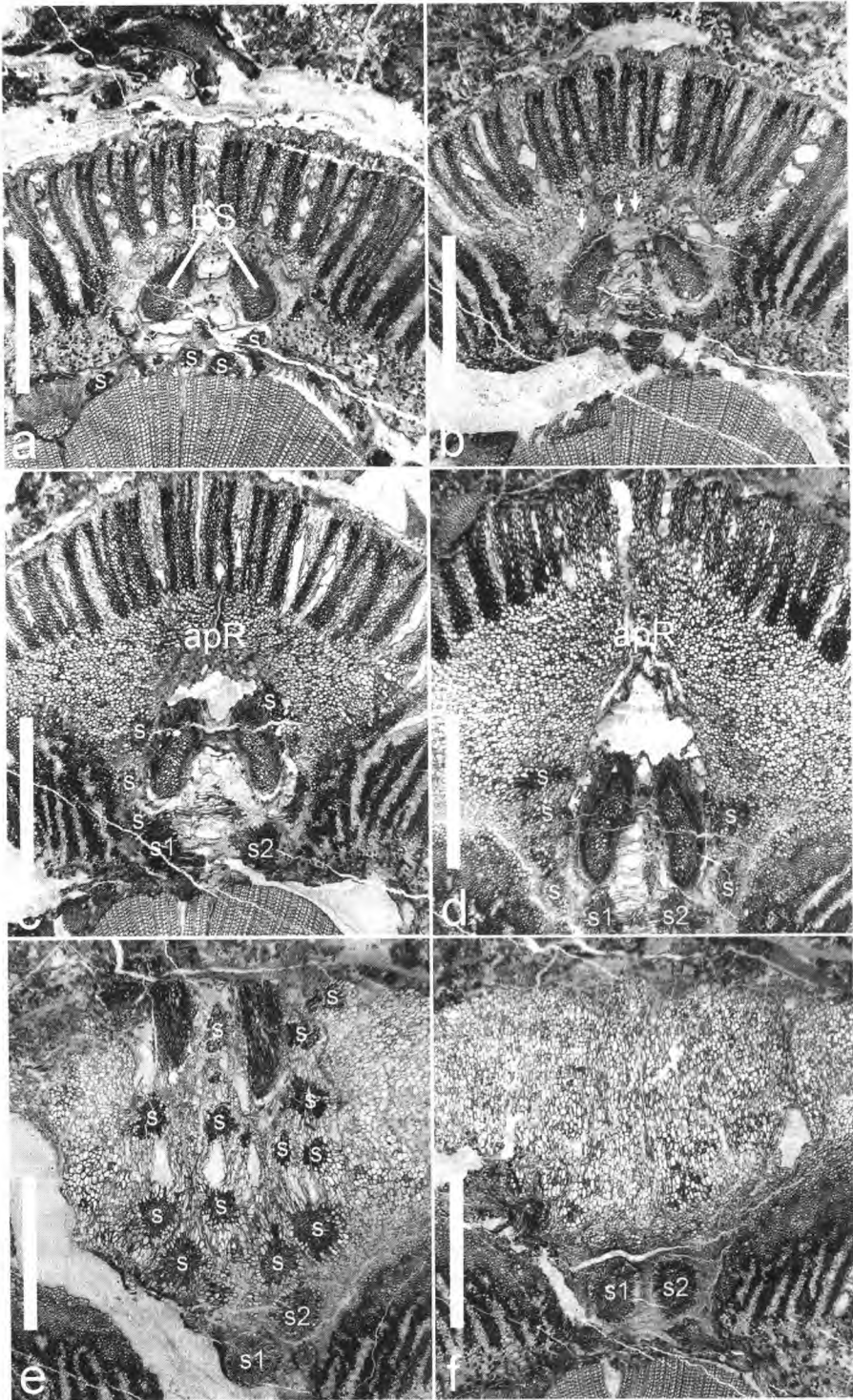
(1) Die geänderte (größere oder kleinere) Querschnittsgröße der Tracheiden bleibt nach dem Wechsel über einen ausgedehnten Bereich des Xylems annähernd konstant. Hierdurch entstehen zwei klar unterscheidbare, breite Bereiche mit im Querschnitt unterschiedlich großen Tracheiden (Abb. 3a). In Ausnahmefällen können auch zwei solcher Änderungen beobachtet werden, wobei drei breite, klar abgegrenzte Xylembänder entstehen, von denen das mittlere sich bezüglich der Tracheidengröße von den beiden anderen unterscheidet.

(2) Es findet nur eine sehr kurzzeitige Änderung des Tracheiden-Durchmessers statt, wodurch in einem ansonsten „homogenen“ Holzkörper dünne Bänder aus Tracheiden mit abweichender Querschnittsgröße gebildet werden. Beim Typ (2) unterteilt die dünne(n) anderslumige(n) Schicht(en) den Holzkörper in zwei bis drei distinkte Zonen, in denen die Lumen der Tracheiden annähernd konstant sind. Typ (2) mit drei Zonen wurde nur im meneto- und epidogenetischen Stadium gefunden. In der apoxogenetischen Phase konnte ausschließlich eine sprunghafte Abnahme des Tracheiden-Durchmessers (Typ (1) mit zwei Zonen) beobachtet werden. Eine spätere, erneute sprunghafte Zunahme des Tracheiden-Durchmessers (Typ (1) mit drei Zonen) konnte nur in der epidogenetischen Phase nachgewiesen werden.

**Abb. 4:** *Lyginopteris oldhamia*. →

(a) – (e): radialer Durchgang der Blattspuren (BS) in einer seriellen Abfolge von Stammquerschnitten.

(a) unterster Querschnitt – (f) oberster Querschnitt, Achse nach dem Abgang der Blattspuren. s, s1, s2: sklerotische Nester, äpR: äußere primäre Rinde, die Pfeile in (b) zeigen exemplarisch auf Sekretzellen. Maßstab = 4 mm.



### 3.2.3 Blattspuren

Eine anormale Ausbildung von sekundärem Xylem rund um die Blattspuren ist eine relativ häufig auftretende Erscheinung. Um diese Gebilde herum befinden sich dunkle Zellbänder (Abb. 5b).

## 3.3 Bildung von meristematischen Geweben in der Rindenregion

### 3.3.1 Innere primäre Rinde

*L. oldhamia* ist in der Lage, ein gut entwickeltes Periderm auszubilden (Abb. 1; Abb. 3b, d, e; Abb. 5a, d). Diese Entwicklung ist besonders in der ältesten, epidogenetischen Phase ausgeprägt (MASSELTHER et al., subm.).

### 3.3.2 Äußere primäre Rinde

Abgesehen von unkoordinierten Zellteilungen in der äußeren primären Rinde (Abb. 2) kann es auch hier zur Bildung von allerdings unregelmäßigen „meristematischen“ Zonen kommen, die vermehrt Zellen abgeben. Diese sind vornehmlich in der Mitte der parenchymatischen Bereiche, zwischen den Sklerenchymsträngen anzutreffen (Abb. 3c). Das neu gebildete Gewebe drückt sich dabei oft wellenförmig nach innen und/oder außen.

## 4. Diskussion

### 4.1 Sklerotische Nester

#### 4.1.1 Innere primäre Rinde

Auffallend ist die oft deutlich geordnetere Verteilung und Ausrichtung der sklerotischen Nester in der inneren primären Rinde verglichen mit denen in der Markhöhle. Es scheinen viele der großen und kleineren sklerotischen Nester mit der Entstehung der Blattspuren zusammenzuhängen, da ihre Form und Lage oft an die der bereits abgegangenen Blattspuren erinnert. Die Anzahl der den Blattspuren zugeordneten Nester ist hierbei variabel.

Wie die Anzahl der Sklerenchymstränge (MASSELTHER et al., submitted) ist auch die Gesamtzahl und Ausdehnung der sklerotischen Nester während der Menetogenese (der Phase mit der größten Ausbildung von Primärgeweben) tendenziell am größten (Tab. 1). Diese Zahl spiegelt also lediglich die Gesamtgröße der Achsen wieder. Mit zunehmendem Alter der Achsen nimmt jedoch die relative Anzahl der unmittelbar durch die Blattspuren initiierten sklerotischen Nester ab und das Verhältnis der lang gestreckten zu den rundlichen sklerotischen Nestern steigt an. Diese beobachteten Tendenzen sind aufgrund der großen Streuung der Messwerte jedoch nicht signifikant. Dennoch unterstützen sie die auf Beobachtungen an Fossilmaterial und rezenten Taxa (vgl. Abb. 5c) sowie experimentellen Simulationen des Dickenwachstums (MASSELTHER unveröffentlicht) beruhende Annahme, dass die innere primäre Rinde von *L. oldhamia* in älteren Stadien am stärksten durch das sekundäre Dickenwachs-

tum mechanisch belastet und deformiert wird. Dies könnte die beobachtete Zunahme der Anzahl der entsprechend der mechanischen Belastung orientierten, lang gestreckten sklerotischen Nester in der „gezerzten“ primären Rinde erklären (Abb. 5d). Hierbei wird angenommen, dass sklerotische Nester durch die Sklerotisierung aus stark mechanisch beanspruchtem aber nicht kollabiertem Parenchymgewebe entstehen können. In sehr jungen Achsen konnten aufgrund der noch nicht abgeschlossenen Ausdifferenzierung keine sklerotischen Nester nachgewiesen werden (cf. BLANC-LOUVEL 1966).

Andere kleine sklerotische Nester bilden sich oft in unmittelbar an den Sekundärgewebezylinder angrenzenden Bereichen der inneren primären Rinde. Sie finden sich vor allem oberhalb der Holz- und Phloemstrahlen, wo eine hohe tangentielle Zugbeanspruchung herrscht, und oberhalb der Holzsegmente, wo eine hohe radiale Druckbeanspruchung auftritt (Abb. 5d). Dies sind die gleichen Zonen in denen auch bei einigen rezenten Lianen die höchsten (plastischen) Deformationen auftreten (Abb. 5c). Oft treten innerhalb der inneren primären Rinde eines *L. oldhamia*-Querschnitts alle oben besprochenen Grundtypen von dunklen bis opaken Gewebebildungen (Sekretzellen, Steinzellen, sklerotische Nester und dunkle Bänder) im hellen parenchymatischen Gewebe auf. Aufgrund der Befunde beim Fossilmaterial und den Vergleichsuntersuchungen an rezenten Pflanzen können verschiedene Entstehungsweisen und Übergänge zwischen den Grundtypen einerseits und dem Parenchymgewebe andererseits diskutiert werden. Dunkle Bänder entstehen – wie bei rezenten Arten – vermutlich in Bereichen, in denen das Gewebe aufgrund von Gewebespannungen einer Verdichtung ausgesetzt ist. Stein- und/oder Sekretzellen können sich zu sklerotischen Nester zusammenschließen. Die sklerotischen Nester können als eine Art „Abstandshalter“ zwischen den innen liegenden sekundären Geweben und der äußeren primären Rinde fungiert haben, welche verhindern, dass die primäre Rinde durch extensives sekundäres Dickenwachstum zerquetscht wird. Dies würde zumindest in diesem Achsenbereich für eine Entstehung von sklerotischen Nestern überwiegend aus den im Vergleich zu Sekretzellen mechanisch viel stärker beanspruchbaren Steinzellen sprechen. In der Markhöhle hingegen treten keine bzw. nur geringe mechanische Belastungen durch den geschlossenen, im Regelfall ausschließlich nach außen hin (zentrifugal) wachsenden Ring aus sekundärem Gewebe auf. Aus diesem Grund können die im Mark ebenfalls in großer Zahl gefundenen sklerotischen Nester hier sowohl aus Sekretzellen als auch aus Steinzellen entstehen.

#### 4.1.2 Äußere primäre Rinde

Das weitaus seltenere Vorkommen der sklerotischen Nester in der äußeren primären Rinde dürfte mit dem Durchgang der Blattspuren durch dieses Gewebe zusammenhängen. Meist sind die sklerotischen Nester in der äußeren primären Rinde sehr groß und rund. Ihre Erscheinungsform bildet in der inneren und äußeren primären Rinde die Umrisse und frühere Position der Blattspuren nach. Durch die an diesen Stellen große Deformation und das Aufrei-

Ben der primären Rinde durch die Blattspuren kommt es hier möglicherweise zu Heilungsprozessen, die sowohl verstärkte Sekretzellenbildung als auch zunehmende Sklerotisierung beinhalten können. Die äußere primäre Rinde ist hier zwar in der Lage große Mengen an parenchymatischem Gewebe durch Zellteilung zu bilden; ein Ausdifferenzieren von sklerotischen Gewebeanteilen in Form von Sklerenchymbändern findet aber nicht statt. Die sklerotischen Nester befinden sich nach dem endgültigen Austritt der Blattspuren an deren Position und werden so ein Teil der äußeren primären Rinde, indem sie die Lücken in der sklerenchymatischen Netzstruktur füllen. Der Durchgang der Blattspuren durch die primären Gewebe führt zu einer starken Zerrung derselben und dem zusätzlichen Auftreten von Sekretzellen (Abb. 4a, b). Dies legt nahe, dass der Weg durch und der Austritt aus der Achse aufgrund der Gewebezerrung und -dehnung einer Art „inneren“ Verletzung gleichkommen kann. Dies gilt besonders, da hier der Zusammenhang sowohl des Peridermrings als auch der äußeren primären Rinde unterbrochen wird und wieder hergestellt werden muss. Ein weiterer Hinweis für die Annahme, dass Sekretzellen und sklerotische Nester in diesem Fall überwiegend durch mechanische Beanspruchung und (dadurch bedingte) interne Verletzungen entstehen, ist die Beobachtung, dass in den durch Zellteilung neu gebildeten parenchymatischen Zonen keine Sekretzellen und sklerotischen Nester auftreten. Es soll allerdings nicht verschwiegen werden, dass Sekretzellen bei vielen Pflanzen außer nach Verletzungen auch als Reaktion auf andere (externe) Stressfaktoren, wie Wassermangel gebildet werden können.

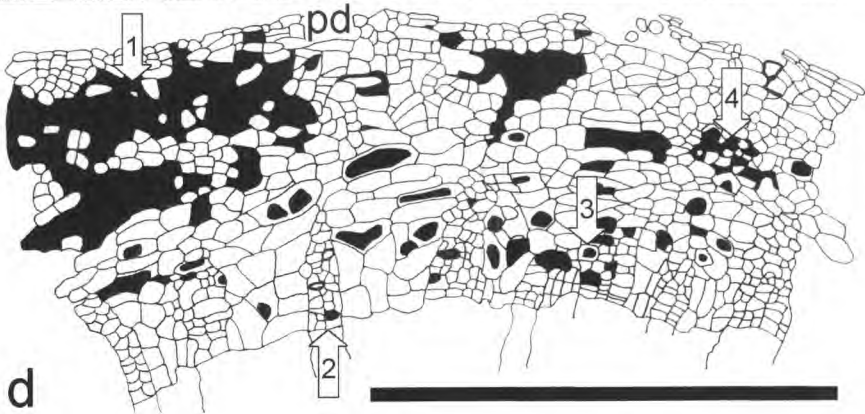
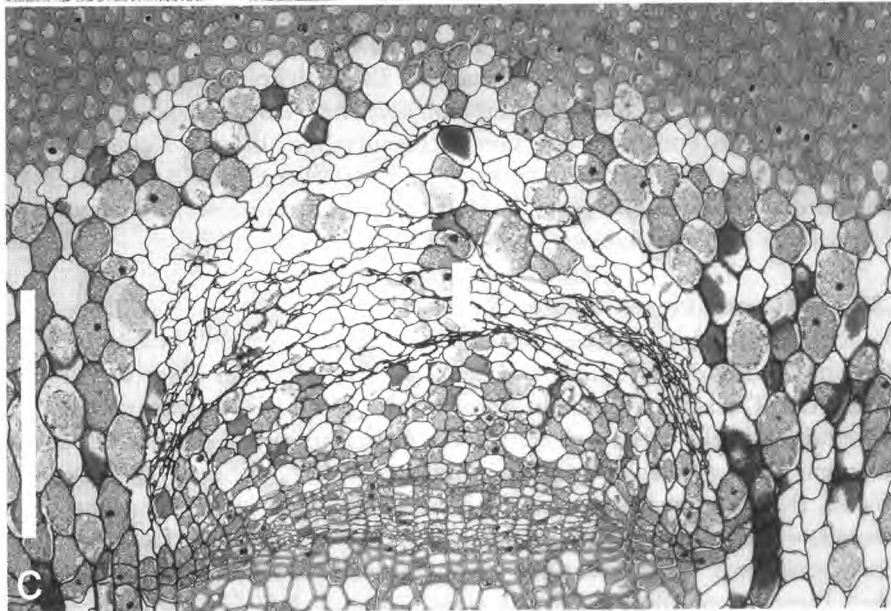
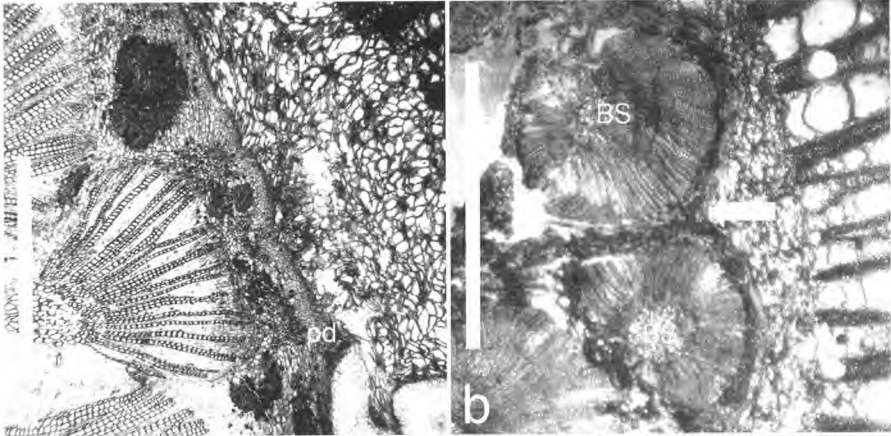
**Abb. 5:** *Lyginopteris oldhamia*. →

(a) Querschnitt der inneren primären Rinde, des Periderms (pd) und einer sehr jungen Blattspur (BS), die gerade den Holzzylinder verlässt. Maßstab = 5 mm.

(b) Querschnitt von Blattspuren (BS) von *L. oldhamia*, die anormales sekundäres Dickenwachstum aufweisen und dabei von einem dunklen Band (Pfeil) umgeben sind. Maßstab = 5 mm.

(c) Querschnitt von *Aristolochia macrophylla*. Das Parenchym wird zwischen den sekundären Geweben (unten) und dem Sklerenchym (oben) zusammengedrückt. Der Pfeil zeigt die Position eines der kollabierten Zellbänder an. Maßstab = 0.2 mm.

(d) Strichzeichnung eines Querschnitts der inneren primären Rinde, des Periderms (pd) sowie des sekundären (Pfeil 2) und primären (Pfeil 4) Phloems von *L. oldhamia*. Pfeil 1 und 3 zeigen exemplarisch die Position eines sklerotischen Verbandes (1) und einer Sekretzelle (3) an. Maßstab = 1 mm.





Sklerotische Nester, die durch das Wachstum sekundärer Gewebe induziert werden, bilden sich außerhalb dieser Gewebe in der Rinde, während die Blattspuren auf ihrem Weg durch die primären Gewebe die entstehenden sklerotischen Nester innen zurücklassen. Ein spezieller Fall ist die häufig zu beobachtende Bildung von großen sklerotischen Nestern beim Abspalten der Blattspurleitbündeln aus dem Holzzylinder (Abb. 5a).

## 4.2 Ungewöhnliche Ausbildung von sekundären Geweben

### 4.2.1 Markhöhle

Laut SCOTT (1923) ist die nach innen gerichtete zentripetale Bildung von sekundärem Xylem bei *L. oldhamia* eine relativ häufig vorkommende Erscheinung. In dem in vorliegender Arbeit beschriebenen Fall handelt es sich um eine infolge einer Gabelung oder einer Verletzung longitudinal gespaltene Achse. Der Holzkörper wird hierbei zweigeteilt. Danach kommt es zur Teilung von parenchymatischen Zellen und der ontogenetisch älteste Schnitt zeigt bereits Anzeichen einer erneuten Schließung der Holzkörper in den beiden entstandenen Teilachsen. Dies entspricht der Geweberegeneration, die bei Versuchen mit rezenten Pflanzen beobachtet wurden (vgl. WILSON & GRANGE 1984). Ähnliche anormale Formen von sekundärem Dickenwachstum innerhalb gespaltener Holzzylinder sind von *Bauhinia japonica* bekannt (HANDA 1937).

### 4.2.2 Zonierung im sekundären Xylem

Die beschriebene Zonierung des Xylems erlaubt mehrere biomechanische Hypothesen. In der jungen, apoxogenetischen Phase kann es durch die Verkleinerung des Tracheiden-Durchmessers und die damit verbundene relative Zunahme des Wandanteils zu einer Erhöhung der Biege- und Torsionssteifigkeit kommen. Dies unterstützt die Interpretation von *L. oldhamia* als kletternde Pflanze. Bei rezenten Lianen sind die jungen Stadien oft recht biege- und torsionssteif, wodurch diese Suchertriebe in der Lage sind, größere Distanzen zwischen geeigneten Trägerstrukturen zu überbrücken. Dies wird bei vielen tropischen Lianen durch die Ausbildung eines dichten, relativ kleinlumigen Xylems erreicht. Umgekehrt kann es in alten Ontogeniestadien von *L. oldhamia* zu einer Vergrößerung des Tracheidenlumens und damit zu einer Abnahme der Biege- und Torsionssteifigkeit kommen. Die Achsen werden dadurch flexibler und können so den Bewegungen der Trägerstrukturen im Wind passiv folgen und sogar unter Umständen das Zusammenbrechen der Trägerstruktur überleben (cf. ROWE & SPECK 1996, SPECK & ROWE 1999, 2001). Außerdem wird durch das größere Tracheidenlumen die Wasserleitungsfähigkeit verbessert. Auch durch artifizielles Induzieren von Verletzungen durch Biegen und Verdrehen kann es bei rezenten Lianen zu einer Veränderung des Lumens von später gebildetem Xylem kommen (cf. FISHER & EWERS 1989). Dies könnte auch einen Teil der beobachteten Variabilität der Tracheiden-Durchmesser bei *L. oldhamia* erklären.

### 4.2.3 Blattspuren

Das bei manchen Präparaten beobachtete sekundäre Dickenwachstum rund um die Blattspuren (Abb. 5b) deformiert die innere primäre Rinde in starkem Maße. Bei den hierbei auftretenden dunklen Bändern, die diese Blattspuren umschließen, kann es sich sowohl um den Zusammenschluss von vielen kleineren sklerotischen Nestern handeln als auch um kollabierte Zellregionen. Solche kollabierten Zellregionen treten auch bei normalem sekundärem Dickenwachstum in der inneren primären Rinde auf, wie das Beispiel der rezenten Liane *A. macrophylla* zeigt (Abb. 5c). Deutlich sichtbar sind die bei *A. macrophylla* mehr oder weniger stark zusammengedrückten Zellen, bei denen teilweise Zellwand auf Zellwand aufliegt, und die Gewebebänder bilden, die in weiteren Stadien zunehmend dicker werden.

### 4.3 Bildung von meristematischen Geweben in der Rindenregion

Möglicherweise hängt die Bildung des Periderms bei *L. oldhamia* eng mit der sekundären Gewebebildung durch das innere Gefäßkambium und dem mechanischen Zustand der äußeren primären Rinde zusammen. Unregelmäßige Zellteilungen im Parenchymgewebe der inneren primären Rinde können jedoch auch nach Verzweigungsprozessen auftreten und könnten somit eine Art Kallusbildung darstellen, d.h. eine Verdickung der primären Rinde als Wundverschluss. Im epidogenetischen, also dem ältesten ontogenetischen Stadium ist das Periderm meist stark ausgebildet und die äußere primäre Rinde ist infolge des sekundären Dickenwachstums, vor allem des Holzes, stark deformiert. Es liegt nahe, dass diese Gewebezerrungen in der äußeren primären Rinde die Bildung von parenchymatischen Zellen durch Zellteilung (Abb. 3c) auslöst. Die äußere primäre Rinde löst sich bei einigen Achsen später ab und das Periderm übernimmt dann die Rolle des Abschlussgewebes (Abb. 3e).

## 5. Schlussfolgerungen

*L. oldhamia* besaß verschiedene in die Wiederherstellung struktureller und mechanischer Eigenschaften der Gewebe involvierte Prozesse, von denen einige an Wundheilmechanismen moderner Pflanzen erinnern. Dazu zählen in geringerem Maße die Ausbildung von Sekretzellen und sklerotischen Nestern, in stärkerem Ausmaße die Kallusbildung durch unregelmäßige Teilung der Parenchymzellen in der äußeren primären Rinde und die Ausbildung eines Periderms. Durch die Peridermbildung wird der infolge des sekundären Dickenwachstums des Holzes bei alten Achsen manchmal zu beobachtende Verlust der äußeren primären Rinde durch ein neues sekundäres Abschlussgewebe ausgeglichen. Besonders typisch sind anatomische Anomalien (wie die angesprochene Holzbildung im Mark von *L. oldhamia*) für rezente lianenförmige Pflanzen, bei denen sie oft eine wichtige Rolle bei der „Heilung“ von verletzten Stämmen spielen (DOBBINS & FISHER 1986). Auch die beobachtete Ausbildung

von anderslumigen Xylem stellt möglicherweise eine Wundheilreaktion dar. *L. oldhamia* war nicht in der Lage war die Sklerenchymfasern in Form und Position so nachzubilden, dass sich eine völlige Wiederherstellung der mechanischen Eigenschaften der äußeren primären Rinde ergab, wie es für die Selbstreparatur des Sklerenchymrings in *A. macrophylla* zumindest in jüngeren Ontogeniestadien typisch ist (SPECK et al. 2004). *L. oldhamia* verfügte dennoch über recht effiziente Mechanismen interne „Verletzungen“ zu reparieren. Nur so war es wohl möglich den durch eine spreizklimmende bis lianenartige Wuchsform hervorgerufenen mechanischen Beanspruchungen zu genügen.

**Danksagung:** Die vorliegende Arbeit wurde durch den Professor-Friedrich-Kiefer-Fonds des BLNN unterstützt, wofür wir an dieser Stelle herzlich danken. Ein besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Fink und der Arbeitsgruppe des Forstbotanischen Instituts in Freiburg für die Erstellung von Dünnschnitten von *A. macrophylla*.

## Literatur

- ANDREWS, H.N. (1961): Studies in paleobotany - 487 S., Wiley & Sons, New York.
- BECK, C.B. & STEIN, W.E. (1987): *Galtiera bostonensis*, gen. et sp. nov., a protostelic calamopityacean from the New Albany Shale of Kentucky. – Can. J. Bot. 65, 348-361.
- BERTRAM, U. (1989): Untersuchungen an Coal Balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Berücksichtigung der Gattungen *Hetrangium*, *Lyginopteris* und *Microspermopteris*. - Palaeontographica B 214, 125-144.
- BLANC-LOUVEL, C. (1966): Étude comparée des tiges et des pétioles d' une Ptéridospermée du Carbonifère du genre *Lyginopteris* POTONIÉ. - Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.Paris, Sér.C.Sci.Terre, 18, 1-103.
- DOBBINS, D.R. & FISHER, J.B. (1986): Wound responses in girdled stems of lianas. - Bot. Gaz. 147, 278-289.
- FISHER, J.B. & EWERS, F.W. (1989): Wound healing in stems of lianas after twisting and girdling injuries. – Bot. Gaz. 150, 251-265.
- GALTIER, J. (1986): Morphologie végétative des Progymnospermes et Ptéridospermales du Paléozoïque. - In: L'Arbre, 1<sup>er</sup> colloque international sur l'arbre, Montpellier 9-14 Sept. 1985, Naturalia Monspelienis, n° h.s., 495-505.
- GALTIER, J. (1988): Morphology and phylogenetic relationships of early pteridosperms. - In: Origin and evolution of Gymnosperms (Hrsg. C.B. Beck), S. 135-176, Columbia University Press, New York.
- GALTIER, J. (1997): Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe. - Rev. Palaeobot. Palynol. 95, 51-72.
- HANDA, T. (1937): Anomalous growth in *Bauhinia japonica* Maxim. - Jap. J. Bot. 9, 37-53.
- HATCHER, P.G., LYONS, C., THOMSON, C.L., BROWN, F.W. & MACIEL, G.E. (1982): Organic matter in a coal ball: peat or coal. - Science 217, 831-833.
- HOOKE, J.D. & BINNEY, W.W. (1855): On the structure of certain limestone nodules enclosed in seams of bituminous coal, with a description of some trigonocarbons contained in them. - Phil. Trans. R. Soc. B 145, 149-156.
- HOTTON, C.L. & STEIN, W.E. (1994): An ontogenetic model for the Mississippian seed plant family Calamopityaceae. - Int. J. Plant. Sci, 155, 119-142.
- JENNINGS, J.R. (1976): The Morphology and Relationships of *Rbodea*, *Telangium*, *Telangiopsis*, and *Heterangium*. - American Journal of Botany, 63, 1119-1133.
- Lexikon der Biologie (1999-2004). 15 Bände. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- MÄGDEFRAU, K. (1968): Paläobiologie der Pflanzen. Fischer, Jena, 549pp.

- MASSETER, T., SPECK, T. & ROWE, N.P. (submitted): Ontogenetic reconstruction of the Carboniferous seed plant *Lyginopteris oldhamia*. – Int. J. Plant Sci.
- PHILLIPS, T.L. (1981): Stratigraphic occurrences and vegetational patterns of Pennsylvanian pteridosperms in Euramerican coal swamps. – Rev. Palaeobot. Palynol. 32, 5-26.
- POTONIÉ, H. (1899): Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen. – 402 S., Bornträger, Berlin.
- RESTALLACK, G.J. & DILCHER, D.L. (1988): Reconstructions of selected tree ferns. – Ann. Missouri Bot. Gard. 75, 1010-1057.
- ROWE, N.P. & SPECK, T. (1996): Biomechanical analysis of the ontogeny and growth habit of the tropical liana *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae). – Int. J. Plant. Sci. 157, 406-517.
- ROWE, N.P. (2000): The insides and outsides of plants: the long and chequered evolution of secondary growth. – In: Plant Biomechanics 2000, Proceedings of the 3<sup>rd</sup> Plant biomechanics conference (Hrsg.: H.-C. SPATZ & T. SPECK), Georg-Thieme Verlag, 129-140.
- ROWE, N.P. & SPECK, T. (2004): Hydraulics and mechanics of plants (2004): novelty, innovation and evolution. – In: The Evolution of Plant Physiology (Hrsg.: A.R. HEMSLEY & I. POOLE), Academic Press, London, 301 – 329.
- SCOTT, A.C. & REX, G. (1985): The formation and significance of Carboniferous coal balls. – Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 311, 123-137.
- SCOTT, A.C., MATTEY, D.P. & HOWARD, R. (1996): New data on the formation of Carboniferous coal balls. – Rev. Palaeobot. Palynol. 93, 317-331.
- SCOTT, D.H. (1923): Studies in Fossil Botany II. – 446 S., A & C. Black., L.T.D., London.
- SPECK, T., ROWE, N.P. & VOGELLEHNER, D. (1992): Growth habits in plants and their correlation with stem's functional anatomy and biomechanics. 2: Fossil plants with secondary growth. – In: Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Cinquième séminaire interne, 167-177, Paris.
- SPECK, T. (1994): A biomechanical method to distinguish between self-supporting and non self-supporting fossil plants. – Rev. Palaeobot. Palynol. 81, 65-82.
- SPECK, T. & ROWE, N.P. (1999): A quantitative approach for analytically defining size, growth form and habit in living and fossil plants. – In: The evolution of Plant Architecture (Hrsg.: M.H. KURMANN & A.R. HEMSLEY), 447-479, Kew.
- SPECK, T. & ROWE, N.P. (2001): Die Wuchsform „Liane“ – strukturelle Voraussetzungen für eine erfolgreiche Einnischung als Kletterpflanze. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. 17/4, 875-893
- SPECK, T., MASSETER, T., PRÜM, B., SPECK, O. & LUCHSINGER, R. (2004): Smart materials: light-weight structures with variable stiffness and self-repair mechanisms. – In: Fortschritt-Berichte VDI, Reihe15 Umwelttechnik, 249 (Hrsg.: I. BOBLAN & R. BANNASCH), 315- 321, VDI Verlag GmbH, Düsseldorf.
- STEWART, W.N. & ROTHWELL, G.W. (1993): Paleobotany and the evolution of plants. 2. Aufl. – 521 S., Cambridge University Press, Cambridge.
- WILLIAMSON, W.C. (1873): On the organisation of the fossil plants of the Coal measures Part 4: *Dictyoxylon*, *Lyginodendron* and *Heterangium*. – Phil. Trans. R. Soc. Lond. A 163, 377-408.
- WILLIAMSON, W.C. (1890): On the organisation of the fossil plants of the Coal measures Part 17: *Lyginodendron oldhamium* and *Rachiopteris aspera*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. A 181, 89-106.
- WILLIAMSON, W.C. (1895): On the organisation of the fossil plants of the Coal measures Part 3: *Lyginodendron* and *Heterangium*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 186, 704-779.
- WILSON, J.W. & GRANGE, R.I. (1984): Regeneration of tissues in wounded stems: a quantitative study. – Ann. Bot. 53, 515-525.
- ZIMMERMANN, W. (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. – 452 S., Fischer, Jena.
- ZIMMERMANN, W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. – 2. Aufl., 777 S., Fischer, Stuttgart.

(Am 12. Oktober 2004 bei der Schriftleitung eingegangen.)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [NF\\_18\\_3](#)

Autor(en)/Author(s): Rowe Nicolas P., Speck Thomas

Artikel/Article: [Adaptive Gewebebildung im Verlauf der Ontogenie in Achsen der karbonischen Samenpflanze Lyginopteris oldhamia 71-89](#)