©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Anselm Krumbiegel und Arndt Kästner

Sekundäres Dickenwachstum von Sproß und Wurzel bei annuellen Dicotylen

Franz Krendl

Chromosomenzahlen und geographische Verbreitung in der Gattung *Galium* (Sect. *Leptogalium* – *Rubiaceae*)

OÖLM LINZ
+XOM4137206

herausgegeben von
Wilfried Morawetz

Österreichische Akademie der Wissenschaften
Wien 1993

Photographie am Titelblatt von Wilfried MORAWETZ: Annuellenflur mit Klatsch-Mohn *(Papaver rhoeas)* und Kornblumen *(Centaurea cyanus)*. Nahe bei Gerasdorf nördlich von Wien.

Anselm KRUMBIEGEL and Arndt KÄSTNER: Secondary growth of shoot and root in annual Dicotyledones Franz KRENDL: Chromosome numbers and geographic distribution in the genus *Galium* (Sect. *Leptogalium* - *Rubiaceae*)

ISBN 3-7001-2116-4, Biosystematics and Ecology Series No. 4, Austrian Academy of Sciences Press; edited by Wilfried Morawetz, Research Centre for Biosystematics and Ecology, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria

---

Anselm KRUMBIEGEL und Arndt KÄSTNER: Sekundäres Dickenwachstum von Sproß und Wurzel bei annuellen Dicotlylen. Franz KRENDL: Chromosomenzahlen und geographische Verbreitung in der Gattung *Galium* (Sect. *Leptogalium* - *Rubiaceae*)

ISBN 3-7001-2116-4, Biosystematics and Ecology Series No. 4, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; herausgegeben von Wilfried Morawetz, Forschungsstelle für Biosystematik und Ökologie, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria.

Anschriften der Verfasser:
Prof. Dr. Arndt KÄSTNER, Institut für landwirtschaftliche Forschung und Untersuchung, Merseburger Str. 41 Halle/ Saale, D-06112, BRD.
Dr. Anselm KRUMBIEGL, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Hallesche Str. 22, D-06246, Bad Lauchstädt, BRD;
Dr. Franz KRENDL, Wörthgasse 260/2/3/13, A-2500 Baden, Österreich.

Frau Karin WINDSTEIG wird für die sorgfältigen Schreib- und Korrekturarbeiten und ihre Hilfe bei der Erstellung des Layouts gedankt.

© 1993 Austrian Academy of Sciences

I 93125/4
O.Ö. LANDESMUSEUM
BIBLIOTHEK
Inv.-Nr. 983/1994

Printed in Austria by A. Riegelnik

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Inhalt

Seite

A. Krumbiegel und A. Kästner: Sekundäres Dickenwachstum von Sproß und Wurzel bei anuellen Dicotylen

Einleitung 1

Material und Methode 2

Bemerkungen zur Wuchsform 3

Anatomische Termini 4

Anatomie der Sproßachse 12

Anatomie der Wurzel 20

Systematisierung der anatomischen Typen 23

Diskussion 28

Zusammenfassung 44

Literatur 45

F. Krendl: Chromosomenzahlen und geographische Verbreitung in der Gattung *Galium* (Sect. *Leptogalium* - *Rubiaceae*)

Einleitung 51

Material, Methoden und allgemeine karyologische Hinweise 52

Ergebnisse und Diskussion 53

Galium rubrum - Gruppe 53

Galium pusillum - Gruppe 58

Galium saxatile - Gruppe 101

Galium baldense - Gruppe 103

Zusammenfassung 106

Literatur 109

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

© Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Sekundäres Dickenwachstum von Sproß und Wurzel bei anuellen Dicotylen

Anselm KRUMBIEGEL und Arndt KÄSTNER

Einleitung

Bei der Vielzahl anatomischer Untersuchungen an Achsenorganen ist es verwunderlich, daß den annuellen Arten eine zumeist nur geringe Aufmerksamkeit gewidmet wurde. Die damit weiterhin bestehende Lücke ist um so bedauerlicher, als vermutet werden muß, daß der anatomische Bau der Sproßachsen und Wurzeln von annuellen Verwandtschaftsgruppen bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterliegt, die mit der systematischen Stellung und Kurzlebigkeit dieser Lebensformgruppe in Einklang steht. Aus ihnen ergeben sich Aufschlüsse über die Mannigfaltigkeit von Sippendifferenzierungen, wie z.B. aus der Analyse der Verwandtschaftskreise von *Carlina* und *Teucrium* sowie der Bedeutung anatomischer Merkmalsbildungen für Systematik und Evolutionsforschung hervorgeht (KÄSTNER 1966, 1978, MEUSEL & KÄSTNER 1990). Ebenso wurde z.B. von CARLQUIST (1988) zu Fragen über verschiedene ausdauernde Arten auf der Grundlage holzanatomischer Strukturen Stellung bezogen.

Die Kenntnisse über die Anatomie annueller Arten sind bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch sehr unvollkommen. Eine erfolgversprechende Arbeit wurde dadurch als möglich angesehen, daß eine größere Anzahl von Arten aus möglichst verschiedenen Verwandtschaftskreisen vergleichend untersucht wird. Die vorliegende Arbeit basiert deswegen auf einem repräsentativen Querschnitt kurzlebiger Arten der zentralmitteleuropäischen Flora.

Das Ziel der Arbeit ist es, einen möglichst genauen Überblick über die Vielfalt der anatomischen Strukturen der Achsenorgane (Sproß

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und Wurzel) zu erhalten. Dabei wird das Hauptaugenmerk auf die Ausbildung des Zentralzylinders gelegt. Aufgrund des Umfangs und der in der Literatur oftmals verschieden aufgefaßten anatomischen Begriffe werden einige wichtige terminologische Fragen den Untersuchungsergebnissen vorangestellt, um Unschärfen in den Aussagen zu vermeiden.

Überdies soll durch die anatomischen Analysen in Bezug auf die jeweilige Morphologie und Ökologie ein möglichst umfassendes Bild eines weitgehend geschlossenen Lebensformkreises entworfen werden. Dies ergibt auch einen weitergehenden Vergleich mit bisher bekannten Vorstellungen über die Formen des sekundären Dickenwachstums (ESAU 1943, TROLL & RAUH 1950, KAUSSMANN 1963, DENFFER 1978, KAUSSMANN & SCHIEWER 1989).

Aus der Gesamtsicht lassen sich Überlegungen zu möglichen Evolutionsmechanismen erörtern. Aufgrund prinzipieller Ähnlichkeit der Sproßquerschnitte annueller und perennierender Arten ergibt sich zugleich die Frage nach einer Beziehung zwischen holzigem und krautigem Wuchs.

Die Differenzierungen, die sich aus dem primären Bau der Rinde ergeben, werden nicht berücksichtigt. Dies erfordert noch weitergehende spezielle Untersuchungen. Berücksichtigt werden lediglich der Umfang und die Verteilung des extraxylären Festigungsgewebes, dabei speziell des Sklerenchyms. Dabei wird von einer mehr oder weniger offensichtlichen quantitativen Abhängigkeit zwischen extraxylärem Festigungs- und Xylemgewebe hinsichtlich der Stützfunktion ausgegangen.

In diesem Zusammenhang wird allerdings auch auf das terminologische Problem der Endodermis hingewiesen, da eine enge topographische Beziehung dieser Rindenschicht zum extraxylären Sklerenchym sowie zu den Begriffen "Perizykel" und "Perikambium" besteht.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an 107 sommer- und winterannuellen Arten durchgeführt. Der größte Teil des Untersuchungsmaterials stammt von natürlichen, vorwiegend Acker- oder ackernahen Standorten. Seltene Arten wurden darüber hinaus in Kultur gezogen. Das in

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at

siebzigprozentigem Alkohol konservierte Material wurde mittels Hand- und z.T. Mikrotomschnitten aufbereitet. Die Schnitte wurden einer Hämalaunfärbung und Safraningegenfärbung untergezogen. Untersucht wurden apikale, mediale und basale Sproßabschnitte der ausdifferenzierten Sproßachse. Die Wurzeln wurden an proximalen Abschnitten untersucht. Die berücksichtigten Arten (jeweils Anzahl in Klammern) gehören zu folgenden Familien: *Ranunculaceae* (6), *Papaveraceae* (3), *Fumariaceae* (1), *Urticaceae* (1), *Caryophyllaceae* (8), *Amaranthaceae* (2), *Chenopodiaceae* (4), *Portulacaceae* (1), *Polygonaceae* (4), *Violaceae* (1), *Brassicaceae* (14), *Euphorbiaceae* (5), *Primulaceae* (2), *Rosaceae* (1), *Fabaceae* (6), *Oxalidaceae* (2), *Geraniaceae* (3), *Zygophyllaceae* (1), *Apiaceae* (2), *Rubiaceae* (2), *Valerianaceae* (3), *Boraginaceae* (3), *Solanaceae* (3), *Scrophulariaceae* (11), *Lamiaceae* (4), *Asteraceae* (14).

Bemerkungen zur Wuchsform

Die Annuellen sind niedrige, krautige Pflanzen. Das Wuchsformbild, welches zumeist durch wenige basi-, akro- und basiakrotone Aufzweigungen ausgezeichnet ist, ist genetisch auf Kurzlebigkeit fixiert. Die Wachstums- und Entwicklungsperiode kann nicht verlängert werden, selbst wenn entsprechende Bedingungen gewährleistet sind, die während des Entwicklungszyklus als optimal wirken. Potentiell steht die Entwicklung in Einklang mit dem als "High-risk-Strategie" zu bezeichnenden Lebenszyklus der Annuellen. Die Breite des Wuchsformenspektrums (vgl. KÄSTNER et al. 1987) kann man auf die im übertragenen Sinne von HALLÉ et al. (1978) aufgestellten "Architekturmodelle" zurückführen. Sie kommen in der unterschiedlichen räumlichen Entfaltung des Sproßachsensystems zum Ausdruck. Entsprechend der Wuchsrichtung und dem Aufbau des Verzeigungssystems werden nach KÄSTNER et al. (1978) folgende Wuchstypen unterschieden: 1. Wuchsrichtung der Primärachse: aufrecht, niederliegend, niederliegend-aufsteigend, niedergebogen, klimmend, rankend, windend, spreizklimmend; 2. Verzweigungssystem: locker, dicht, rutenförmig, buschig, polsterartig, büschelförmig, rasig.

Neben den zwischenartlichen Unterschieden im Verzweigungssystem ist innerhalb der Art immer mit einer erheblichen phänotypischen Pla-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

stizität zu rechnen: Primärsproß mit basitoner und akrotoner Verzweigung, Primärsproß mit basitoner Verzweigung, Primärsproß unverzweigt. Der Grad der Einschränkung des Sproßsystems ist Spiegelbild der ökologischen Bedingungen, in dem die plastische Wirkung auf das Individuum betreffs der erfolgreichen Beendigung des Lebenszyklus zum Ausdruck kommt. Nach der ontogenetischen Entwicklung im Jahresverlauf entsprechen die Wuchstypen zugleich bestimmten phänotypischen Mustern.

Wenn vorerst nur einige wenige annuelle Arten unter zumeist mor phologischen Aspekten genauer untersucht wurden (MAHN et al. 1987, GROLL & MAHN 1988, MUSLEMANIE 1988, KRUMBIEGEL & KÄSTNER 1988, GRÖGER 1989, UTWAL 1989) zeigt dies, wie wichtig weiterführende Analysen und die Bearbeitung dieser Thematik sind. Durch gezielte anatomische Untersuchungen erweitern sich die Kenntnisse über die organismische Strukturvielfalt.

Anatomische Termini

Für die genauere Charakterisierung der Sproßanatomie müssen zunächst jene Begriffe näher erörtert werden, die für eine möglichst präzise Kennzeichnung des anatomischen Baus von Wichtigkeit sind. Als günstig erweist sich dabei, daß bei den Annuellen in der Regel die anatomische Differenzierung der Achsenstrukturen Rinde, Zentralzylinder, Mark und kambiales Gewebe gut überschaubar ist.

Endodermis und Stärkescheide

In der Auseinandersetzung mit den anatomischen Strukturen nehmen beide Gewebesschichten in der Literatur von Beginn der Pflanzenanatomie an einen breiten Raum ein (VAN TIEGHEM 1882, STRASBURGER 1891, MEYER 1917). Nach dem gegenwärtigen Verständnis (ESAU 1969) ist die Endodermis eine physiologische Scheide, die durch spezifische chemische Reaktionen an der Peripherie des Leitgewebes strukturell mehr oder weniger deutlich auffällt. Die Stärkescheide wird als eine Erscheinungsform der Endodermis bezeichnet (vgl. METCALFE & CHALK 1950). KAUSSMANN (1963) unterscheidet aber deutlich zwischen einer Endodermis s.str. als Zellschicht mit Casparyschen Streifen sowie deutlichen Wandauflagerungen einerseits

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

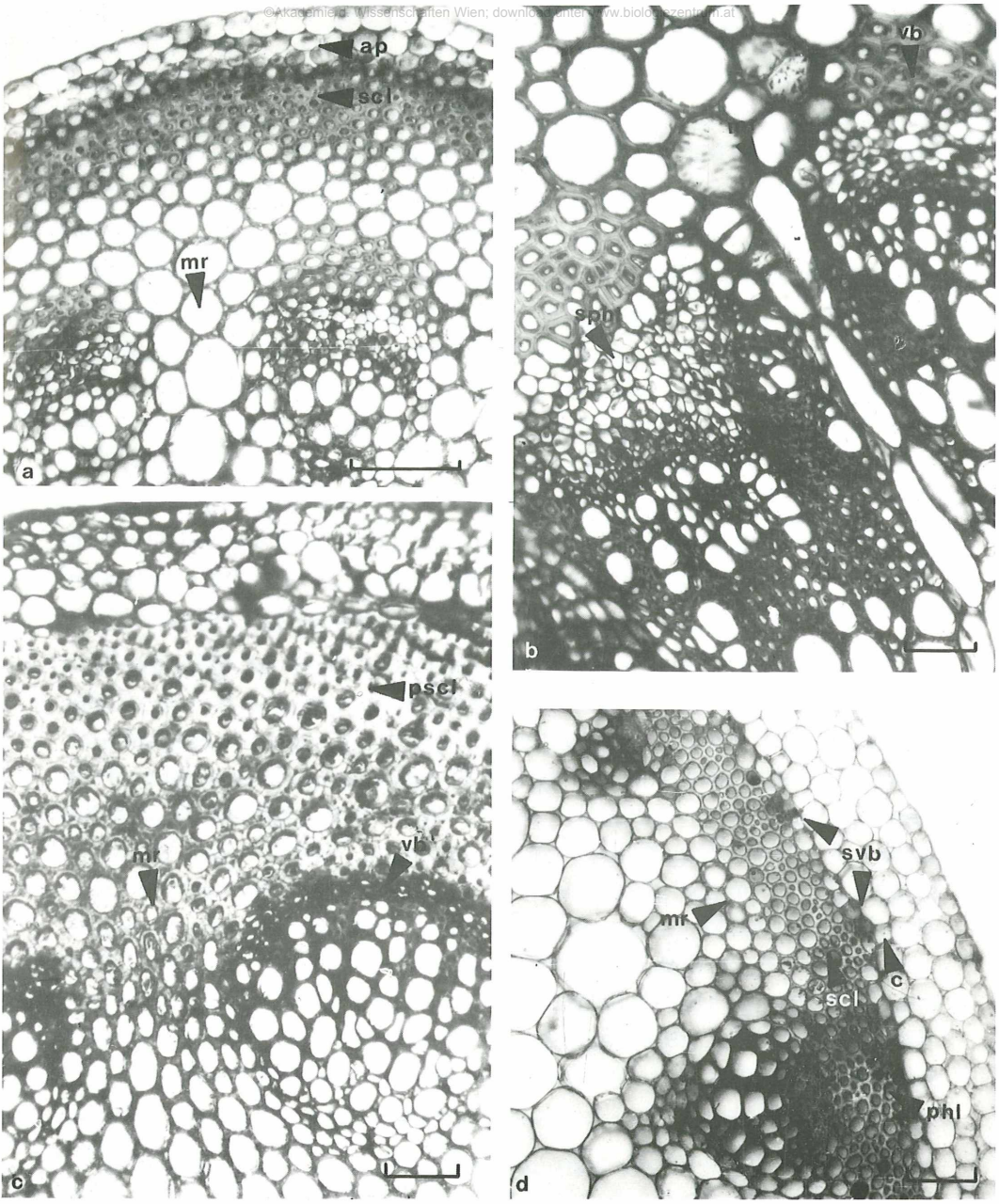

Abb. 1. Sproßquerschnitte. a) *Papaver hybridum*. Leitbündel durch Markstrahlen (mr) voneinander getrennt. Kleinzelliger Sklerenchymring (scl) grenzt an das Assimilationsparenchym (ap) an. Peripheres Markstrahlgewebe sklerifiziert. Sekundärzuwachs auf Leitbündel beschränkt. b) *Papaver rhoeas*. Markstrahlzellen radial stark gedehnt (mr). Zwischen den Leitbündeln (vb) keine Zellteilungen. Außer sekundärem Phloem (sphl) gesamtes Gewebe verholzt. c) *Agrostemma githago*. Primärer Sklerenchymring (pscl) bis in Markstrahlbereich (mr) ausgedehnt. Sekundärer Zuwachs nur bei den Leitbündeln (vb). d) *Arnoseris minima*. Interfaszikuläres Gewebe als Sklerenchym (scl) z.T. bis an die innerste Rindenschicht (c) verholzt. Daran angrenzend sekundäres, nicht ausdifferenziertes Leitbündel (svb) zwischen den primären Leitbündeln (pvb). Geschlossener Sklerenchymring aus verholztem Phloem (phl) und Markstrahlgewebe (mr). - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und Stärkescheiden andererseits, denen diese Merkmale fehlen. Von ihm wurde deshalb unter Verweis auf VAN FLEET (1950) und ESAU (1953) für Stärkescheiden der Begriff "endodermoide Schicht" vorgeschlagen.

Insgesamt sind die Schwierigkeiten, die mit dem Nachweis und einer genauen Bezeichnung der innersten Rindenschicht verbunden sind, nicht zu unterschätzen. Bereits die Begründung der Stelärtheorie durch VAN TIEGHEM (1882) und die Zusammenfassung einer ganzen Reihe von Gewebestrukturen unter dem Begriff "Endodermis" regten zahlreiche Untersuchungen an, die sich mit der Aufklärung des Endodermisproblems befaßten. Der Endodermisbegriff erlangte durch die Stelärtheorie besondere Bedeutung, da der Zentralzylinder (gleichbedeutend mit Stele) durch die Endodermis an dessen Peripherie topographisch begrenzt wird.

Wenn dem Konzept der Stelärtheorie somit entsprochen werden soll, ist der Nachweis einer solchen Endodermis s.l. in jedem Fall erforderlich. Aus diesem Grund wurde vielfach die innerste Rindenschicht als Endodermis angesprochen (Endodermis s.l.), was ihrem histologischen Charakter nicht in allen Fällen entspricht. Bereits STRASBURGER (1891) faßte den Endodermisbegriff wieder in einem engeren Sinn auf. Für die innerste Rindenschicht schlug er den Begriff "Phloeoterma" vor, was dem histologischen Charakter stärker Rechnung trägt als die rein topographische Verwendung des Terminus. RAJKOWSKI (1934) umfaßt mit dem Begriff "Phloeoterma" folgende von ihm unterschiedene Ausbildungsformen der innersten Rindenschicht: Endodermis mit Casparyschen Streifen, Endodermis mit suberinisierten Wänden, Stärke-, Parenchym- und Kristallscheiden.

Im histologischen Sinne sind Endodermen aus lückenlos aneinandergrenzenden Zellen bestehende einschichtige Scheiden, die wenigsten in der Jugend den Casparyschen Streifen besitzen (vgl. DE BARY 1877, MEYER 1917, GUTTENBERG 1943). Insgesamt treten Endodermen s.str. in Wurzeln und Rhizomen sowie Sprossen Niederer Gefäßpflanzen wesentlich häufiger als in oberirdischen Organen Höherer Pflanzen auf, wo eher Stärkescheiden ausgebildet sind (vgl. FISCHER 1900, GUTTENBERG 1943, FAHN 1990). Der Begriff "Stärkescheide" stammt ursprünglich von SACHS. DE BARY kennzeichnet die Stärkescheide in der Form, daß sie der Endodermis hinsichtlich der Zellanordnung nicht

aber der Wandstruktur gleicht. Allerdings schreibt WARDEN (1935) zu *Senecio vulgaris*, daß in älteren Sprossen die Stärke in den Zellen verschwindet und diese Casparysche Streifen entwickeln.

Die Charakterisierung der Begriffe "Endodermis" und "Stärkescheide" nach ESAU (1969) erscheint grundsätzlich sinnvoll. Es besteht jedoch ein gewisser Nachteil darin, daß der Begriff "Endodermis" Vorstellungen von der typischen Endodermisstruktur der Wurzel auslöst, die in dieser Form im Sproß nur selten ausgebildet ist. Darum sollte der Bezeichnung "innerste Rinderschicht" der Vorzug gegeben werden und deren Bau im konkreten Fall beschrieben werden. Stimmt er mit Begriffsinhalten bekannter Termini (z.B. Stärkescheide) überein, können diese verwendet werden.

Perikambium, Perizykel und extraxyläres Sklerenchym

Das Perikambium bezeichnet VAN TIEGHEM (1882) als Zone zwischen der Endodermis und dem Phloem im reifen primären Stengel der Dicotylen. Lange Zeit wurde der Perizykelbegriff sehr unterschiedlich verwendet und ist auch in der gegenwärtigen Literatur nicht eindeutig geklärt. Infolgedessen sind die Darstellungen und Bezeichnungen der peripheren Region des Leitgewebes teils sehr verwirrend und mißdeutig (vgl. MOROT 1885, PFEIFFER 1926). Erst BLYTH (1958) hat sich gründlich mit der Problematik auseinandergesetzt. Aufgrund der Tatsache, daß es weder eine klare Definition des Perizykels gab noch generelle Einigkeit darüber bestand, was für Gewebe mit dem Begriff gemeint ist, bezeichnen METCALFE & CHALK (1950) den Perizykel als die Schicht des Stengels, die sich zwischen der innersten Rindenschicht und den äußeren Phloemteilen befindet und in der mechanische Elemente ausgebildet sind.

Im Ergebnis der von BLYTH (1958) vorgenommenen Vereinheitlichung unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Ontogenese von Fasern im peripheren Leitgewebebereich ist es besser, von "extraxylären Fasern" zu sprechen. Dieser Begriff umfaßt: 1. Gewebe unmittelbar phloematischen Ursprungs, z.B. bei *Ricinus*; 2. mit dem Phloem unmittelbar assoziiertes Gewebe, z.B. bei *Pelargonium*; 3. völlig vom Phloem getrenntes Gewebe, z.B. bei *Cucurbita*. Die differenzierte Betrachtung unterstreicht die Bedeutung des sogenannten Perizykels für die Systematik bei der Gattungs- und Familiencharakteristik (vgl. SOLEREDER

1899). SOLEREDER hat aber bereits auf die Heterogenität des den Perizykel bildenden Gewebes hingewiesen (isolierte Bastfasern, Bastfaserring primären Ursprungs, Bastfaserringe sekundären Ursprungs aus primären Bastfasergruppen mit sekundär sklerifiziertem Perizykelparenchym).

Nach der Obliteration der primären Siebelemente stellen die sklerifizierten Phloemzellen keine eigenständige Perizykelschicht dar, so daß der Perizykelbegriff insgesamt überflüssig ist (KAUSSMANN 1963).

Bereits GUTTENBERG (1943) unterschied zwischen Perikambium und Perizykel, indem er das Perikambium als das jugendliche, teilungsfähige Gewebe bezeichnet und den Perizykel als eine hohlzylindrische Gewebemasse charakterisiert, die insbesondere in Sprossen auftretend aus dem Perikambium hervorgegangen ist. Zugleich wird auf den Zusammenhang zwischen Endodermis und Perikambium hingewiesen. Bei Familien, die meist eine Endodermis und ein Perikambium besitzen (z.B. *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*), gibt es Vertreter, denen sowohl eine Endodermis als auch ein Perikambium fehlen und die dann eine Stärkescheide ausgebildet haben. Ein echter Perizykel (totale Sklerifizierung eines mehrschichtigen Perikambiums) kommt nach GUTTENBERG (1943) bei *Geraniaceae, Polygonaceae* und *Caryophyllaceae* vor. Gleichzeitig wird auf den Zusammenhang zwischen sproßbürtiger Bewurzelung und dem Vorhandensein eines Perikambiums sowie auf die Entstehung von sekundären Leitbündeln aus Abkömmlingen des Perikambiums (*Chenopodiaceae, Amaranthaceae*) hingewiesen (vgl. JÖSTING 1902). Als besondere subendodermales Gewebe beschreibt MYLIUS (1913) das Polyderm, das bei vielen Vertretern der *Rosaceae* vorkommt und nach Art der Korkbildung das zentrifugal liegende Gewebe absprengt. Diese teilungsfähige Gewebeschicht liegt zwischen innerster Rindenschicht und Zentralzylinder.

Bei der Bewertung des sklerifizierten Gewebes, welches das Leitgewebe als mehr oder weniger geschlossener Ring umgibt, sollte dem Vorschlag von BLYTH (1958) gefolgt werden. Grundsätzlich ist von extraxylärem Sklerenchym zu sprechen. Der Begriff "Perizykel" hält der genauen Prüfung auf Grund der unterschiedlichen Herkunft des Gewebes nicht stand (vgl. METCALFE & CHALK 1950). Extraxyläres Sklerenchym sind z.B. die Phloemkappen, die aus verholzendem meist primärem und später sekundärem Phloemparenchym entstehen (z.B.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bei *Asteraceae, Brassicaceae*), unabhängig vom Phloem auftretende oder an dieses angrenzende Sklerenchymringe (*Caryophyllaceae*, *Papaveraceae*, *Geraniaceae*) und rindenständige Sklerenchymstränge (verschiedene *Polygonaceae*-Arten).

Die Unterscheidung zwischen der Rinde und dem Zentralzylinder ist bei den in vorliegender Arbeit untersuchten Arten nur in Ausnahmefällen nicht mit Bestimmtheit möglich. Dies ist dann der Fall, wenn die Leitbündel auch sekundär durch parenchymatische Markstrahlen getrennt sind (z.B. *Fumaria*). Ansonsten ist eine Unterscheidungsmöglichkeit zwischen Rinden und Zentralzylinder durch Gewebeunterschiede eindeutiger, als wenn eine oft willkürlich und künstlich gezogene Grenze für die Trennung konstruiert wird (BLYTH 1958). NAPP-ZINN (1955) führt dazu aus, daß "die Stelärtheorie in ihrer verfeinerten Form an der Überschätzung eines Einzelmerkmales, eben der Endodermis", leidet. Es sei daher sinnvoll, die Stelärtheorie auf die von TROLL (1948) gegebene Formulierung zu reduzieren, wonach die Sproßachsen und Wurzeln Höherer Pflanzen aus Epidermis (bzw. Rhizodermis), Rinde und Zentralzylinder bestehen. Für den Perizykel-Begriff ergibt sich, daß er für die anatomische Beschreibung der Sproßachse vollständig überflüssig ist. Von einem Perikambium im Sproß kann lediglich im Zusammenhang mit dem anomalen Dickenwachstum der *Amaranthaceae* und *Chenopodiaceae* gesprochen werden, denn nur dort kommt ein mit dem Perikambium der Wurzel vergleichbares, im Dienste des sekundären Dickenwachstums stehendes Gewebe vor.

Mark, Markstrahlen und Strahlen

Das Mark ist jenes Gewebe, welches durch den Leitgewerbering an seiner Peripherie begrenzt ist. Unterbrechungen des Leitgeweberinges sind von parenchymatischen Zellen ausgefüllt. Diese verbinden als Markstrahlen das Mark mit der primären Rinde.

Im topographischen und ontogenetischen Sinn wird der Begriff "Markstrahl" jedoch von verschiedenen Autoren aus unserer Sicht unkorrekt verwendet (KAUSSMANN 1963, DENFFER 1978, KAUSSMANN & SCHIEWER 1989). Eine schärfere begriffliche Trennung scheint daher in jedem Fall erforderlich zu sein, wie sie z.B. auch von METCALFE & CHALK (1950) und ESAU (1969) vorgenommen wird. Ungenauigkei-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

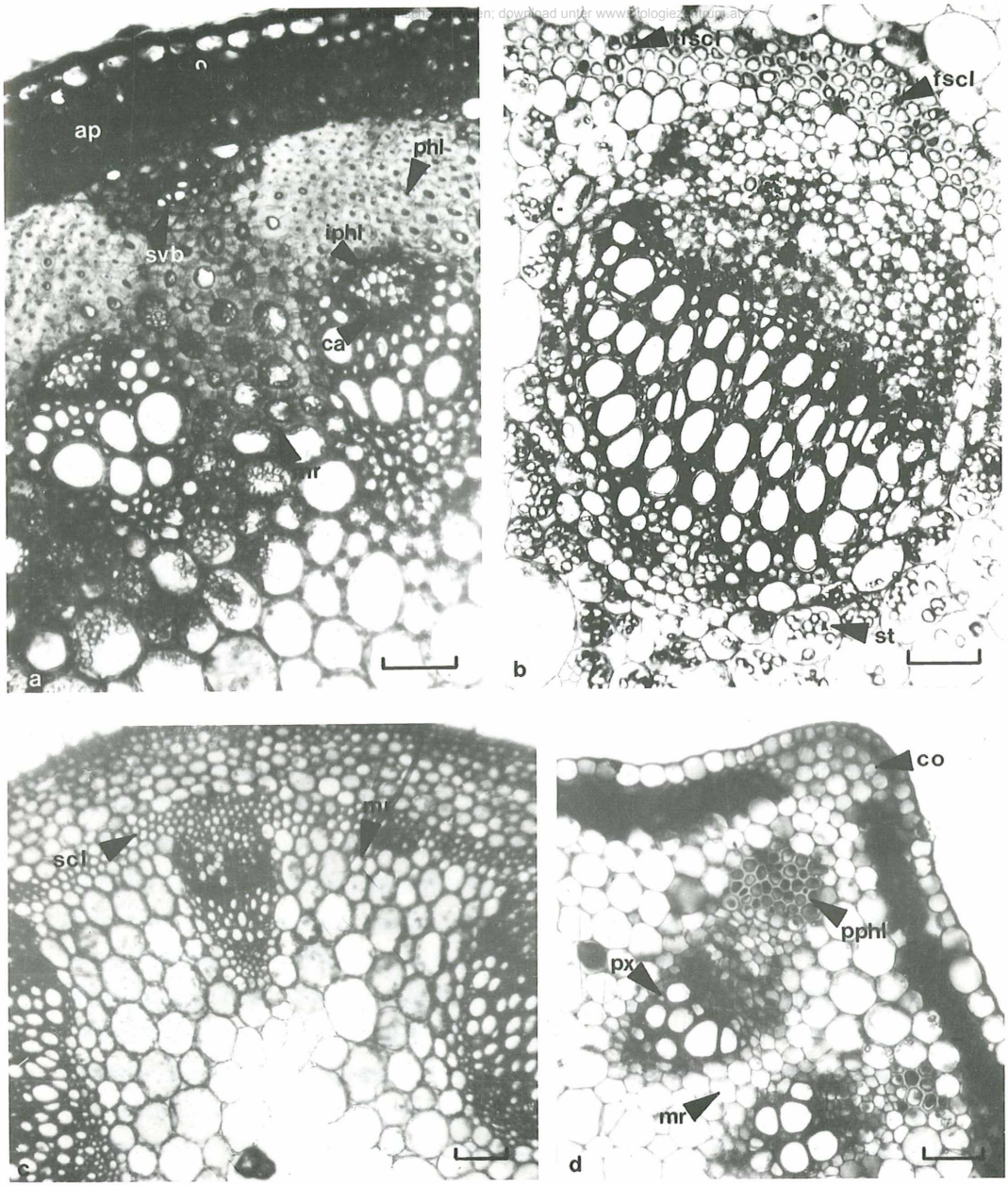

Abb. 2. Sproßquerschnitte. a) *Consolida regalis*. Stark verholzte Zellen im Faszikulär- und Interfaszikulärbereich. Markstrahlzellen (mr) weitlumiger als die verholzten primären Phloemparenchymzellen (phl). Inneres Phloemgewebe (iphl) und wenige zentripetal angrenzende Kambiumzellen (ca) als parenchymatische Inseln erkennbar. An das Assimilationsparenchym (ap) grenzt kleines sekundäres, nicht ausdifferenzierentes Leitbündel (svb). b) *Geranium pusillum*. Sklerenchymring faszikulär (fscl) und interfaszikulär (ifscl) gleichmäßig ausgebildet. Umfangreicher sekundärer Leitgewebezuwachs. Im gesamten unverholzten Gewebe reichlich Stärke (st) eingelagert. c) *Geranium dissectum*. Durch breite parenchymatische Markstrahlen (mr) getrennte Leitbündel durch sekundären Zuwachs stark vergrößert. Sklerenchymring (scl) sekundär nicht ausgedehnt. d) *Fumaria officinalis*. Leitbündel durch breite Markstrahlen (mr) voneinander getrennt. Primäres Phloem (pphl) und Xylem (px) sklerifiziert, übriges Gewebe außer Kollenchym in den Stengelkanten (co) parenchymatisch. - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ten des Begriffes "Markstrahl" hatte bereits DE BARY (1877) erkannt, ohne aber konsequent präzise Formulierungen zu verwenden. Bereits NÄGELI (1858) verwandte die Bezeichnungen "Markstrahl" und "Strahl", ohne aber durchweg eine begriffliche Trennung vorzunehmen.

Als Markstrahlen sind bislang in der Literatur folgende Gewebe bezeichnet worden: 1. primäres Grundgewebe zwischen den ursprünglich separaten Leitbündeln; 2. der durch interfaszikuläre Kambialtätigkeit in radialer Verlängerung der unter 1. beschriebenen Gewebebereiche entstandene sekundäre Zuwachs; 3. sog. sekundäre Markstrahlen, die infolge der Erweiterung des Sproßumfanges beim sekundären Dickenwachstum angelegt werden und mit dem Mark und der Rinde nicht in unmittelbarer radialer Verbindung stehen.

Das periphere Mark, welches die Markstrahlen im engeren Sinne darstellt, besteht meist aus interzellularfrei angeordneten Zellen, die im Querschnitt rundlich oder isodiametrisch erscheinen. Sie sind primären Ursprungs und Dauergewebe gewordenes Restmeristem. Das Gewebe kann mehr oder weniger stark verholzt sein und so u.U. breite Sklerenchymbrücken bilden, die die primären Xylembereiche miteinander verbinden (*Apiaceae, Brassicaceae, Asteraceae*). Andere o.g. Gewebe, die ebenfalls als Markstrahlen bezeichnet werden, bestehen demgegenüber aus meist deutlich radial gestreckten Zellen. Sie sind schmaler als die angrenzenden Xylemzellen und bleiben z.T. unverholzt oder sklerifizieren geringer als das umliegende Gewebe. Wenn ebenso starke Wandauflagerungen ausgebildet werden, bleibt dennoch die entsprechende Zellform erhalten. Die periklinalen Wände sind oft dünner als die antiklinalen. Diese Gewebe entstehen sekundär, d.h., es sind Kambiumderivate. Aus Gründen der klaren topographischen Abgrenzbarkeit und weil sich das Gewebe ontogenetisch unterscheidet, sollte der Begriff "Markstrahl" für Gewebe, das durch faszikuläre und interfaszikuläre Kambialtätigkeit entstanden ist, nicht verwendet und durch den Begriff "Strahl" ersetzt werden. Solche Strahlen, die in radialer Verlängerung der Markstrahlen entstehen, werden als primär, andere, die später angelegt werden und keine unmittelbare Fortsetzung der Markstrahlen darstellen, als sekundär bezeichnet. Das bedeutet, daß alles primäres Gewebe als "Markstrahl", alles sekundäres Gewebe als "Strahl" angesprochen wird. Die Bezeichnung "primär" im Zusammen-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hang mit den Markstrahlen entfällt dadurch. Die Xylemstrahlen setzen sich mehr oder weniger deutlich zentrifugal des Kambiums als Phloemstrahlen fort.

Extraxyläres Festigungsgewebe

An dieser Stelle wird etwas näher auf Umfang und Verteilung von extraxylärem Festigungsgewebe eingegangen, da es bei einer Reihe von Arten den Hauptteil der Festigungselemente ausmacht, namentlich bei solchen, denen stabilisierendes sekundäres Xylemgewebe weitgehend fehlt.

Im Vordergrund steht das Sklerenchym, da es das vorherrschende Gewebe des ausdifferenzierten Sprosses ist. Auf Ausbildungsformen und Umfang des Kollenchyms wird hier nicht eingegangen. Es sei lediglich darauf hingewiesen, daß Kollenchym als Ecken-, Lücken- und Plattenkollenchym bei vielen in der Arbeit berücksichtigten Arten vorkommt. Es ist in Form eines geschlossenen Ringes oder meist kantenständiger Stränge angelegt.

Die Bezeichnungen "Extraxyläres Sklerenchym" umfaßt in Anlehnung an BLYTH (1958) Gewebe unterschiedlicher Herkunft außerhalb des Holzkörpers. Dieses Sklerenchym kann in Form isolierter Stränge in Stengelriefen vorkommen.

Weit häufiger sind Phloemkappen ausgebildet, die bei einer Reihe von Arten als geschlossener Ring vorliegen. Die Phloemkappen sind primäres und sekundäres verholztes Phloemparenchym. Bereits SCHWENDENER (1878) wies auf deren Stützfunktion hin, wobei ihre Bedeutung diesbezüglich nicht all zu groß sein dürfte, insbesondere bei solchen Arten, die daneben einen umfangreichen sekundären Xylemzuwachs ausbilden. Dies trifft für zahlreiche *Asteraceae* zu wie *Centaurea cyanus*, *Galinsoga ciliata*, *G. parviflora* oder *Matricaria inodora*, für *Euphorbia*-Arten, *Polygonum aviculare*, *Fallopia convolvulus* oder *Chaenorrhinum minus.* Größere Bedeutung in Hinblick auf Stützfunktion dürfte den Phloemkappen bei *Fumaria officinalis* zukommen, wo interfaszikulärer Zuwachs nicht ausgebildet wird.

Extraxyläre, mehr oder weniger geschlossene Sklerenchymringe treten bei Arten folgender Familien auf: *Caryophyllaceae* (außer *Stellaria media*), *Geraniaceae, Oxalidaceae* und *Polygonaceae*. Es handelt sich bei

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

allen der untersuchten Arten zumindest im interfaszikulären Bereich um peripheres primäres Gewebe des Zentralzylinders, das sekundär z.T. in einem frühen Entwicklungszustand verholzt. Die Breite solcher Sklerenchymringe ist sehr unterschiedlich, ebenso ihre Struktur im sekundären Zustand, d.h. nach einsetzendem sekundären Dickenwachstum.

Bei Vertretern der *Caryophyllaceae* hat der Sklerenchymring keine Beziehung zum Phloem. Zwischen Phloem und primären Sklerenchymzellen liegt eine mehr oder weniger breite unverholzte Gewebeschicht, die erst später in unterschiedlichem Maße sklerifiziert, während das gesamte Phloemgewebe hingegen nicht verholzt. Der primäre Sklerenchymring bleibt auch nach einsetzendem sekundären Dickenwachstum als geschlossener Ring erhalten und wird nicht in einzelne Sektoren gesprengt, kann aber samt der Rinde vollständig abgestoßen werden. Es ist darauf zu verweisen, daß sich die Verholzung, die vom Sklerenchymring ausgeht, nach innen ausdehnt. Im Gegensatz dazu verholzt das Gewebe das zentripetal des Leitgewebekambiums liegt (Markstrahlen, Strahlen, Xylemparenchym) in zentrifugaler Richtung. Ein geschlossener Sklerenchymring ist auch bei *Fallopia convolvulus* ausgebildet und wird durch verholzendes Phloemgewebe verstärkt. Das periphere extraxyläre Sklerenchym geht wie bei den *Caryophyllaceae* aus Grundgewebe bzw. aus Restmeristem des Meristemringes hervor. Das gleiche trifft auch für die *Geraniaceae* zu, zumindest im interfaszikulären Bereich. Im faszikulären Bereich wird der Sklerenchymring durch mehr oder weniger stark verholzendes Phloemgewebe verstärkt.

Der bei *Oxalis europaea, Polygonum lapathifolium* und *P. persicaria* ausgebildete schmale und anfangs geschlossene Sklerenchymring wird infolge des sekundären Dickenwachstums relativ zeitig in einzelne Sektoren gesprengt. Aufgrund des oft umfangreichen sekundären Zuwachses verliert er seine Festigungsfunktion.

Einen geschlossenen Sklerenchymring weisen ebenfalls die *Papaver*-Arten auf. Er ist in seinem Bau unterschiedlich strukturiert und besteht in der Gesamtheit aus peripherem Mark (= primärer Sklerenchymring), Markstrahlgewebe (zwischen den markständigen Leitbündeln), primärem und mehr oder weniger sekundärem Phloemparenchym sowie Xylemgewebe.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei den *Ranunculaceae*-Arten sind die Leitbündel nicht markständig, jedoch verholzt das sie umgebende Gewebe gleichfalls, so daß auch hier ein kompakter Sklerenchymring vorliegt.

Es sei darauf verwiesen, daß all die bisher genannten Sklerenchymelemente oft mit dem Begriff "Perizykel" belegt werden (vgl. SOLEREDER 1899, GUTTENBERG 1943, METCALFE & CHALK 1950). Aus den genannten Gründen kann dieser Begriff schon aus topographischer Sicht nicht verwendet werden.

Gerade bei Vertretern wie *Geranium, Erodium, Spergula* und *Papaver* sollten die Ausbildung eines extraxylären Sklerenchymringes und der fehlende interfaszikuläre Zuwachs im Zusammenhang gesehen werden, wobei bei den *Geraniaceae*-Arten ein meist umfangreiches speicherndes Parenchymgewebe zusätzlich Stabilität verleiht.

Ergänzend ist auf die rindenständigen Sklerenchymstränge bei *Vicia*-Arten und *Fallopia convolvulus* hinzuweisen, die sich aus Kollenchym entwickeln. Sie dürften im Zusammenhang mit dem kletternden bzw. windenden Wuchs der Arten stehen.

Anatomie der Sproßachse

Im Ergebnis der Untersuchungen ist festzustellen, daß die annuellen Arten durch eine Reihe charakteristischer Baupläne gekennzeichnet sind. Diese lassen sich auf verschiedene Formen des sekundären Dikkenwachstums zurückführen. Auf diese Formen wird im folgenden näher eingegangen, wobei die durch gleiche Merkmale charakterisierten Arten jeweils als gemeinsame Gruppe abgehandelt werden.

Sekundäres Dickenwachstum auf die Leitbündel begrenzt

Der sekundäre Zuwachs, der sich nur auf die Leitbündel beschränkt, in seinem Umfang allerdings sehr verschieden sein kann, ist für Arten der *Papaveraceae, Geraniaceae, Ranunculaceae, Brassicaceae, Asteraceae* und *Caryophyllaceae* sowie *Viola arvensis* charakteristisch. Der Funktion des faszikulären Kambiums einerseits steht andererseits bei einer Reihe von Arten die Verholzung der Markstrahlen als erheblicher mechanischer Widerstand entgegen. Damit ist auch der Umfang des sekundären Zuwachses der Leitbündel eingeschränkt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

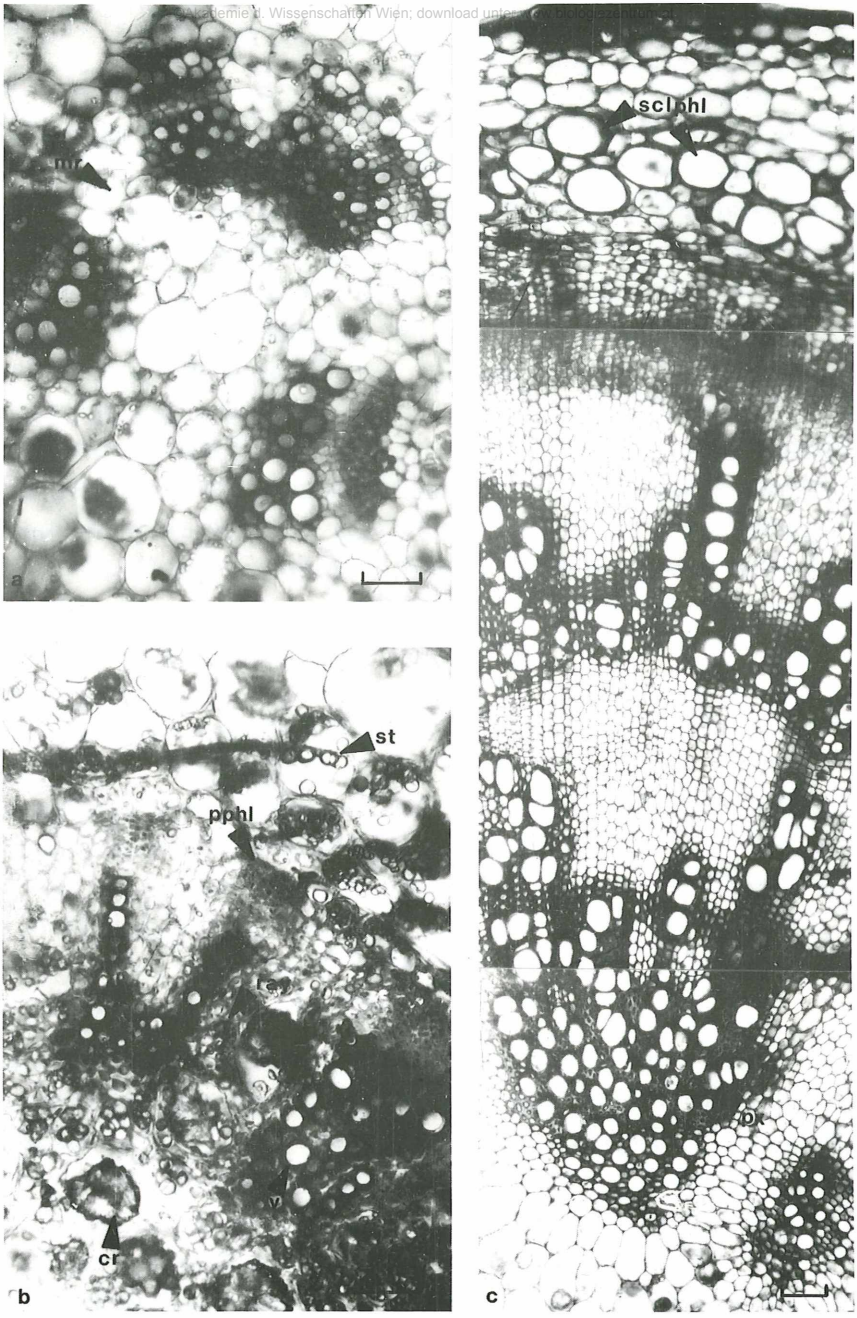

Abb. 3. Sproßquerschnitte. a) *Portulaca oleracea.* Leitbündel durch unterschiedlich breite Markstrahlen (mr) voneinander getrennt. Gesamtes Gewebe bis auf das Xylem nicht oder kaum verholzt. b) *Portulaca oleracea.* Leitbündel bleiben auch im ausdifferenzierten Sproßbereich durch nicht verholzendes Strahlgewebe (ray) voneinander getrennt. Primäres Phloem (pphl) gering, Gefäße (v) stärker verholzt. Grundgewebe mit großen Kristallen (cr) und Stärke (st). c) *Urtica urens*. Sekundärer Zuwachs aus verholzten und unverholzten Gewebepartien bestehend. Gefäße im Bereich des primären Xylems (px) gehäuft. In der Rinde weitlumige, sklerifizierte Phloemzellen (sclphl). - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei den untersuchten Arten fällt eine starke Sklerifizierung im Markstrahlbereich und im Leitgewebe selbst auf wie z.B. bei *Papaver*-Arten (Abb. 1a, b), *Nigella arvensis*, *Adonis aestivalis*, *Agrostemma githago* (Abb. 1c) oder *Arnoseris minima* (Abb. 1d). Bei *Papaver hybridum* (Abb. 1a), *P. rhoeas* (Abb. 1b), *P. argemone* und *Agrostemma githago* (Abb. 1c) liegt von Anfang an ein extraxylärer Sklerenchymring vor, der sich zentripetal ausdehnt und so zu einer starken Verholzung des Markstrahlgewebes beiträgt. Bei *Erophila verna* und *Teesdalia nudicaulis* sowie *Arnoseris minima* (Abb. 1d) ist das zwischen den Leitbündeln befindliche Gewebe schon in einem frühen Entwicklungsstadium als Festigungsring ausgebildet. Die Zellen sind bis an die Rindergrenze deutlich sklerifiziert. Somit ist in diesem Bereich keine Zellschicht des Zentralzylinders mehr teilungsfähig. Der Vergrößerung der Leitbündel steht damit ein erheblicher Widerstand entgegen. Bei *Valerianella coronatae*, *V. carinata* und *V. locusta* sowie *Viola arvensis* kann das zwischen den Leitbündeln liegende Gewebe ebenfalls in einem frühen Entwicklungsstadium sklerifizieren. Der Zuwachs bleibt deshalb in unterschiedlichem Umfang auf die Leitbündel allein beschränkt. Bei *Spergula arvensis* ist die Sklerifizierung weniger intensiv. Sie geht ebenfalls von einem Festigungsring aus, weitet sich aber nicht so stark in den Markstrahlbereich aus, wie es bei o.g. Arten der Fall ist. Dennoch kommt es auch bei *Spergula arvensis* zwischen den Leitbündeln ebenfalls nicht zu kambialer Aktivität.

Eine starke Sklerifizierung des die Leitbündel umgebenden Gewebes wurde bei den *Ranunculaceae* festgestellt (*Consolida regalis*, *C. orientalis*, *Nigella arvensis*, *Adonis aestivalis*, *Myosurus minimus*, *Ceratocephalus falcatus*). Die starke Zellwandverholzung läßt vielfach kein Lumen mehr in den Zellen frei. Bei den Arten befinden sich zwischen den großen oft kleine Leitbündel. Letztere bleiben im Fall einer Verholzung des Gewebes häufig auf der Initialstufe ihrer Differenzierung stehen. Der Durchmesser der kleinen Leitbündel ist z.T. nicht größer als der einer Markstrahlzelle (Abb. 2a).

Eine Reihe von *Geraniaceae*-Arten (*Geranium dissectum*, *G. molle*, *Erodium cicutarium*) sowie *Fumaria officinalis* stimmen dahingehend überein, daß das Markstrahlgewebe durchwegs unverholzt ist. Dessen ungeachtet ist bei den *Geraniaceae*-Arten ein extraxylärer Sklerenchymring ausgebildet, der sich aber nicht wie z.B. bei *Agrostemma*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

githago oder den *Papaver*-Arten zentripetal ausdehnt, sondern in unveränderter Ausdehnung erhalten bleibt (Abb. 2c). Die Markstrahlen sind immer parenchymatisch und haben in den Zellen z.T. reichlich Stärke eingelagert (Abb. 2b). Trotz des parenchymatischen Charakters der Zellen ist keine Kambialaktivität zwischen den Leitbündeln zu erkennen. Der sekundäre Zuwachs bleibt auf die Leitbündel allein beschränkt, erreicht aber z.T. erheblich größeren Umfang als z.B. bei *Papaver*- oder *Ranunculaceae*-Arten.

Fumaria officinalis besitzt keinen extraxylären Sklerenchymring. Die Rinde und das Markstrahlgewebe gehen daher teils ohne erkennbare Grenze ineinander über (Abb. 2d). Die Leitbündel vergrößern sich auch bei *Fumaria* oft beträchtlich.

Primäres und sekundäres Gewebe strukturell gleich

Bei *Portulaca oleracea* sind primäre und sekundäre Verteilung von Leitgewebe sehr ähnlich. Es liegen durch Markstrahlen getrennte Leitbündel vor (Abb. 3a, b). Das Kambium ist in Form eines geschlossenen Ringes ausgebildet. Damit verbunden ist ein gleichmäßiger Zuwachs im faszikulären und interfaszikulären Bereich. Das gesamte Markstrahlgewebe bleibt während der Entwicklung der Sproßachse parenchymatisch. Lediglich das Xylem verholzt, jedoch nicht sehr stark. Im Verlaufe des Dickenwachstums kommt es bei der Erweiterung der Leitbündel zur Anlage sekundärer Strahlen. Die Markstrahlen werden als Strahlen verlängert. Sekundäre und primäre Strahlen bestehen aus unverholzten, parenchymatischen und dünnwandigen Zellen. Infolge der Erweiterung des Zentralzylinderumfanges und der damit verbundenen Anlage sekundärer Strahlen erscheinen die Leitgewebebereiche gabelförmig (Abb. 3b).

Sekundäres Leitgewebe als Ring mit sklerenchymatischer Grundstruktur

Bei einer Reihe von Arten (z.B. *Agrostemma githago*, *Anagallis arvensis, Euphorbia humifusa, Viola arvensis*) sind im sekundären Zuwachs keine Unterschiede zwischen Leit- und gleichzeitig Festigungsgewebe einerseits und Strahlgewebe andererseits feststellbar. Charakteristisch ist, daß der interfaszikuläre sekundäre Zuwachs in zumeist gleichem Umfang und gleicher Struktur entwickelt wird wie im Leitbündelbe-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

reich. Das sekundäre Gewebe ist dabei jedoch nicht immer stark verholzt wie z.B. bei *Stellaria media.* Für *Urtica urens* ist charakteristisch, daß vollständig unverholzte und von Leitelementen freie Xylembereiche radial und tangential im Wechsel mit verholzten und gefäßhaltigen Partien stehen (vgl. auch KÜSTER 1918, BONSEN & TER WELLE 1984 und Abb. 3c).

Unterschiede lassen sich dahingehend feststellen, daß sich der Zuwachs von sekundärem Leitgewebe entweder auf den Bereich der Leitbündel beschränkt oder aber der gesamte sekundäre Zuwachs mehr oder weniger gleichmäßig verteilt Leitelemente ausgebildet hat. Dieser Unterschied ist nicht nur zwischenartlich sondern, wie am Beispiel von *Viola arvensis* nachgewiesen werden konnte, auch innerartlich ausgebildet.

Der sekundäre Leitgewebezuwachs bleibt bei *Agrostemma githago* (Abb. 4a), *Anagallis arvensis, A. foemina, Euphorbia humifusa, Tribulus terrestris, Valerianella*-Arten und *Viola arvensis* auf den Leitbündelbereich beschränkt. Im interfaszikulären Bereich ist bei diesen Arten das sekundäre Xylem an der sehr regelmäßigen Anordnung der radialen Zellreihen gut zu erkennen, die nicht von Gefäßen unterbrochen sind. Der interfaszikuläre sekundäre Zuwachs beschränkt sich teilweise fast nur auf den Xylemteil; entsprechend ist der Umfang des zentrifugalen Zuwachses sehr gering.

Bei einer Reihe von Arten wie z.B. *Anchusa arvensis, Aphanes arvensis* (Abb. 4b), *Euphorbia helioscopia, Solanum nigrum* oder wie bereits erwähnt *Viola arvensis* (Abb. 4c) entstehen früher oder später auch zwischen den Leitbündeln im sekundären Zuwachs Leitelemente. Dennoch konzentriert sich der Leitgewebezuwachs zumeist auf die Leitbündel. Bei den *Caryophyllaceae*-Arten *Sagina procumbens, Arenaria serpyllifolia, Scleranthus annuus* und *Stellaria media* sowie bei *Anchusa arvensis* sind breite und radial schmale Leitbündel angelegt. Diese gehen durch die interfaszikuläre Kambialtätigkeit oft frühzeitig ineinander über, so daß die Lage der einzelnen Leitbündel später oft nicht mehr mit Sicherheit bestimmbar ist. Dem stehen Arten gegenüber, deren Leitbündel radial stärker ausgedehnt sind wie z.B. *Euphorbia exigua, Euphorbia helioscopia* oder *Misopates orontium.*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Sekundärer Leitgewebering aus primären und sekundären Leitbündeln sowie interfaszikulärem Kambialzuwachs gebildet

Bei zahlreichen Arten findet eine Zunahme von Leitgewebe noch vor der Ausbildung eines interfaszikulären Kambiumringes durch die Anlage kleiner sekundärer Leitbündel statt. Eine solche Differenzierung ist in folgenden Familien verbreitet: *Asteraceae* (z.B. *Centaurea cyanus, Galinsoga ciliata, Senecio vernalis*), *Brassicaceae* (z.B. *Lepidium ruderale, Sisymbrium loeselii, Erucastrum gallicum*), *Fabaceae* (z.B. *Vicia*-Arten), *Apiaceae* (*Orlaya grandiflora, Aethusa cynapium*), *Polygonaceae* (z.B. *Fallopia convolvulus*), *Oxalidaceae* (*Oxalis corniculata, O. europaea*). Auch *Consolida regalis* (Abb. 4d) und *C. orientalis* sind hierzu zu zählen. Die sekundären Leitbündel werden meist noch vor der Anlage eines später alle Bündel miteinander verbindenden Kambiumringes ausdifferenziert. Teilweise ist die Sukzession von sekundären Leitbündeln und Kambiumring nicht ganz deutlich zu beobachten.

Zwischen den Arten bestehen wiederum Unterschiede hinsichtlich der Verteilung des sekundären Leitgewebes im Zuwachs. Während bei der Mehrzahl der untersuchten Arten wie z.B. bei *Lapsana communis* (Abb. 5a, b), *Descurainia sophia* oder *Xanthium strumarium* (Abb. 5c) nur im Bereich der primären und sekundären Leitbündel weiteres Leitgewebe hinzukommt, entsteht z.B. bei *Camelina sativa* und *Thlaspi arvense* (Abb. 6a) ein mehr oder weniger von Leitelementen durchsetzter Ring.

Bei Arten deren Leitgewebezuwachs auf die Leitbündel beschränkt bleibt, sind mehr oder weniger deutlich erkennbare Strahlen zwischen diesen ausgebildet. Bei *Iva xanthiifolia*, *Xanthium strumarium* (Abb. 5c), *X. spinosum* oder *Sonchus oleraceus* fallen diese Strahlen auf. Die Zellen verholzen entweder nur wenig, verglichen mit dem sie umgebenden Gewebe, oder sie sind nach intensiver Verholzung zumindest noch an der meist langgestreckten und schmalen (*Sonchus oleraceus, Lapsana communis*-Abb. 5b, *Polygonum*-Arten) oder auch im Querschnitt quadratischen Form (*Iva xanthifolia*, *Xanthium spinosum*, *X. strumarium*-Abb. 5c) erkennbar. Bei *Lapsana communis* stellen die Strahlen keine unmittelbare Verbindung zwischen Mark und Rinde dar. Sie können nicht als Verlängerung der Markstrahlen angesprochen werden, da, wie bei *Arnoseris minima* (Abb. 1d), das

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

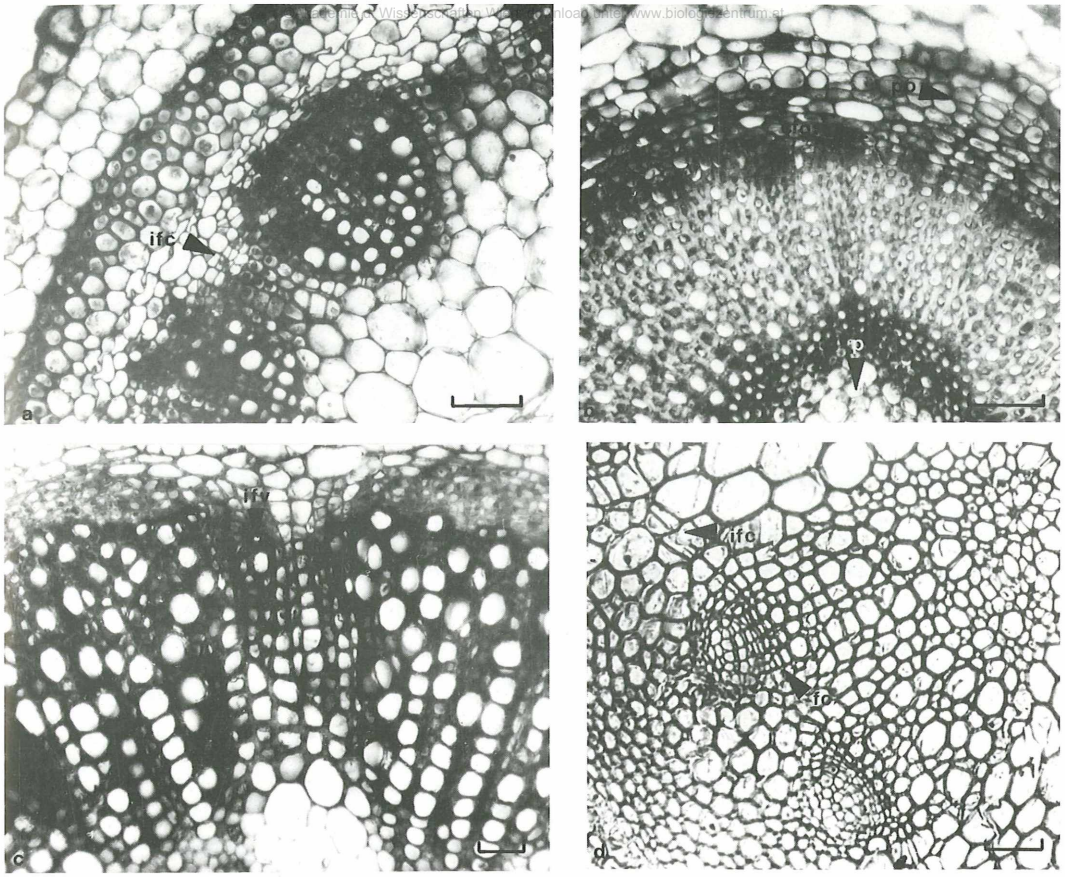

Abb. 4. Sproßquerschnitte. a) *Agrostemma githago.* Leitbündel durch interfaszikuläre Kambiumtätigkeit (ifc) miteinander verbunden. Interfaszikulärkambium gibt nur zentripetal Zellen ab, die verholzen. Leitbündelphloeme bleiben dadurch voneinander getrennt. b) *Aphanes arvensis.* Umfangreiches, kompakt verholztes, gefäßreiches Xylem umgibt kleinen Markkörper (p). Zentrifugaler Zuwachs des Leitgewebekambiums gering (cfgr). Epidermis und Rinde durch Polyderm ersetzt (po). c) *Viola arvensis.* Leitbündel vergrößert. Interfaszikuläres Gewebe durch kambiale Teilungen vermehrt, darin erste Gefäße (ifv). d) *Consolida regalis.* Bei fehlender Sklerifizierung des Markstrahlbereiches dehnt sich faszikuläres Kambium (fc) in den Interfaszikulärbereich aus (ifc). - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Markstrahlgewebe vom übrigen Markkörper als abgrenzbarer Festigungsring ausgebildet ist (Abb. 5a, b). Ähnliches gilt für die untersuchten *Brassicaceae*-Arten, bei denen ein primärer Festigungsring vorhanden ist. Dieser besteht aus stark verholzten Zellen, die als geschlossene Zellschicht zwischen den zentralen Xylembereichen liegen. Dieses Gewebe verholzt vor dem Beginn der sekundären interfaszikulären Kambialtätigkeit teils bis an die innerste Rindenschicht heran.

Primäres und sekundäres Leitgewebe als geschlossener Ring

Im Gegensatz zu Arten, bei denen im Primärstadium der Sproßentwicklung separate Leitbündel vorliegen, ist bei *Datura stramonium*, *Hyoscyamus niger* (Abb. 6b), *Galium aparine* (Abb. 6c, d), *Sherardia arvensis, Veronica*-Arten, *Kickxia elatine* und *Rhinanthus minor* mit Beginn der Differenzierung in der Sproßachse ein geschlossener Leitgewebering ausgebildet. Er wird durch die Teilungsaktivität des Kambiumringes lediglich noch verbreitert. Später läßt sich darum nur selten eine scharfe Grenze zwischen primärem und sekundärem Leitgewebe finden. Aufgrund der strengen radialen Anordnung von Gefäßreihen des primären Xylems lassen sich die Unterschiede teilweise noch verhältnismäßig gut erkennen, da durch die Erweiterung des Sproßumfanges während der folgenden Entwicklung diese strenge reihige Anordnung nicht mehr beibehalten wird (Abb. 6c, d).

Bei *Hyoscyamus niger* (Abb. 6b) und *Datura stramonium* werden Strahlen angelegt, die als schwächer und später verholzende Zellreihen erkennbar sind. Die Ausbildung von Strahlen kann aber auch unterbleiben, wie bei den *Veronica*-Arten, *Galium aparine*, *Sherardia arvensis, Kickxia elatine* und *Rhinanthus minor* festgestellt wurde.

Sekundärzuwachs von aufeinanderfolgenden Kambien gebildet

Die Differenzierung der Sproßachse durch mehrere Kambien ist schon wiederholt beschrieben worden (u.a. ARTSCHWAGER 1920, PFEIFFER 1923, SCHMIDT 1928a, b, JOSHI 1937, TIMONIN 1988, HEKLAU 1990) und wird allgemein als anomales sekundäres Dickenwachstum bezeichnet. Bei den *Chenopodiaceae*-Arten *Chenopodium album*, *Ch. ficifolium*, *Ch. hybridum* und *Atriplex patula* (Abb. 7b) sowie bei den *Amaranthaceae*-Arten *Amaranthus albus* und *A. retroflexus* sind

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die Aufeinanderfolge und das Erlöschen mehrerer Kambien für die Entstehung von Zuwachsringen aus Zwischen- und Leitgewebe bezeichnend. Das sekundäre Kambium bildet sich zwischen der innersten Rindenschicht und dem Phloem der primären Leitbündel bzw. den Markstrahlen, wobei die Leitbündelkambien auch in den ersten Zuwachsring mit einbezogen sein können. Dies bestätigt u.a. die Angaben von ESAU (1969) und BUTNIK (1983), wonach zuerst ein "normaler" Kambiumring Gewebe produziert und danach an der Peripherie des Phlomes ein neues Kambium entsteht. Es werden vorwiegend solche Leitbündel in den Kambiumring einbezogen, die unmittelbar an der Peripherie des Zentralzylinders liegen.

Befinden sich hingegen zwischen dem Phloem der Leitbündel und der Grenze zur Rinde eine bis wenige Zellschichten, werden diese und nicht das Leitbündelkambium Teil des Kambiumringes. Dies entspricht z.B. dem Modus von FAHN & ZIMMERMANN (1982) für *Atriplex halimus*, wonach sich der erste Kambiumring außerhalb der Leitbündel im sog. Perizykel in Verbindung mit dem faszikulären Kambium bildet. Bei den Zellen an der Peripherie des Zentralzylinders handelt es sich nach FAHN & ZIMMERMANN (1982) um eine Restmeristem. Allein in diesem Fall erscheint es u.E. als gerechtfertigt, von einem Perikambium zu sprechen.

Anfangs wird von dem ersten Kambiumring Gewebe ohne Leitelemente abgegeben. Dieses verholzt insbesondere bei *Chenopodiaceae*-Arten stark, während es bei *Amaranthus*-Arten oft dem dünnwandigen Markgewebe sehr ähnlich bleibt. Dieses Gewebe ist, besonders wenn es nicht verholzt, gut vom eigentlichen Leitgewebe zu unterscheiden und kann als Zwischengewebe bezeichnet werden, so daß später gebildete primäre Leitbündel markständig erscheinen (sog. scheinbar markständige Leitbündel). Nach einigen Lagen Zwischengewebe wird das Leitgewebe ausgebildet. Phloem und Xylem grenzen darin unmittelbar aneinander. Es liegt somit geschlossen kollaterales Leitgewebe vor. Nach dessen Ausdifferenzierung erlischt das Kambium. Das Querschnittsbild eines Sprosses stellt somit eine Folge von Zwischen- und Leitgewerberingen dar (Abb. 7b). Neue Kambiumringe entstehen jeweils an der Peripherie des Zentralzylinders. Unterschiede zwischen den *Chenopodiaceae*-Arten einerseits und den *Amaranthus*-Arten andererseits sind lediglich quantitativ zu sehen. Sie bestehen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hauptsächlich im Grad der Verholzung des Zwischengewebes. Es ähnelt besonders bei *Chenopodiaceae*-Arten stärker dem Xylemparenchym, da es meist stark verholzt ist, während es bei den *Amaranthus*-Arten nur schwach oder gar nicht sklerifiziert ist. Außerdem erscheinen die Zuwachsringe infolge der geringen oder fehlenden Verholzung des radialen Zwischengewebes oft segmentiert. Weder die Zwischen- noch die Leitgewerberinge sind immer streng konzentrisch angelegt, insbesondere dann nicht, wenn die Sproßachse keinen gleichmäßig runden Querschnitt besitzt. Die breiteren Teile beruhen dann oft auf einer größeren Anzahl von Zuwachsringen bzw. -segmenten.

Interfaszikulärer Sekundärzuwachs durch partielle Teilungsaktivität der innersten Rindenschicht gebildet

Interfaszikulärer Sekundärzuwachs aus Kambialaktivität, die ihren Ursprung in der innersten Rindenschicht hat, wurde bei *Capsella bursa pastoris* und *Arabidopsis thaliana* (Abb. 7c) beobachtet. Ursache dieser Verlagerung der Kambialteilungen ist die Sklerifizierung des zwischen den Leitbündeln liegenden Gewebes bis an die innerste Rindenschicht. Im Markstrahlbereich sind danach keine teilungsfähigen Zellen mehr vorhanden. Um die Leitbündel herum bleiben kleine Bereiche teilweise unverholzt. Deswegen können sich die Leitbündelkambien an diesen Stellen seitlich ausdehnen. Unter Einbeziehung der innersten Rindenschicht entsteht ein vollständiger Kambiumring. Das neu entstehende Gewebe ist deutlich reihig angelegt. Während der kambialen Teilungen differenzieren sich auch die sekundär und tertiär zwischen den größeren primären Leitbündeln gelegenen Bündel bzw. Bündelinitialen aus. Der Leitgewebezuwachs durch den Kambiumring konzentriert sich anfangs auf die Leitbündel.

Eine Schwierigkeit besteht in der genauen Bewertung des gesamten Zuwachses, der vor der Ausbildung des geschlossenen Kambiumringes (aus Leitbündelkambium und sich teilenden Zellen der innersten Rinderschicht) entsteht. Dieser Festigungsring macht die Verlagerung der teilungsaktiven Zone überhaupt erst erforderlich. HURKA & BÜCHELE (1976) haben diese Erscheinung erstmals beschrieben und vermerken dazu: "Man zögert nur deshalb, die Zone des Meristemringes als Kambium zu bezeichnen, da in der Kambialzone noch Prokambialstränge angelegt werden." Der Meristemring ist hierbei die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zone, die später den primären Festigungsring darstellt. Die Prokambialstränge sind die sekundären und tertiären Leitbündelanlagen.

Da die Einstufung der einzelnen teilungsfähigen Gewebe in primäre und sekundäre Meristeme bzw. Kambien und ebenso die Bewertung, ob das daraus entstehende Gewebe als primär oder sekundär anzusprechen ist, zu keiner Lösung im Sinne herkömmlicher Zuwachsstrukturen führt, wird dieses Zuwachsverhalten anhand des vorliegenden Untersuchungsmaterials ebenfalls gesondert betrachtet.

Anatomie der Wurzel

Die anatomischen Strukturen der Wurzel unterscheiden sich von denen des Sprosses durch eine insgesamt bessere Überschaubarkeit. Bei den meisten Arten ist nur ein Kambium während der gesamten Zeit des sekundären Dickenwachstums aktiv. Der einfachere Grundaufbau steht im Zusammenhang mit dem in der Wurzel nicht mehr ausgebildete Markkörper und dem Leitgewebe, das vornehmlich als geschlossener zentraler Leitgewebestrang entwickelt ist. Unterschiede lassen sich aber auch auf Wurzelquerschnitten hinsichtlich der Kompaktheit und des Grades der Verholzung des Xylemkörpers sowie in der Gliederung des Xylem-Phloem-Teils durch Strahlen erkennen.

Xylem verholzt und ohne Strahlen

Eine ganze Reihe von Arten hat ein gleichmäßig verholztes Xylem. Wenngleich das Xylem nicht immer sehr stark verholzt ist (z.B. *Stellaria media*), so ist es dennoch kompakt und oft gleichmäßig vom Zentrum bis an die Peripherie sklerifiziert. Unterschiede bestehen vor allem in der Größe, Anzahl und Verteilung von Gefäßen. Diese können dabei sehr zahlreich sein, sich deutlich vom Xylemparenchym aufgrund ihrer Größe abheben und mehr oder weniger gleichmäßig über den gesamten Wurzelquerschnitt verteilt sein wie z.B. bei *Arenaria serpyllifolia* (Abb. 8a), *Galium aparine*, *Geranium*- und *Veronica*-Arten. Teilweise sind die Gefäße aber unscheinbar und fallen im Xylem kaum auf, da das gesamte Gewebe gleichmäßig verholzt ist, d.h., Gefäße und Xylemparenchymzellen besitzen etwa gleich starke Wände und annähernd gleich große Lumina wie z.B. bei *Agrostemma githago* und den *Papaver*-Arten (Abb. 8b).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

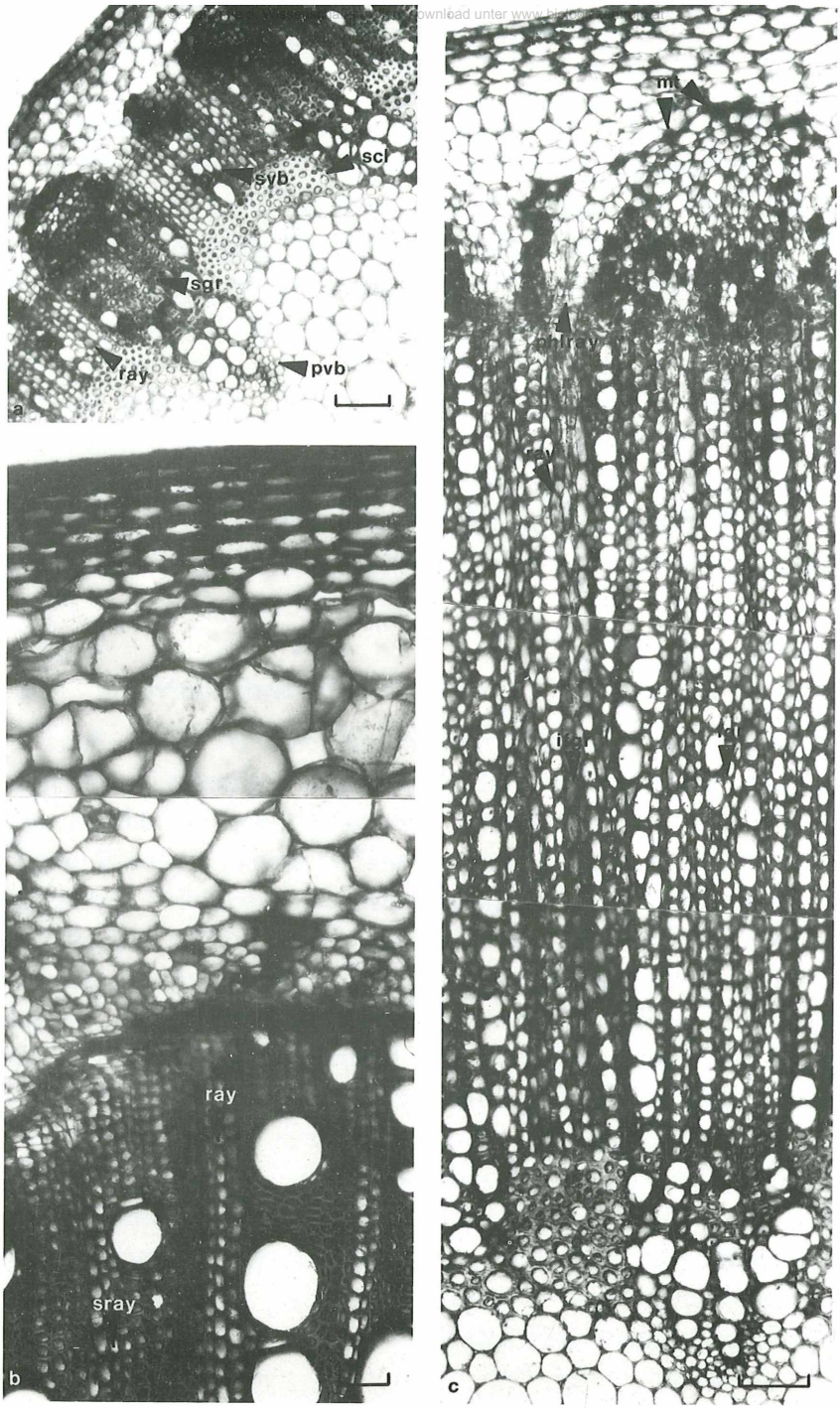

Abb. 5. Sproßquerschnitte. a) *Lapsana communis.* Leitgewebe mit kleinen sekundären Leitbündeln (svb) zwischen den primären Bündeln (pvb). Markstrahlengewebe bildet zwischen den primären Leitbündeln Sklerenchymbrücken (scl). Sekundäres interfaszikuläres Gewebe strahlartig (ray), kaum verholzt. Primäre Leitbündel (pvb) mit deutlicher sekundärer Zuwachszone (sgr). b) *Lapsana communis.* Im basalen Sproß Xylemteil durch faszikulären (fgr) und interfaszikulären (ifgr) Zuwachs stark erweitert. Verholzung insgesamt gering. Strahlzellen (ray) meist langgestreckt. Xylemstrahlen setzen sich als Phloemstrahlen (phlray) fort. Phloem unverholzt und von Milchröhren (mt) umgeben. c) *Xanthium strumarium.* Strahlen (ray) fallen deutlich wegen des größeren Lumens der Zellen im Vergleich mit dem umliegenden Xylemgewebe auf. Strahlzellen nur wenig verholzt. Leitbündel mit sekundären Strahlen (sray). - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei manchen Arten treten im Zentrum des Xylems gehäuft mehr oder weniger große Gefäße auf. Der sekundäre Xylemzuwachs wird dann von Gefäßreihen durchzogen, die oft strahlig angeordnet sind wie z.B. bei *Consolida regalis*. Bei *Tribulus terrestris* fällt auf, daß der diarche Grundaufbau auch im sekundären Entwicklungszustand deutlich erkennbar bleibt und zwar daran, daß der Gefäßzuwachs auf zwei keilförmige Sektoren beschränkt bleibt. Dieses gefäßhaltige Gewebe wird durch gefäßfreie Xylemparenchymkeile unterbrochen, die aber nicht in Form von Strahlen angelegt sind. Das Xylem von *Vicia hirsuta* und *V. tetrasperma* besitzt auffallend große Gefäße, die den Hauptteil des Querschnittes einnehmen. Dazwischen befinden sich kleine, steinzellenartig sklerifizierte und größere Zellen mit dünneren Wänden (Abb. 8c).

Xylem teilweise unverholzt und ohne Strahlen

Die anatomische Analyse der Wurzeln ergab, daß bei verschiedenen Arten mehr oder weniger ausgedehnte Bereiche des Xylems nicht oder weniger als das umliegende Gewebe verholzt sind. Hinzu kommt, daß in solchen Bereichen keine Gefäße liegen bzw. diese immer von einigen sklerifizierten Xylemparenchymzellen umgeben sind. Eine solche Differenzierung wurde bei *Camelina sativa* (Abb. 8d), *Lepidium campestre*, *L. ruderale, Thlaspi arvense*, *Arabidopsis thaliana* und *Valerianella*-Arten festgestellt. Anzumerken ist aber für *Arabidopsis thaliana* und die *Valerianella*-Arten, daß diese Struktur z.T. nicht so in den Vordergrund tritt, wie bei den übrigen Arten. Im histologisch voll ausdifferenzierten Wurzelgewebe sind die unverholzten Bereiche teils bis an die Xylemperipherie zu erkennen. Teilweise ist aber das periphere Xylemgewebe auch sehr gleichmäßig und stark verholzt (Abb. 8d). Dennoch handelt es sich nicht um etwaige strukturelle Besonderheiten, die mit dem Beginn des sekundären Dickenwachstums in Zusammenhang stehen könnten. Bei *Arabidopsis thaliana* und den *Valerianella*-Arten ist es etwas schwierig, zwischen verholzten und unverholzten Bereichen abzugrenzen. Die entsprechenden Gewebeunterschiede sind meist auf den zentralen Xylembereich beschränkt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Leitgewebe mit Strahlen

Zahlreiche Arten mit Strahlen in der Sproßachse haben solche auch in der Wurzel ausgebildet. Die Xylemstrahlen lassen sich zentrifugal des Kambiums meist als Phloemstrahlen weiterverfolgen. Ähnlich wie in der Sproßachse sind die Strahlen des Xylems schwächer als das umliegende Gewebe sklerifiziert. Wenn jedoch die Strahlzellen ebenfalls verholzen, bleibt ihre Lage aufgrund der Zellform meist gut erkennbar. Die Zellen erscheinen etwas langgestreckt (z.B. *Sonchus oleraceus, Lapsana communis*), oder sie he ben sich aufgrund des größeren Lu mens von den übrigen Xylemparenchymzellen deutlich ab wie z.B. bei *Iva xanthiifolia, Xanthium strumarium* (Abb. 9a) und *X. spinosum*. Sehr auffällig sind bei *Solanum nigrum* die mehrreihigen Strahlen. Die Anlage von Strahlen bedingt bei manchen Arten, daß auch die Gefäße oft recht deutlich reihig angeordnet sind wie z.B. bei *Trifolium arvense, Euphorbia helioscopia* oder *Sisymbrium loeselii*.

Xylem teilweise unverholzt und mit Strahlen

Die Wurzeln können dadurch charakterisiert sein, daß, ähnlich wie bei bereits vorangehend besprochenen Arten, größere Teile des Xylems unverholzt und dann auch gefäßfrei sind. Die unverholzten Bereiche sind inselartig im Xylemkörper angelegt. Entsprechender Bau kommt bei *Anchusa arvensis, Datura stramonium, Hyoscyamus niger* (Abb. 9b), *Portulaca oleracea, Urtica urens* und nicht ganz so deutlich bei *Valerianella*-Arten vor. Für *Urtica urens* ist charakteristisch, daß die Bauverhältnisse der Wurzel prinzipiell denen des Sprosses entsprechen (vgl. Abb. 3c). Stärker sklerifiziertes Gewebe konzentriert sich meist im Xylemzentrum, von wo aus es in Form gefäßhaltiger Bereiche sternartig, d.h. von unverholztem Gewebe zerklüftet, ausstrahlt. Weitere sklerifizierte, gefäßhaltige bzw. unverholzte Bereiche sind nicht sehr regelmäßig angelegt. Die mehr oder weniger unverholzten Parenchymstrahlen sind meist nicht klar erkennbar, da die nicht sklerifizierten Partien oft bis an das Kambium heranreichen. Am besten sind sie bei *Datura stramonium* zu erkennen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Sekundärzuwachs durch mehrere Kambien gebildet

Typisch für *Amaranthus albus, A. retroflexus* sowie *Chenopodium album* (Abb. 9c), *Ch. ficifolium, Ch. hybridum* und *Atriplex patula* (und weitere, nicht untersuchte Arten beider Familien) aber auch für *Spergula arvensis* und *Spergularia rubra* ist das Entstehen mehrerer Kambien, die wieder erlöschen. Diese bilden nach dem gleichen Modus, wie er bereits für die Sproßachse beschrieben wurde, Zuwachsringe aus Zwischen- und Leitgewebe, d.h. periphere Zellen des zentralen Leitgebestranges beginnen sich zu teilen, geben anfangs Zwischen- und anschließend Leitgewebe ab. Bemerkenswert ist, daß diese anatomische Struktur nicht nur bei *Amaranthaceae* und *Chenopodiaceae* (Abb. 9c) sondern auch in den Wurzeln verschiedener *Caryophyllaceae* auftritt. *Spergula arvensis* (Abb. 9d) und *Spergularia rubra* ähneln histologisch stärker dem Bau von *Amaranthus*. Das gesamte Gewebe ist schwächer verholzt, das Zwischengewebe ist nicht sklerifiziert. Die Zuwachsringe des Leitgewebes bestehen aus unterschiedlichen breiten Sektoren, je nach dem, ob das radiale Zwischengewebe den jeweiligen Leitgewebering vollständig zerteilt. Der erste Leitgewebering ist meist am vollständigsten ausgebildet. Die folgenden bestehen hingegen oft nur aus voneinander getrennten Sektoren. Bei den *Chenopodiaceae*-Arten ist das radiale Zwischengewebe deutlich stärker als das tangentiale verholzt (Abb. 9c). Bei *Amaranthus*-Arten ist das Zwischengewebe markartig unverholzt, so daß sich das Leitgewebe davon deutlich abhebt. Die Teilungsfähigkeit eines Kambiumringes erlischt nicht sofort beim Entstehen des folgenden. Aus diesem Grund sind meist zwei bis drei Kambien aktiv, insbesondere jene der im Entstehen begriffenen, schmaleren Zuwachsringe.

Systematisierung der anatomischen Typen

Sproßachse

Aus den erkennbaren Unterschieden im Zuwachs der Sproßachsen folgt die Überlegung, inwieweit die einzelnen Arten Strukturtypen zu-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

geordnet werden können bzw. durch spezielle Merkmale voneinander abzugrenzen sind. Von ESAU (1943), TROLL & RAUH (1950), KAUSSMANN (1963) und DENFFER (1978) liegen bereits Angaben zu einzelnen Formen des sekundären Dickenwachstums vor. Anhand der bisher vorgeschlagenen Typisierungen ergibt sich jedoch die Frage nach deren Vollständigkeit hinsichtlich der berücksichtigten Differenzierungsmöglichkeiten des Sekundärzuwachses.

Bei unseren Überlegungen stützen wir uns im wesentlichen auf die von den genannten Autoren getroffenen Vorschläge und Hinweise. Den vorliegenden Untersuchungen zufolge erscheint es gerechtfertigt, die bisherigen Charakterisierungen der Typen kritisch zu beleuchten. Überlegenswert erscheint es zudem, die Typen mit neutralen Bezeichnungen (Buchstaben) zu belegen und die von früheren Autoren verwendeten Gattungsnamen nur illustrativ zu nutzen. In gleichem Sinne sind die vorgeschlagenen Gattungsnamen für Typen aufzufassen, die bisher nicht in solcher Weise benannt wurden. Entsprechend den zum großen Teil eindeutig erkennbaren Unterschieden wird eine weitere Unterteilung in Untertypen für gerechtfertigt erachtet. Diese werden zusätzlich mit Zahlen benannt.

Typ A: (*Fumaria*-Typ; vgl. ESAU 1943, 1969-ohne nähere Bezeichnung): Kambium auf die Leitbündel beschränkt, Leitbündel auch im ausdifferenzierten Sproß durch Markstrahlen getrennt

Untertyp 1: Markstrahlen verholzen, Leitbündel dadurch z.T. nur wenig vergrößert

Untertyp 2: Markstrahlen verholzen nicht, Leitbündel dadurch meist deutlich vergrößert

Typ B: (*Aristolochia*-Typ; vgl. ESAU 1943, 1969-ohne nähere Bezeichnung; TROLL & RAUH 1950, KAUSSMANN 1963, DENFFER 1978-*Aristolochia*-Typ): Kambiumring ausgebildet, der die Leitbündel vergrößert und die unverholzten Markstrahlen als annähernd gleichartig strukturiertes Gewebe verlängert

Typ C: (*Ricinus*-Typ; vgl. ESAU 1943, 1969-ohne nähere Bezeichnung; DENFFER 1978-*Ricinus*-Typ): Primäres Leitgewebe als isolierte Stränge, sekundärer Zuwachs als geschlossener Ring ausgebildet; zwischen den primären Leitbündel keine sekundären entstehend

Untertyp 1: Gefäße auf die Leitbündel beschränkt

Untertyp 2: Gefäße im faszikulären und interfaszikulären Zuwachs

Typ D: (*Helianthus*-Typ; vgl. ESAU 1943, 1969-ohne nähere Bezeichnung; TROLL & RAUH 1950, KAUSSMANN 1963-*Helianthus*-Typ): Primäres Leitgewebe als isolierte

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

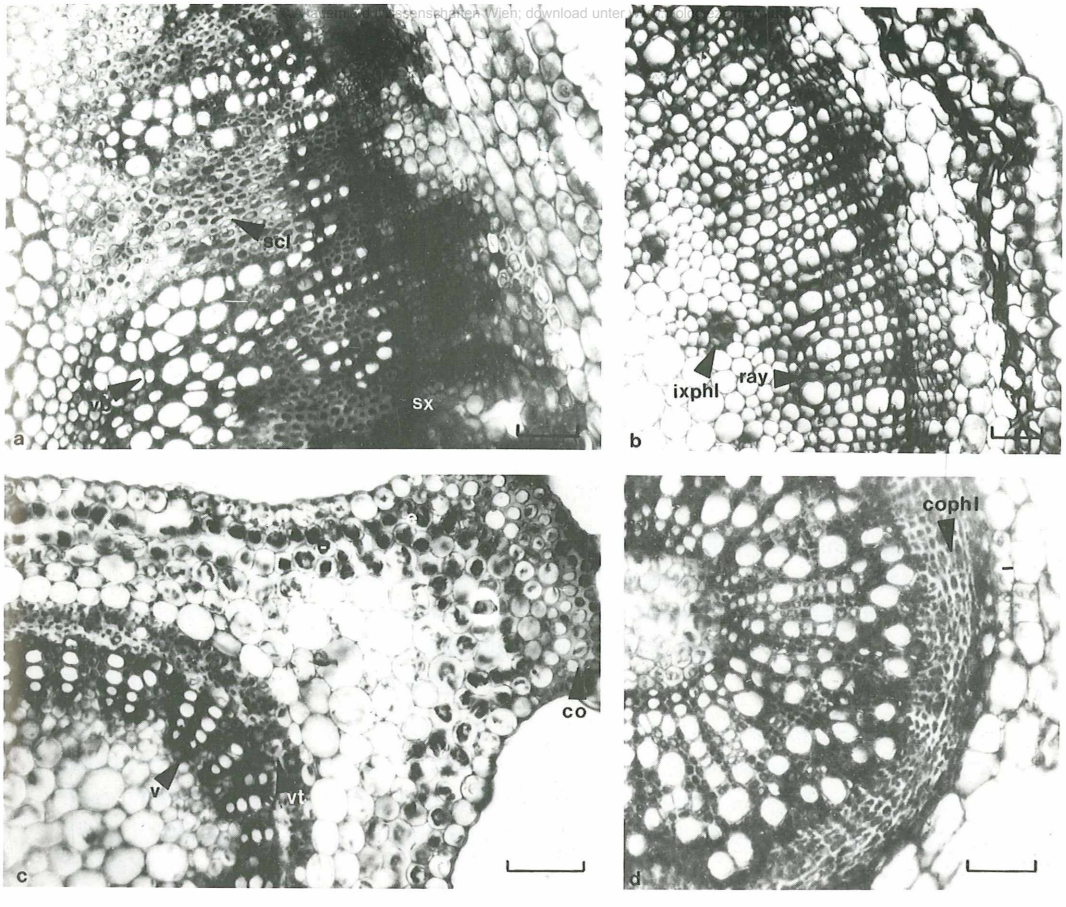

Abb. 6. Sproßquerschnitte. a) *Thlaspi arvense.* Im später gebildeten sekundären Xylem (sx) mehr oder weniger gleichmäßig verteilte Gefäße. Primärer Festigungsring (scl) als gefäßfreier Bereich zwischen den Leitbündeln (vb) erkennbar. b) *Hyoscyamus niger.* Keine separaten, ins Mark hineinreichende Leitbündel. Einreihige Strahlen (ray) durchziehen den Leitgewebering. Zentripetal des Xylems intraxyläres Phloem ausgebildet (ixphl). c) *Galium aparine.* Bereits im jungen Sproß geschlossener Leitgewebering (vt) angelegt. Primäre Gefäße (v) reihig angeordnet. Rinde in den Stengelriefen mit Kollenchym (co). d) *Galium aparine.* Reihige Anordnung der Gefäße im sekundären Zuwachs nicht beibehal' Xylem gefäßreich, von kollenchymatischem Phloemring (cophl) umgeben. Rinde abgestoßen. - Meßba. 'er e 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Stränge, sekundärer Zuwachs als geschlossener Ring ausgebildet; zwischen primären Leitbündeln entstehen kleine sekundäre Bündel

Untertyp 1: Gefäße auf die Leitbündel beschränkt, Zuwachsring mit Strahlen

Untertyp 2: Gefäße im faszikulären und interfaszikulären, strahlfreien Zuwachs

Typ E: (*Tilia*-Typ; vgl. ESAU 1943, 1969-ohne nähere Bezeichnung; TROLL & RAUH 1950-*Linum*-Typ; KAUSSMANN 1963, DENFFER 1978-*Tilia*-Typ): Leitgewebering bereits im primären Sproß und ohne separate Leitbündel

Untertyp 1: Leitgewebering mit Strahlen

Untertyp 2: Leitgewebering ohne Strahlen

Typ F: (*Amaranthus*-Typ; verbreitet als anomales sekundäres Dickenwachstum bezeichnet): Sekundärzuwachs in Form mehr oder weniger konzentrischer, durch Zwischengewebe getrennter Leitgeweberinge, von nacheinander entstehenden und wieder erlöschenden Kambien gebildet; Phloem und Xylem grenzen unmittelbar aneinander an (geschlossen kollateral)

Typ G: (*Capsella*-Typ; vgl. HURKA & BÜCHELE 1976-ohne nähere Bezeichnung): Restmeristem zwischen den Prokambialsträngen mit kambialem Charakter (mehr oder weniger deutlich reihig angeordnete Zellen bildend) und erlöschend; sekundäres Kambium im interfaszikulären Bereich z.B. aus der innersten Rindenschicht entstehend

Übersicht über die Zuordnung der untersuchten Arten zu den Typen des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse

A 1: *Adonis aestivalis, Myosurus minimus, Ceratocephalus falcatus, Consolida regalis, C. orientalis, Nigella arvensis, Papaver argemone, P. hybridum, P. rhoeas, Spergula arvensis, Agrostemma githago, Viola arvensis, Teesdalia nudicaulis, Erophila verna, Valerianella carinata, V. coronata, V. locusta, Arnoseris mlnima*

A 2: *Fumaria officinalis, Erodium cicutarium, Geranium dissectum, G. pusillum*

B: *Portulaca oleracea*

C 1: *Agrostemma githago, Viola arvensis, Anagallis arvensis, A. foemina, Euphorbia humifusa, Tribulus terrestris, Valerianella carinata, V. coronata, V. locusta*

C 2: *Urtica urens, Spergularia rubra, Melandrium noctiflorum, Stellaria media, Arenaria serpyllifolia, Sagina procumbens, Scleranthus annuus, Viola arvensis, Euphorbia exigua, E. helioscopia, E. peplus, Mercurialis annua, Aphanes arvensis, Anchusa arvensis, Lithospermum arvense, Myosotis arvensis, Solanum nigrum, Misopates orontium, Chaenoarhinum minus, Galeopsis segetum, G. ladanum, Lamium amplexicaule, L. purpureum*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

D 1: *Consolida regalis, C. orientalis, Fallopia convolvulus, Polygonum lapathifolium, P. persicaria, P. aviculare, Descurainia sophia, Raphanus raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium loeselii, S. officinale, Trifolium arvense, Vicia tetrasperma, V. hirsuta, V. villosa, V. angustifolia, Ornithopus perpusillus, Oxalis corniculata, Aethusa cynapium, Orlaya grandiflora, Centaurea cyanus, Iva xanthiifolia, Lapsana communis, Matricaria inodora, M. suaveolens, Senecio vernalis, Sonchus oleraceus, Xanthium spinosum, X. strumarium*

D 2: *Camelina sativa, Erucastrum gallicum, Lepidium ruderale, L. campestre, Thlaspi arvense, Oxalis europaea, Galinsoga ciliata, G. parviflora, Gnaphalium uliginosum, Senecio vulgaris*

E 1: *Datura stramonium, Hyoscyamus niger*

E 2: *Galium aparine, Sherardia arvensis, Rhinanthus minor, Kickxia elatine, Veronica arvensis, V. agrestis, V. hederifolia, V. persica, V. opaca, V. triphyllos, V. praecox*

F: *Amaranthus albus, A. retroflexus, Chenopodium album, Ch. ficifolium, Ch. hybridum, Atriplex patula*

G: *Arabidopsis thaliana, Capsella bursa pastoris*

Wurzel

Ähnlich wie für die Sproßachse ist auch für die Wurzeln eine Typisierung nach Hauptformen des sekundären Dickenwachstums möglich. Unseres Wissens ist in dieser Hinsicht noch kein Versuch einer genaueren Einteilung vorgenommen worden, auf den wie bei den Sproßachsen zurückgegriffen werden könnte. Eine Unterteilung, wie sie DE BARY (1877) vorschlägt, ist entsprechend den hier verwendeten Kriterien nicht zugrundezulegen. Rücksichtlich einer möglichst kompletten Erfassung der Differenzierungsformen der Annuellen werden bei den Wurzeln zwei Typen des sekundären Dickenwachstums unterschieden.

Typ A: Kambiumring während der gesamten Zeit des sekundären Dickenwachstums aktiv, Xylem sowie mehr oder weniger deutlich voneinander unterscheidbares Phloem und Parenchym bildend

Untertyp 1: Xylem ohne Strahlen und vollständig (mehr oder weniger stark) verholzt

Untertyp 2: Xylem mit mehr oder weniger ausgedehnten unverholzten Gewebezonen, die inselartig zwischen verholztem Gewebe liegen

Untertyp 3: Xylem mit Strahlen und außer einem meist kleinen zentralen Teil sowie den Strahlen kompakt verholzt

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Untertyp 4: Xylem mit Strahlen und ausgedehnten unverholzten Gewebezonen zwischen sklerifiziertem Gewebe

Typ B: Sekundärzuwachs in Form mehr oder weniger konzentrischer, durch Zwischengewebe getrennter Leitgeweberinge um den axialen Strang, in denen Phloem und Xylem unmittelbar aneinander angrenzen und nicht durch ein Kambium voneinander getrennt sind, Zuwachsringe aus nacheinander auftretenden und wieder erlöschenden Kambien zentrifugal des jeweils zuletzt entstandenen Leitgeweberinges bzw. des axialen Stranges entstehend

Übersicht über die Zuordnung der untersuchten Arten zu den Typen des sekundären Dickenwachstums der Wurzel

A 1: *Adonis aestivalis, Ceratocephalus falcatus, Consolida regalis, C. orientalis, Myosurus minimus, Nigella arvensis, Papaver argemone, P. hybridum, P. rhoeas, Agrostemma githago, Arenaria serpyllifolia, Sagina procumbens, Scleranthus annuus, Stellaria media, Polygonum persicaria, Arabidopsis thaliana, Capsella bursa pastoris, Erophila verna, Teesdalia nudicaulis, Euphorbia humifusa, E. peplus, Anagallis arvensis, A. foemina, Aphanes arvensis, Vicia hirsuta, V. tetrasperma, Ornithopus perpusillus, Oxalis europaea, O. corniculata, Geranium pusillum, G. dissectum, Tribulus terrestris, Galium aparine, Sherardia arvensis, Myosotis arvensis, Chaenorhinum minus, Kickxia elatine, Misopates orontium, Rhinanthus minor, Veronica arvensis, V. agrestis, V. hederifolia, V. persica, V. opaca, V. triphyllos, V. praecox, Galeopsis ladanum, G. segetum, Lamium amplexicaule, L. purpureum, Galinsoga ciliata, G. parviflora, Gnaphalium uliginosum, Senecio vulgaris*

A 2: *Arabidopsis thaliana, Camelina sativa, Lepidium ruderale, L. campestre, Thlaspi arvense, Capsella bursa pastoris, Valerianella carinata, V. coronata, V. locusta*

A 3: *Fumaria officinalis, Papaver argemone, P. rhoeas, Melandrium noctiflorum, Fallopia convolvulus, Polygonum aviculare, Polygonum lapathifolium, Viola arvensis, Descurainia sophia, Raphanus raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, S. loeselii, Euphorbia helioscopia, E. exigua, Mercurialis annua, Vicia angustifolia, V. villosa, Trifolium arvense, Geranium dissectum, G. pusillum, Erodium cicutarium, Aethusa cynapium, Orlaya grandiflora, Solanum nigrum, Arnoseris minima, Centaurea cyanus, Galinsoga ciliata, G. parviflora, Gnaphalium uliginosum, Iva xanthiifolia, Lapsana communis, Sonchus oleraceus, Matricaria inodora, M. suaveolens, Senecio vernalis, S. vulgaris, Xanthium spinosum, X. strumarium*

A 4: *Urtica urens, Portulaca oleracea, Valerianella carinata, V. coronata, V. locusta, Anchusa arvensis, Datura stramonium, Hyoscyamus niger, Senecio vulgaris, Sonchus oleraceus*

B: *Spergula arvensis, Spergularia rubra, Amaranthus albus, A. retroflexus, Atriplex patula, Chenopodium album, Ch. ficifolium, Ch. hybridum*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion

Kriterien zur Unterscheidung der vorgeschlagenen Typen des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse

Die Arten, bei denen Kambiumtätigkeit auf die Leitbündel allein beschränkt bleibt, sind bisher kaum berücksichtigt worden. Vor allem neuere Publikationen vernachlässigen diesen Modus völlig, der insbesondere bei Arten der Gattungen *Geranium, Erodium* oder *Nigella* offensichtlich sehr regelmäßig ausgebildet ist. ESAU (1943) gibt eine Gruppe von Pflanzen an, bei denen sekundäres Dickenwachstum völlig fehlen soll, indem von "dikotylen Kräutern ohne sekundäres Dickenwachstum wie *Ranunculus*" gesprochen wird.

Den vorliegenden Untersuchungen zufolge ist das vollständige Fehlen von Kambium in den Leitbündeln jedoch zu bezweifeln, zumal gerade *Ranunculus* ein Lehrbeispiel für offen kollaterale Leitbündel ist. Auch bei *Nigella arvensis, Adonis aestivalis* und *Consolida regalis* wurde kambiale Aktivität immer, zumindest in geringem Umfang, festgestellt. Darüber hinaus dehnt sich bei *Consolida regalis* und *C. orientalis* infolge des intensiven Sproßwachstums das faszikuläre Kambium bis in den interfaszikulären Bereich aus, so daß auch zwischen den Leitbündeln sekundärer Zuwachs entsteht (Abb. 4d).

Bei zahlreichen Arten liegt das primäre Leitgewebe in Form voneinander isolierter Stränge vor. Sekundär ist ein Leitgewebering ausgebildet. Diesem Zuwachsverhalten entsprechen nach TROLL & RAUH (1950) sowie KAUSSMANN (1963) der *Helianthus*-Typ (Typ D) bzw. nach DENFFER (1978) der *Ricinus*-Typ (Typ C). Jeweils nur einen der beiden Typen zu berücksichtigen erscheint nach vorliegenden Untersuchungsergebnissen unvollständig. Zudem ergeben sich daraus teilweise auch falsche Verallgemeinerungen.

Der *Helianthus*-Typ (Typ D) erfaßt nur solche Arten, die zwischen den primären Leitbündeln früher oder später kleinere sekundäre Bündel anlegen. Die Anlage sekundärer Bündel ist in den meisten Fällen sehr deutlich zu erkennen und als gutes diagnostisches Merkmal verwendbar. Fehlerhaft ist jedoch die Verallgemeinerung, daß solche sekundären Leitbündel bei allen Arten auftreten, bei denen das primä-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

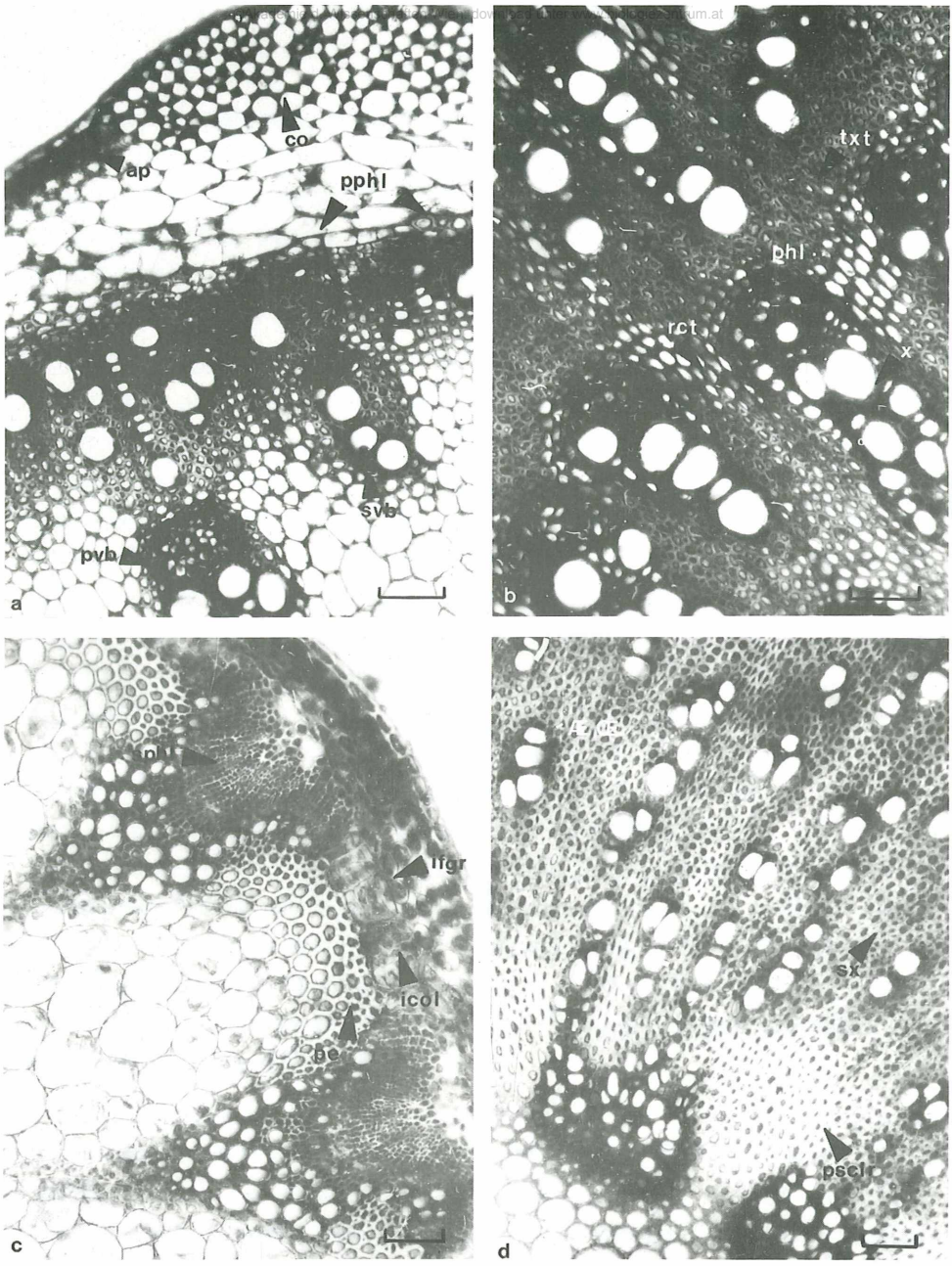

Abb. 7. Sproßquerschnitte. a) *Chenopodium album*. Primäre Leitbündel (pvb) fast ganz von Mark umgeben. Später angelegte Leitbündel (svb) ragen weniger weit in das Mark hinein. Zwischen innerster Rindenschicht und Kambium liegen Gruppen sklerifizierter primärer Phloemzellen (pphl). In der Rinde wechselt Kollenchym (co) mit Assimilationsparenchym (ap). b) *Atriplex patula*. Xyleme (x) und Phloeme (phl) grenzen unmittelbar aneinander an. Das radiale Zwischengewebe (rct) verholzt z.T. nicht so stark wie das tangentiale Zwischengewebe (tct). c) *Arabidopsis thaliana*. Schmaler interfaszikulärer Zuwachs entsteht durch Teilung der innersten Rindenschicht (icol). Peripheres interfaszikuläres Gewebe (perif) stark sklerifiziert bis an die Rinde. Leitbündel reichen weit in das Mark hinein. Sekundäres Phloem (sphl) umfangreich entwickelt und kollenchymatisch. d) *Lepidium campestre*. Gewebe im Bereich des primären Festigungsringes (psclr) stark verholzt. Zellen im Bereich des sekundären Xylemzuwachses (sx) deutlich reihig angeordnet. Keine deutlich erkennbare Grenze zwischen primärem Festigungsring und Sekundärzuwachs. - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

re Leitgewebe als isolierte Stränge vorliegt und sekundär ein Leitgewebering ausgebildet ist. Vom *Helianthus*-Typ (Typ D) werden bei genauer Betrachtung nicht die Arten in ihrem Zuwachsverhalten berücksichtigt, bei denen keine sekundären Leitbündel auftreten, die aber gleichfalls im sekundären Entwicklungszustand der Sproßachse einen geschlossenen Zuwachsring besitzen.

Solche Arten werden durch den *Ricinus*-Typ (Typ C) nach DENFFER (1978) erfaßt. Die verallgemeinerte Charakterisierung dieses Typs, wonach "das interfaszikuläre Kambium mit dem Einsetzen des sekundären Dickenwachstums auf breiter Front nach innen Holz- und außen Bast-Elemente abgliedert, zwischen denen nur ganz schmale ein- bis wenigzellige Markstrahlen von begrenzter Höhe erhalten bleiben", umfaßt zwar mehr Arten als der *Helianthus*-Typ, geht aber über das gut abgrenzbare Merkmal der sekundären Leitbündel hinweg. Aus den genannten Gründen erscheint es daher nützlich, beide Typen als eigenständige Formen des sekundären Dickenwachstums auszuweisen und dabei das Vorhandensein bzw. Fehlen sekundärer Leitbündel als Unterscheidungskriterium zu nutzen. Außerdem ist darauf hinzuweisen, daß in der ausdifferenzierten Sproßachse nicht immer ein Leitgewebering vorliegt. Da zwischen den Leitbündeln lediglich Parenchym ausgebildet sein kann, das mehr oder minder stark verholzt, sollte besser mit einer allgemeineren Formulierung von sekundärem Zuwachs gesprochen werden (Untertyp C 1, D 1). Nur bei den Untertypen C 2 und D 2 liegt der sekundäre Zuwachs als geschlossener und strahlfreier Leitgewebering vor.

Untersuchungen von SCHNETTKER (1977) an *Helianthus annuus* ergaben, daß es sich bei sämtlichen Leitbündeln um Blattspuren handelt. Solche Blattspuren aus später angelegten Blättern ordnen sich dabei zwischen die basipetal bereits weiter ausdifferenzierten früher angelegten Leitbündel ein. Dadurch entsteht der typische Stengelquerschnitt mit großen und kleinen, teils erst als Anlage erkennbaren Leitbündeln. Ausgangspunkt der interfaszikulären Teilungsaktivität sind die Bündelkambien, die sich seitlich ausdehnen, dann aber nur parenchymatisches, leitelementefreies Gewebe bilden. Dies entspricht dem Untertyp D 1. Die Differenzierung zwischen Untertyp D 1 und D 2 ist damit stärker quantitativer Art. Dadurch, daß die Leitbündel z.T. sehr

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

eng beieinanderliegen, erscheint der Eindruck eines kontinuierlichen, strahlfreien Leitgeweberinges.

SCHNETTKER (1977) geht nicht weiter auf die Unterschiede zwischen dem *Helianthus*- und *Ricinus*-Typ ein und unterscheidet zwischen *Linum*- (= *Tilia*-Typ, Typ E) und *Helianthus*-Typ (Typ D) ebenfalls nur quantitativ. Dies geschieht aus der Betrachtungsweise, den Leitgewebezylinder als Einheit aufzufassen, in dem die individuellen Leitbündel keine Rolle mehr spielen.

Eine derartige Verallgemeinerung scheint für die vorliegenden Untersuchungen jedoch zu weitgefaßt, zumal es sich nicht nur um quantitative sondern um qualitative Unterschiede handelt. Letzteres trifft für das Vorhandensein bzw. Fehlen von Leitgewebe im sekundären Zuwachs zu und, wie von SCHNETTKER (1977) selbst herausgestellt wurde, für die Herkunft des Gewebes, d.h., ob es aus dem Meristemring stammt (sekundäre Leitbündel), oder ob es durch ein interfaszikuläres Kambium entstanden ist.

Die Unterscheidung des Typs E (*Tilia*-Typ) in zwei Untertypen wird mit dem Vorhandensein bzw. Fehlen von Strahlen begründet. Die Unterschiede können neben der taxonomischen Bedeutung durchaus auch im Zusammenhang mit funktionell-morphologischen Merkmalen gesehen werden. Bereits BORN (1886) und WETTSTEIN (1895) wiesen bei *Veronica*-Arten auf das Fehlen von Strahlen hin. Gerade weil dieser Typ besonders bei den Gehölzen verbreitet ist und auch bei krautigen Arten vorkommt, erscheint die differenzierte Betrachtung für entwicklungsgeschichtliche Fragen wichtig.

Der Typ F (*Amaranthus*-Typ) findet sich nur innerhalb der *Caryophyllidae* (*Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae* u.a.). Da in diesem Verwandtschaftskreis sowohl krautige als auch holzige Vertreter vorkommen, erscheint es aber gerechtfertigt, diesen Modus der Sekundärverdickung anderen Typen gleichzustellen und ihn nicht, wie bisher verbreitet, gewissermaßen als Anhang zu betrachten.

Die unterschiedlichen Ansichten zur Entwicklung insbesondere des ersten Kambiumringes bei *Chenopodiaceae* differieren sehr weit, wie HEKLAU (1990) anschaulich darstellt. Unterschiede bestehen dabei tatsächlich und zwar in der bereits oben ausgewiesenen Form (erster

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kambiumring nach dem Normaltyp; erstes Kambium entsteht aus innerster Rindenschicht bzw. dem Perizykel).

Erwähnt werden soll an dieser Stelle allerdings nur ein Unterschied zwischen den Untersuchungsergebnissen von HEKLAU (1990) und eigenen Beobachtungen. HEKLAU gibt an, daß das anomale sekundäre Dickenwachstum bei den von ihr untersuchten annuellen *Chenopodiaceae*-Arten nicht mit der Anlage eines Ringes aus faszikulärem und interfaszikulärem Kambium beginnt. Vielmehr stünden die restmeristematischen Zellen nicht mit dem Kambium in Verbindung, wofür insbesondere *Chenopodium rubrum* als Beispiel ausgewiesen ist. Entsprechend verhalten sich alle von HEKLAU untersuchten Arten (*Atriplex nitens, A. patula, A. prostrata, A. tatarica, Chenopodium rubrum, Ch. glaucum, Ch. hybridum*).

Eigene Untersuchungen an *Chenopodium album* und *Ch. hybridum* zeigten demgegenüber, daß der erste geschlossene Kambiumring aus faszikulären und interfaszikulären Teilen besteht und somit nicht von Anfang an der sekundäre Zuwachs ausschließlich zentrifugal des primären Leitgewebes entstehen muß. Diesbezügliche Differenzen in den Untersuchungsergebnissen können ihre Ursache in der artspezifischen Variabilität haben. Grenzen die Leitbündel direkt an die innerste Rindenschicht, wird ihr Kambium in die Bildung des Kambiumringes einbezogen. Befinden sich hingegen zwischen peripherem Phloem und innerster Rindenschicht (Perikambium)-Zellen, finden diese und nicht das Leitbündelkambium Anschluß an den Kambiumring. Das Leitbündel vergrößert sich jedoch unabhängig davon mittels des faszikulären Kambiums.

Die Verwendung des Begriffs "Perikambium" scheint allein für die Charakterisierung des Typs F bei der Sproßachse berechtigterweise angewandt zu werden, da es in Struktur und Funktion dem in der Wurzel vorkommenden Gewebe entspricht.

Der von HURKA & BÜCHELE (1976) beschriebene Modus des sekundären Zuwachses bei *Capsella bursa pastoris* muß als eigenständiger Typ in das Typenspektrum aufgenommen werden. Gleichzeitig ist er aber als Sonder- bzw. Extremfall einer Entwicklung zu betrachten. Die Besonderheit ist die Ausbildung des primären Festigungsringes durch kambiale Zellteilungen, welche früher oder später beendet werden; spätestens, wenn alle Zellen im interfaszikulären Bereich sklerifiziert

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sind. Wird danach erneut interfaszikulärer Zuwachs gebildet, kann dies nur aus unverholztem Gewebe heraus geschehen, was mit der Verlagerung der Teilungszone in die innerste Rindenschicht verbunden ist. Auf die sich daraus ergebenden Unklarheiten bei der Einstufung der Meristeme bzw. Kambien und der von ihnen gebildeten primären bzw. sekundäre Gewebe soll hier nicht eingegangen werden (vgl. HURKA & BÜCHELE 1976).

Nach eigenen Untersuchungen ist diese Zuwachsform deshalb als Sonderfall anzusehen, weil sie nur auftritt, wenn das interfaszikuläre Gewebe bis an die Rindengrenze verholzt ist. Lediglich dann kommt es zu einer Unterbrechung der Teilungsaktivität und späteren Verlagerung in die Rinde. Andernfalls ist nicht mehr von Typ G (*Capsella*-Typ) sondern von Typ D (*Helianthus*-Typ- wegen der bei den *Brassicaceen* verbreiteten Anlage sekundärer und tertiärer Leitbündel) zu sprechen. Bei einigen Arten sklerifiziert der primäre Festigungring generell erst verhältnismäßig spät (*Sisymbrium officinale, S. loeselii, Descurainia sophia*). Außerdem ist kein Erlöschen und späteres Wiederaufleben der Kambialitätigkeit zu verzeichnen. Das nicht so streng in radialen Reihen angeordnete Gewebe des primären Festigungsringes geht durch die kontinuierliche Kambialaktivität allmählich in den deutlicher reihigen Zuwachs über (Abb. 7d).

Konstanz der Bautypen innerhalb der Arten

Die Übersichten über die Zuordnung der einzelnen Arten zu den verschiedenen Typen des sekundären Dickenwachstums von Sproßachse und Wurzel läßt erkennen, daß einige Arten verschiedenen Bautypen sowohl der Sproßachse als auch der Wurzel zugeordnet werden können. Nicht in jedem Fall ist immer eine scharfe Abgrenzung und Fixierung auf eine bestimmte anatomische Struktur gegeben. Darüber hinaus muß damit gerechnet werden, daß bei weiteren Untersuchungen durchaus Ergänzungen zu erwarten sind.

Ein wichtiger Grund für die teils unterschiedliche Zuordnung einer Art ist die ver schieden starke Sklerifizierung des die Leitbündel umgebenden Gewebes bzw. des Wurzelxylems. Vor allem das Markstrahlgewebe der Sproßachse spielt dabei die entscheidende Rolle. Verholzt es zu einem frühen Zeitpunkt, ist eine Reaktivierung der dort befindlichen Zellen zu kambialen Teilungen nicht mehr möglich.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

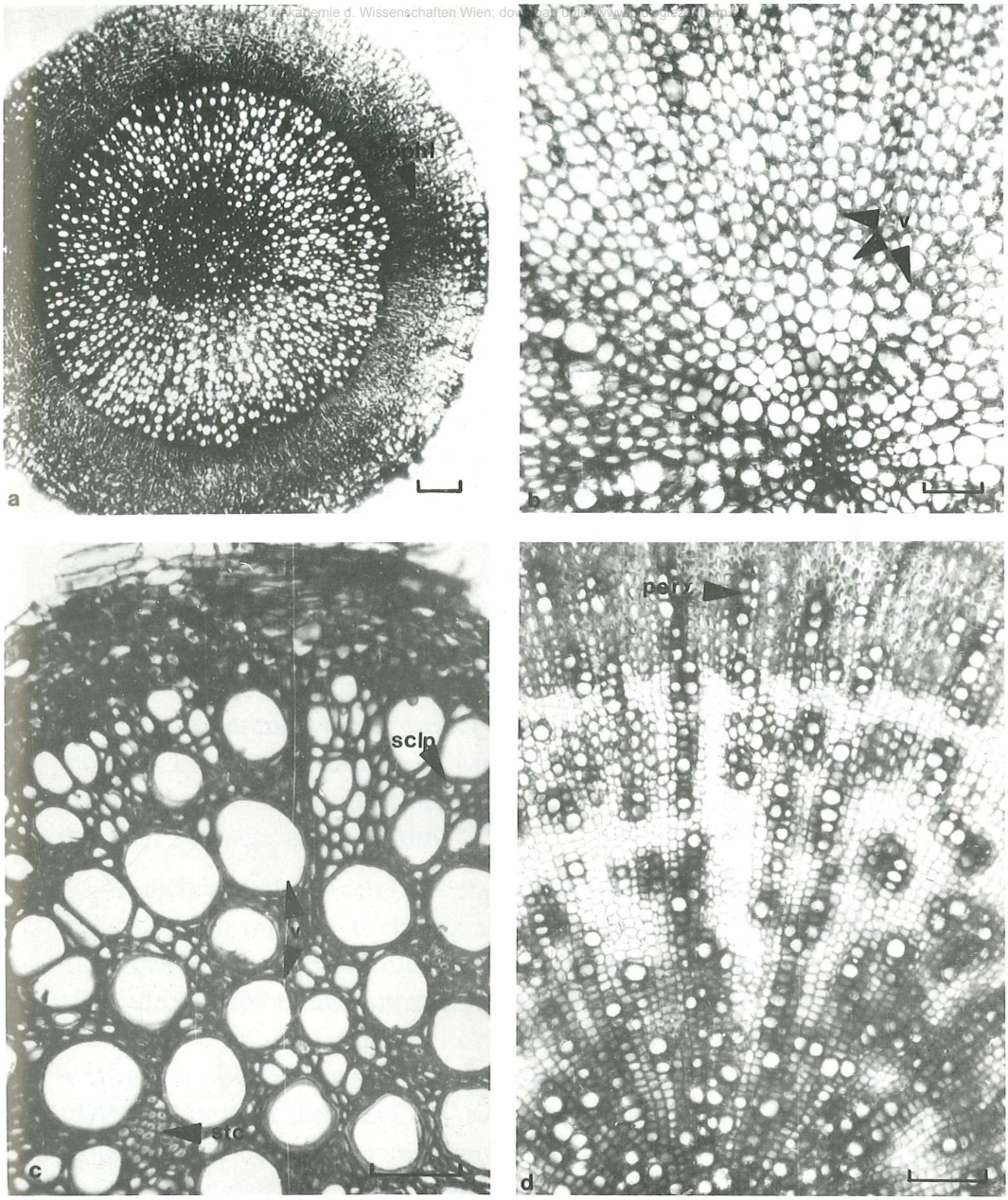

Abb. 8. Wurzelquerschnitte. a) *Arenaria serpyllifolia.* Zentrales Xylem mit wenigen und kleinen Gefäßen, gering verholzt. Zentrifugaler teil stärker verholzt, sehr gefäßreich. Phloem als breiter kollenchymatischer Ring angelegt (cophl). b) *Papaver hybridum.* Xylem gleichmäßig verholzt, ohne Strahlen. Gefäße fallen größenbedingt kaum auf (v). c) *Vicia tetrasperma.* Xylem aus großen Gefäßen (v), steinzellenartigen kleinen Zellen (stc) und größerzelligem, verholztem Parenchym (sclp) bestehend, ohne Strahlen. d) *Camelina sativa.* Große verholzte Gewebebereiche, in denen die Gefäße und das sie unmittelbar umgebende stärker verholzte Parenchym liegen. Peripheres Xylem (perx) stärker verholzt. - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ein anschauliches Beispiel hierfür bietet *Agrostemma githago.* Es wurden Exemplare beobachtet, die dem Untertyp A 1 zuzuordnen sind (Abb. 1c) und solche, die zu Untertyp C 1 gehören (Abb. 4a). Exemplare, bei denen der sekundäre Zuwachs auf die Leitbündel allein beschränkt bleibt, unterliegen in frühen Entwicklungsstadien einer Sklerifizierung im Markstrahlbereich und zwar ausgehend vom extraxylären Sklerenchymring. Auch der Vergrößerung der Leitbündel ist durch den mechanischen Widerstand des sie umgebenden Gewebes eine Grenze gesetzt. Am Ende der Entwicklung liegt ein breiter Festigungsring vor, der aus den sklerifizierten Elementen des Leitgewebes, den verholzten Markstrahlen und dem extraxylären Festigungsring besteht (Abb. 1c). Bleibt eine Sklerifizierung des Markstrahlgewebes in frühen Entwicklungsstadien aus, kann sich in diesem Bereich ein interfaszikuläres Kambium ausbilden. Bei *Agrostemma* kommt es dann aber nur zur Xylembildung. Ein sekundärer Leitgewebezuwachs erfolgt nur im Bereich der Leitbündel, so daß der Untertyp C 1 vorliegt. Der extraxyläre Sklerenchymring weitet sich somit nicht in den Markstrahlbereich hinein aus, hingegen wird die Stabilität durch einen später mehr oder weniger stark sklerifizierenden interfaszikulären und faszikulären Zuwachs erhöht (Abb. 4a).

Ähnlich verhält es sich bei den *Valerianella*-Arten. Hier liegen meist breite und in radialer Richtung schmale Leitbündel vor, zwischen denen das Markstrahlgewebe ebenfalls frühzeitig verholzen kann. In diesem Fall bleibt der Zentralkzylinder sehr schmal, und der Sekundärzuwachs ist auf die Leitbündel beschränkt. Er ist in der Regel spärlich entwickelt. Bleibt das Markstrahlgewebe unverholzt, kann sich auch zwischen den Leitbündeln ein Kambium entwickeln, das einen mehr oder weniger breiten Sekundärzuwachs hervorbringt. Dieser ist jedoch gefäßfrei, so daß ebenfalls Untertyp C 1 vorliegt.

Ähnlich wie bei *Agrostemma githago* und den *Valerianella*-Arten verhält es sich bei *Viola arvensis*. Zu dem interfaszikulären Xylemparenchym werden bei manchen Individuen noch Leitelemente ausgebildet, so daß die genannte Art außer zu den Untertypen A 1 und C 1 auch dem Untertyp C 2 zugeordnet werden kann (Abb. 4c).

Wie die Sklerifizierung des zwischen den Leitbündeln liegenden Gewebes auf deren Entwicklung einschränkend wirkt, ist bei verschiedenen *Ranunculaceae*-Arten gut erkennbar. Bei *Consolida regalis*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und *C. orientalis* wurde beobachtet, daß neben den großen Leitbündeln weitere sekundäre Bündel angelegt werden. Häufig tritt eine frühzeitige und sehr starke Sklerifizierung des interfaszikulären Gewebes ein. Dadurch bleiben die sekundären Leitbündel in ihrer Differenzierung teils auf der Stufe von Initialen stehen, oder ihr Durchmesser wird nicht größer als der einer Sklerenchymzelle (Abb. 2a). Die intensive Sklerifizierung wird deutlich an Markstrahlzellen, die teils so starke Wandauflagerungen haben, daß ein Lumen fast vollständig fehlt. Ähnliche Beobachtungen wurden bei *Arnoseris minima* gemacht. Auch bei dieser Art wird die Ausdifferenzierung sekundärer Leitbündel durch die starke Sklerifizierung des Markstrahlgewebes unterbunden (Abb. 1d).

Auf die Möglichkeit der Ausdehnung des faszikulären Kambiums in den interfaszikulären Bereich bei *Consolida regalis* und *C. orientalis* wurde bereits hingewiesen (Abb. 4d), ebenfalls auf den Zusammenhang zwischen vollständiger Verholzung des interfaszikulären Gewebes und der Verlagerung der Zellteilung in die innerste Rindenschicht bei einigen *Brassicaceae*.

Ähnlich wie bei den Sproßachsen wird aus der Gesamtübersicht der Zuordnung zu den einzelnen Typen des sekundären Dickenwachstums der Wurzeln deutlich, daß auch sie verschiedenen Untertypen zugeordnet werden können. Bei einigen *Asteraceae* (*Gnaphalium uliginosum, Galinsoga ciliata, G. parviflora* oder *Senecio vulgaris*) sind in dünnen Wurzeln keine Strahlen angelegt; es liegt ein massiv verholztes Xylem vor. Dickere Wurzeln haben hingegen Strahlen ausgebildet. Bezüglich der Lebensdauer und des radialen Stofftransportes im Gewebe könnte dies durchaus im Zusammenhang stehen. Die sproßbürtigen Wurzeln von *Sonchus oleraceus* und *Senecio vulgaris* besitzen im zentralen Bereich des Xylems keine Gefäße sondern unverholztes Parenchym. Erst in weiter äußeren Bereichen sind Gefäße ausgebildet. Das periphere Xylem wird von Strahlen durchzogen. Bei den Hauptwurzeln und deren Verzweigungen sind auch zentral Gefäße sowie mehr oder weniger stark verholztes Xylemparenchym ausgebildet. Die Arten sind somit den Untertypen A 3 und A 4 zuzuordnen. Die *Valerianella*-Arten werden den Untertypen A 2 und A 4 zugeordnet, wobei der rein parenchymatische Charakter, d.h. die fehlende oder zumindest deutlich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

geringere Verholzung größerer Xylembereiche nicht immer so deutlich ist wie beispielsweise bei *Thlaspi arvense* oder *Anchusa arvensis.*

Zusammenhänge zwischen Anatomie und Morphologie

Die Morphologie einer Art wird maßgeblich durch ihre Anatomie bestimmt. Je nach der Intensität einwirkender Umweltfaktoren treten im Rahmen der strukturellen Variabilität innerartliche Unterschiede auf. Die Art reagieren dabei im Rahmen ihrer phänotypischen morphologischen Plastizität, wie z.B. an *Viola arvensis* deutlich demonstriert werden kann. Es gibt auch Arten, die morphologisch weniger variabel sind wie z.B. *Portulaca oleracea*. Keinesfalls sind darüber hinaus die funktionellen Zusammenhänge zwischen anatomischem und morphologischem Bau zu unterschätzen, selbst wenn Zusammenhänge noch nicht immer sicher erkennbar sind. Dies bedeutet, daß nicht in allen Fällen eine Begründung dafür gegeben werden kann, warum z.B. Typ A und nicht Typ B einer Struktur verwirklicht ist. Darin spiegelt sich einmal mehr die Mannigfaltigkeit natürlicher Strukturen am Beispiel der Pflanzen wider.

Die untersuchten annuellen *Caryophyllaceae*-Arten bieten günstige Beispiele für diesen Sachverhalt. *Agrostemma githago* ist eine hochwüchsige, hauptachsendominante und daneben oft reich verzweigte Art. Voraussetzung für einen solchen Wuchs ist stabilisierendes Gewebe. Die Stabilität im Achsensystem kann auf zweierlei Weise erreicht werden. *Agrostemma githago* besitzt einen Leitbündelring, d.h., die Bündel sind primär durch breite Markstrahlen voneinander deutlich getrennt. Zentrifugal sind die Leitbündel zusätzlich von einem Sklerenchymring umgeben. Zwischen Sklerenchymring und Leitbündeln befindet sich ein mehrschichtiges Parenchym, welches wie der Sklerenchymring zum Zentralzylinder gehört. Der Sklerenchymring ist ursprünglich 2-3schichtig angelegt. Das zentripetal angrenzende Parenchymgewebe besteht aus 4-6 Zellschichten. Mit zunehmendem Alter der Sproßachse dehnt sich die Sklerifizierung, ausgehend vom Sklerenchymring, zentripetal aus. Die Anzahl der von der Verholzung erfaßten Zellschichten kann unterschiedlich groß sein. Geht die Verholzung relativ schnell vonstatten, und reicht sie bis in den Markstrahlbereich, besteht nicht mehr die Möglichkeit, daß sich zwischen den Leitbündeln ein Kambium ausbildet. Dadurch bleibt der Sekundärzuwachs allein

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auf die Leitbündel beschränkt. Die Stabilität der Achse wird dann durch das verholzte primäre Parenchymgewebe erreicht. Wenn sich der Sklerenchymring nicht so weit ausdehnt, entwickelt sich zwischen den Leitbündeln ein Kambium, so daß später ein mehr oder weniger stark verholzter Xylemring vorliegt, in dem die Leitbündel miteinander durch sekundären Zuwachs verbunden sind. In diesem Fall beruht die Stabilität der Sproßachse auf verholztem Gewebe primären und sekundären Ursprungs.

Ein weiteres Beispiel ist *Spergula arvensis*, deren Sproßachse ebenfalls getrennte Leitbündel und einen Sklerenchymring besitzt. Dieser verbreitet sich jedoch nur um 1-2 Zellschichten durch Verholzung des zentripetal davon liegenden Parenchyms. Im basalen Sproß nähern sich die Leitbündel seitlich durch Verbreiterung z.T. stark aneinander an oder berühren sich direkt. Es tritt aber kein interfaszikuläres Kambium auf. Bezogen auf den Gesamtquerschnitt der Sproßachse ist der Anteil von stabilisierendem Gewebe gering, was sich im Wuchsverhalten widerspiegelt. Bei kräftig entwickelten und reich verzweigten Individuen liegt der Basalteil der Sproßachse dem Boden auf. Erst nach der Distanz einiger Internodienlängen steigen die Sprosse mehr oder weniger senkrecht auf.

Die Hauptachse von *Melandrium noctiflorum* wächst orthotrop und besitzt meist einige basitone Seitenachsen. Die anfangs ebenfalls getrennten Leitbündel schließen bei der Art immer zu einem Leitgewebering zusammen. Durch das interfaszikuläre Kambium werden sowohl Leit- als auch parenchymatische Elemente gebildet, die später mehr oder weniger stark verholzen. In der ausdifferenzierten Sproßachse liegt somit ein geschlossener Xylem- und Phloemring vor, wobei das Xylemgewebe zentrifugal der Markstrahlen meist schwächer verholzt ist. Das Xylem stellt den Hauptteil des Festigungsgewebes dar. Es wird durch den sich verbreiternden primären Sklerenchymring zentrifugal erweitert.

Arenaria serpyllifolia, Spergularia rubra und *Sagina procumbens* sind Arten, deren Sproßachsen mehr oder weniger plagiotrop und erst später orthotrop wachsen. Dadurch entsteht ein unterschiedlich stark ausgeprägter polsterartiger Wuchs. Die Sproßachsen erheben sich nur wenige Zentimeter über den Erdboden und sind relativ dünn. Die drei Arten besitzen anfangs getrennte Leitbündel, die später durch interfas-

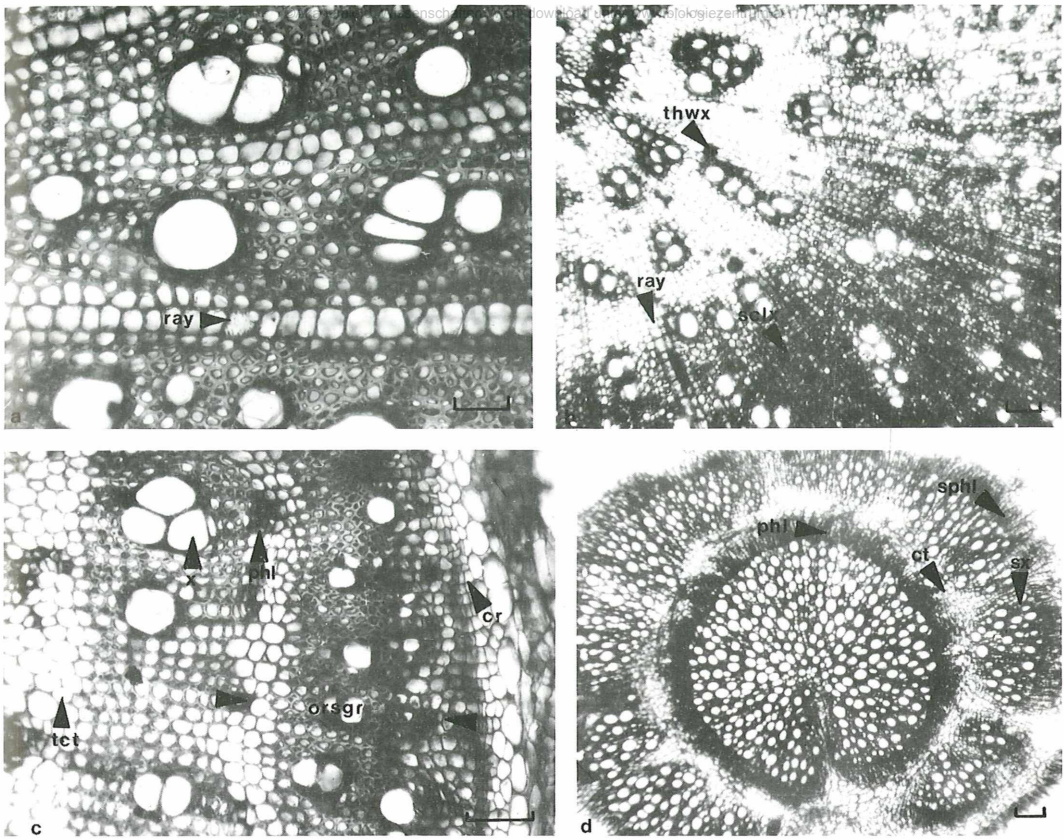

Abb. 9. Wurzelquerschnitte. a) *Xanthium strumarium*. Xylem mit stark verholzten Zellen und dazwischen verlaufenden 1-2reihigen Strahlen (ray) aus weitlumigen, weniger stark verholzten Zellen. Gefäße meist groß. b) *Hyoscyamus niger*. Größere unverholzte Xylembereiche aus dünnwandigen Zellen (thwx). Strahlen (ray) setzen sich durch das periphere, stärker verholzende Gewebe zentrifugal fort. c) *Chenopodium album*. Leitbündel mit unmittelbar aneinandergrenzendem Xylem (x) und Phloem (phl). Phloem von kaum verholztem tangentialem Zwischengewebe (tct) umgeben. Äußerster Zuwachsring ausdifferenziert (orsgr). Kambiumring (cr) tangentiales Zwischengewebe bildend. d) *Spergula arvensis*. Axialer Leitgewebestrang aus gefäßreichem Xylemkörper (x) und Phloemring (phl) bestehend. Zentrifugal angrenzender Zwischengewebering (ct) und erster Zuwachsring aus Phloem (sphl) und Xylem (sx) gebildet. - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zikuläre Kambialtätigkeit miteinander verbunden sind. So entsteht ein geschlossener Leitgewebering. Bei *Spergularia rubra* und *Sagina procumbens* ist dieser schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium der Sproßachse ausgebildet, da die Leitbündel kaum als getrennt erkennbar sind. Im sekundären Leitgewebe kommen keine Strahlen vor. Das Phloem liegt im ausdifferenzierten Sproß als mehr oder weniger breiter kollenchymatischer Ring vor. Alle Arten besitzen einen Sklerenchymring außerhalb des Leitgewebes, der aber wie auch das gesamte Rindengewebe häufig vollständig abgestoßen wird, so daß der kollenchymatische Phloemring bei älteren Sproßteilen die äußerste Gewebeschicht ist.

Stellaria media ähnelt im Wuchsverhalten *Spergularia rubra*, *Arenaria serpyllifolia* und *Sagina procumbens.* Im Unterschied zu diesen Arten hat *Stellaria media* aber keinen Sklerenchymring. Die Leitbündel sind ursprünglich getrennt und werden durch interfaszikuläres Kambium miteinander verbunden bzw. nähern sich durch seitliche Verbreiterung aneinander an. Der sekundäre Leitgewebezuwachs ist relativ gering, das Xylemgewebe ist nur wenig verholzt. Als stützendes Gewebe tritt vorrangig die relativ breite, großzellige Rinde hervor. Die Zellen sind sehr wasserreich und stabilisieren die Sproßachsen durch Turgeszenz.

Stellaria media hat unter günstigen Bedingungen einen üppigen polsterartigen Wuchs, d.h., die Sproßachsen wachsen stark plagiotrop mit vielen Seitensprossen aus basalen Achseln. Erst zur Hauptblüte- und Fruchtzeit richten sich die stärker gestreckten distalen Sproßabschnitte mehr oder weniger auf. Unter ungünstigen Bedingungen, vor allem bei Lichtmangel, entstehen bei dieser Art nur wenige Verzweigungen. Die Internodien beginnen sich sehr zeitig zu strecken und wachsen mit den Konkurrenzpflanzen (Getreide) in die Höhe. Die Streckung der Internodien führt zum Verlust der Stabilität. Die Pflanzen können nur begrenzt selbständig stehen und später nur noch an die umstehenden Pflanzen angelehnt in die Höhe wachsen. Da Stützgewebe in Form umfangreicher sklerifizierender Gewebe fehlt, ist die Art nicht in der Lage, ein stabiles orthotropes Sproßsystem zu entwickeln. Das wasserreiche Rindengewebe ist nur begrenzt zur Stabilisierung fähig.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mögliche entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge der Typen des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse

Bei der Anordnung der verschiedenen Typen des sekundären Dikkenwachstums (Abb. 10) wird den Grundorientierungen früheren Autoren gefolgt (TROLL & RAUH 1950, KAUSSMANN 1963, DENFFER 1978). Dabei sind die einzelnen Typen des sekundären Dickenwachstums nacheinander hinsichtlich der Zunahme des Umfanges des Sekundärzuwachses angeordnet. Mit einer derartigen Anordnung erhebt sich die Frage, ob eine entsprechende Zunahme des sekundären Gewebes phylogenetisch begründet werden kann.

Auf die Notwendigkeit, Arten in ihrem sekundären Dickenwachstum zu berücksichtigen, wenn es lediglich auf die Leitbündel begrenzt ist, wurde bereits ausführlicher eingegangen. Eine unseres Erachtens maßgebliche Rolle spielen solche Vertreter gewissermaßen als Anknüpfungspunkte an Arten ohne sekundären Zuwachs, zu denen die krautigen Monokotylen zählen. Systematische Parallelen scheinen recht deutlich zu sein. Am verbreitetsten ist der Typ A (*Fumaria*-Typ) des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse in der Unterklasse der *Ranunculidae*, und zwar kann er hier als ursprünglich angesehen werden (vgl. Tab. 1). Die Beschränkung des sekundären Dickenwachstums auf die Leitbündel resultiert nicht aus der starken Sklerifizierung des sie umgebenden Gewebes. Dieses schränkt bei fast allen Arten nur die Vergößerung der Leitbündel selbst ein. Lediglich bei *Consolida regalis* und *C. orientalis* wurde, wie bereits mehrfach erwähnt, eine Ausdehnung des Leitbündelkambiums in den interfaszikulären Bereich beobachtet. Selbst in dem vollständig unverholzt bleibenden Markstrahlgewebe bei *Fumaria officinalis* entwickelt sich kein Kambium. Einwände wären nicht unberechtigt, die auf das Vorkommen des Typs A in anderen Unterklassen hinweisen. Für die *Caryophyllidae* trifft dies auf *Agrostemma githago* zu. Der Typ A wird jedoch nicht als ursprünglich sondern als Erscheinung einer unterdrückten, aber potentiell möglichen interfaszikulären Kambialaktivität aufgefaßt (entsprechend der Verholzung des Markstrahlgewebes). In ihrer Ausprägung werden die Leitbündel auch bei *Teesdalia nudicaulis, Erophila verna* und *Arnoseris minima* durch einen primären Festigungsring behindert. Die kompakte Verholzung wird ebenfalls als Ursache des Ausbleibens von

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

interfaszikulärem Kambium angesehen, wobei maßgeblich dazukommt, daß die Sproßachsen einen nur geringen Durchmesser haben. Andere Vertreter der *Brassicaceae* und *Asteraceae* entwickeln demgegenüber teils mächtige Kambialzuwächse, ungeachtete dessen, daß ein primärer Festigungsring ausgebildet und u.U. bis an die innerste Rindenschicht heran sklerifiziert ist (vgl. *Lapsana communis*-Abb. 5a, b). Es bleiben somit nur noch die zu den *Rosidae* gehörenden Vertreter der *Geraniaceae* übrig, die trotz rein parenchymatisch bleibendem Markstrahlgewebe in diesem Bereich kein Kambium ausbilden. Die Beschränkung des Sekundärzuwachses ist dabei nicht auf die annuellen Vertreter begrenzt, sondern tritt auch bei perennierenden *Geranium*-Arten auf. Strauchige Sippen aus dieser Familie, wie *Pelargonium*, verbreitern hingegen einen von Anfang an vorhandenen geschlossenen Leitgewebering. Der begrenzte Sekundärzuwachs bei den *Geranium*- und *Erodium*-Arten wird darum als Parallele zu den Vertretern der *Ranunculidae* aufgefaßt.

Der Hauptteil der untersuchten Arten bildet einen Kambiumring aus. Dabei könnte der Typ B (*Aristolochia*-Typ) als Überleitung zu den Typen C (*Ricinus*-Typ) und D (*Helianthus*-Typ) insofern angesehen werden, da das primäre dem sekundären Gewebe sehr ähnlich ist, während der sekundäre Zuwachs der Typen C und D einen mehr oder weniger gleichartigen gebauten Zuwachsring darstellt und das sekundäre Gewebe zentrifugal der Markstrahlen kaum Ähnlichkeit mit dem Markstrahlgewebe hat. Der strukturelle Unterschied innerhalb des Typ C, d.h., die Ausbildung von Gefäßen oder deren Fehlen steht offensichtlich in Zusammenhang mit dem Umfang des Sekundärzuwachses. Ist er gering, werden keine Gefäße angelegt sondern nur festigende Xylemparenchymelemente. Ist der Zuwachs hingegen umfangreicher, kommen auch Gefäße vor. Bemerkenswert ist, daß stärkerer Zuwachs bei Typ C oft die Anlage von Strahlen zu Folge hat, was z.B. bei *Euphorbia helioscopia* sehr deutlich zu erkennen ist.

Als Beispiel möglicher Entwicklungszusammenhänge könnte wiederum *Agrostemma githago* genannt werden. Die Art verharrt einerseits im Entwicklungszustand des Typs A, verwirklicht bei fehlender Sklerifizierung der Markstrahlen aber den Typ C. Gegenüber dem Typ C weist der Typ D eine noch kontinuierlichere Zellteilungsaktivität auf, indem diese sich aus dem ursprünglichen Meristemring (Anlage von sekundä-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ren Leitbündeln) mehr oder weniger direkt in Form kambialer Teilungen im faszikulären und interfaszikulären Bereich fortsetzt.

Es fällt auf, daß ein Zusammenhang zu bestehen scheint zwischen der Anlage von Strahlen im Sproß und in der Wurzel (vgl. Tab. 2). Der Wurzel-Untertyp A 3 tritt am häufigsten in Verbindung mit dem Sproß-Untertyp D 1 auf, d.h., wenn ein größerer Sproßquerschnitt ausgebildet ist, steht dies mit einem größerem Wurzeldurchmesser im Zusammenhang, und beides erfordert Gewebe für den radialen Stofftransport.

Eine ähnliche Korrelation tritt offensichtlich bei Vertretern des Sproßtyps E auf (*Tilia*-Typ). Bei Arten, die dem Untertyp E 1 angehören (*Datura stramonium*, *Hyoscyamus niger*) sind neben Strahlen im Sproß in der Wurzel größere unverholzte Xylembereiche sowie ebenfalls Strahlen ausgebildet. Bei Arten des Untertyps E 2 (z.B. *Veronica*-Arten, *Kickxia elatine*) sind weder im Sproß noch in der Wurzel Strahlen angelegt.

Beim Sproßtyp E ist bereits mit Beginn der Differenzierung des Leitgewebes die endgültige, d.h. sekundäre Verteilung von Leitgewebe erkennbar. Die Anlage und Ausdifferenzierung der ersten Leitelemente geht somit ohne Unterbrechung in die Entwicklung sekundären Gewebes über, weshalb oft eine genauere Zuordnung zu Proto- und Metaxylem bzw. -phloem nicht möglich ist. Das Vorkommen des Typs E beschränkt sich auf Vertreter von drei Familien der Unterklasse der *Lamiidae* (*Rubiaceae, Solanaceae*, *Scrophulariaceae* vgl. Tab. 1).

Der Sproßtyp F (*Amaranthus*-Typ) ist auf die Unterklasse der *Caryophyllidae* beschränkt, speziell auf die Vertreter der *Amaranthaceae* und *Chenopodiaceae*. Interessant ist das Auftreten des Wurzeltyps B nicht nur bei den beiden genannten Familien sondern bei zwei *Caryophyllaceae*-Arten (*Spergula arvensis*, *Spergularia rubra*), was auf die nahe verwandtschaftliche Beziehung der Familien untereinander auch im anatomischen Bereich hinweist.

Darauf, daß der Typ G (*Capsella*-Typ) als Sonderfall betrachtet wird, der auftritt, wenn der primäre Festigungsring der *Brassicaceae* bis an die innerste Rindenschicht heran verholzt, wurde bereits hingewiesen. Dieser Typ ist nicht mit den anderen Typen (Typen A-E bzw. F) in einer Reihe zu betrachten. Einerseits liegt ein völlig anderer Modus der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

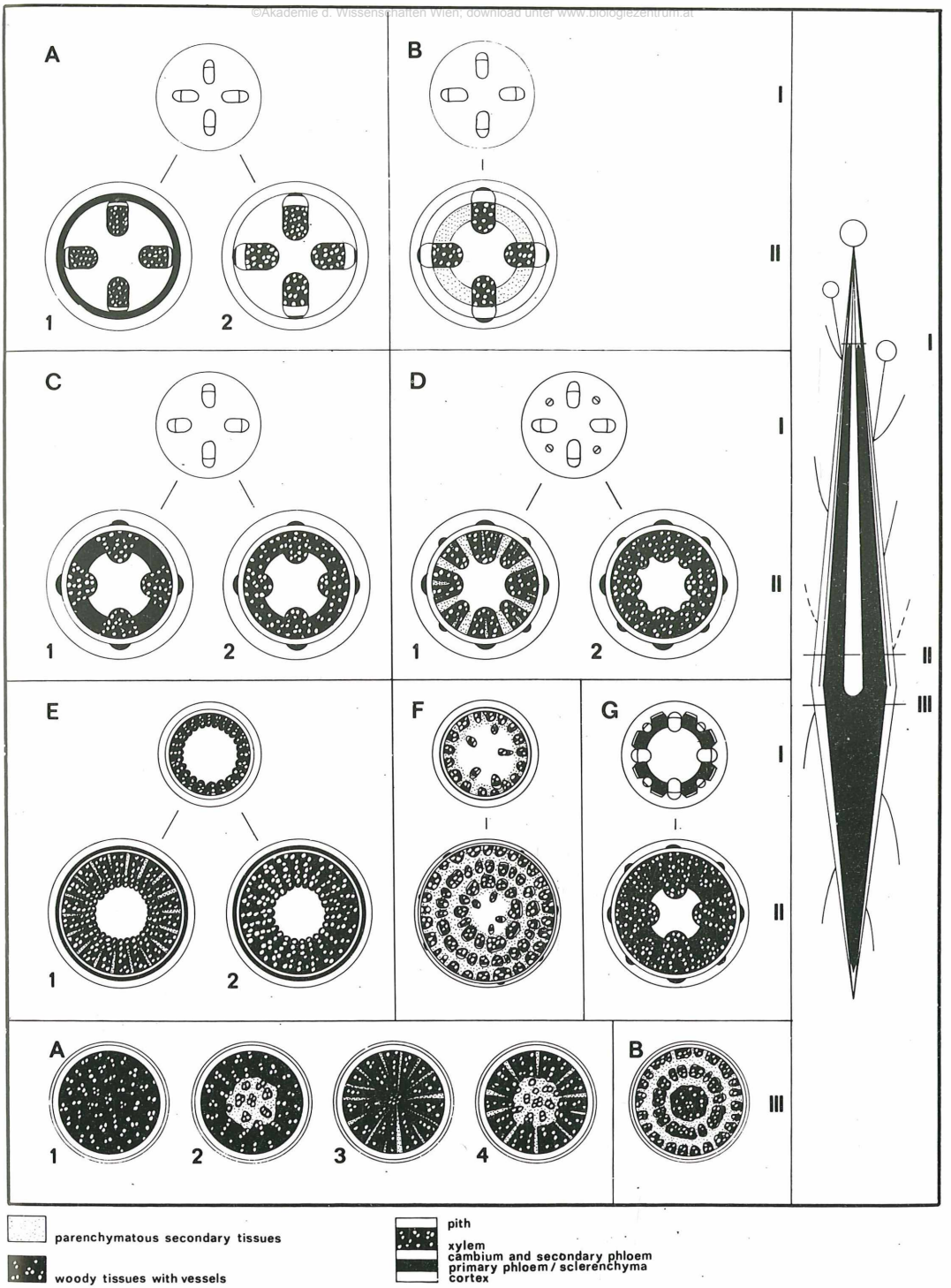

Abb. 10. Übersicht über die Typen des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse (Typen A-G) und der Wurzel (Typen A und B) mit Untertypen. Rechts, schematische Angaben der Lage der Schnittebenen: Sproßachse apikal (A), basal (B), Wurzel proximal (C). - Meßbalken je 250 μm

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kambialentwicklung vor, andererseits paßt dieser Typ auch nicht in eine denkbare Entwicklungsreihe. Als solche Entwicklungsreihe kann aufgefaßt werden die Zunahme bzw. in umgekehrter Richtung die Abnahme von Sekundärzuwachs (auf die Leitbündel beschränkt bis zu einem von Anfang an geschlossenen Leitgewebering bzw. umgekehrt). Damit verbunden ist eine Entwicklungsreihe des Kambiums denkbar (auf die Leitbündel beschränkt, in den interfaszikulären Bereich ausgedehnt, von Anfang der Sproßdifferenzierung an als geschlossener Ring ausgebildet).

Als richtig erachtet wird die Ansicht von HURKA & BÜCHELE (1976), den Modus von Typ G nicht in ein bekanntes Begriffsschema zu zwängen.

Die bisher nicht mit letzter Sicherheit geklärte Frage nach der Herkunft der krautigen, im speziellen der annuellen Pflanzen ist auch anhand der vorliegenden Untersuchungsergebnisse zum Sproßachsenbau nicht befriedigend zu beantworten. Ein Grund dafür ist das breitgefächerte Spektrum an Typen des sekundären Dickenwachstums, das darüber hinaus alle bekannte Formen des Sekundärzuwachses holziger Pflanzen mit einschließt (mit Ausnahme von in den Tropen vorkommenden Sonderformen).

Die Herausbildung der krautigen Vegetation wird im Zusammenhang mit der Eroberung trockener und von saisonalen Klimaschwankungen beeinflußten Gebieten gesehen. Der Beginn der Artenentfaltung der Krautigen wird im Miozän angesetzt (MAI 1981). Den krautigen aquatischen Sippen wird dabei ein höheres erdgeschichtliches Alter als den krautigen terrestrischen Blütenpflanzen zugesprochen. Das steht im Zusammenhang mit der Klimaabkühlung des Jungtertiärs (SEWARD 1931, KIRCHHEIMER 1957 in MAI 1981).

Aus einer Zusammenstellung von Gattungen mit krautigem und halbstrauchigem Wuchs aus der Krautschicht tertiärer Wälder in Europa (MAI 1981) werden nachfolgend jene genannt, von denen annuelle Vertreter in den vorliegenden Untersuchungen berücksichtigt wurden. Da es sich um Waldbodenvegetation handelt, ist davon auszugehen, daß es sich zur Zeit des Tertiärs allerdings noch nicht um annuelle Arten gehandelt hat, sondern diese in der Folgezeit aus den perennierenden Arten abzuleiten sind. Es werden folgende Gattungen mit zeitlichem Nachweis genannt: *Atriplex* (Pliozän, Pleistozän), *Cen-*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

taurea (Pliozän, Pleistozän), *Chenopodium* (Pliozän, Pleistozän), *Euphorbia* (Miozän bis Pleistozän), *Galium* (Pliozän, Pleistozän), *Lamium* (Pliozän, Pleistozän), *Myosurus* (Oligozän, Miozän, Pleistozän), *Oxalis* (Pliozän, Pleistozän), *Polygonum* (Eozän bis Pleistozän), *Ranunculus* (Oligozän bis Pleistozän), *Senecio* (Pliozän, Pleistozän), *Silene* (Miozän bis Pleistozän), *Solanum* (Eozän, Miozän bis Pleistozän), *Stellaria* (Miozän bis Pleistozän), *Urtica* (Miozän bis Pleistozän), *Viola* (Miozän bis Pleistozän).

MAI (1981) nennt drei mögliche Abteilungsrichtungen der Krautigen: 1. von krautigen Lianen- *Galium*, *Polygonum*, *Solanum*; 2. von Zwerg- und Halbsträuchern-*Viola*; 3. von Sumpf- und Uferpflanzen-*Ranunculus*. Diese unterschiedlichen Abteilungen ermöglichen eine Begründung der unterschiedlichen Achsenanatomie, d.h., es ist davon auszugehen, daß bereits bei den perennierenden krautigen Arten eine anatomische Variabilität vorhanden war, die sich auf die annuellen Arten übertragen hat. Auch heute sind die für die Annuellen beschriebenen Typen des sekundären Dickenwachstums bei perennierenden Formen zu finden. Die Aussage von TAKHTAJAN (1959), daß die Entstehung des krautigen aus dem Holztyp auf allmähliche Einschränkungen der Kambiumaktivität zurückführen ist, wird prinzipiell geteilt. Es ist jedoch anzunehmen, daß ein entsprechend geradliniger Prozeß nicht in dieser idealen Form stattgefunden hat, sondern Typen ausgelassen wurden und er auch mehrmals, innerhalb verschiedener Verwandtschaftskreise abgelaufen ist. Als Beispiel hierfür kann das unabhängige Vorkommen des Typs A bei *Papaveraceae* und *Ranunculaceae* sowie den systematisch nicht nahestehenden *Geraniaceae* genannt werden. Ein anderes Beispiel ist das Vorhandensein von Sproßtyp B bei *Portulaca oleracea* sowie Vertretern der hier allerdings nicht untersuchten Arten der den Typ benennenden Gattung *Aristolochia*. Das Prinzip einer als ideal angenommenen Entwicklungslinie von den holzigen zu den krautigen Vertretern ist die zunehmende Parenchymatisierung des Leitgewebezylinders (EAMES 1911, JEFFREY & TORREY 1921, TAKHTAJAN 1959). Daß dies nur eine idealisierte Vorstellung ist, wird deutlich am Beispiel des Type E (*Tilia*-Typ) bei *Veronica*-Arten. Ein geschlossener Leitgewebering, wie er bei Gehölzen verbreitet ist, liegt auch bei den annuellen Vertretern der Gattung vor. Ihm fehlt jedoch parenchymatisches Gewebe vollständig, da keine sekundären Strahlen angelegt werden. SINNOT & BAILEY (1914, 1922)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

formulierten die Reduktion des Zuwachses in der Form, daß die krautigen Sproßachsen nur noch den ersten Jahresring der baumförmigen Verwandten ausbilden (vgl. KÄSTNER 1966, KÄSTNER & MEUSEL 1990). Einen solchen Jahresring bilden alle Vertreter der Typen B, C, D, E und G. Dies läßt auch die Ausnahme zu, daß die Vorfahren der Angiospermen isolierte Leitbündel als erste Anlage in der Stele hatten (ZIMMERMANN 1959).

Die Ausbildung mehrerer Kambien bei den *Chenopodiaceae* und *Amaranthaceae* bzw. allen Vertretern mit sog. anomalem sekundärem Dickenwachstum führt TAKHTAJAN (1959) auf den Prozeß der Wiederumwandlung der krautigen in die holzige Sproßachse zurück. Als Ursache der andersartigen Kambialitätigkeit wird der Umstand angeführt, daß sich die stark parenchymatisierte Sproßachse strukturell und funktionell bereits so stark vom Holztyp entfernt hatte, daß dieser auf herkömmliche Weise nicht wieder reorganisiert werden konnte. Eine Begründung, warum aus der monokambialen eine polykambiale Form des Zuwachses entwickelt wurde, wird von TAKHTAJAN allerdings in diesem Zusammenhang nicht gegeben. Da der polykambiale Zuwachs jedoch schon bei den krautigen Vertretern auftritt, erscheint die Begründung, daß das Kambium nur zur Bildung eines Jahresringes in der Lage ist und deswegen der "atypische" Zuwachs zustandekommt, den Kern des Problems nicht völlig zu treffen. Die polykambiale Form tritt nicht erst bei baumförmigen Vertretern auf. Es fällt hingegen auf, daß die Familien, in denen Zuwachsverhalten nach Typ F (*Amaranthus*-Typ) auftritt, alle zur Unterklasse der *Caryophyllidae* gehören (vgl. Tab. 1), so daß die Frage zu stellen wäre, ob dies eine Parallelentwicklung zum "Normaltyp" ist (vgl. HEKLAU 1990). In diesem Zusammenhang ist auf die Ansicht von CARLQUIST (1988) zu verweisen, der den "Normaltyp" des Kambiums als ursprünglich ansieht, von dem aus sich Veränderungen entwickelt haben.

Die Begrenzung des Typs F auf die *Caryophyllidae* ließe sich auch mit der deutlich abgegrenzten Stellung gegenüber den übrigen *Magnoliatae* in Verbindung bringen (vgl. EHRENDORFER 1978). Ob die Ausbildung des polykambialen Zuwachses allerdings im Zusammenhang damit steht, daß die Vorfahren der *Centrospermea* offene, *warme, trockene, windexponierte Mineralbodenstandorte besiedelten* (EHRENDORFER 1976) und sich bei der weiteren Besiedlung solcher Gebiete

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

u.a. bis in die heutige Zeit ein entsprechender Wachstumsmodus als vorteilhaft erweist, kann nicht ohne weiters beantwortet werden.

In analoger Form wird das Auftreten der polykambialen Form bei den Wurzeln (Typ B) betrachtet. Diese Ausprägung findet sich ebenfalls nur in der Unterklasse der *Caryophyllidae.*

Abschließend soll die Frage nach Herkunft und Entstehungsursachen der Annuellen entsprechend der folgenden Überlegung beantwortet werden: Die primäre Besiedlung des Landes hat in klimatisch begünstigten Gebieten stattgefunden (Tropen- bis Subtropenklima). Warum sollten also ungünstige Gebiete zuerst besiedelt worden sein? Klimaveränderungen im Laufe der Florenentwicklung ermöglichten es später allerdings nur noch adaptationsfähigen Vertretern, ungünstigere Perioden zu überdauern oder eine Vorherrschaft zu entwickeln. Sippen mit großen, weichen Blättern des tropischen und subtropischen Klimas wichen laurophyllen Arten, die an Trockenzeiten und geringere Temperaturen angepaßt sind. Winterlichen Wasser- und Lichtdefiziten wurde in der Folge durch zeitweiligen Reduktion des Vegetationskörpers mit Laubfall ausgewichen. Eine Verkleinerung des Gesamtvegetationskörpers von der Baum- zur Strauchform läßt sich anschließen. Perennierende Kräuter, die der ungünstigen Klimasituation nur einen minimalen Teil ihres Vegetationskörpers aussetzen, lassen sich in der Reihe einfügen. Gleichzeitig erfolgt damit die Besiedlung offener Habitate, so daß der Regulationseinfluß auf das Mikroklima im Wald wegfällt. Die geringste Angriffsfläche für Trokkenheit, Hitze und Kälte bieten die Annuellen mit ihren Diasporen. Gleichzeitig sind sie durch ihren außerordentlich raschen Reproduktionszyklus in der Verbreitung und Vermehrung innerhalb kurzer Fristen allen anderen Lebensformen überlegen.

Zusammenfassung

Anatomische Untersuchungen der Achsenorgane von annuellen dicotylen Pflanzen liegen bisher nur in sehr geringem Umfang vor. Inhalt der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung von 107 Arten aus 26 Familien hinsichtlich ihres sekundären Zuwachsverhaltens. Die in der Literatur beschriebenen Typen des sekundären Dickenwachstums werden kritisch geprüft, in ihrer Anzahl erweitert und systematisiert. Für

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die Sproßachse der Annuellen werden sieben Typen mit Untertypen beschrieben. Die Wurzeln werden in zwei Typen z.T. mit Untertypen eingeteilt.

Bisher in der anatomischen Literatur nicht eindeutig ausgewiesene Termini werden kritisch bewertet und teilweise neu gefaßt.

Anhand der anatomischen Strukturen wird versucht, mögliche entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge darzustellen.

Literatur

ARTSCHWAGER, E. F., 1920: On the anatomy of *Chenopodium album* L. - Am. J. Bot. **7**: 223-230.

BLYTH, A., 1958: Origin of primary extraxylar stem fibres in Dicotyledons. - Calif. Univ. Publ. Bot. **30**: 145-232.

BONSEN, K. J., TER WELLE, B. J. H., 1984: Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae*. - Bot. Jahrb. Syst. **105**: 49-71.

BORN, A., 1886: Vergleichende systematische Anatomie des Stengels der Labiaten und Scrophulariaceen mit vergleichenden Ausblicken auf die nächstverwandten Familien. - 515 S., Diss. Univ. Berlin.

BUTNIK, A. A., 1983: Charakteristika tipov anomalnogo (polikambialnogo) vtoricnogo utolšcenija osevych organov vidov semejstva *Chenopodiaceae*. - Bot. Z. **65**: 572-580.

CARLQUIST, S., 1988: Comparative wood anatomy. - 436 S., Berlin, Heidelberg, u.a.

DE BARY, A., 1877: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. - In: HOFMEISTER, W. (Hrsg.): Handbuch der physiologischen Botanik **3**. - 635 S., Leipzig.

DENFFER, D. v., 1978: Morphologie. - In: DENFFER, D. v., EHRENDORFER, F., MÄGDEFRAU, K., ZIEGLER, H. (Hrsg.): Lehrbuch der Botanik. - 31.Aufl., 154-159. - Jena.

EAMES, A. J., 1911: On the origin of the herbaceous type in the Angiosperms. - Ann. Bot. **25**: 215-224.

EHRENDORFER, F., 1976: Closing remarks: Systematics and evolution of Centrospermous families. - Plant Syst. Evol. **126**: 99-105.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

EHRENDORFER, F., 1978: Rückblick auf die Stammesgeschichte der *Angiospermae*. In: DENFFER, D. v., EHRENDORFER, F., MÄGDEFRAU, K., ZIEGLER, H. (Hrsg.): Lehrbuch der Botanik. - 31. Aufl., 852-855. - Jena.

ESAU, K., 1943: Origin and development of primary vascular tissue in seed plants. - Bot. Rev. **9**: 125-206.

ESAU, K., 1953: Plant anatomy. - 594 S., New York, London.

ESAU, K., 1969: Pflanzenanatomie. - 594 S., Jena.

FAHN, A., 1990: Plant anatomy. 4.Aufl. - 588 S., Oxford.

FAHN, A., ZIMMERMANN, M. H., 1982: Development of the successive cambia in *Atriplex halimus* (*Chenopodiaceae*). - Bot. Gaz. **143**: 353-357.

FISCHER, H., 1900: Der Pericykel in den freien Stengelorganen. - Jahrb. wiss. Bot. **35**: 1-27.

GRÖGER, T., 1989: Untersuchungen zur ökologischen Kleinsippendifferenzierung bei Populationen von *Veronica hederifolia*. - 142 S., Diss., Univ. Halle.

GROLL, U., MAHN, E.-G., 1986: Zur Entwicklung ausgewählter Populationen des Kletten-Labkrautes (*Galium aparine* L.). - Flora **178**: 93-110.

GUTTENBERG, H. v. (1943): Die physiologischen Scheiden. - In: LINSBAUER, K. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenanatomie. - 1. Abt. (2), **5**, 217 S., Berlin.

HALLÉ, F., OLDEMAN, A. A., TOMLINSON, P. B., 1978: Tropical trees and forests. - 441 S., Berlin, Heidelberg, New York.

HEKLAU, H., 1990: Beiträge zur Lebensgeschichte und morphologisch-anatomische Untersuchungen der Sproßachse und Blattorgane von einigen annuellen *Atriplex*- und *Chenopodium*-Arten. - 115 S., Diss., Univ. Halle.

HURKA, H., BÜCHELE, S. 1976: Histologisch-entwicklungegeschichtliche Untersuchungen am Laubstengel von *Capsella bursa pastoris* (*Brassicaceae*). - Flora **165**: 369-379.

JEFFREY, E. C., TORREY, R. E., 1921: Transitional herbaceous Dicotyledons. - Ann. Bot. **35**: 227-249.

JOSHI, A. C., 1977: Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylinder of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae*. - Amer. J. Bot. **24**: 3-9.

JÖSTING, F., 1902: Beiträge zur Anatomie der Sperguleen, Polycarpeen, Paronychieen, Sclerantheen und Pterantheen. - Beih. Bot. Centralbl. **12**: 139-181.

KÄSTNER, A., 1966: Untersuchungen zur Histogenese und Anatomie der Gattung *Carlina* unter Berücksichtigung des primären und sekundären Wachstums. - 101 S., Dipl.-Arb., Univ. Halle.

KÄSTNER, A., 1978: Beiträge zur Wuchsformenanalyse und systematischen Gliederung von *Teucrium* L. I. Die Infloreszenzen und Blüten. - Flora **167**: 485-514.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

KÄSTNER, A., MAHN, E-G., KRUMBIEGEL, A., 1987: Growth forms and anatomical differntiation - the ecomorphological responses of weeds to varying environmental conditions. - In: VIII'eme Colloque Intern. sur la Biologie, l'Ecologie et la Systematique des Mauvaises Herbes. 353-362. - Dijon.

KAUSSMANN, B., 1963: Pflanzenanatomie. - 624 S., Jena.

KAUSSMANN, B., SCHIEWER, U., 1989: Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. - 465 S., Jena.

KRUMBIEGEL, A., 1989: Untersuchungen zur Anatomie der Achsenorgane annueller dicotyler Ackerunkräuter. - 157 S., Diss., Pädag. Hochsch. Halle-Köthen.

KRUMBIEGEL, A., KÄSTNER, A., 1988: Über die Entwicklung des Wurzelsystems bei *Stellaria media* bei unterschiedlicher Intensität abiotischer Faktoren. - Wiss. Z. Pädag. Hochsch. Halle-Köthen **26**: 16-22.

KÜSTER, E., 1918: Über rhythmisches Dickenwachstum. - Flora **111**: 621-640.

MAHN, E.-G., KLEMM, M., REINSCH, B., SCHMIDT, W., 1987: Untersuchungen zur quantifizierten Bewertung abiotischer Einflußgrößen auf die Populationsdynamik von *Stellaria media* (L.) Vill. für die Konkurrenz gegenüber Winterweizen. - Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz **23**: 241-255.

MAI, D. H., 1981: Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. - Flora **171**: 525-582.

METCALFE, C. R. , Chalk, L., 1950: Anatomy of the Dicotyledons. - 2 Bde., zus. 1500 S., Oxford.

MEUSEL, H., KÄSTNER, A., 1990: Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln. Monographie der mediterran-mitteleuropäischen Compositengattung *Carlina*. Bd. 1. - 294 S., Wien.

MEYER, F. J., 1917: Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. - Beih. Bot. Centralbl. 1. Abt. **33**: 129-168.

MOROT, L., 1885: Recherches sur le péricycle ou couch périphèrique du cylindre central chez les Phanérogames. - Ann. Sci. Nat. Bot., 6iéme Sér. **20**: 217-309.

MUSLEMANIE, N., 1988: Einfluß von Stickstoff auf die Entwicklung und Stoffproduktion von *Spergula arvensis* L. - 112 S., Diss., Univ. Halle.

MYLIUS, G., 1913: Das Polyderm. Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden: Polyderm, Periderm und Endodermis. - Bibl. Bot. **18**: 1-119.

NÄGELI, C., 1858: Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. - Beitr. wiss. Bot. **1**: 1-156.

NAPP-ZINN, K., 1955: Zur Terminologie der Sproßgewebe. - Beitr. Biol. Pflanze **31**: 377-385.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

PFEIFFER, H., 1923: Neuere Untersuchungen über abnormes Dickenwachstum einheimischer Pflanzen. III. (*Chenopodium*). - Schrift d. freien. Vereinigg. d. Freunde d. Mikroskopie **1**: 119-124.

PFEIFER, H., 1926: Das abnorme Dickenwachstum. - In: LINSBAUER, K. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenanatomie. 2. Abt. (2), **9**, 273 S., Berlin.

RAJKOWSKI, S., 1934: Histologische und morphologische Untersuchungen über die Endodermis in den Stengeln der Blütenpflanzen. - Acta Soc. Bot. Poloniae **11**: 9-50.

SCHMIDT, E., 1928 a: Untersuchungen über den Bau der Wurzel und Sproßachse der *Amaranthaceae*. - Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich **73**: 217-296.

SCHMIDT, E., 1928 b: Das anomale sekundäre Dickenwachstum der *Amaranthaceae*. - Beibl. Vierteljahresschr. - Naturforsch. Ges. Zürich **73**: 542-553.

SCHNETTKER, M., 1977: Zum Dickenwachstum bei *Helianthus annuus* L. (*Compositae*). Bot. Jahrb. Syst. **98**: 250-265.

SCHWENDENER, S., 1874: Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. - 179 S., Leipzig.

SINNOT, E. W., BAILEY, I. W., 1914: Investigations on the phylogenie of the Angiosperms. - Ann. Bot. **28**: 547-600.

SINNOT, E. W., 1922: The significance of the "Foliar ray" in the evolution of herbaceous Angiosperms. - Ann. Bot. **36**: 523-533.

SOLEREDER, H., 1899: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. - 984 S., Stuttgart.

STRASBURGER, E., 1981: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. - Histologische Beiträge **3**. - 1000 S., Jena.

TAKHTAJAN, A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. - 344 S., Jena.

TIMONIN, A. K. (1988): Ob evoljucii anomalnogo vtoricnogo utolscenija Centrospermnych. - Z. obšc. biol. **49**: 185-210.

TROLL, W. (1948): Allgemeine Botanik. - 749 S., Stuttgart.

TROLL, W. & RAUH, W. (1950): Das Erstarkungswachstum der krautigen Dikotylen. - 865 S., Ber. Heidelb. Akad. Wiss.

UTWAL, L. (1989): Phänotypische Plastizität bei Populationen von *Chenopodium album* L. und *Chenopodium ficifolium* SMITH unter dem Einfluß von Konkurrenz, Stickstoff- und Lichtangebot. - 100 S., Diss., Univ. Halle.

VAN FLEET, D. S., 1950: A comparison of histochemical and anatomical characteristics of the hypodermis with the endodermis in vascular plants. - Amer. J. Bot. **37**: 721-725.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

VAN TIEGHEM, P. L., 1882: Sur quelques points de l'anatomie des Curcurbitacées. - Bull. Soc. Bot. France **29**: 277-283.

WARDEN, W. M., 1935: On the structure, development and distribution of the endodermis and its associated ducts in *Senecio vulgaris*. - New Phytol. **34**: 361-385.

WETTSTEIN, R. v., 1895: *Scrophulariaceae*. - In: ENGLER, A., PRANTL, K. (Hrsg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV., 3b. - 378 S., Leipzig.

ZIMMERMANN, W., 1959: Die Phylogenie der Pflanzen. - 777 S., Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biosystematics and Ecology

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Krumbiegel Anselm, Kästner Arndt

Artikel/Article: Sekundäres Dickenwachstum von Sproß und Wurzel bei annuellen Dicotylen. 1-49