

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 17	4	843 – 851	2001	Freiburg im Breisgau 12. Juli 2001
--	---------	---	-----------	------	---------------------------------------

Vergleichende morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Sukkulenz bei ausgewählten Kakteenkeimlingen

von
OLGA SPECK, Freiburg i. Br. *

Zusammenfassung: Die Verbindung der morphologisch-anatomisch verschiedenartigen primären Leitsysteme von Wurzel und Sproß ist bei Angiospermen sowohl aus ontogenetischer als auch aus phylogenetischer Sicht von besonderem Interesse. Als mögliche Erklärung für die Sukkulenz im Keimlingsstadium von Kakteen und die fortschreitende Cotyledonarreduktion kann der Begriffskomplex ontogenetische Abbreviation bzw. Neotenie diskutiert werden.

Summary: The connection of the primary vascular tissues between root and shoot, which are morphologically and anatomically different, is of special interest not only from the phylogenetic but also from the ontogenetic point of view. Ontogenetic abbreviation or neotenie may be a possible explanation for the existence of succulence in seedlings of cactaceae and the progressive reduction of cotyledons.

1. Einleitung

Bereits GOETHE beobachtete auf seiner Italienreise am Ende des 18. Jahrhunderts die Keimung von Opuntien und stellte mit Erstaunen fest, daß diese zwei normale, wenn auch etwas fleischig verdickte Cotyledonen besitzen und schrieb hierzu: „Der Cactus ist würcklich Dicotyledon, wie man aus vorstehender Zeichnung sieht. Gleich nach den Cotyledonen entwickelt sich ein ovaler Körper, der die künftige Gestalt der Pflanzen Theile schon zeigt.“ (nach RAUH 1979) (vgl. Abb. 1).

Die Bedeutung der Abwandlungen der Ontogenese für die Phylogenie spielte in der Botanik erst seit ARMEN TAKHTAJAN (1959) eine wichtige Rolle. Die klassischen Untersuchungen wurden u.a. von ERNST HAECKEL (1868) fast ausschließlich an zoologischen Objekten durchgeführt. In der Zoologie wurde der Begriff der Neotenie ursprünglich für das Persistieren von Juvenilmerkmalen im geschlechtsreifen Zustand bei Urodelen verwendet. Dieser zoologische Begriff „Neotenie“ kann nicht ohne Einschränkungen auf das Pflanzenreich übertragen werden. Die höheren Pflanzen haben – im Gegensatz zu Tieren – eine „offene“ Gestalt, d.h. die Ontogenie dauert bis zum Tode des Organismus an, indem die äußere Gestalt durch Anfügung immer neuer Organe ständig verändert wird (vgl. IHLENFELDT 1971). Auf Grund der Unterschiede im Ontogenieverlauf von Tier und Pflanze nennt man eine Ontogenie, die verglichen mit dem normalen Ablauf der Ontogenie im Laufe der Phylogenie eine Verkürzung erfahren hat, im Pflanzenreich nicht Neotenie, sondern ontogenetische Abbreviation (VOGELLEHNER 1982).

* Anschrift der Verfasserin: O. SPECK, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Institut für Biologie III, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg

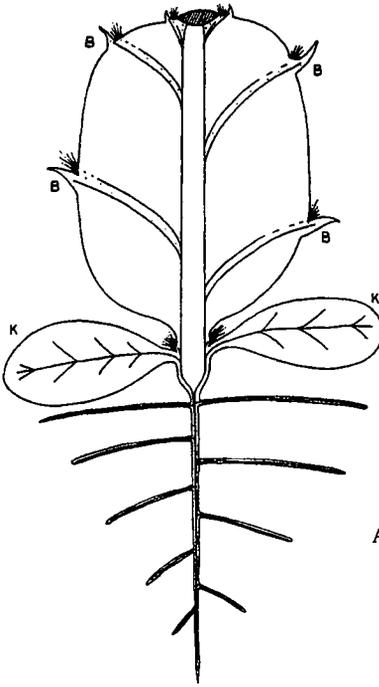


Abb. 1: Schema einer jungen Pflanze der Gattung *Opuntia*, (B: Reduzierte Laubblätter, K: Keimblätter) nach TROLL 1973, vgl. VOGELLEHNER 1982).

2. Vergleichend morphologisch-anatomische Grundlagen der Sukkulenz bei Kakteenkeimlingen

2.1 Vorbemerkungen

Bei Kakteenkeimlingen fällt vor allem ihre Sukkulenz auf, die mehr oder weniger stark ausgebildet sein kann. Dabei kann aus morphologischer Sicht zunächst zwischen Sukkulenz der Kotyledonen und/oder Sukkulenz des Hypokotyls unterschieden werden. Am Beispiel verschiedener Arten der Unterfamilie Cereoideae (Abb. 2) und Opuntioideae (Abb. 3) werden Reihen aufgestellt, innerhalb derer es zu einer morphologisch sichtbaren Zunahme der Sukkulenz der einzelnen Organe kommt. Ausgehend von diesen morphologischen Daten, stellt sich die Frage nach dem inneren Aufbau dieser Kakteenkeimlinge, d.h. der anatomischen Grundlage der unterschiedlich ausgeprägten Sukkulenz. Das Leitgewebe in Wurzel und Sproß zeigt im Längs- und Querschnitt eine deutlich unterschiedliche anatomische Anordnung. Das Hypokotyl ist eine Übergangszone, in der die räumliche Angleichung dieser Leitgewebe stattfindet.

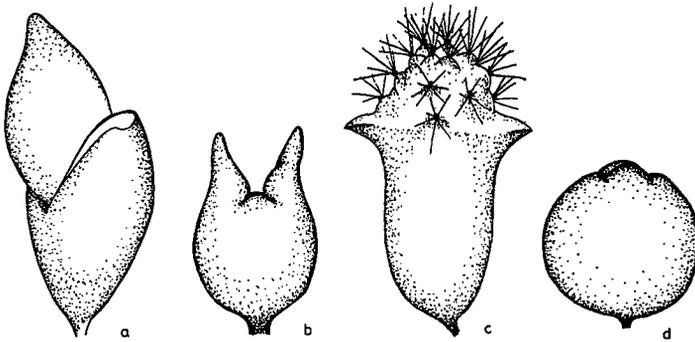


Abb. 2: Keimlinge verschiedener Cactaceae aus der Unterfamilie Cereoideae. a) *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., b) *Neoporteria paucicostata* (Ritt.) Don. & Rowl., c) *Eriocereus martinii* (Lab.) Ricc. mit jungem Epikotyl, d) *Lophophora williamsii* (Lem.) J.M.Coult. (aus VOGELLEHNER 1982).

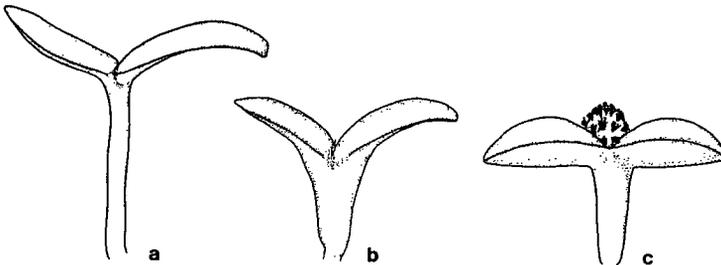


Abb. 3: Keimlinge verschiedener Arten der Gattung *Opuntia* (Unterfamilie Opuntioideae, Familie Cactaceae). a) *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., b) *Opuntia orbiculata* SD. ex Pfeiff., c) *Opuntia rufida* Engelm. mit jungem Epikotyl (aus VOGELLEHNER 1982).

2.2 Material und Methode

Für die anatomischen Untersuchungen wurden Kakteenarten ausgewählt, die sich in den morphologischen Voruntersuchungen als typische Vertreter der oben erwähnten Sukkulenztypen (s. Abb. 2 und 3) erwiesen hatten. Von jeder untersuchten Art (siehe Tabelle 1) wurden Längs- und Querschnitte von Individuen in einem ontogenetisch frühen Stadium und einem älteren Stadium (mit Epikotyl) hergestellt. Untersucht wurden die Anordnung der Leitbündel und die Ausbildung der Sukkulenz im Hypokotyl und in den Koryledonen.

2.3 Ergebnisse

Leitbündelverlauf im Hypokotyl

Neben Unterscheidungsmerkmalen im äußeren Aufbau, wie z.B. kleine oder große Kotyledonen bzw. kugeliges oder längliches Hypokotyl, zeigten sich besonders in den medianen Längsschnitten anatomische Unterschiede in Hinsicht auf die Anordnung der Leitbündel. Aufgrund dieser anatomischen Unterschiede des Leitbündelverlaufs kann man, ungeachtet der Morphologie, eine Einteilung in drei Großgruppen vornehmen (SPECK 1985):

1. Keimlinge, deren Leitbündel so eng aneinander liegen, daß sich kein parenchymatisches Gewebe zwischen ihnen befindet. Diese Form bildet kein Markgewebe zwischen den Leitbündeln aus. Die Zellen des Rindenparenchyms zeigen eine graduelle Veränderung der Sukkulenz entlang der Längsachse. (s. Abb. 4 – Typ 1).
2. Keimlinge, deren Leitbündel im medianen Längsschnitt ein Markparenchym einschließt. Das Mark kann entweder nur im apikalen Bereich des Keimlings ausgebildet sein (Abb. 5 – Typ 2) oder mehr oder weniger deutlich entlang der gesamten Längsachse des Keimlings vorhanden sein. In longitudinaler Richtung findet man eine graduelle Veränderung der Sukkulenz der Rindenzellen (s. Abb. 6 – Typ 3 und Abb. 7 – Typ 4).
3. Opuntienkeimlinge zeigen im Querschnitt einen deutlich vom Rindenparenchym abgesetzten Zentralzylinder (s. Abb. 8 – Opuntia-Typ).

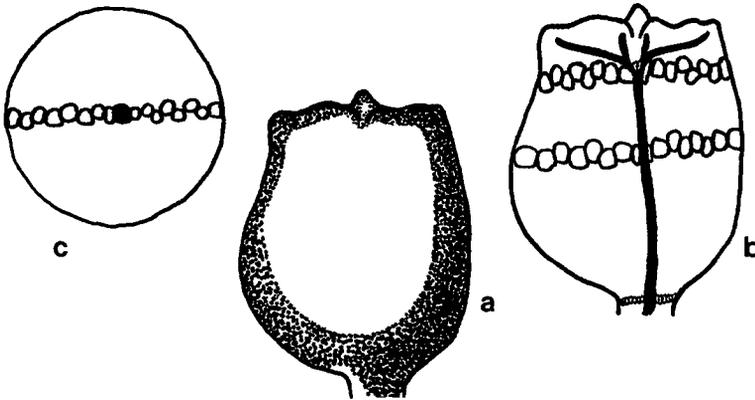


Abb. 4: Schema von Kakteenkeimlingen, die kein Markgewebe zwischen den Leitbündeln ausbilden und eine graduelle Veränderung der Sukkulenz der Rindenzellen in longitudinaler Richtung zeigen (Typ 1). a) Habitus, b) medianer Längsschnitt, c) Querschnitt an der breitesten Stelle des Hypokotyls (aus SPECK 1985).

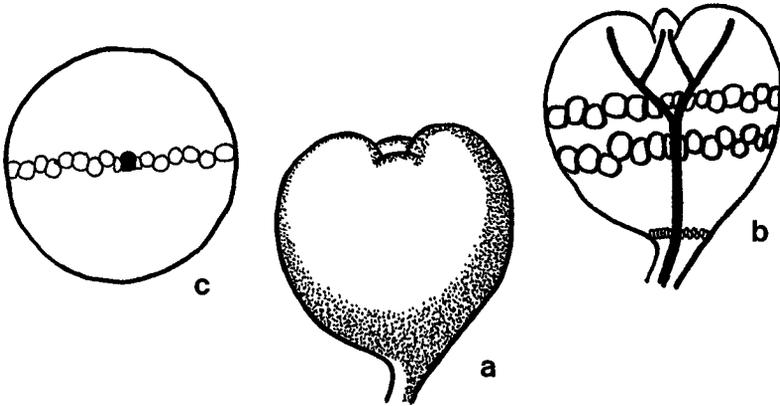


Abb. 5: Schema von Kakteenkeimlingen mit nur im apikalen Bereich ausgebildetem Markgewebe. Die Rindenzellen zeigen in longitudinaler Richtung eine graduelle Veränderung der Sukkulenz (Typ 2). a) Habitus, b) medianer Längsschnitt, c) Querschnitt an der breitesten Stelle des Hypokotyls (aus SPECK 1985).

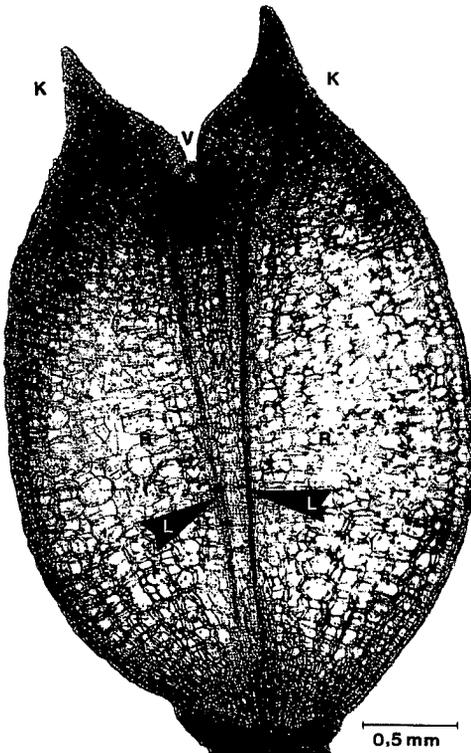


Abb. 6: *Ferocactus latispinus* (Haw.) Br. & R. – Im medianen Längsschnitt ist deutlich das Markgewebe zwischen den Leitbündeln zu erkennen, das vom basalen bis zum apikalen Bereich ausgebildet ist. Die Rindenzellen zeigen in longitudinaler Richtung eine graduelle Veränderung der Sukkulenz (Typ 3). K Koryledonen, L Leitbündel, M Mark, R Rinde, V Vegetationspunkt (aus SPECK 1985).

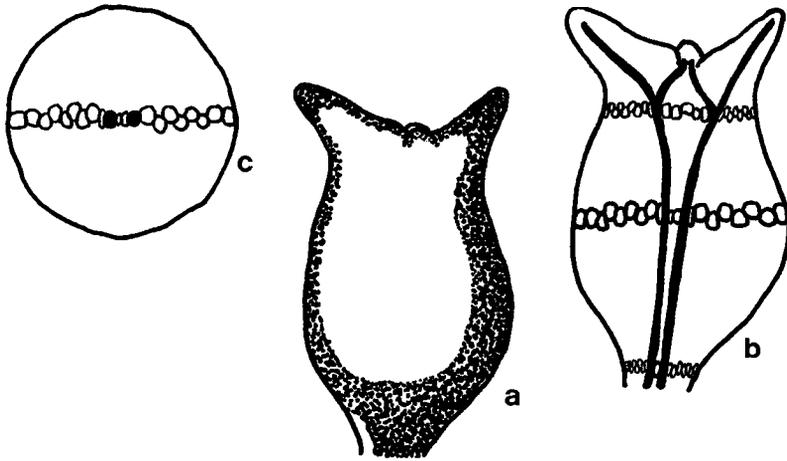


Abb. 7: Schema von Kakteenkeimlingen mit im basalen Bereich kaum ausgebildetem Markgewebe, das bis zum apikalen Bereich des Hypokotyls ausgeprägt ist. Die Rindenzellen zeigen in longitudinaler Richtung eine graduelle Veränderung der Sukkulenz (Typ 4). a) Habitus, b) medianer Längsschnitt, c) Querschnitt an der breitesten Stelle des Hypokotyls (aus SPECK 1985).

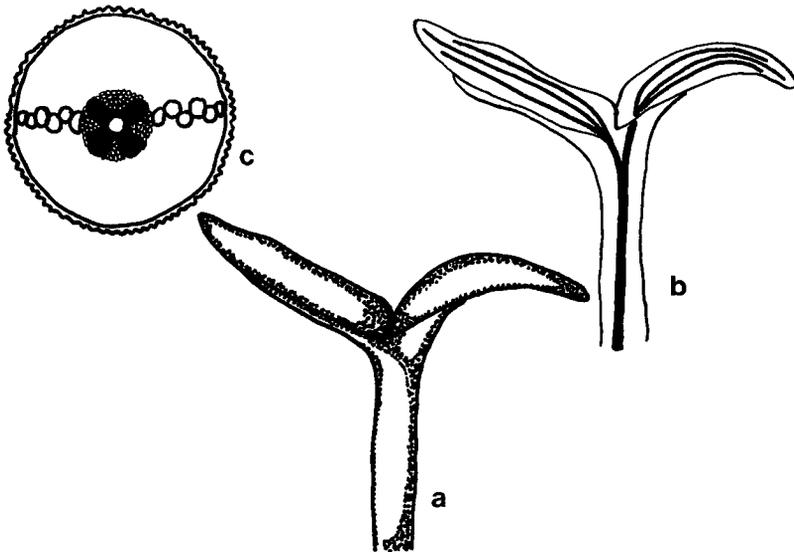


Abb. 8: Schema des Opuntia-Typs. a) Habitus, b) medianer Längsschnitt, c) Querschnitt an der breitesten Stelle des Hypokotyls. Der zentrale Leitbündelstrang besitzt auch im Hypokotyl Wurzelcharakter. Die Rindenzellen übernehmen Wasserspeicherfunktion (aus SPECK 1985).

Tab. 1: Morphotypus und Leitbündelverlauf der untersuchten Kakteenkeimlinge
(Taxonomie nach ZANDER 2000, Index Kewensis 1993 und BACKEBERG 1979).

Art	Form		Leitbündelverlauf				
			Kein Mark	Mark			
	Rund, Koty- le- donen redu- ziert	Läng- lich, Koty- ledo- nen vor- handen	Typ 1	Typ 2	Typ 3	Typ 4	Opun- tia-Typ
<i>Astrophytum asterias</i> (Zucc.) Lem.	X				X		
<i>Astrophytum myriostigma</i> Lem.	X				X		
<i>Cylindropuntia densiaculeata</i> Backbg.		X				X	
<i>Echinocereus reichenbachii</i> (Walp.) Haage	X		X				
<i>Echinocereus reichenbachii</i> (Walp.) Haage var. <i>baileyi</i> (Rose) N.P. Taylor	X		X				
<i>Echinocereus pectinatus</i> (Scheidw.) Engelm. var. <i>dasyacanthus</i> (Engelm.) N.P. Taylor	X		X				
<i>Echinocereus salm-dyckianus</i> Scheer		X	X				
<i>Echinopsis eyriesii</i> (Turp.) Zucc. (T.) var. <i>grandiflora</i> R. Mey. non Lke.	X				X		
<i>Eriocereus martinii</i> (Lab.) Ricc.		X			X		
<i>Ferocactus gracilis</i> H.E. Gates		X			X		
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Br. & R.	X				X		
<i>Ferocactus echidne</i> (DC.) Br. & R.		X			X		
<i>Frailea castanea</i> Backbg.	X				X		
<i>Frailea uhligiana</i> Backbg.	X					X	
<i>Frailea ybatense</i> Buin. & Moser	X				X		
<i>Lobivia backebergii</i> (Werd.) Backbg.		X				X	
<i>Lobivia kuehnrchii</i> Fric.		X			X		
<i>Lobivia pentlandii</i> (Hook.) Br. & R.		X			X		
<i>Lobivia schielliana</i> Backbg.		X			X		
<i>Lophophora williamsii</i> (Lem. ex SD.) J.M. Coult.	X				X		
<i>Mamillaria kunzeana</i> Bod. & Quehl	X			X			
<i>Mamillaria longicoma</i> (Br. & R.) Berg.	X			X			
<i>Mamillaria martinii</i> Backbg.	X		X				
<i>Mamillaria pringlei</i> (Coult.) Brand.	X			X			
<i>Neoporteria crispa</i> (Ritt.) Don. & Rowl.		X				X	
<i>Pachycereus pringlei</i> (S. Wats.) Br. & R.		X			X		
<i>Rebutia senilis</i> Backbg. var. <i>kesselringiana</i> Bewg.	X			X			
<i>Rebutia senilis</i> Backbg. var. <i>sieperdaiana</i> (Buin.) Backbg.	X		X				
<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.							X
<i>Opuntia orbiculata</i> SD. ex Pfeiff.							X
<i>Opuntia rufida</i> Engelm.							X

Ausbildung der Sukkulenz im Hypokotyl und in den Kötyledonen

Für die Eroberung extrem trockener Standorte ist bereits bei den Keimlingen von Kakteen der Unterfamilie Cereoideae eine Optimierung des Oberflächen-Volumen-Verhältnisses bzw. die Ausbildung eines kugeligen Morphotypus und die Ausbildung von Sukkulenz verwirklicht (Typ 1 – 4):

1. Die Auszählung der Zellzahlen sowohl in Längs- als auch in Querschnitten ergab, daß die „Kugelform“ allein durch die unterschiedliche Sukkulenz der Rindenzellen bei gleicher Zellzahl im wurzelnahen, vegetationspunktnahen und mittleren Bereich des Hypokotyls gebildet wird. Im mittleren Hypokotylbereich findet man eine maximale Sukkulenz der Rindenzellen jedoch keine vermehrte Anzahl von Zellen (Abb. 4 – 7). Deutlich sichtbar wird vor allem beim Typ 1 (Abb. 4), daß die äußere Form des Hypokotyls nur durch die Zellen der Rinde bestimmt wird, während die Zellen des Markparenchyms nicht an der Sukkulenzausbildung beteiligt sind.
2. Im Laufe der Ontogenie wird bei verschiedenen Arten eine Reduktion der Keimblätter beobachtet. Durch die Verschmelzung des Hypokotyls mit den Kötyledonen entsteht eine „Kugelform“ (Abb. 9) (SPECK 1985).

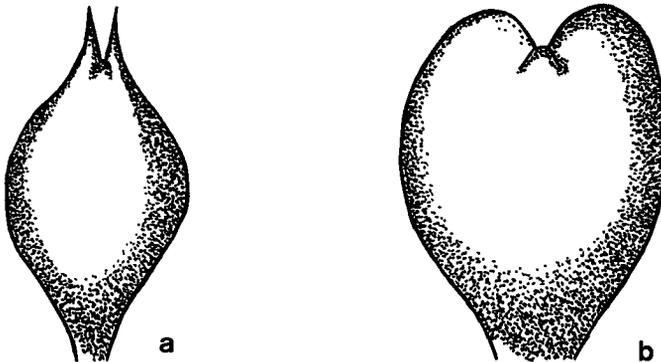


Abb. 9: Zwei unterschiedlich alte Ontogeniestadien von *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem. a) Der jüngere Keimling zeigt nach Entfernung der Samenschale noch deutlich abgrenzbare Kötyledonen. b) Beim älteren Keimling sind die Keimblätter mit dem Hypokotyl zu einer Kugelform verschmolzen (aus SPECK 1985).

Bei den Kakteenkeimlingen der Unterfamilie Opuntioideae finden sich ebenfalls Anpassungen an extrem trockene Standorte (Opuntia-Typ):

1. Die sukkulenten Rindenparenchymzellen sind schon beim Keimling als Wasserspeichergewebe ausgebildet (Abb. 8).
2. Bei Keimlingen verschiedener *Opuntia*-Arten (Abb. 3) läßt sich eine zunehmende Reduktion und Sukkulenz der Keimblätter sowie ein verkürztes und verdicktes Hypokotyl nachweisen. Bei *Opuntia rufida* (Abb. 3c) führt dies zu einer deutlichen Oberflächenverkleinerung (vgl. VOGELLEHNER 1982).

3. Diskussion

Das auffallendste Merkmal der Kakteenkeimlinge ist ihre Sukkulenz. Im Zusammenhang mit der Besiedlung extrem trockener Standorte, scheint ein hoher Selektionsdruck auf der Ausbildung von Sukkulenz bereits im Keimlingsstadium und einer Optimierung des Oberflächen-Volumen-Verhältnisses bis hin zur Kugelform zu liegen. Bei der Vorverlegung der Sukkulenz in die Keimlingsphase und der fortschreitenden Kotyledonarreduktion scheint es sich um eine Abbreviationsentwicklung zu handeln, wobei der Prozeß der Sukkulenzausbildung in seinem Ablauf beschleunigt wurde (VOGELLEHNER 1982).

Der mehr oder weniger kugelförmige Morphotypus von Kakteenkeimlingen aus der Unterklasse Cereoideae entsteht einerseits durch die starke Kotyledonarreduktion und andererseits durch eine graduelle Veränderung der Sukkulenz der Rindenzellen des Hypokotyls in longitudinaler Richtung. Unabhängig vom Morphotypus zeigt der Leitbündelverlauf im Hypokotyl bei verschiedenen Arten deutliche Unterschiede. Bei einigen Arten war im medianen Längsschnitt des Hypokotyls in unterschiedlicher Ausprägung ein Markparenchym zwischen den beiden Leitbündelsträngen vorhanden (Typ 2, 3, 4). Bei anderen Arten vereinen sich die Leitbündelstränge zu einem zentralen Strang ohne dazwischenliegendem Markparenchym und zweigen sich erst apikal in Richtung der Keimblätter auf (Typ 1). Auch in der Unterfamilie Opuntioideae erfaßt die Sukkulenz in zunehmendem Maß die Keimlinge. Die Kotyledonen werden kürzer und zunehmend sukkulenter und es bildet sich ein verkürztes und verdicktes Hypokotyl (VOGELLEHNER 1982). Der Leitbündelverlauf beim Opuntia-Typ behält auch im Hypokotyl weitgehenden Wurzelcharakter.

Danksagung: Ich danke Prof. D. Vogellehner, der mir bei der Bearbeitung dieses Themas mit vielen anregenden Diskussionen Einblick in die Ontogenieforschung gegeben hat. Ohne seine wissenschaftliche Beratung wäre diese Arbeit über Abbreviationen bei Kakteen nicht in dieser Form möglich gewesen. Er hat mich in meinem wissenschaftlichen Arbeiten geprägt. Herrn Dr. A. Ritterbusch danke ich für die Unterstützung bei der Herstellung der Mikrotomschnitte.

Literatur

- BACKEBERG, C. (1979): Das Kakteenlexikon. – 5. Aufl., Stuttgart (Fischer).
 HAECKEL, E. (1868): Natürliche Schöpfungsgeschichte. – Berlin (Reimer).
 IHLENFELDT, H.D. (1971): Über ontogenetische Abbreviationen und Zeitkorrelationsänderungen und ihre Bedeutung für Morphologie und Systematik. – Ber. dtsh. bot. Ges. 84, 91–107, Berlin-Steglitz.
 Index Kewensis (1993): Elektronische Form.
 RAUH, W. (1979): Kakteen an ihren Standorten. – 1. Aufl., Berlin–Hamburg (P. Parey).
 TAKHTAJAN, A. (1953): Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. – Stuttgart (G. Fischer).
 SPECK, O. (1985): Vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Sukkulenz bei Kakteenkeimlingen. – Staatsexamensarbeit, Fakultät für Biologie, Univ. Freiburg (unveröffentl.).
 TROLL, W. & HÖHN, K. (1973): Allgemeine Botanik. – 4. Aufl., Stuttgart (G. Fischer).
 VOGELLEHNER, D. (1982): Beispiele für Rekapitulationsentwicklung und Abbreviationsentwicklung der Höheren Pflanzen. – Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg N.F. 25, 51–69, Hamburg.
 ZANDER (2000): Handwörterbuch der Pflanzennamen. – ERHARDT, W., GÖTZ, E., BÖDECKER, N. & SEYBOLD, S. (eds.). 16. Aufl., Stuttgart (E. Ulmer).

(Am 18. Juni 2001 bei der Schriftleitung eingegangen.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1998-2001

Band/Volume: [NF_17](#)

Autor(en)/Author(s): Speck Olga

Artikel/Article: [Vergleichende morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Sukkulenz bei ausgewählten Kakteenkeimlingen \(2001\) 843-851](#)