©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 17	4	875 – 893	2001	Freiburg im Breisgau 12. Juli 2001

Die Wuchsform „Liane" – strukturelle Voraussetzungen für eine erfolgreiche Einnischung als Kletterpflanze

von

THOMAS SPECK, Freiburg & NICHOLAS P. ROWE, Montpellier*

Zusammenfassung: Morphologische und anatomische Charakteristika rezenter nicht-selbsttragender Wuchsformtypen (Lianen, Wurzelkletterer, Hemiepiphyten, Würgfeigen) und Spreizklimmer werden vorgestellt und im Zusammenhang mit ihrer funktionellen Bedeutung für die mechanischen und hydraulischen Eigenschaften dieser Pflanzen diskutiert. Der Schwerpunkt liegt hierbei auf den Merkmalen, die auch bei fossilem Pflanzenmaterial leicht überprüft werden können und somit eine Vorauswahl vielversprechender Pflanzen für die komplexe und zeitaufwendige biomechanische Analyse erlauben.

Summary: Morphological and anatomical characteristics of extant non-self-supporting growth forms (lianas, root-climbers, hemiepiphytes, strangling figs) and semi-self-supporters are presented and discussed in relation to their importance for mechanical and hydraulic functioning. Special emphasis is placed on features that can be easily verified in fossil plant material thereby allowing a pre-selection of promising plants for more complex and time-consuming biomechanical analyses.

Einführung

In der heutigen Vegetation finden sich Lianen von wenigen Ausnahmen abgesehen nur unter den Angiospermen. Die einzigen Nicht-Angiospermen, die heute als kletternde, holzige Lianen angesprochen werden können, sind einige Arten der Gattung *Gnetum*. Beispiele sind *Gnetum urens*, eine Art, die in den Tieflandregenwäldern des nördlichen Südamerikas mächtige Lianen bildet und die beiden kleiner bleibenden afrikanischen Arten *Gnetum africanum* und *Gnetum bucholtzianum*. Andererseits ist der Wuchsformtyp Liane innerhalb der Angiospermen in vielen Entwicklungslinien unabhängig voneinander im Laufe der Evolution entstanden; hat sich also in konvergenter Weise in einer Vielzahl von nicht näher verwandten Angiospermengruppen evoluiert (GENTRY 1991, SPECK & ROWE 1999a). Betrachtet man die nicht vollständig selbsttragende kletternde Wuchsform in ihrer weitesten Definition, d.h. inklusive wurzelkletternden Pflanzen, Hemiepiphyten und Spreizklimmer, zeigt sich nach Untersuchungen von GENTRY (1991), daß nicht-selbsttragende Pflanzen in mindestens 133 Familien der Angiospermen auftreten. Geht man von ca. 390 Angiospermenfamilien aus, so finden sich in mehr als einem Drittel der Familien

* Anschriften der Verfasser: PD Dr. TH. SPECK, Botanischer Garten der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg;
DR. N.P. ROWE, Laboratoire de Paléobotanique, Institute des Sciences de l'Evolution, Université de Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier, Cedex 5

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

nicht-selbsttragende Wuchsformen. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß es auch innerhalb einzelner Familien mehrfach unabhängig zur Evolution nicht-selbsttragender Wuchsformen gekommen sein kann. Die hierbei verwendete Zusammenfassung aller nicht vollständig selbsttragender Wuchsformen erscheint jedoch sowohl funktionell als auch ökologisch wenig sinnvoll. Bereits im Jahre 1912 hat H. SCHENCK in seinem im Handbuch der Naturwissenschaften erschienenen Artikel über nicht-selbsttragende Kletterpflanzen zwischen Spreizklimmern, Rankenpflanzen, Windepflanzen und Wurzelkletterern unterschieden. Diese Einteilung erweist sich auch nach unseren Untersuchungen der Biomechanik und der Anatomie als funktionell und ökologisch sinnvoll (SPECK 1994a; SPECK & ROWE 1999a). Sowohl Spreizklimmer und Wurzelkletterer, als auch – die von SCHENCK nicht getrennt aufgeführten – Hemiepiphyten lassen sich bezüglich ihrer Wuchsform und der mechanischen Eigenschaften ihrer Achsen eindeutig von echten Lianen, d.h. Ranke- und Windepflanzen, unterscheiden.

Spreizklimmer

Spreizklimmer, wie einige südamerikanische *Strychnos*-Arten (Abb. 1, Tafel 1), sind dadurch gekennzeichnet, daß sie während einer mehr oder weniger langen Jugendphase annähernd selbsttragend wachsen, aber nur sehr geringe Sicherheitsfaktoren gegen mechanisches Versagen besitzen. In älteren Ontogeniestadien sind Spreizklimmer nicht mehr vollständig selbsttragend. Sie können ihre aufrechte Wuchsform nur beibehalten, indem sie sich – häufig ohne spezielle Verankerungsstrukturen – auf andere Pflanzen auflehnen. Mechanische Untersuchungen zeigen, daß Spreizklimmer während der gesamten Ontogenie eine annähernd konstante mechanische Effektivität besitzen, d.h. das Biegeelastizitätsmodul und das Torsionsmodul ihrer Achsen nimmt im Verlauf der Ontogenie weder eindeutig zu noch ab (Abb. 2) (SPECK & ROWE 1999a, 1999b, ROWE & SPECK 1998). Die anatomische Ursache für dieses „mechanisch neutrale Verhalten" sind die in allen Ontogeniestadien nahezu konstanten Anteile aller Achsengewebe.

Spreizklimmer gibt es außer bei Angiospermen auch bei Farnen. Beispiele sind *Gleichenia linearis*, die in den Tropen dichte „Verhaue" an gestörten Standorten bilden kann (Abb. 3, Tafel 1), und der Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*). Auch unter den rezenten Bärlappgewächsen mit *Lycopodiella cernua* (ROWE & SPECK 1997, 1998) und den rezenten Schachtelhalmen finden sich spreizklimmende Arten (SPECK et al. 1996, 1998). Ein besonders eindruckvolles Beispiel ist der Brasilianische Riesenschachtelhalm (*Equisetum giganteum*), der eine Höhe von bis zu 5 m erreichen kann (SPATZ et al. 1998).

Wurzelkletterer

Wurzelkletterer, wie der Efeu oder einige tropische Araceen- und *Piper*-Arten, sind fast während der gesamten Ontogenie eng mit ihrem Trägerbaum verbunden, da bereits die jungen Triebe mit Adventivwurzeln an der Trägerstruktur verankert sind (Abb. 4a, Tafel 1). Auch sie unterscheiden sich hinsichtlich der im Verlaufe der Ontogenie zu beobachtenden Veränderungen der Achsenmechanik und Anatomie eindeutig von echten Lianen. So zeigen Achsen von Efeu (*Hedera helix*) in allen mit Wurzeln an der Trägerstruktur verankerten Bereichen eine hohe und entlang der Achsen annähernd konstante Biege- und Torsionsflexibilität (GARTNER & ROWE 2000). Lediglich die unbewurzelten Suchertriebe und die im Kronenbereich von

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

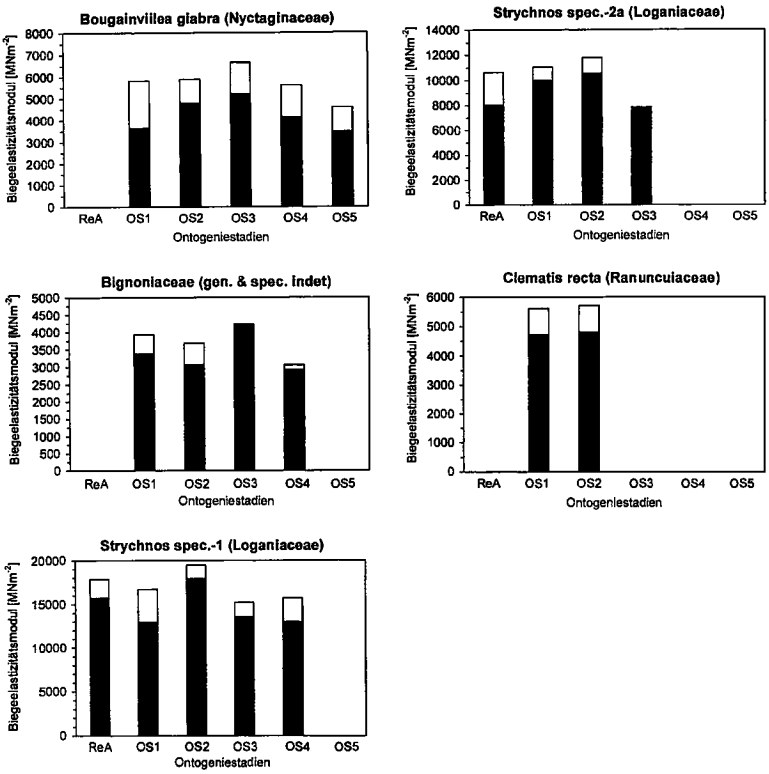

Abb. 2: Ontogenetische Veränderung des Biegeelastizitätsmoduls der Achsen von 4 verholzenden und einer staudigen Spreizklimmerart (*Clematis recta*). Die Ontogeniestadien OS1 bis OS5 repräsentieren zunehmend ältere Ontogeniestadien. Als reiterative Achsen (ReA) werden an alten, basalen Stammbereichen gebildete Neutriebe bezeichnet. Bezeichnend für die spreizklimmende Wuchsform ist, daß die Biege- und die Torsionselastizitätmoduli der Achsen im Verlaufe der Ontogenie annähernd konstant bleiben.

Efeu gebildeten orthotropen, selbsttragenden Äste besitzen deutlich höhere Elastizitätsmoduli. Dies läßt sich dadurch erklären, daß Wurzelkletterer in allen bewurzelten Ontogeniestadien eng mit der Trägerpflanze verankert sind und somit weder ihr Eigengewicht tragen müssen, noch mechanischen Beanspruchungen durch Wind ausgesetzt sind. Lediglich die jüngsten apikalen Bereiche von kletternden Achsen besitzen etwas höhere Elastizitätsmoduli als die bereits mit Wurzeln an der Trägerstruktur verankerten älteren Achsenabschnitte. Durch die so erhöhte Biegesteifigkeit bleiben auch die jüngsten Achsenbereiche nahe an der Oberfläche vertikaler Trägerstrukturen, an denen sie sich später mit Wurzeln verankern (Gartner & Rowe 2000). Ebenfalls zu den Wurzelkletterern lassen sich solche Farnarten stellen, die mit ihren bewurzelten Rhizomen klettern. Beispiele sind die Gattungen *Davallia*, *Phlebodium* und sogar einige der zu den Hautfarnen zählenden *Trichomanes*-Arten (Abb. 4b, Tafel 1).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Hemiepiphyten und „Würgfeigen"

Die dritte Gruppe nicht-selbsttragender Pflanzen sind die Hemiepiphyten. Sie beginnen ihr Wachstum als Epiphyten, wenn ihre meist durch Vögel transportierten Samen in den Astgabeln hoher Urwaldbäume keimen (PUTZ & HOLBROOK 1986, RICHARDS 1996). Diese Pflanzen, zu denen viele Araceen sowie einige *Ficus*- und *Clusia*-Arten zählen, bilden positiv geotrope Luftwurzeln aus, wie sie in Abbildung 5 am Beispiel eines Vertreters der Gattung *Clusia* zu sehen sind (Abb. 5a, Tafel 3). Diese Wurzeln sind extrem flexibel sowohl bezüglich Biegung als auch hinsichtlich Torsion, wodurch den durch die Bewegung des Trägerbaums im Wind ausgelösten Belastungen nachgegeben werden kann. Andererseits ist die strauchförmige Krone der Hemiepiphyten oft relativ biegesteif, wodurch es den Pflanzen möglich ist, ihre Äste durch die Krone des Trägerbaums ans Licht zu recken. Einen Spezialfall der Hemiepiphyten stellen die sogenannten Würgfeigen dar, die meist zu den Gattungen *Ficus*, *Clusia* oder *Schefflera* gehören. Bei ihnen verläuft die anfängliche Entwicklung in gleicher Weise wie bei normalen Hemiepiphyten. Wenn die Wurzeln den Boden erreicht haben, verzweigen sie sich, anastomosieren und schließen den Stamm des Trägerbaums in ein dichtes Netzwerk ein (Abb. 5b, Tafel 3). In dieser Entwicklungsphase werden die Wurzeln zunehmend steifer und bilden schließlich ein extrem stabiles Netzwerk um den Stamm des Trägerbaums. Schließlich stirbt der Trägerbaum ab und die Würgfeige übernimmt als unabhängiger Baum mit hohlem Stamm den Platz des Trägerbaums (SCHIMPER 1888, RICHARDS 1996, KILIAN, FOURNIER & SPECK unveröff. Daten). Parallel zur Versteifung der Wurzeln, bilden sich in der immer größer werdenden Krone der Würgfeige – wie für Bäume charakteristisch – flexible Endverzweigungen aus, die sich bei Wind abbiegen und so die Segelfläche der Krone reduzieren.

Auch bei den Hemiepiphyten und Würgfeigen sind die strukturellen und mechanischen Veränderungen deutlich von denen der anderen nicht vollständig selbsttragenden Pflanzen verschieden, was eine Abgrenzung als eigenen Lebensformtyp rechtfertigt.

„Echte" Lianen

Echte nicht-selbsttragende Lianen (Abb. 6, Tafel 2), die im Zentrum der folgenden Ausführungen stehen, sind ebenfalls durch spezifische Veränderungen der Achsenstruktur und Achsenmechanik im Verlauf der Ontogenie charakterisiert. Untersuchungen an rezenten Lianenarten aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen und der Gattung *Gnetum* wurden verwendet, um eine Liste von Struktureigenschaften zusammenzustellen, die die Voraussetzung für ein Wachstum als nicht-selbsttragende Liane darstellen und – sozusagen als „Checkliste" – für eine Prüfung herangezogen werden können, ob es sich bei einer fossilen Pflanze um eine echte Liane gehandelt haben kann.

Solche charakteristischen Eigenschaften betreffen vor allem Verankerungsstrukturen, Achsenmorphologie und Achsenstruktur, deren Veränderung in der Ontogenie, sowie die damit gekoppelten mechanischen Eigenschaften, und die Ausgestaltung und Größe der Wasserleitelemente.

Betrachtet man zunächst die für nicht-selbsttragende Lianen entscheidende Frage der Verankerung an der Trägerpflanze, so zeigt sich, daß bereits H. SCHENCK (1912) zwischen zwei großen Gruppen von Lianen, den Windepflanzen und den Rankenpflanzen unterscheidet.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Verankerungsstrukturen – windende Lianen

Windenden Lianen stellen in der heutigen Vegetation die bei weitem wichtigste Gruppe nicht-selbsttragender Pflanzen dar (Abb. 7a, Tafel 3). Zum Winden kommt es, wenn die eine kreisende Circumnutationsbewegung ausführenden apikalen Triebenden Kontakt mit eine Stützstruktur bekommen, die sie umwinden können. Morphologisch lassen sich windende Achsen häufig daran erkennen, daß sie auf der dem Trägerbaum zugewandten Seite abgeflacht sind (Abb. 7b, Tafel 3). Diese Abflachung findet sich jedoch nicht bei den Achsen aller windenden Lianen und kann außerdem auch bei am Boden kriechenden Achsen beobachtet werden, so daß sie kein sicheres Merkmal für eine lianenartig-windende Wuchsform darstellt. Außer unter den Angiospermen finden sich windende Pflanzen in der heutigen Vegetation auch bei der Gattung *Gnetum* und bei einigen Farnen, die mit ihrer windenden Blattrhachis klettern. Beispiele für windende Farnpflanzen sind *Blechnum volubile* und *Lygodium japonicum* (Abb. 8), dessen windende Wedelblätter bis zu 30 m lang werden können.

Abb. 8: *Lygodium japonicum*, ein mit seinen Wedelblättern kletternder Farn (Botanischer Garten Freiburg).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Abb. 1: Achsengewirr einer spreizklimmenden *Strychnos*-Art und anderer Pflanzenarten (Französisch Guyana, Camp Piste St. Elie).

Abb. 3: Dichter, mehr als 6 m hoher Bestand des als Spreizklimmer wachsenden Farns *Gleichenia linearis* am Rand der Piste St. Elie (Französisch Guyana).

Abb. 4: (a) Efeu (*Hedera helix*), ein verholzender Wurzelkletterer der gemäßigten Klimazonen (Freiburg).

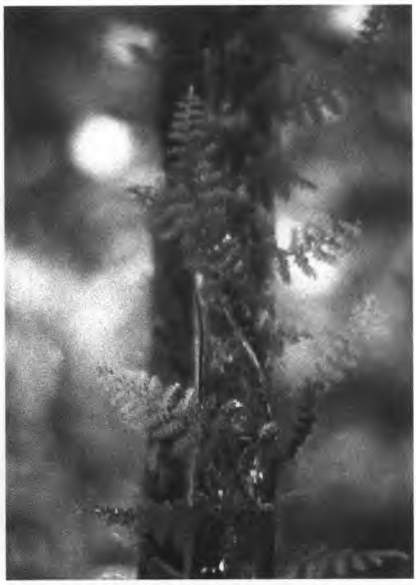

Abb. 4: (b) *Trichomanes* sp., ein Wurzelkletterer aus der Familie der Hautfarngewächse (Hymenophyllaceae) (Französisch Guyana, Camp Piste St. Elie).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Abb. 6: Lianenreicher Tieflandregenwald in Französisch Guyana (nahe Camp Piste St. Elie).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Abb. 5: (a) Extrem flexible Luftwurzeln einer hemiepiphytischen *Clusia*-Art.

Abb. 5: (b) Netzwerk der Wurzeln einer Würgfeige um den Stamm eines Trägerbaums (Französisch Guyana, Camp Paracou).

Abb. 7: *Condylocarpon guianense* (Camp Piste St. Elie, Französisch Guyana), (a) vom Trägerbaum „abgerutscher" windender Stammabschnitt.

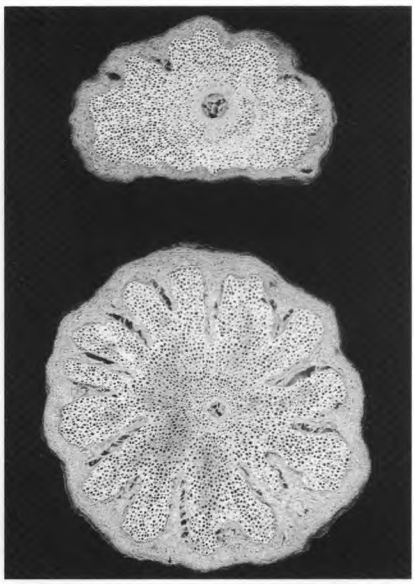

Abb. 7: (b) Stammquerschnitte eines frei hängenden Stammabschnitts (rund) und eines um den Trägerbaum gewundenen Stammbereichs (in Richtung Trägerbaum abgeflacht).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Abb. 11: (a) Steife Suchertriebe bei der ostasiatischen Liane *Fallopia aubertii*, die Distanzen bis zu mehreren Metern überbrücken können (Botanischer Garten Freiburg).

Abb. 11: (b) extrem flexible, basale Stammbereiche bei *Bauhinia guianensis* agg. (Aufnahme, F. Gallenmüller; Camp Piste St. Elie, Französisch Guyana).

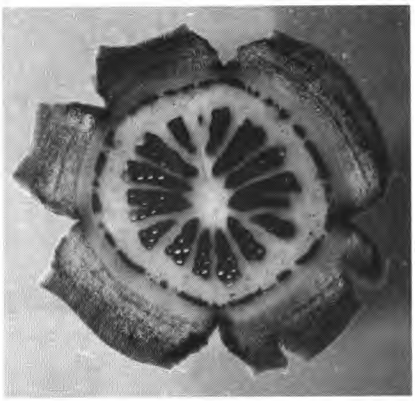

Abb. 14: (a) Querschnitt durch eine alte, biege- und torsionsflexible Achse von *Aristolochia brasiliensis*. Charakteristisch für Lianen ist der stark fragmentierte zentrale Holzkörper, dessen Holzsegmente durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt sind und viele großlumigen Tracheen besitzen. Ein weiteres, bei manchen Lianenarten auftretendes Merkmal ist die Ausbildung eines mächtigen, korkartigen Periderms in der Achsenperipherie.

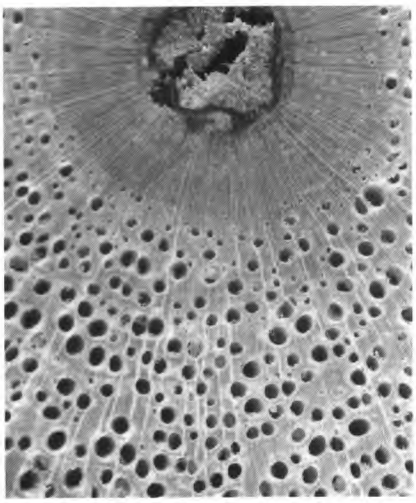

Abb. 14: (b) Querschnitt durch einen flexiblen Stammbereich von *Condylocarpon guianense*. Auffällig sind die nur im äußeren flexiblen Holztyp auftretenden extrem großlumigen Tracheen, die im inneren steifen Holztyp, der in der selbsttragenden Wuchsphase gebildet wurde, fehlen.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Verankerungsstrukturen – rankende Lianen

Rankende Lianen verankern sich an ihren Trägerpflanzen indem sich die jungen Rankenorgane ausgelöst durch einen Berührungsreiz krümmen und die Trägerstruktur schraubig umwachsen. Je nach Pflanzenart und Rankenstruktur können hierbei thigmonastische und thigmotropische Krümmungen unterschieden werden (ZIEGLER 1998, WEILER 2000). Die Spitzen der jungen Ranken führen vor dem Kontakt mit einer Verankerungsstruktur vielfach ebenfalls kreisende, autonome „Suchbewegungen" (Circumnutationen) aus. Nach dem morphologischen Charakter der Rankenorgane unterscheidet man Blatt- und Sproßranker, wobei diese beiden Gruppen entsprechend der genauen morphologischen Wertigkeit der Rankenorgane weiter unterteilt werden können. Manche Ranken zeigen ein uhrfederartiges Aussehen (Abb. 9a), wobei häufig mechanisch günstige Umkehrungen der Schraubenrichtung auftreten (vgl. SPECK, KRINGS & KERP 2000). Andere Lianenranken ähneln hingegen eher Hakenstrukturen (Abb. 9b). Solche Haken entstehen vor allem aus umgewandelten Sproßorganen. Aber auch gekrümmte Stachel- und Hakenstrukturen sind keine eindeutigen Hinweise auf eine „echt lianenartige Wuchsform", da auch bei Spreizklimmern an den Blättern und Achsen Stacheln und Häkchen sowie an den Triebenden Haken gefunden werden können, die die Verankerung an der Trägerpflanze verbessern. Typische Beispiele hierfür sind die von vielen spreizklimmenden Rotangpalmen gebildeten Haken, oder die Verankerungshaken einer spreizklimmenden südamerikanischen *Strychnos*-Art.

Abb. 9: Verankerungsstrukturen kletternder Lianen, (a) Uhrfederranken.

Abb. 9: (b) Hakenstrukturen.

Achsenmorphologie

Verglichen mit selbsttragenden Pflanzen sind die Stämme von Lianen oft sehr dünn und zeigen über einen langen Stammbereich nur eine geringe Verjüngung. Dies ist exemplarisch in Abbildung 10 zu sehen, welche den Stamm eines Parakautschukbaums (*Hevea brasiliensis*) und einer gleich alten *Aristolochia grandiflora* zeigt. Aber auch hier muß gesagt werden, daß im Verhältnis zur Stammlänge geringe Achsendurchmesser und Stämme mit geringen Verjüngungen auch bei spreizklimmenden Arten häufig auftreten. Und auch bei selbsttragenden Formen ohne sekundäres Dickenwachstum, wie Palmen oder Bambus finden sich häufig sehr schlanke, dünne Stämme.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

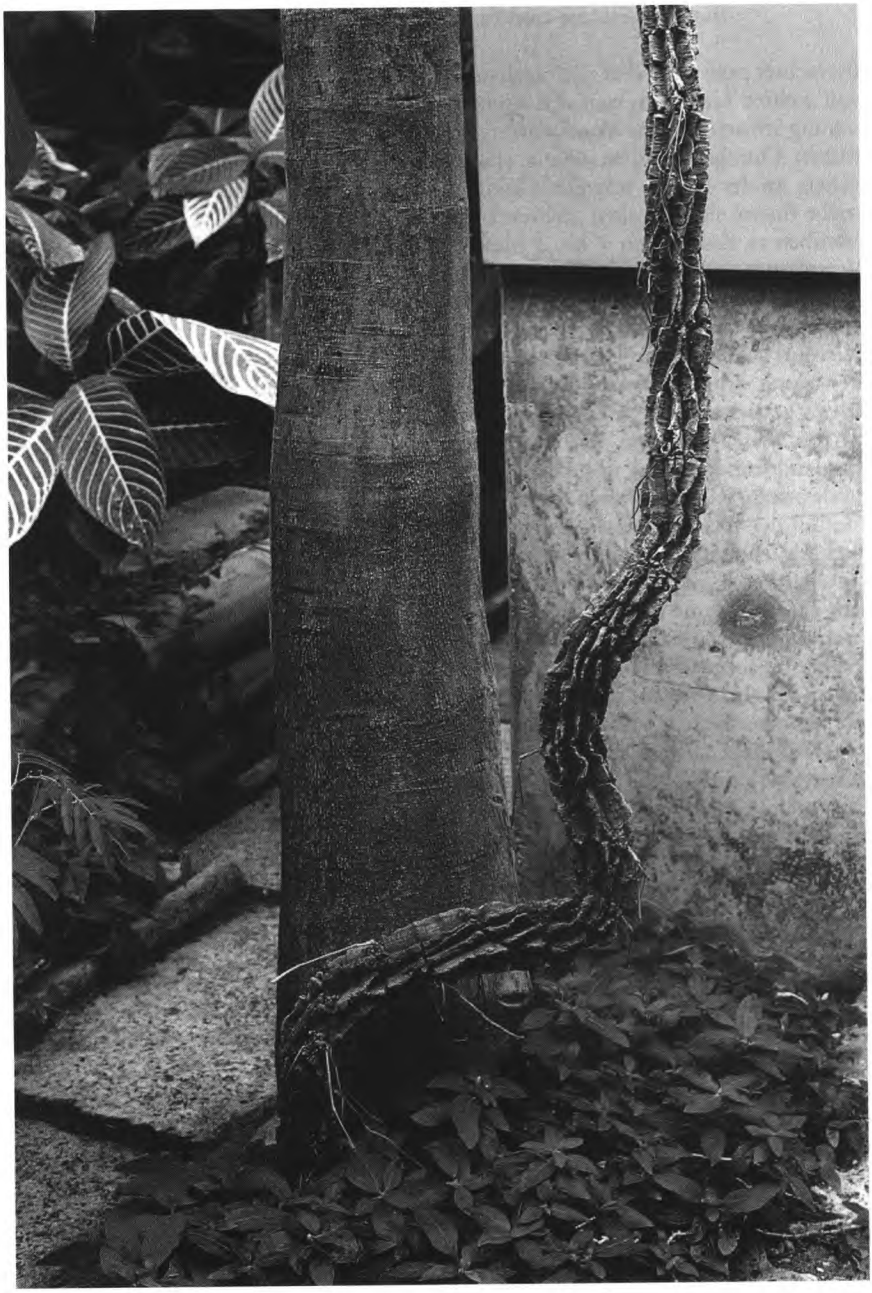

Abb. 10: Unterschiede in Stammdurchmesser und Stammverjüngung zwischen einer Liane (*Aristolochia grandiflora*) und einem Parakautschukbaum (*Hevea brasiliensis*), die annähernd gleich alt sind (Botanischer Garten Freiburg).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Biomechanische und funktionelle Anatomie der Achsen

Betrachtet man nun aber die mechanischen Eigenschaften und die Achsenstruktur von „echten Lianen" zeigen sich eindeutige Unterschiede zu den anderen nicht vollständig selbsttragenden Wuchsformtypen. Für Lianen ist es von Selektionsvorteil, in frühen Ontogeniestadien relativ steif zu sein, bis sie eine Stützstruktur erreicht haben, an der sie sich verankern können. Solche biege- und torsionssteifen Suchertriebe finden sich bei allen „echten Lianen" (Abb. 11a, Tafel 4). Diese Suchertriebe erlauben es den Lianen 1 bis 2 Meter weite Distanzen zu überbrücken und neue Verankerungsstrukturen zu finden. In späteren Ontogeniestadien, wenn sie bereits an einer Trägerpflanze verankert sind, ist es für Lianen von Selektionsvorteil, wenn ihre Achsen eine gewisse Biege- und Torsionsflexibilität besitzen (Abb. 11b, Tafel 4). Hierdurch können sie den durch direkt wirkende Windkräfte oder indirekt über Bewegung ihrer Trägerbäume hervorgerufenen Biege- und Torsionskräften bis zu einem gewissen Grad flexibel ausweichen.

Bei Lianen können im Verlauf der Ontogenie Verringerungen des Biegeelastizitätsmoduls und des Torsionsmoduls bis auf 5 % der bei jungen Achsen gemessenen Werte auftreten (Abb. 12). Trägt man die Mittelwerte der Elastizitätsmoduli der verschiedenen Ontogeniestadien auf, zeigt sich, daß es bei allen untersuchten Lianenarten – ausgehend von relativ steifen jungen Achsen – zu einer drastischen Verringerung des Biegeelastizitätsmoduls und des Torsionsmoduls im Verlauf der Ontogenie kommt, d.h. die Lianenachsen werden mit zunehmendem Alter immer flexibler.

Für paläobotanische Untersuchungen ist vor allem interessant, welche anatomischen Veränderungen der beobachteten drastischen Abnahme des Biege- und Torsionselastizitätsmoduls bei Lianen aus verschiedenen systematischen Gruppen zugrunde liegen. Bei allen untersuchten rezenten Lianen nimmt der Beitrag der biegesteifen Gewebe, d.h. des Sklerenchyms und Kollenchyms oder des biegesteifen Holzes im Verlaufe der Ontogenie signifikant ab. Bei einigen Lianen, wie z.B. allen einheimischen Arten, wird die hohe Biege- und Torsionssteifigkeit junger Ontogeniestadien durch geschlossene periphere Ringe aus Sklerenchym und/oder Kollenchym hervorgerufen (Abb. 13a-d). Die Abnahme des Biege- und Torsionselastizitätsmoduls der Gesamtachse im Verlauf der Ontogenie ist korreliert mit einer zunehmenden Fragmentierung dieser Kollenchym- und Sklerenchymringe und einer starken Abnahme des Anteils dieser beiden biegesteifen Gewebe. Andere Lianenarten, wie z.B. alle untersuchten großwüchsigen Regenwaldlianen, bilden in jungen Ontogeniestadien einen dichten, mechanisch sehr stabilen Holztyp aus, welcher die hohe Biegesteifigkeit der jungen Achsen bedingt (Abb. 13e-h). Der Anteil dieses biegesteifen Holztyps verringert sich im Verlauf der Ontogenie drastisch. Der in späteren Ontogeniestadien nach der Verankerung an einer Trägerpflanze gebildete flexible Holztyp besitzt bei allen Arten viele, sehr großlumige Gefäße und mächtige Markstrahlen.

Darüber hinaus sind alte Lianenstämme oft tief eingebuchtet und häufig auch segmentiert, wie man in Abbildung 13 am Beispiel von *Passiflora glandulifera* sieht. Diese auf „anomales sekundäres Dickenwachstum" zurückzuführende Segmentierung des Holzkörpers findet sich in vielen alten Stämmen holziger Lianen-Arten (Caballé 1993, Speck, Rowe & Spatz 1996). Durch die Aufgliederung der Holzkörpers in isolierte „Kabel", zwischen denen sich breite Holzstrahlen aus nicht-lignifiziertem Parenchym befinden, wird die Biege- und Torsionsflexibilität drastisch erhöht, da die Holzstränge bis zu einem gewissen Grad gegeneinander gleiten können.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

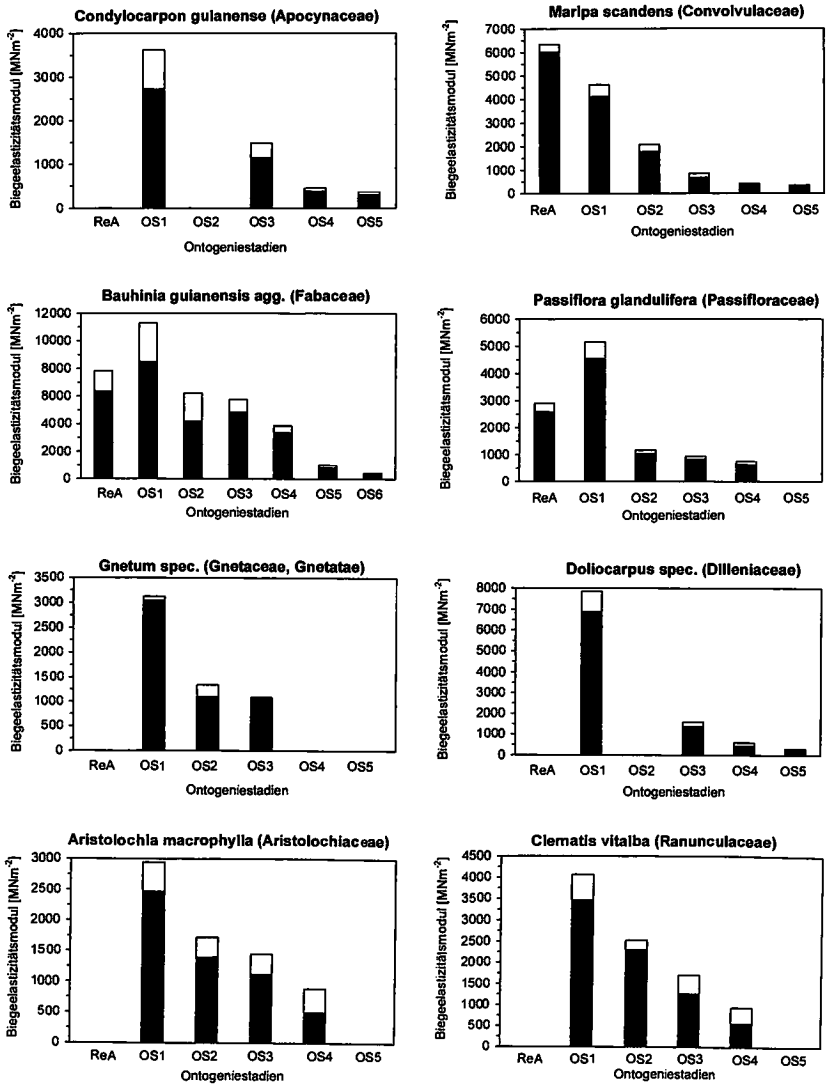

Abb. 12: Ontogenetische Veränderung des Biegeelastizitätsmoduls der Achsen von 8 Lianenarten. Die Ontogeniestadien OS1 bis OS6 repräsentieren zunehmend ältere Ontogeniestadien. Als reiterative Achsen (ReA) werden an alten, basalen Stammbereichen gebildete Neutriebe bezeichnet. Typisch für die nicht-selbsttragende lianenartige Wuchsform ist, daß die Biege- und die Torsionselastizitätsmoduli der Achsen im Verlaufe der Ontogenie drastisch abnehmen.

Ein weiteres bei vielen Lianen in alten Ontogeniestadien auftretendes Charakteristikum ist die Bildung eines mächtigen, flexiblen Periderms, wie man es unter anderem bei *Aristolochia brasiliensis* findet (Abb. 14a, Tafel 4). Die Funktion dieses korkartigen Abschlußgewebes ist noch nicht eindeutig geklärt. Es wird aber diskutiert, daß es als eine Art Stoßdämpfer Verletzungen der Lianenachse verhindert,

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

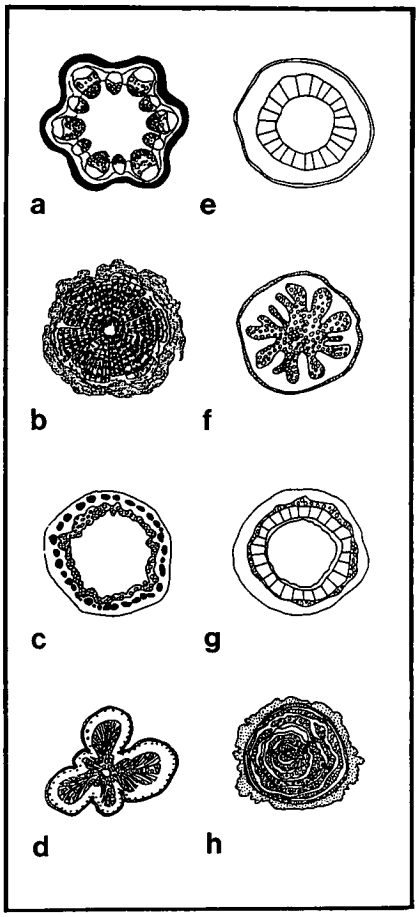

Abb. 13: Ontogenetische Veränderung der Achsenanatomie bei Lianen; Gewebeanordnung von innen nach außen, Mark (zentrale weiße Fläche), dichtes, biegesteifes Holz (schraffiert), lockeres, biegeflexibles Holz (mit kleinen Kreisen markierte Fläche), parenchymatische innere Rinde inklusive Phloem (äußere weiße Flächenbereiche), sklerenchymatische Rindenbereiche (schwarz), äußere Rinde und Borke (gepunktet). Alle Querschnitte sind zur besseren Vergleichbarkeit in gleicher Größe dargestellt, der reale Durchmesser ist in Klammer angegeben. (a-d) Lianen, die in jungen Ontogeniestadien hauptsächlich durch sklerenchymatische Rindengewebe stabilisiert sind. (a, b) Waldrebe (*Clematis vitalba*), (a) einjährige Achse (mittlerer Durchmesser, 4,4 mm), (b) siebenjährige Achse (24,6 mm); (c, d) Passionsblume (*Passiflora glandulifera*), (c) junge Achse (3,9 mm), (d) alte Achse (mittlerer Durchmesser, 20,1 mm); (e-h) Lianen, die in jungen Ontogeniestadien hauptsächlich durch dichtes, biegesteifes Holz stabilisiert sind, (e, f) *Condylocarpon guianense*, (e) junge Achse (3,8 mm), (f) alte Achse (37,0 mm); (g, h) *Maripa scandens*, (g) junge Achse (4,8 mm), (h) alte Achse (22,5 mm) (verändert nach Speck, Rowe & Spatz 1996).

wenn diese durch Bewegungen des Trägerbaums gegen diesen schlägt bzw. an diesem scheuert. Möglicherweise trägt dieses Gewebe aber auch zu der bei Lianen sehr ausgeprägten Energiedissipation („Stoßdämpferwirkung") bei (Speck, Rowe & Spatz 1996, Speck & Spatz 2001).

Ebenfalls typisch – vor allem für das in älteren Ontogeniestadien von Lianen gebildete Holz – sind die sehr großen Gefäße (Abb. 14b, Tafel 4). Die Gefäße von Lianen können einen Durchmesser von bis zu 700 µm erreichen und über eine Länge von mehr als 5m keine Querwände besitzen. Lianen müssen mit einem sehr kleinen Stammdurchmesser und häufig über sehr lange Strecken eine oft recht große belaubte Kronenregion mit Wasser versorgen, was durch einige Zahlen deutlich wird:

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

– Die Stämme mancher tropischer Lianen können mehrere hundert Meter lang werden.
– Der Stammdurchmesser von Lianen ist verglichen mit der zu versorgenden Krone oft sehr gering. So wurde bei einem von uns vermessenen Individuum der windenden Lianenart *Condylocarpon guianense* eine reich verzweigte und beblätterte Krone mit ca. 10 m Kronendurchmesser von einem 35m langen Stamm mit einem Basisdurchmesser von 3,8 cm versorgt (ROWE & SPECK 1996, SPECK & ROWE 1999a).

Wie wichtig für eine ausreichende Wasserversorgung die Größe der Gefäße ist, zeigt eine einfache Abschätzung: Da der Volumentransport in Röhren von deren Durchmesser mit der 4. Potenz abhängt (ZIEGLER 1982) ist der Durchmesser der Gefäße von größter Bedeutung. Setzt man gleiche treibende Kräfte, d.h. einen gleichen Transpiratonssog, voraus und vergleicht die Menge transportierten Wassers pro Zeiteinheit zwischen einer typischen Nadelholztracheide mit 20 µm Durchmesser und einem mittelgroßen Lianengefäß mit 200 µm Durchmesser, so zeigt sich, daß in der Lianenleitbahn 10.000 Mal mehr Wasser pro Zeiteinheit transportiert wird als in der Nadelholztracheide.

Diskussion – Interpretation von Fossilmaterial

Auf den ersten Blick scheinen die bei alten Lianenachsen auftretenden Achsenstrukturen eindeutige Charakteristika für diesen Wuchsformtyp darzustellen. Aber auch hier muß zu Vorsicht bei der Interpretation fossiler Achsen geraten werden. Nicht bei allen Lianen kommt es zu einer Segmentierung des Holzzylinders in alten Ontogeniestadien und außerdem sind nicht verholzende, mächtige Markstrahlen und dicke Korkabschlußgewebe beileibe nicht auf Lianen beschränkt.

Lediglich der extrem große Durchmesser der Gefäße von typischerweise 200 µm bis 700 µm scheint für Lianen typisch zu sein. Aber auch hier gibt es Überlappungen zum Holz ringporiger Bäume, in dem in Ausnahmefällen Gefäße mit bis zu 400 µm Durchmesser gefunden werden können. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß keines der besprochenen strukturellen, auch am Fossilmaterial nachweisbaren Merkmale für sich allein eine eindeutige Zuordnung einer Pflanze zum lianenartig kletternden Wuchsformtyp erlaubt. Treten jedoch bei einer fossilen Pflanze mehrere dieser Merkmale gemeinsam auf, liegt die Vermutung nahe, daß es sich um eine echte Liane gehandelt hat. Ein eindeutiger Nachweis ist aber nur dann möglich, wenn echte Versteinerungen von Achsen verschiedener Ontogeniestadien vorliegen, die eine Rückrechnung der Veränderung der mechanischen Eigenschaften erlauben, und eine drastische Abnahme von Biege- und Torsionselastizitätsmodul im Verlaufe der Ontogenie nachgewiesen werden kann. Eine kritische Überprüfung der strukturellen Parameter erlaubt jedoch die Zahl der „Kandidaten" für eine lianenartige Wuchsform stark einzuschränken, und somit die recht zeitaufwendige biomechanische Analyse auf „vielversprechende" fossile Pflanzen zu beschränken.

Bevor zum Abschluß einige potentielle fossile Lianen kurz vorgestellt werden, ist noch die Frage zu diskutieren, weshalb in der rezenten Vegetation echte Lianen fast nur bei Angiospermen und in der Gattung *Gnetum* auftreten. Betrachtet man die oben aufgeführten Strukturmerkmale wie:
– extrem großlumige Wasserleitgefäße
– mächtige unlignifizierte Markstrahlen und
– segmetierte Holzzylinder,

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Verwandtschaftliche Zusammenhänge und Wuchsformtypen der Lignophyten

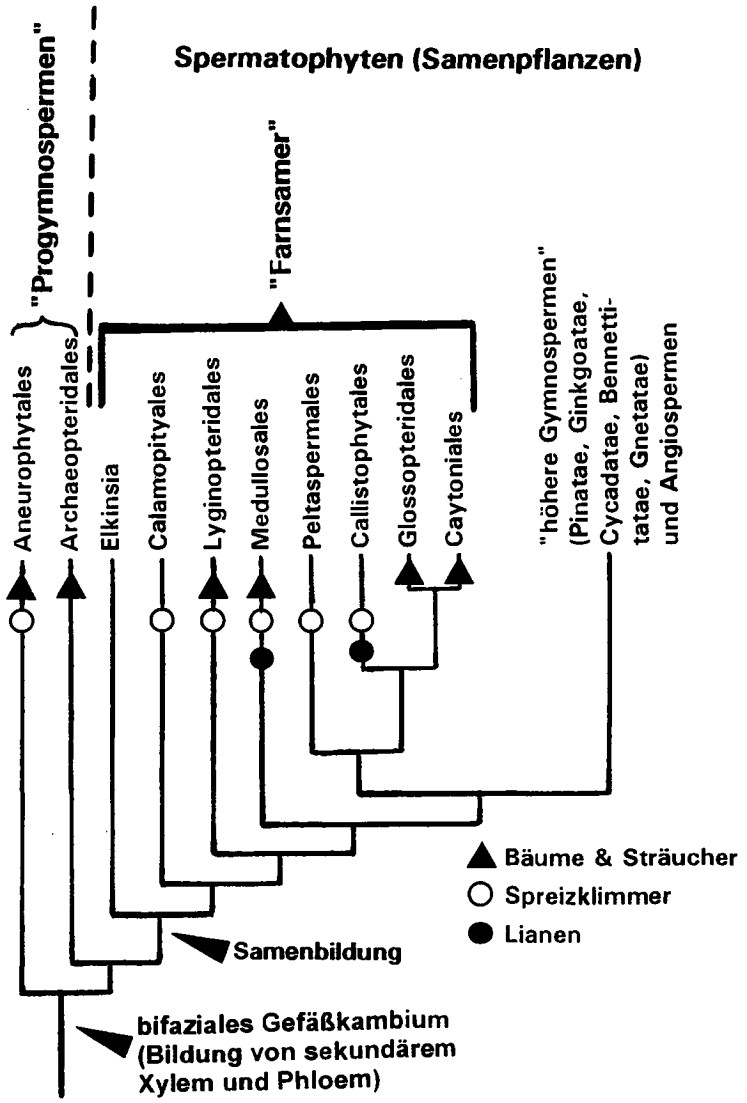

Abb. 15: Verwandtschaftliche Zusammenhänge und Wuchsformtypen innerhalb der „basalen" Lignophyten (verändert und vereinfacht nach ROTHWELL & SERBET 1994). Die drei Wuchsformgrundtypen sind durch verschiedene Symbole gekennzeichnet. Selbsttragende Bäume und Sträucher: Dreiecke; halb-selbsttragende Spreizklimmer: offene Kreise; und nicht-selbsttragende Lianen: geschlossene Ellipsen.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

so zeigt sich, daß die strukturellen Voraussetzungen für eine lianenartige, holzige Wuchsform heute nur bei Angiospermen und der Gattung *Gnetum* gegeben sind. Dies ist jedoch eine strukturelle und keine systematische Einschränkung. Das heißt, die Aussage, daß echte Lianen nur bei Angiospermen und in der Gattung *Gnetum* zu finden sind, beschreibt eigentlich ein Epiphänomen. Falls vergleichbare Strukturen fossil bei anderen Pflanzengruppen aufgetreten sind, gibt es keinen Grund, weshalb diese keine lianenartige Wuchsform besessen haben sollten. Neben verschiedenen Farnen, die in ihrer Mehrzahl aber vermutlich mit ihren Rhizomen kletternde Wurzelkletterer waren, und den als Spreizklimmer wachsenden Sphenophyllen sind vor allem die verschiedenen Entwicklungslinien der paraphyletischen Gruppe der Farnsamer interessante Kandidaten für das Auftreten nicht-selbsttragender Wuchsformen. Die Existenz von echten mit Ranken und Haken kletternden Lianen neben spreizklimmenden Arten wird durch neuere Arbeiten von MICHAEL KRINGS und HANS KERP tatsächlich auch für einige Vertreter der oberkarbonischen und permischen Farnsamer nahegelegt (KRINGS & KERP 1999, KERP & KRINGS 1998, KERP, KRINGS & TAYLOR 2000, KRINGS et al. 2001).

Die von uns in den letzten Jahren durchgeführten Untersuchungen und Berechnungen legen nahe, daß in vielen Entwicklungslinien der „Farnsamer" nicht Lianen und Bäume bzw. Sträucher sondern Spreizklimmer der vorherrschende Wuchsformtyp waren. Dies ist in Abbildung 15, die auf einer kladistischen Verwandschaftsanalyse von ROTHWELL und SERBET (1994) beruht, dargestellt. Es zeigt sich, daß in vielen Entwicklungslinien spreizklimmende Taxa auftreten und zumindest im Unterkarbon zu dominieren scheinen. Möglicherweise hat diese Wuchsform, die einerseits eine opportunistische Nutzung vorhandener Stützstrukturen ermöglicht, andererseits aber auch die Bildung dichter monotypischer Bestände erlaubt (vgl. SPECK 1994b, ROWE & SPECK 1998, SPECK & ROWE 1999a), wesentlich zur erfolgreichen Radiation der unterkarbonischen „Farnsamer" beigetragen. Vermutlich war eine spreizklimmende Wuchsform vor allem deshalb von Vorteil, weil die Radiation der „Farnsamer" in Lebensräumen begann, in denen die Nischen für selbsttragende Wuchsformen bereits von baumförmigen Bärlapp- und Schachtelhalmgewächsen sowie eusporangiaten Farnen besetzt waren, und die Nischen für Wurzelkletterer zumindest teilweise von Farnen.

Als echte nicht-selbsttragende Lianen kommen aufgrund ihrer strukturellen Merkmale unter den karbonischen Pteridospermen neben den von KRINGS und KERP anhand von Abdruckfossilien beschriebenen Arten vor allem einige Vertreter der Medullosaceen, wie *Medullosa endocentrica*, und die Callistophytaceen in Frage. Weitere interessante Kandidaten für eine im engeren Sinne lianenartige Wuchsform sind permische Vertreter der Gattung *Gigantopteris*, bei denen Tracheen nachgewiesen werden konnten (LI, TAYLOR & TAYLOR 1996) und die jurassischen Pentoxylales, deren Stammstruktur mit isolierten Holzsegmenten der von rezenten Lianen ähnelt (SAHNI 1948).

Danksagung: Diese Arbeit ist DIETER VOGELLEHNER gewidmet, der während der seit mehr als 13 Jahren laufenden quantitativen Analysen der Wuchsform rezenter und fossiler Pflanzen stets als kompetenter und kenntnisreicher Ansprechpartner Zeit für Diskussionen hatte. Er gab außerdem einem der Autoren (TS) während dessen Diplom- und Promotionszeit die Freiheit, die man sich als junger Wissenschaftler wünscht, um neuartige Fragestellungen mit teilweise sehr unkonventionellen Ansätzen bearbeiten zu können.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Literatur

CABALLÉ, G. (1993): Liana structure, function and selection: a comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America. – Botanical Journal of the Linnean Society 113, 41-60.

GARTNER, B.L. & ROWE, N.P. (2000): Mechanics and Hydraulics of the Woody Root-Climber Ivy (*Hedera helix*). In: H.-CH. SPATZ & T. SPECK (eds.), Plant Biomechanics 2000 – Proceedings of the 3rd International Plant Biomechanics Conference, Badenweiler, 83-84. Thieme-Verlag (Stuttgart/New York).

GENTRY, A.B. (1991): The distribution and evolution of climbing plants. – In: F.E. PUTZ & H.A. MOONEY (eds.), The Biology of Vines, 181-204. Cambridge University Press (Cambridge).

KERP, H. & KRINGS, M. (1998): Climbing and scrambling growth habits: common life strategies among Late Carboniferous seed ferns. – Comptes Rendus Academie des Sciences Paris, Sér. IIa, Earth Planet. Sci. 326, 583-588.

KERP, H., KRINGS, M. & TAYLOR, T.N. (2000): Morphological and biomechanical diversity among late Palaeozoic seed ferns – scrambling and climbing growth habits. In: H.-CH. SPATZ & T. SPECK (eds.), Plant Biomechanics 2000 – Proceedings of the 3rd International Plant Biomechanics Conference, Badenweiler, 117-122. Thieme-Verlag (Stuttgart/New York).

KRINGS, M. & KERP, H. (1999): Morphology, growth habit and ecology of *Blanzyopteris praedentata* (Gothan) nov. comb., a climbing neuropteroid seed fern from the Stephanian of Central France. – International Journal of Plant Sciences 160, 603-619.

KRINGS, M., KERP, H., TAYLOR, E.L. & TAYLOR, T.N. (2001): Reconstruction of *Pseudomariopteris busquetii*, a vine-like Late Carboniferous – Early Permian pteridosperm. – American Journal of Botany 88, 767-776.

LI, H., TAYLOR, E.L. & TAYLOR, T.N. (1996): Permian vessel elements. – Sicence 271, 188-189.

PUTZ, F.E. & HOLBROOK, N.M. (1986): Notes on the natural history of hemiepiphytes. – Selbyana 9, 61-69.

RICHARDS, P.W. (1996): The tropical rain forest. – 2nd ed., Cambridge University Press (Cambridge).

ROTHWELL, G.W. & SERBET, R. (1994): Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis. – Systematic Botany 19, 443-482.

ROWE, N. P. & SPECK, T. (1996): Biomechanical characteristics of the ontogeny and growth habit of the tropical liana *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae). – International Journal of Plant Science 157, 406-417.

ROWE, N.P. & SPECK, T. (1997): Biomechanics of *Lycopodiella cernua* and *Huperzia squarrosa*: Implications for inferring growth habits of fossil small-bodied lycopsids. – Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO 58, 293-302.

ROWE, N.P. & SPECK, T. (1998): Biomechanics of plant growth forms: the trouble with fossil plants. – Revue of Palaeobotany and Palynology 102, 43-62.

SAHNI, B. (1948): The Pentoxyleae: a new group of Jurassic gymnosperms from the Rajmahal Hills of India. – Botanical Gazette 110, 47-80.

SCHENCK, H. (1912): Lianen. – In: Handbuch der Naturwissenschaften, Bd. 6, 176-185. Fischer Verlag (Jena).

SCHIMPER, A.F.W. (1888): Die epiphytische Vegetation Amerikas. – Botanische Mitteilungen aus den Tropen, 2.

SPATZ, H.-CH., KÖHLER, L. & SPECK, T. (1998): Biomechanics and functional anatomy of hollow stemmed Sphenopsids: I. *Equisetum giganteum*. – American Journal of Botany 85, 305-314.

SPECK, T. (1994a): Bending stability of plant stems: ontogenetical, ecological, and phylogenetical aspects. – Biomimetics 2, 109-128.

SPECK, T. (1994b): A biomechanical method to distinguish between self-supporting and non self-supporting fossil plants. – Review of Palaeobotany and Palynology 81, 65-82.

SPECK, T., KRINGS, M. & KERP, H. (2000): A climbing late palaeozoic seed fern with adhesive tendrils – an early finding of shock absorbing anchoring structures in fossil climbing plants. In: H.-CH. SPATZ & T. SPECK (eds.), Plant Biomechanics 2000 – Proceedings of the 3rd International Plant Biomechanics Conference, Badenweiler, 287-294. Thieme-Verlag (Stuttgart/New York).

SPECK, T., ROWE, N.P. & SPATZ, H.-CH. (1996): Pflanzliche Achsen, hochkomplexe Verbundmaterialien mit erstaunlichen mechanischen Eigenschaften. – In: W. NACHTIGALL & A. WISSER (eds.), BIONA-report 10 – Technische Biologie und Bionik 3, Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, 101-131, G. Fischer Verlag (Stuttgart/Jena/Lübeck/Ulm).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

SPECK, T. & ROWE, N.P. (1999a): A quantitative approach for analytically defining size, form and habit in living and fossil plants. – In: M.H. KURMANN & A.R. HEMSLEY (eds.), The Evolution of Plant Architecture, 447-479, Royal Botanic Gardens Kew (Kew).

SPECK, T. & ROWE, N.P. (1999b): Biomechanical analysis. – In: T.P. JONES & N.P. ROWE (eds.), Fossil Plants and Spores: Modern Techniques, 105-109, Geological Society (London).

SPECK, T. & SPATZ, H.-CH. (2001, in press): Transkription oder Translation, Pflanzen als Ideengeber für neue Materialien und technische Leichtbaustrukturen. – In: A. VON GLEICH (ed.), Bionik, 229-245, 2. Aufl., B.G. Teubner Verlag (Stuttgart).

SPECK, T., SPECK, O., EMANNS, A. & SPATZ, H.-CH. (1998): Biomechanics and functional anatomy of hollow stemmed sphenopsids, III. *Equisetum hyemale*. – Botanica Acta 111, 366-376.

WEILER, E.W. (2000): Wie Pflanzen fühlen. – Spektrum der Wissenschaft 3/2000, 60-66.

ZIEGLER, F. (1982): Flüssigkeitsströme in Pflanzen. – In: W. HOPPE, W. LOHMANN, H. MARKL & H. ZIEGLER (eds.): Biophysik, 652-663, Springer-Verlag (Berlin/Heidelberg/New York).

ZIEGLER, F. (1998): Physiologie. – In: P. SITTE, H. ZIEGLER, F. EHRENDORFER & A. BRESINSKY (eds.): Strasburger – Lehrbuch der Botanik, 217-456, G. Fischer Verlag (Stuttgart/Jena/Lübeck/Ulm).

(Am 23. Mai 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 Thomas, Rowe Nicolas P.

Artikel/Article: Die Wuchsform "Liane" - strukturelle Voraussetzungen für eine erfolgreiche Einnischung als Kletterpflanze (2001) 875-893