

Phyton (Austria)	Vol. 24	Fasc. 2	295—303	30. 9. 1984
------------------	---------	---------	---------	-------------

## Anatomische Reaktionen von Eibennadeln auf eine Erschwerung des Wassertransports im Pflanzenkörper

Von

Birgit KARTUSCH und Hanno RICHTER \*)

Mit 1 Abbildung und 2 Tabellen

Eingelangt am 28. Juni 1983

Key words: Leaf anatomy, double sawcut technique, water stress, *Taxus baccata*

### Summary

KARTUSCH B. & RICHTER H. 1984. Anatomical reactions of yew needles to an impairment of water transport in the plant body. — *Phyton (Austria)* 24 (2): 295—303, with 1 figure and 2 tables. — German with English summary.

Needles of an older male yew (*Taxus baccata* L.) showed clear anatomical changes after an increase in the hydraulic resistance of the stem. One year after a double sawcut in the stem was made, more xeromorphic needles developed on twigs distal to this pathway constriction than on control twigs of similar exposition: leaf area was reduced, a thicker cuticle covered smaller epidermal cells, palisade and spongy parenchyma cells were smaller, the intercellular spaces in the spongy parenchyma were narrowed. No changes were found in the number of palisade rows and in the dimensions of the vascular bundle. The number of stomata per unit area decreased in the experiment, which is in contrast to the tendency stated in the literature. Results are compared with those obtained in water stress experiments on other plants and in studies on light and shade leaves.

### Zusammenfassung

KARTUSCH B. & RICHTER H. 1984. Anatomische Reaktionen von Eibennadeln auf eine Erschwerung des Wassertransports im Pflanzenkörper. — *Phyton (Austria)* 24 (2): 295—303, mit 1 Abbildung und 2 Tabellen. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

---

\*) Anschrift der Verfasser: Birgit KARTUSCH und Hanno RICHTER, Botanisches Institut der Universität für Bodenkultur, Gregor Mendel-Straße 33, A-1180 Wien (Österreich).

Nadeln einer älteren männlichen Eibe (*Taxus baccata* L.) zeigten deutliche anatomische Veränderungen nach Erhöhung des hydraulischen Widerstandes im Stamm. Ein Jahr nach der Setzung eines Doppelschnittes im Stamm entwickelten sich an Zweigen über dieser Verengung des Transportweges xeromorphe Nadeln als an Kontrollzweigen von ähnlicher Exposition: Die Blattfläche war reduziert, eine dickere Kutikula bedeckte kleinere Epidermiszellen, die Zellen des Palisaden- und des Schwammparenchyms waren verkleinert, die Interzellularen im Schwammparenchym enger. Keine Veränderungen ergaben sich an der Zahl der Palisadenreihen und an den Dimensionen des Gefäßbündels. Die Zahl der Stomata pro Flächeneinheit nahm im Experiment ab, was im Gegensatz zu der in der Literatur belegten Tendenz steht. Die Ergebnisse werden mit denen von Wasserstrefexperimenten an anderen Pflanzen und von Untersuchungen an Licht- und Schattpflanzen verglichen.

### 1. Einleitung

Die Auswirkungen der Trockenbelastung auf die Morphologie von Blättern sind häufig beschrieben worden (ZAHNER 1968, BEGG 1980). Die meisten neueren Untersuchungen verzichteten auf die Analyse anatomischer Details. In vielen Fällen konnten auch die Wasserzustände im Pflanzenkörper während der Streeinwirkung nicht quantifiziert werden. Experimentell wird eine Trockenbelastung der Pflanze am einfachsten durch eingeschränkte Bewässerung erzielt; dies senkt das Bodenwasserpotential ab. Es bietet sich aber auch eine andere Möglichkeit: Man kann die Reibungskomponente des Gesamtwasserpotentials manipulieren, indem man entweder den Wasserdurchsatz erhöht (etwa durch Dauerbewindung: GRACE & RUSSEL 1977, RUSSEL & GRACE 1978) oder den Widerstand im Transportweg vergrößert (etwa durch Setzung eines doppelten Sägeschnittes im Stamm: RENNER 1911, SCHRÖDER 1938).

RICHTER (1974) befaßte sich mit den Auswirkungen solcher Schnitte auf den Wasserhaushalt einer älteren männlichen Eibe. Drei kräftige Äste eines Wipfels wurden im März 1972 durch zwei sich überlappende Sägeschnitte im vertikalen Abstand von 13 cm isoliert. Diese Schnittsetzung zeigte folgende Auswirkungen auf den Wasserzustand:

- 1) Die Potentiale lagen im Versuch immer bei negativeren Werten als in den Kontrollästen am gleichen Baum.
- 2) Der Anstieg der Potentiale nach Einbruch der Dunkelheit war in den Versuchszweigen verzögert, die Endwerte in der Morgendämmerung unterschieden sich von denen der Kontrolle aber nur wenig.
- 3) Regenschauer und Wolken während des Tages hoben in der Kontrolle das Wasserpotential sofort an, während die Versuchszweige träger reagierten und lange auf ihren negativen Werten verharrten.

An den Trieben und Nadeln der Jahrgänge 1972 und 1973 wurden ferner morphologische Messungen durchgeführt. Zwischen Versuch und

Kontrolle ergaben sich für alle Parameter (Triebblängen, Nadelabstände, Nadellängen) signifikante Unterschiede. Die durchschnittliche Nadellänge betrug im Jahr 1973 für die Kontrolle 20 mm, für den Versuch 15 mm. Es schien uns interessant zu untersuchen, ob sich an den unter Reibungsstreß angelegten und herangewachsenen Nadeln außer dieser etwa 25% betragenden Verkürzung auch weitere Veränderungen morphologischer und anatomischer Dimensionen nachweisen ließen.

## 2. Material und Methodik

Am 3. 5. 1974 wurden Versuchs- und Kontrollzweige für anatomische Untersuchungen an den Nadeln des Jahrganges 1973 geerntet. Die Nadeln wurden abgezupft und vermessen. Je 30 Nadeln mit der Länge von 20 mm (Kontrolle) und 15 mm (Versuch), die also den Durchschnittswerten ihres Jahrganges entsprachen, wurden ausgewählt und einzeln in kleinen Glasröhrchen in 60% Alkohol fixiert. Etwa drei Wochen später wurden aus der Mitte jeder dieser Nadeln je drei Querschnitte hergestellt (Reichert Schlittenmikrotom Om E; Schnittdicke etwa 25  $\mu$ m). Aus jedem der 60 Röhrchen wurde dann ein Schnitt genauer beobachtet und vermessen. Die Auswertung wurde mit geeichten Okularmikrometern auf Reichert-Mikroskopen vorgenommen. Für die Flächenbestimmung wurden die Querschnitte photographiert, die Filmnegative mit einem Lesegerät auf eine Leinwand projiziert und die Umrisse mit einem Planimeter umfahren (Mittelwerte aus je drei Messungen). Für die genaueren Untersuchungen am Gefäßbündel kamen die Schnitte kurz in Phloroglucin-Salzsäure. Dabei färbten sich die verholzten Teile kirschrot, und die übrigen Zellwände wurden aufgehellt.

## 3. Ergebnisse

Der anatomische Bau der Eibennadel ist von ESAU (1977) recht genau beschrieben worden; einige zusätzliche Aussagen, besonders über die Lage und die Zusammensetzung des Transfusionsgewebes, finden sich bei GHOUSE (1974). Es soll daher nur kurz auf einige Besonderheiten im Nadelaufbau von *Taxus baccata* L. hingewiesen werden. Die bei Koniferen weit verbreitete Hypodermis fehlt. Das Mesophyll ist deutlich in Palisaden- und Schwammparenchym gegliedert. *Taxus* besitzt ein einziges Gefäßbündel, das im Schwammparenchym eingebettet liegt; die Trennung von Gefäßbündel und Mesophyll erfolgt durch eine parenchymatische Scheide. Das Transfusionsgewebe, das für Koniferen charakteristisch ist, besteht aus Tracheiden, eiweißhaltigen Zellen (sog. Strasburgerzellen) und Parenchymzellen. Dieses Transfusionsgewebe umschließt nach GHOUSE (1974) das Gefäßbündel rundum und liegt nicht nur rechts und links an den Flanken, wie früher allgemein angenommen wurde. Harzgänge fehlen *Taxus baccata* völlig.

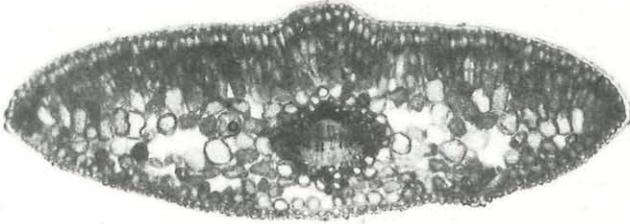
Die Querschnittsfläche aus der Mitte von je 30 Nadeln von Versuchs- und Kontrollzweigen beträgt im Durchschnitt  $0,70 \text{ mm}^2$  für den Versuch und  $0,78 \text{ mm}^2$  für die Kontrolle. Im Versuch schwankte die Fläche zwischen  $0,57$  und  $0,85 \text{ mm}^2$ , während die der Kontrollnadeln zwischen  $0,71$  und  $0,86 \text{ mm}^2$  lag. Deutlicher als der Größenunterschied ist der Unterschied in der Nadelquerschnittsform (Abb. 1). Der auffallendste Unterschied im Umriß zeigt sich über den Gefäßbündeln. Bei der Kontrollnadel bildet das Gewebe dort eine gleichmäßig abgerundete Wölbung, bevor es in den flacheren Teil der Blattspreite übergeht. Die Nadeln der Versuchszweige weisen diese Rundung nicht auf, das Gewebe läuft über den Gefäßbündeln an der Blattoberseite in einem deutlich ausgebildeten Winkel zusammen. Bestimmt man die Blattdicke über die Mitte des Gefäßbündels, so zeigt sich kein Unterschied, deutlich verschieden ist die Dicke hingegen an den Stellen des Übergangs vom Bereich des Gefäßbündels zur übrigen Blattspreite. Bei den Versuchsnadeln ist die Blattdicke hier um ca. 10% erhöht (Tab. 1). Spaltöffnungen kommen bei *Taxus baccata* nur an der Blattunterseite vor, die Zahl der Spaltöffnungen beträgt bei der Kontrolle durchschnittlich 179 pro  $\text{mm}^2$  und sinkt bei den Versuchsnadeln um 10% auf 163 pro  $\text{mm}^2$  ab.

Tabelle 1  
Dimensionen der Nadel (mm) von Versuch und Kontrolle

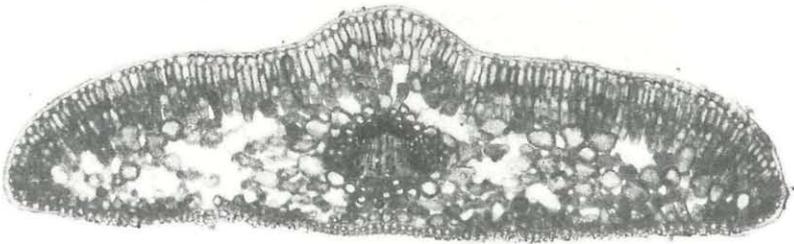
	Kontrolle	Versuch	Versuch - Kontrolle	
Breite	$1,94 \pm 0,07$	$1,75 \pm 0,08$	-10%	***
Dicke über Gefäßbündel	$0,53 \pm 0,03$	$0,53 \pm 0,03$	$\pm 0\%$	n. s.
Dicke am Übergang zur Blattspreite	$0,42 \pm 0,03$	$0,45 \pm 0,02$	+ 7%	***

\*\*\*:  $P < 0,001$ ; n. s.: nicht signifikant

Neben den Nadelquerschnittsflächen wurden die Zellen der verschiedenen Zellschichten vermessen. Die oberen Epidermiszellen der Nadeln von Versuchszweigen sind signifikant kleiner als die der Kontrollzweige, in der Höhe um 18%, in der Breite um 11%. Auch die Kutikula zeigt deutliche Unterschiede, sie ist bei den Versuchsnadeln um etwa 15% dicker als bei den Kontrollnadeln. Palisadenparenchym- und Schwammparenchymzellen bleiben bei den Versuchsnadeln in der Höhe um etwa 15% kürzer, in der Breite ist kein



**V**



**K**

Abb. 1. *Taxus baccata* L. Typische Querschnitte aus der Mitte von Nadeln des Versuches (V) und der Kontrolle (K). Vergrößerung 44x



Unterschied zu den Kontrollnadeln festzustellen (Tab. 2). Die Interzellularräume im Schwammparenchym erscheinen bei den Versuchsnadeln enger als bei den Kontrollnadeln. Die Anzahl der Palisadenparenchymzellreihen beträgt bei den Versuchsnadeln immer drei, in den Kontrollnadeln schwankt die Zahl zwischen zwei und drei Zellreihen.

Tabelle 2  
Zelldimensionen ( $\mu\text{m}$ )

	Kontrolle	Versuch	Versuch — Kontrolle	
Obere Epidermis (Breite)	24,8 $\pm$ 4,6	22,2 $\pm$ 4,5	-11%	*
Obere Epidermis (Höhe)	19,1 $\pm$ 3,8	15,6 $\pm$ 3,0	-18%	***
Kutikula-Dicke	7,9 $\pm$ 1,7	9,3 $\pm$ 1,4	+15%	**
Oberste Palisadenreihe (Zellbreite)	19,7 $\pm$ 3,7	20,8 $\pm$ 3,8	+ 5%	n. s.
Oberste Palisadenreihe (Zellhöhe)	70,6 $\pm$ 14,6	60,2 $\pm$ 13,9	-15%	*
Schwammparenchym (Zellbreite)	44,5 $\pm$ 9,5	44,5 $\pm$ 11,1	$\pm$ 0%	n. s.
Schwammparenchym (Zellhöhe)	70,1 $\pm$ 16,5	59,1 $\pm$ 15,3	-16%	*

\*\*\*:  $P < 0,001$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; \*:  $P < 0,05$ ; n. s.: nicht signifikant

Genauer wurden die Gefäßbündel untersucht. Die Anzahl der Xylemreihen und Xylemparenchymreihen nebeneinander blieb gleich, auch in der Höhe und Breite — jeweils an den Stellen der größten Ausdehnung gemessen — unterschieden sich die Xylemteile nicht. Die Höhe des Phloems war bei Versuchs- und Kontrollnadeln gleich, dagegen war die Breite des Phloems in den Versuchsnadeln um etwa 10% geringer als bei den Kontrollnadeln. Hier muß allerdings bemerkt werden, daß in diese Messung auch jene nicht verholzten Zellen eingeschlossen wurden, die an den Flanken des Phloems liegen. Es handelt sich dabei hauptsächlich um Transfusionsparenchym und vereinzelt auch um Strasburgerzellen. Beide Zellarten geben mit Phloroglucin-Salzsäure keine Reaktion, sie sind in fixiertem Material teilweise schwer vom Phloem zu unterscheiden.

#### 4. Diskussion

Es ist bekannt, daß sich verschlechterter Wasserzustand während der Organentwicklung frühzeitig und besonders deutlich auf das Streckungswachstum der Zellen auswirkt: Die Volumszunahme einer streckungsfähigen Zelle in der Zeiteinheit ist der Höhe des Turgors nach Abzug eines Schwellenwertes (1 bis 6,5 bar, BRADFORD & HSIAO 1982) direkt proportional. Da die Blattfläche ein wichtiger Produktionsfaktor ist, wurden die äußeren Dimensionen von Blättern, die unter Wassermangel ausgebildet wurden, in den letzten Jahren häufig diskutiert (z. B. YEGAPPAN *et al.* 1982). Es zeigt sich generell eine oft sehr beträchtliche Reduktion der Blattfläche. Selten wird die Analyse aber weiter getrieben und auf quantitative Verhältnisse einzelner Zellen und Gewebe erweitert (GRACE & RUSSELL 1977, RUSSELL & GRACE 1978).

Freilich ist schon aus der älteren Literatur (Zusammenfassung bei WALTER 1972) einiges über anatomische Veränderungen bekannt: Zellen bleiben unter Wasserstreß kleiner, es finden sich mehr Stomata und mehr Haare je Blattflächeneinheit, die Blätter sind dicker, die Gefäßbündel liegen enger beisammen, und das Palisadenparenchym wird auf Kosten des Schwammparenchyms vermehrt. Das quantitative Ausmaß der Belastung, die zu solchen Veränderungen führt, ist allerdings selten erfaßt worden. Leider gilt dies auch für die einzige uns bekannte „streßanatomische“ Untersuchung an der Eibe (KULIKOV & RUGUZOV 1973). Die Autoren verglichen Bäume an verschiedenen Standorten auf der Krim und im Kaukasus, die im Hinblick auf Temperatur, Luftfeuchte und Jahresniederschlag sehr unterschiedlich waren. Aride Standorte ließen eine Verdickung der Nadel und der Kutikula sowie eine geringere Höhe der Epidermis erkennen.

Nach den Kriterien von WALTER (1972) zeigen Nadeln, die in unserem Versuch ein Jahr nach der Schnittsetzung unter Bedingungen erschwerter Wasserversorgung ausgetrieben hatten, deutlich xeromorphe Züge als die Kontrollnadeln. Die Fläche eines Querschnitts aus der Mitte der Nadel wird im Versuch durchschnittlich um 10% kleiner, was zusammen mit der Abnahme der Länge um ein Viertel die Blattfläche beträchtlich reduziert. Die Versuchsnadeln haben ferner eine dickere Kutikula auf kleineren Epidermiszellen. Auch die Dimensionen beider Typen von Parenchymzellen sind deutlich verringert. Die Interzellularen im Schwammparenchym verengen sich. Die Zahl der Schichten von Palisadenparenchym ändert sich hingegen nicht, und ebenso bleiben die Dimensionen des Gefäßbündels und seiner Teile ziemlich gleich. Diese Konstanz einzelner Parameter könnte darauf zurückzuführen sein, daß die Unterschiede zwischen Versuch und Kontrolle nicht extrem waren: Die Versuchsnadeln standen ja nicht unter einem Dauerstreß vom Boden her, sondern sie konnten sich während der

Nachtstunden stets weitgehend aufsättigen und dem Potential der Kontrollnadeln bis auf wenige bar nähern.

Bei den Versuchsnadeln hat die Zahl der Stomata pro Flächeneinheit abgenommen; das steht in auffälligem Gegensatz zur sonst üblichen Tendenz. Es könnte sich hier natürlich um eine spezifische Verhaltensweise von Nadelhölzern handeln; SCHINDLER, KINZEL & BURIAN (1976) machten ähnliche Beobachtungen an Fichten, die auf einem Dauerfrostboden ebenfalls deutlich unter Wassermangel litten. Doch wäre auch eine andere Deutung denkbar: RUSSELL & GRACE (1978) stellten fest, daß Bodentrockenheit bei *Lolium perenne* zu einer signifikanten Erhöhung der Stomatanzahl führt, während Windeinfluß, der das Wasserpotential nur während des Tages erniedrigt (GRACE and RUSSELL 1977), keine Veränderungen auslöst. Reibungsstreß könnte also eventuell zu qualitativ anderen anatomischen Anpassungen führen als Bodenstreß, doch müßte dies noch näher untersucht werden.

Anatomische Vergleiche mit Blattorganen, die während der Entwicklung unterschiedlichem Strahlungsklima ausgesetzt waren, bieten sich ebenfalls an. Intensiv bestrahlte „Sonnenblätter“ sind zweifellos stärkeren Anforderungen an ihren Wasserhaushalt ausgesetzt als die „Schattenblätter“ der Unterkrone und des Kroneninneren. Die Veränderungen im Wasserhaushalt betreffen auch hier die Reibungskomponente des Gesamtwasserpotentials.

Schon seit SCHRÖDER (1938) ist bekannt, daß viele Züge des typischen Sonnenblattes auch an wenig besonnten Zweigen auftreten, wenn die Wasserversorgung künstlich erschwert wird. Die europäische Literatur (z. B. WALTER 1972) akzeptiert diese Deutung der Bauunterschiede, während NOBEL (1981) weiterhin in erster Linie die Lichtverhältnisse für die Ausprägung des Blattcharakters verantwortlich macht.

BREHMER (1974) und KOCH (1976) fanden Unterschiede im Verhältnis zwischen Blattdicke und Blattbreite bei Licht- und Schattennadeln der Fichte, die zur Berechnung signifikant verschiedener „Nadelquotienten“ herangezogen werden können. Eine Tendenz zur Verschiebung dieses Dimensionsverhältnisses besteht auch bei *Taxus*, doch unterscheiden sich die beiden Dimensionen von vornherein so beträchtlich ( $d : b = 1 : 3-4$ ), daß kleine Änderungen das Verhältnis nicht signifikant beeinflussen. Der Formunterschied der Nadelquerschnitte, der sich vor allem im Bereich über den Gefäßbündeln zeigt, ist quantitativ schwer zu fassen.

Der Vergleich der nadelanatomischen Daten mit der früher beschriebenen Reduktion von Nadelzahl und Trieblänge unter der Wirkung des negativeren Wasserpotentials (RICHTER 1974) zeigt, daß die Dimensionen der Zellen und Gewebe relativ stabil sind und die Eibe ihre transpirierende Oberfläche bevorzugt durch Verzicht auf die Anlage von Organen reguliert.

### Danksagung

Der Kommission für Ökologie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, dem Magistrat der Stadt Wien und dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung sei für die ständige Untertützung der Arbeit gedankt. Herrn Dr. Robert KARTUSCH danken wir für die Herstellung der Photos.

### Literatur

- BEGG J. E. 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. — In: TURNER N. C. & KRAMER P. J. (Eds), Adaptation of plants to water and high temperature stress, pp. 33—42. — John Wiley & Sons New York, London.
- BRADFORD K. J. & HSIAO T. C. 1982. Physiological responses to moderate water stress. — In: LANGE O. L., NOBEL P. S., OSMOND C. B. & ZIEGLER H. (Eds.), Physiological Plant Ecology II, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12B, pp. 263—324. — Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- BREHMER U. 1974. Quantitative Unterschiede zwischen Licht- und Schatten-nadeln der Fichte. — Diplomarbeit Universität München.
- ESAU K. 1977. Anatomy of Seed Plants. 2nd. Ed. — John Wiley & Sons, New York, London.
- GHOUSE A. K. M. 1974. Transfusion tissue in the leaves of *Taxus baccata* L. — La Cellule 70 (1): 159—163.
- GRACE J. & RUSSELL G. 1977. The effect of wind on grasses. III. Influence of continuous drought or wind on anatomy and water relations in *Festuca arundinacea* Schreb. — J. Exp. Bot. 28 (103): 268—278.
- KOCH W. 1976. Blattfarbstoffe von Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.) in Abhängigkeit vom Jahresgang, Blattalter und -typ. — Photosynthetica 10 (3): 280—290.
- KULKOV G. V. & RUGUZOV I. A. 1973. Izmenčivost' anatomsčeskikh pokazatelej lista tisa jagodnogo v zavisimosti ot uslovij mestoobitanija. — Ekologija Nr. 1: 90—94.
- NOBEL P. S. 1980. Leaf anatomy and water efficiency. — In: TURNER N. C. & KRAMER P. J. (Eds.), Adaptation of plants to water and high temperature stress, pp. 43—55. — John Wiley & Sons New York, London.
- RENNER O. 1911. Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. — Flora 103: 171—247.
- RICHTER H. 1974. Erhöhte Saugspannungswerte und morphologische Veränderungen durch transversale Einschnitte in einem *Taxus*-Stamm. — Flora 163: 291—309.
- RUSSEL G. & GRACE J. 1978. The effect of wind on grasses. IV. Some influences of drought or wind on *Lolium perenne*. — J. Exp. Bot. 29 (108): 245—255.
- SCHINDLER H., KINZEL H. & BURIAN K. 1976. Ökophysiologische Untersuchungen an Pflanzen der Matzen-Eisstandorte. — Carinthia II 166/86: 269—307.
- SCHRÖDER J. 1938. Über die natürliche und künstliche Veränderung des Interzellularvolumens bei Laubblättern. — Beitr. Biol. Pflanzen 25: 74—124.

- WALTER H. 1972. Der Wasserhaushalt der Pflanzen in kausaler und kybernetischer Betrachtung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 85: 301—313.
- YEGAPPAN T. M., PATON D. M., GATES C. T. & MÜLLER W. J. 1982. Water stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.). 2. Effects on leaf cells and leaf area. — Ann. Bot. 49: 63—68.
- ZAHNER R. 1968. Water deficits and growth of trees. — In: KOZŁOWSKI T. T. (Ed.), Water deficits and plant growth, Vol. 2, pp. 191—253. — Academic Press New York.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [24\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Kartusch Birgit, Richter Hanno

Artikel/Article: [Anatomische Reaktionen von Eibennadeln auf eine Erschwerung des Wassertransportes im Pflanzenkörper. 295-303](#)