

Eine morphologische Analyse der Anisophyllie am Beispiel von *Elatostema reticulatum* (Urticaceae)

Jutta Maria Tschenett

Zusammenfassung: Die konstitutiv anisophylle Urticaceae *Elatostema reticulatum* wird einer kritischen, morphologischen Analyse unterzogen. Plus- und Minusblätter sind vom primordiales Stadium an unterscheidbar. Auch in der Ontogenese der beiden Blatt-Typen gibt es wesentliche Unterschiede. Am Primordium des Minusblattes kann keine Meristem-Inkorporationsaktivität festgestellt werden, aus der eine Medianstipule hervorgehen könnte. Durch EDV-unterstützte Messungen wird der Grad der Anisophyllie quantifiziert und mit den Entwicklungsgängen der Blattorgane in Verbindung gesetzt. Die Anlagereihenfolge der Gefäßbündel im Sprossvegetationsscheitel und deren Anordnung in der Achse steht klar im Zusammenhang mit der sektorialen Förderung der dorsiventralen Achse und belegt den engen Bezug, der zwischen Gefäßdifferenzierung und Blattentwicklung besteht. Der gesamte Merkmalskomplex von *Elatostema reticulatum* kann im Prinzip dem Typus der Acanthaceen-Anisophyllie zugeordnet werden, ist aber in einzelnen Punkten spezifisch abgewandelt. Durch die Stellung und Asymmetrie der Plusblätter bildet *Elatostema reticulatum* eine einheitliche Assimilationsfläche, was als Anpassung an die geringen Lichtverhältnisse in den unteren Stockwerken der tropischen Regenwälder interpretiert werden kann.

Summary: The constitutive anisophyllous Urticaceae *Elatostema reticulatum* was critically examined. Plus- and minus-leaves can be distinguished even at the primordial stage. During ontogeny, substantial differences can be observed between the two leaf types. The Primordium of the minus-leaf shows no activity of a meristem incorporation which can produce a median stipule. Measurements based on electronic data processing allowed us to quantify the extent of anisophylly and to correlate the results with the development of the leaves. The sequence of the initiation of the vascular bundles in the shoot-apex and their arrangement in the axis is strictly connected with sectorial support of the dorsiventral axis and proves the close relation to the differentiation of the vascular system and leaf ontogeny. The whole character complex of *Elatostema reticulatum* can be assigned to the type 'Acanthaceae-Anisophylly' with specific modifications in some parts. Because of orientation and asymmetry of the plus-leaves, *Elatostema reticulatum* forms a homogeneous assimilation area. This can be interpreted as an adaptation on the low lighting conditions in the lower areas of tropical rain-forests.

Keywords: *Elatostema reticulatum*, Urticaceae, leaf morphology, anisophylly, ontogeny, vascular system

Erstmals hat SPENCER (1865: 158) auf das Phänomen der Anisophyllie und seinen Zusammenhang mit äußeren Faktoren, speziell dem Licht, aufmerksam gemacht. GOEBEL (1898) verdeutlicht in einer Fußnote Spencers Beschreibung, dass die Blätter an einem Rosskastanienzweig ‚bilateral‘ verteilt seien, durch den Hinweis, „dass die Blätter (durch Drehung der Blattzeilen) nicht horizontal und vertikal, sondern diagonal“ angeordnet sind. Dabei unterscheiden sich die Blätter größtmäßig deutlich voneinander: die Blätter der Zweigoberseite sind kleiner als jene der Zweigunterseite (vgl. NIKLAS 1992). Bereits 1868 beschäftigen sich laut FIGDOR (1909) Frank (Leipzig), Hofmeister (Heidelberg) und Wiesner (Wien) unabhängig voneinander näher mit dem Phänomen der Anisophyllie, was wohl in Zusammenhang mit dem Beginn des physiologischen Denkens und somit dem Bestreben, exo- und endogene Ursachen für Form und Gestalt der Pflanzen aufzuspüren, stehen dürfte.

Von WIESNER (1892) stammt auch die folgende Definition der Anisophyllie als „... Ungleichblättrigkeit der Sprosse infolge der Lage, wobei der Begriff Lage im weiteren Sinne zu nehmen ist, nämlich als die räumliche Beziehung des anisophyllen Sprosses zum Horizont, durch welche eine Reihe von äußeren Einflüssen auf die betreffenden Organe gegeben sind, und als räumliche Beziehung des anisophyllen Sprosses zu seinem Muttersprosse; ...“ Da sehr häufig plagiotrop wachsende Seitensprosse anisophyll beblättert sind, nennt er diesen Fall ‚laterale Anisophyllie‘. Andererseits macht er auch die Beobachtung, dass Sprosssysteme als ganze, die sich oft durch plagiotropen Wuchs auszeichnen, anisophyll beblättert sein können. In diesen Fällen spricht er von ‚habituelle Anisophyllie‘, kann das Phänomen aber im Gegensatz zur lateralen Anisophyllie, für die er die Schwerkraft verantwortlich macht, nicht zur Genüge erklären (WIESNER 1868).

GOEBEL (1880) spricht als erster davon, dass im letztgenannten Fall die Anisophyllie durch eine Dorsiventralität der Achse hervorgerufen wird. Er bringt auch Beispiele, die untermauern, dass anisophylle Beblätterung nicht durch Schwerkraft oder Licht (auch etiolierte Sprosse können anisophyll beblättert sein) bedingt sein muss. Er definiert Anisophyllie somit als „... die Tatsache, dass an dorsiventralen (meist plagiotropen, selten orthotropen) Sprossen die Blätter auf der Licht- und der Schattenseite voneinander an Größe und Gewicht, vielfach auch im anatomischen Bau und in der Lebensdauer verschieden sind. Diese Erscheinung tritt in verschiedener Ausbildung auf, steht aber stets mit der Gesamtsymmetrie der Sprosse in unmittelbarem Zusammenhang, was lange Zeit nicht beachtet wurde.“ (GOEBEL 1928).

TROLL (1937) weist darauf hin, dass auch im Falle der lateralen Anisophyllie die Sprossachse dorsiventral sei, allerdings ist in diesem Fall die Dorsiventralität durch die Lage bedingt (Schwerkraft), und er nennt die laterale Anisophyllie deshalb treffenderweise ‚induzierte Anisophyllie‘. Im Falle von habitueller Anisophyllie spricht er daher auch von ‚autonomer Anisophyllie‘.

Die Symmetrie der Sprossachse macht sich sowohl in der Blattstellung als auch im Größenunterschied und der Symmetrie der Blätter bemerkbar. Durch die Achsendorsiventralität (Sektorialförderung der Sprossachse) erfährt die dekussierte Blattstellung eine Modifikation zur Diagonaldekussation. Bereits GOEBEL hat für die Blattstellung an dorsiventralen Achsen ein Schema entwickelt (1880: Fig. 24, Tafel XI): die großen Blätter sind an den Flanken, die kleinen an der Sprossoberseite inseriert. Somit schließen die Blätter eines Paares nicht mehr – wie bei ‚normaler‘ Dekussation – einen Winkel von 180° ein, sondern der Winkel zwischen den kleinen Blättern der Sprossoberseite ist kleiner als 90° , jener zwischen den großen Flankenblättern größer als 90° . GOEBEL (l.c.) weist auch darauf hin, dass die beschriebene Blattstellung bereits in den Anlagen vorgegeben ist und sich im Laufe der Entwicklung noch steigert. GOEBELs (l.c.) Schema gibt die Verhältnisse an einer hypoton geförderten Achse wieder. An einem epitonen Spross würden demnach die großen Blätter oben und die kleinen Blätter unten sitzen (z.B. *Lycopodium scariosum*).

Bezüglich der Korrelation von Achsendorsiventralität und Blattasymmetrie kann man mit GOEBEL (1928) und TROLL (1937) den ‚Selaginella-‘ und den ‚Goldfussia-Typ‘ unterscheiden. In beiden Fällen konstitutiver Anisophyllie liegt hypotone Förderung vor! Daher sind die achsenunterseitigen der diagonaldekussiert angeordneten Blätter die großen. Die beiden Typen unterscheiden sich im Förderungssinn der Blatthälften: während beim Selaginella-Typ die zur Achsenunterseite (Plusseite) gerichtete Hälfte eines jeden Blattes gefördert ist (TROLL 1937:

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Abb. 308), verhält es sich beim Goldfussia-Typ umgekehrt (GOEBEL 1898: Fig. 66). Hier sind die Plushälften der Blätter zur Minusseite der Achse hin orientiert. Während also beim Selaginella-Typ das Förderungsverhalten der Achse mit jenem der Blätter positiv korreliert, sind die Verhältnisse beim Acanthaceen-Typ nicht so einfach zu deuten. BOSCHART (1911) hat an eine Korrelation zwischen den Blättern gedacht. Bei anisophyller Beblätterung sei demnach dem Plusblatt jeweils mehr und dem Minusblatt jeweils weniger als ein Quadrant des Achsenquerschnittes zugeordnet, denn „... die Unterblätter erhalten noch Nahrung aus den nächst oberen Quadranten, ihre Oberhälfte vergrößern, während den Oberblättern dieser Teil gleichsam entrissen wird. Da die Mittellinie der Blätter nicht in gleichem Maße nach oben verschoben wird, muss die untere Hälfte der Innenblätter kleiner werden als die obere. Offenbar handelt es sich hier um eine Korrelationserscheinung; ...“. TROLL (1937) hat vor einer derartigen ‚quantitativen‘ Betrachtungsweise gewarnt. Auch MAGIN (1982) Beobachtung, dass bei *Pellionia* die Minushälfte des Plusblattes ihren Flächenverlust an der Spreitenbasis oft durch stärkeres Wachstum im distalen Bereich wettmacht, widerspricht der Hypothese BOSCHARTs.

Die Urticaceen sind neben den Acanthaceen, Melastomataceen, Gesneriaceen, Rubiaceen und Rhizophoraceen eine jener Familien, die sich für das Studium komplexer Symmetriegesetzmäßigkeiten im Achsen- und Blattbereich besonders gut eignen (siehe auch DENGLER 1999). In dieser Familie gibt es neben isophyll-dekussiert beblätterten Vertretern (*Urtica* spp., *Pilea* spp.) mehrere Taxa, die sich durch unterschiedlich starke Anisophyllie auszeichnen (z.B. *Procris laevigata*, *Pellionia daveauana*). GOEBEL (1928) und TROLL (1937) machen dafür die dorsiventrale Organisation der Sprossachse verantwortlich und ordnen die Urticaceen-Anisophyllie dem Acanthaceen-Typ zu. Das Endglied einer Reihe zunehmender Anisophyllie bildet nach diesen Autoren *Helxine soleirolei*, deren distiche Beblätterung auf einen völligen Schwund der Minusblätter zurückgeführt wird (sekundäre Distichie).

Mehrere Glieder dieser Reihe (*Pilea cadieri*: DENGLER & DONNELLY 1987, mehrere Arten der Gattung *Pellionia*: MAGIN 1982; MUELLER & DENGLER 1984; DENGLER & DONNELLY 1987) wurden einem genauen Studium unterzogen, woraus sich ein sehr detailreiches und komplexes Bild über die Organisation und Symmetrieverhältnisse dieser Pflanzen ergibt. Aufgrund der Tatsache, dass sich nicht alle Subsysteme der Blätter nach dem Schema der Acanthaceen-Anisophyllie verhalten, nimmt namentlich MAGIN (1982) Abstand von der Zuordnung von *Pellionia* zu diesem Anisophyllie-Typ.

Die tropisch-subtropische Gattung *Elatostema* kann ebenfalls als Glied dieser morphologischen Reihe von isophyll-dekussierter zu sekundär disticher Beblätterung betrachtet werden. Abgesehen von einigen Bemerkungen in älteren Arbeiten ist über die Entwicklung und die morphologische Gesamtorganisation dieser Gattung sehr wenig bekannt.

Die Sprosse von *Elatostema* erscheinen auf den ersten Blick distich beblättert, wobei sich die Blätter in eine Ebene einordnen und ihre Oberseite voll dem Licht zuwenden (siehe DENGLER 1992). Die Sprosse sehen dadurch wie Fiederblätter aus. Erst bei genauerem Hinsehen fallen schuppenförmige Blattorgane auf, die einerseits auf der Oberseite der Achse, andererseits in der Achsel der Laubblätter inserieren.

Während WEDDELL in seiner „Monographie de la famille des Urticées“ (1856) die Ansicht äußert, bei den achsenoberseitig stehenden Schuppenblättern handle es sich um Stipeln, ist GOEBEL (1898) der Meinung, dass sie ganze, früh in der Entwicklung steckengebliebene

Blätter darstellen. Auch TROLL (1937) teilt GOEBELS Auffassung und schreibt, dass bei *Elatostema sessile* „... die Dorsalblätter nur noch einfache kümmerliche Schuppen darstellen, also die bei *Pellionia* noch nachweisbare Gliederung in Unter- und Oberblatt gänzlich in Wegfall kommt.“ Bei den achsenoberseitigen häutigen Gebilden handelt es sich somit um eigene Blätter, die mit jeweils einem großen Laubblatt ein Paar bilden. Somit kann man *Elatostema* als Bindeglied zwischen *Pellionia* und der sekundär distichen *Helxine* betrachten. Die häutigen Blättchen zwischen Laubblatt und Achse sind hingegen als die Medianstipeln der großen Blätter aufzufassen.

Den Gegenstand der vorliegenden Untersuchung bildet *Elatostema reticulatum* Wedd., die aus den tropisch-subtropischen Regenwäldern NE-Australiens stammt.

Im einzelnen werden folgende Fragen behandelt:

- Welche Symmetrieverhältnisse liegen der Organisation der Sprossachse zugrunde?
- Welche Zusammenhänge bestehen zwischen der Symmetrie der Sprossachse und der Blattstellung, -größe und -asymmetrie?
- Welche quantitativen Aussagen lassen sich über die Blattasymmetrie und die Wachstumsprozesse der verschiedenen Blattorgane unter dem Einfluss der Sprosssymmetrie machen?
- Inwiefern werden Prokambiumdifferenzierung und Gefäßsystem unter dem Einfluss der Anisophyllie modifiziert?
- Lässt sich der Einfluss der Achsensymmetrie auch in der Stellung und Organisation der Achselsprosse beobachten?
- Wann und in welcher Weise macht sich in ontogenetisch frühen Stadien die Ungleichheit der Blätter bemerkbar?

Die Ergebnisse werden mit den schon erwähnten Arbeiten über *Pilea* und *Pellionia* verglichen.

Material und Methoden

Elatostema reticulatum wird in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens der Universität Wien kultiviert. Die Pflanze stammt aus den tropisch-subtropischen Regenwäldern NE-Australiens und wurde von Univ.-Prof. Dr. A. Weber am Standort aufgesammelt. Beleg: *Elatostema reticulatum* Wedd., Australia, Queensland, Bunya Mts., 200 km NW Brisbane, 1000 m; on wet rocks of small waterfall and stream led. 12. VIII. 1981, Weber 810812 - 1/3 [WU].

Für die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs in der Sprossachse wurden etwa 1 cm lange Achsenstücke in 70%igem Ethanol fixiert und in FDA (Formaldehyddimethylacetal) etwa 24 Stunden chemisch entwässert. Anschließend erfolgte eine Kritisch-Punkt-Trocknung mit CO₂ als Austauschmedium. Im getrockneten Zustand heben sich die Leitgefäße besonders gut vom umgebenden Gewebe ab. Ohne ein Umschließungsmedium konnte nun mit Hilfe von Rasierklingen direkt eine Handschnittserie hergestellt werden.

Zur Rekonstruktion der Prokambiumdifferenzierung und des Achselsprossaufbaues waren Mikrotomschnittserien notwendig. Die in 70%igem Ethanol fixierten Objekte wurden über eine Aqua dest – Aceton – t-Butanol Entwässerungsreihe in t-Butanol und weiter in flüssiges Paraffin übergeführt. Die an einem Rotationsmikrotom hergestellten Querschnittserien (Schnittdicke: Prokambiumdifferenzierung 12 µm, Achselspross 20 µm) wurden folgendermaßen weiterverarbeitet:

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Prokambiumdifferenzierung: Die aufgeklebten und nicht entparaffinierten Schnitte wurden mit Toluidinblau in Aqua dest. gefärbt. Auf diese Weise ergibt sich ein metachromatischer Effekt: Rotfärbung der unverholzten Zellwände, blaugüne Färbung der verholzten Zellwände (GERLACH 1984). Anschließend wurde mit n-Butylacetat entparaffiniert.

Achselspross: Entparaffinierung durch n-Butylacetat. über eine n-Butylacetat – Ethanol Reihe wurden die Schnitte in 50%iges Ethanol übergeführt und dort mit Safranin gefärbt (Rotfärbung der verholzten Zellwände). Nach einer Differenzierung in HCl-Alkohol folgte die Färbung mit Astrablau in Aqua dest. (Blaufärbung der Zellulosewände). Über eine aufsteigende Alkoholreihe und ein n-Butylacetat – Ethanol Gemisch wurden die Schnitte in n-Butylacetat übergeführt.

Die Schnittserien wurden in Kanadabalsam eingebettet.

Für ontogenetische Untersuchungen wurde das Pflanzenmaterial in 70%igem Ethanol fixiert. Die Objekte wurden dann in 70%igem oder 96%igem Ethanol präpariert und anschließend in FDA übergeführt. Nach mindestens 24-stündiger chemischer Entwässerung wurden die Proben kritisch-Punkt-getrocknet und anschließend auf Aluminium-Stubs geklebt und mit Gold besputtert. Die REM-Untersuchungen wurden mit einem JEOL JSM T-300 bei 10 kV durchgeführt.

Zur quantitativen Erfassung der Anisophyllie und der Entwicklungsgänge der Blattorgane wurden sechs Sprosse unterschiedlicher Länge (35–54 cm) von *Elatostema reticulatum* ausgewählt und vermessen. Die Knoten und deren Blattorgane sind vom Sprossvegetationspunkt beginnend in basipetaler Richtung nummeriert.

Die Längen- und Breitenangaben der ersten Blätter (etwa die ersten drei Knoten) konnten nur durch Berechnung anhand von REM-Bildern erfolgen. Waren die Blattorgane des nächsten Knotens für eine Messung mittels Schieblehre und Digitalisiertablett immer noch zu klein, so wurden sie an einem Stereomikroskop mit Zeichenaufsatz gezeichnet und anschließend vermessen. Die Länge und Breite der adulten Blätter konnten durchwegs mittels Schieblehre bestimmt werden. Die Fläche wurde mit Hilfe eines Digitalisiertabletts erfasst und mit dem Computer berechnet.

Ergebnisse

Elatostema reticulatum (Abb. 1) ist ein Vertreter der Tribus Elatostemeae. Dieser Tribus gehören nach CHEW (1989) sechs Gattungen an, die vorwiegend in der montanen Stufe der Tropen und Subtropen zu finden sind. Es handelt sich um monoecische oder dioecische Kräuter, Sträucher oder Epiphyten. Den Vertretern dieser Tribus fehlen Brennhaare. Die Beblätterung ist wechselständig, distich oder kreuzgegenständig, wobei jeweils eines der Blätter eines Paares stark reduziert sein kann. Die Blüten sind eingeschlechtlich. In Australien gibt es nur die Gattungen *Elatostema* und *Procris*.

Die Gattung *Elatostema* ist mit ungefähr 250 Arten in den Tropen der alten Welt vertreten und zwar vorwiegend in den unteren und mittleren Bergregionen. Zwei Arten kommen in Australien vor, von denen *Elatostema reticulatum* in feuchten Lagen der Küstengebirge beheimatet ist. Diese Pflanze ist eine bis 1 m hohe, kräftige Staude.

J. M. TSCHENETT

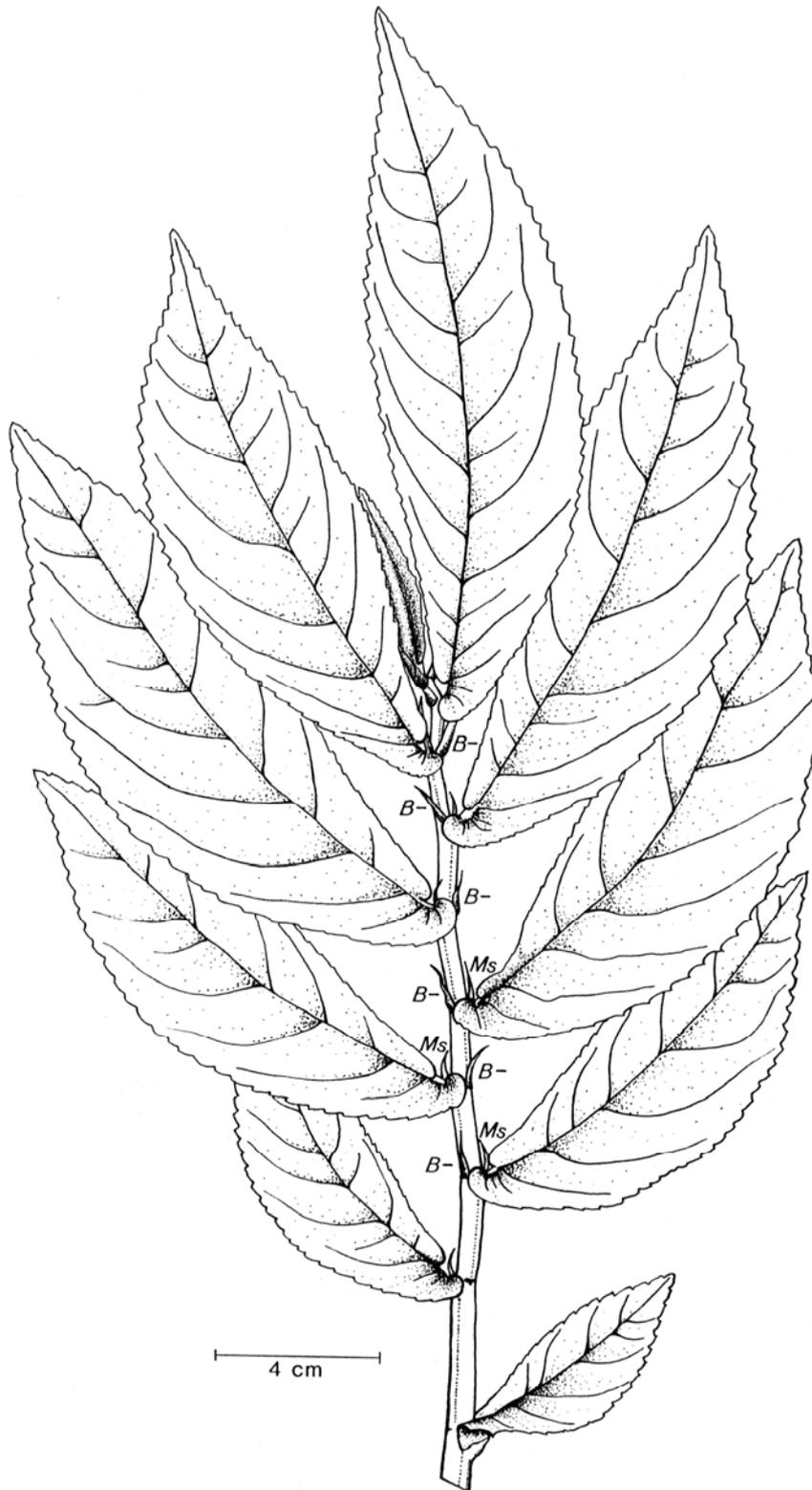


Abbildung 1: *Elatostema reticulatum*. B- Minusblatt, Ms Medianstipel des Plusblattes.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

In die Epidermis von *Elatostema reticulatum* sind längliche Cystolithen eingelagert (Abb. 6). Die Pflanze ist leicht behaart, wobei sowohl Drüsenhaare (einzelliger Stiel und meist vierzellige Köpfehen) als auch spitze Haare auftreten.

Die Sprosse sind in der Regel unverzweigt (Abb. 1). Die in den Achseln der Plusblätter angelegten Seitensprosse treiben nur aus, wenn die Hauptachse aus irgendwelchen Gründen abbricht oder verletzt wird. Die Pflanze ist durch extrem anisophylle Beblätterung ausgezeichnet: Die Lamina der Plusblätter ist 10–20 cm lang und 4–9 cm breit, die Minusblätter hingegen sind höchstens 2 cm lang und 4 mm breit. Die Blattstellung ist diagonal-dekussiert (Abb. 2): Die großen Plusblätter rücken etwas aus ihrer achsenunterseitigen Position an die Flanken, während sich die kleinen Minusblätter etwas nähern. Daher betragen die Orthostichenwinkel nicht 90° , sondern liegen im Fall der Plusblätter deutlich über 90° ($\sim 145^\circ$) und im Fall der Minusblätter unter 90° ($\sim 75^\circ$). Der Winkel zwischen den Blättern eines Knotens beträgt $\sim 145^\circ$.

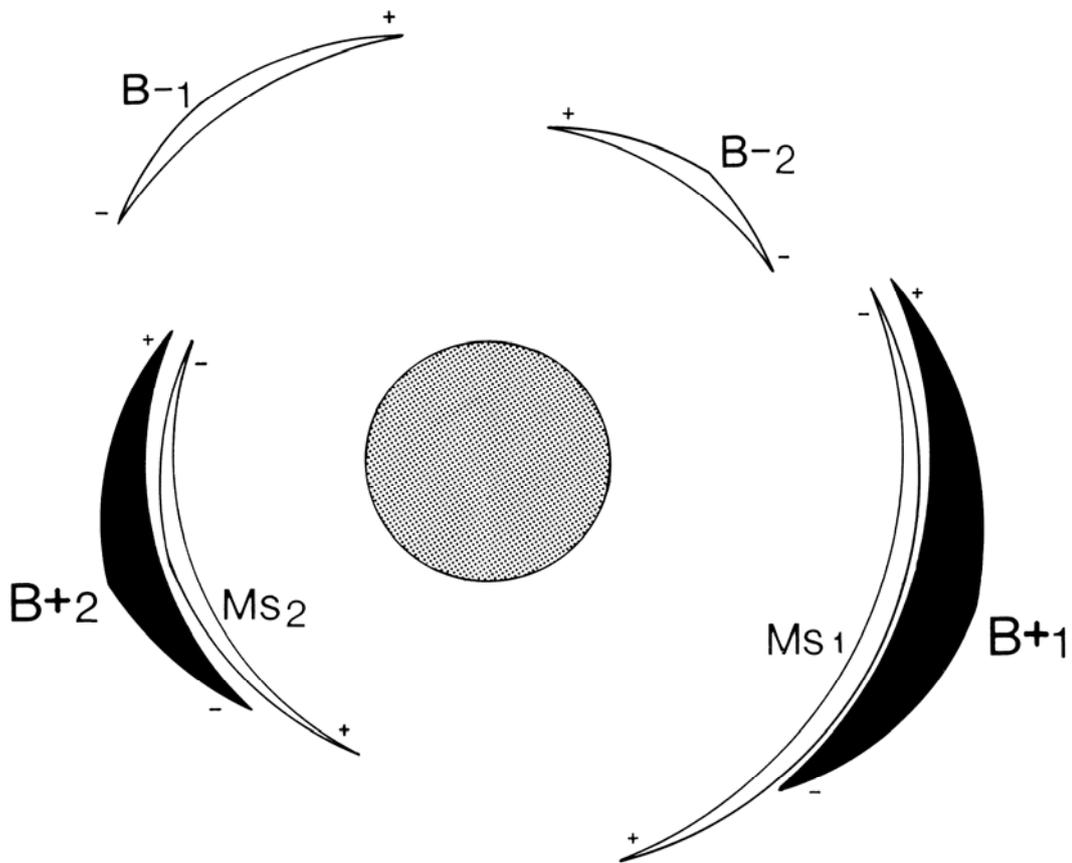


Abbildung 2: *Elatostema reticulatum*; Diagramm der Blattstellung (2 Knoten). B+ Plusblatt, Ms Medianstipel des Plusblattes, B- Minusblatt, + geförderte Blatthälfte, - geminderte Blatthälfte.

Da die Minusblätter so stark reduziert sind, täuschen die Plusblätter Distichie vor. Sie gelangen in der frühen Entwicklung durch spezifische Wachstumsprozesse in die fixe Lichtlage und sind am adulten Spross so angeordnet, dass sie nach Art eines Fiederblattes eine einheitliche Assimilationsfläche bilden (Abb. 1).

J. M. TSCHENETT

Die immer weiter wachsenden Sprosse legen in den jüngsten Abschnitten männliche Infloreszenzen an. Die weiblichen Blütenstände findet man in basipetaler Richtung daran anschließend. Von besonderem Interesse ist die Stellung der Blütenstände, denn sie werden in der Achsel des α -Vorblattes des Plusblatt-Achselssprosses angelegt. Die kopfigen, cymösen Infloreszenzen von *Elatostema reticulatum* sind also eingeschlechtlich. Die Blüten sind in ‚Rezeptakeln‘ vereinigt, an deren Aufbau z.T. die Infloreszenzäste, aber auch die Hochblätter beteiligt sind (Abb. 20). Die männlichen Infloreszenzen sind deutlich gestielt (bis 5 cm lang), während die weiblichen in den Achseln der Plusblätter sitzen (Stiel wenige mm lang).

Sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten sind sehr klein (etwa 1,5 mm lang). Männliche Blüte: 4 Tepalen in 2 Kreisen, 4 Stamina in 2 Kreisen (in der Knospe nach innen gebogen, bei der Anthese elastisch zurückschnellend), Griffelrudiment. Weibliche Blüte: meist 3 ungleiche Tepalen, 3 nach innen gebogene Staminodien, elliptischer Fruchtknoten.

Die Anisophyllie von *Elatostema reticulatum*

a) Plusblätter

Als Ausdruck der hypotonen Förderung der Achse setzen die Plusblätter im Plus-Sektor an.

Spreite

Der Förderungssinn der Blatthälften verhält sich hingegen entgegengesetzt: die zur Minusseite der Achse orientierte Spreitenhälfte ist deutlich größer als die zur Plusseite gerichtete (Abb. 3) (bezüglich der quantitativen Werte vgl. unten). Die Plusblätter sind breit-lanzettlich, spitz, der Rand ist gesägt. Die Blattbasis ist dadurch, dass die zur Achsenoberseite orientierte Spreitenhälfte am Stiel basipetal verschleppt ist, asymmetrisch. Am adulten Spross ist die Adaxialseite der Lamina zur Achsenoberseite hin orientiert, wodurch die ursprünglich achsenoberseitige, deutlich größere Blatthälfte zur Sprossbasis hinweist (Abb. 1).

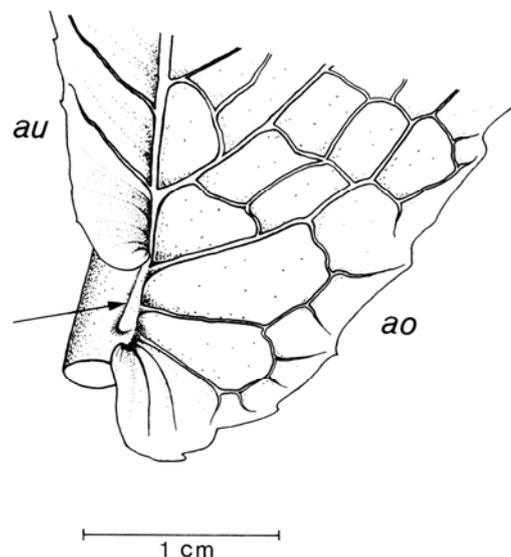


Abbildung 3: *Elatostema reticulatum*, Basis eines Plusblattes. ao achsenoberseitige Spreitenhälfte, au achsenunterseitige Spreitenhälfte, Pfeil: adaxial stark genäherte Stielränder.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Blattstiel

Betrachtet man den kurzen Stiel im Bereich der verschleppten Lamina genauer, so erkennt man eine deutliche Einkerbung (Abb. 3). Diese zeigt die Position der ursprünglichen Randmeristeme im Stielbereich an. Da nur die Abaxialseite des Blattstiels ein deutliches Dickenwachstum aufweist, bleiben die Ränder adaxial stark genähert und ergeben die besagte Einkerbung. Die zur Achsenunterseite orientierte Hälfte des Blattstiels weist, verglichen mit der zur Achsenoberseite orientierten, ein deutliches interkalares Wachstum auf. Im Gegensatz dazu zeigt die achsenoberseitige Blattstielhälfte jedoch ein weit massiveres Dickenwachstum. Der breite Stielansatz ist annähernd oval (Abb. 16), wobei aber der größere Durchmesser nicht den beiden Rändern entspricht, die durch die besagten Wachstumsvorgänge ja stark genähert bleiben.

Medianstipfel

Auf die Entwicklungsgeschichte der Medianstipfel wird im Kapitel ‚Ontogenese‘ eingegangen. Dieses niederblattartige, häutige Gebilde ist sehr hinfällig und daher nur an jungen Sprossen zu finden. An älteren Sprossabschnitten sind nur mehr die Narben der Medianstipeln vorhanden, welche quer beinahe über die gesamte Achsenunterseite laufen (Abb. 4, 20). Dieser breite Ansatz ergibt sich dadurch, dass dieser Teil des Blattes, als Verbindung zwischen Achse und Oberblatt, dem doch beträchtlichen Dickenwachstum der Achse folgen muss, wenn das Oberblatt nicht abgeworfen werden soll. Die Medianstipfel rückt, in Relation zum dazugehörigen Plusblatt gesehen, scheinbar auf die Achsenunterseite ab. Es sei aber jetzt schon erwähnt, dass diese Lageverschiebung durch die erwähnten Wachstumsprozesse des Oberblattes hervorgerufen wird. Die Axillarstipfel ist leicht asymmetrisch, wobei sich die beiden Hälften größenmäßig nur geringfügig unterscheiden (Abb. 5 a). Der Blattrand ist sehr fein bewimpert. Zwei Leitbündel verlaufen in zwei markanten, behaarten Kielen, von denen

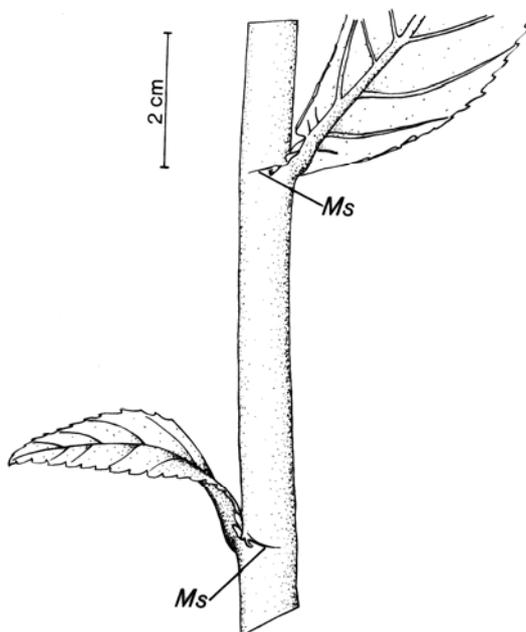


Abbildung 4: *Elatostema reticulatum*; Unterseite der Achse. Ms Narbe der Medianstipfel.

J. M. TSCHENETT

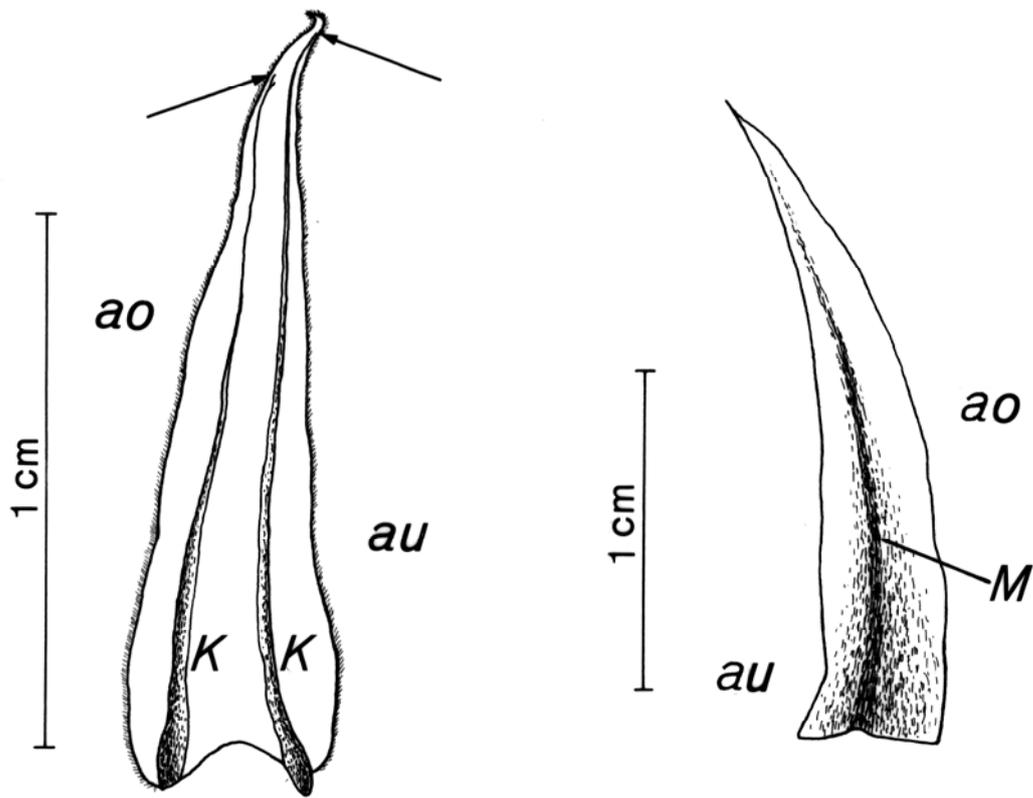


Abbildung 5: *Elatostema reticulatum*; a Medianstipel eines Plusblattes, b Medianstipel eines Minusblattes. ao achsenoberseitige Blatthälfte, au achsenunterseitige Blatthälfte, K Kiel mit Gefäß und Cystolithenanhäufung, Pfeil: Ende des Gefäßes, M Medianus mit Cystolithenanhäufung.

einer zur Achsenoberseite, der zweite zur Achsenunterseite hinweist. Das Gefäß des achsenoberseitigen Kiels ist immer kürzer als jenes des achsenunterseitigen. Außerdem ist ersterer weniger stark behaart als der achsenunterseitige Kiel (Abb. 6). Schon vom Schnittbild her wird die Funktion der Axillarstipel als Schutz für die weiter innen liegenden Organe ersichtlich (Abb. 15, 18). Diese Aufgabe teilt sie sich übrigens mit dem Minusblatt desselben Knotens.

b) Minusblätter

Das achsenoberseitig gelegene Minusblatt ist häutig und niederblattartig und ähnelt in seiner Beschaffenheit der Plusblatt-Medianstipel. *Elatostema reticulatum* besitzt am Minusblatt keinen winzigen Oberblattrest wie die ähnlich stark anisophyll beblätterte *Pellionia daveauana* (Abb. 7). Die Ontogenese dieses Organs wird ebenfalls weiter unten besprochen. Auch das Minusblatt ist asymmetrisch. Die etwas größere Hälfte ist zur Achsenoberseite hin orientiert. Im Gegensatz zur Medianstipel des Plusblattes besitzt das Minusblatt einen Medianus (Abb. 5 b). Aus der Achsel des Minusblattes geht kein Achselspross hervor, selbst in der Entwicklung stecken gebliebene primordiale Anlagen konnten nicht gefunden werden.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

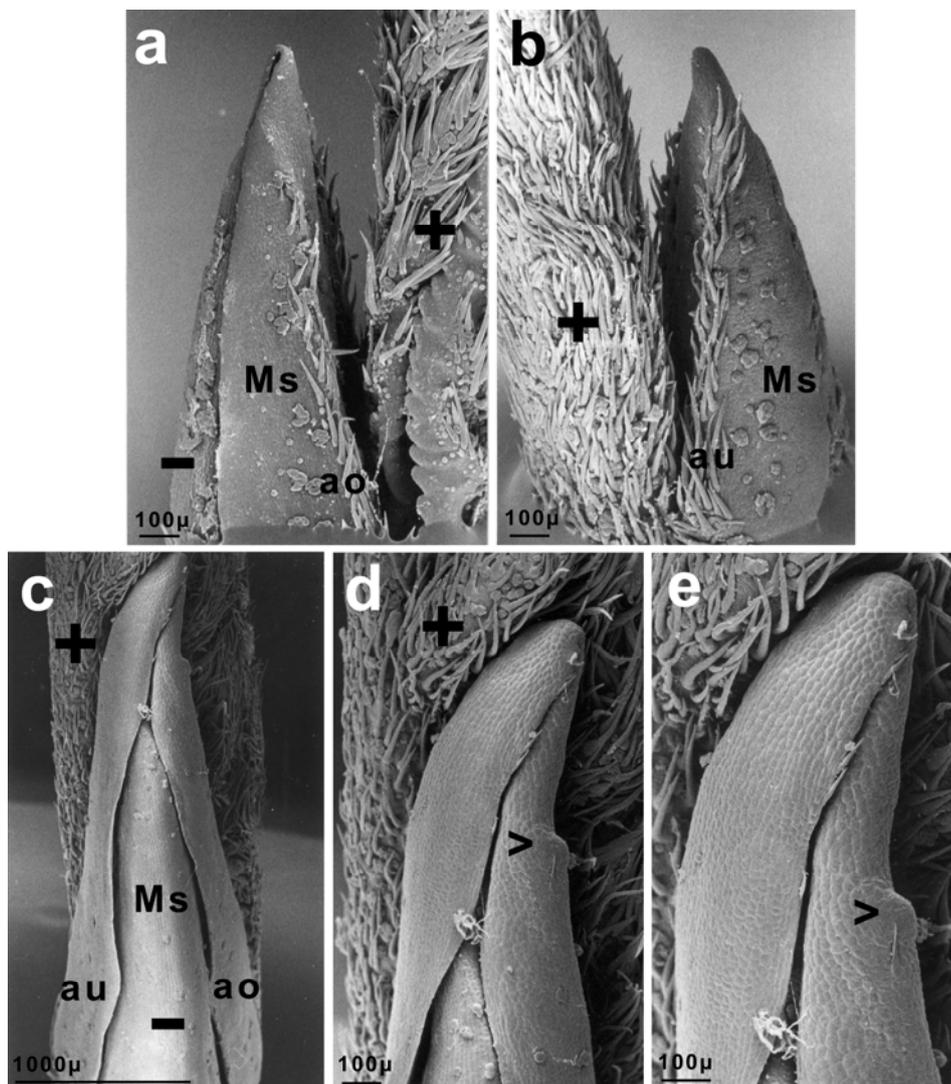


Abbildung 6: *Elatostema reticulatum*; Medianstipfel. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipfel, ao achsenoberseitiger Kiel, au achsenunterseitiger Kiel, Pfeil: Ende des achsenoberseitigen (dorsalen) Gefäßes. Maßstab: a, b, d, e: 100μm; c: 1000μm. a,b & c,d,e sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

c) Quantitative Erfassung des Blattwachstums

Präparation und Durchführung der an sechs Sprossen erfolgten Messungen wurden im Kapitel ‚Material und Methoden‘ besprochen. In Tabelle 1 werden die Mittelwerte (aus sechs Sprossen) der gemessenen Parameter dargestellt. Die Nummerierung der Knoten erfolgte vom Apex basalwärts.

An den Entwicklungsgängen fällt auf, dass das Wachstum der beiden Organe bis zum Erreichen der endgültigen Gestalt und Größe exponentiell verläuft. Das Wachstum der Plus- und Minusblätter wird etwa ab dem 8. Knoten eingestellt. Die Größendifferenz zwischen den einzelnen Blättern, die sich nach diesem Zeitpunkt ergeben kann, steht nicht mit irgendwelchen Wachstumstendenzen in Zusammenhang. Was die Wachstumsdauer anbelangt, so differieren die beiden Blätter eines Paares also nicht. Man erkennt, dass ungefähr bis zum vierten

J. M. TSCHENETT

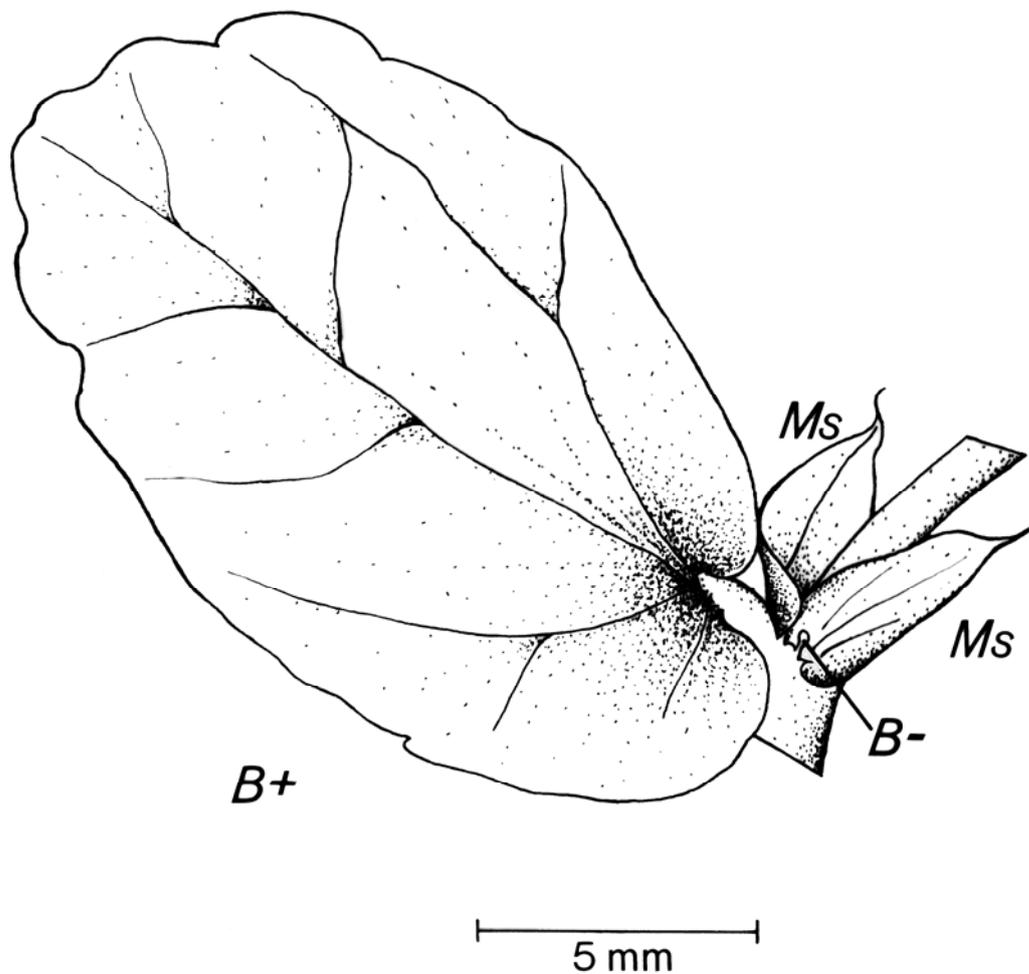


Abbildung 7: *Pellionia daveauana*. B+ Plusblatt, Ms Medianstipel, B- Oberblattrest des Minusblattes.

Knoten das Minusblatt, in Relation zum Plusblatt betrachtet, rascher in die Länge wächst. Dies kommt dadurch zustande, dass das Längenwachstum der Plusblätter kurz vor der Entfaltung aus der Knospe verlangsamt wird. Sobald diese Organe aber aus der Knospenlage frei werden, zeigen sie ein geradezu explosionsartiges Wachstum. Im Gegensatz dazu verlangsamt sich ab diesem Zeitpunkt das Wachstum der Minusblätter. Diese beiden entgegengesetzten Wachstumsvorgänge, vor allem aber die Tatsache, dass das Minusblatt keine Blattspreite entwickelt, die sich so stark ausdehnen könnte, sind es, die letztendlich zum extremen Größenunterschied der beiden Blätter führen. Da in den älteren Bereichen der Sprosse die hinfalligen Minusblätter bereits abgeworfen sind, gibt es auch ungefähr ab dem 13. bis 14. Knoten keine Minusblattwerte mehr. Aus dem Vergleich der Werte der einzelnen Plusblätter eines Sprosses lassen sich Rückschlüsse auf das Wachstum eines Plusblattes ziehen. Gleiches gilt natürlich auch für die Minusblätter.

Längenwachstum der Plusblätter: Das Längenwachstum jedes Plusblattes verläuft bis zum Erreichen der adulten Größe und Gestalt exponentiell. Dabei erfolgt die Längenzunahme bis zum etwa vierten Knoten langsam und zeigt sogar noch die Tendenz einer leichten Verlangsamung. Ab dem Zeitpunkt des Freiwerdens aus der Knospe und der Entfaltung der Spreite wächst das Plusblatt jedoch explosionsartig in die Länge, bis die adulte Größe erreicht ist.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Tabelle 1: *Elatostema reticulatum*. Mittelwerte der gemessenen Parameter der sechs untersuchten Sprosse. Fläche Σ , Gesamtfläche des Plusblattes; Fläche +, Fläche der größeren Spreiten,hälfte; Fläche -, Fläche der kleineren Spreiten,hälfte. Alle Längenangaben in mm, Flächenangaben in mm².

Knoten	Plusblatt					Medianstipel			Minusblatt		
	Länge	Breite	Fläche Σ	Fläche +	Fläche -	Länge	Breite	Fläche	Länge	Breite	Fläche
1	0,05	0,05									
2	0,45	0,14				0,08	0,18		0,07	0,12	
3	2,14	0,81				0,70	0,63		0,67	0,40	
4	6,90	1,93	8,3			3,60	1,70	4,07	3,62	1,30	2,88
5	18,22	4,75	63,5			9,85	2,72	17,88	11,10	2,60	15,68
6	77,30	22,30	1306,2	792,4	513,8	15,63	4,17	37,70	17,83	3,76	43,88
7	125,70	42,01	3588,7	2196,7	1392,0	16,80	3,42	34,40	18,57	3,57	45,87
8	149,70	49,60	4922,5	3101,3	1821,5	17,86	4,45	43,53	20,18	3,85	55,23
9	149,10	48,40	4725,9	2999,9	1725,9	16,66	4,30	39,52	19,60	4,38	62,11
10	147,90	47,80	4669,7	2919,8	1749,9	14,72	4,52	31,12	18,57	4,33	49,50
11	145,70	47,85	4642,4	2914,3	1728,1	14,85	5,00	35,10	15,88	3,72	39,25
12	144,90	51,30	4964,3	3204,1	1760,2	13,96	4,30	25,30	16,72	3,34	37,93
13	146,00	50,50	4932,2	3151,5	1780,7	11,40	3,45	11,10	13,80	3,00	25,39

Längenwachstum der Minusblätter: Auch die Minusblätter zeigen bis zum Erreichen der adulten Größe ein exponentielles Längenwachstum. Das Minusblatt zeigt bis zum etwa vierten oder fünften Knoten ein ziemlich gleichmäßiges Längenwachstum. Es verlangsamt bis zu diesem Zeitpunkt – im Gegensatz zum Plusblatt – sein Wachstum nicht. Allerdings erfolgt in den Entwicklungsabschnitten, in denen das Plusblatt explosionsartig in die Länge wächst, eine starke Verlangsamung bis zur Einstellung des Längenwachstums um den sechsten Knoten. Weiters beginnt das häutige Minusblatt sehr bald nach Erreichen der endgültigen Größe zu vertrocknen.

Breitenwachstum der Plus- und Minusblätter (Abb. 8): Die Angaben über die Blattbreite spiegeln \pm die Beobachtungen über die Blattlänge wieder. Zu erwähnen wäre, dass die Blattbreite bei den jüngsten Plusblatt- und Minusblattanlagen nicht so stark differiert wie die Länge. Außerdem scheinen die jungen Minusblätter in den ersten Stadien ungefähr gleich rasch in die Breite zu wachsen wie die Plusblätter.

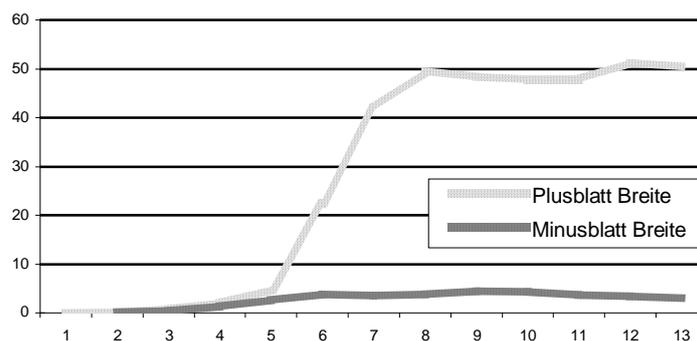


Abbildung 8: *Elatostema reticulatum*; Breitenwachstum der Plus- und Minusblätter. x-Achse: Knoten, y-Achse: Länge in mm.

J. M. TSCHENETT

Flächenwachstum der Plus- und Minusblätter (Abb. 9): Auch die Werte für die Flächen führen die besprochenen Verhältnisse markant vor Augen. Für die ersten 2–3 Knoten gibt es keine Angaben, da es bei den Primordien unmöglich ist, eine Fläche zu vermessen. Die Plusblätter erreichen im Bereich der Knoten 7 bis 8 ihre endgültige Ausdehnung, die Minusblätter im Bereich des 6. bis 7. (9.) Knotens. An den Minusblatt-Flächenwerten der älteren Knoten nehmen die Werte sehr deutlich ab, was durch das Vertrocknen dieser Organe bedingt ist.

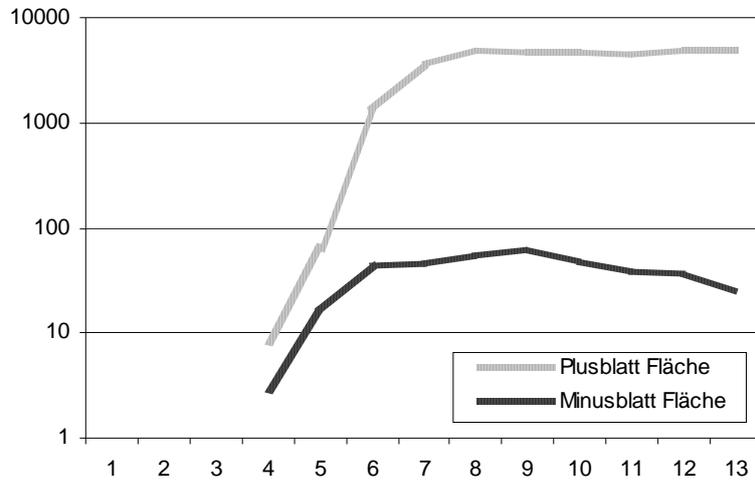


Abbildung 9: *Elatostema reticulatum*; Flächenwachstum der Plus- und Minusblätter. x-Achse: Knoten, y-Achse: Fläche in mm².

Flächenwachstum der Spreitenhälften der Plusblätter (Abb. 10): Frühestens ab dem 5. Knoten ist das Plusblatt so groß, dass die beiden Spreitenhälften getrennt vermessen werden können. Abbildung 10 zeigt sehr deutlich, wie stark die Blattasymmetrie ist, d.h. wie sehr die zur Achsenoberseite orientierte Plushälfte und die zur Achsenunterseite orientierte Minushälfte der Blattspreite differieren. Die Minushälfte der Plusblätter macht zwischen 50% und 60% der Plushälfte aus.

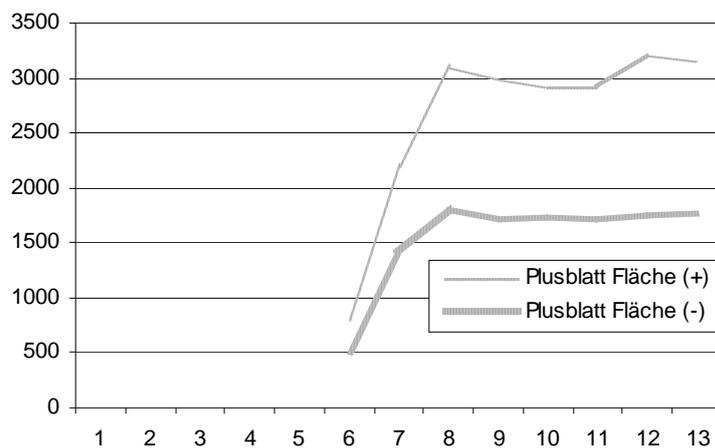


Abbildung 10: *Elatostema reticulatum*; Flächenwachstum der Spreitenhälften der Plusblätter. x-Achse: Knoten, y-Achse: Fläche in mm².

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Längenwachstum der Medianstipeln und Minusblätter (Abb. 11): Die Übereinstimmung in der Größenentwicklung von Medianstipel und Minusblatt ist äußerst bemerkenswert. Diese beiden häutigen und hinfalligen Organe werden auch etwa zur gleichen Zeit abgeworfen.

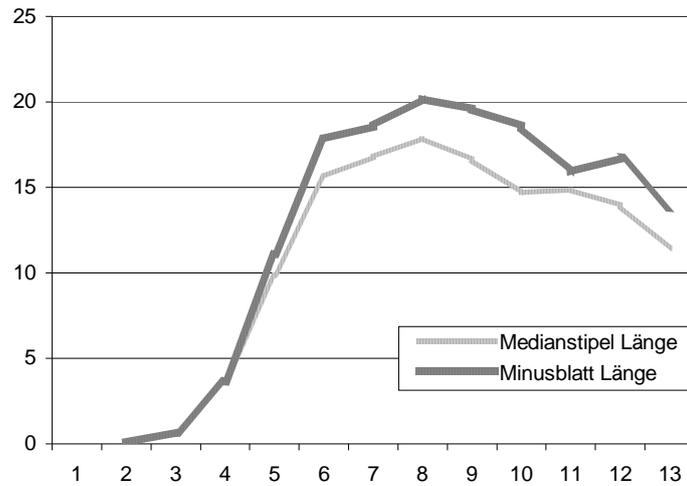


Abbildung 11: *Elatostema reticulatum*; Längenwachstum von Medianstipel und Minusblatt. x-Achse: Knoten, y-Achse: Länge in mm.

Flächenwachstum der Medianstipeln und Minusblätter (Abb. 12): Die Fläche des adulten Minusblattes ist fast immer geringfügig größer als jene der Medianstipeln. Dies könnte dahingehend erklärt werden, dass es sich bei ihm im Gegensatz zur Medianstipeln um den alleinigen, eigenständigen Rest eines Blattes handelt, während die Medianstipeln ja nur ein winziger Teil des großen Plusblattes ist.

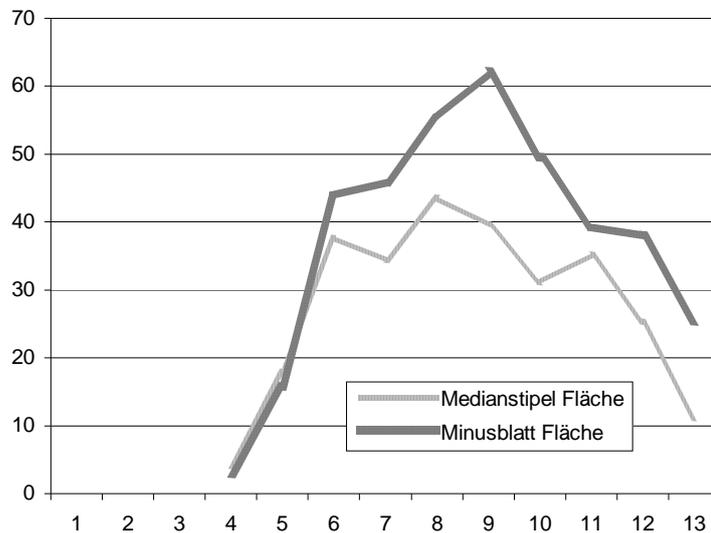


Abbildung 12: *Elatostema reticulatum*; Flächenwachstum von Medianstipel und Minusblatt. x-Achse: Knoten, y-Achse: Fläche in mm².

d) Sprossachse

Leisten

An der Sprossachse fallen mehrere behaarte Leisten auf, die am jungen Trieb besonders markant sind und basipetal verflachen (Abb. 20). Bei genauerer Untersuchung zeigt sich, dass sich ein gewisses Muster wiederholt. Anhand von mindestens drei Knoten und drei Internodien ist es möglich, die Verhältnisse zu demonstrieren (Abb. 13): Betrachtet man einen Trieb von der Oberseite her, so fallen drei markante, stark behaarte Leisten auf, von denen 2 scharfkantig und eine gerundet sind. Eine der scharfen Leisten verläuft in den Medianus des Minusblattes 1, die zweite scharfe Leiste geht in den achsenoberseitigen Kiel der Medianstipel 1

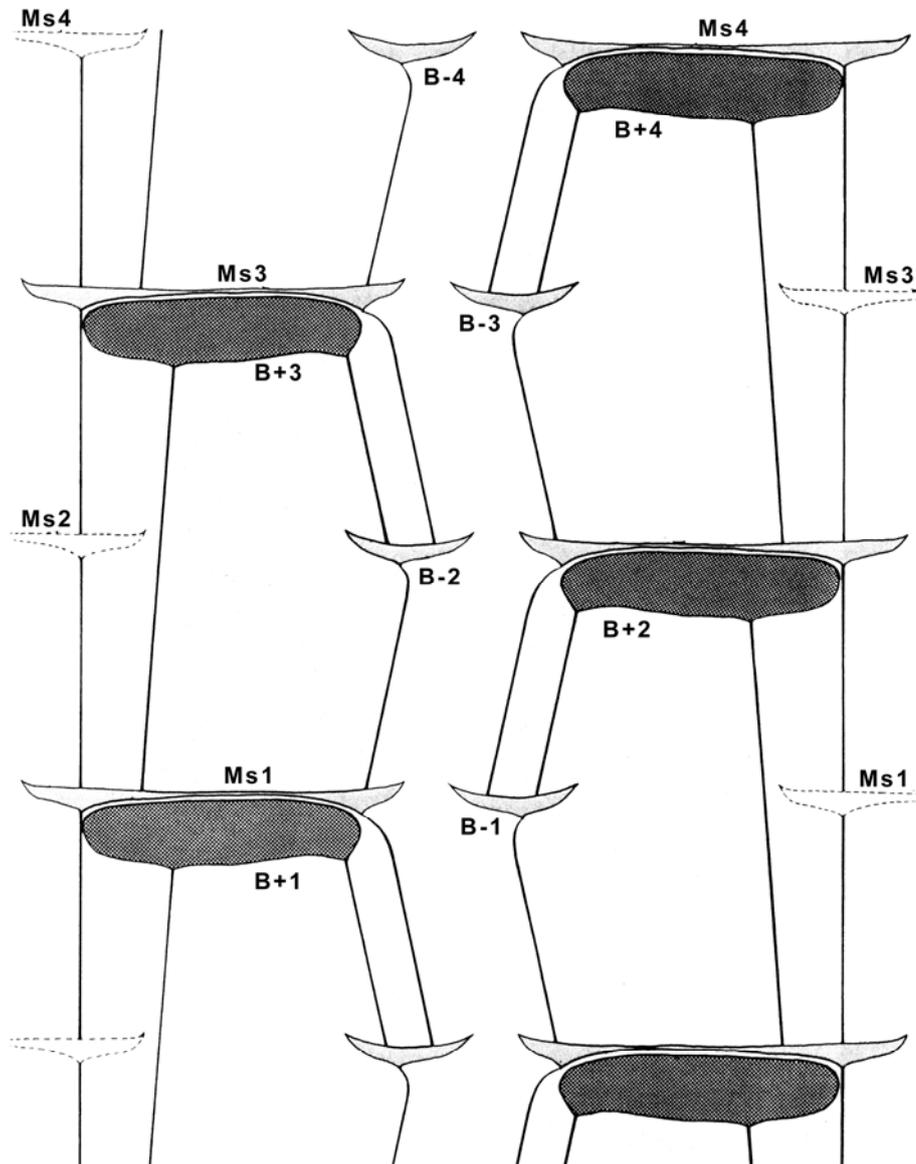


Abbildung 13: *Elatostema reticulatum*; Schema des Leistenmusters an der Sprossachse. B+ Plusblatt, Ms Medianstipel des Plusblattes, B- Minusblatt, durchgezogene Linien: Leisten. Die Achse ist entlang der unterseitigen Mediane aufgeschnitten und flach ausgebreitet dargestellt.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

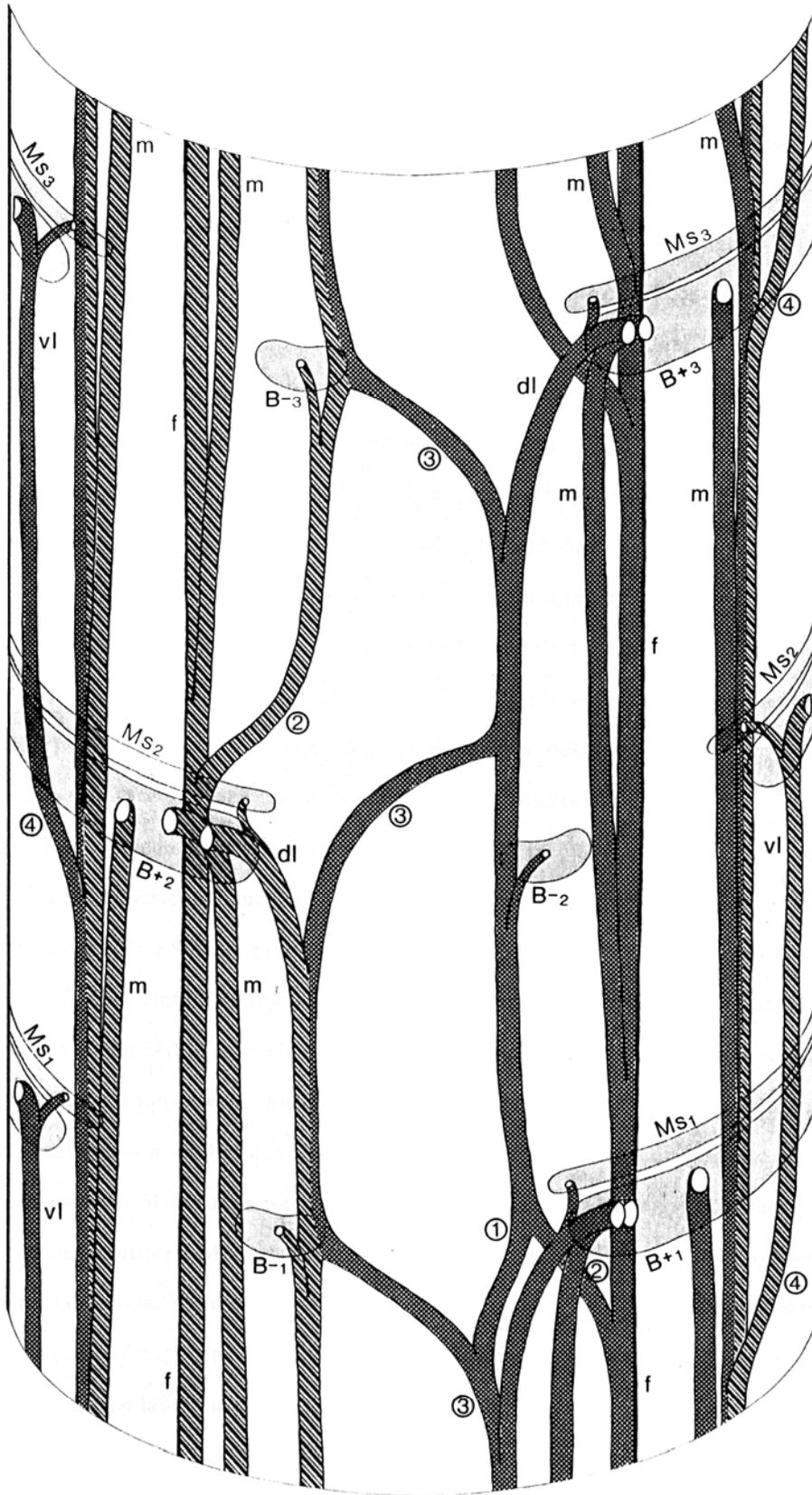
über, in dem eines der Medianstipel-Gefäße verläuft. Die gerundete Leiste geht in die achsenoberseitige Hälfte des Stiels des Plusblattes 1 über. Die bereits vorgegebene Richtung der Betrachtung fortsetzend, fällt flankenständig bis achsenunterseitig eine stark abgerundete Erhebung der Achse auf, die ebenfalls in den Blattstiel des Plusblattes 1 verläuft. Dieser Erhebung benachbart ist nur mehr eine Andeutung von einer Leiste zu finden, die im achsenunterseitigen Kiel (mit Nerv) der Medianstipel 1 endet. Als nächste ist achsenunterseitig wieder eine stärkere Leiste (ähnlich abgerundet wie die kräftigere Plusblattleiste) zu finden, die sich jedoch über diesen ersten Knoten hinaus verfolgen lässt und ihr Ende im Stiel des Plusblattes 2 findet. Aus der Achsel des Minusblattes 1 gehen 2 Leisten hervor (von rechts nach links): eine etwas abgerundete, die in die achsenoberseitige Hälfte des Plusblattstiels 2 verläuft, und eine scharfe Leiste, die im achsenoberseitigen Kiel der Medianstipel 2 ihr Ende findet. Die nächste scharfe Leiste hat ihren Ursprung in der Achsel des Plusblattes 1, und zwar innerhalb der Medianstipel. Sie beginnt in etwa in der Linie des achsenoberseitigen Medianstipelkiels und führt in den Medianus des zweiten Minusblattes. Benachbart und bereits achsenunterseitig findet man eine etwas abgerundete Leiste, die ihren Ursprung ebenfalls in der Achsel des Plusblattes 1 hat und von hier über den 2. Knoten hinaus in den Stiel des Plusblattes 3 führt. Die dritte Erhebung, die in der Achsel des Plusblattes 1 beginnt (immer noch innerhalb der Medianstipel), ist sehr schwach und führt in den achsenunterseitigen Kiel der Medianstipel 2. Diese schwache Erhebung liegt übrigens genau in der Linie der Erhebung, die zum achsenunterseitigen Kiel der Medianstipel 1 führt. Benachbart und noch achsenunterseitig bis leicht flankenständig liegt die abgerundete Leiste, die über den ersten Knoten hinaus in die achsenunterseitige Hälfte des Plusblattstiels 2 führt. Im zweiten Knoten beginnend, erstreckt sich über das dritte Internodium das im Prinzip gleiche Leistenmuster: aus der Medianstipel 2 tritt jene scharfe Leiste hervor, die im Mittelnerv des Minusblattes 3 endet. In der Achsel des Minusblattes 2 nehmen die scharfe Leiste, die in die Medianstipel 3 führt, und die gerundete, die im Stiel des Plusblattes 3 endet, ihren Ursprung. Ziemlich auf der Achsenunterseite liegt dann die schwache Leiste, die – in der Achsel des Plusblattes 1 beginnend und sich über die Internodien 2 und 3 erstreckend – in die achsenunterseitige Hälfte des Plusblattstiels 3 verläuft. Benachbart liegt dann die sehr schwache Erhebung, die in den Medianstipel-Kiel 3 der Achsenunterseite zieht und aus der Achsel des Plusblatt-Medianstipel-Komplexes 2 kommt. Deutlicher ist dann wieder die nächste gerundete Leiste, die in der Achsel des Plusblattes 2 beginnt und – sich über die Internodien 3 und 4 erstreckend – im Stiel des Plusblattes 4 endet.

Leitbündelverlauf

Das Gefäßsystem von *Elatostema reticulatum* ist offen, bzw. nur zum Teil geschlossen. Bei einem geschlossenen Gefäßsystem wird jede – durch den Blattaustritt eines Gefäßes bedingte – ‚Öffnung‘ durch die Verschmelzung der Verzweigungen zweier benachbarter Gefäße wieder ‚geschlossen‘. In den Internodien sind immer 11 Gefäßbündel zu finden, von denen die jeweiligen Blattspurstränge abzweigen. Im Internodialbereich fallen zwei Tatsachen ins Auge:

- 1.) An der Ventralseite bzw. an den Flanken der dorsiventralen Achse sind bedeutend mehr Gefäße zu finden als an der Dorsalseite.
- 2.) Die Bündel der Achsenoberseite sind kleiner als die Gefäße der Achsenunterseite bzw. der Flanken. Natürlich findet man auch auf der Ventralseite kleinere Bündel angeschnitten, was sich daraus ergibt, dass diese soeben von einem Bündel abzweigt sind.

J. M. TSCHENETT



Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

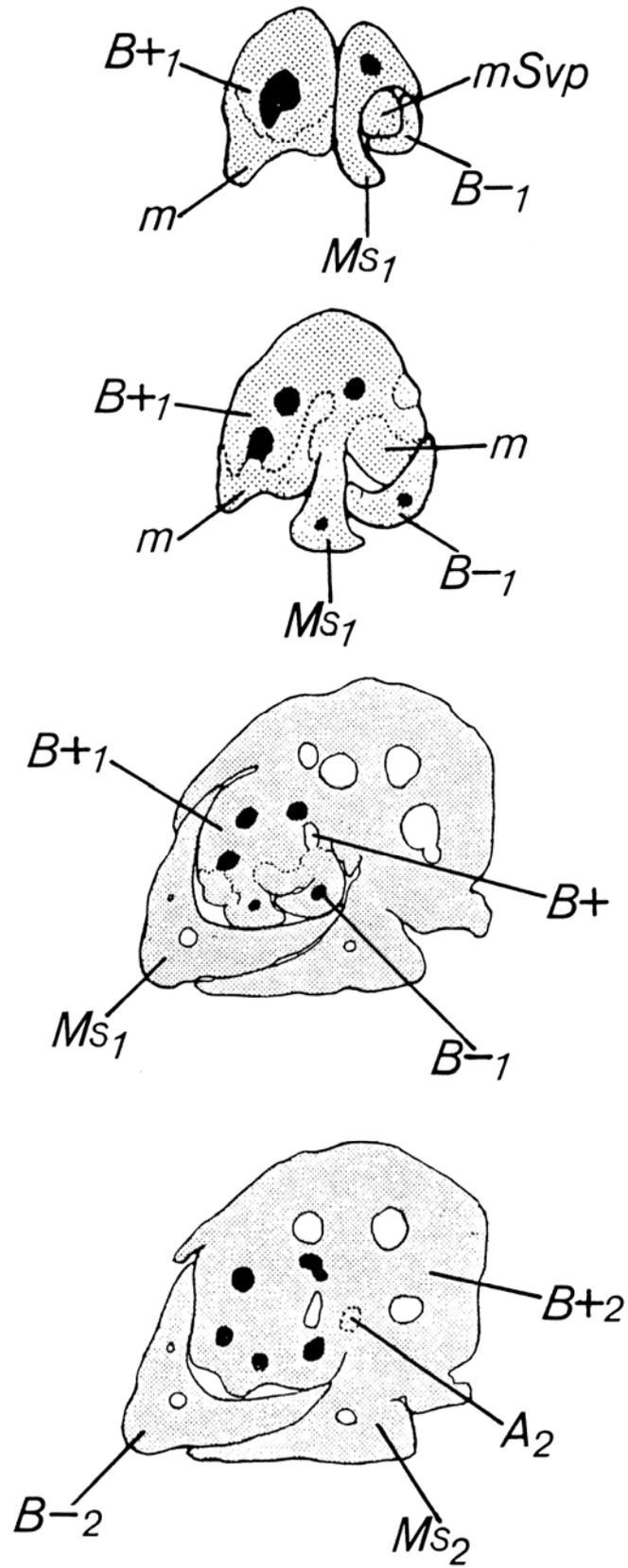
Jedes Plusblatt wird von 4 Strängen versorgt: von 2 medianen (m) und 2 lateralen (l). Von den beiden letzteren ist eines zur Ventralseite, das andere zur Dorsalseite der Achse hin orientiert (Abb. 14; die folgenden fetten Ziffern beziehen sich auf die eingekreisten Ziffern dieser Abbildung). Die beiden medianen Gefäße der Plusblätter entstammen einem flankenständigen und einem ventralen Bündel. Sie zweigen 1 1/2 bis mehr als 2 Knoten unter dem Blattaustritt aus ihren ‚Stambündeln‘ ab. Nur ausnahmsweise wird die Lücke (durch den Austritt der Gefäße in die Blätter bedingt) durch Vereinigung zweier Gefäße wieder geschlossen (1), zumeist bleibt sie offen. Das dorsale Lateralbündel (dl) hat eine ‚sehr bewegte Geschichte‘: es geht im Internodium unter dem entsprechenden Blattaustritt aus der Verschmelzung zweier dorsaler Bündel hervor. Von diesen beiden letzteren zweigt jenes, das auf der Seite des betrachteten Plusblattes liegt, etwa 2 Knoten unter dem soeben ins Auge gefassten Blattaustritt aus einem flankenständigen Bündel (f) in dorsale Richtung ab (2). Das zweite dorsale Bündel ist ein Strang, der vom dorsalen Lateralbündel des vorherigen Knotens vor seinem Blattaustritt in Richtung achsenoberseitige Mediane abzweigt (3). Von diesem Verschmelzungsprodukt ‚dorsales Lateralbündel‘ zweigt also im Internodium kurz vor dem Blattaustritt wieder ein Strang in die Richtung achsenoberseitige Mediane hin ab (3) und im Knotenbereich außerdem noch ein dünner Strang, der den achsenoberseitigen Nerv der Plusblatt-Medianstipel darstellt. Das ventrale Lateralbündel (vl) zweigt einen bis etwas mehr als einen Knoten unter dem Blattaustritt aus einem ziemlich genau in der ventralen Mediane liegenden Bündel in die Richtung des entsprechenden Plusblattes ab (4). Von diesem ventralen Lateralbündel zweigt im Knotenbereich ein zartes Bündel in ventrale Richtung zur achsenunterseitigen Hälfte der Medianstipel hin ab. Die jeweiligen dorsalen Lateralbündel sind die einzigen Gefäße, zwischen denen es regelmäßig Verbindungen gibt, indem nämlich jeweils ein Teil des vorherigen dorsalen Lateralbündels am Aufbau des dorsalen Lateralbündels des nächsten Plusblattes beteiligt ist. Der letzte Rest des Minusblattes besitzt ein einziges, sehr zartes medianes Gefäß. Dieses ist ein kleiner Strang eines Bündels, das jeweils eine Hälfte des dorsalen Lateralbündels des nächsten Knotens bildet, und zwar jene Hälfte, die aus einem flankenständigen Gefäß, in dorsale Richtung abzweigend, hervorgeht. In seiner Gesamtheit betrachtet, ist das Gefäßsystem also vorwiegend offen. Die in die Blätter ziehenden Blattspuren werden durch Verzweigung zweier flankenständiger und zweier ventraler Gefäße (vom Grundmuster ausgehend) ersetzt.

Prokambiumdifferenzierung

über die Entwicklung von Prokambium und Xylem im Sprossspitze von *Elatostema reticulatum* gibt Abb. 15 Auskunft. Bei den ersten Schnitten durch den Vegetationspunkt kann noch nicht von Leitgefäßen gesprochen werden, sondern nur von Restmeristemzonen. Ein Teil dieses Restmeristems kann sich zu Prokambiumsträngen ausdifferenzieren (siehe HAGEMANN 1970). Im Schnitt a ist der Sprossvegetationspunkt noch vollmeristematisch. Im ersten ausdifferenzierten Blattpaar kann man Restmeristeme, die sich in der Folge zu Leitgefäßen entwickeln, erkennen: eines auf der Ventralseite der Medianstipel und ein ausgedehnteres Restmeristem im Zentrum der jungen Plusblatt-Anlage. Dieser Schnitt zeigt auch, dass bereits in diesem jungen Stadium die Plusblatt-Anlage zur Achsenoberseite hin gedreht ist! Im Schnitt b (70 µm tiefer)

Abbildung 14: *Elatostema reticulatum*; Leitbündelverlauf. B+ Plusblatt, Ms Medianstipel, B- Minusblatt, f flankenständiges Gefäß, m medianes Gefäß, dl dorsales Lateralgefäß, vl ventrales Lateralgefäß. Schraffierte Gefäße treten in linksseitige, punktierte in rechtsseitige Plusblätter aus. Die Achse ist entlang der unterseitigen Mediane aufgeschnitten und ausgebreitet dargestellt. Eingekreiste Ziffern: siehe Text.

J. M. TSCHENETT



Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

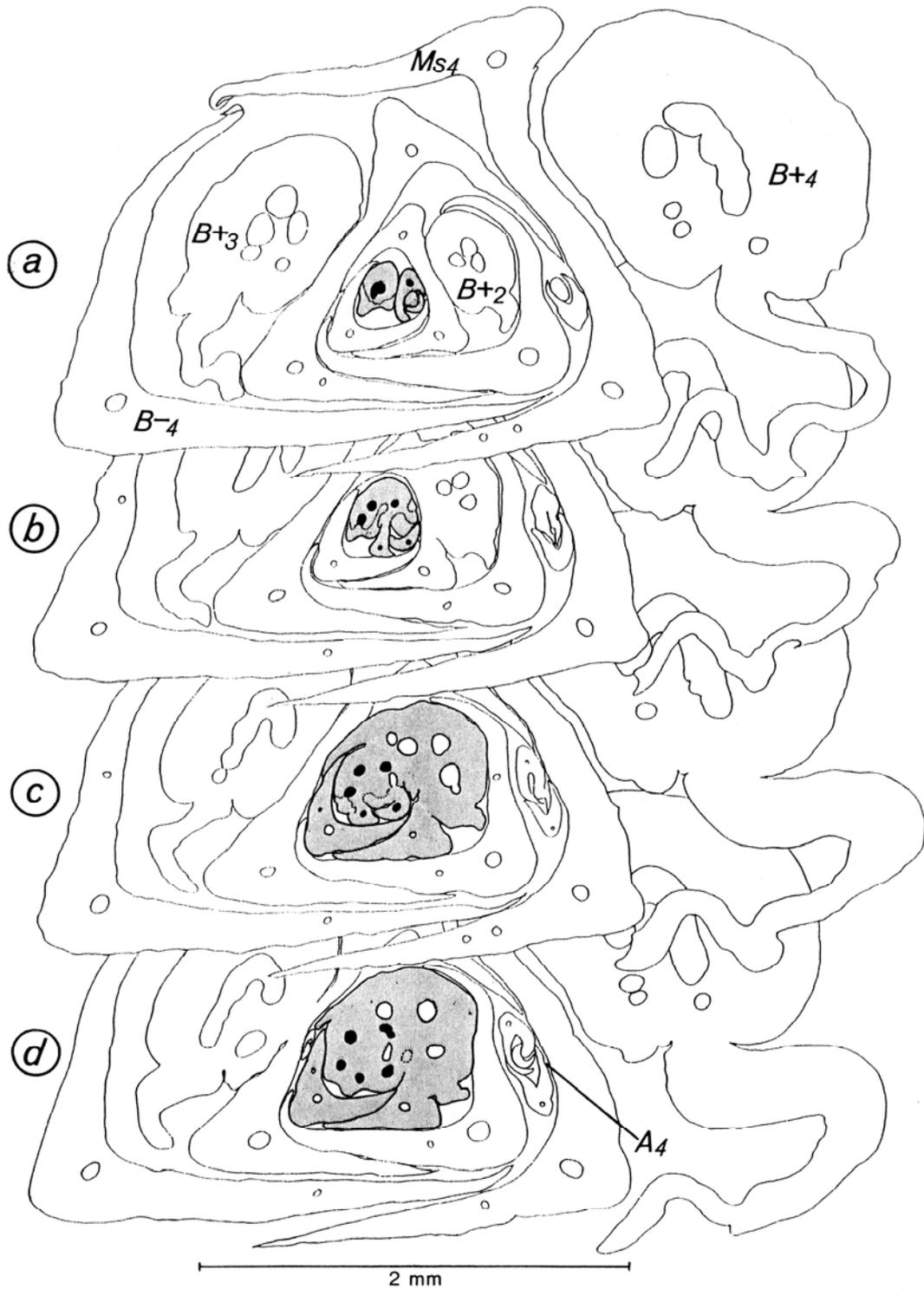


Abbildung 15: *Elatostema reticulatum*; Prokambiumdifferenzierung. B+ Plusblatt, Ms Medianstipel, B- Minusblatt, m meristematischer Bereich, mSvp meristematischer Sprossvegetationspunkt, A₂ Leitelemente für den Achselsproß des zweiten Plusblattes, A₄ Achselsproß des vierten Plusblattes.

J. M. TSCHENETT

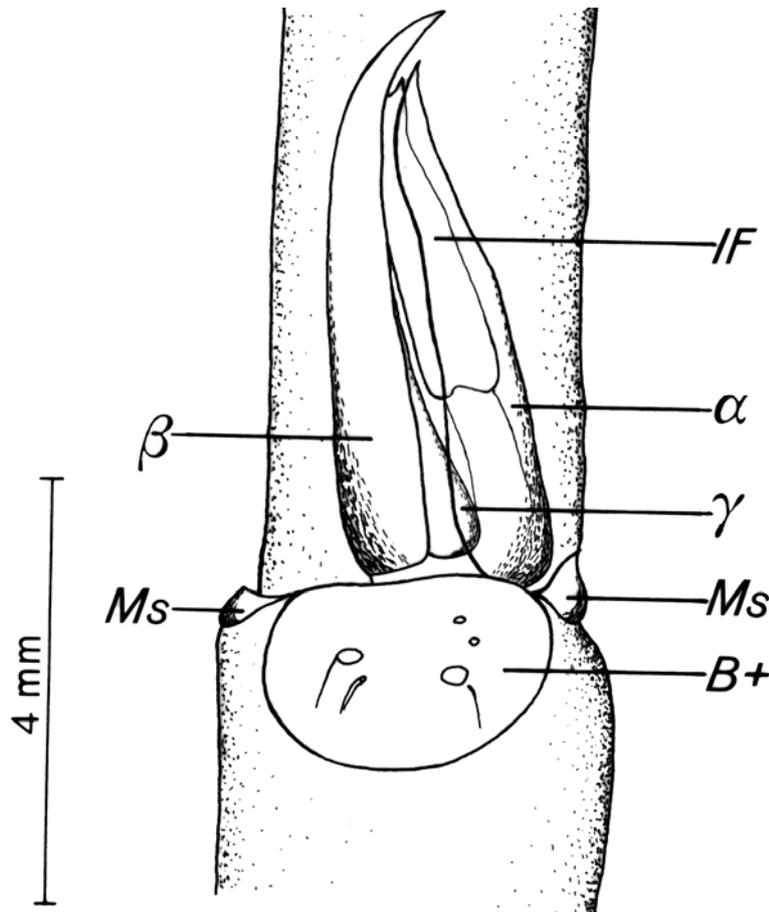


Abbildung 16: *Elatostema reticulatum*; Achselknospe in der Achsel des Plusblattes. α , β , γ niederblattartige Vorblätter mit Cystolithenanhäufung entlang des Medianus, IF Infloreszenz in der Achsel des α -Vorblattes, Ms Reste der Medianstipel, B+ abpräpariertes Plusblatt.

sind nun bereits 5 Zonen zukünftigen Leitgewebes zu erkennen: neben der ventralen Zone der Medianstipel ist auch auf deren Dorsalseite ein prospektives Gefäß vorhanden. Das ausgedehnte Restmeristem des Plusblattes hat sich in zwei Zentren zukünftiger Blattspurstränge aufgeteilt. Auch das Minusblatt lässt ein kleines Restmeristem erkennen. Der Schnitt c (80 μm tiefer bzw. 150 μm vom ersten Schnitt entfernt) zeigt wieder die fünf Gefäßzentren des ersten ausdifferenzierten Blattpaares. Daneben findet man aber, vom ersten Minusblatt aus gesehen in ventraler Richtung, eine weitere Zone für zukünftiges Leitgewebe, die dem noch nicht ausgegliederten nächsten Blattpaar (Plusblatt) zuzurechnen ist. Bei der Betrachtung dieses Schnittes soll auch auf die Leitelemente des zweiten Blattpaares eingegangen werden: der Schnitt ist knapp oberhalb der Abzweigung des ventralen Medianstipelgefäßes geführt. Es soll auch erwähnt werden, dass in allen Gefäßbündeln dieses Blattpaares, ausgenommen jenes des Minusblattes, bereits Tracheen zu finden sind (was sich natürlich auch in den beiden darüber liegenden Schnitten beobachten lässt). Im Gefäß des Minusblattes findet man erst 150 μm tiefer die ersten Tracheen. Mit dem Schnitt d ist nun bereits die Grundzahl an Leitgefäßen (11) erreicht. Bereits in den beiden darüber liegenden Schnitten erkennt man das typische Verteilungsmuster der Leitbündel, das, durch die Lage der Plusblätter bedingt, auf der Ventralseite der Achse dichter ist.

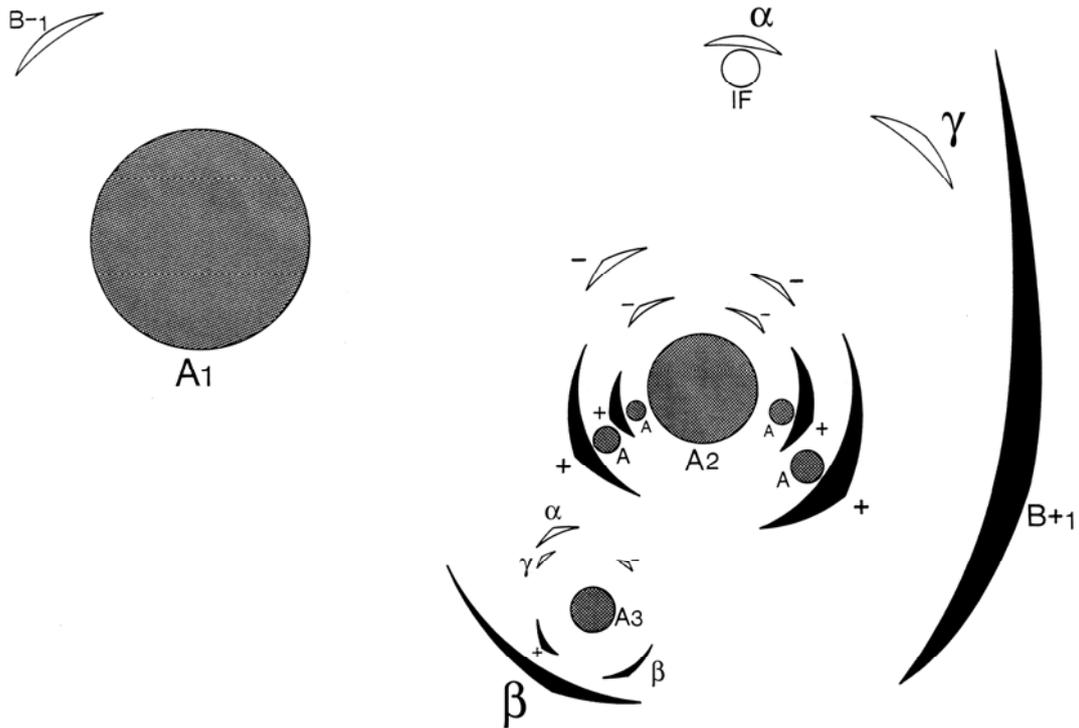
Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

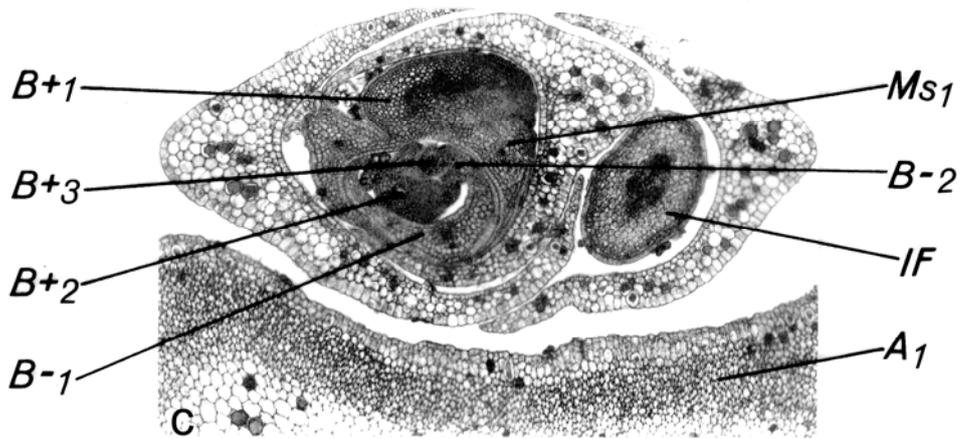
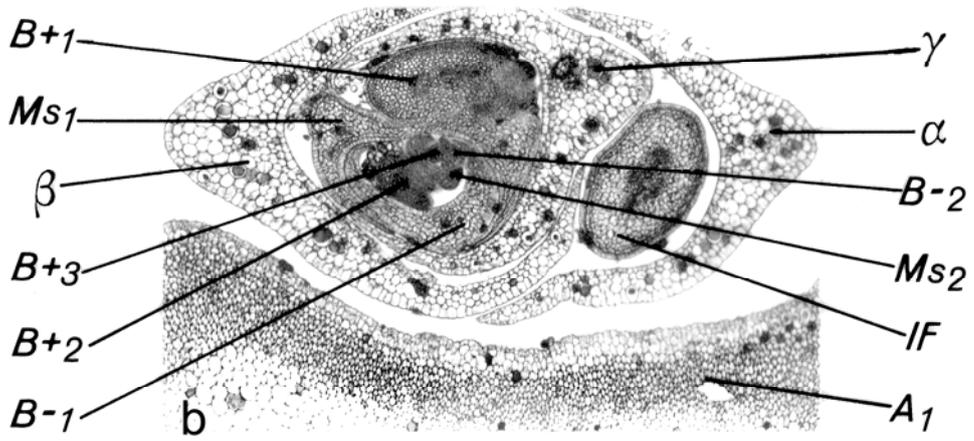
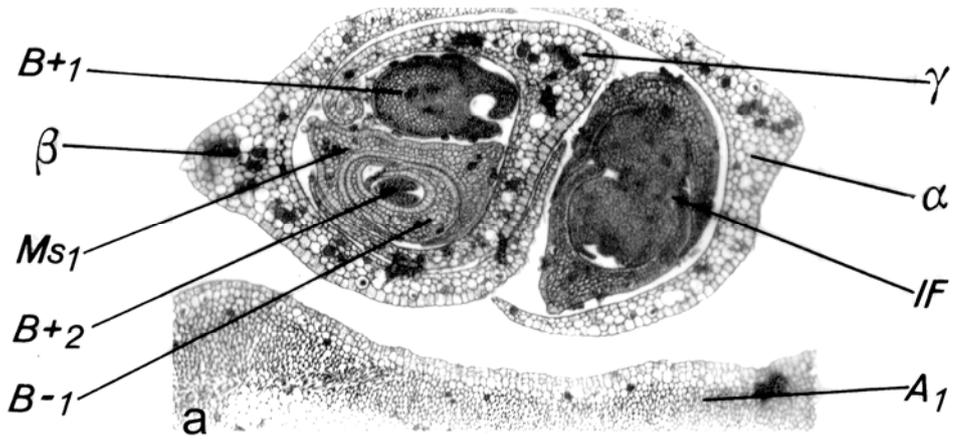
Abbildung 17: *Elatostema reticulatum*; Schema des Achselsprosses in der Achsel des Plusblattes. A₁, A₂, A₃ Achsen erster, zweiter und dritter Ordnung, A Sprossanlage in der Achsel des Plusblattes, B+ bzw. + Plusblatt, B- bzw. - Minusblatt, α , β , γ niederblattartige Vorblätter, IF Infloreszenzanlage.

e) Achselsprosse

Bau

In der Achsel der Plusblätter, innerhalb der Medianstipel, findet man regelmäßig die Anlage eines Achselsprosses. Betrachtet man die Lage dieser Knospe, so fällt auf, dass sie in Relation zur Medianstipel zur Achsenoberseite hin verschoben ist und genau innerhalb des Plusblattansatzes liegt (Abb. 16). Die ersten Blätter des Achselsprosses haben Niederblattcharakter und ähneln ihrem Aufbau nach den Minusblättern. Die Vorblätter α und β liegen \pm transversal, wobei α immer zur Achsenober- und β zur Achsenunterseite hin orientiert ist (Abb. 17, 18). Auch das nächste Blatt, hier als γ bezeichnet, ist noch niederblattartig, liegt aber nicht mehr in der Linie α - β , da es durch die Infloreszenz in der Achsel des α -Vorblattes in Richtung Tragblatt des Achselsprosses abgedrängt wird (Schnittserie, Abb. 18). Die Infloreszenz in der Achsel des α -Vorblattes ist etwas zur Abstammungsachse hin verlagert. Das vierte Blattorgan ist das erste ausgegliederte Plusblatt am Achselspross. Auch dieses Plusblatt ist wie das γ -Blatt zum Tragblatt hin gerückt und ist durch seine ‚Drehung‘ schon genauso orientiert wie das Tragblatt selbst: zur Achsenoberseite hin (einheitliche Assimilationsfläche). Dieses erste Plusblatt am Achselspross zeigt mit seinem Minuspartner bereits die gleiche diagonal-dekussierte Blattstellung, wie sie an der Abstammungsachse selbst auftritt. Im Schnitt a (Abb. 18) erkennt man außer der beschriebenen Situation auch die Medianstipel des ersten Plusblattes und das erste Minusblatt. Auch das zweite ausgegliederte Plusblatt ist schon angeschnitten. Während im Schnitt a die Medianstipel des Plusblattes 1 noch völlig frei liegt, sind beide Organe im

J. M. TSCHENETT



Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

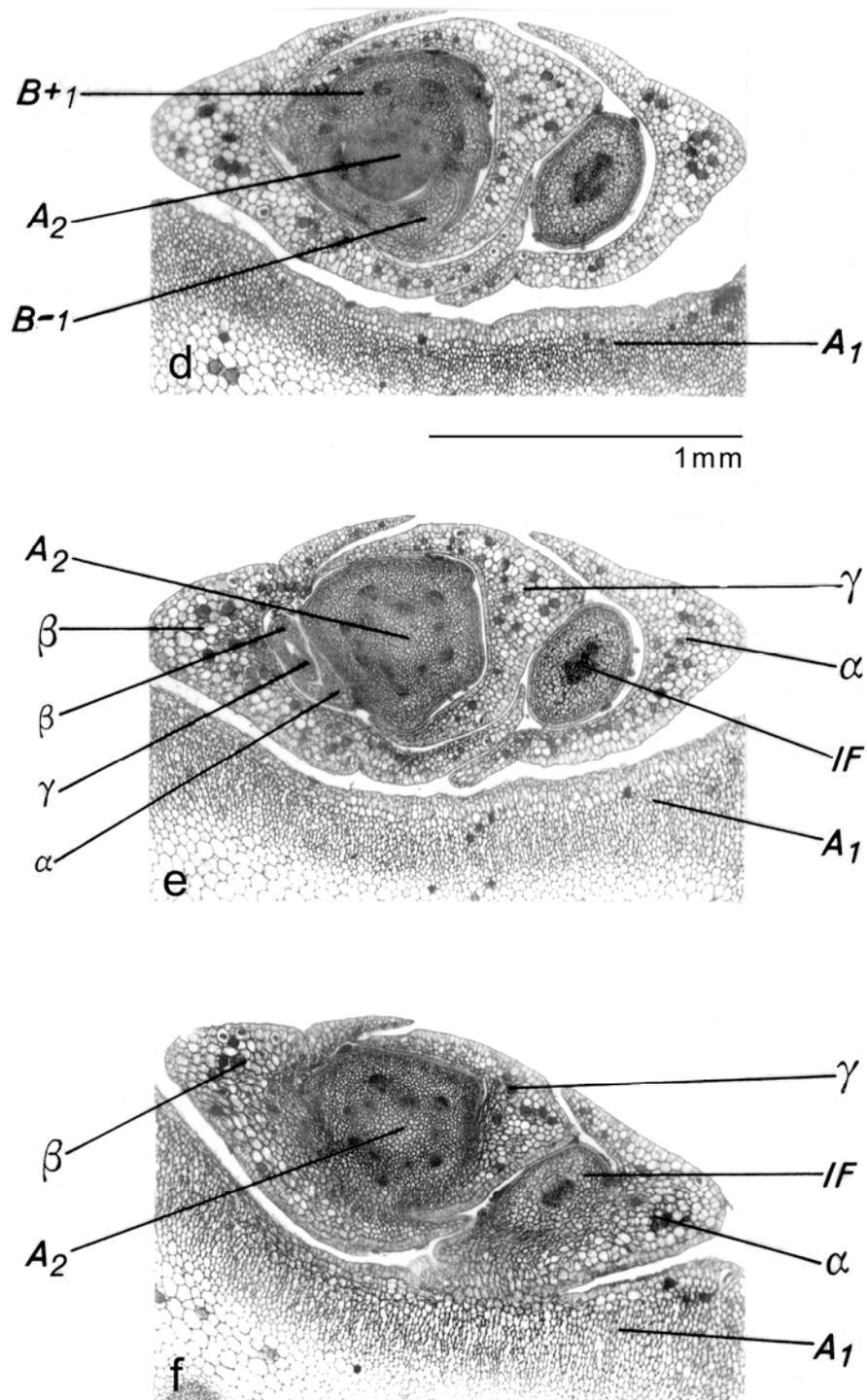


Abbildung 18: *Elatostema reticulatum*; Schnittserie Achselsproß. B+ Plusblatt, B- Minusblatt, Ms Medianstipel, α , β , γ Vorblätter, IF Infloreszenz, A₁ Hauptachse, A₂ Achse des Seitensprosses.

Schnitt b bereits verwachsen (Blattgrundbereich). In diesem Schnitt sind außerdem schon die Medianstipel des Plusblattes 2 und der zweite Minusblattrest angeschnitten, sowie das Plusblatt 3. Auch die diagonal-dekussierte Blattstellung ist klar ersichtlich. Nur einen Schnitt

J. M. TSCHENETT

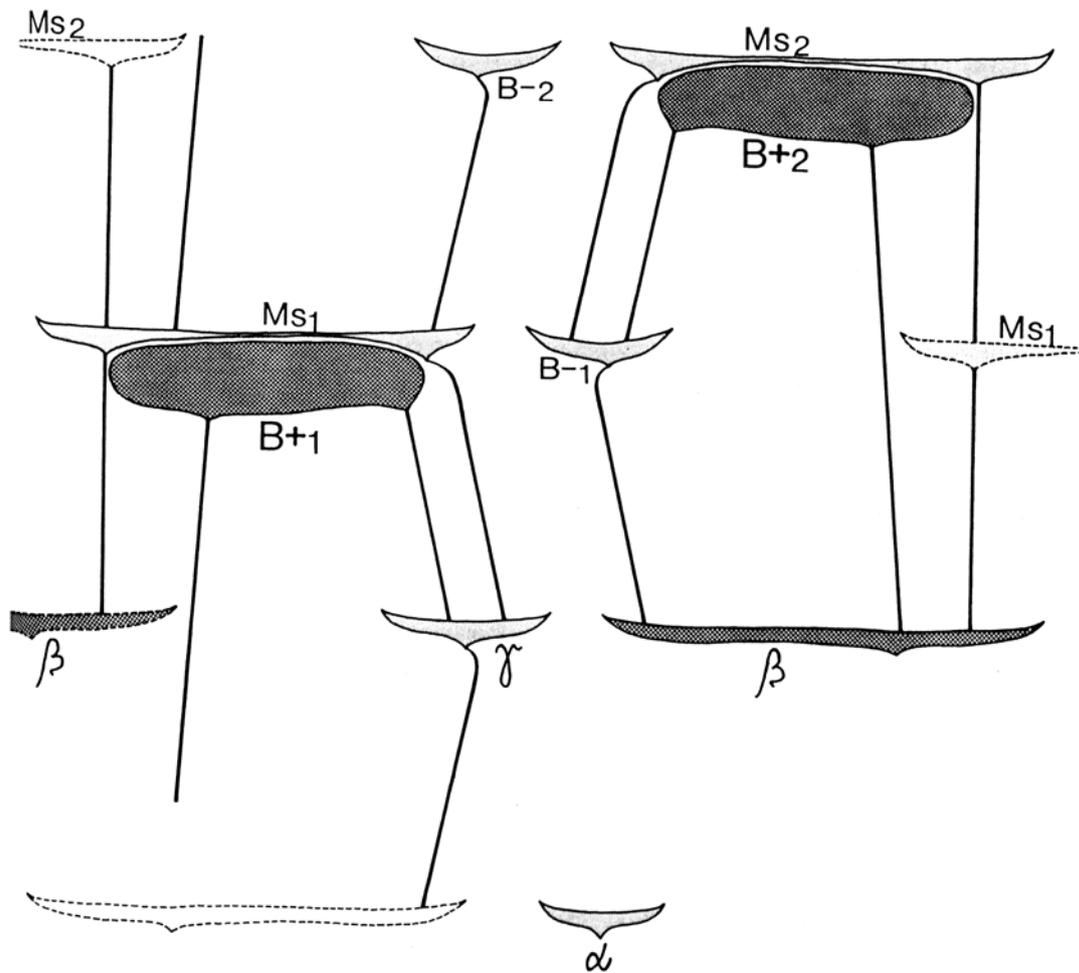


Abbildung 19: *Elatostema reticulatum*; Schema des Leistenmusters am Achselsprossansatz. α , β , γ niederblattartige Vorblätter, B+ Plusblatt, Ms medianstipel, B- Minusblatt, durchgezogene Linien: Leisten, strichliertes Blattorgan: kongenital geschwundener Pluspartner von α . Die Achse ist entlang der unterseitigen Mediane aufgeschnitten und flach ausgebreitet dargestellt.

tiefer (Schnitt c, 20 μm) bilden Plusblatt und Medianstipel 2 einen einzigen Komplex. Im Schnitt d sind alle Organe des zweiten Knotens verwachsen. Achsenoberseitig beginnt soeben der Kontakt zwischen Plusblatt-Medianstipel-Komplex 1 und Minusblatt 1. Im Schnitt e ist außer der Achse des Seitentriebes besonders die Knospe eines Achselsprosses des β -Blattes mit seinerseits wieder α , β und γ bemerkenswert. Schnitt f dokumentiert den Kontakt zwischen α -Blatt-Infloreszenzkomplex und Abstammungssachse einerseits und β -Blatt- γ -Blatt-Achselspross andererseits.

Leisten

Das erste Blattorgan am Achselspross, das kleine α -Vorblatt, liegt in der Transversalen, und zwar achsenoberseitig (Abb. 17). Ebenfalls \pm in der Transversalen, aber achsenunterseitig, liegt das asymmetrische β -Vorblatt (die zur Achsenoberseite orientierte Blatthälfte ist die größere). Es setzt breit an und reicht beinahe zu 3/4 um die Achse herum! Das 3. Vorblatt, γ , ist in Relation zu α betrachtet, etwas in die Richtung zum Tragblatt des Achselsprosses hin

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

gerückt. Die erste Leiste, die in Erscheinung tritt, setzt etwa in der Höhe von α (aber außerhalb von α) an und verläuft in den Medianus des γ -Blattes (Abb. 19). Die Betrachtung im Uhrzeigersinn fortsetzend, trifft man noch außerhalb des β -Vorblattes und etwas tiefer als dieses auf den Ansatz einer Leiste, die in sehr abgerundeter Form im Stiel des Plusblattes 1 ihr Ende findet. Direkt aus der Achsel von β geht nun die Leiste, die in den achsenunterseitigen Kiel der Medianstipel 1 führt, hervor. Innerhalb von β setzt auch eine Leiste an, die in den Stiel des Plusblattes 2 führt. Die nächstfolgende deutliche Erhebung endet im Medianus des Minusblattes 1 und beginnt auch noch innerhalb von β . Die Leisten, die in den achsenoberseitigen Kiel der Medianstipel 1 bzw. in den Stiel des Plusblattes 1 führen, entspringen beide der Achsel des γ -Blattes. Auffallend sind folgende Tatsachen: α ist, obwohl früher angelegt als β , extrem klein! Es macht sich also bereits bei den Vorblättern die hypotone Förderung der Achse sehr deutlich bemerkbar.

Durch den Vergleich der Leistensituation am Achselsprossansatz und im Sprossbereich (Abb. 13, 19, 20) lässt sich erkennen, dass das β -Vorblatt einem Plusblatt (inklusive Medianstipel) entspricht und das γ -Blatt sein Minuspartner ist. Als weitere Belege für die Richtigkeit dieser Annahme seien einerseits die Asymmetrie des β -Vorblattes (gleiches Förderungsverhalten wie alle Plusblätter) und andererseits die Achselsprossknospe von β erwähnt. Der Achselspross von β zeigt übrigens denselben Aufbau wie der Seitenspross ersten Grades. Das Blattpaar β - γ leitet bereits von der transversalen Blattstellung zur Diagonaldekussation über. Diese setzt mit dem nächsten, dem ersten ‚normalen‘ Blattpaar des Seitensprosses voll ein, obwohl sich die endgültigen Orthostichenwinkel erst mit den nächsten Blattpaaren einstellen (Abb. 17). Das α -Vorblatt entspricht lagemäßig einem Minusblatt und trägt in der Achsel die Infloreszenzanlage. Der Plus-Partner von α ist offensichtlich kongenital geschwunden.

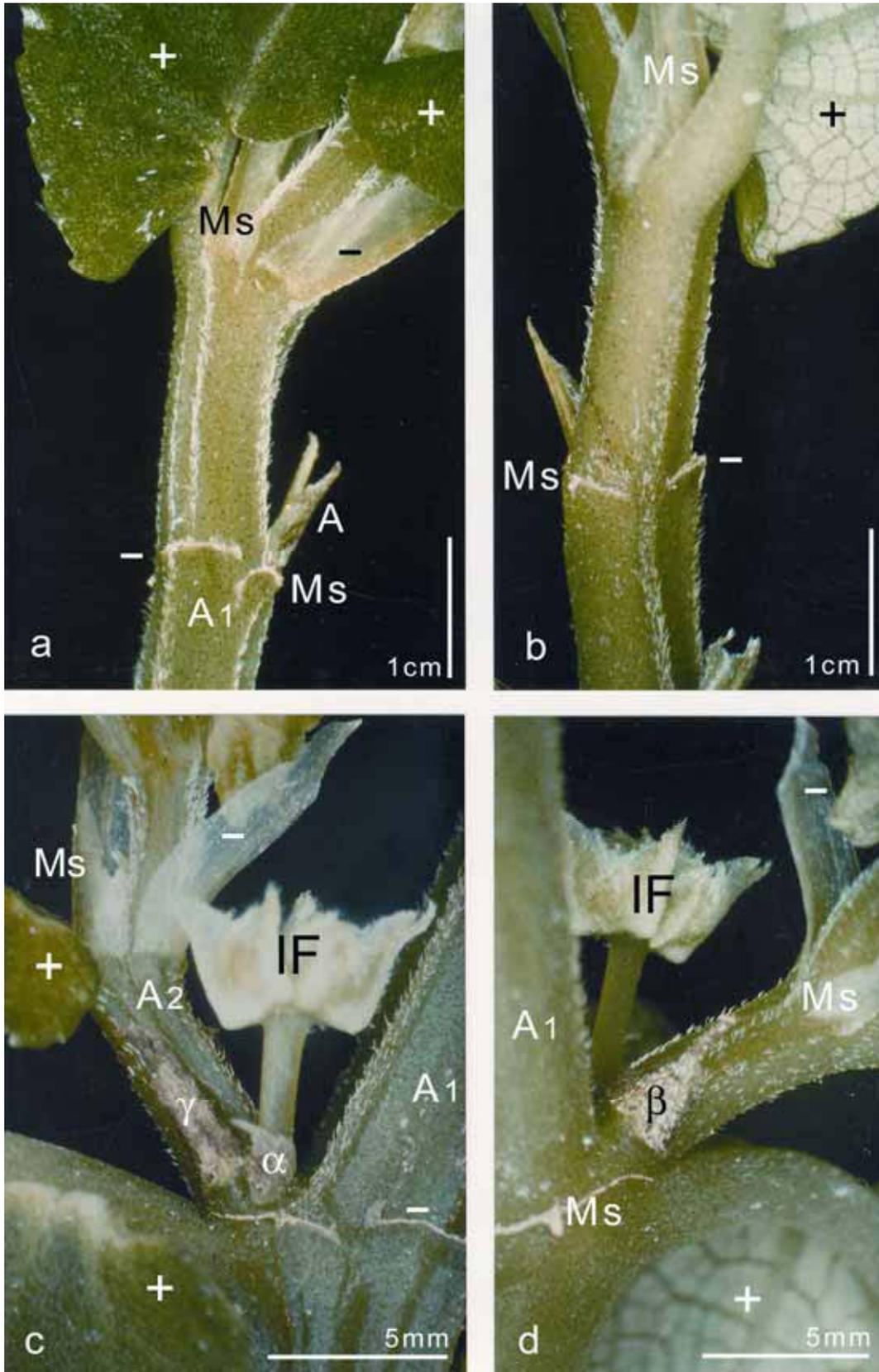
f) Ontogenese

Die Entwicklungsgeschichte der Blätter wurde mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops untersucht (Abbildungen 21–29).

Entwicklung des Plusblattes

Von den beiden Blättern eines Knotens tritt am Sprossvegetationspunkt als erstes das Plusblatt in Erscheinung. Seine Anlage ist deutlich bifazial. Es entsteht, wie Blattorgane allgemein, durch Fraktionierung des Flankenmeristems des Sprossvegetationspunktes und ist durch das Vorhandensein eines primären Randmeristems (‚Vegetationslinie‘) als ‚Blatt‘ ausgezeichnet (Hagemann 1970). Die junge Plusblatt-Anlage ist bereits in diesem frühen Stadium nicht exakt symmetrisch (Abb. 21, a–f): der zur Sprossunterseite hin orientierte Rand ist etwas kürzer als der zur Sprossoberseite hin gerichtete, das Primordium steht daher etwas schief. Im Querschnitt entspricht die Plusblatt-Anlage in etwa einem Halbkreis, dessen abgerundete Ränder als das Randmeristem des Primordiums zu betrachten sind.

In der Abb. 21, e–f tritt das markante Randmeristem der Plusblatt-Anlage (Abb. 29 a) bereits deutlich hervor. Bemerkenswert ist eine niedrige Ausbuchtung an der Basis des ventralwärts gerichteten Randes. Außerdem fällt auf, dass die histogenetische Differenzierung der Abaxialseite der Plusblatt-Anlage, jener der Adaxialseite weit vorausgehend, bereits so weit fortgeschritten ist, dass im Bereich der späteren Mittelrippe Drüsenhaare auftreten. In weiterer Folge (Abb. 22) zeigt sich die erwähnte basale Ausbuchtung bereits als deutlicher meristematischer



Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

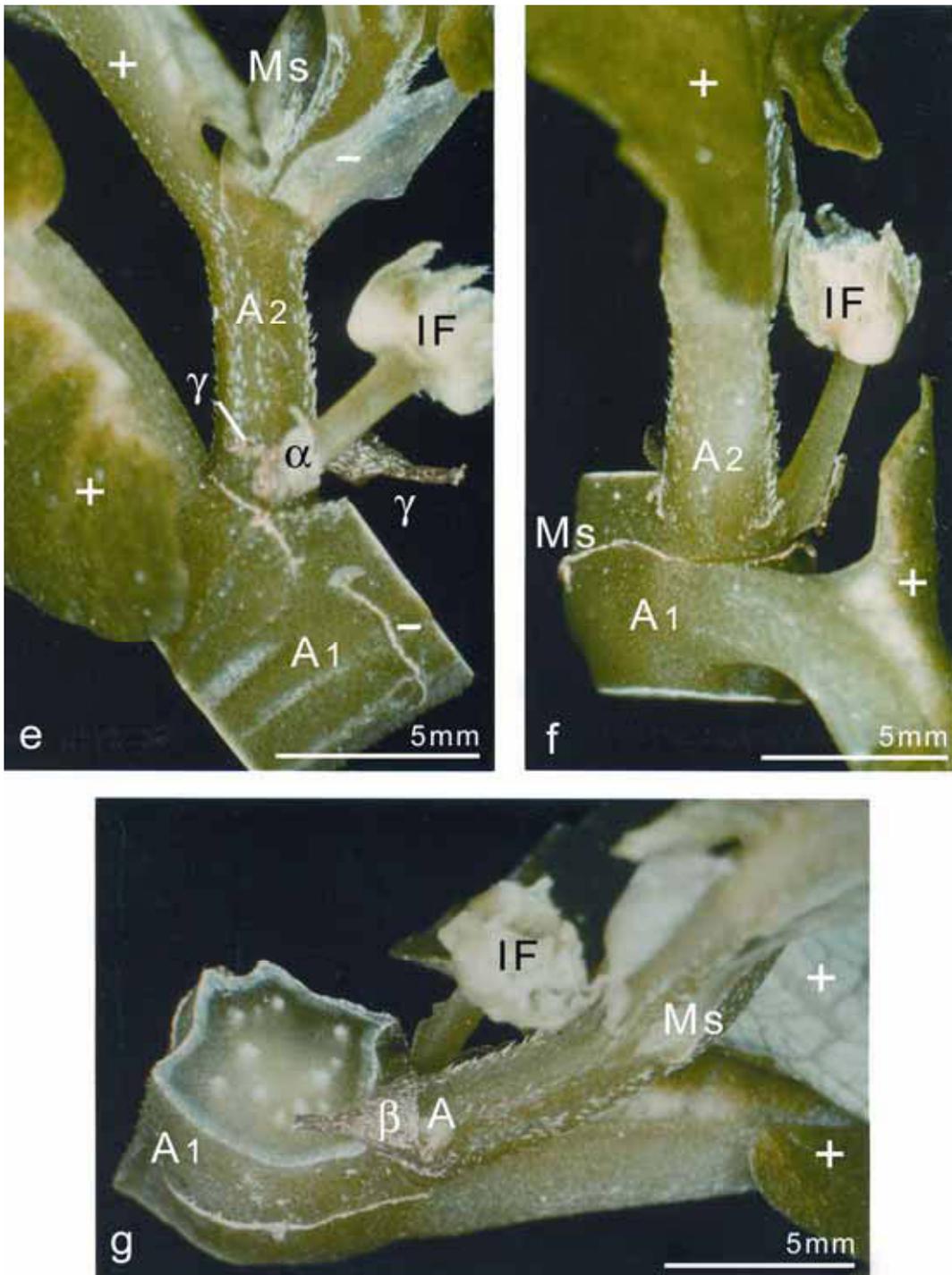


Abbildung 20: *Elatostema reticulatum*; Leistenmuster an der Sprossachse (a, b) und am Achselsprossansatz (c–g). + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipel, A₁ Achse erster Ordnung, A₂ Achse zweiter Ordnung, A Achselsprossknospe, α , β , γ Vorblätter, IF männliche Infloreszenz.

J. M. TSCHENETT

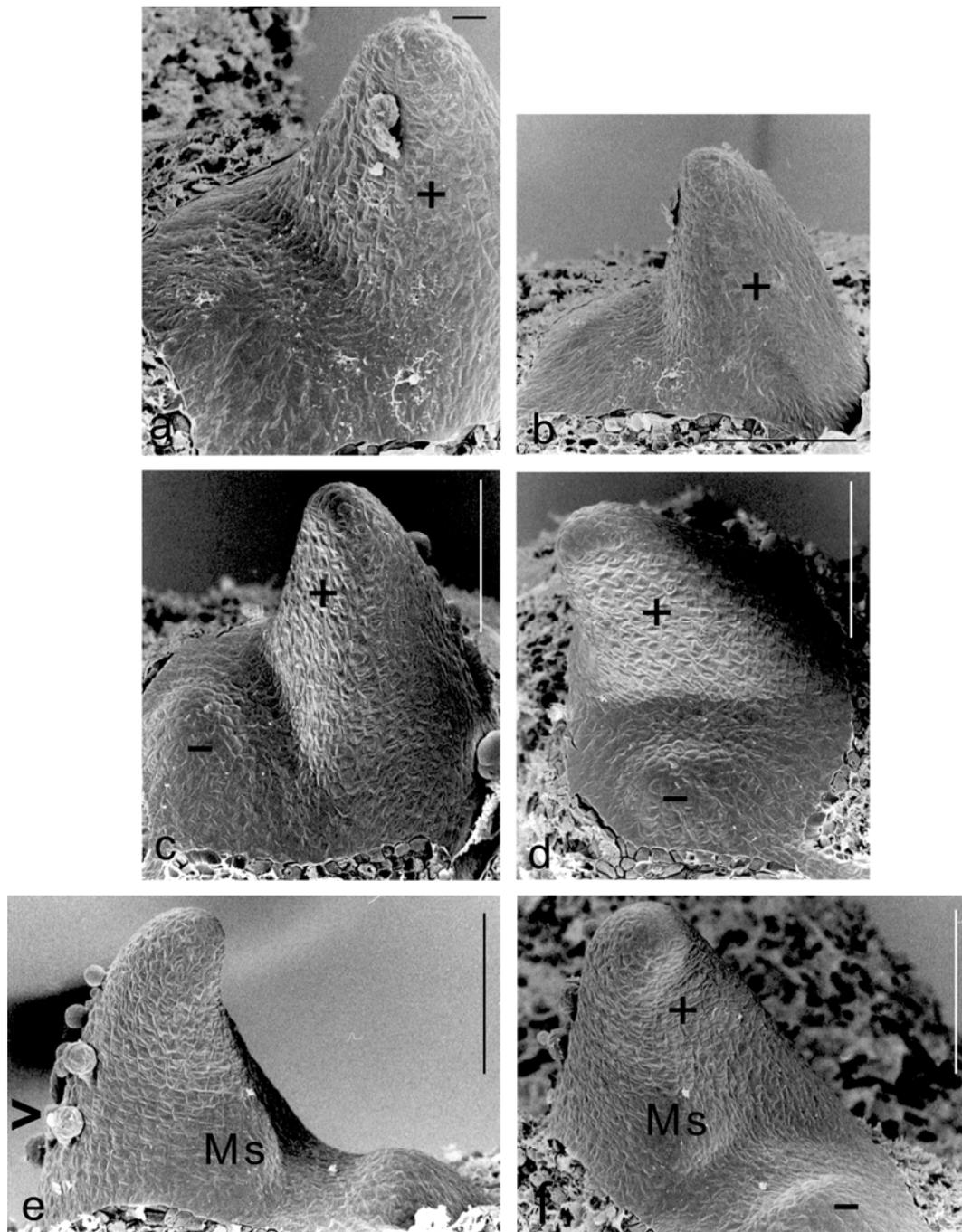


Abbildung 21: Abgliederung der Blattorgane. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipel, Pfeil: Behaarung des prospektiven Medianus. Maßstab: a, 10 μ m; b, c, d, e, f, 100 μ m. a, b / c, d / e, f sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

Höcker (Abb. 29 b), der, von seiner ventralwärts gerichteten Randposition ausgehend, quer über die Adaxialseite der Plusblatt-Anlage benachbartes Meristemgewebe inkorporiert. Aus diesem Meristemwulst geht die Medianstipel des Plusblattes hervor. Der zur Achsenoberseite hin gerichtete Rand der jungen Plusblatt-Anlage erweist sich dabei viel weniger bis überhaupt nicht aktiv.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

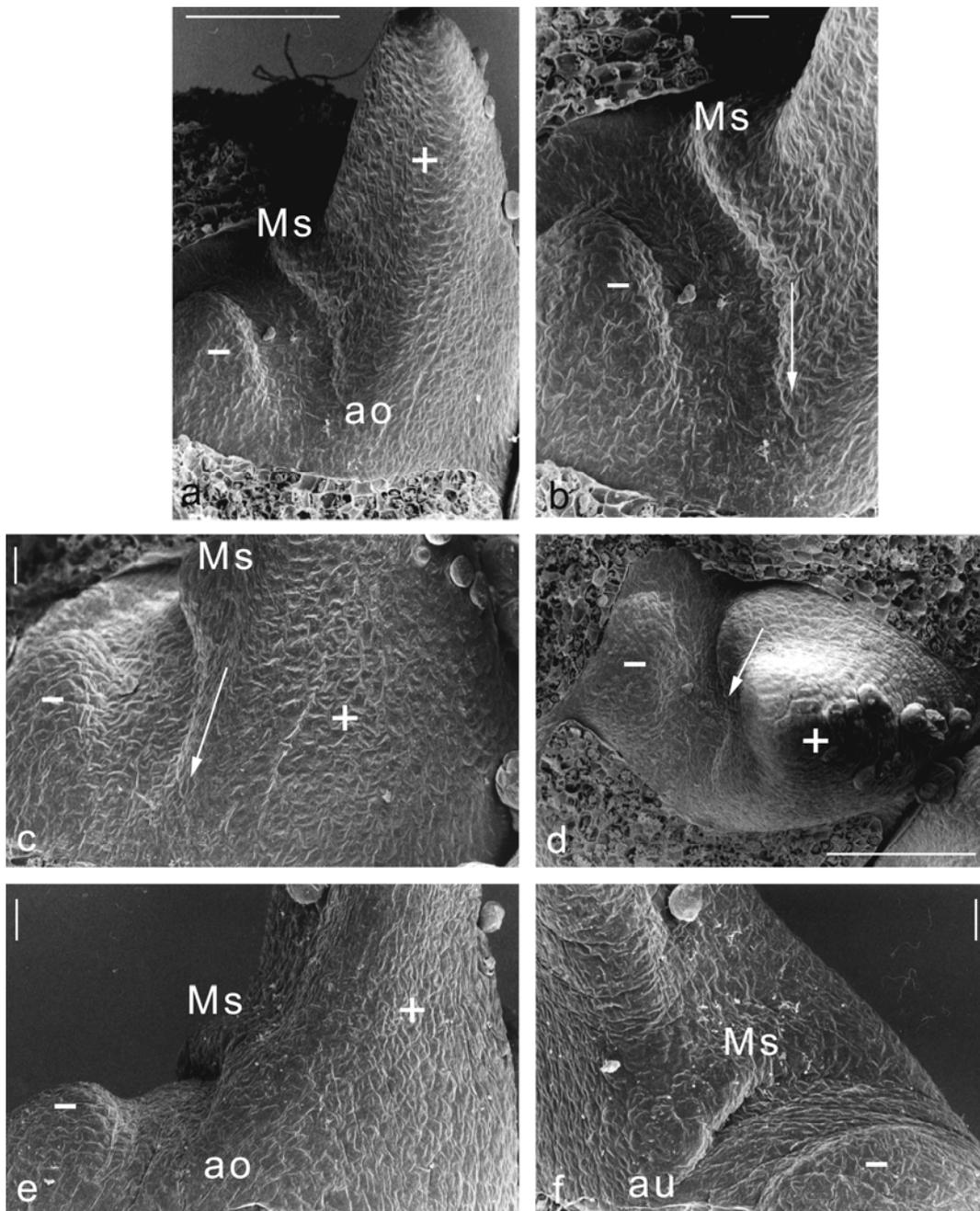


Abbildung 22: Entstehung der Medianstipel. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipel, ao, au achsenoberseitiges bzw. achsenunterseitiges Randmeristem der Plusblatt-Anlage, Pfeil: Richtung der fortschreitenden Meristeminkorporation (Bilder b und c) bzw. ‚Drehmoment‘ im Oberblatt (Bild d). Maßstab: b, c, e, f, 10µm; a, d, 100µm. a, b, c, d / e, f sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

Hier ist es sinnvoll, einige prinzipielle Gedanken zur Entstehung von Intrapetiolearstipeln wiederzugeben. Medianstipeln gehen immer aus meristematischen Querzonen hervor. Zu solchen Querzonen kommt es dann, wenn die Aktivität des Randmeristems, in diesem Fall im Bereich des prospektiven Stiels, nachlässt. Dadurch entstehen je zwei freie Ränder des aktiven Randmeristems am Spreitengrund bzw. im Unterblattbereich. Von den zwei freien Rändern des

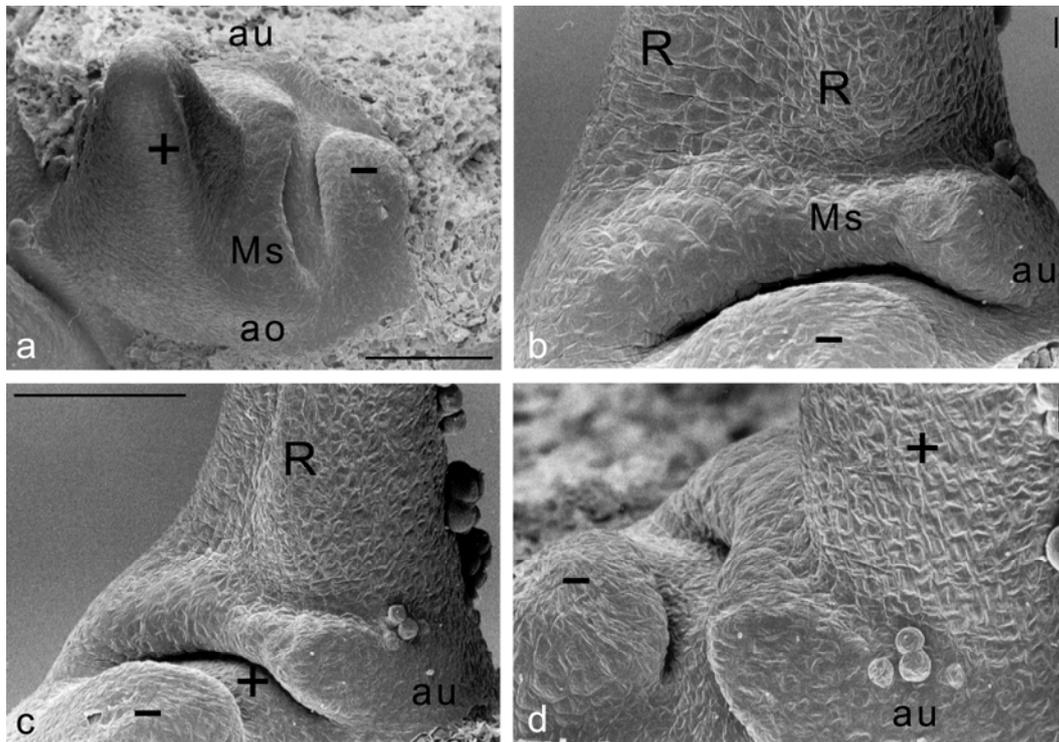


Abbildung 23: Differenzierung der Medianstipelanlage, Meristeminkorporation der Randmeristemenden der Blattspreite. + Plusblatt, - Minusblatt, ao achsenoberseitig, au achsenunterseitig, Ms Medianstipel, R Randmeristem. Maßstab: b, d, 10µm; a, c, 100µm. a, b, c, d sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

Unterblattbereiches ist jener, der zur Achsenunterseite hin orientiert ist, besonders aktiv (Hypotonie der Achse) und inkorporiert quer über die Adaxialseite der Plusblatt-Anlage meristematisches Gewebe, bis er mit dem zur Achsenoberseite hin orientierten freien Rand fusioniert. Die Tatsache, dass die adaxiale Seite des Plusblatt-Primordiums noch meristematisch ist, während auf der Abaxialseite die Histogenese (Medianushaare) schon weiter fortgeschritten ist, zeigt, wie sehr die Abaxialseite der Adaxialseite bezüglich der histogenetischen Ausdifferenzierung vorseilt. Diese beträchtliche Asymmetrie ergibt sich bereits durch die Lage des Blattprimordiums, das die Polarität der Mutterachse enthält (histogenetische Zone des Vegetationskegels bzw. Urmeristem des Sprossvegetationspunktes) (Hagemann 1970).

In der Abb. 22 f ist zwischen dem Randmeristem des Oberblattes und jenem der Medianstipel noch eine deutliche Kontinuität zu erkennen (Abb. 29 b), die während der Weiterentwicklung der Blattanlage immer geringer wird. MAGIN (1982) nimmt für *Pellionia* ein übergreifendes der Medianstipel-Inkorporation auch auf die Dorsalseite der Plusblatt-Anlage an. Abb. 22 f lässt hingegen eindeutig erkennen, dass sich die Medianstipel-Anlage nicht aktiv auf die Dorsalseite der Blattanlage ausdehnt. In der Abb. 23 ist die Meristeminkorporation der Medianstipel weitgehend abgeschlossen (Abb. 29 d); ab diesem Zeitpunkt lässt sich ihre gänzlich eigenständige Größenzunahme und Ausdehnung beobachten. Die zur Achsenunterseite hin orientierte Hälfte der Medianstipel lässt in Form von Drüsenhaaren erkennen, dass die histogenetische Differenzierung bereits weiter fortgeschritten ist als auf der zur Achsenoberseite hin gerichteten Hälfte. Die Haare sind an der Stelle positioniert, wo in späterer Folge einer der beiden markanten Kiele der Medianstipel zu finden ist. Abb. 24 zeigt an der Anlage der Medianstipel zwei besonders aktive Zonen: es sind die Bereiche, die sich zu den zwei Kielen

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

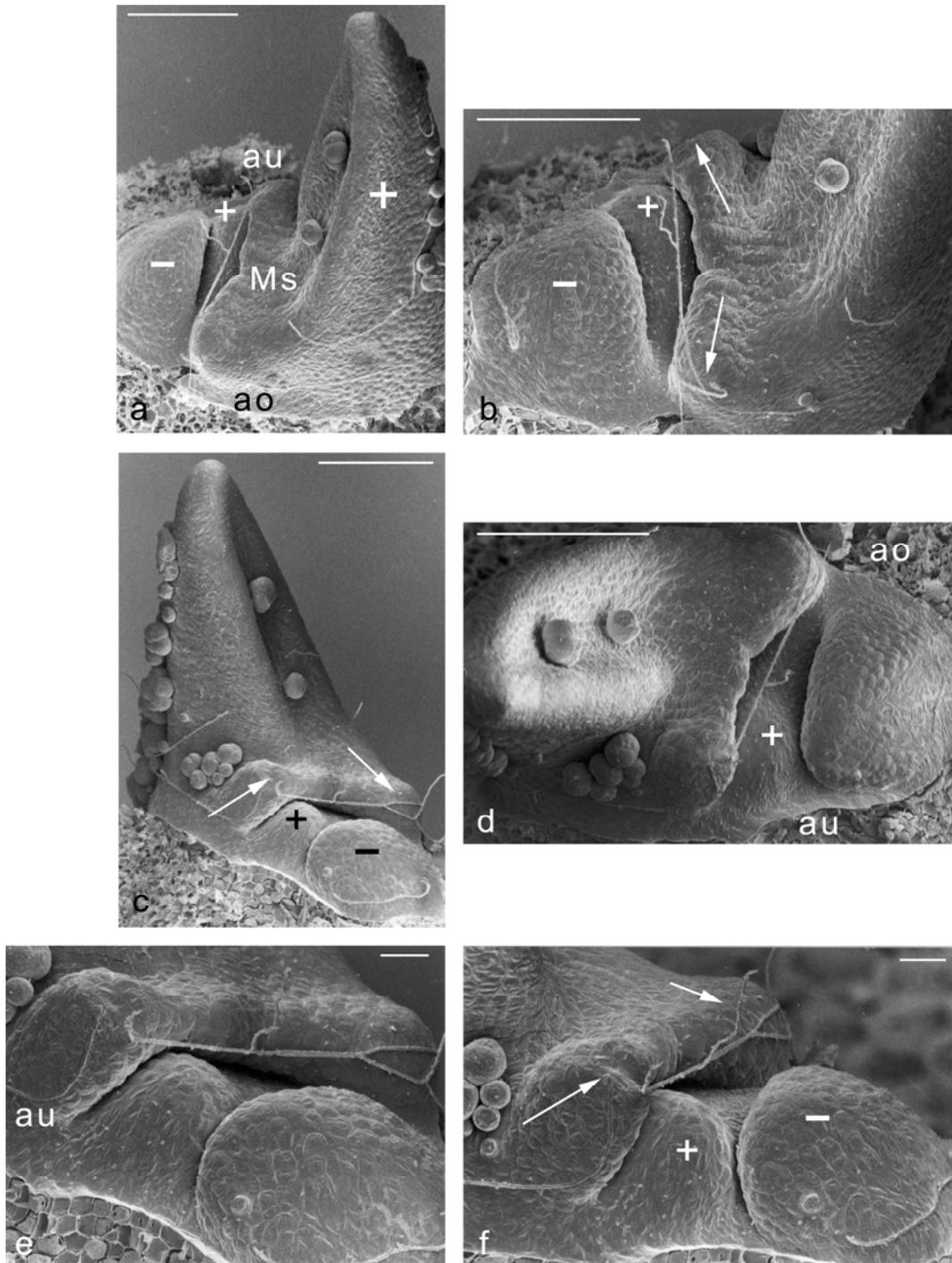


Abbildung 24: Junge Plusblatt-Anlage, histogenetische Differenzierung des älteren Plusblattes. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipel, Pfeil: prospektive Kiele der Medianstipel, ao achsenoberseitig, au achsenunterseitig. Maßstab: e, f, 10µm; a, b, c, d, 100µm. a, b, c, d, e, f sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

der adulten Medianstipel entwickeln, in denen jeweils ein Leitgefäß verläuft. Der zweite Kiel der Medianstipel zeigt, dass doch auch das achsenoberseitige freie Ende des Unterblatt-Randmeristems nach der Fusion aktiviert wird und eben diesen achsenoberseitigen Kiel ausbildet.

J. M. TSCHENETT

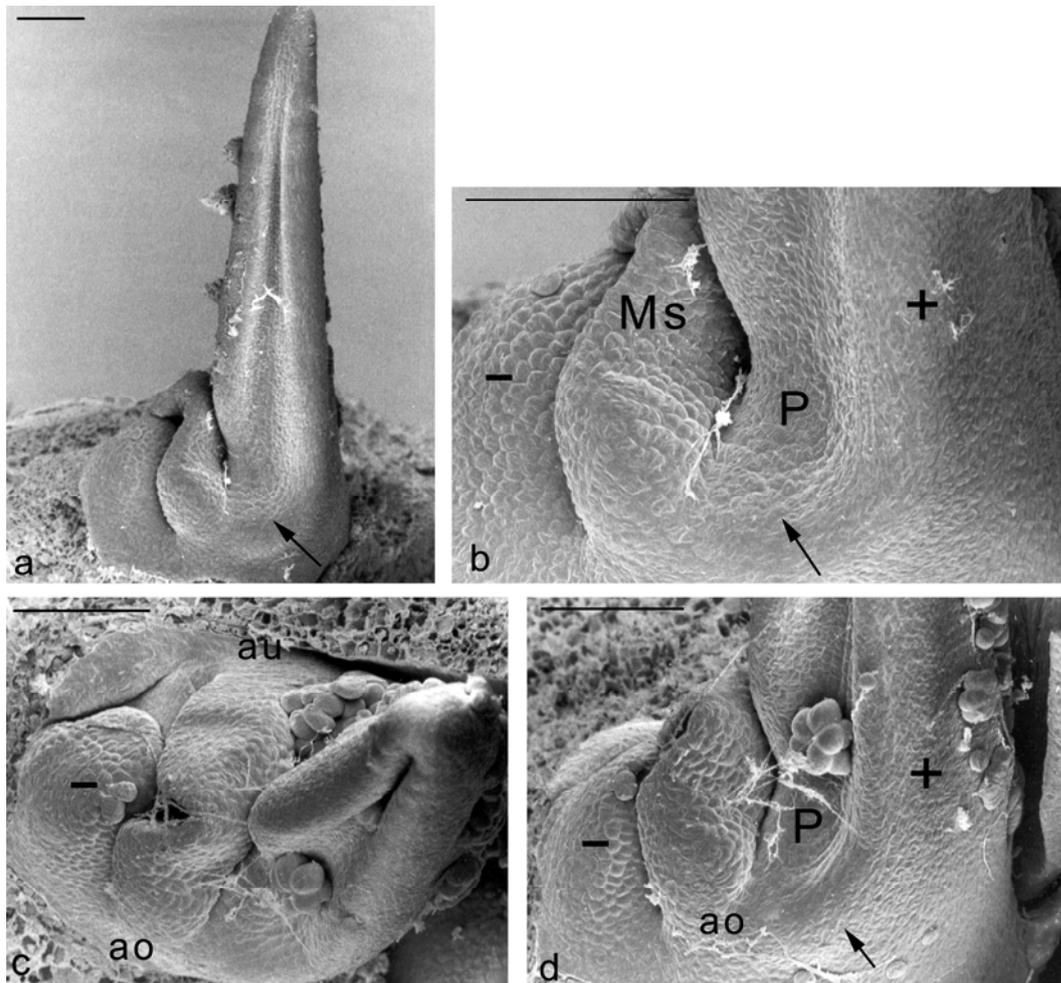


Abbildung 25: Verlauf der Meristeminkorporation, Petiolus. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipfel, P Blattstiel, ao achsenoberseitig, au achsenunterseitig, Pfeil: Strecke der Inkorporation meristematischen Gewebes durch das achsenoberseitige Randmeristemende. Maßstab: a, b, c, d, 100µm. a, b, / c, d sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

Die adulte Medianstipfel ist etwas asymmetrisch und hat nur eine Spitze; sie besitzt ein ventrales und ein dorsales Gefäß, die in den besagten Kielen verlaufen. Dabei ist immer das dorsale Gefäß das kürzere und zieht nicht ganz in die Blattspitze hinein, was Abb. 6, c–e deutlich erkennen lässt. Die Medianstipfel überdeckt in der Abb. 25 das Minusblatt, womit diese beiden Organe bereits die Funktion des Schutzes für die jüngeren Anlagen übernehmen. Abb. 27, c–e zeigt, wie gut der Schutz, den Medianstipfel und Minusblatt (heruntergeklappt) den jüngeren sich entwickelnden Organen bieten. An der jüngeren Medianstipfel zeigt sich auch besonders schön die erste Behaarung des jungen, zur Achsenoberseite hin gerichteten Kiels (Abb. 27, e und g).

Das Oberblatt macht unabhängig von der Medianstipfel eine völlig andere Entwicklung durch: Zur gleichen Zeit, wie die Inkorporation der Medianstipfel über die Adaxialseite des Plusblattes weiter schreitet, macht sich im Oberblattbereich eine ‚Drehung‘ bemerkbar (Abb. 22 d, 29 c). Das zur Achsenunterseite orientierte Randmeristem dehnt sich nicht flächig aus, sondern ‚wandert‘ in seiner Gesamtheit als Vegetationslinie quer über die Adaxialseite der Blattanlage

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

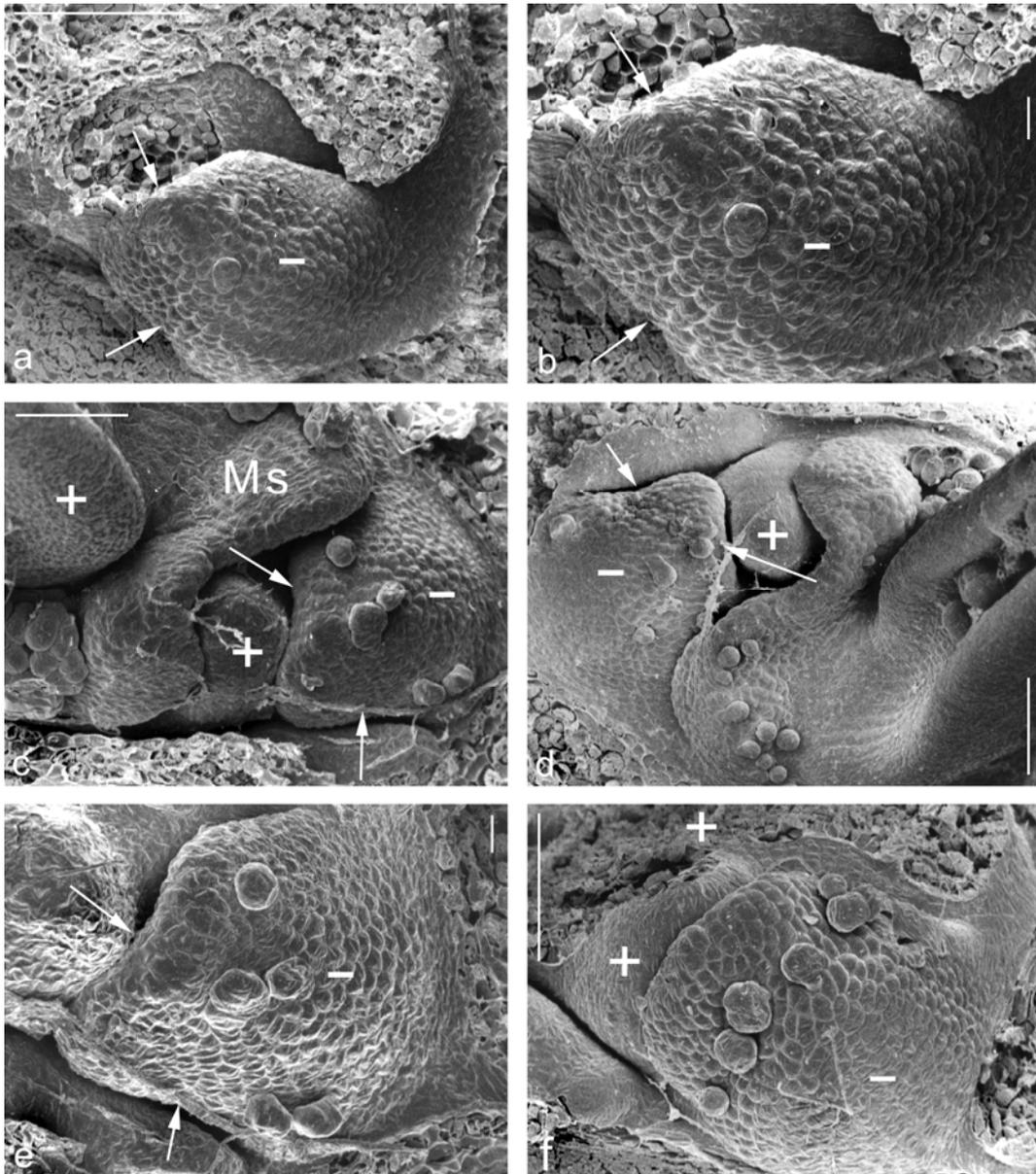


Abbildung 26: Differenzierung des Minusblattes in spreiten-, stiel- und unterblattartigen Teil. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipel, Pfeil: Bereich des prospektiven Blattstiels. Maßstab: b, e, 10 μ m; a, c, d, f, 100 μ m. a, b sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

(Abb. 23, 24, 29 d) bis etwa in die Mitte der Medianstipel. Das achsenoberseitige Randmeristem macht diese ‚Drehung‘ in eher passiver Weise mit. Durch diese aktiven Wachstumsvorgänge des Oberblattes, die durchaus noch der primären Morphogenese zuzurechnen sind, wird die Spreitenoberseite zur Achsenoberseite hin orientiert (Bildung einer einheitlichen Assimilationsfläche, vgl. unten). Andererseits wird klar ersichtlich, dass es sich beim Übergreifen der Medianstipel auf die Plusblatt-Dorsalseite nur um eine relative Verlagerung handelt, die durch die aktiven Prozesse im Oberblattbereich hervorgerufen wird. In den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von MAGIN (1982) spricht nichts dagegen, dass es sich bei der Plusblatt-Entwicklung von *Pellionia* ebenfalls nur um eine scheinbare Verlagerung der

J. M. TSCHENETT

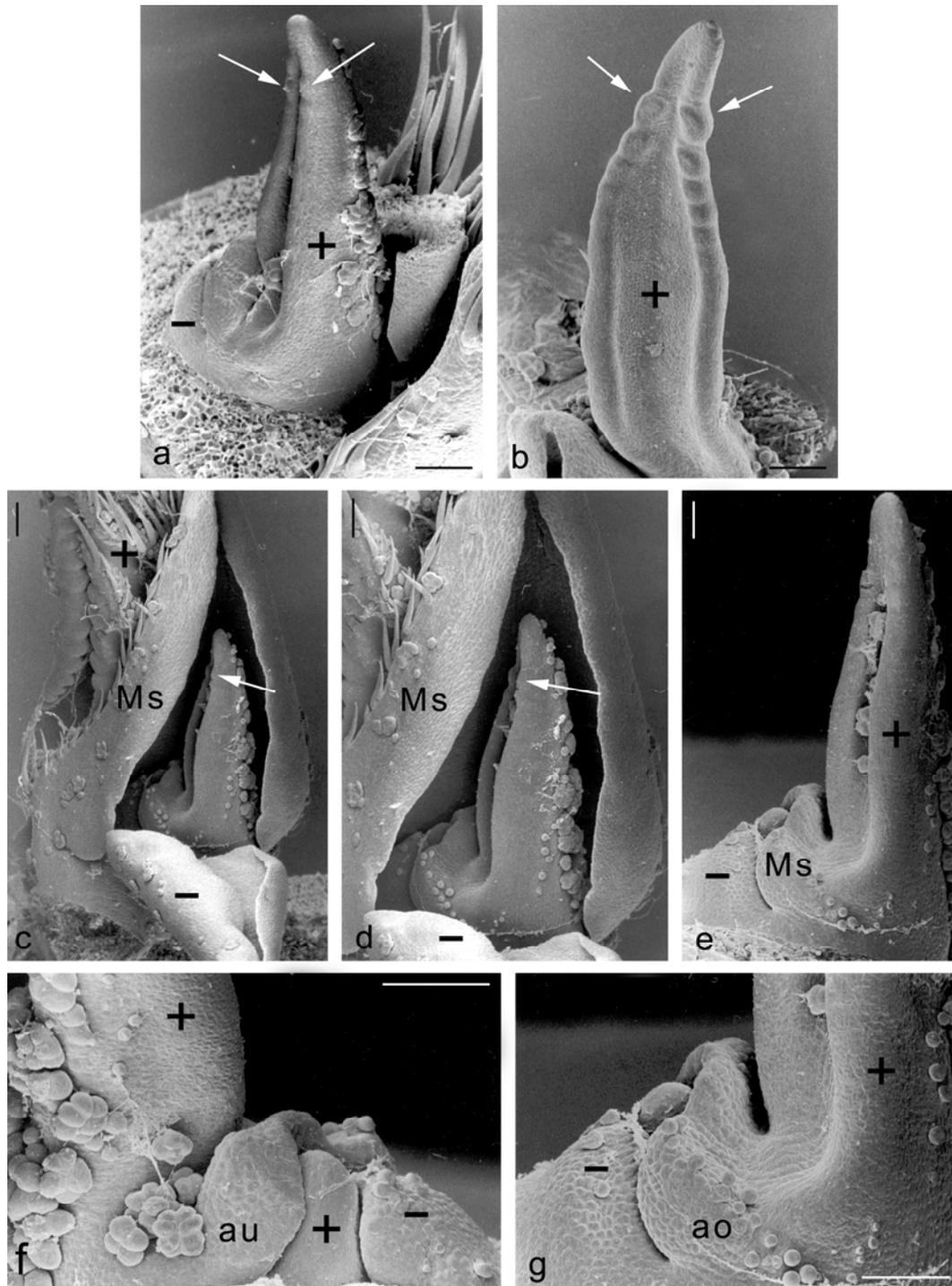


Abbildung 27: Randfraktionierung des Plusblattes, Schutzfunktion von Medianstipel und Minusblatt. + Plusblatt, - Minusblatt, Ms Medianstipel, ao achsenoberseitig, au achsenunterseitig, Pfeil: Fraktionierung des urmeristematischen Blattrandes. Maßstab: a, b, c, d, e, f, g 100µm. c, d, e, f, g sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

Medianstipel auf die Plusblatt-Dorsalseite handelt. In Abb. 24 hat das Plusblatt seine ‚Drehung‘ noch nicht ganz abgeschlossen. Auf der adaxialen Seite der Spreite setzt die Histogenese

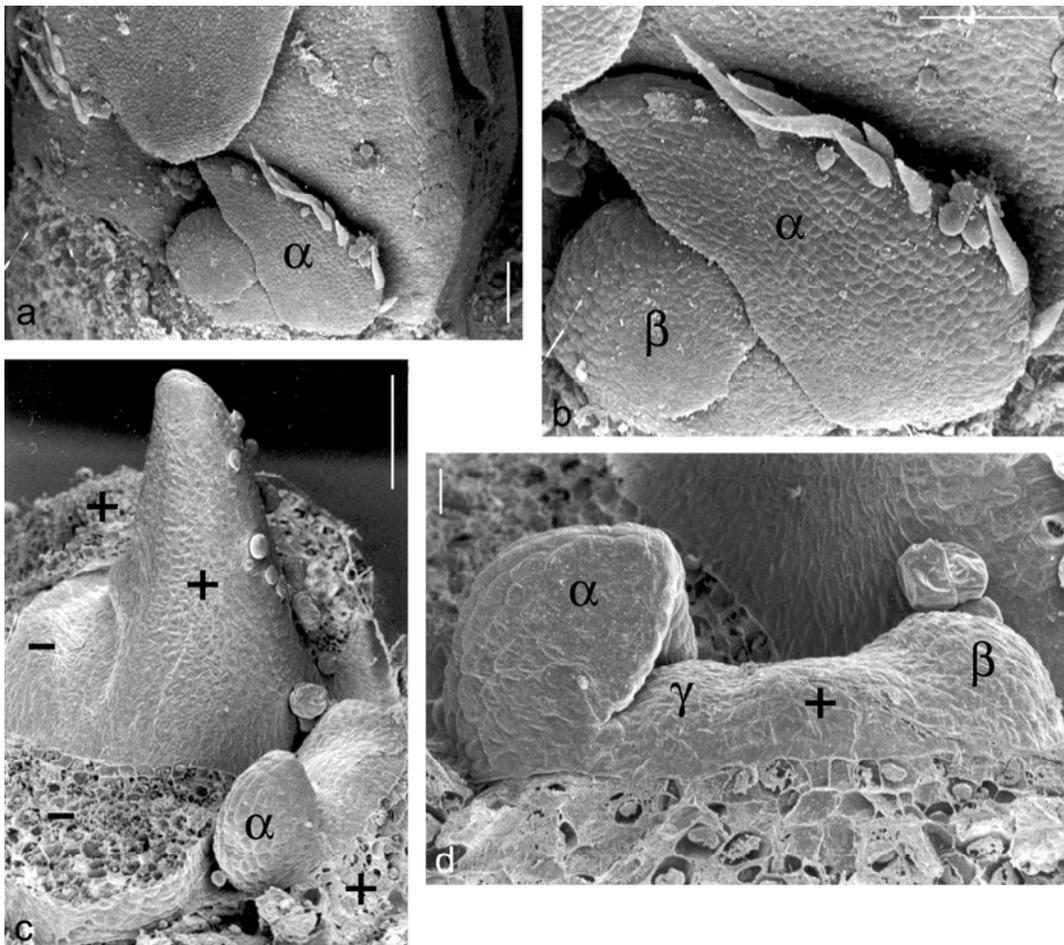
Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Abbildung 28: Achselsproßanlage. α , β , γ Vorblätter, + Plusblatt, - Minusblatt. Maßstab: d, 10 μ m; a, b, c, 100 μ m. a, b / c, d sind jeweils verschiedene Ansichten desselben Objektes.

ein, was die ersten Haare belegen. In Abb. 25, a–d sind die beschriebenen Wachstumsprozesse des Plusblattes nun weitgehend abgeschlossen. Man erkennt noch den ‚Weg‘, den das zur Achsenoberseite hin orientierte Randmeristem, Gewebe inkorporierend, zurückgelegt hat. Abb. 29 fasst schematisch die komplizierten Wachstumsprozesse der Differenzierung der Plusblätter zusammen. Jetzt gibt sich auch, besonders auf der ursprünglich zur Achsenunterseite hin orientierten Plusblatthälfte, der Blattstiel zu erkennen (Abb. 25, a–d). Dort scheint also das interkalare Wachstum früher einzusetzen und massiver zu sein, da auf der ursprünglich zur Achsenoberseite hin orientierten Plusblatthälfte auch im adulten Zustand die Blattspreite weiter basipetal ausgedehnt ist. Der Blattstiel bleibt insgesamt, wie schon zu Beginn erwähnt, äußerst kurz. Abb. 27, a–d zeigt einen weiteren Entwicklungsschritt des Plusblattes: Der noch urmeristematische Blattrand beginnt sich zu fraktionieren, wobei die Bildung der Randserratur in basipetaler Richtung fortschreitet.

In Abb. 23 erkennt man, etwas von der jungen Medianstipel bedeckt, eine leichte Erhebung, die als erstes Zeichen des Auftretens eines nächsten Plusblatt-Primordiums zu deuten ist. Abb. 24 lässt die Anlage eines jüngeren Plusblattes bereits sehr deutlich erkennen, auch wenn sie z.T. von der ventralen Hälfte der Medianstipel des älteren Plusblattes bedeckt ist.

Entwicklung des Minusblattes

Abb. 21, c–d zeigt die Ausgliederung des Minusblatt-Primordiums. In diesem Stadium ist die Plusblatt-Anlage etwa 0,4 mm lang. Das Minusblatt-Primordium ist deutlich kleiner als jenes des Plusblattes, was sich auch weiterhin verfolgen lässt. In der Abb. 23 ist das Primordium des Minusblattes noch weitgehend undifferenziert. Auch in Abb. 24 hat sich an der Minusblatt-Anlage, von der Größenzunahme abgesehen, nichts geändert. In Abb. 25 und 26 zeigen sich auf der Abaxialseite des Minusblattes als Zeichen histogenetischer Differenzierung einige Haare. In diesem Alter lassen die jungen Minusblätter öfters eine gewisse Differenzierung in Spreiten-, Stiel- und Unterblattanlage erkennen (Abb. 26, a–e). Allerdings erlischt bereits in diesem frühen Stadium die Tätigkeit des Randmeristems im Spreiten- und Stielbereich, also von der Spitze her. Manchmal setzt allerdings noch vor dieser Differenzierung der Minusblatt-Anlage die Histogenese ein (Abb. 26 f). Somit dürfte das adulte Minusblatt beinahe ausschließlich aus dem Unterblattanteil bestehen, oder es ist als ganzes, völlig ungliedertes Blattorgan zu betrachten.

Entwicklung des Achselsprosses

Abb. 28, a–b zeigt die junge Anlage eines Achselsprosses. Das zur Achsenoberseite hin orientierte α -Vorblatt ist in seiner histogenetischen Differenzierung bereits weit vorgeschritten (Haare). Auf der Abb. 28, c–d ist in der Achsel des dritten Plusblattes die sehr junge Anlage des Achselsprosses zu erkennen. Auf der Abb. 28 d lassen sich außer den Primordien des α - und β -Vorblattes auch bereits die primordialen ‚Höcker‘, die sich zum γ -Vorblatt und dem ersten Plusblatt des Achselsprosses entwickeln, unterscheiden.

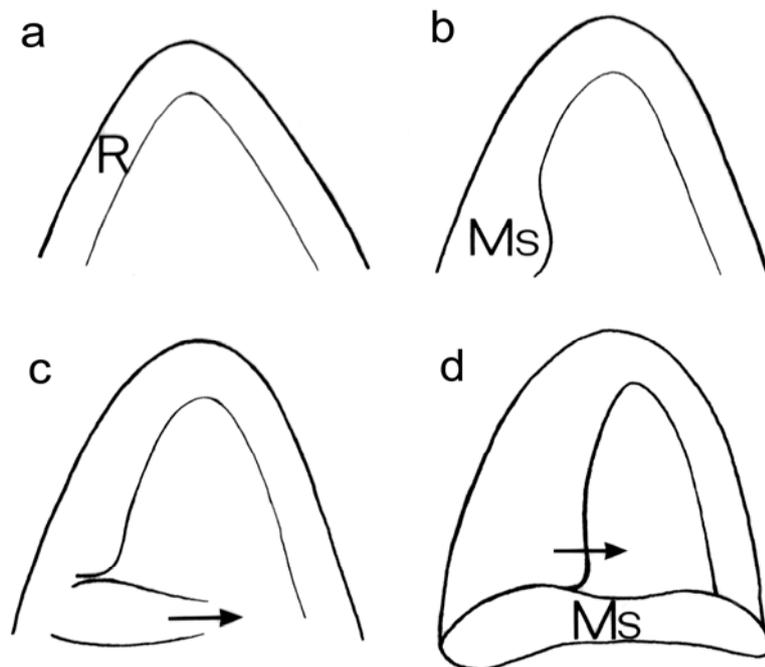


Abbildung 29: Plusblatt; schematische Darstellung der Wachstumsvorgänge von Medianstipel und Oberblatt. a ungliedertes Randmeristem (R); b abgliederung einer basalen Ausbuchtung: Ausgangspunkt für die Meristeminkorporation der Medianstipel; c Erlöschen der Aktivität des Randmeristems im Bereich des prospektiven Stiels, Meristeminkorporation der Medianstipel (Pfeil); junge Medianstipel-Anlage; das zur Achsenunterseite orientierte Randmeristem des Oberblattes ‚wandert‘ quer über die Adaxialseite der Oberblattanlage (Pfeil).

Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse erlauben es nun zu überprüfen, inwieweit der Spross- und Blattbau von *Elatostema reticulatum* dem Typus der Acanthaceen-Anisophyllie zugeordnet werden kann (WEBER 1976, DENGLER & DONNELLY 1983a, 1983b). In diesem Zusammenhang sind folgende Merkmalskomplexe, die auch den Ergebnissen vergleichbarer Arbeiten (MAGIN 1982, MUELLER & DENGLER 1984, DENGLER & DONNELLY 1987) gegenübergestellt werden sollen, von Bedeutung:

- Dorsiventralität der Achse,
- Blattstellung, -größe und -symmetrie,
- Quantitative Erfassung des Blattwachstums,
- Leitbündelverlauf in der Achse,
- Prokambiumdifferenzierung,
- Organisation der Achselsprosse unter dem Einfluss der Anisophyllie,
- Ontogenese der Plus- und Minusblätter.

Dorsiventralität der Achse

Die hypotone Förderung der dorsiventralen Achse ist am auffälligsten durch die Position der Plusblätter im gefördertem Sektor belegt. Die Blattanlagen werden nicht exakt simultan abgegliedert, sondern das Minusblatt tritt etwas später als das Plusblatt in Erscheinung (Abb. 21). Die Blätter eines Paares unterscheiden sich entwicklungsgeschichtlich somit bereits vom primordialen Stadium an, was deutlich zeigt, dass es sich bei *Elatostema reticulatum* um konstitutive und nicht um induzierte Anisophyllie handelt. Für die Förderung der Achsenunterseite spricht außerdem noch die Verteilung der Leitelemente: auf der Ventralseite sind mehr und zusätzlich die größeren Gefäße zu finden als auf der Dorsalseite. In beiden Punkten stimmt *Elatostema reticulatum* mit den Beobachtungen an *Pellionia* (DENGLER & DONNELLY 1987) überein.

Blattstellung, -größe und -symmetrie

Die adulten Blätter eines Paares schließen bei *Elatostema reticulatum* einen Winkel von $\pm 145^\circ$ ein. Sie sind diagonal-dekussiert angeordnet, wobei die Blätter der beiden achsenoberseitigen Orthostichen im Vergleich zu jenen der achsenunterseitigen Orthostichen geradezu winzig sind (Abb. 2). Auch *Pellionia* zeigt diagonal-dekussierte Blattstellung und einen sehr deutlichen Größenunterschied zwischen den Organen eines Blattpaares. Also stimmen in diesen Punkten sowohl *Elatostema reticulatum* als auch *Pellionia* mit den Verhältnissen, wie sie beim Acanthaceen-Typ der Anisophyllie gefordert werden, überein.

In der Folge wird zusammengefasst, wie es sich mit dem Förderungssinn der einzelnen Blattorgane verhält: die größere Spreitenhälfte des Plusblattes ist zur Achsenoberseite, d.h. zur Minusseite hin orientiert. Allerdings ist der sowieso sehr kurze Blattstiel beinahe nur auf der ursprünglich zur Achsenunterseite hin orientierten Seite vorhanden; dort scheint also das interkalare Wachstum stärker zu sein. Das Stiel-Dickenwachstum weist hingegen wieder die entgegen gesetzte Förderung auf. Während auch die Messungen belegen, dass bei *Elatostema reticulatum* die Plushälfte des Plusblattes immer zur Achsenoberseite (Minusseite) hin gerichtet ist, scheint dies bei *Pellionia* nicht ausnahmslos der Fall zu sein. MAGIN (1982) beobachtet an ungefähr einem Viertel der ausplanimetrierten Spreiten das umgekehrte Förderungsverhalten.

Was die Medianstipel des Plusblattes anbelangt, so lässt sich bei *Elatostema reticulatum* flächenmäßig kein deutlicher Unterschied zwischen achsenoberseitiger und achsenunterseitiger Hälfte erkennen. Die Hypotonie der Achse macht sich anderweitig aber stark bemerkbar: die Entstehung der Medianstipel nimmt vom achsenunterseitigen freien Ende des Blatt-Randmeristems ihren Anfang, während das achsenoberseitige freie Randmeristemende passiv ist (Abb. 21, 22). Dass die achsenunterseitige Hälfte gefördert ist, zeigt sich auch in der histogenetischen Differenzierung: äußerlich durch die am prospektiven achsenunterseitigen Medianstipelkiel bedeutend früher auftretenden Haare (Abb. 23), anatomisch durch das auf dieser Seite früher angelegte Gefäß. Im ausgewachsenen Zustand ist dieser achsenunterseitige Kiel stärker behaart, außerdem zieht sein Gefäß weiter in die Spitze hinein als das Gefäß der achsenoberseitigen Hälfte (Abb. 6). Bei den Plusblatt-Medianstipeln von *Pellionia* verhält es sich mit dem Förderungssinn folgendermaßen: die zur Achsenunterseite (Plusseite) orientierte Hälfte ist größer, außerdem ist der einzige ausgebildete Nerv ebenfalls dorthin orientiert.

Bei dem im Vergleich zum Plusblatt winzigen Minusblatt von *Elatostema reticulatum* ist die zur Achsenoberseite hin weisende Hälfte wieder etwas größer als die andere (negative Korrelation). Dieses Blattorgan ist dem Dorsiventralitätsgradienten allerdings bei weitem nicht so stark ausgesetzt wie das \pm flankenständige Plusblatt, da es ja beinahe zur Gänze auf der Achsenoberseite liegt. Bei *Pellionia* gibt es, wie schon erwähnt, auch beim Dorsalblatt noch einen winzigen Oberblattrest (Abb. 7), welcher sich laut MAGIN der geförderten Sprossunterseite zuneigen soll. Die Randmeristeminkorporation, die zur dazugehörigen Medianstipel führt, verläuft, Beobachtungen von MAGIN zufolge, von beiden Seiten ausgehend, \pm symmetrisch. Laut MUELLER & DENGLER (1984) nimmt die Medianstipel des Dorsalblattes von der dorsalen Seite dieses Blattprimordiums ihren Ausgang. Mir scheinen beide Varianten der Inkorporation möglich, je nachdem wie stark die Dorsalblätter der Polarität zwischen Achsenober- und Achsenunterseite ausgesetzt sind. Bei der dorsalen Medianstipel von *Pellionia* ist die zur Achsenunterseite orientierte Hälfte größer als die zur Achsenoberseite gerichtete. Allerdings ist die Innervation durch entgegen gesetztes Förderungsverhalten charakterisiert: von den zwei möglichen bleibt immer das achsenoberseitige Gefäß erhalten, während das achsenunterseitige zumeist völlig reduziert ist.

Abbildung 2 fasst den Komplex Blattgröße und -asymmetrie einschließlich der Blattstellung schematisch zusammen. Das Schema ist auf die adulte Situation der Pflanze bezogen, wo jeweils ein Plus- und ein Minusblatt an einem Knoten sitzen. Die ontogenetischen Untersuchungen erlauben nämlich keine eindeutige Aussage darüber, ob es sich tatsächlich um die Blätter eines Knotens handelt, da die beiden Organe am Vegetationspunkt nicht simultan, sondern zeitlich leicht verschoben ausgegliedert werden (das Minusblatt etwas später als das Plusblatt).

Während also die Korrelation von Achsen- und Blattsymmetrie für die Plusblattspreite und das Minusblatt negativ ist, ist sie für die Plusblatt-Medianstipel positiv. Da auch bei *Pellionia* nicht alle Subsysteme der Blätter dem Korrelationsmuster der Acanthaceen-Anisophyllie entsprechen, ist MAGIN (1982) der Meinung, dass diese Gattung „durch das grobe Raster von nur zwei Anisophyllie-Typen nicht erfasst werden kann.“

In diesem Zusammenhang ist es sinnvoll zu berücksichtigen, dass sich auch innerhalb der Familie der Acanthaceen die Förderung zweier Orthostichen in verschiedenster Weise äußern kann (WEBER 1975, 1977). DANERT (1953) schreibt daher: „Die Orthostichenförderung ist in

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

der Familie ein Grundcharakter, der bei den einzelnen Arten wie die Variationen eines Grundthemas verwirklicht ist.“ Die Sektorialförderung kann sich in der vegetativen Region nicht nur in der Blattgröße (Anisophyllie), sondern auch in der Ausbildung der Seitensprosse äußern. Dabei können die Unterschiede bei letzteren sowohl qualitativer (vegetativer bzw. reproduktiver Spross) als auch quantitativer Natur sein. In der reproduktiven Region macht sich die Förderung entweder in der Anlage der Blüten (nur in den geförderten Orthostichen) oder in der Aufblühfolge bemerkbar.

Daher spricht eigentlich nichts dagegen, *Elatostema reticulatum* und *Pellionia* und wohl auch anisophylle Vertreter anderer Pflanzenfamilien dem Typ der Acanthaceen-Anisophyllie zuzuordnen und die jeweils spezielle Ausprägung des Merkmalskomplexes ebenfalls als eine ‚Variation des Grundthemas‘ zu betrachten.

Da die Acanthaceen keine Stipeln besitzen, gibt es ja von vorneherein keine Möglichkeit des direkten Vergleiches mit den Medianstipeln von *Elatostema reticulatum* und *Pellionia*.

Quantitative Erfassung des Blattwachstums

Die vorliegenden Messergebnisse dienen dazu, eine quantitative Aussage über den Grad der Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum* und somit auch die Unterschiede in den Entwicklungsgängen von Plus- und Minusblättern zu verdeutlichen.

Die Angaben über Blattlänge, -breite und -fläche sagen im Prinzip das gleiche aus: der Größenunterschied zwischen Plusblatt und Minusblatt, bereits an den Primordien feststellbar, steigert sich bis zum Erreichen der maximalen Ausdehnung der beiden Organe. Während die Plusblätter im Bereich des 7. bis 8. Knotens ihr Wachstum einstellen, geschieht dies bei den Minusblättern im Bereich des 6. bis 7. (9.) Knotens. Die Wachstumsdauer der beiden Blätter unterscheidet sich also nicht sehr stark, was dafür spricht, dass das Minusblatt auch ein ganzes, dem Plusblatt homologes Blatt ist. Bis zu diesem Zeitpunkt zeigt der Entwicklungsgang der beiden Organe einen exponentiellen Verlauf. Stellt man nun die Frage, wodurch sich dann der extreme Größenunterschied in jedem Blattpaar ergibt, so erkennt man, dass sich die Plusblätter, nachdem sie aus der Knospe frei geworden sind, geradezu explosionsartig ausdehnen. Während bis zu diesem Zeitpunkt (im Bereich des 4. Knotens) die Minusblätter sogar ein etwas rascheres Wachstum als die Plusblätter erkennen lassen, können sie, in Ermangelung einer Blattspreite diese extreme Vergrößerung nicht mitmachen. MUELLER & DENGLER (1984) zeigen für die Blätter von *Pellionia daveauana* ein ähnliches Entwicklungsmuster: während die Ventralblätter erst im Bereich des 7. bis 8. Knotens ihr Wachstum einstellen, geschieht dies im Falle der Dorsalblätter bereits am 3. oder 4. Knoten. Allerdings muss erwähnt werden, dass sich die letzten Angaben auf den bei *Pellionia* vorhandenen Oberblattrest des Dorsalblattes beziehen. Die Medianstipeln sowohl des Dorsal- als auch des Ventralblattes wachsen bei *Pellionia* bis zum 5. oder 6. Knoten. Diese Beobachtung stimmt auch mit den Ergebnissen über das Wachstum der Plusblatt-Medianstipel von *Elatostema reticulatum* überein. Obwohl die Übereinstimmung im Entwicklungsgang von Plusblatt-Medianstipel und Minusblatt sehr groß ist, bringt der Unterschied in den Flächenwerten dieser beiden Organe (Minusblatt etwas größer) die Eigenständigkeit des Minusblattes (als reduziertes, im Prinzip ganzes Blatt) im Gegensatz zur Medianstipel (als Teil des Plusblattes) zum Ausdruck.

Leitbündelverlauf in der Achse

Beobachtungen zum Gefäßverlauf verwandter isophyller und anisophyller Arten sind durchwegs jüngeren Datums (DENGLER, RITLAND & DONNELLY 1989). Besonders die Arbeitsgruppe um Dengler hat verschiedene Arbeiten auch über Urticaceen vorzuweisen, die einen Vergleich mit den vorliegenden Studien ermöglichen. Aus der Arbeit „Comparison of shoot vascular organisation in isophyllous *Pilea cadieri* and anisophyllous *Pellionia daveauana* species of the Urticaceae“ (DENGLER & DONNELLY 1987) geht hervor, dass das Gefäßsystem von *Pilea cadieri* (isophyll-dekussiert beblättert) eine gerade Anzahl von Gefäßsympodien aufweist und ‚geschlossen‘ ist. Letzteres bedeutet, dass jede durch den Blattaustritt eines Gefäßes bedingte ‚Öffnung‘ im System durch die Verschmelzung der Verzweigungen zweier benachbarter Gefäße wieder ‚geschlossen‘ wird. Dagegen spiegeln sich im Gefäßsystem sowohl von *Pellionia daveauana* als auch von *Elatostema reticulatum* (Abb. 14) die extreme Anisophylie und Dorsiventralität der Achse wieder!

Beide Pflanzen besitzen eine ungerade Grundanzahl an Gefäßen (*Elatostema* 11). Außerdem ist das System nur zum Teil geschlossen: bei *Elatostema reticulatum* gibt es immer nur zwischen den dorsalen Lateralbündeln der Plusblätter Verbindungen, und auch bei *Pellionia* ist im Prinzip dasselbe Muster zu finden (VDL2). Beide Arten stimmen außerdem dahingehend überein, dass ihre Plusblätter von 4 Gefäßbündeln und die winzigen Minusblätter nur von einem Gefäß innerviert sind. Sogar die Herkunft des Dorsalmedianus deckt sich: er ist ein kleiner Strang eines Gefäßes, das im nächsten Knoten am Aufbau des dorsalen Lateralbündels bzw. VDL2 beteiligt ist. Da bei *Pellionia* außer der Medianstipel auch noch ein Oberblattrest vorhanden ist, zweigt vom Dorsalmedianus ein zartes Gefäß in dorsale Richtung zur Versorgung der Medianstipel ab. Diese Darstellung DENGLERS deckt sich mit den Ergebnissen MAGINS (1982), dass von zwei beobachteten immer das zur Achsenunterseite weisende Medianstipelgefäß zur Reduktion neigt. Da die Plusblattmedianstipel von *Pellionia daveauana* nur ein Gefäß besitzt (es ist laut MAGIN der geförderten Achsenunterseite zugewandt), zweigt DENGLERS Studien zufolge auch nur vom VVL ein Strang in ventrale Richtung zur Medianstipel hin ab. Diese Beobachtung deckt sich ebenfalls mit der von *Elatostema reticulatum*, dass sich vom ventralen Lateralbündel ein zarter Strang in ventrale Richtung zur Medianstipel erstreckt. Das bei der Medianstipel von *Elatostema reticulatum* auch achsenoberseitig vorhandene Gefäß stammt vom dorsalen Lateralbündel und findet bei *Pellionia daveauana* naturgemäß kein Gegenstück. Während es bei *Pilea* auch die Hauptgefäße begleitende Hilfsbündel gibt, fehlen diese sowohl bei *Pellionia* als auch bei *Elatostema reticulatum*. Bei *Pilea* sind weder zwischen den drei Gefäßen, die ein Blatt versorgen (ein medianes, zwei laterale), noch zwischen den Gefäßen eines Blattpaares Größenunterschiede festzustellen, während es bei *Pellionia* sehr wohl Differenzen gibt: DENGLER & DONNELLY (1987) weisen darauf hin, dass die VDL2-Bündel etwas kleiner sind als die VM, VVL und VDL1. Obwohl die Gefäßschnittflächen für *Elatostema reticulatum* nicht ausplanimetriert wurden, kann festgehalten werden, dass auch bei dieser Art die Tendenz besteht, dass das dorsale Lateralbündel etwas zarter als die übrigen drei, das Plusblatt versorgenden Leitbündel ist. Sowohl auf *Pellionia* als auch auf *Elatostema* trifft die Tatsache zu, dass der Größenunterschied zwischen den Gefäßen des Plusblattes und jenem des Minusblattes geradezu extrem ist.

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

Prokambiumdifferenzierung

Die Unterschiede zwischen Plus- und Minusblatt machen sich bereits im Zeitpunkt der Prokambiumdifferenzierung bemerkbar: während in der Basis des Plusblattprimordiums auf der Ventralseite sowohl der Blattspreite als auch der Medianstipel eine Zone späteren Leitgewebes vorliegen, zeigt sich im Minusblatt noch kein ‚Gefäßansatz‘. Erst ungefähr 70µm tiefer findet man auch im Minusblatt einen Bereich, der sich später zu einem Gefäß ausdifferenziert (Abb. 15). DENGLER & DONNELLY (1987) konnten das im Prinzip gleiche Muster feststellen; sie treffen 150–200µm unter dem Primordium auf die ersten Fasern des Dorsalmedianus. Bei *Pilea* hingegen entwickelt sich das Prokambium in den Blattprimordien eines Paares gleichzeitig. Die Tatsache, dass die Gefäßsysteme der anisophyllen *Pentadenia orientandina* und der isophyllen *Pentadenia crassicaulis* (MORGAN & DENGLER 1988) sich nicht unterscheiden, ist sehr interessant und spricht dafür, dass die anisophylle Beblätterung von *Pentadenia orientandina* induziert und nicht konstitutiv ist, wie bei *Pellionia* und *Elatostema*.

All die äußeren und inneren Unterschiede zwischen Plus- und Minusblättern lassen an eine intensive Interaktion zwischen Blattprimordien und ‚Prokambiumfront‘ denken. Der vom ersten Augenblick an feststellbare Größenunterschied zwischen Plusblatt- und Minusblattprimordium könnte Ausdruck der unterschiedlichen Nährstoff- und Hormonkonzentration sein, die von den sich entwickelnden Prokambiumsträngen akropetal diffundieren. Allerdings wäre es auch denkbar, dass der Größenunterschied der Blattprimordien die Prokambiumentwicklung und mithin die Anzahl, Größe und Anordnung der Gefäßbündel beeinflusst. Für die letztgenannte Möglichkeit sprechen die Untersuchungen von ALONI (1987), der feststellt, dass sich entwickelnde Blätter ein wichtiger Auxinlieferant sind und basipetal transportiertes Auxin essentiell für die Xylemdifferenzierung ist. Somit ist also wieder die bereits alte Frage aufgetaucht, ob die Blattspurstränge vor oder nach den dazugehörigen Blattprimordien entstehen. Die vorliegende Arbeit kann zu ihrer Lösung allerdings nichts beitragen, es kann nur so viel gesagt werden, dass zwischen den jungen Blattanlagen und den Prokambiumsträngen ein intensiver Zusammenhang besteht. Die Arbeitshypothese, die HAGEMANN in seinen ‚Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter‘ (1970) aufstellt, erscheint sehr einleuchtend: sie geht davon aus, dass wachstumsaktive Meristeme eine Stoffzufuhr induzieren. Aufgrund des Bestrebens, die kürzeste Verbindung zwischen Quelle (bereits bestehende Gefäße) und Bestimmungsort herzustellen, wird die Prokambiumdifferenzierung ausgelöst. Da die Blattprimordien die wachstumsaktivsten Zonen am Sprossvegetationspunkt sind, kommen sie also für die Determination des Prokambiums in Betracht. Allerdings „...erscheint es möglich, dass schon unter den hochaktiven Flankenmeristenzonen – in den prospektiven Blattanlagen, also vor Beginn der Blattausgliederung – Prokambiumstränge angelegt werden, die späterhin als Blattspurstränge erscheinen. Das heißt aber, dass sich die Beobachtung von Blattspursträngen vor der Ausgliederung der zugehörigen Blätter durchaus unserer Gesamtkonzeption einfügt, nach der die Blattorgane es sind, welche die Organisation des Achsenbündelsystems letztlich bestimmen.“

Organisation der Achselsprosse unter dem Einfluss der Anisophyllie

Was die Achselsprosse anbelangt, so ist bei den Urticaceen die gesamte Palette der Möglichkeiten ausgeschöpft: bei *Pilea muscosa* sind die aus den kleinen Dorsalblättern hervorgehenden Seitensprosse größer als jene der Ventralblätter (GOEBEL 1928, TROLL 1937).

UNRUH bringt in seiner Arbeit ‚Anisophyllie und Wechselbeziehungen am Spross bei Urticaceen‘ (1940) den Beweis dafür, dass es die soeben geschilderten Wachstumsbeziehungen nicht nur bei *Pilea* sondern auch bei *Leucosyke rhodopleura* und *Maoutia diversifolia* (U.Fam. Boehmeriaceae) gibt. In beiden Fällen sind, obwohl in allen Blattachseln angelegt, die Seitensprosse nur zweier Richtungen gefördert: die geförderten Triebe stehen in den Achseln gehemmter Blätter. In seiner Arbeit weist UNRUH außerdem darauf hin, dass neben der bekannten Tatsache, dass Anisophyllie in Zusammenhang mit der Sprosssymmetrie steht, speziell auch die longitudinale Symmetrie der Achse eine wichtige Rolle für die Erklärung dieses Phänomens spiele. Bei *Procris laevigata* (stärker anisophyll als *Pilea muscosa*) entstammen den winzigen Dorsalblättern die männlichen Infloreszenzen, während die weiblichen in den Achseln der Ventralblätter zu finden sind, aus denen auch die vegetativen Seitensprosse hervorgehen (GOEBEL 1928; TROLL 1937). Bei *Pellionia* tragen nur mehr die Ventralblätter Achselsprosse, und bei *Elatostema reticulatum* verhält es sich ebenso. Bei *Elatostema acuminatum* sind (Beobachtungen an den im Botanischen Garten der Universität Wien kultivierten Pflanzen zufolge) hingegen auch in den Achseln der Minusblätter kleinere Seitensprosse zu finden.

Betrachtet man die Achselsprosse von *Elatostema reticulatum* genauer, so fällt auf, dass die α -Vorblätter immer zur Achsenoberseite hin orientiert sind. Diese Verhältnisse sind laut TROLL (1937) nur an dorsiventralen Achsen zu finden. An Sprossen mit radiärer oder bilateraler Symmetrie würden die α -Vorblätter ihre Position hingegen wechseln. Diese Beobachtung, dass die α -Vorblätter zur Minusseite der Abstammungsachse hin schauen, steht allerdings im Gegensatz zur Auffassung TROLLS, dass bei hypotoner Förderung der Achse die α -Vorblätter der Seitentriebe zur geförderten Seite orientiert sind. Bei der weiteren Entwicklung des Seitensprosses macht sich die Hypotonie dahingehend bemerkbar, dass das α -Vorblatt, obwohl als erstes angelegt, sehr klein bleibt und das β -Vorblatt hingegen bedeutend größer wird. Während in der Achsel von α eine Infloreszenz vorkommt, findet man in der Achsel des asymmetrischen β -Vorblattes (die größere Blatthälfte ist zur Achsenoberseite hin orientiert) die Anlage eines weiteren Achselsprosses. Am Seitenspross (erster Ordnung) findet man noch ein drittes Blatt mit Niederblattcharakter. Der Vergleich der Leistsituation an der Hauptachse (Abb. 13) und am Achselsprossansatz (Abb. 19) ermöglicht es, dieses γ -Vorblatt als den Minuspartner zum β -Vorblatt anzusprechen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht außer der Asymmetrie des β -Vorblattes (gleicher Förderungssinn wie alle Plusblätter) auch sein Achselspross, da bei *Elatostema reticulatum* immer nur in den Achseln der Plusblätter Achselsprosse angelegt werden. Das Blattpaar β - γ leitet bereits zur diagonal-dekussierten Blattstellung über, die mit dem dritten Paar endgültig einsetzt (Abb. 17). Dem achsenoberseitigen kleinen α -Vorblatt fehlt somit der Pluspartner, der offensichtlich kongenital geschwunden ist.

Bereits ENGLER (1889) beschreibt für die Urticaceen den gleichen Aufbau der Achselsprosse, wenn er sagt, die Blütenstände würden nicht „Achsen 2. Grades darstellen, sondern vielmehr als Achsen 3. Grades am Grunde eines meist kleinen, selten sich kräftig entwickelnden Achselsprosses stehen.“

Auf den ersten Blick erscheint auch folgende Organisation der Achselsprosse denkbar: die Infloreszenz steht terminal, und die Fortsetzung des Wachstums übernimmt ein Spross, der in der Achsel des kongenital geschwundenen Pluspartners des α -Vorblattes angelegt wird. Diese Deutung wird jedoch durch die Ontogenese klar widerlegt, da die Vorblätter α , β und γ und

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

auch das erste ‚normale‘ Blattpaar des Achselsprosses deutlich vor der Infloreszenz angelegt werden (Abb. 28). Was die Achselsprosse angeht, so stimmen die Ergebnisse MAGINS (1982) über *Pellionia* im Prinzip mit denen von *Elatostema reticulatum* überein, obwohl er auf die Verhältnisse zwischen den Vorblättern α , β und γ nicht näher eingeht. Seine Beobachtung, das γ -Vorblatt sei „...durch ein deutliches Epipodium von α und β getrennt“ (MAGIN 1982), trifft auf *Elatostema reticulatum* nicht zu, hingegen ist das Blattpaar β - γ vom folgenden, dem ersten ‚normalen‘ Blattpaar am Seitenspross durch ein deutliches Internodium getrennt.

Ontogenese der Plus- und Minusblätter

An den ontogenetischen Untersuchungen von *Elatostema reticulatum* ist die Tatsache, dass sich die Plus- und Minusblätter nach einem sehr unterschiedlichen Muster entwickeln, besonders bemerkenswert.

Bei den Plusblättern beginnt am undifferenzierten Primordium das Blattrandmeristem einseitig mit der Gewebeeinkorporation, die zu jener Querzone führt, aus der die Medianstipel hervorgeht. Die Beobachtungen zur Medianstipel-Entwicklung belegen die Auffassungen von Hagemann (1970), dass Medianstipeln nicht nur bei subunifazialen Blattstielbau vorkommen (WEBER 1980). TROLL (1939) war nämlich der Ansicht, dass für das Auftreten von Medianstipeln ein unifazialer Blattstiel nötig sei; allenfalls genüge es, „für das Zustandekommen medianer Stipulation, wenn die an der Stielbasis gelegene Übergangsregion in das Unterblatt unifaziale Struktur aufweist.“ Während Plusblatt-Spreite und Medianstipel ihr unterschiedliches Wachstum fortsetzen, lässt sich die Entwicklung des Blattstiels erst spät in der Ontogenese beobachten.

Im Vergleich zu den Plusblatt-Anlagen ist bei den Minusblatt-Primordien keine Aktivität eines freien Randmeristemendes feststellbar. Dagegen lässt sie eine leichte Differenzierung in Spreite, Stiel und Unterblattbereich erkennen, wobei letztgenannter weitaus den größten Anteil darstellt. Der Unterblattbereich nimmt während der Ontogenese an Größe zu, während das Wachstum von Stiel und Spreite, kaum angelegt, eingestellt wird. Somit kann die von TROLL (1937) akzeptierte Auffassung GOEBELS (1928) über *Elatostema sessile*, dass beim Minusblatt „... kein Rudiment einer Blattspreite nachzuweisen, und das stipelähnliche Blatt ... ein g a n z e s, frühe stehen gebliebenes Blatt“ sei, für *Elatostema reticulatum* belegt werden.

Die Auffassung MAGINS (1982), bei der Medianstipel des Ventralblattes von *Pellionia* handle es sich um eine ‚Hyperstipel‘, da das Blattrandmeristem nicht nur quer über die Adaxialseite des Blattprimordiums, sondern auch auf dessen Dorsalseite Gewebe inkorporiere, kann bei *Elatostema reticulatum* nicht nachvollzogen werden. Auch MUELLER & DENGLER (1984) sprechen bei *Pellionia* nur davon, dass sich das Meristem, aus dem die Medianstipel hervorgeht, auf der Ventralseite des Blattes beginnend, quer über die Blattbasis ausdehne. Sie beschreiben auch, dass sich die Spreitenränder des dazugehörigen Ventralblattes in einer dorsalen Richtung ausdehnen würden, was zum letztendlich vorzufindenden Lagebezug Medianstipel-Ventralblatt führe. Unter der „dorsalen Ausdehnung der Spreitenränder“ sind wohl die beschriebenen Wachstumsprozesse des Spreitenrandmeristems zu verstehen. MAGIN (1982) ist der Auffassung, dass sich das gesamte Plusblattprimordium auf dem Niveau der Axillarstipel drehe. Daraus würden sich Schwierigkeiten für die Knospenschutzfunktion der Medianstipel ergeben, wodurch es nötig würde, das Medianstipelmeristem auch auf die Dorsalseite auszudehnen (Hyperstipel), um die für die Schutzfunktion wichtige mediane Lage der Stipel wiederher-

zustellen. Bereits GOEBEL (1928) betrachtet die Medianstipel von *Elatostema* als „häutiges Schutzorgan der Knospe“. Aus den vorliegenden Untersuchungen geht aber hervor, dass die Medianstipel von vornherein in ihrer günstigen medianen ‚Schutzposition‘ verbleibt und nur die Blattspreite und der Stielbereich die Wachstumsprozesse ausführen, die die optimale Lage zum Lichteinfall ermöglichen. Auf den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen in MAGINs Arbeit (1982) spricht nichts dagegen, dass die Verhältnisse bei *Pellionia* die gleichen sind wie bei *Elatostema reticulatum*. Bei der ‚Hyperstipel‘ handelt es sich also auch um eine ‚gewöhnliche‘ Medianstipel, die sich durch die aktiven Wachstumsprozesse im Oberblattbereich nur scheinbar auf die Dorsalseite des Plusblattes ausdehnt.

Entwicklungsreihe von dekussierter zu sekundär disticher Blattstellung

Vergleicht man also zusammenfassend *Pellionia* und *Elatostema reticulatum*, so ist, wie schon anfangs erwähnt, bei letztgenannter Art die anisophylle Beblätterung stärker ausgeprägt. Man kann, wie dies im übrigen auch für die Familie der Gesneriaceen möglich ist, für die Urticaceen eine schöne Entwicklungsreihe von isophyll-dekussiert beblätterten Arten wie z.B. *Pilea cadieri*, über die zunehmend stärker anisophyll beblätterten Arten *Procris laevigata*, *Pellionia daveauana*, *Elatostema reticulatum* zur distich beblätterten *Helxine soleirolei* erstellen. Dabei macht sich der Einfluss der Achsensymmetrie auf die Beblätterung immer stärker bemerkbar, bis auf der Oberseite der hypotonen Achse eben überhaupt kein Blatt mehr angelegt wird. In der Familie der Gesneriaceen wäre *Rhynchoglossum* als der *Helxine* entsprechende ‚Endpunkt‘ der Minusblattreduktion anzusehen. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht das bereits von GOEBEL (1898) bemerkte Auftreten atavistischer Minusblätter, was auch WEBER (1978) in überzeugender Weise belegen kann (in mehr als 20% wahllos herausgegriffener Sprosse kommt mindestens ein atavistisches Minusblatt vor).

Ökologische Relevanz der anisophyllen Beblätterung

Anisophyllie kommt auffallend oft bei tropischen Schattenpflanzen aus den verschiedensten Pflanzenfamilien vor (WEBER 1976; DENGLER & SANCHEZ-BURGOS 1988). Es dürfte sich also wohl um eine Anpassung an die Lichtverhältnisse in den sehr schattigen unteren Stockwerken handeln. GIVNISH (1979, 1984) hat untersucht, welche Rolle Blattform und -anordnung für die Effizienz der photosynthetisierenden Oberfläche spielen und dies in Relation zu den Energiekosten für Transpiration, Respiration und mechanischen Aufwand gesetzt. Dabei kommt er zum Schluss, dass an schattigen Standorten plagiotrope, distich beblätterte Pflanzen, ungeachtet ihrer mechanischen Ineffizienz (schwach ausgebildete Stützelemente), begünstigt sind. Dabei sind sowohl Anisophyllie als auch Blattasymmetrie der Verbesserung der einheitlichen Assimilationsfläche dienlich (siehe auch DENGLER 1992). Abb.1 zeigt, wie bei *Elatostema reticulatum* durch die Kombination von Anisophyllie, Blattasymmetrie und ‚Torsion‘ der Plusblätter eine ideale, einheitliche Assimilationsfläche gebildet wird.

Danksagung

Herrn Univ.-Prof. Dr. A. Weber, danke ich für zahlreiche Denkanstöße, Anregungen, Diskussionsbeiträge und Korrekturen der Arbeit sowie die Möglichkeit, diese Arbeit am Botanischen Institut der Universität Wien durchzuführen. Bedanken möchte ich mich bei Frau Mag. S. Sonntag für die Einführung in die Benützung der diversen Geräte und für ihre Hilfestellung bei fachlichen und methodischen Problemen. Frau Dipl.-Ing. Dr. C. König

Anisophyllie bei *Elatostema reticulatum*

danke ich für die Möglichkeit, die Pflanzen mittels Computer zu vermessen, sowie für die Einführung in die Biometrie und Frau Univ.-Prof. Mag. Dr. M. Weber für zahlreiche Hilfestellungen bei EDV-Problemen.

Literatur

- ALONI, R. (1987):** Differentiation of vascular tissues. – Annual Rev. Pl. Physiol. **38**: 179–204.
- BOSHART, K. (1911):** Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. – Flora **103**: 91–124.
- CHEW, W. L. (1989):** Urticaceae. – In: GEORGE, A. S. [ed.]: Flora of Australia **3**: 68–93. – Canberra: Australian Government Publishing Service.
- DANERT, S. (1953):** Über die Symmetrieverhältnisse der Acanthaceen. – Flora **140**: 307–325.
- DENGLER, N. G. (1983a):** The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. I. Initiation and morphology of growth. – Amer. J. Bot. **70**(2): 181–192.
- DENGLER, N. G. (1983b):** The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. II. Histogenesis. – Amer. J. Bot. **70**(2): 193–206.
- DENGLER, N. G. (1992):** Patterns of leaf development in anisophyllous shoots. – Can. J. Bot. **70**(4): 676–691.
- DENGLER, N. G. (1999):** Anisophylly and dorsiventral shoot symmetry. – Int. J. Plant Sciences **160** (6 Suppl S): 67–80.
- DENGLER, N. G. & DONNELLY, P. M. (1987):** Comparison of shoot vascular organization in isophyllous (*Pilea cadieri*) and anisophyllous (*Pellionia daveauana*) species of the Urticaceae. – Bot. Gaz. **148**(2): 188–197.
- DENGLER, N. G., RITLAND, C. E. & DONNELLY, P. M. (1989):** Leaf development and primary vascular organization in shoots of *Anisophyllea disticha*. – Amer. J. Bot. **76**(9): 1326–1343.
- DENGLER, N. G. & SANCHEZ-BURGOS, A. A. (1988):** Effect of light level on the expression of anisophylly in *Paradrymonia ciliosa* (Gesneriaceae). – Bot. Gaz. **149**(2): 158–165.
- ENGLER, A. (1889):** Urticaceae. – In: ENGLER, A. & PRANTL, K. [eds.]: Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen. 3. Teil, 1. Abt.: 98–118. – Leipzig: Engelmann.
- FIGDOR, W. (1909):** Die Erscheinung der Anisophyllie. Eine morphologisch-physiologische Studie. – Leipzig, Wien: Deuticke.
- GERLACH, G. (1984):** Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung. 3. unveränderte Aufl. – Stuttgart, New York: Thieme.
- GIVNISH, T. J. (1979):** On the adaptive significance of leaf form. – In: SOLBRIG, O. T., JAIN, S., JOHNSON, G. B. & RAVEN, P. H. [eds.]: Topics in plant population biology: 375–407. – New York: Columbia University Press.
- GIVNISH, T. J. (1984):** Leaf and canopy adaptations in tropical forests. – In: MEDINA, E., MOONEY, H. A. & VÁSQUEZ-YÁNES, C. [eds.]: Physiological ecology of plants of the wet tropics: 51–84. – The Hague: Dr. Junk.
- GOEBEL, K. (1880):** Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes (Schluss). 2. über einige Fälle von habitueller Anisophyllie. – Bot. Ztg. **38**: 839–845.
- GOEBEL, K. (1898):** Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 1. Aufl., 1. Teil. – Jena: Fischer.
- GOEBEL, K. (1928):** Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 3. Aufl., 1. Teil. – Jena: Fischer.
- HAGEMANN, W. (1970):** Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Ein Beitrag zur Klärung ihres Gestaltungsprinzips. – Bot. Jahrb. Syst. **90**: 297–413.
- MAGIN, N. (1982):** Eine morphologische Analyse der Anisophyllie bei *Pellionia* Gaudich. (Urticaceae). – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **95**: 99–114.
- MORGAN, M. & DENGLER, N. G. (1988):** Vascular architecture in isophyllous and facultatively anisophyllous species of *Pentadenia* (Gesneriaceae). – Amer. J. Bot. **75**: 1485–1494.
- MUELLER, D. A. & DENGLER, N. G. (1984):** Leaf development in the anisophyllous shoots of *Pellionia daveauana* (Urticaceae). – Can. J. Bot. **62**: 1158–1170.
- NIKLAS, K. J. (1992):** Gravity-induced effects on material properties and size of leaves on horizontal shoots of *Acer saccharum* (Aceraceae). – Amer. J. Bot. **79**(7): 820–827.

J. M. TSCHENETT

- SPENCER, H. (1877):** Principles of biology [2. ed.] vol. 2. – London: Williams & Norgate. [Die Prinzipien der Biologie – Autorisierte deutsche Ausgabe nach der zweiten englischen Auflage übersetzt von B. VETTER. 2. Bd. – Stuttgart: Schweizerbart]
- TROLL, W. (1937):** Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd., 1. Teil. – Berlin: Bornträger.
- TROLL, W. (1939):** Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd., 2. Teil. – Berlin: Bornträger.
- UNRUH, M. (1940):** Anisophyllie und Wechselbeziehungen des Wachstums am Spross bei Urticaceen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **58**: 484–488.
- WEBER, A. (1975):** Beiträge zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). I. Die Spross- und Infloreszenzorganisation von *Monophyllaea* R. Br. – Bot. Jahrb. Syst. **95**: 174–207.
- WEBER, A. (1976):** Beiträge zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). III. *Whytockia* als morphologische und phylogenetische Ausgangsform von *Monophyllaea*. – Beitr. Biol. Pflanzen **52**: 183–205.
- WEBER, A. (1976):** Wuchsform, Infloreszenz- und Blütenmorphologie von *Epithema* (Gesneriaceae). – Pl. Syst. Evol. **126**: 287–322.
- WEBER, A. (1977):** Beiträge zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). VI. Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen von *Loxonia* und *Stauranthea*. – Flora **166**: 153–175.
- WEBER, A. (1978):** Beiträge zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). VII. Spross-, Infloreszenz- und Blütenbau von *Rhynchoglossum*. – Bot. Jahrb. Syst. **99**: 1–47.
- WEBER, A. (1980):** Die Homologie des Perigons der Zingiberaceen. Ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie des Monokotylen-Perigons. – Pl. Syst. Evol. **133**: 149–179.
- WEDDELL, H. A. (1856):** Monographie de la famille des Urticées. – Paris: Gide et J. Baudry.
- WIESNER, J. (1868):** Beobachtungen über den Einfluß der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Abt.I, **58**: 369–389.
- WIESNER, J. (1892):** Vorläufige Mitteilung über die Erscheinung der Exotrophie. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **10**: 552–561.

Anschrift der Verfasserin:

Mag. Jutta Maria Tschennett
 Sieveringer Str. 53/1/4
 A-1190 Wien
 Austria
 E-Mail: jutta.tschennett.e@gmx.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Wulfenia](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Tschennett-Eberwein Jutta

Artikel/Article: [Eine morphologische Analyse der Anisophyllie am Beispiel von *Elatostema reticulatum* \(Urticaceae\) 25-72](#)