

Transferzellen im Xylem der *Valerianaceae*

HERMANN LÖRCHER, FOCKO WEBERLING und MARIANNE HILDENBRAND

Eingegangen am 30. Dezember 1985

Xylem transfer cells in the *Valerianaceae*

Key words: Angiosperms, *Valerianaceae*. – Xylem transfer cells.

Abstract: Stems, incl. rhizomes, and roots of 42 species of *Valerianaceae* were investigated in order to reveal the occurrence, structure and distribution of xylem transfer cells. Within nodes and internodes their frequency, distribution and gradients of development are similar to other families. – Within the secondary xylem of some species transfer cells can develop from cambial derivatives, in *Valeriana tuberosa* and *Patrinia villosa* even from pith cells. Within the turnip of *V. tuberosa* transfer cells are very frequent and well developed. Here, after degradation of the cell-wall ingrowths they can be redifferentiated into storage cells which usually contain starch grains (“Hüllenstärkekörner”). In the transitional zone between stem and root of some predominantly herbaceous taxa transfer cells are often very frequent and form large protuberances before they degrade and lignify. SEM observations in *Valeriana decussata* show that the cell-wall ingrowths are degraded at the beginning of lignification with the exception of brush-like protuberances remaining in the half-bordered pit-pairs. During the subsequent process of lignification the simple pits of a wall adjacent to a vessel can be transformed into corresponding pit-pairs. In this case the residues of the protuberances within the pit chamber can be transformed into incrustations similar to the vestures of bordered pits described by BAILEY (1933). Structural similarities between the brush-like protuberances in the half-bordered pits of the *Valeriana* transfer cells and the ingrowths found in *Lauraceae* (CASTRO 1982, 1985) are evident. Supposedly, all the cambial derivatives in *Valerianaceae* can develop protuberances at least within their pits. Thus, it appears possible to interpret the vestures of the bordered pits as rudimentary protuberances, and to suggest that they have a specific function in the selective transport of solutes.

Über die Bedeutung der Transferzellen beim selektiven Stofftransport vor allem in horizontaler Richtung ist man sich allgemein einig (PATE & GUNNING 1972, GUNNING & PATE 1974, GUNNING 1977, GUNNING & al. 1974, WATSON & al. 1977, CUTTER 1978, METCALFE & CHALK 1979). Man schreibt ihnen auch innersekretorische Funktionen zu.

PATE & GUNNING (1969) ermittelten ihr Vorkommen bei 22 von 200 dikotylen Pflanzenfamilien, darunter auch bei den *Valerianaceae*. In ihrer tabellarischen Übersicht geben sie für zwei Gattungen Transferzellen im Xylem an. Leider werden in dieser Arbeit weder die Gattungen noch die untersuchten Arten namentlich aufgeführt. In einer späteren Veröffentlichung erwähnen GUNNING & al. (1970) die Gattungen *Centranthus* und *Valeriana* (Tabelle 1).

Diese Berichte von PATE und GUNNING waren für uns der Anlaß, möglichst viele Arten dieser Familie auf das Vorkommen von Transferzellen im Xylem zu untersuchen. Außerdem schien uns von Interesse zu sein, wie die Transferzellen bei den verschiedenen Vertretern der Familie transversal und longitudinal in der Sproßachse verteilt sind.

Durch die Arbeiten von YEUNG & PETERSON (1974, 1975), PETERSON & YEUNG (1975), von DÖRR & KOLLMANN (1976) sowie von SCHNEPF & PROSS (1976) sind Vorgänge einer Redifferenzierung von Transferzellen bekannt geworden. Auf welche Weise eine Redifferenzierung bei einigen der untersuchten Valerianaceen erfolgt, wird am Ende unseres Berichtes ausgeführt.

Die 42 von uns untersuchten Arten – ca. 8% der bisher bekannten Valerianaceenarten – gehören 10 verschiedenen Gattungen an. Von der artenreichen Gattung *Valeriana* wurden Vertreter sehr verschiedener Sektionen untersucht. Dabei stellen die hochandinen Arten einen Schwerpunkt unserer Untersuchungen dar. Der Wuchsform nach handelt es sich bei den untersuchten Arten sowohl um einjährige als auch um mehrjährige, ein Rhizom, Knollen oder Rüben ausbildende Stauden, ferner auch um mehr oder minder verholzende Stauden, Polsterpflanzen sowie um kleinere Sträucher.

Material und Methoden

Aretiastrum aschersonianum GRAEBNER: Peru, Dept. Lima, Paso Ticlio, Valle Puypuy, Polsterpflanze der Felspuna ca. 4700 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5913, 1975. – *Belonanthus hispidus* (WEDD.) GRAEBN.: a) Peru, Dept. Cuzco, Paß nördl. von Ollantaytambo; Punavegetation auf Kalkfels und Kalkschotter ca. 4200 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6523, 10. 11. 1978. b) Peru, Dept. Ancash, Quebrada de Llanganuco bei Yungay; auf feinem Felsschutt ca. 4100 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6567, 17. 11. 1978. – *Centranthus ruber* DC.: Botan. Garten, München (kult.), verholzende Staude. – *C. angustifolius* DC.: Frankreich, Provence, Alpillen bei Les Baux, la Caume; Strauch der Felsgarigue auf Kalk 387 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6741 & H. LÖRCHER 106, Juni 1979. – *Fedia cornucopiae* DC.: Saatgut aus Botan. Garten Zürich; kult. im Gewächshaus der Univ. Ulm. – *Nardostachys jatamansi* DC.: Staude kult. aus Saatgut des Botan. Gartens Gießen. – *Patrinia scabiosaefolia* (FISCH. ex) LINK: Staude, s. oben. – *Patrinia villosa* JUSS.: Staude, s. oben. – *Phyllactis rigida* (RUIZ & PAV.) PERS.: Peru, Dept. Ancash, Quebrada Pucavado; Puna vor dem Paß des Cahuish-Tunnels ca. 4200 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6541, 16. 11. 1978. – *Stangea wandae* GRAEBN.: Peru, Dept. Lima, Paso Ticlio; Felspuna ca. 4900 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6584, 23. 11. 1978. – *Valeriana catharinensis* GRAEBN.: Brasilien, Rio Grande do Sul, Tal des Rio das Antas, Sitio Edna bei Bom Jesus; verholzende Staude, ca. 700 m NN; leg.: F. WEBERLING 6333, 4. 10. 1978. – *V. cephalantha* SCHLECHT.: Peru, Dept. Cuzco, Puerta de Malaga, Paß nördl. von Ollantaytambo; Staude, Puna auf Kalk ca. 4200 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6517, 10. 11. 1978. – *V. chamaedryfolia* CHAM. & SCHLECHT.: a) Brasilien, in summo monte Sapucaia; leg.: B. RAMBO 9. 10. 1955. b) Brasilien, Rio Grande do Sul, São Leopoldo; leg.: B. RAMBO anno 1949; Herbarium München. – *V. clematidis* H. B. K.: Kolumbien; verholzende Liane des andinen Bergwaldes, ca. 2900 m NN; leg.: R. SCHNETTER 490, 1972. – *V. condamoana* GRAEBN.: Peru, Dept. Lima, Paso Ticlio, Valle Puypuy; Zwergstaude, Felspuna ca. 4700 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5920, 20. 11. 1975; 6521, 23. 11. 1978. – *V. decussata* RUIZ & PAV.: a) Peru, Dept. Cuzco, Chupani-Tal bei Urubamba; verholzende Staude, ca. 3400 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 8171 b, 1982. b) Peru, Dept. Cuzco, Chupani-Tal bei Urubamba; ca. 3400 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6491, 8. 11. 1978. c) Peru, Dept. Cuzco, oberhalb von Sacsayhuaman; ca. 3800 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 6475 b, 7. 11. 1978. – *V. dioica* L.: Deutschland, Ulm,

Oberer Eselsberg; Staude feuchter Wiesen, ca. 480 m NN; leg.: H. LÖRCHER. — *V. dioscoridis* SIBTH. & SMITH: kult. aus Saatgut des Botan. Gartens Gießen. — *V. eichleriana* MUELLER: Brasilien, Rio Grande do Sul, Itaimbezinho; montaner Strauch, ca. 1 000 m NN; leg.: F. WEBERLING 5610, 16. 10. 1975. — *V. glaziovii* TAUBERT: Brasilien, Serra do Itatiaia; montaner Halbstrauch ca. 2 500 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5687, 31. 10. 1975. — *V. globularis* GRAY: Peru, Dept. Lima, Paso Ticlio, Valle Puypuy; teilweise Polster-bildende Zwergstaude, Felspuna ca. 4 800 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5919, 20. 11. 1975; 6608 a, 24. 11. 1978. — *V. kilimandscharica* ENGLER: Mt Kenya; kriechende, wenig verholzende Pflanze der montanen bis nivalen Zone ca. 4 200 m NN; leg.: W. SCHULTKA. *V. kurtziana* BORSINI: kult. im Botan. Garten Gießen und Gewächshaus der Univ. Ulm; Saatgut der krautigen Pflanze aus Argentinien. — *V. micropterina* WEDDELL: Peru, Dept. Cuzco, Chupani-Tal; Halbrosettenpflanze, Horstgraspuna ca. 3 400 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 8184, 19. 7. 1982. — *V. montana* L.: Österreich, Bregenzer Wald, Allgäuer Alpen, Gernsbachtal, Aufstieg zum Widderstein; montane Staude ca. 1 400 m NN; leg.: H. WEBER, 1978. — *V. nivalis* WEDD.: Peru, Dept. Lima, Paso Ticlio; Zwergstaude der Felspuna ca. 4 800 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5899, 19. 11. 1975; 6583 & 6613, November 1978. — *V. officinalis* L.: Deutschland, Ulm; Staude ca. 480 m NN; leg.: LÖRCHER. — *V. organensis* GARDN.: Brasilien, Serra dos Orgãos, endemische, montane verholzende Staude der Paramos ca. 2 100 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5744, 4. 11. 1975. — *V. phu* L.: Staude, kult. im Gewächshaus der Univ. Ulm aus Saatgut des Botan. Gartens Gießen; Herkunft: UdSSR, Kaukasus. — *V. plantaginea* H. B. K.: Peru, Dept. Cuzco, Inkapfad nach Machupichu; wenig verholzende Staude, Bachrand, ca. 3 000 m NN; leg.: POSCHLOD & HAAS 1980. — *V. polystachya* SMITH: a) Brasilien, Rio Grande do Sul, Colonia do Erval, 9 km SW von Mariano Pimentel in sumpfigem Gelände; Staude feuchter Campos ca. 300 m NN; leg.: F. WEBERLING 6356, 14. 10. 1978. b) kult. im Freilandgelände der Baumschule Glöckler in Wiblingen, Herkunft des Saatgutes siehe a). — *V. prionophylla* STANDLEY: Costa Rica, Cordillera de Talamanca, Staude einer Paramovegetation, 3 400 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 8305, 12. 8. 1983. — *V. pulchella* MART. & GAL.: Costa Rica, Cordillera de Talamanca; Staude einer Paramovegetation 3400 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 8320, 12. 8. 1983. — *V. pycnantha* A. GRAY: Peru, Dept. Lima, zwischen Morococha und Paso Ticlio, Zwergstaude der Felspuna ca. 4 500 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 5896, 19. 11. 1975; 6626, 25. 11. 1978. — *V. salicariaefolia* VAHL: Brasilien, Rio Grande do Sul, Sumpfbereich an der Straße von São Francisco de Paula nach Cambara ca. 800–1 000 m NN, Staude; leg.: F. WEBERLING 6327, 30. 1. 1978. — *V. simplicifolia* KAB.: Staude, kult. im Botan. Garten Gießen; Herkunft: Rumänien, Botan. Garten Jași. — *V. sorbifolia* H. B. K.: Costa Rica, Cord. de Talamanca an der Carretera Interamericana, 6 km hinter dem Georgina Restaurant in Richtung San Isidro del General; krautige Pflanzen an einer Straßenböschung mit Sickersässe ca. 3 000 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING 8320, 12. 8. 1983. — *V. thalictroides* GRAEBN. Peru, Dept. Huancayo, Huaytapallana; Halbrosettenpflanze, Felspuna ca. 4 700 m NN; leg.: D. & F. WEBERLING & K. TILLER 8112, 9. 7. 1982. — *V. tripteris* L.: Deutschland, Allgäuer Alpen, Schwarzenberghütte; montane Staude ca. 1 400 m NN; leg.: F. WEBERLING. — *V. tuberosa* L.: Frankreich, Provence, Dentelles de Montmirail, Speicherrüben-bildende, krautige Pflanze der Felsgrange ca. 700 m NN; leg.: WEBERLING 6947, LÖRCHER 54 & 196, Juni 1979, 1980. — *Valerianella locusta* (L.) LATERRADE: Deutschland, Ulm, Oberer Eselsberg; einjähriges Kraut ca. 480 m NN; leg.: HILDEBRAND, Juli 1985.

Belege der untersuchten Arten sind im Herbarium Ulm hinterlegt.

Für die Schnittpräparate wurden noch im vegetativen Zustand befindliche Primärsprosse und gut entwickelte, mehrjährige Sproßachsen und Rhizome verwendet, daneben aber auch unterschiedlich weit entwickelte basale Erneuerungsknospen und Seitenachsen. In einigen Fällen konnten auch blühende Triebe untersucht werden.

Bei den kultivierten Arten wurden auch Keimlinge untersucht. Für die Präparation wurden die Methoden von FEDER & O'BRIEN (1968), BRIARTY (1971) und von O'BRIEN &

McCULLY (1981) angewendet. Die longitudinale Verteilung der Transferzellen wurde bei einigen Arten mit Handschnitten durch das FPA-fixierte Material überprüft. Für die Herstellung der Paraffinschnitte (6 µm – 10 µm) wurde das Material über Alkohol/Tertiäres Butanol entwässert.

Gefärbt wurde mit Toluidinblau, Kresylechtviolett und Hämatoxilin/Safranin. Ausgewertet wurden die Schnitte vor allem lichtmikroskopisch. Nur bei *Valeriana decussata*, *V. plantaginea* und *V. pycnantha* wurden rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt. Einige Proben von *V. decussata* wurden dabei mit KOH ausgewaschen (vgl. BRIARTY 1971).

Ergebnisse

Struktur im Licht- und Rasterelektronenmikroskop. Transferzellen des Xylems sind modifizierte Parenchymzellen mit unregelmäßigen, nicht lignifizierten Protuberanzen der Sekundärwand, die von ZIEGLER (1965) entdeckt und von GUNNING & PATE (1969) elektronenmikroskopisch untersucht wurden. Bei den untersuchten Valerianaceenarten entstehen die Transferzellen des Xylems aus differenzierten paratracheidalen bzw. paratrachealen Parenchymzellen, indem diese an ihrer Wand zum benachbarten Gefäß einen oft breiten Saum fädiger Protuberanzen ausbilden (Abb. 1 a–d, 2 a–d). Die fädigen Einwucherungen verschmelzen in Paraffinschnitten oft miteinander und bilden nach der Färbung einen dunklen Saum, der sich vom Cytoplasma deutlich abhebt (Abb. 1 b–d, 2 a–d).

Die Protuberanzen können bis zu einem Drittel des Zell-Lumens in die Transferzelle hineinragen. Die Transferzellen des Xylems sind überwiegend quaderförmig (Abb. 2 c), nur selten haben sie eine kubische Form (Abb. 2 a). Bei vollentwickelten Transferzellen fällt der im dichten, granulösen Cytoplasma gelegene, große kugel- bis spindelförmige Kern auf (Abb. 2 a), der einen deutlich hervortretenden Nucleolus aufweist. YEUNG & PETERSON (1974, 1975) und PETERSON & YEUNG (1975) haben in den Transferzellen von *Hieracium floribundum* ebenfalls einen vergrößerten Kern mit Nucleoli gefunden.

Die Wandprotuberanzen sind am stärksten entwickelt im Proto- und frühen Metaxylem der Knotenregion (vgl. YEUNG & PETERSON 1974) und bei einigen wenig verholzenden Arten im Übergangsbereich Achse/Wurzel. Sie bilden dort z. B. in den Transferzellen von *Valeriana decussata* ein Labyrinth verzweigter Fäden (Abb. 4 c–e, 5 d). Ihre Ausbildung kann ab und zu auch auf Wandregionen übergreifen, die nicht an eine Tracheide oder Trachee grenzen (Abb. 4 e).

Modifizierung. Entscheidend für die Modifizierung einer Parenchymzelle zur Transferzelle sind im Xylem der untersuchten Valerianaceenarten ihr Abstand zum Kambium (Differenzierungsalter) und der Tüpfelkontakt mit einer vollständig differenzierten Tracheide oder Trachee. Die kollateralen Leitbündel der primären Achse zeichnen sich bei vielen *Valerianaceae* durch ein breites Band wenig differenzierter, noch weitgehend meristematischer Zellen kambialer Herkunft (LÖRCHER & WEBERLING 1982, 1984) aus, die sich in der sekundär verdickten Achse über interfazikuläre Kambien zu einem ringförmigen Band vereinigen. Bei den wenig verholzenden Arten bleibt dieses Band gering differenzierter Zellen auch in älteren Abschnitten der Sproßachse erhalten (LÖRCHER & WEBERLING 1982, 1984, 1985). Die Modifizierung zur Transferzelle beginnt lichtmikroskopisch wahrnehmbar erst dann, wenn die angrenzende Trachee oder Tracheide vollständig differen-

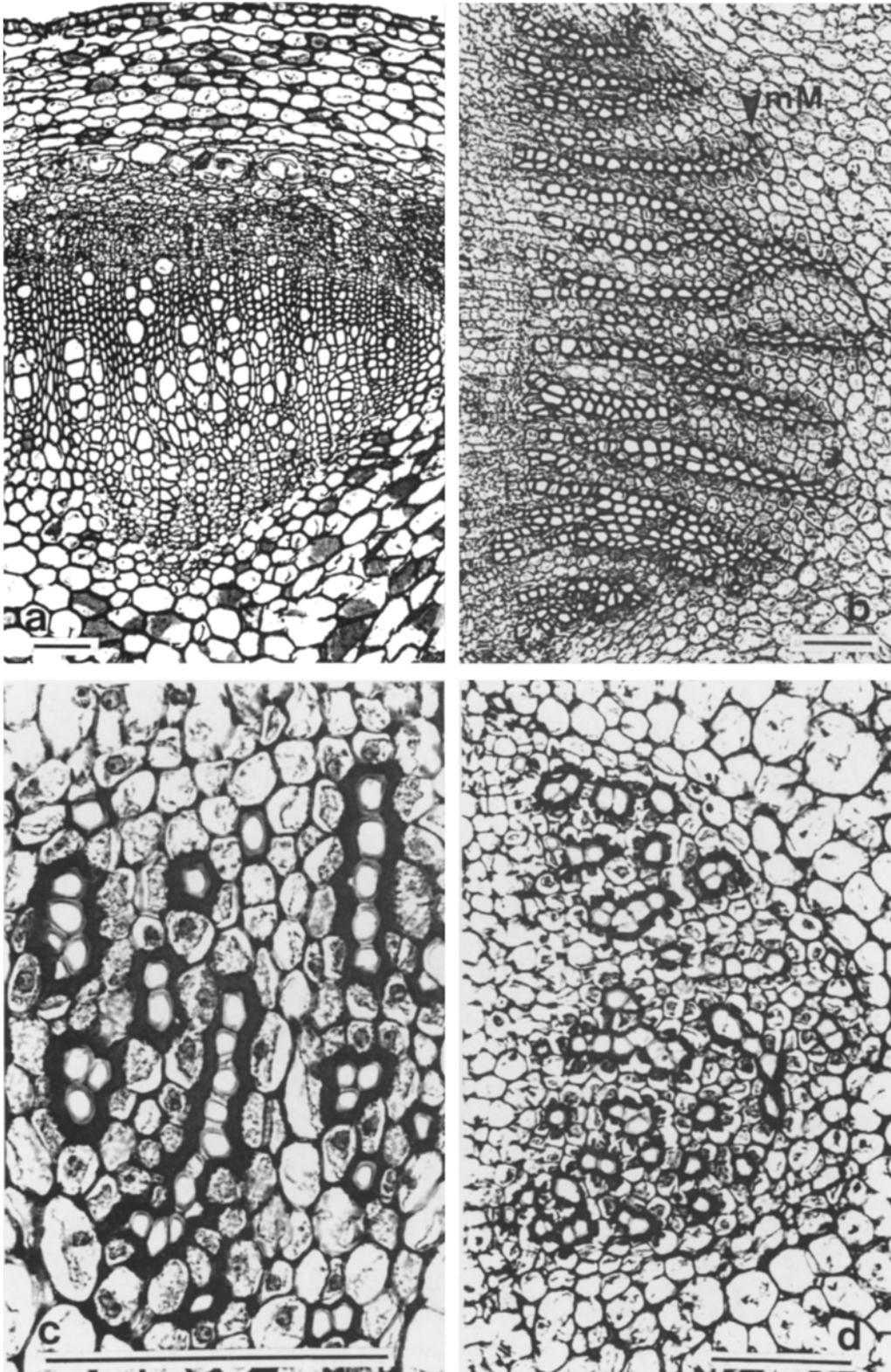


Abb. 1. *a – d* Knotenregion einer sekundär verdickten Achse; *a* *Centranthus ruber*; *b* *Patrinia villosa*, mM: modifizierte Markzelle; *c – d* *Valeriana thalictroides*, vasizentrische Transferzellen. – Maßstab: 0,1 mm

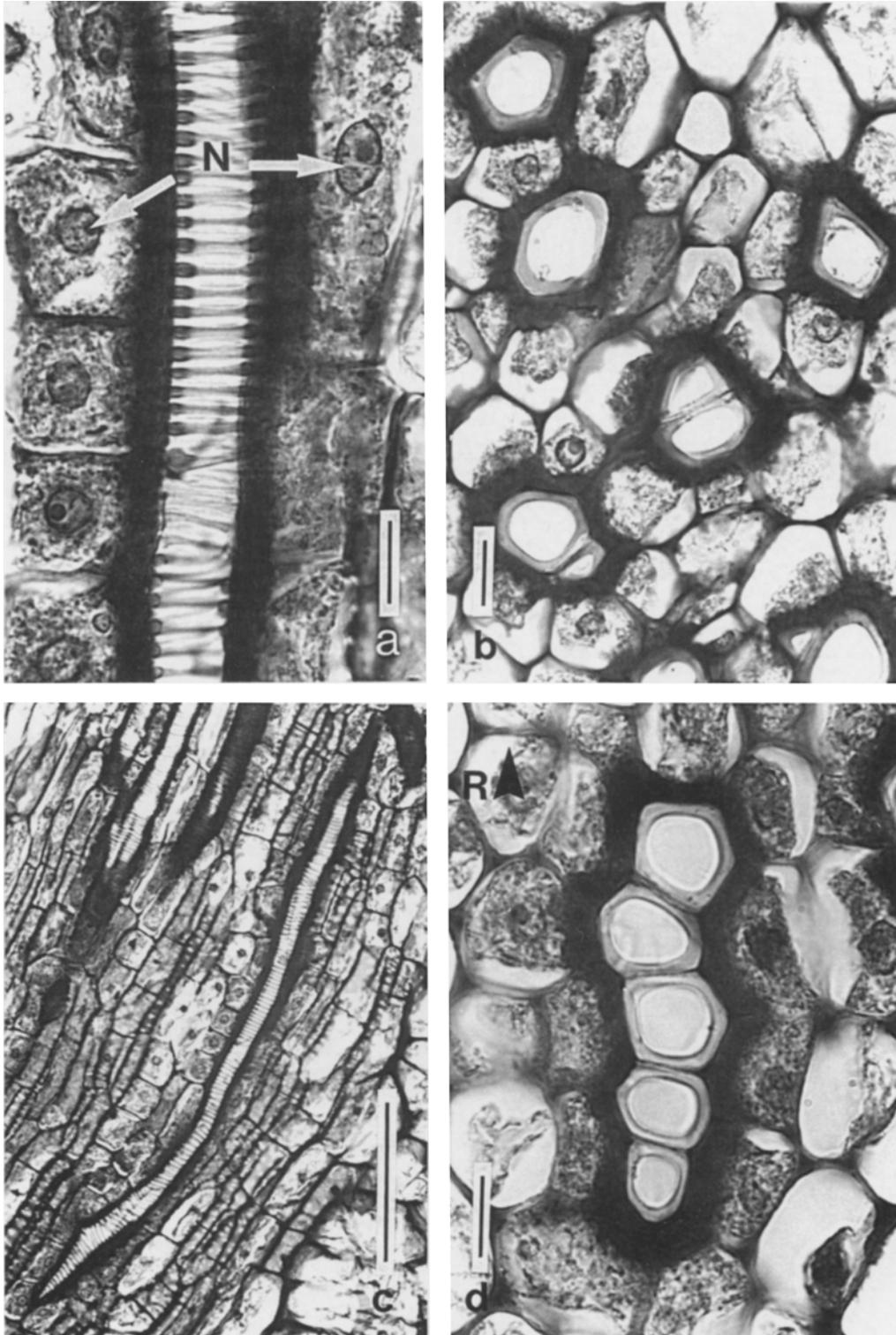


Abb. 2. *Valeriana thalictroides*; a Ausschnitt aus c, N: großer Nucleus mit 1 Nucleolus. Transferzellen, die Drüsenzellen ähnlich sind; b junges sekundäres Xylem mit vasizentrischen Transferzellen; c Tracheiden einer Knotenregion gesäumt von Transferzellen; d primäres Xylem, leichte Abnahme des Protuberanzsaumes rindenwärts (R). – Maßstab: a, b, d 0,01 mm; c 0,1 mm

ziert ist (vgl. YEUNG & PETERSON 1974). Dabei entstehen die Wandprotuberanzen in der Regel nur in den Wandbereichen, die in Tüpfelkontakt mit einer Trachee oder Tracheide stehen (Abb. 1 b–d, 2 a–d, 7 a).

In der älteren, sekundär verdickten Achse erfolgt bei einigen Arten (Tab. 1) eine allmähliche Verholzung von Transferzellen (Abb. 4 c, 5 a–d), die mit einem Abbau der fädigen Wandprotuberanzen verbunden ist. Nur in den einseitig behöfteten „Fensterdüpfeln“ der verholzenden Transferzelle bleiben Reste der Wandeinwucherungen übrig (Abb. 5 a–c, 7 b, c). Bei einer weiteren Verholzung können dann aus den einfachen Tüpfeln, die in der Wand zu einem benachbarten Gefäß liegen, korrespondierende Hoftüpfel entstehen (vgl. DÖRR & KOLLMANN 1976).

Bei den mehrjährigen, einen Holzkörper ausbildenden Arten kommt es im sekundären Xylem oft zu einer diskontinuierlichen Lignifizierung mit einer leicht anomalen Achsenverdickung (LÖRCHER & WEBERLING 1984). Es entsteht ein mehr oder minder geschlossener Holzkörper, in dem keine Transferzellen mehr gebildet werden.

Bei *Valerianella locusta*, *Valeriana officinalis*, *V. tuberosa* und *Patrinia villosa* können auch Parenchymzellen des Marks zu Transferzellen modifiziert werden (Abb. 1 b). Dies geschieht vor allem im Übergangsbereich zwischen sekundär verdickter Sproßachse und Wurzel, wo isolierte Gefäßstränge im Markkörper liegen können. Diese Gefäßstränge sind dort vasizentrisch von gut entwickelten Transferzellen umgeben.

Entwicklung. Der Entwicklungsgrad bzw. das Ausmaß der Modifizierung oder Redifferenzierung einer Transferzelle des Xylems hängt auch bei den untersuchten Valerianaceenarten ab von ihrer Lage im Leitgewebezylinder der Achse (s. PATE & GUNNING 1969, GUNNING & al. 1970, YEUNG & PETERSON 1974). Die ersten gut entwickelten Transferzellen findet man bereits ca. 0,5–3 mm unterhalb des Scheitels im jüngsten Knoten, dessen Leitbündel mit einigen differenzierten Tracheiden oder Tracheen versehen sind. Auch bei den in Tab. 1 aufgeführten Arten sind die Wandprotuberanzen der Transferzellen im primären Xylem der zumeist trilakunaren Knoten [Ausnahmen: das monolakunare *Aretiastrum aschersonianum* (WEBERLING & UHLARZ 1977) und *Valeriana polystachya* mit 5 Blattspuren (NEUBAUER 1978)] besonders kräftig entwickelt. Meist nehmen Anzahl und Entwicklungsgrad der Transferzellen in den Internodien deutlich ab (Abb. 3) bis hin zu ihrem völligen Verschwinden. Bei einigen Arten, wie z. B. bei *Valeriana thalictroides* (Abb. 1 c, d) und *Patrinia villosa* (Abb. 1 b) unterscheidet sich die Entwicklung und Anzahl der Transferzellen in den Internodien nur geringfügig von der im Knoten.

Transferzellen des Proto- und frühen Metaxylems unterscheiden sich von den später gebildeten nicht nur in ihrer Entwicklung, sondern auch in der Redifferenzierung (s. Verholzung). Im Verlauf des sekundären Dickenwachstums können Transferzellen auch aus kambialen Derivaten entstehen (Abb. 4 a). Sie entwickeln in der Regel weniger und kleinere Protuberanzen, werden früher abgebaut und verholzen eher als diejenigen im primären Xylem.

In den Knoten und Internodien von Keimlingen oder jungen, noch weitgehend krautigen Sproßachsen sind die Transferzellen im gleichen Ausmaß entwickelt wie in den entsprechenden Abschnitten älterer Sproßachsen, sofern nur einige Tracheen oder Tracheiden differenziert sind (vgl. PATE & al. 1970). Im Verlaufe einer sekundären Achsenverdickung verschwinden die Transferzellen bei den meisten

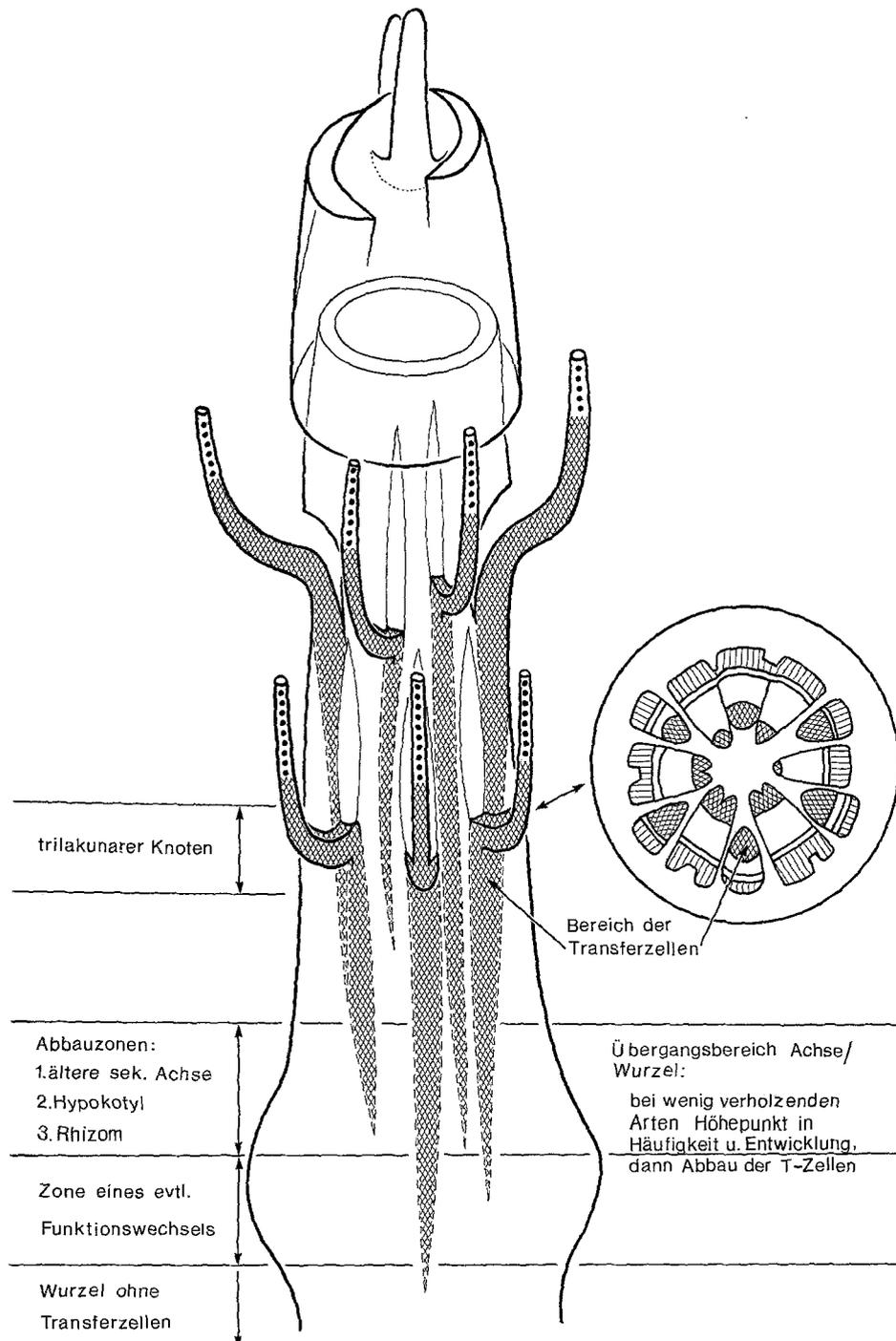


Abb. 3. Schema: Longitudinale Verteilung der Transferzellen in heranwachsenden (vegetativen) Sproßachsen

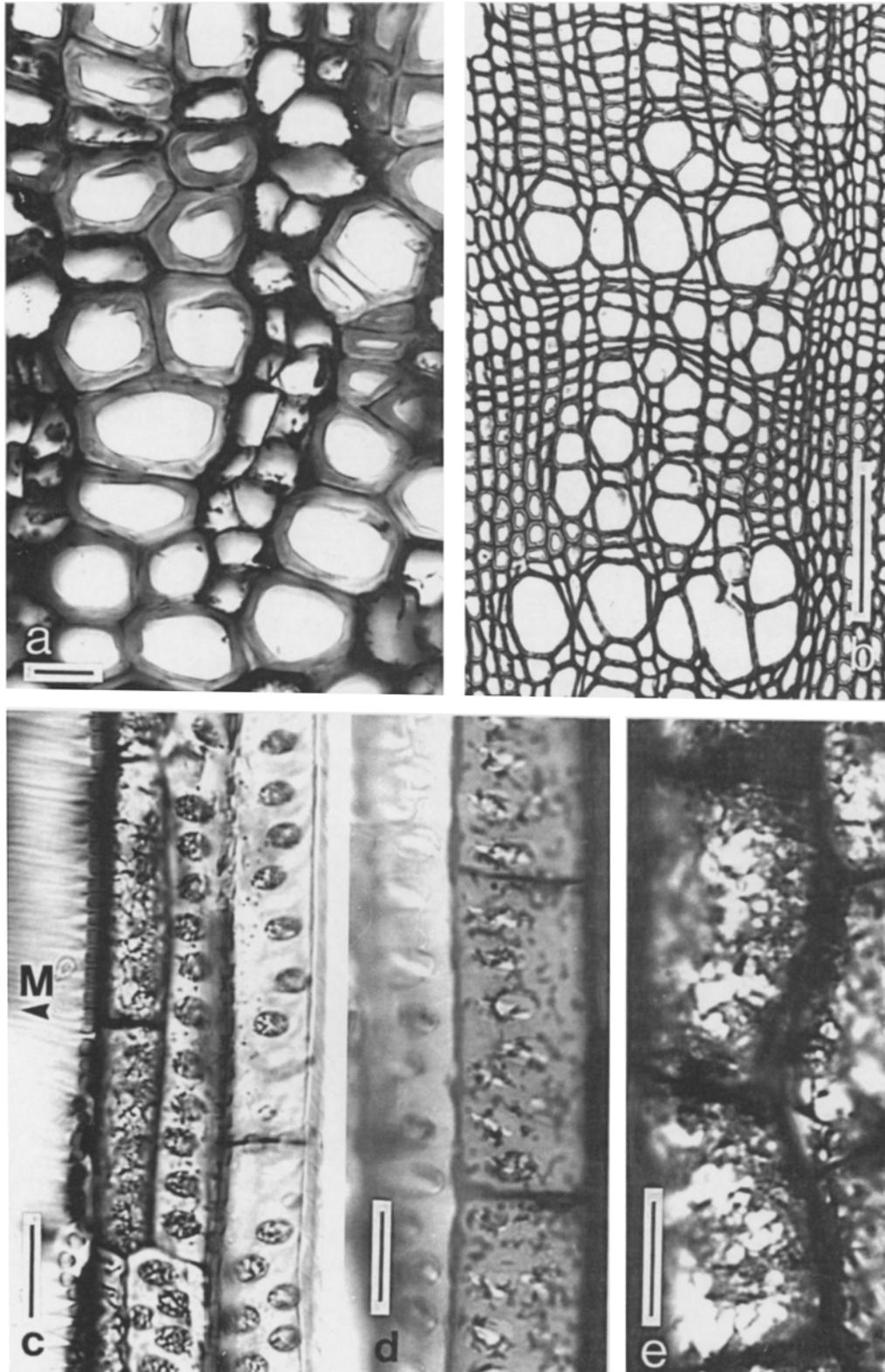


Abb. 4. *Valeriana* spp. a *V. plantaginea*, sekundäres Xylem aus dem Übergangsbereich Sproßachse/Wurzel mit Transferzellen kambialer Herkunft. b–e *V. decussata*; b älteres sekundäres Xylem ohne Transferzellen; c–e lichtmikroskopische Strukturen der Protuberanzen von Transferzellen des Metaxylems; c Radialschnitt mit Stadien eines zunehmenden Abbaus der Protuberanzen, M: markwärts; d Tangentialschnitt durch Transferzelle mit Aufsicht auf ein darunterliegendes Gefäß; e Radialschnitt durch nebeneinanderliegende Transferzellen des primären Xylems. – Maßstab: b 0,1 mm; a, c–e 0,01 mm

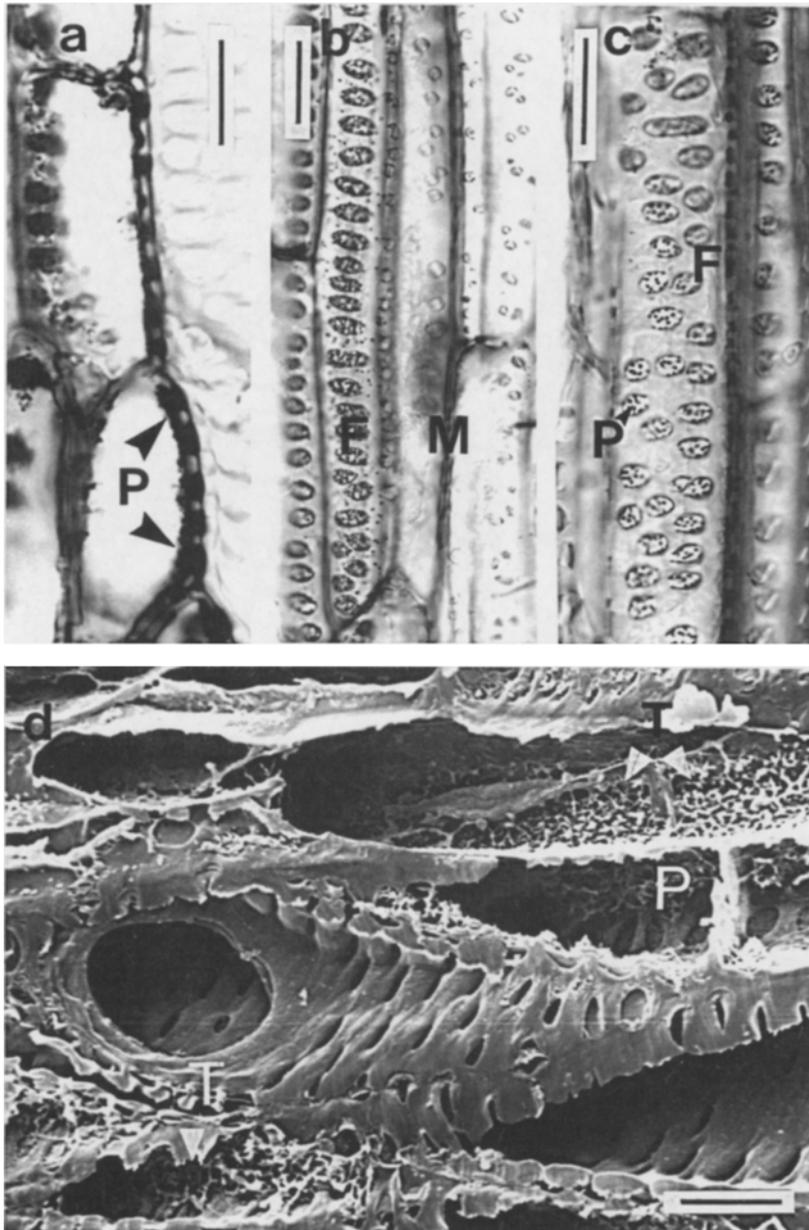


Abb. 5. *Valeriana* spp. a–c *V. decussata*. a Transferzelle mit Abbau der Protuberanzen (P); b Transferzelle im Protoxylem einer älteren Sproßachse, F Fenestertüpfel, M Markzelle; c Transferzelle nach Abbau der Protuberanzen; d *V. plantaginea*, Radialschnitt durch ein sekundär verdicktes Hypokotyl mit voll entwickelten Transferzellen (T), REM-Aufnahme. – Maßstab: 0,01 mm.

Arten (Tabelle 1) nach und nach durch Verholzung oder Redifferenzierung (s. Verholzung bzw. Redifferenzierung).

YEUNG & PETERSON (1974) berichten über einen Gradienten in Anlage und Entwicklung von Transferzellen, der vom Protoxylem ausgeht. Auch bei den untersuchten Valerianaceenarten läßt sich ein solcher Gradient feststellen: Dichte

und Länge der Wandeinwucherungen nehmen in allen Leitbündeln, in denen die primären Gewebe vollständig differenziert und modifiziert sind, ausgehend vom Protoxylem in zentrifugaler Richtung – von Art zu Art unterschiedlich – stark ab (Abb. 1 *b*, 7 *a*, 8 *c*). Auch die Häufigkeit der Transferzellen nimmt im Metaxylem ab und geht im sekundären Xylem derjenigen Arten, die dort noch Transferzellen ausbilden (Tabelle 1), meist rasch zurück. Im älteren sekundären Xylem werden auch bei den meisten dieser Arten keine Transferzellen mehr ausgebildet (Abb. 4 *b*).

Transversale Verteilung. Apotracheales bzw. apotracheidales Parenchym kommt bei fast allen untersuchten Valerianaceenarten nur in geringem Umfang vor. Es wird vor allem im primären Xylem gebildet (Abb. 7 *a*) und ist im jungen sekundären Xylem nur noch bei einigen Arten zu finden (Abb. 1 *b–d*). Im älteren sekundären Xylem fehlt es bei fast allen Arten vollständig (Abb. 4 *b*). Eine Ausnahme davon macht *Valeriana montana* mit einem reichlich vorhandenen konfluenten Parenchym. Der Hauptanteil an Parenchym liegt im primären Xylem als paratracheidales bzw. paratracheales Parenchym und bei einigen Arten sogar in Form eines vasizentrischen Parenchyms vor (Abb. 2 *c, d*; 8 *b, c*).

Im älteren sekundären Xylem sind die Parenchymzellen in der Regel verholzt, und das Grundgewebe besteht meistens hauptsächlich aus Fasertracheiden oder bzw. und kurzen, lebenden Holzfasern (LÖRCHER & WEBERLING 1984). Transferzellen sind deshalb im älteren sekundären Xylem nicht zu erwarten und fehlen dort – unserer Beobachtung nach – bei fast allen untersuchten Arten (Tabelle 1).

Im jungen sekundären Xylem werden bei einigen Arten (Tabelle 1) noch gut entwickelte Transferzellen ausgebildet (Abb. 1 *b, d*), deren Entwicklungsgrad jedoch in einem zentrifugalen Gradienten rasch abnimmt (Abb. 1 *a, 2 d, 7 a, 8 c*).

Longitudinale Verteilung. Schon GUNNING & al. (1970) stellten bei ihren Untersuchungen von 59 Angiospermenarten fest, daß sich Transferzellen in Knotenbereichen besonders stark und zahlreich entwickeln, dagegen in Internodien weitgehend fehlen bzw. wenig entwickelt sind. KUO & al. (1980) fanden bei 21 von 28 untersuchten Leguminosenarten in den Leitbündeln der Internodien Transferzellen, die über die gesamte Länge eines Internodiums gut entwickelt sind. Selbst in Rhizomen können Transferzellen auftreten (YEUNG & PETERSON 1972). In den Wurzelknoten von Leguminosen liegen nach PATE & al. (1968) Transferzellen zwischen Endodermiszellen einerseits und Phloem- oder Xylemelementen andererseits. Auch in der Wurzel von *Hieracium florentinum* wurden Transferzellen nachgewiesen (LETVENUK & PETERSON 1976). Ebenfalls in der Wurzel können durch Nematodeninfektion induzierte Riesenzellen entstehen, die mit fingerförmigen Wandeinwucherungen versehen sind (JONES & NORTHCOTE 1972, JONES & GUNNING 1976).

Bei den meisten der von uns untersuchten Arten sind Transferzellen über die gesamte Länge der Sproßachse verteilt vorhanden (Tabelle 1). Sie häufen sich in den Knoten und sind dort besonders kräftig entwickelt (siehe Entwicklung). Allein das mit unilakunaren Knoten ausgestattete, polsterbildende, hochandine *Aretiastrum aschersonianum* besitzt auch in den Knoten nur eine spärliche Anzahl von Transferzellen, die sich dort nur vereinzelt und unregelmäßig in den internodialen Bereichen der Sproßachse fortsetzen und in der älteren sekundär verdickten Achse völlig fehlen. Überhaupt keine Transferzellen haben wir bei dem ebenfalls hochandinen Rübengeophyten *Phyllactis rigida* gefunden. Allerdings standen für unsere

Tabelle 1. Longitudinale Verteilung der Transferzellen in der Blattspur des Knoten (Bsp/Kn), in den Internodien (In), im primären Xylem sekundär verdickter Achsen (pX/sA), im sekundären Xylem des 1. Jahres (sX/1) bzw. folgende Jahre (sX/2...), Im Übergangsbereich zwischen Sproß und Wurzel (oft im Rhizom) (Sp-Wu) und in der Wurzel (Wu) diverser Valerianaceen. ××: Transferzellen in großer Anzahl vorhanden, ×: Transferzellen vorhanden, ×-: Transferzellen vereinzelt bis fehlend, -: keine Transferzellen vorhanden, k: konfluentes Parenchym, 1: Transferzellen verholzen, 1-: Transferzellen verholzen vereinzelt, Rü: Rübenorgan vorhanden, V: vasiszentrisches Parenchym überwiegt, R: Rhizom vorhanden

Species	Bsp/Kn	In	pX/sA	sX/1	sX/2...	Sp-Wu	Wu
<i>Aretiastrum</i>							
<i>aschersonianum</i>	× -	× -	-	-	-	R, -	-
<i>Belonanthus</i>							
<i>hispidus</i>	×	×	×	× -	-	R, × -	-
<i>Centranthus</i>							
<i>ruber</i>	× ×	× -	×, 1	× -	-, 1	R	
<i>angustifolius</i>	×	× -	×, 1	× -	-, 1	R, -, k	
<i>Fedia</i>							
<i>cornucopiae</i>	×	× -	×, 1 -	× -	-, 1	×	× -
<i>Nardostachys</i>							
<i>jatamansi</i>				-	-	-	-
<i>Patrinia</i>							
<i>intermedia</i>	×	× -	× -	× -	-, 1	×	-
<i>scabiosaefolia</i>	×	× -	×, 1 -	× -	-, 1	× -	× -
<i>villosa</i>	× ×	×	×	×	-, 1 -	×	-
<i>Phyllactis</i>							
<i>rigida</i>	-	-	-	-	-, V	-	
<i>Stangea</i>							
<i>wandae</i>	× ×	× -	× -	-	-	R, ×	
<i>Valeriana</i>							
<i>catharinensis</i>	×	× -	×, 1	× -	-, 1		
<i>cephalantha</i>	×	× -	× -, 1	-	-, 1		
<i>chamaedryfolia</i>	×	× -	×	-	-	R, -	
<i>clematitis</i>	×	× -	× ×, 1	× -	-, 1		
<i>condamoana</i>	×	×	×	-	-	R, -	-
<i>decussata</i>	× ×	×	×, 1	× -	-, 1		
<i>dioica</i>	×	× -	× -	× -	-, 1 -	×	-
<i>dioscoridis</i>	×	× -	×	× -	-, 1 -	× -	-
<i>eichleriana</i>	×	×	×, 1	×	-, 1	R, -	
<i>glaziovii</i>	×	× -	×, 1	× -	-, 1	R, -	
<i>globularis</i>	×	×	×	-	-	R, -	-
<i>kilimandscharica</i>	-	-	-	-	-		
<i>kurtziana</i>	×	× -	×, 1	-	-		
<i>micropterina</i>	× ×	×	× ×	V, × -	× -	R, × -	-
<i>montana</i>	×	× -	×	-	-, k	R, -	
<i>nivalis</i>	×	×	×	× -	-	R, -	-
<i>officinalis</i>	×	× -	× -	× -	-, 1	×	-
<i>organensis</i>	×	× -	×, 1	× -	-, 1	R, -	-
<i>phu</i>	× ×	× -	×	× -	-		
<i>plantaginea</i>	× ×	× -	×	×	-, 1	R, ×	

Table 1. Fortsetzung.

Species	Bsp/Kn	In	pX/sA	sX/1	sX/2...	Sp-Wu	Wu
<i>Valeriana</i>							
<i>polystachya</i>	× ×	× -	×,1	× -	-,1	R,-	
<i>prionophylla</i>	× ×	× -	× ×	×	× -	× -,V	-
<i>pulchella</i>	× ×	× -	× ×	×	×	× -	× -
<i>pycnantha</i>	×	×	×	-	-	R,-	-
<i>salicariaefolia</i>	×	×	×,1	V,× -	-,1	-	-
<i>simplicifolia</i>	× ×	× -	×	× -	-,1		
<i>sorbifolia</i>	×	× -	×	× -	-,1		
<i>thalictroides</i>	× ×	× ×	×,1 -	× -	-,1	R,× -	-
<i>tripteris</i>	×	× -	× -,1 -	-	-,k -	R,-	
<i>tuberosa</i>	×	× -	×	× -	-,1 -	Rü,×	-
<i>Valerianella</i>							
<i>locusta</i>	×	× -	×	× -		×	

Untersuchungen bei dieser Art bisher nur ältere, vieljährige Exemplare zur Verfügung, bei denen eine tiefe Scheitelgrube ausgebildet ist und primäre Achsenabschnitte kaum von den sekundär verdickten abgegrenzt werden können.

Bei den meisten untersuchten Arten findet ein größerer Teil der Transferzellen eines Knotens Anschluß an Transferzellen im primären Xylem des darunterliegenden Internodiums. Bei *Valeriana thalictroides* und einigen anderen rhizombildenden Arten (Tabelle 1) kann man nicht nur in den Internodien Stränge aus trachealen bzw. tracheidalen Elementen finden, die vollständig von Transferzellen gesäumt sind, sondern sogar im Rhizom sind solche Stränge mit gut entwickelten Transferzellen noch vorhanden. Auch bei den verholzenden Stauden und Sträuchern (s. Material und Methoden) können sich vor allem im primären Xylem solche mit Transferzellen mehr oder minder dicht durchsetzten Stränge über mehr als 1 Internodium hinweg erstrecken (Abb. 3).

Schon in der primären und jungen, sekundär verdickten Sproßachse ist in der Dichte und vor allem im Entwicklungsgrad der Transferzellen ein longitudinaler Gradient vorhanden, der vom Knoten mit seinen einziehenden Blattspuren ausgeht (Abb. 3). Dichte und Entwicklungsgrad der Transferzellen nehmen in den darunterliegenden Internodien von Art zu Art unterschiedlich stark ab. Verstärkt wird dieser Gradient in allen Sproßachsenabschnitten mit einem sekundären Dickenwachstum: die Protuberanzen der Transferzellen werden allmählich abgebaut (Abb. 5 a-c); zusätzlich können auch deren Wände lignifiziert werden (Abb. 7 a-d, Tabelle 1). Am längsten bleiben die Transferzellen im Protoxylem erhalten. Auch bei stark verholzenden Stauden und Sträuchern werden sogar im Verlauf einer fortgeschrittenen sekundären Achsenverdickung die Transferzellen des Protoxylems nur sehr langsam abgebaut und ihre Wände können bei einigen Arten sehr lange bis ständig unverholzt bleiben (vgl. YEUNG & PETERSON 1974).

Im Übergangsbereich zwischen sekundär verdickter Sproßachse und Wurzel kann die Anzahl gut entwickelter Transferzellen (Abb. 8 a-d) bei einigen weniger verholzenden Arten wie z. B. *Valeriana officinalis*, *V. tuberosa* und *Patrinia villosa* deutlich zunehmen und ein lokales Maximum erreichen. Darauf folgt eine Zone des Abbaus von Transferzellen, die dort beispielsweise in der Rübe von *Valeriana*

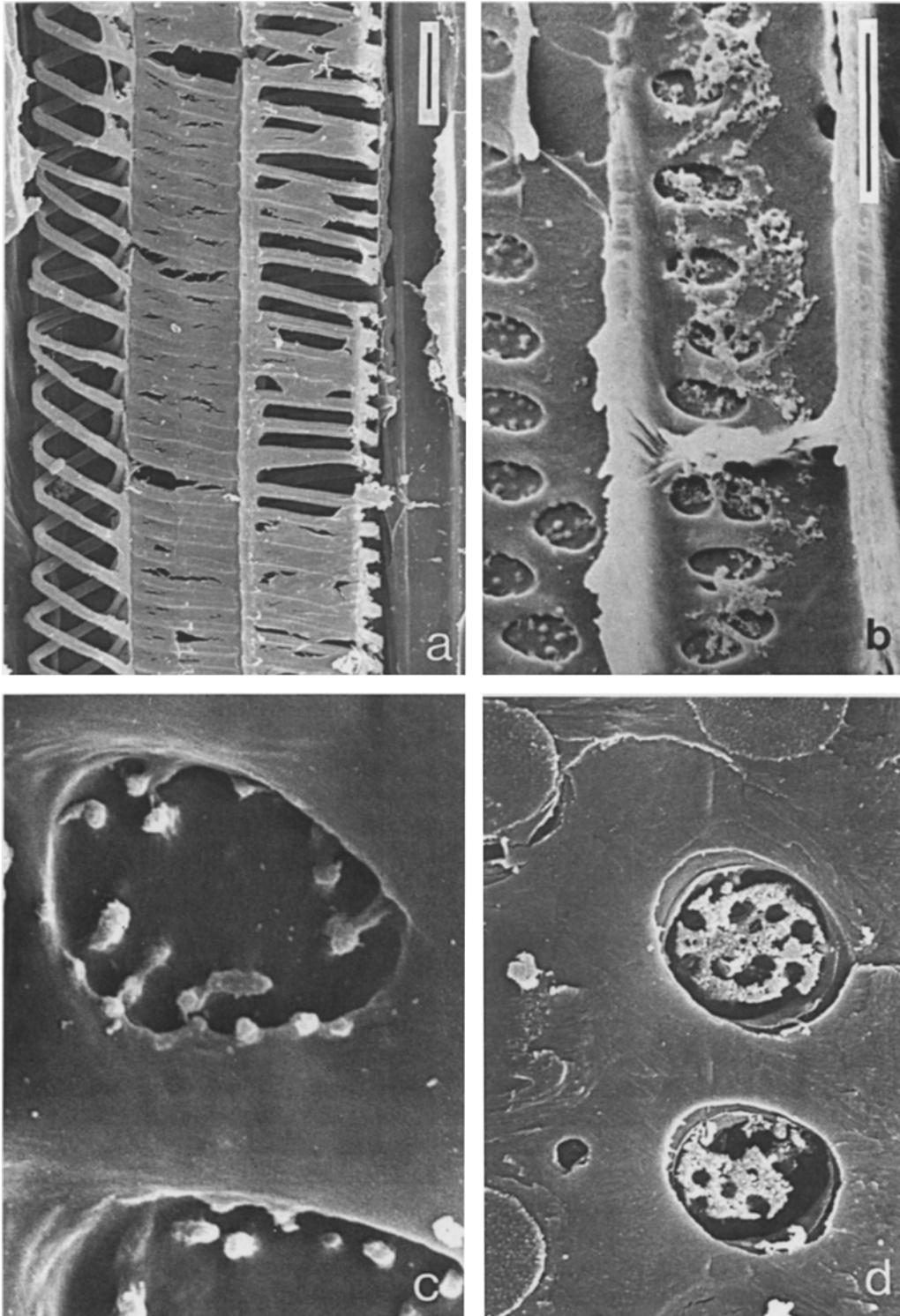


Abb. 6. *Valeriana* spp. a, b, d *V. decussata*. c *V. pycnantha*; a Protoxylem; b Transferzellen, Abbaustadien der Protuberanzen zeigend (nach KOH-Behandlung); c Fenestertüpfel gegen Ende der Abbauvorgänge (11 000 ×); d Tüpfel mit Inkrustierung (6 000 ×). – REM-Aufnahmen; Maßstab: a–b 0,01 mm

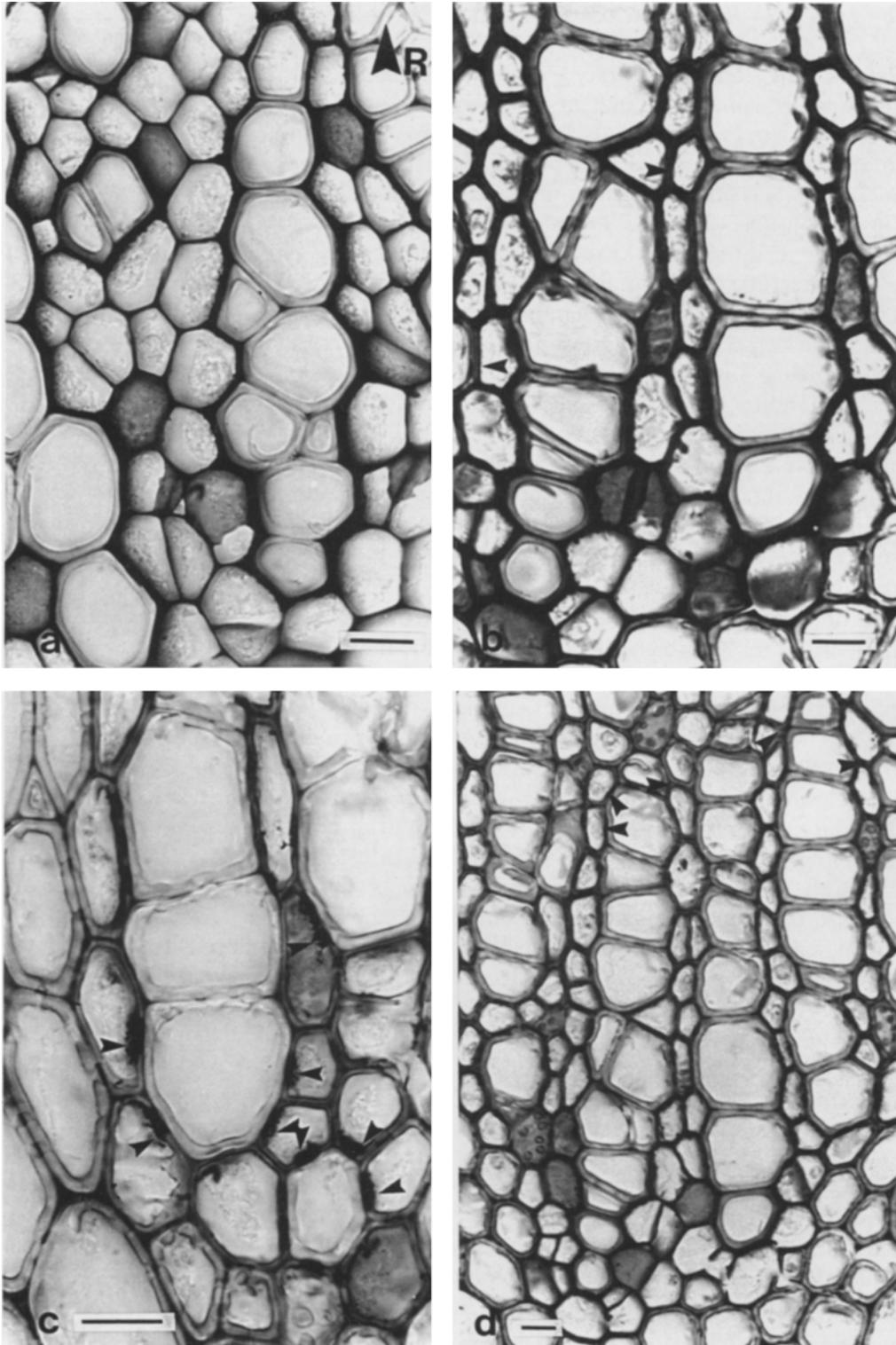


Abb. 7. *Valeriana decussata*. Querschnitte durch Sproßachsen verschiedenen Alters mit zunehmender Verholzung der Transferzellen; a primäres Xylem der jungen sekundären Achse, rindenwärts (R) abnehmender Entwicklungsgradient der Transferzellen (schmäler werdende Säume); b primäres Xylem in einer sekundär verdickten Achse mit beginnender Verholzung der Transferzellen (Pfeile); c verholzte Transferzellen mit büstenförmiger Einwucherung in den Tüpfeln (Pfeile); d weitgehend verholzte Transferzellen im primären Xylem, umgeben von verholzten Markzellen. — Maßstab: 0,01 mm

tuberosa eine Redifferenzierung erfahren können oder nach dem Abbau ihrer Protuberanzen in unverholztem Zustand mit leicht verdickten Wänden erhalten bleiben können (vgl. YEUNG & PETERSON 1974). In sekundär verdickten Wurzelabschnitten haben wir bisher nur bei *Patrinia scabiosaefolia*, *Fedia cornucopiae* und *Valeriana pulchella* vereinzelte Transferzellen gefunden (Tabelle 1); in der primären Wurzel konnten wir keine Transferzellen feststellen.

Bei der mediterranen, krautigen *Valeriana tuberosa* folgt auf die Abbauzone in der Speicherrübe der Hauptachse – ein Bericht über ihre Ontogenie und Anatomie ist in Vorbereitung – ein Achsenabschnitt, in dem die redifferenzierten Transferzellen zu Stärkespeicherzellen umfunktioniert werden können (Abb. 8 a–d).

Verholzung von Transferzellen bei *Valeriana decussata*. *Valeriana decussata* ist eine hochandine, verholzende Staude, die kräftig entwickelte Transferzellen (Abb. 4 c–e, 5 a–c, 7 a–d) in allen Sproßachsenabschnitten besitzt (Tabelle 1). Wir haben diese Art als Beispiel von allen untersuchten Arten, deren Transferzellen verholzen können (Tabelle 1), ausgewählt, um die lichtmikroskopisch feststellbaren Veränderungen der Zellwand darzustellen (Abb. 4 c–e, 5 a–c, 6 b, d, 7 a–d). Bei den mehr krautig bleibenden Arten haben wir in der Regel keine Verholzung von Transferzellen beobachten können (Tabelle 1; Material und Methoden).

In der jungen, sich bereits sekundär verdickenden Achse bilden faszikuläre und interfaszikuläre Kambien einen 4–6 Zellschichten breiten Ring kambialer Zellen, der sich infolge Differenzierung eines Teiles dieser Zellen im weiteren Verlauf des sekundären Dickenwachstums auf ein bis zwei Zellschichten verschmälert. Die gut entwickelten Transferzellen liegen vor allem im primären Xylem. Aber auch im jungen sekundären Xylem können sie noch gut entwickelt sein (Abb. 7 a). Ein Querschnitt durch eine etwas ältere Achse (Abb. 7 b) zeigt, daß die Transferzellen im sekundären Xylem bald verholzen, so daß ihr Vorkommen auf die Pole des primären Xylems beschränkt ist, die dann von einer Scheide verholzter Markzellen umgeben sind (Abb. 7 c, d). Im älteren sekundären Xylem besteht das Grundgewebe vor allem aus Fasertracheiden, deren Plasma und Kern lange erhalten bleiben können, und kurzen, lebenden Fasern, welche das fehlende paratracheale Parenchym funktionell ersetzen (vgl. BAILEY 1953, 1947, MONEY & al. 1950).

Die Verholzung der Transferzellen beginnt bereits in der wenig sekundär verdickten Achse mit den nur mäßig entwickelten Transferzellen im sekundären Xylem (Abb. 7 b–d) und schreitet im Verlauf der sekundären Achsenverdickung markwärts zu den Polen des primären Xylems hin fort. Vor den Transferzellen verholzen allerdings alle benachbarten, nicht modifizierten Parenchymzellen.

Bei einer verholzenden Transferzelle verschwinden in der Regel mit bzw. vor der Auflagerung lignifizierter Wandschichten die Protuberanzen auf allen Wandbereichen außer auf den einfachen Tüpfeln, wo sie als kleine, bürstenförmige Einwucherung erhalten bleiben können (Abb. 5 a–c, 6 b, c, 7 c). Wie bereits erwähnt, können während der Verholzung an der Wand zu einer benachbarten Trachee oder Tracheide aus den einfachen Tüpfeln der unverholzten Transferzelle vereinzelt korrespondierende Hoftüpfel entstehen, wie es DÖRR & KOLLMANN (1976) bei *Orobancha crenata* beschrieben haben. An allen anderen Wänden, z. B. zu einer Mark-, Parenchym- oder Transferzelle, bleiben die Tüpfel einfach (Abb. 4 c, 5 b, c). Lichtmikroskopisch sichtbar beginnt die Verholzung lokal an Wandbereichen, die keine Einwucherungen aufweisen (Abb. 7 b). Erst zuletzt verholzen die an das benachbarte tracheale bzw. tracheidale Element grenzenden Wände (Abb. 5 a, 7 c).

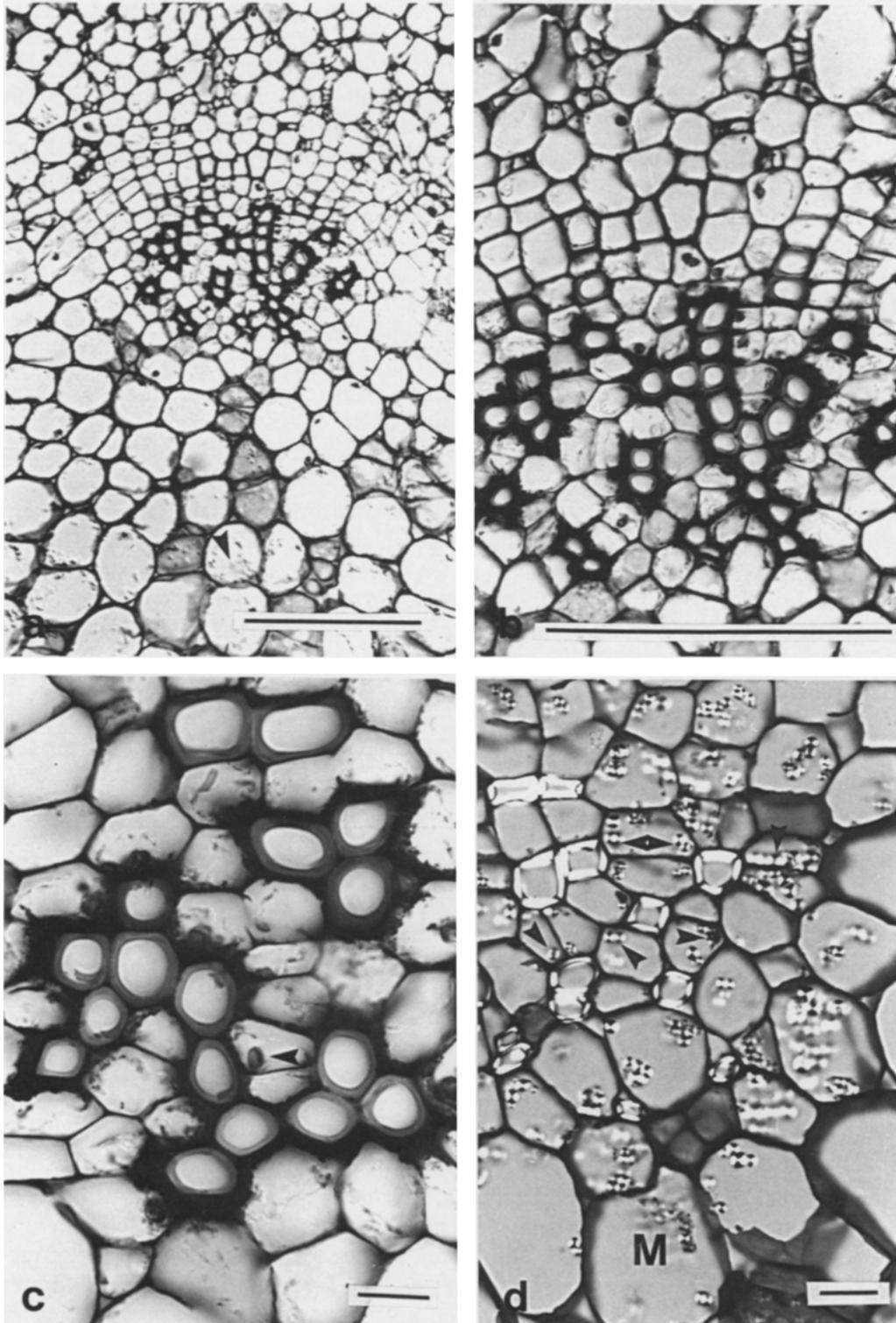


Abb. 8. *Valeriana tuberosa*, Querschnitte durch die Rübe; *a* (mit Interferenzkontrast) und *b* im Bereich des verdickten Hypokotyls, vasizentrische Transferzellen kräftig entwickelt und ohne Stärke, Markzellen mit eingelagerter Stärke; *b* Ausschnitt aus *a*; *c* desgleichen aus der Mitte der Rübe; *d* (mit Polarisationsfilter) im Übergangsbereich zur Wurzelstruktur; Hüllenstärkekörner in redifferenzierten Transferzellen (Pfeile), M: Markzelle. – Maßstab: 0,01 mm

Die Protuberanzen können bei *Valeriana decussata* und den stärker verholzenden brasilianischen Arten einer Inkrustierung (Abb. 6 d) ähnlich sehen, die mit Hoftüpfelverzerrungen (BAILEY 1933) verwechselt werden kann.

Redifferenzierung von Transferzellen bei *Valeriana tuberosa*. Unter Redifferenzierung einer Transferzelle verstehen SCHNEPF & PROSS (1976) das Verschwinden ihrer charakteristischen Wandprotuberanzen, verbunden mit einer Differenzierung, welche die Auflagerung einer Tertiärwand und verschiedene Modifikationen der Organellen zur Folge haben kann (s. YEUNG & PETERSON 1974, 1975, DÖRR 1975, DÖRR & KOLLMANN 1976, SCHNEPF & PROSS 1976).

Bei *Valeriana tuberosa* sind die Transferzellen im Xylem der Achsen der vegetativen und blühenden Sprosse verteilt und entwickelt wie bei den anderen untersuchten Arten (s. Tabelle 1). Verholzende Transferzellen findet man vereinzelt im oberen Abschnitt des Rübenorgans und in der Basis des krautigen Stengels. Dort kann auch in geringem Umfang eine verholzte Leitbündelscheide aus Markzellen entstehen.

Im Rübenorgan können Anzahl und Entwicklungsgrad der Transferzellen wieder leicht zunehmen (Abb. 8 c). Dies geschieht vor allem in jungen, sich mit Speicherstärke füllenden Rüben. Dort treten im unteren Abschnitt, der sich aus der Wurzel entwickelt, häufig Transferzellen auf, die modifizierte Markzellen sind. Sie umgeben die im Mark z. T. isoliert auftretenden Gefäßstränge vasizentrisch.

In den Leitbündeln des Rübenorgans werden die Transferzellen achsenabwärts zunehmend redifferenziert; ihre Wandeinwucherungen werden abgebaut (Abb. 8 d). In den redifferenzierten Parenchymzellen findet man häufig Amyloplasten und nach CZAJA (1978) Hüllenstärkekörner (Abb. 8 d). Diese Zellen finden zusätzlich zu den Parenchymzellen des Marks und der Rinde als Speicherzellen für Stärke Verwendung, allerdings erst dann, wenn benachbarte Parenchymzellen schon Stärke gespeichert haben.

In älteren Rübenorganen, deren Speicherstärke nach den Wintermonaten fast vollständig aufgebraucht ist, ist ein großer Teil der Mark- und Rindenzellen kollabiert, und ein neues Tiefenperiderm wird ausgebildet, Transferzellen fehlen weitgehend und die wenigen vorhandenen sind nur gering entwickelt. In dieser und der nachfolgenden Vegetationsperiode werden die Funktionen des Rübenorgans von länglichen Wurzelknollen übernommen, die sich aus sproßbürtigen Wurzeln entwickelt haben (vgl. WEBER 1944). Ein Bericht über die Ontogenie der Rübe von *Valeriana tuberosa* ist in Vorbereitung.

Diskussion

Unser Bericht soll ein weiterer Beitrag sein, um für die genannten Feinstrukturen zu einer taxonomischen und phylogenetischen Bewertung zu gelangen, welche über die derzeitigen, auf zu wenig untersuchte Arten gegründeten und daher noch weitgehend spekulativen Erwägungen (METCALFE & CHALK 1979) hinausreicht. Bis dieses Ziel erreicht werden kann, müssen freilich noch weit mehr Arten verschiedenster Verwandtschaftskreise untersucht werden, als dies bisher der Fall ist. Untersuchungen über Transferzellen wurden innerhalb der Dikotylen bisher vorgenommen an Blattorganen bei ca. 1200 Species, an Keimlingen und Knoten bei ca. 100 Arten und an sekundär verdickten Achsen, Rhizomen und Wurzeln bei einigen wenigen Arten. Phylogenetische und taxonomische Deutungen der Verbreitung von Transferzellen

innerhalb eines bestimmten Verwandtschaftskreises sowie ihrer axialen Verteilung sind deshalb sicherlich noch verfrüht.

Vielleicht wird es nach weiteren, auch elektronenmikroskopischen Untersuchungen zur Ermittlung des transversalen und longitudinalen Differenzierungsgradienten von Transferzellen möglich sein, ihren Differenzierungsgrad als Maß für das Differenzierungsalter eines bestimmten Gewebes bzw. eines Achsenabschnittes zu verwenden. Darüber hinaus könnte ihre Verteilung in Rübenorganen, Knollen und Rhizomen Aufschluß darüber geben, wo im jeweiligen Achsenabschnitt ein selektiver Stofftransport bzw. wohin eine Sekretion von Inhaltsstoffen hauptsächlich erfolgt.

Transferzellen können verholzen, auch wenn dieser Vorgang wesentlich mehr Zeit beansprucht als bei den benachbarten, nicht modifizierten Parenchymzellen. Schon YEUNG & PETERSON (1974) schreiben nach ihren Untersuchungen an *Hieracium floribundum*: „... but the transfer cells although losing the typical wall ingrowths, remain non-lignified for a considerable time“. Eine Verholzung von Transferzellen geschieht allerdings beim Parasiten *Orobanche crenata*, wobei die Transferzelle zu einem haustorialen Wasserleitelement redifferenziert wird (DÖRR 1975, DÖRR & KOLLMANN 1976). Die verholzten Transferzellen der untersuchten Valerianaceenarten unterscheiden sich lichtmikroskopisch von den früher lignifizierten Parenchymzellen oft nur noch durch eine bürstenförmige Einwucherung in den einfachen Tüpfeln. Unsere Beobachtungen an *Valeriana organensis* (LÖRCHER & WEBERLING 1984) bestärken uns in der Annahme, daß auch die im Tüpfelhof verbleibenden Reste dieser Protuberanzen nach einiger Zeit reduziert und abgebaut werden bzw. bei einigen, stark verholzenden Arten zu einer Inkrustierung werden können und dann Tüpfelverzierungen (BAILEY 1933) ähnlich sehen (Abb. 6 b–d). Vermutlich sind auch die von CASTRO (1982, 1984, 1985) bei *Lauraceae* beschriebenen Einwucherungen an Hoftüpfeln in entsprechender Weise zu deuten.

Es erhebt sich die Frage, ob nicht auch andere Derivate des Kambiums in der Lage sind, die vorhandene genetische Potenz zur Ausbildung von Wandprotuberanzen zumindest im Bereich ihrer Tüpfel zu nutzen, und die Entstehung verzierter Hoftüpfel bzw. unverholzt bleibender Pseudoverzierungen oder Inkrustierungen (GALE 1982) darin eine Erklärung findet.

Seit dem Bericht von SCHNEPF & PROSS (1976) über die Differenzierungsvorgänge in modifizierten Epithelzellen von Septalnektarien weiß man, daß auch Transferzellen Stärke anreichern können: „In very young cells the plastids contain few and small starch grains. The starch content increases and reaches a maximum at the onset of nectar secretion. Then it decreases drastically.“ Im heranwachsenden Rübenorgan von *Valeriana tuberosa* erreicht die Stärkespeicherung dagegen erst in redifferenzierten Transferzellen ihr Maximum, während in der vollentwickelten Transferzelle meist noch keine Stärke vorhanden ist. Zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode wird die eingelagerte Stärke dann zur Ausbildung eines neuen Triebes vollständig aufgebraucht. Die Speicherung für die folgenden Vegetationsperioden erfolgt bei dieser Pflanze bekanntlich in sproßbürtigen Wurzelknollen (WEBER 1944).

Literatur

- BAILEY, J. W., 1933: The cambium and its derivate tissues No. VIII. Structure, distribution and diagnostic significance of vestured pits in Dicotyledons. – J. Arnold Arbor. **14**, 259–273.
- 1953: Evolution of the tracheary tissue in land plants. – Amer. J. Bot. **40**, 4–8.
- 1957: The potentialities and limitations of wood anatomy in the study of phylogeny and classification of angiosperms. – J. Arnold Arbor. **38**, 243–254.
- BRIARTY, L. G., 1971: A method for preparing living plant cell walls for scanning electron microscopy. – J. Microscopy **94** (2) 181–183.
- CASTRO, M. A., 1982: Estructura de la membrana de la puntuación parenquima-vaso en *Nectandra falcifolia* (Lauraceae). – Physis, Buenos Aires, C, **41** (100), 97–102.
- 1984: Estructura de la membrana de la puntuación parenquima-vaso en *Persea americana* var. *drymifolia* (Lauraceae). – Darwiniana **25** (1–4), 361–365.
- 1985: Structure of the vessel-parenchyma pit membrane in some species of Lauraceae. – IAWA Bulletin, n.s., **6** (1), 35–38.
- CUTTER, E. G., 1978: Plant Anatomy; 2. Aufl. – Manchester: Edward Arnold.
- CZAJA, A. T., 1978: Stärke und Stärkespeicherung bei Gefäßpflanzen; 1. Aufl. – Stuttgart, New York: Fischer.
- DÖRR, I., 1975: Development of transfer cells in higher parasitic plants. – In ARONOFF, S., DAINY, J. & al., (Eds.): Phloem Transport, pp. 177–186. – New York: Plenum Press.
- KOLLMANN, R., 1976: Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanch*e. III. Die Differenzierung des Xylemanschlusses bei *O. crenata*. – Protoplasma **89**, 235–249.
- FEDER, N., O'BRIEN, T. P., 1968: Plant microtechnique: some principles and new methods. – Amer. J. Bot. **55**, 123–144.
- GALE, R., 1982: Some pitfalls in wood identification, with reference to *Nothofagus*. – IAWA Bulletin, n.s.g., **3** (3–4), 179–184.
- GUNNING, B. E. S., 1977: Transfer cells and their roles in transport of solutes in plants. – Sci. Prog., Oxf. **64**, 539–568.
- PATE, J., 1969: "Transfer Cells", plant cells with wall ingrowths, spezialized in relation to short distance transport of solutes – Their occurrence, structure and development. – Protoplasma **68**, 107–133
- – 1974: Transfer cells. – In ROBARDS, A. W., (Ed.): Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure, pp. 441–481. – Maidenhead: McGraw-Hill.
- – GREEN, L. W., 1970: Transfer cells in the vascular system of stems: Taxonomy, association with nodes and structure. – Protoplasma **71**, 147–171.
- – – MINCHIN, F. R., MARKS, I., 1974: Quantitative aspects of transfer cell structure in relation to vein loading in leaves and solute transport in legume nodes. – Symp. Soc. Exp. Biol. **28**, 87–124.
- JONES, M. G. K., GUNNING, B. E. S., 1976: Transfer cells and nematode induced giant cells in *Helianthemum*. – Protoplasma **87**, 273–279.
- – NORTHCOTE, D. H., 1972: Multinucleate transfer cells induced in *Coleus* roots by the root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*. – Protoplasma **75**, 381–395.
- KUO, J., PATE, J. S., RAINBIRD, R. M., ATKINS, C. A., 1980: Internodes of grain legumes – New location for xylem parenchyma transfer cells. – Protoplasma **104**, 181–185.
- LETVENUK, L. J., PETERSON, R. L., 1976: Occurrence of transfer cells in vascular parenchyma of *Hieracium florentinum* roots. – Canad. J. Bot. **54**, 1458–1471.
- LÖRCHER, H., WEBERLING, F., 1982: Zur Achsenverdickung hochandiner Valerianaceen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **95**, 57–74.
- – 1984: Anatomie und Achsenverdickung brasilianischer *Valeriana*-Arten (Series *Polystachyae*). – Akad. Wiss. Lit. Mainz math.-nat. Kl. Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt **47**, 315–341.

- – 1985: Zur Achsenanatomie hochandiner *Valeriana*-Arten (*Valeriana micropterina* WEDD., *Valeriana thalictroides* GRAEBN.). – *Flora* **176**, 197–212.
- METCALFE, C. R., CHALK, L., 1979: *Anatomy of the Dicotyledons I*. – Oxford: Clarendon Press.
- MONEY, L. L., BAILEY, J. W., SWAMY, B. G. L., 1950: The morphology and relationships of the *Monimiaceae*. – *J. Arnold Arbor.* **31**, 372–404.
- NEUBAUER, H. F., 1978: On nodal anatomy and petiolar vascularization of some *Valerianaceae* and *Dipsacaceae*. – *Phytomorphology* **28**, 431–436.
- O'BRIEN, T. P., McCULLY, 1981: *The Study of Plant Structure Principles and Selected Methods*. – Melbourne (Australia): Termarcarphi PTY. LTD.
- PATE, J. S., GUNNING, B. E. S., 1969: Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. – *Protoplasma* **68**, 135–156.
- – 1972: Transfer cells. – *Annual Rev. Pl. Physiol.* **23**, 173–196.
- – BRIARTY, L. G., 1968: Ultrastructure and functioning of the transport system of the leguminous root nodule. – *Planta (Berlin)* **85**, 11–34.
- – MILLIKAN, F. F., 1970: Function of transfer cells in the nodal regions of stems, particularly in relation to the nutrition of young seedlings. – *Protoplasma* **71**, 313–334.
- PETERSON, R. R., YEUNG, E. C., 1975: Ontogeny of phloem transfer cells in *Hieracium floribundum*. – *Canad. J. Bot.* **53**, 2745–2758.
- SCHNEPF, E., PROSS, E., 1976: Differentiation and redifferentiation of a transfer cell: Development of septal nectaries of *Aloe* and *Gasteria*. – *Protoplasma* **89**, 105–115.
- WATSON, L., PATE, J. S., GUNNING, B. E. S., 1977: Vascular transfer cells in leaves of *Leguminosae* – *Papilionoideae*. – *Bot. J. Linn. Soc.* **74**, 123–130.
- WEBER, H., 1944: Über die Bewurzelungsweise von *Ceratocephalus orthoceras* und *Valeriana tuberosa*. – *Bot. Arch.* **45**, 248–254.
- WEBERLING, F., UHLARZ, H., 1977: Morphologische, anatomische und palynologische Untersuchungen an der Gattung *Aretiastrum*. – *Pl. Syst. Evol.* **127**, 217–242.
- YEUNG, E. C., PETERSON, R. L., 1972: Xylem transfer cells in the rosette plant *Hieracium floribundum*. – *Planta (Berlin)* **107**, 183–188.
- – 1974: Ontogeny of xylem transfer cells in *Hieracium floribundum*. – *Protoplasma* **80**, 155–174.
- – 1975: Fine structure during ontogeny of xylem transfer cells in the rhizome of *Hieracium floribundum*. – *Canad. J. Bot.* **53**, 432–438.
- ZIEGLER, H., 1965: Die Physiologie pflanzlicher Drüsen. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **78**, 466–477.

Anschrift der Autoren: HERMANN LÖRCHER, Prof. Dr. FOCKO WEBERLING (Korrespondenz), MARIANNE HILDENBRAND, Universität Ulm, Abt. Spezielle Botanik (Biologie V), Oberer Eselsberg, D-7900 Ulm, Bundesrepublik Deutschland.