

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin

DER STRUKTURWECHSEL  
AM VEGETATIVEN SPROSSSCHEITEL  
VON *ERIANTHUS* MICHX.

Von

CHARLOTTE THIELKE

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. März 1963)

Strukturanalysen am Vegetationskegel verschiedener *Saccharum*-Arten haben gezeigt, daß bei Pflanzen dieser Gattung histologische Verhältnisse vorkommen, die unter den Angiospermen etwas ungewöhnlich sind (THIELKE 1960, 1962). Daß im Verlauf der Ontogenese eine Änderung der Scheitelstruktur auftreten kann, ist an mehreren Objekten gezeigt worden (Literatur bei POPHAM 1960). Daß in Zusammenhang mit dem Wechsel der Jahreszeiten die Zahl der Tunicaschichten sich regelmäßig ändern kann, ist kürzlich von HARA (1962) für *Daphne* mitgeteilt worden. Wir wissen außerdem, daß sich sowohl die Klone einer Art, als auch verschiedene Arten einer Gattung in histologischer Hinsicht unterschiedlich verhalten können.

Bei *Saccharum sinense* ändert sich die Schichtung am Scheitel während des Austreibens von Achselknospen. In ruhendem Stadium sind sie von einer geschlossenen Zellage bedeckt. Beim Austreiben kommt es innerhalb dieser Schicht zu periklin orientierten Zellteilungen. Da diese Teilungen auch terminal, d. h. außerhalb des Blattprimordialbezirkes erfolgen, zeigt der Scheitel in diesem Stadium ein Verhalten, das für viele Gymnospermen als typisch gilt. In einer späteren Phase des Austreibens stellt sich — vielleicht in Zusammenhang mit einer zunehmenden Erstarkung der Sproßachse — die Schichtung in Form einer Tunica wieder ein (THIELKE 1962). Es liegt daher nahe, Pflanzen aus dem Verwandtschaftsbereich von *Saccharum* daraufhin zu prüfen, ob Scheitelstrukturen ohne die geschlossene Zellage einer Tunica anderweitig auftreten und ob ein ähnlicher Strukturwechsel auch bei Vertretern anderer Gattungen vorkommen kann.

*Erianthus* wird in den Tribus der *Andropogoneae* gestellt und zusammen mit anderen Gattungen innerhalb des Subtribus *Saccharinea* aufgeführt (PILGER 1960). Es ist möglich, daß *Erianthus*-Arten in die Kulturformen von *Saccharum* eingekreuzt wurden. Nach GRASSL (zitiert bei ARTSCHWAGER 1958) könnte diese Hypothese dadurch gestützt werden, daß eine dritte begrante Spelze sowohl bei *E. maximus* als auch bei bestimmten Zuckerrohren vorkommt.

### Material und Methode

Für diese Untersuchungen standen vier Klone aus drei verschiedenen Arten von *Erianthus* zur Verfügung<sup>1</sup>. Die Pflanzen wurden in Töpfen im Gewächshaus herangezogen. Die Fixierung der Knospen erfolgte mit dem Chrom-Essigsäure-Formalin-Gemisch nach BELLING sowie mit einem Formalin-Essigsäure-Alkohol-Gemisch. Da bei *Erianthus* die Blätter in zwei opponiert stehenden Zeilen inseriert sind, wurde für die Längsschnittserien die Schnittrichtung durch die Blattanlagenmediane bevorzugt. Zur Ergänzung kamen jedoch auch Medianschnitte senkrecht zur Blattanlagenmediane sowie Querschnitte zur Untersuchung. Die 5 und 7  $\mu$  dicken Schnitte wurden mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und nach HEIDENHAIN gefärbt. Zur Darstellung der undifferenzierten Zellwände bewährte sich wieder eine Fastgreen-Gegenfärbung.

Für die sorgfältige Herstellung einiger Schnittserien danke ich Fräulein GISELA WOLTER.

#### 1. *Erianthus maximus* „Fiji I“

Zur Prüfung dieser Art standen zwei Klone von den Fiji-Inseln zur Verfügung, die sich in ihrer Chromosomenzahl unterscheiden. Der Klon „Fiji I“ ( $2n = 70$ ) wurde untersucht an Längs- und Querschnittserien von etwa 100 Knospen. Nach den Erfahrungen an *Saccharum sinense* (THIELKE 1962) wurden auch diese Knospen sortiert in solche, die von jungen austreibenden Sprossen mit noch nicht gestrecktem Internodium stammen und in andere, die an Sprossen fixiert wurden, deren Internodien bereits eine Länge von mehr als 3 cm erreicht hatten. Mit zunehmendem Längenwachstum der Sprosse ist meistens eine zunehmende Erstarkung des Vegetationskegels verbunden. Am fixierten und geschnittenen Material gemessen haben 83 Scheitel des nicht geschossenen Materials einen mittleren Durchmesser von  $87 \pm 3,2 \mu$  (Extremwerte 65 und 133  $\mu$ ), die der ausgetriebenen Pflanzen einen Durchmesser von  $105 \pm 2,5 \mu$  (Extremwerte 90 und 126  $\mu$ ).

Schon nach flüchtiger Prüfung ist zu erkennen, daß das in der Gattung *Saccharum* zuerst gefundene andersartige Verhalten der Oberhaut am Scheitel auch bei diesem Klon von *Erianthus* auftritt. Unter den 83 im Längsschnitt geprüften Scheiteln nicht geschossener Sprosse besitzt nur einer eine gleichmäßig geschlossene epidermale Zelle in Form einer einschichtigen Tunica. In zwölf Fällen kann nicht darüber entschieden werden, ob eine Tunica vorhanden ist oder nicht, die übrigen 70 Knospen besitzen Strukturen, die erkennen lassen, daß die oberflächlich gelegenen Zellen sich sowohl antiklin als auch periklin teilen können. Da ein solches Verhalten der Epidermis im Bereich der Blattanlagen bei Gramineen die Regel zu sein scheint, ist es wichtig, darauf hinzuweisen, daß auch bei *Erianthus* perikline und schräge Teilungswände in der Oberhaut außerhalb des Blattprimordiums vorkommen.

<sup>1</sup> Das Material und seine cytologische Kennzeichnung verdanke ich wieder der Freundlichkeit von Herrn Dr. SAM PRICE, U.S. Department of Agriculture, Beltsville, Maryland, U.S.A.

Die jungen Blattanlagen bilden sich an dem Vegetationskegel subterminal (Abb. 1). Die Orte der zukünftigen Blattbildung markieren sich durch perikline Zellwände in der Außenschicht schon bevor die Primordien als Vorwölbungen kenntlich sind (Abb. 1b und e links). Diese peripher gelegene Zone bleibt während der Frühentwicklung der Blätter weiterhin teilungsaktiv, wie es für viele andere Gräser typisch ist. Daher ist dieser Bezirk für unsere Fragen außer acht zu lassen. Wenn aber bei *Erianthus* im übrigen Bereich des Vegetationskegels — sowohl terminal als auch der jeweils jüngsten Blattanlage opponiert gelegen — perikline Zellteilungen an der Oberfläche des Scheitels vorkommen, dann ist in solchen Fällen eine geordnete Tunica nicht vorhanden (Abb. 1a—d).

Mit zunehmendem Alter oder mit zunehmender Erstarkung ist zwar auch bei *Erianthus maximus* „*Fiji I*“ eine gewisse Tendenz zur Ausbildung einer epidermalen Zelle am Scheitel zu erkennen, doch ist bei der willkürlich gewählten Grenze zwischen ausgetriebenen und nicht ausgetriebenen Sprossen die Grenze zwischen geschichteten und ungeschichteten Scheiteln nicht so gut getroffen, wie bei den meisten Klonen von *Saccharum sinense*. Unter den 17 Knospen, die von Sprossen mit gestreckten Internodien stammen, besitzen neben vier fraglichen Fällen nur sechs einen eindeutig geschichteten Sproßscheitel (Abb. 1f). Daß in diesen Fällen die Schichtung schon stabilisiert sein muß, ist auch daran zu erkennen, daß die Zellen der Oberhaut flacher und im terminalen Bereich tangential gedehnt sind, während die subepidermale Zellschicht hier aus steileren, etwas radial gestreckten Zellen besteht, die im Falle des Scheitels (Abb. 1f) einer zweiten Tunicaschicht entsprechen könnten.

Die übrigen sieben Knospen sind wahrscheinlich im Stadium des Überganges zwischen ungeschichteter und geschichteter Struktur. Die Epidermis ist hier zwar schon über einen größeren Bezirk des jetzt etwas massiger entwickelten Vegetationskegels hinweg aus gleichmäßig hohen Zellen aufgebaut, doch treten in dieser relativ regelmäßigen Lage immer noch vereinzelt perikline Teilungen auf, ohne daß ein Zusammenhang zwischen ihnen und den Blattprimordien besteht. Auch an Knospen von jungen, nicht geschossenen Trieben, kann die Epidermis als regelmäßige Zellschicht auftreten, die nur vereinzelte perikline Teilung erkennen läßt. Wenn in manchen Fällen auch sichtbar ist, daß ein größerer Gewebekomplex des Scheitels Derivat solcher Teilungen ist (Abb. 1c und e, durch verstärkte Linien angedeutet), so sind daneben auch Teilungen nachweisbar, die nur lokal begrenzt die Epidermis verdoppeln (Abb. 1b und c rechts, 1d links). Am Zellmuster der Scheiteloberfläche — soweit es sich in Querschnittserien erfassen läßt — deutet nichts darauf hin, was man in Zusammenhang mit der Entwicklung eines

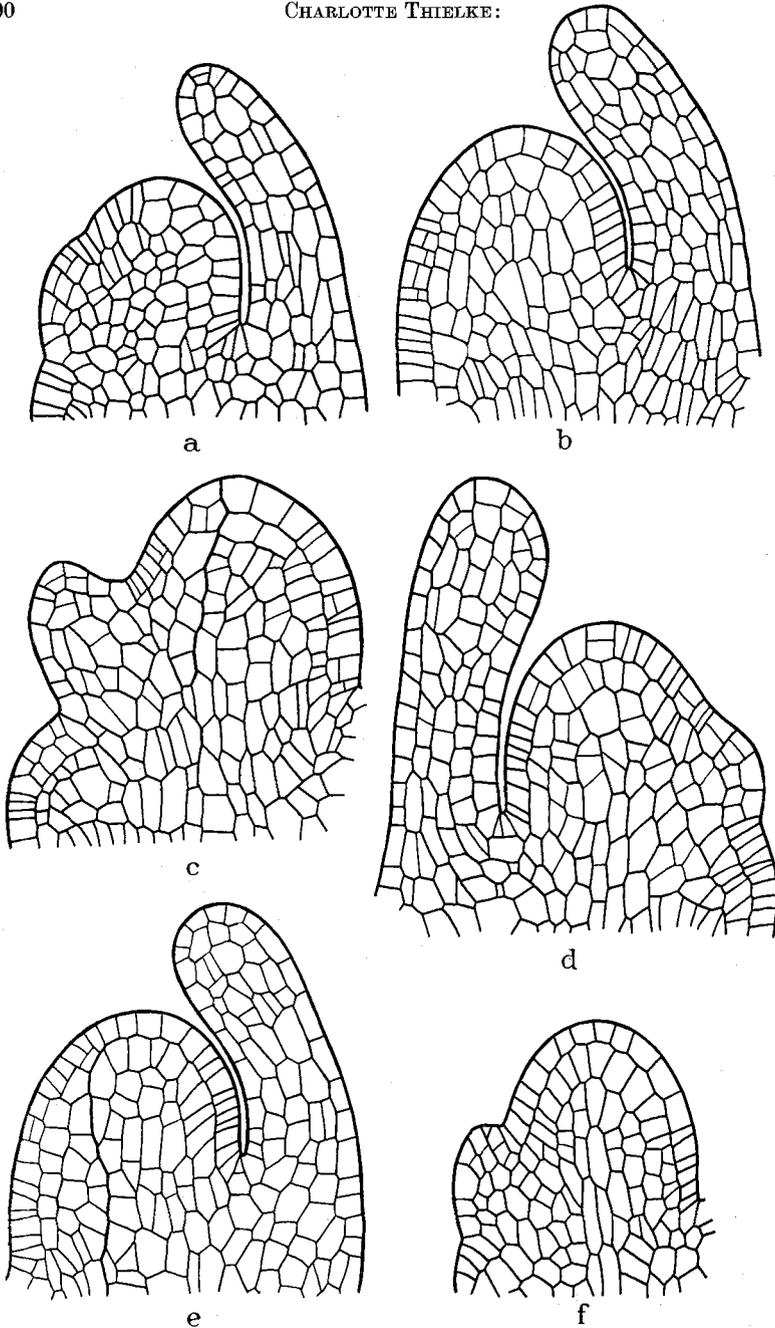


Abb. 1a—f. *Erianthus maximus* „Fiji I“. Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, 240 $\times$ . a u. b Scheitel ohne Tunica von nicht geschossenen Sprossen. c—e Scheitel ohne Tunica von Sprossen mit gestreckten Internodien. f Scheitel mit Tunica aus der Knospe eines Sprosses mit gestreckten Internodien

Primordiums bringen könnte; die Anordnung der Zellen an der Spitze eines Scheitels ist stets unabhängig sowohl von der Lage des nächsten Blattes, als auch von der zweizeiligen Blattinsertion. Die Scheitel geschossener und nicht geschossener Sprosse unterscheiden sich in dieser Hinsicht nicht.

Der vegetative Sproßscheitel des Klones *Fiji I* macht also während des Austreibens einen Strukturwandel durch. Die ruhende Achselknospe ist — wie bei allen daraufhin untersuchten Gramineen — von einer gleichmäßigen, fast geschlossenen Zellage überzogen. Während des frühen Austriebes wird diese Anordnung der Epidermiszellen beseitigt, kann sich aber unter gewissen Umständen wieder einstellen. Es ist wahrscheinlich, daß in Zusammenhang mit der Alterung eines Triebes diese Stabilisierung wieder eintritt. Daß damit auch gleichzeitig eine Erstarkung des Sproßspitzendurchmessers verbunden ist, wie im Fall von *S. sinense*, läßt sich an unserem Material ebenfalls vermuten (siehe Tabelle).

## 2. *Erianthus maximus* „*Fiji II*“

Der zweite Klon der gleichen Art „*Fiji II*“ ( $2n = 94$ ) wurde an 46 Knospen untersucht, von denen 32 von nicht geschossenen Sprossen und 14 von Sprossen mit gestreckten Internodien stammten. Alle Knospen von geschossenen Trieben besitzen eine klar ausgebildete Tunica. An oberflächlich gelegenen Zellen erfolgen perikline Zellteilungen nur im Bereiche der Blattprimordien (Abb. 2c). Der Durchmesser ist bei diesen Scheiteln recht unterschiedlich. Bei einem Mittelwert von  $100 \mu \pm 4,1$  liegen die Extremwerte bei 70 und bei  $140 \mu$ . Bei den Scheiteln von nicht geschossenen Sprossen schwanken die Werte des Durchmessers weniger stark (70—95  $\mu$ ). Der Mittelwert beträgt  $81 \pm 0,82 \mu$ . Hinsichtlich ihrer Struktur weichen diese Scheitel nicht sehr von den länger ausgetriebenen ab. Die Mehrzahl von ihnen verfügt ebenfalls über eine geschlossene Zellage in Form einer Tunica (Abb. 2a). In sechs Fällen ist eine Entscheidung über das Vorhandensein oder Fehlen einer Tunica nicht möglich, und in nur vier Fällen können perikline Teilungen am Scheitel außerhalb der Blattprimordien nachgewiesen werden (Abb. 2b). Der Klon *Fiji II* unterscheidet sich also in seinem histologischen Verhalten von dem Klon *Fiji I*. Die Tendenz zur periklinen Aufspaltung oberflächlich gelegener Zellen ist bei ihm wesentlich weniger ausgeprägt als bei *Fiji II*. Nach den Werten für die Scheiteldurchmesser der beiden Klone läßt sich die Strukturänderung des Scheitels nicht direkt in Beziehung zur Erstarkung der Sproßachsenspitze bringen (s. Tabelle). Bei geschossenen und nicht geschossenen Trieben ist die Differenz der Mittelwerte des Scheiteldurchmessers im Klon *Fiji I* (105 und 87  $\mu$ , Differenz = 18  $\mu$ ) kaum anders als im Klon *Fiji II* (100 und 81  $\mu$ , Differenz = 19  $\mu$ ); die absoluten Werte für den Durch-

messer liegen allerdings in beiden Klonen verschieden. Die Neigung zur periklinen Aufteilung der Oberhaut ist bei dem Klon mit dem kräftigeren Scheitel (*Fiji I*) stärker ausgeprägt.

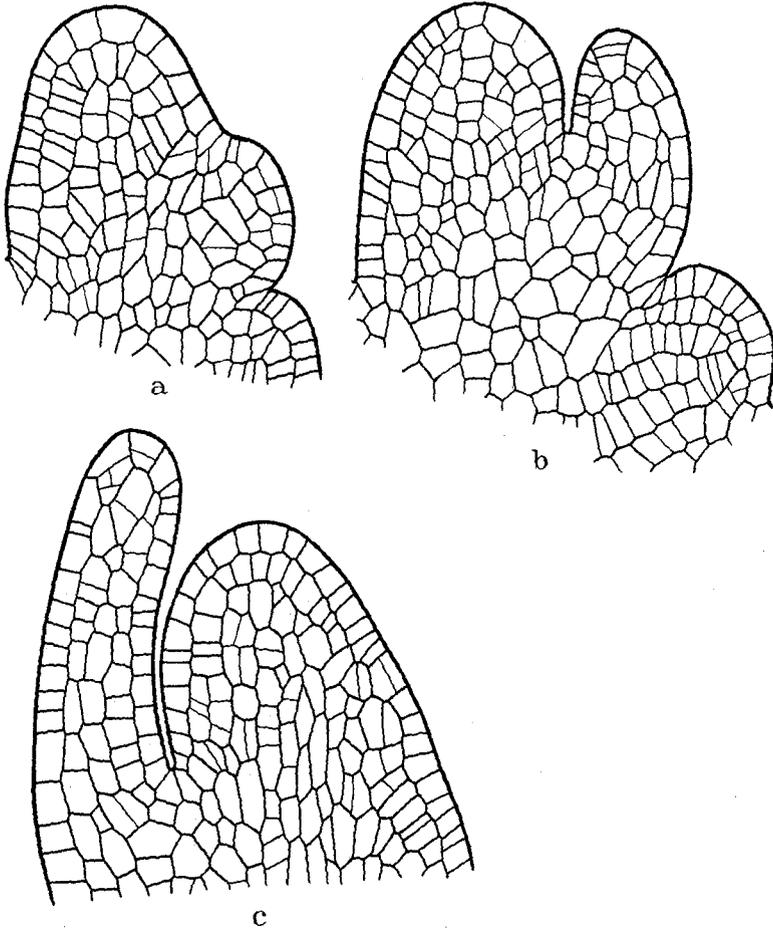


Abb. 2a—c. *Erianthus maximus* „*Fiji II*“. Vegetationskegel im medianen Längsschnitt 240  $\times$ . a u. b Scheitel von nicht geschossenen Sprossen. c Knospe eines ausgetriebenen Stengels

### 3. *Erianthus arundinaceus* „U. S. 56-12-2“

Dieser Klon stammt aus Thailand und besitzt eine Chromosomenzahl von  $2n = 60$ . Er wurde geprüft an Knospen von sechs geschossenen Trieben, die einen mittleren Durchmesser von  $91 \pm 4,2 \mu$  (Extremwerte 84 und  $98 \mu$ ) am Scheitel aufweisen und an 28 Knospen von nicht-geschossenen Trieben, deren Scheitel im Mittel  $71 \pm 2,7 \mu$  (Extremwerte 49 und  $98 \mu$ ) stark sind. Mit dieser wieder willkürlich gewählten Unter-

teilung in zwei verschiedene Gruppen sind gleichzeitig — wie bei *Saccharum sinense* — zwei strukturell unterschiedliche Knospen getrennt worden. Alle Knospen der ersten Gruppe besitzen eine echte Tunica, alle

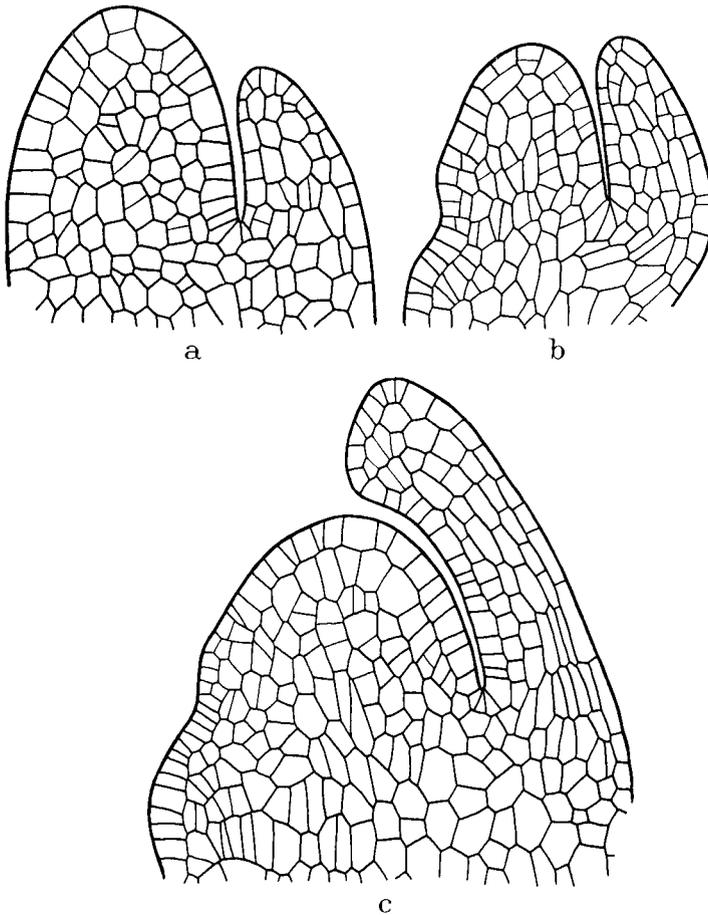


Abb. 3a—c. *Erianthus arundinaceus* „U. S. 56-12-2“. Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, 240 ×. a u. b Scheitel ohne Tunica von nicht ausgetriebenen Knospen. c Scheitel mit Tunica eines ausgetriebenen und erstarkten Stengels

Knospen der zweiten Gruppe besitzen keine Tunica. Die oberflächlich gelegenen periklinen Teilungen sind in der letzten Gruppe wieder an allen Bereichen des Scheitels nachzuweisen, sowohl an der der Blattanlage gegenüber gelegenen Seite, als auch terminal. Am Scheitel der Abb. 3a sind solche Teilungen terminal gelegen. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die nach links anschließende Doppelreihe von sechs epidermalen und vier subepidermalen Zellen das Produkt solcher

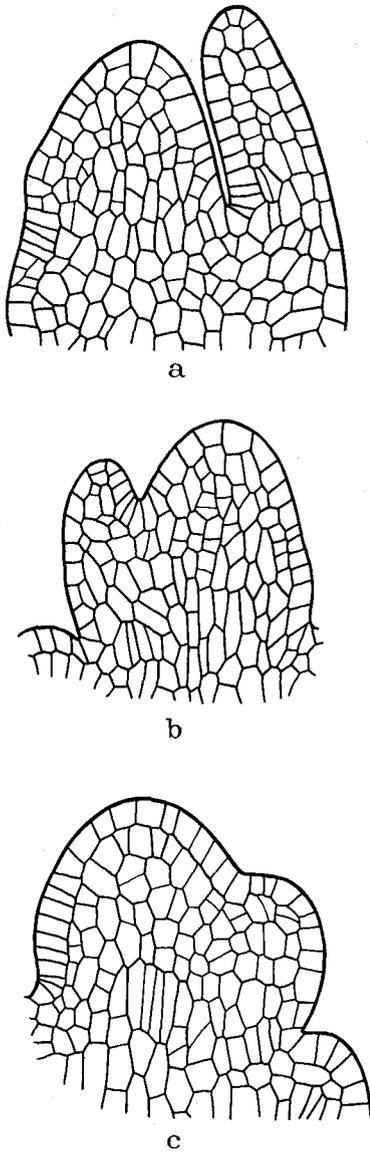


Abb. 4a—c. *Erianthus bengalensis* „U. S. 57-3-2“. Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, 240  $\times$ . a u. b Scheitel ohne Tunica von nicht geschossenen Sprossen. c Scheitel mit Tunica eines ausgetriebenen Stengels

Teilungen ist. Obwohl das nächstfolgende Blatt auf der linken Seite erscheinen würde, lassen die hier gelegenen Zellen noch keine auf die Blattbildung Bezug nehmende Teilungen erkennen. Solche Teilungen sind dagegen in Abb. 3 b links zu erkennen, wo am Ort der zukünftigen Blatinserktion die Scheiteloberfläche schon etwas vorgewölbt ist. Unabhängig von diesen Teilungen finden sich weitere perikline Teilungen terminal und links unmittelbar neben der Spitze. Auch rechts muß subterminal eine periklin orientierte Teilung stattgefunden haben. Eben solche Teilungen können im Anschluß daran zur Verdoppelung der Oberhaut geführt haben, die bis zum Ansatz des rechten Blattes reicht. In einem ähnlichen Entwicklungsstadium befindet sich das linke Primordium in Abb. 3 c, das ebenfalls durch die einleitenden periklinen Teilungen sowie durch eine schwache Vorwölbung gekennzeichnet ist. In diesem Scheitel, der von einem Sproß mit längeren Internodien stammt, sind der gesamte terminale Bezirk und die rechte Flanke bis zur Insertion des rechten Blattes mit einer geschlossenen Tunica bedeckt. Im subepidermalen Gewebe sieht es so aus, als sei es durch perikline Aufspaltung der in der Mitte einschichtigen subepidermalen Zelllage zu ihrer Verdoppelung rechts und links der Mitte gekommen. Die Vorgänge, die sich in den Beispielen 3 a und b in der Oberhaut vollzogen haben, sind hier subepidermal erfolgt.

In 3 b und c sind jeweils unter der linken Blattanlage die Orte dargestellt, an denen später die Achselknospen entstehen werden. Schon

in diesen recht frühen Stadien ist die Epidermis regelmäßig gelagert und nur selten durch periklin eingezogene Zellwände unterbrochen.

Im Vergleich mit *Saccharum sinense* scheint bei *Erianthus arundinaceus* eine gleichartige Entwicklungstendenz vorzuliegen. Nach einer länger andauernden Periode des Austreibens kommt es zu einer Erstarkung des Sproßscheitels und — vermutlich in Zusammenhang damit — zu einer Stabilisierung einer oberflächlich gelegenen Zellschicht vom Charakter einer Epidermis.

#### 4. *Erianthus bengalensis* „U. S. 57-3-2“

Dieser Klon, der in Vietnam beheimatet ist und über eine Chromosomenzahl von  $2n = 60$  verfügt, verhält sich ganz ähnlich. Auch hier ist die Organisation des Scheitels junger gerade austreibender Sprosse anders als eine solche, die von älteren Sprossen mit schon gestreckten Internodien stammt. Die jungen Triebe befinden sich wieder in dem besonderen embryonalen Stadium, in dem sich an der Scheiteloberfläche noch keine Tunica differenziert hat. Die 27 untersuchten Knospen, die sich in diesem Stadium befanden, besitzen Vegetationskegel mit einem mittleren Durchmesser von etwa  $96 \pm 3,1 \mu$ . Die Extremwerte liegen zwar recht weit auseinander bei 63 und  $119 \mu$ , doch ist in keinem Fall eine geschlossene Tunica nachzuweisen. Periklin eingezogene Zellwände, die die oberflächlich gelegene Zellschicht unterbrechen, sind sowohl terminal als auch subterminal außerhalb der Blattanlagen nachzuweisen (Abb. 4a, b). Von den älteren Trieben wurden nur sechs Knospen untersucht. Ihre Scheitel sind im Mittel  $119 \pm 4 \mu$  dick und variieren von 112— $126 \mu$ . In allen sechs Fällen ist eine einschichtige Lage gleich hoher Zellen an der Oberfläche gebildet. Perikline Teilungen kommen nur im Bereich der Blattanlagen vor (Abb. 4c). Auch bei diesem Klon scheint der Strukturwechsel des Vegetationskegels mit seiner Erstarkung verbunden zu sein.

#### Diskussion der Ergebnisse

Bei drei Klonen aus drei verschiedenen Arten der Gattung *Erianthus* ist der Vegetationskegel nicht — wie sonst bei Angiospermen — von einer geschlossenen Zelllage in Form einer Tunica bedeckt. Die bisher vorliegenden Hinweise auf das Vorhandensein ungeschichteter Scheitel bezogen sich zunächst nur auf Pflanzen, deren Gewebe durch einen Plastidedefekt pathologisch verändert war (*Tradescantia fluminensis* var. *albovittata*, THIELKE 1954). Ähnliche Störungen im Gewebeaufbau des Scheitels sind bei strahlengeschädigten Pflanzen beobachtet worden (CROCKETT 1957). Weitere Angaben betreffen Pflanzen wie *Saccharum spez.* „Berlin“ und *S. sinense* (THIELKE 1960, 1962), die nicht zu den Wildarten gerechnet werden können. In diesen Fällen könnte das histologisch ungewöhnliche Verhalten mit einer besonderen idiotypischen

Konstitution zusammenhängen. Daher war es wichtig zu erfahren, daß auch bei drei Wildgräsern die gleichen Dinge beobachtet werden können.

In bezug auf die Schichtung des Scheitels bestehen also keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen Gymnospermen und Angiospermen. Sowohl bei den meist vielzelligen und umfangreicheren Vegetationskegeln der Gymnospermen, als auch bei den aus relativ wenigen Zellen aufgebauten Scheiteln der Gräser, kann ein „Dermatogen“ ausgebildet sein oder fehlen. Die früher geäußerte Vermutung, daß auch unter den Angiospermen Arten mit ungeschichtetem Scheitel bekannt werden könnten, hat sich jetzt bestätigt. Daß sie innerhalb der Gramineen und dort innerhalb des Verwandtschaftsbereiches von *Saccharum* gefunden worden sind, ist aus den früher angegebenen Gründen (THIELKE 1962) verständlich.

An dem umfangreicheren Material von *Saccharum sinense* konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß der sich später einstellende Strukturwechsel in Zusammenhang mit dem zunehmenden Scheiteldurchmesser steht. Daß auch bei *Erianthus* bei geschossenen und nicht geschossenen Trieben der Scheiteldurchmesser sich unterscheidet, wurde schon mitgeteilt. Wenn man den Durchmesser der Vegetationskegel, die eine Tunica besitzen, mit denen vergleicht, die keine aufweisen, dann zeigt sich für die einzelnen Klone folgendes Bild:

Tabelle

*Der Zusammenhang zwischen Größe und Struktur des Vegetationskegels bei Erianthus*

Für jeden Klon ist der Mittelwert des Scheiteldurchmessers in Mikron angegeben. Die in Klammern gesetzte Ziffer bedeutet die Anzahl der jeweils gemessenen Scheitel.

Art, Klon	Ohne Tunica	Mit Tunica
<i>E. maximus</i> „Fiji I“ . . . . .	88 ± 1,4 (70)	106 ± 4,5 (7)
<i>E. maximus</i> „Fiji II“ . . . . .	80 ± 3,3 (4)	91 ± 2,5 (39)
<i>E. arundinaceus</i> „U. S. 56-12-2“ . . . . .	71 ± 2,7 (28)	91 ± 4,2 (6)
<i>E. bengalensis</i> „U. S. 57-3-2“ . . . . .	96 ± 3,1 (27)	119 ± 4,0 (6)

In allen Fällen bestehen zwischen den Vegetationskegeln mit unterschiedlicher Struktur auch Differenzen im Durchmesser. Wenn die statistische Sicherung nicht immer ausreicht, um diesen Befund zu erhärten, dann liegt das z.T. an der geringen Menge des untersuchten Materials (aus technischen Gründen konnte der Pflanzenbestand nicht weiter kultiviert werden), z.T. auch an der ungleichen Entwicklung der in Töpfen sicher nicht optimal wachsenden Pflanzen.

Diese Untersuchungen sind jedoch ausreichend, um eine ähnliche Entwicklungstendenz wie bei *S. sinense* aufzuzeigen. Auch bei *Erianthus* scheint die Umschichtung am Scheitel einem vorübergehenden Entwicklungszustand zu entsprechen. Es steht damit ebenso wie *S. sinense*

im Gegensatz zu *Saccharum spec. „Berlin“*, das unter den üblichen Gewächshausbedingungen eine Stabilisierung der äußeren Zellagen am Scheitel nicht erreicht. Auch im Hinblick auf das differente Verhalten von Klonen der gleichen Art kann *Erianthus* als Parallellfall von *S. sinense* aufgefaßt werden. Die abweichende Scheitelstruktur des Klones *Fiji II* ist der ebenfalls von der Norm bei *S. sinense* abweichenden Struktur der Klone „*Mia Lan*“ und „*Saretha*“ direkt vergleichbar. Die Tatsache dieser Unterschiede mahnt aber auch zur Vorsicht, einzelne Untersuchungsbefunde allgemein auszuweiten. Wenn schon innerhalb einer Art keine einheitlichen Verhältnisse herrschen, dann ist weder für die Gattung noch für die Familie ein einheitlicher, histologisch in allen Einzelheiten festgelegter „Typus“ zu erwarten.

Die Entwicklung der Achselknospen und der Beginn ihres Austriebes sind bisher für unsere Formen noch nicht genauer dargestellt worden. Für *E. arundinaceus* wurde S. 594 erwähnt, daß der Ort, an dem später die Achselknospe entsteht, zunächst von einer einheitlichen Zellage bedeckt ist. Der epidermale Charakter dieser Zellage bleibt auch dann erhalten, wenn in ihr vereinzelt perikline Zellwände auftreten. Das gilt auch für die anderen hier beschriebenen Arten sowie für *S. sinense*. Damit unterscheiden sich diese Pflanzen von *Agropyron repens*, bei dem die entsprechenden Achselknospen von zwei geschlossenen Zellschichten bedeckt sind (SHARMAN 1945). Bei *Agropyron* und bei *Sinocalamus beecheyana* (HSÜ 1944) stimmt die Gewebeschichtung der ruhenden Achselknospe mit der des jeweiligen Hauptscheitels überein. Bei *Erianthus* und für *S. sinense* könnte man das gleiche annehmen, doch stimmt die Gewebeschichtung der ruhenden Achselknospe nur mit derjenigen einer älteren stabilisierten Sproßknospe überein. Die vereinzelt auftretenden periklin orientierten Zellwände innerhalb dieser Schicht sind viel zu wenig häufig, als daß man sie mit denen vergleichen könnte, die bei kräftig austreibenden Pflanzen vorkommen.

Die bis jetzt untersuchten Gramineen sind ganz allgemein durch eine besondere Labilität ihrer Oberhaut ausgezeichnet. Die Neigung zur periklinen Aufteilung ist innerhalb dieser Zellage an Orten von besonderer Wachstumsaktivität zu erkennen, wie sie an den Spitzen junger Blattprimordien auftreten. Bei den meisten Angiospermen ist das „Dermatogen“ des Sproßscheitels mit Beginn seiner Differenzierung am Embryo recht streng determiniert und besitzt im Normalfall nur noch die Potenz zur Bildung von Epidermis und „epidermalen Differenzierungen“, wie es die Stomata und die Trichome sind. Nur in einigen Sonderfällen wie bei *Begonia* und bei *Drimiopsis* (LENSKI 1957) u. a. kann die Omnipotenz dieses Gewebes wiederhergestellt werden. Bei vielen Gramineen scheint die oberflächliche Zellage des Scheitels, die in ihrer Situation dem „Dermatogen“ entspricht, wenigstens noch pluripotent

zu sein, da bei ganz normaler Entwicklung ein großer Teil des Blattgewebes einheitlichen, d. h. „dermatogenen“ Ursprungs ist. Da bei drei *Erianthus*-Klonen und bei *S. sinense* die äußeren Zellen des Vegetationskegels nicht nur das gesamte Material für das Blatt, sondern auch das Material für die Sproßachse liefern, müßten sie noch über alle Potenzen verfügen. Während sich bei diesen Arten die Omnipotenz in einer besonderen, vorübergehenden Entwicklungsphase zeigt, bleibt sie bei *S. spec.* „Berlin“ erhalten. Die sonst bei normaler Entwicklung irreversible Determiniertheit einer oberflächlich am Scheitel gelegenen Zellschicht ist demnach in diesen Fällen kein allgemeingültiger Situations-effekt im Sinne eines Gradientenmusters.

Das besondere Verhalten der Oberhaut ist nur an den Sproßspitzen dieser Gräser zu beobachten. Nach allerdings nur flüchtiger Prüfung besitzen die Wurzelspitzen von *Saccharum* und *Erianthus* eine ebenso strenge Schichtung der Histogene, wie sie bei anderen Gräsern auftritt. Das mag damit zusammenhängen, daß die Wurzelspitze unter der Kontrolle anderer Wirkstoffe steht als die Sproßspitze. Aus diesem Aspekt betrachtet, könnten die Gramineen und die Verwandten von *Saccharum* besonders günstige Objekte bieten um die Bedingungen zu ermitteln, die zur Differenzierung einer Sproßepidermis notwendig sind.

#### Zusammenfassung der Ergebnisse

Von *Erianthus maximus*, *E. arundinaceus* und *E. bengalensis* wurde die Struktur des vegetativen Vegetationskegels geprüft. Bei drei von insgesamt vier untersuchten Klonen teilen sich die Zellen der Scheiteloberfläche auch außerhalb der Blattanlagen periklin und antiklin, ordnen sich aber mit zunehmendem Alter oder mit zunehmender Erstarkung des Sprosses wieder zu einer regelmäßigen Tunica. In dieser Hinsicht verhalten sich die drei *Erianthus*-Arten wie die meisten Klone von *Saccharum sinense*. Dieser Strukturwechsel läßt sich wahrscheinlich als Ausdruck eines besonderen meristematischen Zustandes auffassen, der von der Pflanze während des Austreibens durchlaufen wird.

Für einen Teil dieser Untersuchungen danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für gewährte Sachbeihilfe.

#### Literatur

- ARTSCHWAGER, E.: Sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). Washington: U.S. Government Printing Office 1958.
- CROCKETT, L. J.: A study of the tunica corpus and anneau initial of irradiated and normal apices of *Nicotiana tabacum* L. Bull. Torrey bot. Club 84, 229—236 (1957).
- HARA, N.: Structure and seasonal activity of the vegetative shoot apex of *Daphne pseudo-mezereum*. Bot. Gaz. 124, 30—42 (1962).
- HSÜ, J.: Structure and growth of the apex of *Sinocalamus beecheyana* McCLEURE. Amer. J. Bot. 31, 404—411 (1944).

- LENSKI, I.: Über die Brutzwiebelbildung auf den Blättern von *Drimiopsis kirkii* BAK. *Planta* (Berl.) **50**, 579—621 (1958).
- PILGER, R.: *Gramineae* III (Unterfamilie *Panicoideae*). Aus ENGLER: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 14e. Berlin: Duncker u. Humblot 1960.
- POPHAM, R. A.: Variability among vegetative shoot apices. *Bull. Torrey bot. Club* **87**, 139—150 (1960).
- SHARMAN, B. C.: Leaf and bud initiation in the *Gramineae*. *Bot. Gaz.* 269—289 (1945).
- THIELKE, CH.: Die histologische Struktur des Sproßvegetationskegels einiger *Commelinaceen* unter Berücksichtigung panaschierter Formen. *Planta* (Berl.) **44**, 18—74 (1954).
- Histologische Untersuchungen am Sproßscheitel von *Saccharum*. I. Der Scheitel von *Saccharum spontaneum* L. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **73**, 147—154 (1960).
- Histologische Untersuchungen am Sproßscheitel von *Saccharum*. II. Mitt. Der Sproßscheitel von *Saccharum sinense*. *Planta* (Berl.) **58**, 175—192 (1962).

Prof. Dr. CHARLOTTE THIELKE,  
Pflanzenphysiologisches Institut der Freien Universität Berlin,  
1 Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 1—3