

Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg.

ÜBER DAS VORKOMMEN UND DIE HISTOGENESE
VON SCHEITELGRUBEN BEI KRAUTIGEN DIKOTYLEN,
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER GANZ-
UND HALBROSETTENPFLANZEN.

Von

WERNER RAUH und FRITZ RAPPERT.

Mit 22 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. November 1953.)

Einleitung.

Die seit einigen Jahren durchgeführten Untersuchungen über das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen (TROLL und RAUH 1950; RAUH und REZNIK 1951; 1953) erbrachten unter anderem das wichtige Ergebnis, daß dem primären Dickenwachstum¹ bei krautigen Dikotylen eine viel größere Bedeutung zukommt, als bisher allgemein angenommen, und daß zwischen der Internodienlänge und dem Ausmaß des Erstarkungswachstums enge Beziehungen bestehen (s. TROLL und RAUH 1950, S. 80 ff.). Sie äußern sich in der Weise, daß im Bereich gestauchter Achsenabschnitte das dem Erstarkungswachstum zugrunde liegende pDW seine größte Intensität und somit die Sproßachse ihren größten Durchmesser erreicht. Schon 1950 konnten TROLL und RAUH beobachten, daß extreme Internodienstauchung, wie sie bei der Ganzrosettenpflanze *Plantago* vorliegt, in Verbindung mit gesteigertem pDW die Ausbildung von ± tiefen Scheitelgruben zur Folge hat. In Übereinstimmung mit vielen Monokotylen, für die bislang allein innerhalb der Gruppe der Angiospermen solche bekannt waren, wird der eigentliche Vegetationspunkt in eine kraterförmige Vertiefung verlagert. Diese Beobachtung veranlaßte uns, das Erstarkungswachstum speziell von Ganz- und Halbrosettenpflanzen, soweit uns diese zur Verfügung standen, einer gesonderten Untersuchung zu unterziehen, denn auf Grund unserer früheren Arbeiten war zu erwarten, daß Scheitelgruben auch bei Dikotylen eine weitere Verbreitung haben würden, eine Vermutung, die denn auch durch die vorliegende Untersuchung bestätigt wurde. Dieser lag vor allem die Klärung der folgenden Fragen zugrunde:

1. Führt Rosettenwuchs bzw. Hemmung der Internodienentwicklung in Verbindung mit gesteigertem pDW stets zur Bildung von Scheitelgruben?

¹ Wird künftig als pDW abgekürzt.

2. Welche histogenetischen Prozesse liegen der Scheitelgrubenbildung zugrunde, falls solche auftritt?

3. Lassen sich die hierbei auftretenden primären Verdickungsprozesse in die von TROLL und RAUH gegebene Übersicht einordnen?

Weiterhin sollten die Untersuchungen dazu dienen, unsere in früheren Arbeiten (RAUH und REZNIK 1953) geäußerten Anschauungen über den Formwechsel und die Zonierung des Scheitelmeristems bei Dikotylen zu unterbauen und eventuell zu erweitern. Es wurde deshalb wiederum großer Wert darauf gelegt, den Ablauf der histogenetischen Prozesse nach Möglichkeit von der Keimung bis zum Eintritt in die florale Phase lückenlos zu verfolgen.

Erläuterungen der im speziellen Teil verwendeten Abkürzungen.

VP Vegetationspunkt; VK Vegetationskegel; pDW primäres Dickenwachstum; sDW sekundäres Dickenwachstum; EW Erstarkungswachstum. (Eine genaue Definition dieser Begriffe findet sich bei TROLL und RAUH 1950.) MMZ Markmutterzellkomplex; FLM Flankenmeristem. (Über die Zonierung des Sproß-Scheitelmeristems bei Dikotylen s. RAUH und REZNIK 1953 und die dort aufgeführte Literatur.)

Bemerkungen zu den Abbildungen: Um unnötige Wiederholungen im Abbildungstext zu vermeiden, bedeuten

a) in den Übersichtszeichnungen: *Längsschraffur*: Procambienstränge und sekundärer cambialer Zuwachs; *punktiert*: Blattprimordien; *doppelt schraffiert*: Scheitelmeristem, als VP bezeichnet.

Um die Übersichtlichkeit der Übersichtszeichnungen zu wahren, sind halbschematisch nur die antiklinal erfolgenden Zellteilungen, indessen *nicht* die Periklinen eingetragen.

b) in den Gewebezeichnungen: *längs schraffiert*: angeschnittene Procambienstränge; *punktiert*: Zellen des Flankenmeristems bzw. der Blattprimordien; *mit Kernen versehene Zellen*: Markmutterzellkomplex.

Untersuchungsobjekte.

1. Ganzrosettenpflanzen.

Unter Ganzrosettenpflanzen verstehen wir solche, die nur in der vegetativen Phase normale Laubblätter hervorbringen, die sämtlich in einer grundständigen, meist dem Boden aufliegenden Rosette angeordnet sind. Der florale Abschnitt hingegen beginnt mit einem verlängerten, laubblattlosen, als Schaft bezeichneten Internodium, das nur in der Blütenregion Hochblätter trägt. Im Gegensatz zu den Halbrosetten fehlen also die laubigen Stengelblätter und somit auch die Übergangsformen zwischen Rosetten- und Hochblättern. Je nach der Stellung der Blüten bzw. Infloreszenzen ist zwischen Ganzrosettenpflanzen mit *begrenzter* und solchen mit *unbegrenzter* Primärachse zu unterscheiden. Bei den ersteren geht der VP der Primärachse in der Bildung einer Blüte bzw. Infloreszenz auf, während diese bei den letzteren eine seitliche Stellung einnehmen und der VP somit theoretisch unbegrenzt

fortwachsen kann. Für beide Wuchstypen sollen im folgenden einige Beispiele ausführlicher abgehandelt werden.

a) *Ganzrosettenpflanzen mit begrenzter Primärachse.*

Taraxacum officinale WEB. Als lehrreiches Beispiel im Hinblick auf unsere spezielle Fragestellung erweist sich der Gemeine Löwenzahn, dessen Primärachse bei normalem Wachstum in der vegetativen Phase keinerlei Internodienverlängerung erfährt und bei einer Dicke bis zu 2 cm eine maximale Länge von 0,5 cm erreicht. Basalwärts geht die Rosettenachse kontinuierlich in eine rübenförmige Primärwurzel über. Die Grenze zwischen beiden ist an den Narben abgestorbener Rosettenblätter kenntlich. Wenn äußerlich ein EW kaum oder nur wenig in Erscheinung tritt, so allein deshalb, weil dieses sich nur auf die Rosettenregion beschränkt und durch sDW im Bereich des „Wurzelhalses“ teilweise „maskiert“ wird. Erst mediane Längsschnitte durch die Rosettenachse und den Wurzelhals lassen erkennen, daß sich der Markkörper spitzenwärts nicht unwesentlich erweitert und dabei eine verkehrtkegelförmige Gestalt annimmt (Abb. 1, II, IV; Abb. 5, I), eine Erscheinung, die schon an jungen Keimpflanzen zu beobachten ist (Abb. 1, Ia—Ib). In Übereinstimmung mit anderen von TROLL und RAUH untersuchten krautigen Dikotylen besitzt also auch *Taraxacum* ein kräftiges EW, und zwar ein solches mit teilweiser Maskierung. Wie bei den meisten Dikotylen liegt diesem die medulläre Form des parenchymalen pDW zugrunde, d. h. die primären Verdickungsprozesse spielen sich vorwiegend im Markkörper ab (Abb. 1, I—V).

Aber noch eine weitere interessante Eigentümlichkeit weisen mediane Längsschnitte auf: der VP ist in eine kraterförmige Vertiefung verlagert. Da bereits die jeweils jüngsten Primordien oberhalb des flachen Scheitels inseriert (Abb. 1, IV) sind und die älteren mit zunehmender Entfernung vom VP immer höher oberhalb desselben ansetzen, entsteht wie bei den Palmen eine ausgeprägte Scheitelgrube. Nur tritt diese makroskopisch nicht in Erscheinung, da die Sproßachse von *Taraxacum* im Vergleich zu den mächtigen Palmenstämmen nur geringe Ausmaße erreicht.

Unsere Aufgabe ist es nun, zu untersuchen, welche histogenetischen Prozesse der Bildung der Scheitelgrube zugrunde liegen. Wir haben dabei zwei Erscheinungen unser besonderes Augenmerk zu widmen: α) dem Verhalten des VP im Verlauf der Achsenentwicklung und β) den primären Verdickungsvorgängen.

α) *Bau und Erstarkung des VP.* Ein Längsschnitt durch den Scheitel einer Keimpflanze, die außer den beiden Kotyledonen nur noch ein Primärblatt entwickelt hat, ist in Abb. 2, I wiedergegeben. Abweichend

von den meisten Dikotylen verhält sich der VP, der nicht einen kuppelförmig aufgewölbten Höcker darstellt, sondern im Gegenteil leicht konkav eingetieft ist. Hierin herrscht Ähnlichkeit mit den Scheitelmeristemen der von RAUH und REZNIK (1953) beschriebenen Keimpflanzen von *Helianthus annuus*, *Zinnia*, *Rudbeckia* und *Tagetes* (s. die dort beigegebenen Abb. 5, 6, 10, 15, 20). Während sich bei diesen

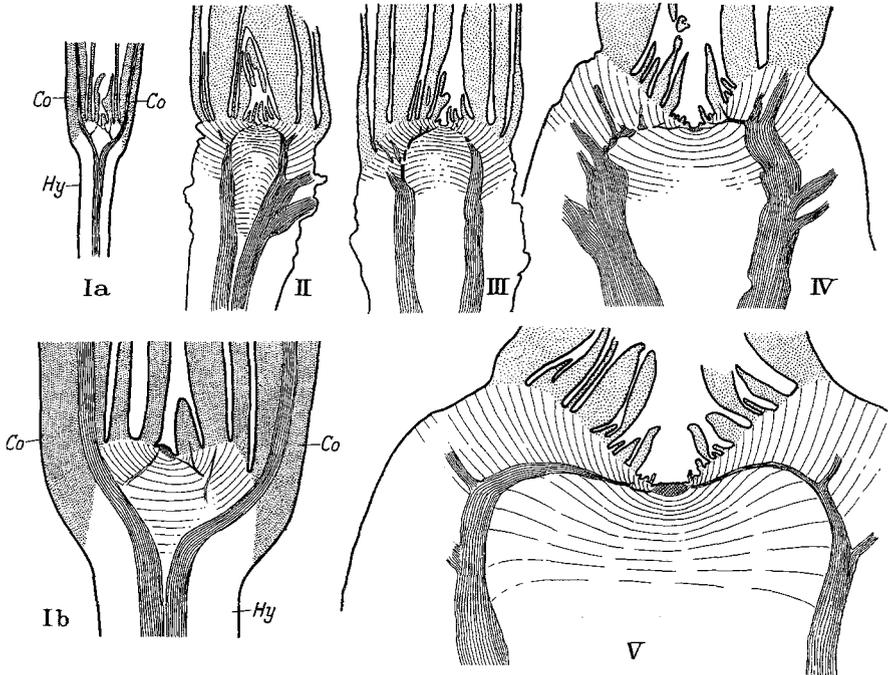


Abb. 1. *Taraxacum officinale*. Längsschnitte durch die Scheitelregion verschieden alter Pflanzen. Ia Keimpflanze, Ib dieselbe vergrößert; Co Kotyledonen, Hy Hypokotyl; II—III 2- und 3jährige Rosetten; IV 4jährige Rosette; V mehrjährige Rosette kurz vor dem Eintritt in die florale Phase (Ia, II—V etwa 10-, Ib etwa 40fach vergr.).

Pflanzen der VP mit einsetzender Erstarkung kuppelförmig aufwölbt, behält er bei *Taraxacum*, wie auch bei der später zu behandelnden *Plantago*, seine konkav eingetiefte Form bis zur Ausgliederung der Infloreszenzen bei (Abb. 2 und 3). Wir haben diesen Typus von Vegetationspunkten schon früher als „Konkavtypus“ bezeichnet¹.

Das Meristem selbst ist von geringer Ausdehnung und „Tiefe“ und wird von einer einschichtigen, auf dem Medianschnitt 12 Zellen breiten

¹ Für diesen Typus von Vegetationspunkten, der eine weitere Verbreitung zu haben scheint, kann die von SÁRKÁNY (1936) getroffene Unterscheidung in „Vegetationskegel“ und „Vegetationspunkt“ keine Anwendung finden. Wir schlagen deshalb vor, für derart flache Vegetationspunkte den Ausdruck „Vegetations-scheitel“ zu gebrauchen.

Tunica überdeckt. In deren Zentrum heben sich 2 Zellen durch ihre stark vacuolisierten Kerne von den übrigen ab. Sie sind wohl als Zentralzellen¹ zu deuten (Abb. 2, *ZZ*). Der aus unregelmäßig angeordneten Zellen bestehende Markmutterzellkomplex erstreckt sich 3 Zellreihen tief; in der 4. Zellschicht bilden sich die MMZ zum Markzellenmeristem um, das sich in lebhafter Teilungstätigkeit befindet und

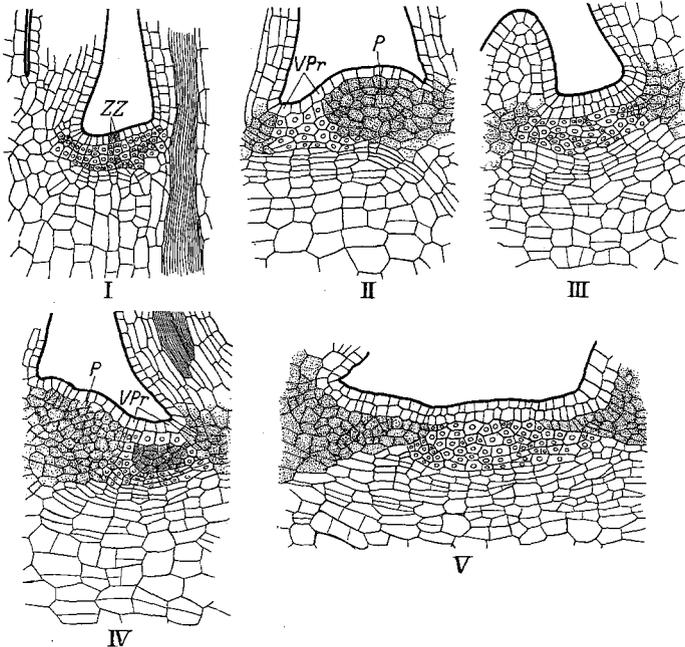


Abb. 2. *Taraxacum officinale*. Medianschnitte durch den Scheitel verschieden alter Pflanzen. *I* Keimpflanze; *II* 1jährige Pflanze mit 4 entwickelten Laubblättern; *III—IV* Pflanzen mit 2 mm dicker; *V* mit 5 mm dicker Rosettenachse. In *II* und *IV* befindet sich der Scheitel im Zustand der Primordienausgliederung; *P* Primordienauge; *VPr* Scheitelrest (etwa 240fach).

die in Periklinen angeordneten Markzellen abgibt (Abb. 2, *I*). Diese strecken sich unter Vacuolisierung sofort in longitudinaler Richtung — ein Vorgang der zur Verlängerung des Hypokotyls führt. Ein Flankenmeristem ist in Übereinstimmung mit unseren früheren Beobachtungen an Keimpflanzen (RAUH und REZNIK 1953) nur schwer abzugrenzen.

Medianschnitte durch die Scheitel älterer Keimpflanzen, die bereits eine flache Scheitelgrube aufweisen (Abb. 1, *I*) sind in Abb. 2, *II—III* wiedergegeben. In Fig. *II* befindet sich der Scheitel gerade im Zustand der Primordienausgliederung. Hierbei wird, wie auch später, solange der Scheitel noch ein geringes Volumen aufweist, stets ein großer Teil

¹ Siehe RAUH und REZNIK 1953.

desselben aufgebraucht (Abb. 2, *II, IV*). Zwischen den einzelnen Plastrochronen aber erfährt dieser eine Restauration, wobei das Scheitelmeristem jedesmal zu seiner alten Form zurückkehrt. Im Vergleich zu Fig. *I* weisen die Stadien *II* und *III* folgende Veränderungen auf: die Zahl der Tunicaschichten, deren Zellen ein größeres Volumen besitzen, hat sich auf 2 erhöht (Abb. 2, *III*), eine Erscheinung, die von uns schon früher als sichtbarer Ausdruck der Scheitelerstarkung gewertet wurde (RAUH und REZNIK 1950, S. 291). In Verbindung damit beginnt sich der MMZ-Komplex zu erweitern und zu „vertiefen“ (Abb. 2, *III*); die vom Markzellenmeristem abgegebenen Zellen strecken sich nicht mehr in longitudinaler, sondern in *radialer* Richtung, was unter gleichzeitiger lebhafter Periklinalteilung geschieht. Da nun Internodienstreckung unterbleibt, beginnen sich die Markzellen in bogenförmig-antiklinaler Richtung zu den sich früh herausdifferenzierenden Procambiensträngen hinzuziehen. Diese Zellanordnung wird bis zum Eintritt in die florale Phase beibehalten (Abb. 3, 4). Auch das FLM tritt auf Grund seiner Zellanordnung und Zellform deutlicher in Erscheinung und nimmt seine Tätigkeit auf.

Auf annähernd gleich alten Entwicklungsstadien läßt sich häufig eine Zonierung innerhalb des MMZ-Komplexes beobachten, wie sie von RAUH und REZNIK schon für Jugendstadien anderer Kompositen (*Zinnia Haageana* und *Matricaria*) festgestellt worden ist (Abb. 2, *IV*): um eine oder mehrere im Zentrum des MMZ-Komplexes liegende und sich durch ihre Größe und geringere Färbbarkeit heraushebende „Initialzellen“ (Abb. 2, *IV* schraffiert) gruppieren sich in schalenförmiger Anordnung die übrigen Markmutterzellen.

Die Weiterentwicklung vollzieht sich nun in der Weise, daß der Scheitel unter Beibehaltung seiner leicht eingetieften Form kräftig erstarkt und dabei sein Volumen vergrößert, wie durch den Vergleich von Fig. *I* und *V* in Abb. 2 bzw. *I* und *III* in Abb. 3 klar zum Ausdruck kommt. Diese Erstarkung beruht im wesentlichen auf einer Ausweitung des MMZ-Bereiches, der die Tunica durch Antiklinalteilungen folgt. Die sich früh herausdifferenzierenden Procambienstränge werden dadurch schon auf der Höhe des Scheitels stark nach außen gebogen (Abb. 3, *III*). Ein mit der Erstarkung des Scheitels auffällig verbundener Formwechsel (= Erstarkungsformwechsel), wie er für viele andere Dikotyle nachzuweisen ist, läßt sich bei *Taraxacum* nicht feststellen. Die Zonierung des Scheitelmeristems bleibt indessen auch weiterhin erhalten (Abb. 2, *V*), nur stellt das Markzellenmeristem nach Abschluß des vegetativen Wachstums seine Tätigkeit vorübergehend ein. Mit dem Eintritt in die florale Phase, die an einer leicht sockelförmigen Erhebung des gesamten Scheitelmeristems kenntlich ist (Abb. 3, *III*), erfolgt eine Reduktion der Zahl der Tunicaschichten von 2 auf 1, denn in der T2

treten jetzt häufig Periklinalteilungen auf. Die einschichtige Tunica ist auch weiterhin für die Infloreszenzprimordien charakteristisch. Diese Feststellung liefert einen neuen Beweis für die schon an anderer Stelle (RAUH und REZNIK 1953, S. 292) geäußerte Anschauung, daß die Zahl der Tunicaschichten in enger Abhängigkeit zum EW zu stehen scheint, denn mit dem Eintritt in die reproduktive Phase erfolgt in der Regel eine von Volumenverminderung des VP begleitete Achsenverjüngung (= Ausbildung des Blüten- bzw. Infloreszenzstieles) und damit ein Abklingen des EW.

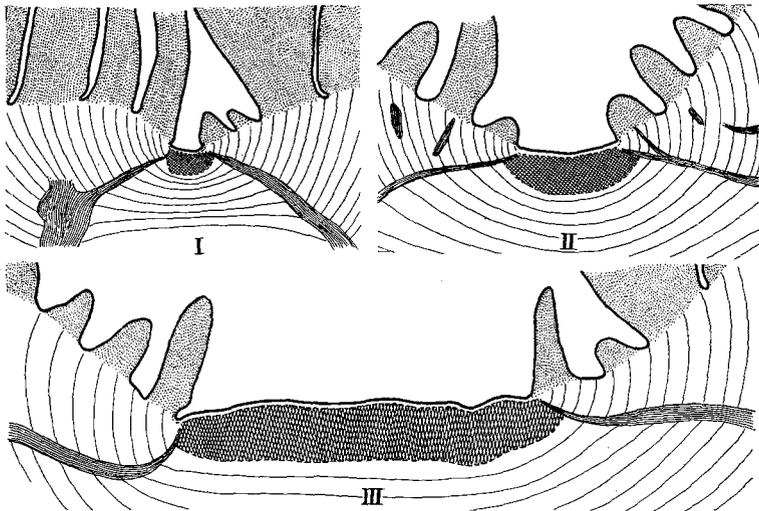


Abb. 3. *Taraxacum officinale*. I—III Scheitelerstärkung. In III befindet sich der Scheitel kurz vor dem Eintritt in die florale Phase (etwa 40fach).

Erlangt *Taraxacum* die Blühreife, wozu je nach Ernährungsbedingungen 2 bis mehrere Jahre benötigt werden, so geht das gesamte Scheitelmeristem in der Bildung einer rispigen Infloreszenz¹ auf (Abb. 4), wobei das terminale Köpfchen den achselständigen in der Entwicklung vorseilt. Der Scheitel beginnt sich kuppelförmig aufzuwölben und wird zur Anlage des terminalen Köpfchens (Abb. 4, I J I). Jetzt entfaltet auch das Markzellenmeristem wieder eine lebhaftere Tätigkeit.

¹ Der Gesamtblütenstand von *Taraxacum* ist eine Rispe, deren Achse normalerweise völlig unterdrückt ist, so daß die einzelnen Köpfchen \pm auf gleicher Höhe nebeneinander stehen. Es entwickelt sich zunächst das terminale Köpfchen der Gesamtinfloreszenz; die achselständigen gelangen in basipetaler Folge zum Aufblühen. An Kümmerformen kommt oft nur das terminale Köpfchen zur Entwicklung. Verdunkelt man zur Blüte schreitende *Taraxacum*-Rosetten, so setzt eine Streckung der Infloreszenzachse ein, so daß erst jetzt der wahre Charakter der Infloreszenz zutage tritt (s. auch S. 335 und Abb. 4, VI).

Da die gebildeten Markzellen sich im Vergleich zur vegetativen Phase nicht in radialer, sondern in longitudinaler Richtung strecken, kommt es zu einer säulenförmigen Verlängerung des Inflorescenzprimordiums (Abb. 4, II *J*₁), dessen Scheitel sich mit erneuter Erstarzung (= Bildung des Köpfchenbodens) abzuflachen beginnt (Abb. 4, III). Auf diesem Entwicklungsstadium werden auch die Anlagen der achselständigen Köpfchen sichtbar (Abb. 4, II, IV *J*₂); sie befinden sich

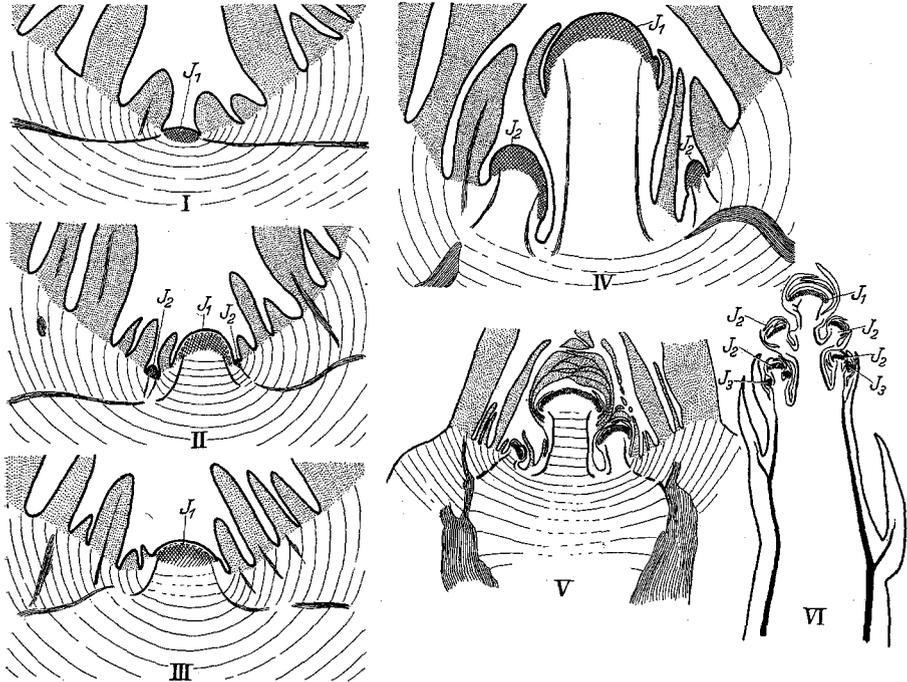


Abb. 4. *Taraxacum officinale*. I—V Inflorescenzentwicklung. *J*₁ Anlage des terminalen Köpfchens; *J*₂ bzw. *J*₃ Anlagen achselständiger Köpfchen; VI Inflorescenzanlage einer 14 Tage lang verdunkelten Pflanze. (I—IV etwa 40-, V 10-, VI 3fach.)

noch auf dem „Pflockstadium“, wenn das terminale Köpfchen bereits zur Ausgliederung der Involucralblätter und Blütenprimordien schreitet (Abb. 4, IV). Die Köpfchenhistogenese selbst verläuft in der von RAUH und REZNIK (1953) für andere Kompositen beschriebenen Weise, so daß auf die dort gegebene Darstellung verwiesen werden kann.

Da nun eine Streckung auch der Rispenachse unterbleibt, entspringen die Köpfchen alle auf gleicher Höhe. Sie sind anfangs noch in eine tiefe Scheitelgrube verlagert (Abb. 4, IV—V), die indessen mit einsetzender Verdickung der Inflorescenzschäfte mehr und mehr „eingebnet“ wird.

Nach der Fruchtreife stirbt die Inflorescenz ab und Achselknospen der Rosettenblätter übernehmen die Fortführung des Sproßsystems, wodurch die „mehrköpfigen Wurzelstöcke“ (HEGI, Bd. VI/2, S. 1085) zustande kommen.

β) *Die primären Verdickungsprozesse.* Der Erstarkung des Scheitels läuft, wie schon eingangs angedeutet, ein kräftiges pDW einher, das sich in Scheitelnähe, und zwar vorwiegend im Markkörper vollzieht, wodurch dieser eine verkehrt-kegelförmige Gestalt annimmt. Wie aus Abb. 1, I—V und Abb. 5, I—II zu ersehen ist, vergrößert der Markkörper im Verlauf des vegetativen Wachstums seinen Durchmesser um ein Vielfaches. Dieser Vorgang läßt sich auf die folgenden histogenetischen Prozesse zurückführen: 1. Wie bereits erwähnt, liegt der Scheitelerstarkung eine Ausweitung des MMZ-Komplexes zugrunde, wodurch eine immer größere Zahl von Markperiklinen gebildet werden kann. 2. Mit der Erstarkung des Scheitels ändert sich die Streckungsrichtung der vom Markzellenmeristem abgegebenen Markzellen. Während sich diese auf frühesten Entwicklungsstadien vorwiegend in longitudinaler Richtung dehnen (Abb. 2, I), strecken sich die Markzellen mit einsetzender Erstarkung sofort nach ihrer Bildung in radialer Richtung (Abb. 2, II, III, V). Dabei treten bereits in Scheitelnähe zahlreiche Periklinaleitungen in den Markzellen auf, die eine weitere Verdickung des Markkörpers zur Folge haben. Da nun das Längenwachstum vollständig unterbleibt und auch die Antiklinaleitungen in den Periklinen angeordneten Markzellen sehr regelmäßig auftreten, nehmen die Markzellen in ihrer Gesamtheit einen stark bogenförmig-antiklinalen Verlauf (Abb. 1, 3, 4, 5 II), der erst in einiger Entfernung vom Scheitel wieder ausgeglichen wird (Abb. 1, III und V). Infolge starker Interzellularenbildung und Degeneration des Markes geht in den rückwärtigen Markpartien die regelmäßige Zellanordnung bald verloren. Der bogenförmig-antiklinale Zellverlauf in Verbindung mit der starken Ausweitung des Markkörpers bewirkt schon in Scheitelnähe ein starkes Ausbiegen der auf dem Längsschnitt sichtbaren Procambienstränge (Abb. 1, IV bis V).

Wenngleich nun auch die mächtige Erweiterung des Markes, d. h. medulläres pDW, die Voraussetzung zur Bildung der im Verlauf des Dickenwachstums sich mehr und mehr vertiefenden Scheitelgruben liefert, so führt dieser Prozeß allein nicht zur kraterförmigen Vertiefung. Das geht schon aus der Untersuchung von Keimpflanzen hervor (Abb. 1, Ia u. b). Obwohl bei diesen der Markkörper nur wenige Zellreihen breit ist, wird schon auf diesem Stadium die Bildung der Scheitelgruben eingeleitet (Abb. 5, I). Hieran beteiligt sich nicht unwesentlich die primäre Rinde, also corticales pDW. Wie die Abb. 1, I—V erkennen läßt, erfolgt im Verlauf des EW ein beachtenswertes Dickenwachstum

der Rinde, wenn dieses auch nicht die Beträge des medulären pDW erreicht.

Das corticale pDW vollzieht sich in gleicher Weise wie das medulläre und beruht auf Periklinalteilungen, die sich in Scheitelnähe in den vom Flankenmeristem gebildeten Rindenzellen abspielen. Diese selbst weisen in ihrer Gesamtheit eine sehr regelmäßige Anordnung auf: in Periklinen ziehen sie parallel zu den Procambiensträngen basalwärts. Da nun auch die Antiklinalteilungen mit großer Regelmäßigkeit auftreten, entstehen ähnlich wie im Markkörper steil aufgerichtete, bogen-

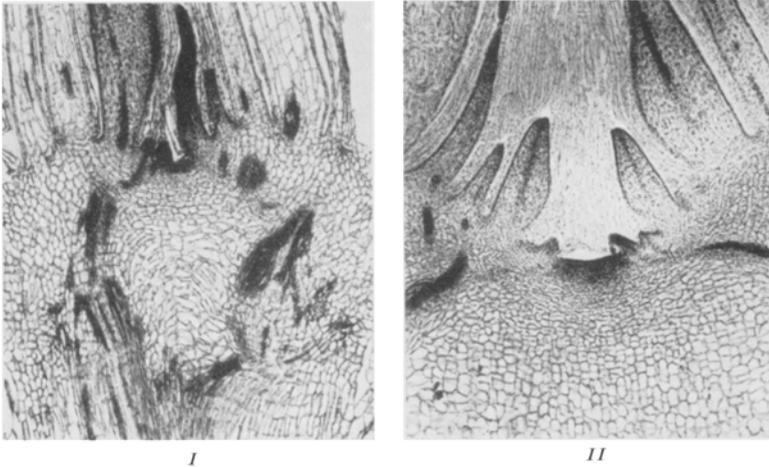


Abb. 5. *Taraxacum officinale*. I Längsschnitt durch die Rosettenachse einer 8 Wochen alten Keimpflanze; II Scheitelgrube einer verdunkelten Rosette (etwa 45fach).

förmig zu den Blattbasen hinziehende Antiklinalreihen (Abb. 1, 3, 4, 5). Erst diese Zellenordnung bewirkt ein Emporheben der Primordien über den Scheitel hinaus, der nun mit zunehmender Rindenverdickung in eine sich immer mehr vertiefende Grube verlagert wird. Nur in Verbindung mit gesteigertem corticalem pDW führt das medulläre pDW bei *Taraxacum* zur Scheitelgrubenbildung.

In der „bogenförmig-antiklinalen“ Anordnung, sowohl der Marks als auch der Rindenzellen, herrscht auffällige Übereinstimmung mit den von HELM (1936) und ECKARDT (1941) beschriebenen Verhältnissen bei Palmen. Während bei diesen aber die bogenförmig-antiklinal zu den Blattbasen hinziehende Zellzüge ihre Entstehung der auswärts gerichteten Tätigkeit des primären Meristemmantels verdanken, also von einem Cambium (= cambiale Form des pDW) gebildet werden, sind sie bei *Taraxacum* das Resultat \pm regelmäßig vonstatten gehender Periklinalteilungen in Mark und Rinde (= parenchymale Form des pDW). Den größten Durchmesser hat die Sproßachse von *Taraxacum* deshalb

auch nicht auf der Höhe des Scheitels selbst, sondern oberhalb desselben. Sekundäres, cambiales DW erfolgt in geringem Maße nur in scheidelfernen Abschnitten der Rosettenachse, wodurch die primären Verdickungsvorgänge wenigstens teilweise maskiert werden.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß die Scheitelgrubenbildung von *Taraxacum* ausschließlich das Resultat primärer, von Scheitelerstarkung begleiteter Verdickungsprozesse ist und sich hieran sowohl medulläres als auch corticales pDW beteiligen. Erst auf fortgeschrittenen Stadien der Infloreszenzausgliederung gehen die Scheitelgruben verloren.

γ) *Histogenetische Untersuchungen an den Scheiteln verdunkelter Rosettensprosse.* Nach WIESNER (1891) gehört *Taraxacum* zu jenen Rosettenpflanzen, die durch Etiolement zur Bildung verlängerter Stengelglieder und damit zur Auflösung der Rosette gezwungen werden können. „Sowie die Sprosse das Licht erreichen, wird die Bildung entwickelter Stengelglieder aufgehoben und es kommt zur Ausbildung einer Rosette. Überdeckt man aber den gerade das Licht erreichenden Sproß mit Erde, so beginnt alsbald wieder die Ausbildung entwickelter Internodien (WIESNER, S. 50/51). Die Versuche WIESNERS wurden wiederholt, um nachzuprüfen, ob 1. die Scheitelgruben an verdunkelten Sprossen auch weiterhin erhalten bleiben und 2. inwieweit die Architektonik des Scheitels selbst durch den Verdunklungsprozeß Umgestaltungen erfährt. Zu diesem Zweck wurden kräftige, sich in lebhaftem Wachstum befindende Rosetten mit Konservendosen überdeckt und die Vegetationspunkte nach 8—14 Tagen Verdunklung herausgeschnitten und fixiert. Schon nach 8 Tagen hat die Rosettenachse eine Länge von 0,5 cm (Abb. 6) und nach 14 Tagen eine solche von 2 cm erreicht. Sie besteht aus rein primären Geweben, aus den in Periklinen angeordneten Mark- und Rindenzellen; die Tätigkeit des Cambiums beschränkt sich allein auf die Ausbildung der Leitungsbahnen. Die Internodienverlängerung beruht auf einer stark longitudinal gerichteten Streckung der Mark- und Rindenzellen, die sofort nach der Verdunklung einsetzt. Als Folge davon tritt ein auffälliger Unterschied in der Zellform und -größe zwischen der Licht- und der Dunkelphase ein. Das überraschendste Ergebnis der Verdunklungsversuche ist jedoch, daß nicht nur der Scheitel seine abgeflachte, leicht konkave Form und Zonierung beibehält (Abb. 6, 5, II), sondern auch die Scheitelgrube, wenn auch ver-

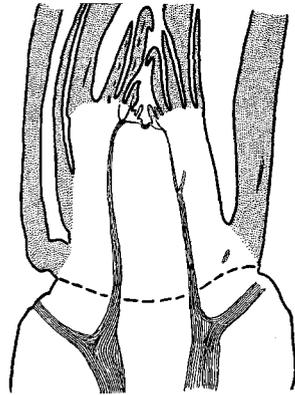


Abb. 6. *Taraxacum officinale*. Längsschnitt durch die Achse einer 8 Tage lang verdunkelten Pflanze. Die gestrichelte Linie kennzeichnet den Beginn des Streckungswachstums (etwa 10fach).

flacht, weiterhin erhalten bleibt und die rosettig beieinanderstehenden Primordien, die jetzt infolge Lichtmangels als Schuppenblätter ausgebildet sind, demzufolge oberhalb des Scheitels inseriert sind (Abb. 6, 5, II). Dadurch, daß sofort nach Eintritt der Verdunklung die sich noch im halbmeristematischen Zustand befindenden Mark- und Rindenzellen unterhalb des Scheitelmeristems sich stark zu strecken beginnen, wird die gesamte Scheitelgrube emporgehoben. Sie verschwindet erst zur Zeit der Infloreszenzbildung infolge Streckung der Infloreszenzachse (Abb. 4, VI).

An verdunkelten, zur Blüte schreitenden Rosetten tritt nun auch der wahre Charakter der *Taraxacum*-Infloreszenz in Erscheinung. Mit

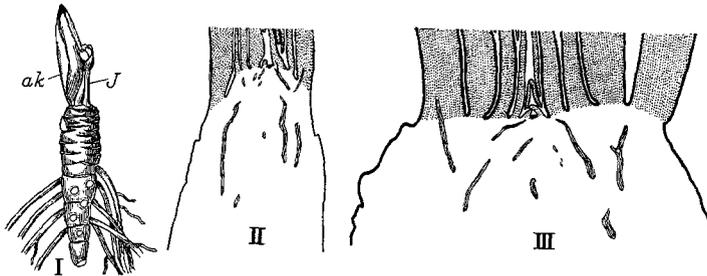


Abb. 7. *Primula Auricula*. I Rosettenachse einer älteren Pflanze (Blätter abpräpariert) mit der terminalen Infloreszenz J und der Fortsetzungsknospe ak; II—III Längsschnitte einer jüngeren und älteren Pflanze. (II—III etwa 10fach.)

der Ausbildung einer verlängerten Infloreszenzachse rücken die einzelnen, sich in basipetaler Richtung ausdifferenzierenden Köpfchenprimordien auseinander und lassen eine rispige Anordnung erkennen (Abb. 4, VI J1—J3).

Viel klarer und übersichtlicher als an unverdunkelten Achsen ist die Zonierung des Scheitelmeristems selbst: Die vom Markzellenmeristem abgegebenen Markzellen strecken sich zunächst in radialer, bald aber auch in longitudinaler Richtung (Abb. 5, II); die spindelförmigen Zellen des FLM, die schräg zu den sich früh herausdifferenzierenden Procambiensträngen hinziehen, heben sich deutlich von den ungeordneten Zellen des MMZ-Komplexes ab.

Abschließend ist festzustellen, daß in histologischer Hinsicht zwischen verdunkelten und normal gewachsenen *Taraxacum*-Achsen keine grundsätzlichen Unterschiede bestehen, abgesehen davon, daß die Scheitelgruben in flacherer Ausbildung entgegnetreten.

Primula Auricula L. Von den untersuchten rosettenbildenden *Primula*-Arten konnte für die Aurikel die Bildung flacher Scheitelgruben nachgewiesen werden; allerdings treten diese erst an alten Rosettenachsen in Erscheinung (Abb. 7, III), während jüngere solche

noch nicht aufweisen (Abb. 7, *II*). Daß auch die Achsen der Aurikel kräftiges EW besitzen, läßt sich nach Entfernung der Rosettenblätter schon makroskopisch an dem spitzwärts zunehmenden Achsendurchmesser (Abb. 7, *I*) deutlich beobachten. Auf Längsschnitten ist es indessen zunächst schwierig, festzustellen, welche Form des pDW dem EW zugrunde liegt, da infolge der unregelmäßigen Anordnung der Bündel eine scharfe Sonderung des Gewebes in Mark und Rinde nicht eintritt. Erst wenig unterhalb des VP geführte Querschnitte klären die Gewebeverteilung: um den im Vergleich zur Gesamtdicke der Sproßachse verhältnismäßig dünnen Markkörper gruppiert sich ein Ring von Bündeln, der jenen von der Rinde abgrenzt. Die Sproßachse scheint demnach größtenteils aus Rindengewebe zu bestehen. Querschnitte, die in größerer Entfernung vom VP geführt werden, zeigen auch im Zentrum der Achse eine völlig regellose Bündelverteilung, die wohl dadurch zustande kommt, daß infolge Ausbildung medullärer Bündel die Sonderung in Mark und Rinde wieder verloren geht¹.

Über den Verlauf des EW orientieren die Fig. *II—III* in Abb. 7. Der durch eine jüngere Rosettenachse geführte Schnitt (Abb. 7, *II*) zeigt, daß diese schon wenig unterhalb des VK ihre größte Dicke erreicht. Der VP selbst stellt einen nur wenig aufgewölbten, von einer Tunica-schicht überdeckten Höcker dar, der in klarer Weise die bereits für viele Dikotyle bekannte Zonierung in MMZ-Komplex, Markzellen- und Flankenmeristem erkennen läßt (Abb. 8, *I*). Die anfangs regelmäßige Anordnung der Mark- und Rindenzellperiklinen geht durch Inter-cellularenbildung in den rückwärtigen Achsenpartien bald verloren.

Die Weiterentwicklung ist durch eine kräftige Erstarkung des VP gekennzeichnet, wobei sich dieser stark abflacht (Abb. 8, *II*), um mit dem Eintritt in die reproduktive Phase eine schlank-kegelförmige Form anzunehmen (Abb. 8, *III*). Damit verbunden ist eine rasche Dickenabnahme der Achse, die zur Bildung des Infloreszenzschafes führt. Der VP von *P. Auricula* weist also im Gegensatz zu dem von *Taraxacum* einen ausgeprägten Erstarkungsformwechsel auf.

¹ Über die Bündelverteilung in der Sproßachse von *P. Auricula* finden wir bei DE BARY (1877) folgende Angaben: „Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmäßig und schräg in radialem und tangentialen Sinne verlaufende Äste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkeren, weit voneinander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Ringes sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungs-zweige“ (S. 262). Trotz dieser Angaben erscheint es notwendig, den Bündelverlauf von *P. Auricula* besonders in Scheitelnähe einer eingehenden Analyse zu unterziehen.

Der Erstarkung des VP folgt nun auch ein kräftiges, sich sowohl im Mark als auch in der Rinde abspielendes pDW: Die Vermehrung der Markmutterzellen hat eine Erhöhung der Zahl der Markperiklinen und damit eine Verdickung des gesamten Markkörpers zur Folge. Aber auch das als primäre Rinde anzusprechende Gewebe, dessen Zellen

infolge früh einsetzender Interzellularenbildung einen ziemlich unregelmäßigen Verlauf nehmen, erfährt schon auf der Höhe des VK eine so beträchtliche Dickenzunahme, daß die Blattinsertionen über den VP hinausgehoben werden und dieser dadurch in eine flache Grube zu liegen kommt (Abb. 7, III). Wie bei *Taraxacum* ist deren Bildung das Ergebnis eines kräftigen EW, dem von Scheitelerstarkung begleitetes corticales und medulläres pDW zugrunde liegt.

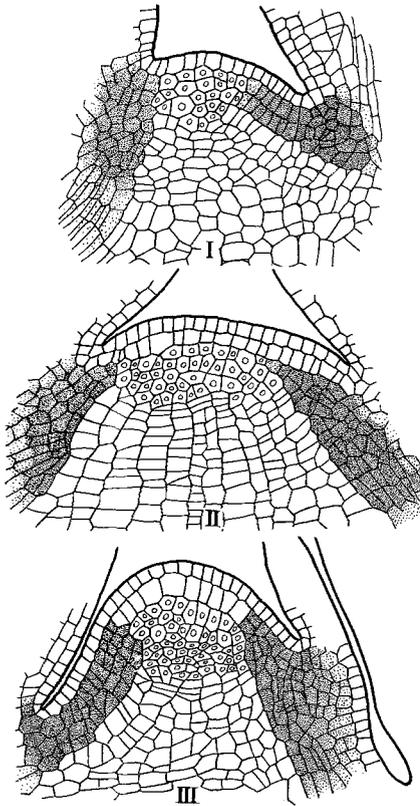


Abb. 8. *Primula auricula*. Vegetationspunkte einer jüngeren (I), einer älteren (II) und einer zur Inflorescenzbildung (III) schreitenden Pflanze (etwa 140fach).

b) Ganzrosetten
mit unbegrenzter Hauptachse.

Plantago media L. Das EW von *Plantago media* war bereits Gegenstand der Untersuchungen von TROLL und RAUH (1950), allerdings unter vorwiegend typologischen Gesichtspunkten, so daß es notwendig ist, auf dieses und die davon in Abhängigkeit stehende Scheitelgrubenbildung nochmals einzugehen. *P. media* und andere rosettenbildende Arten, wie *P. lanceolata* und *P. major* besitzen ein unvollständig maskiertes EW, das

jedoch erst nach Entfernung der Rosettenblätter in einer spitzenwärts zunehmenden Verdickung der Sproßachse zum Ausdruck kommt. Wie der Längsschnitt Abb. 9, I durch eine alte Rosettenachse von *P. lanceolata* und die Entwicklungsreihe von *P. media* Abb. 9, II—IV zeigen, liegt diesem gesteigertes medulläres pDW zugrunde, in dessen Verlauf der Markkörper eine stark verkehrt-kegelförmige Ausbildung erfährt und seine Maximaldicke schon auf der Höhe des Scheitels erlangt.

Hierin, sowie hinsichtlich der Form des Scheitels und der Histogenese der auch bei *Plantago* sehr tiefen Scheitelgruben bestehen weitgehende Übereinstimmungen mit *Taraxacum*.

α) *Bau, Erstarkung und Formwechsel des Scheitels.* Ein medianer Längsschnitt durch den Scheitel einer Keimpflanze, der außer den Keimblättern nur 1 Primärblatt abgegliedert hat, zeigt völlige Übereinstimmung mit den entsprechenden Stadien von *Taraxacum* (Abb. 10, I). Der Scheitel bietet sich als wenigzelliges, ebenes, etwas schräg geneigtes Meristem dar, das von einer 7 Zellen breiten, einschichtigen

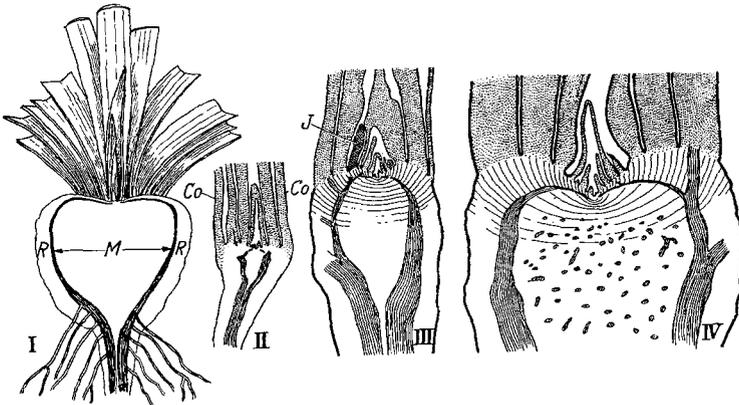


Abb. 9. *Plantago lanceolata*. I Längsschnitt durch eine alte Rosette; M Mark, P primäre Rinde; II—IV *P. media*. Längsschnitte verschieden alter Pflanzen; Co Kotyledonen, J Inflorescenzanlage. (II—IV etwa 10fach.)

Tunica überdeckt wird. Wie bei *Taraxacum* heben sich in deren Zentrum 2 Zellen durch stärker vacuolisierte Kerne heraus, die als Zentralzellen (Abb. 10, I ZZ) zu deuten sind. Unterhalb der Tunica erstreckt sich der 2 Zellreihen tiefe MMZ-Komplex, dessen 3. Zellschicht sich zum Markzellenmeristem umbildet. Das gesamte Scheitelmeristem ist also einschließlich der Tunica zunächst nur 4 Zellschichten tief. In weiterer Übereinstimmung mit *Taraxacum* strecken sich die vom Markzellenmeristem abgegebenen Zellen stark in radialer Richtung, wodurch, in Verbindung mit den in ihnen auftretenden Periklinalteilungen, eine starke Erweiterung des Markkörpers schon in Scheitelnähe bewirkt wird. Die Weiterentwicklung ist durch eine Verdoppelung der ursprünglich einschichtigen Tunica (Abb. 12, III) und kräftige Scheitelerstarkung gekennzeichnet (Abb. 10, I—III, Abb. 11, I—VI). Vergleichen wir jedoch die bei *Plantago* erreichten Beträge der Scheitelerstarkung mit denen von *Taraxacum*, so ist festzustellen, daß bei dem letzteren weitaus größere Werte erreicht werden. Man vergleiche hierzu die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Fig. III, Abb. 3 mit Fig. VI, Abb. 11. Dieser

Unterschied dürfte wohl mit der seitlichen bzw. terminalen Stellung der Infloreszenzen in Zusammenhang zu bringen sein.

Während der Erstarkung bleibt die Zonierung des Scheitelmeristems erhalten: der MMZ-Komplex (in Abb. 11 einfach schraffiert) folgt der Volumenvergrößerung des VP durch Zellvermehrung und erstreckt sich

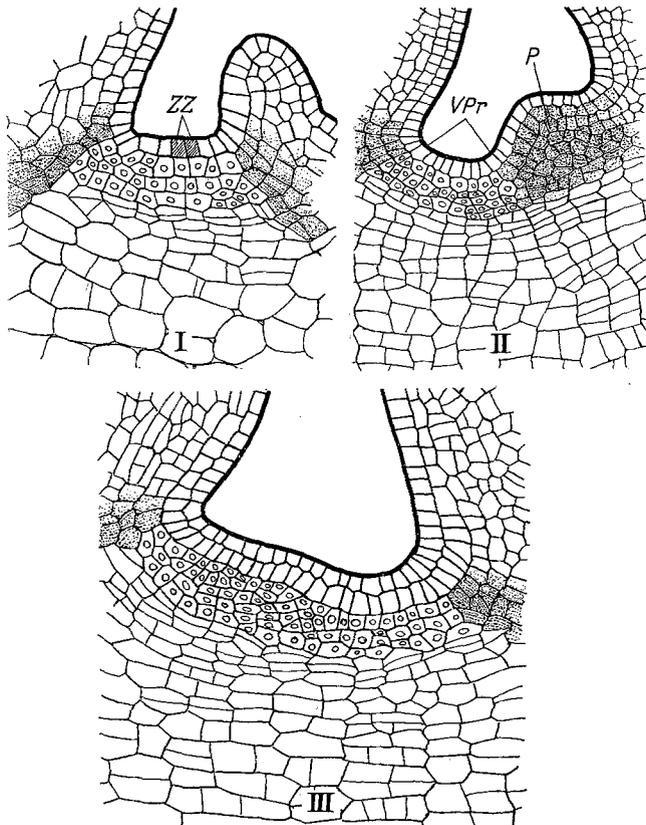


Abb. 10. *Plantago media*. Längsschnitt durch die Scheitel einer Keimpflanze (I), einer 1jährigen (II), einer mehrjährigen Pflanze (III). In II befindet sich der Scheitel im Zustand der Primordienausgliederung; P Primordienengewebe; VPr Scheitelrest (etwa 210fach.)

jetzt 5 Zellreihen tief (Abb. 10, III). Das Flankenmeristem, obwohl vorhanden, läßt sich auf allen Entwicklungsstadien nur schwer gegen den MMZ-Bereich abgrenzen¹.

In weiterer Übereinstimmung mit *Taraxacum* weist auch der Scheitel von *Plantago* keinen ausgeprägten Erstarkungsformwechsel auf; er

¹ Ohne Kenntnis der Zonierung anderer Vegetationspunkte, an denen diese klar in Erscheinung tritt, wäre bei *Plantago* nicht auf die Anwesenheit eines FLM zu schließen.

behält zeitlebens seine ebene bis leicht konkave Form bei (Abb. 11, 12), wobei die Scheitelebene, je nachdem auf welcher Seite gerade ein Blatt abgegliedert wird (auf Längsschnitten), bald von rechts oben nach links unten (Abb. 11, IV), bald in umgekehrter Richtung (Abb. 11, VI) geneigt ist. Viel ausgeprägter aber ist der Plastochronformwechsel, der auf Jugendstadien den Betrag der Erstarkung nahezu vollständig „maskiert“. Bei der Ausgliederung der Blattprimordien wird nämlich,

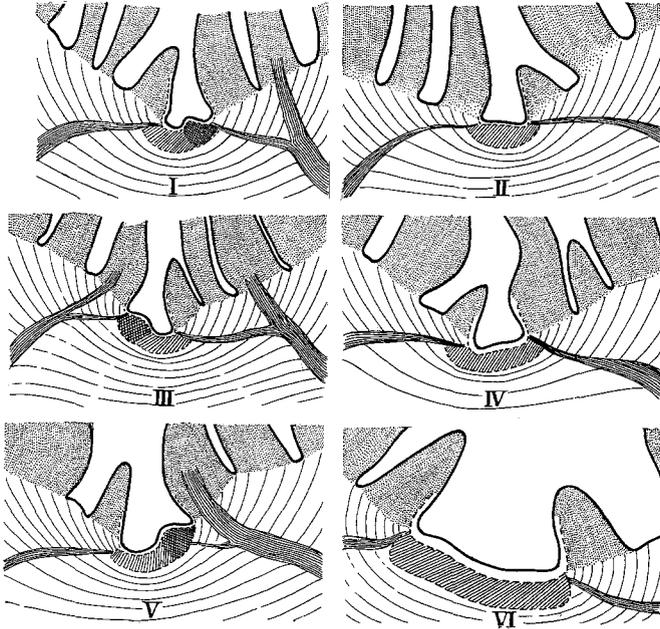


Abb. 11. *Plantago media*. Scheitelerstarkung und Plastochronformwechsel; Scheitelmeristem einfach, Primordien- und Primordienstarkung doppelt schraffiert (40fach).

solange das Volumen des Scheitels noch klein ist, stets ein großer Teil des Meristems aufgebraucht (Abb. 10, II; 11, I, III, V). Während dieses Vorgangs tieft sich dann der Scheitel stark konkav ein (Abb. 11, I, III, V). Zwischen den einzelnen Plastochronen aber erfährt der Scheitel eine Restauration und kehrt dabei zu seiner alten konkaven, oft etwas schief geneigten Form zurück (Abb. 11, II, IV, VI; Abb. 12).

β) Die primären Verdickungsprozesse und die Scheitelgrubenbildung vollziehen sich in gleicher Weise wie bei *Taraxacum*: An der Achsenverdickung beteiligt sich in erster Linie medulläres pDW (Abb. 9, II—IV), dem Zellvermehrung und radiale Zelldehnung zugrunde liegt. Dadurch erreicht der Markkörper schon auf der Höhe des Scheitels seine maximale Dicke. Da nun in weiterer Übereinstimmung mit *Taraxacum* Internodienstreckung vollständig unterbleibt und die Antiklinalteilungen

in den Markperiklinen sehr regelmäßig erfolgen, nehmen die Markzellen insgesamt den von *Taraxacum* her bekannten bogenförmig-antiklinalen Verlauf. Wenngleich auch medulläres pDW die Voraussetzung zur Scheitelgrubenbildung liefert, so entstehen diese doch erst durch die Tätigkeit des corticalen pDW, das sich in gleicher Weise wie bei *Taraxacum* vollzieht, so daß auf die dort gegebene Darstellung verwiesen werden kann (s. Abb. 9, II—IV). Da auch die Rindenzellen in bogenförmigen Antiklinen zu den Primordien hinziehen, werden diese weit über den Scheitel hinausgehoben und dieser in eine tiefe Grube ver-

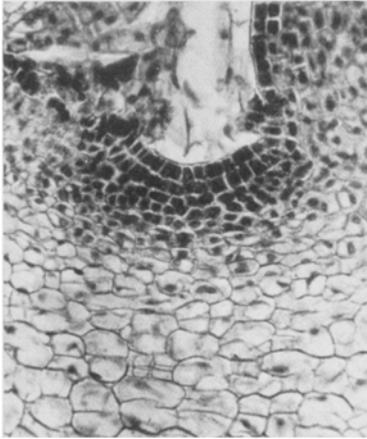


Abb. 12. *Plantago media*. Scheitel einer älteren Keimpflanze nach der Primordiaausgliederung (etwa 260fach).

lagert. Im Vergleich zu *Taraxacum* erreicht das corticale pDW bei *Plantago* aber nur geringe Werte. Bemerkenswert sei schließlich noch, daß in den scheidelfernen Teilen des mächtigen Markkörpers medulläre Bündel zur Ausbildung gelangen (Abb. 9, IV), die dem Mark von *Taraxacum* fehlen.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß *Plantago* und *Taraxacum*, 2 Pflanzen, die, von der Inflorescenzstellung und den Bewurzelungsverhältnissen abgesehen, schon in morphologischer Hinsicht dem gleichen Wuchstyp einzuordnen sind, auch in histologischer Hinsicht so weitgehende Übereinstimmungen aufweisen, daß mikroskopische Präparate

beider Pflanzen ohne weiteres verwechselt werden können. Wenn die Rosetten des Wegerichs im Vergleich zu denen des Löwenzahns nur eine „verhältnismäßig kurze Lebensdauer haben, so dürfte der Grund hierfür nicht in einer Erschöpfung des Vegetationspunktes liegen, sondern in dem Umstand zu suchen sein, daß infolge mangelnder oder unvollständiger Wurzelkontraktion die Endknospe zu hoch über den Boden gerät und dabei erfriert oder vertrocknet“ (TROLL 1937, S. 234).

Geum aleppicum JACQ. (= *G. strictum* AIT.)¹. Innerhalb der Gattung *Geum* konnten für alte Rosettenachsen von *G. aleppicum* Scheitelgruben nachgewiesen werden. Wenn auch die Rhizomachsen der übrigen Arten, *G. rivale* und *G. urbanum*, ein kräftiges EW aufweisen (s. RAUH und REZNIK 1951, Abb. 10), so bleibt dieses in seinen Ausmaßen hinter dem von *G. aleppicum* zurück, und deshalb finden sich bei diesen Arten

¹ Wenn *G. aleppicum* bei den Ganzrosettenpflanzen abgehandelt wird, so deswegen, weil die Primärachse ganzrosettigen Wuchs zeigt und die beblätterten Infloreszenztriebe achselständig sind.

auch keine Scheitelgruben. In Übereinstimmung mit den bisher besprochenen Pflanzen liegt dem EW auch von *Geum* gesteigertes medulläres pDW zugrunde, wie ein Vergleich der Fig. I und II der Abb. 13 lehrt. In Übereinstimmung mit *Plantago* und *Taraxacum* strecken sich die vom Markzellenmeristem abgegebenen Zellen sofort in radialer Richtung, wobei zahlreiche Periklinalteilungen auftreten. Da nun auch bei *Geum* Internodienstreckung unterbleibt, nehmen die sehr regelmäßig angeordneten Markzellen an der Basis des VK einen stark konkav-bogenförmigen Verlauf (Abb. 14). Mit fortschreitender Entfernung vom VK verflachen sich die Antiklinen mehr und mehr, um dann fast waagrecht

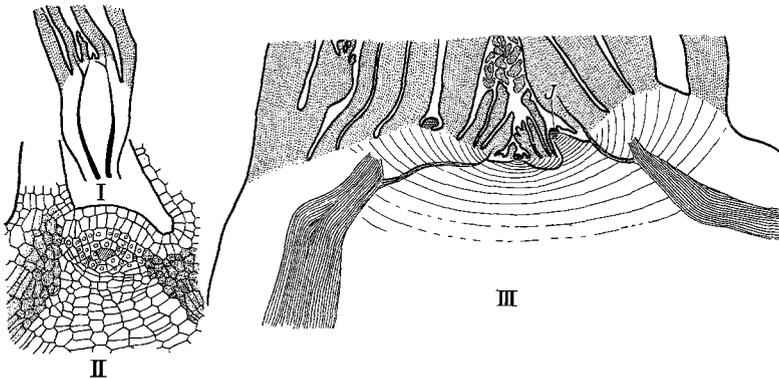


Abb. 13. *Geum aleppicum*. I Längsschnitt durch eine ältere Keimpflanze; II deren Vegetationspunkt vergrößert; III alte Rosettenachse im Längsschnitt, mit der Inflorescenzanlage J. (I und III etwa 10-, II 140fach.)

zu den Procambiensträngen hinzuziehen (Abb. 14). Intercellularenbildung in rückwärtigen Abschnitten der Rhizomachse bringt die regelmäßige Anordnung der Markzellen zum Verschwinden. Wie bei *Taraxacum* und *Plantago* liefert medulläres pDW zwar die Voraussetzung zur Entstehung der Scheitelgruben, doch führen erst die Verdickungsprozesse in der primären Rinde zu deren Vertiefung. Der Verlauf und die Anordnung der Rindenzellzüge ist aus Abb. 13, III zu entnehmen, aus der weiterhin hervorgeht, daß das corticale pDW nur geringe Beträge erreicht.

Bau und Zonierung des VP. Der VP des in Abb. 13, I wiedergegebenen Jugendstadiums stellt einen flach-kuppelförmigen, von einer zweischichtigen Tunica überdeckten Höcker dar¹, der eine klare Zonierung aufweist (Abb. 13, II). Die Corpusspitze wird vom MMZ-Komplex eingenommen, in dessen Zentrum sich eine größere Initialzelle (Abb. 13, II, schraffiert) heraushebt, um die sich in schalenförmiger Anordnung

¹ Gelegentlich sind an der Peripherie der T2 vereinzelte Periklinalteilungen zu beobachten.

die übrigen Markmutterzellen gruppieren. An der Basis des VP bilden sich diese zum Markzellenmeristem um. Die Peripherie des VP wird vom FLM eingenommen, dessen spindelförmige Zellen mit ihren stark färbaren Kernen sich deutlich von den Markmutterzellen abheben. Nach rückwärts setzen sich die Zellen des FLM in die Procambienstränge fort.

Die für das Jugendstadium geschilderte Zonierung lassen auch erstarkte VPe alter Rosetten erkennen. Eine weitere Vermehrung der Zahl der Tunicaschichten und ein mit der Erstarkung des VP verbundener Formwechsel ist nicht festzustellen.

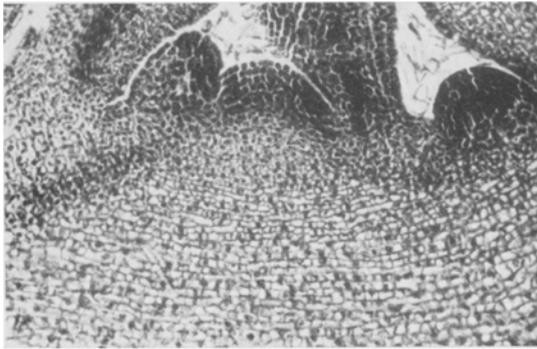


Abb. 14. *Geum aleppicum*. Vegetationspunkt der in Abb. 13, III wiedergegebenen Rosette (210fach).

Nymphaea alba L., obwohl eine Rhizompflanze, kann in diesem Zusammenhang durchaus abgehandelt werden, da diese mit den echten Rosettenpflanzen Hemmung der Internodienentwicklung und damit rosettige Anordnung der Blätter gemeinsam hat. Für die Rhizomspitze von *Nuphar* und *Nymphaea* gibt bereits RACIBORSKI (1894) an, daß diese „schwach gewölbt, flach oder auch vertieft“ sei. Ein Längsschnitt durch die Spitze eines mäßig starken Rhizoms¹ bestätigt denn auch, daß der kuppelförmig aufgewölbte VP in eine breite und flache Scheitelgrube verlagert ist (Abb. 15, I). Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Beispielen aber verdankt diese ihre Entstehung weniger einem medullären, als vielmehr einem kräftigen corticalen pDW, obwohl wie bei *Primula Auricula* auf Längsschnitten eine scharfe Grenze zwischen Mark und Rinde infolge des unregelmäßigen Bündelverlaufs nur schwer zu ziehen ist (in Abb. 15 ist die Grenze zwischen beiden Geweben durch eine dicke gestrichelte Linie markiert). Ein geschlossener bzw. fast geschlossener Bündelring ist auf Querschnitten nur unmittelbar unterhalb des VP festzustellen; in einiger Entfernung davon löst sich dieser

¹ Keimpflanzen standen leider nicht zur Verfügung.

in einzelne, oft miteinander anastomisierende Bündel auf. Erschwert wird die Abgrenzung der Rinde vom Mark weiterhin dadurch, daß ein oder mehrere marktständige Bündel (Abb. 15 I, *MB*) auftreten¹.

Schon auf der Höhe des VK setzt kräftiges corticales pDW ein, wobei die Rindenzellen in steil aufgerichteten „Antiklinen“ zur Sproßepidermis und zu den Blattbasen hinziehen und diese über den eigentlichen Scheitel hinausheben.

Während auf der Höhe des VK das Rindengewebe aus homogenen Zellen besteht, tritt schon wenig unterhalb desselben eine schon mit bloßem Auge wahrnehmbare Differenzierung

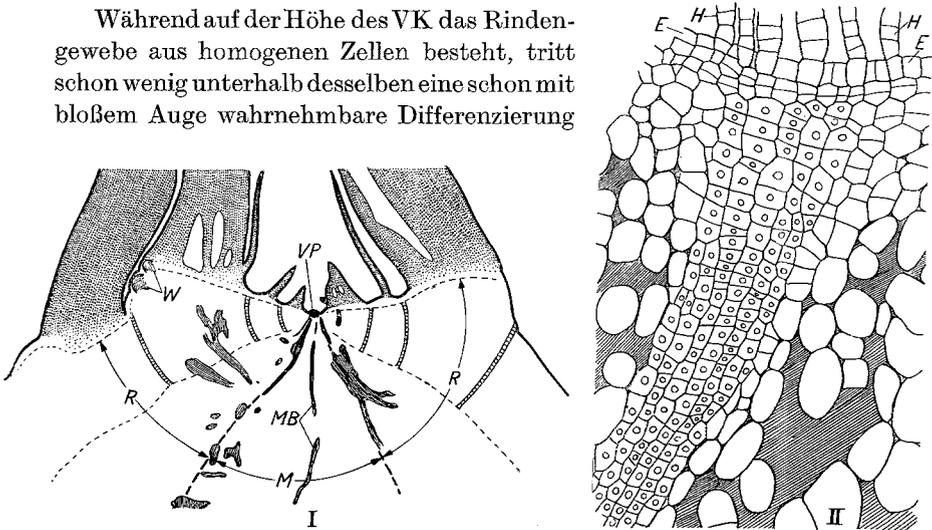


Abb. 15. *Nymphaea alba*. I Längsschnitt durch die Spitze eines mittelstarken Rhizoms; *M* Mark, *R* primäre Rinde, *MB* marktständige Bündel, *W* Anlagen sproßbürtiger Wurzeln (10fach); II Ausschnitt aus den peripheren Rindenpartien; *E* die mit Haaren *H* versehene Sproßepidermis.

des Rindengewebes ein. Das an die zentralen, die Rinde vom Mark scheidenden Bündelstränge angrenzende Rindengewebe besteht aus einem kleinzelligen Parenchym mit wenigen und sehr kleinen Interzellularen (in Abb. 15, I durch eine dünn gestrichelte Linie abgegrenzt). Darauf folgt nach außen ein von großen Interzellularen durchzogenes Durchlüftungsparenchym, das gegen die Epidermis hin von 5—6 Zellschichten begrenzt

¹ Eine Klärung der Bündelanordnung, die allerdings der Nachuntersuchung bedarf, versucht NÄGELI (1858, S. 121) zu geben: „Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem bloßen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach miteinander verbunden, so daß derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein zentraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen läßt.“ Die Bündelverteilung auf den Rhizomquerschnitten weicht stark von jener bei Dikotylen ab und erinnert vielmehr an die der Monokotylen.

wird, deren Zellen wieder lückenlos aneinanderschließen. Diese Rindenzellen scheinen maßgeblichen Anteil an der Achsenverdickung zu haben, denn in ihnen treten zahlreiche Periklinalteilungen auf (Abb. 15, *II*). In dem intercellularenreichen Durchlüftungsparenchym fallen nun Zellzüge auf, welche die anfänglich bogenförmig-antiklinale Zugrichtung auch weiterhin beibehalten und die, soweit sich dies auf Grund des vorliegenden Materials beurteilen läßt, jeweils zwischen 2 Blattansätzen verlaufen. Es handelt sich dabei um kleine, rektanguläre, lückenlos aneinanderschließende Zellen (Abb. 15, *II*) mit dichtem plasmatischem Inhalt und stark färbbaren Kernen. Welche Funktionen diese Zellzüge, die auch auf dem Querschnitt in Erscheinung treten und miteinander anastomosieren können, ausüben, konnte nicht geklärt werden; es ist anzunehmen, daß sie Stützfunktionen übernehmen, da Stützgewebe sonst vollständig fehlt. Schon im undifferenzierten Rindengewebe heben sich diese Zellzüge durch ihre Zellform, die regelmäßige Anordnung und den dichteren plasmatischen Inhalt von den umgebenden Rindenzellen ab.

Infolge fehlender Ausbildung eines geschlossenen Cambiummantels unterbleibt bei *Nuphar* und *Nymphaea* sDW vollständig. Die Bildung der mächtigen Rhizome beider Pflanzen beruht auf rein primären, sich bereits auf der Höhe des VK abspielenden Verdickungsprozessen, wobei das corticale pDW über das medulläre überwiegt und auch zu Scheitelgrubenentstehung führt.

Zur Architektonik des VP sei bemerkt, daß dieser einen halbkugeligen, von einer einschichtigen Tunica überdeckten Höcker darstellt, der die bekannte Zonierung aufweist.

Anhang: Stammsucculente *Cactaceen* und *Euphorbiaceen*.

Anhangsweise soll auf die Bildung der Scheitelgruben einiger Stammsucculenten eingegangen werden, die bei vielen Arten so tief und so groß sind, daß sie schon makroskopisch wahrnehmbar sind. Wenn die Stammsucculenten auch keine Rosettenpflanzen im eigentlichen Sinn sind, da sie normaler Laubblätter in vielen Fällen vollständig entbehren, so haben sie mit diesen doch extreme Internodienstauchung und ein davon in Abhängigkeit stehendes kräftiges EW gemeinsam, das schon äußerlich in der verkehrt-kegelförmigen Gestalt der gesamten Sproßachse bzw., sofern Verzweigung eintritt, der einzelnen Sproßglieder zum Ausdruck kommt. Schon wenig unterhalb des Scheitels erreicht die Sproßachse ihre größte Dicke und die VPe werden, worauf schon WETTERWALD (1889), GOEBEL (1933) und neuerdings TROLL und RAUH (1950) verwiesen haben, in \pm tiefe Scheitelgruben eingesenkt. Obwohl die Stammsucculenten von jeher das Interesse der Morphologen, Physiologen und Ökologen beansprucht haben, so liegen über diese

merkwürdigerweise wenig histologische Untersuchungen vor, was schon BOKE (1941, 1952) mit Recht betont. Er gibt denn auch als erster eine ausführliche und klare Darstellung der VP-Zonierung einiger Cactaceen (*Trichocereus Spachianus*, *Echinocereus Reichenbachii* und *Opuntia cylindrica*), ohne allerdings auf die Frage des EW und der Scheitelgrubenbildung einzugehen.

Dem EW der Stammsucculenten liegt, worauf auch TROLL (1937) hinweist, ausschließlich pDW, und zwar sowohl in corticaler als auch in medullärer Form zugrunde. Im ersteren Fall erfährt die primäre Rinde eine kräftige Verdickung und bildet sich zu einem mächtigen Wasserspeicher um, im letzteren wird diese Rolle vom Markkörper (viele *Opuntia*-Arten) übernommen. Eine Zwischenstellung nehmen die meisten stamm-succulenten *Euphorbiaceen* ein; bei diesen haben Mark und Rinde etwa den gleichen Anteil an der Sproßverdickung. Aus jeder Gruppe sei im folgenden ein Beispiel ausführlicher besprochen.

Echinopsis catamarcensis
WEB.

Ein Längsschnitt durch ein Jugendstadium ist in Abb. 16, I wiedergegeben. Der spitzwärts kegelförmig erweiterte Markkörper hat im Vergleich zur Rinde eine geringe Mächtigkeit. Schon auf diesem Stadium ist der VP in eine kraterförmige Vertiefung verlagert, die ihre Entstehung einem kräftigen, sich in der Rinde abspielenden pDW verdankt. Die vom Flankenmeristem (siehe unten) erzeugten Rindenzellen strecken sich sofort in radialer Richtung und nehmen, wohl unter dem Einfluß des gehemmten Längenwachstums, einen steil aufgerichteten, bogenförmig-antiklinalen Verlauf. Dadurch wird das Rindengewebe mitsamt den Areolen über den Scheitel emporgehoben. In den rückwärtigen Rindenpartien geht die regelmäßige Zellanordnung durch die Ausbildung großer Saftzellen und Interzellularen bald verloren. Auch die Markzellen weisen in Scheitelnähe eine streng reihige Anordnung auf. Der Scheitel selbst ist ein flaches, fast ebenes, von einer einschichtigen Tunica überdecktes Meristem. Die Corpusspitze wird von einer breitgezogenen, 4—5 Zellreihen tiefen MMZ-Gruppe eingenommen, deren basale Zellen das Markzellenmeristem

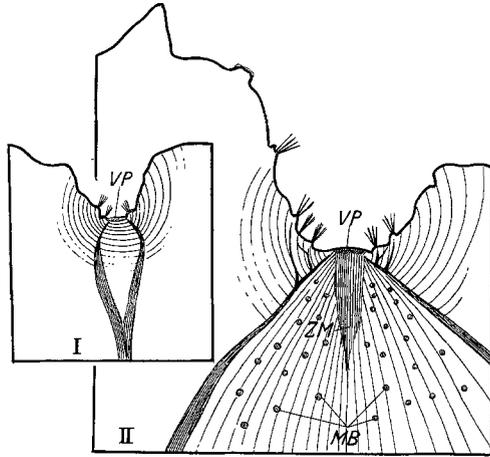


Abb. 16. *Echinopsis catamarcensis*. I und II Längsschnitte durch eine junge und eine ältere 2 cm dicke Pflanze; VP Vegetationspunkt, ZM zentrale Marksäule, MB markständige Bündel (10fach).

liefern. Umgeben werden die Markmutterzellen vom Flankenmeristem, dessen schmal spindelförmige Zellen mit ihren stark färbbaren Kernen sich deutlich von den unregelmäßig angeordneten, sich nach allen Richtungen teilenden und stark vacuolisierten Markmutterzellen abheben. Klarer und übersichtlicher aber ist die Zonierung älterer, kräftig erstarkter, in Abb. 17, I—II wiedergegebener VPe. Sie stimmt in allen Einzelheiten mit der von BOKE für *Trichocereus Spachianus* und *Echinocereus Reichenbachii* beschriebenen Zonierung überein, und man vergleiche hierzu die von ihm beigegebenen Abbildungen (1941: Fig. 1, 3, 5, 6, 8; 1951: Fig. 1, 6, 7)¹. Dem im Verlauf der Weiterentwicklung einsetzenden EW geht eine kräftige Erstarkung des Scheitels voraus, wobei dieser unter Volumenvergrößerung² sich leicht aufwölbt (Abb. 16, II; 17, II). Der VP zeigt also einen ausgeprägten Erstarkungsformwechsel. Die mit der Scheitelerstarkung einherlaufende Vermehrung der Markmutterzellen hat nun auch eine nicht unbeträchtliche Verdickung des Markkörpers zur Folge (Abb. 16, II), wengleich der Betrag des medullären pDW weit hinter dem vom corticalen pDW erreichten zurückbleibt. Im Verlauf des medullären pDW läßt sich nun häufig eine Sonderung in ein zentrales, als „zentrale Marksäule“³ zu bezeichnendes und in ein peripheres Mark feststellen. Die Bildung der zentralen Marksäule kommt dadurch zustande, daß die im Verlauf des EW einsetzende Markverdickung aus dem Zentrum des MMZ-Komplexes in dessen Peripherie (= Randwachstum des Markkörpers) verlagert wird. Die Zellen beider Markpartien weisen deshalb auch verschiedene Zugrichtungen

¹ Am VP von *Trichocereus* unterscheidet BOKE 4 Zonen “which differ in position, cell size, degree of vacuolation, staining reaction, planes of cell division, and relative thickness of the cell walls. Zone 1 is a uniseriate tunica . . . At the summit of the corpus is a mass of initial cells (= zone 2) which represents the place of origin of the rest of the corpus. The initials are relatively large, conspicuously vacuolated, and irregularly arranged . . . On its flanks the initial group produces a peripheral or generative region (= zone 3), which is directly concerned with the production of the stelar vascular bundles, the cortex, and the foliar organs. The cells are smaller than those of zone 2 and are not so conspicuously vacuolated. They retain more stain than do the initial cells, and mitotic figures are rather frequent, a fact which indicates that the production of new cells is relatively more important than cell enlargement by vacuolation. . . . In transections which pass near the summit of the apex, they form long files which radiate from the periphery of the initial group. . . . The rib meristem (= zone 4) which is responsible for the production of the pith and medullary vascular system, arises from the small cells at the base of the initial group” (1941, S. 657/659).

² BOKE bezeichnet den VP von *Trichocereus Spachianus* als “considerably larger than that of any other angiosperm yet reported” (1941, S. 657).

³ Die gleiche Differenzierung des Markkörpers wurde von RAUH und REZNIK (1953) bereits für die Köpfchenachsen von *Zinnia elegans*, *Rudbeckia hirta* und *Helianthus annuus* beschrieben. Auch BOKE (1951) machte in seinen Untersuchungen an *Echinocereus Reichenbachii* ähnliche Beobachtungen.

auf: Die ersteren sind in streng parallel verlaufenden Periklinen angeordnet und ziehen geradlinig nach rückwärts (Abb. 17, *I ZM*); sie strecken sich dabei unter lebhafter Antiklinalteilung in longitudinaler Richtung; die peripheren Markzellen hingegen setzen in schräg verlaufenden, \pm unregelmäßigen Periklinen an die zentrale Marksäule an (Abb. 16, *II*; 17, *I PM*) und weisen eine mehr radial gerichtete Dehnung

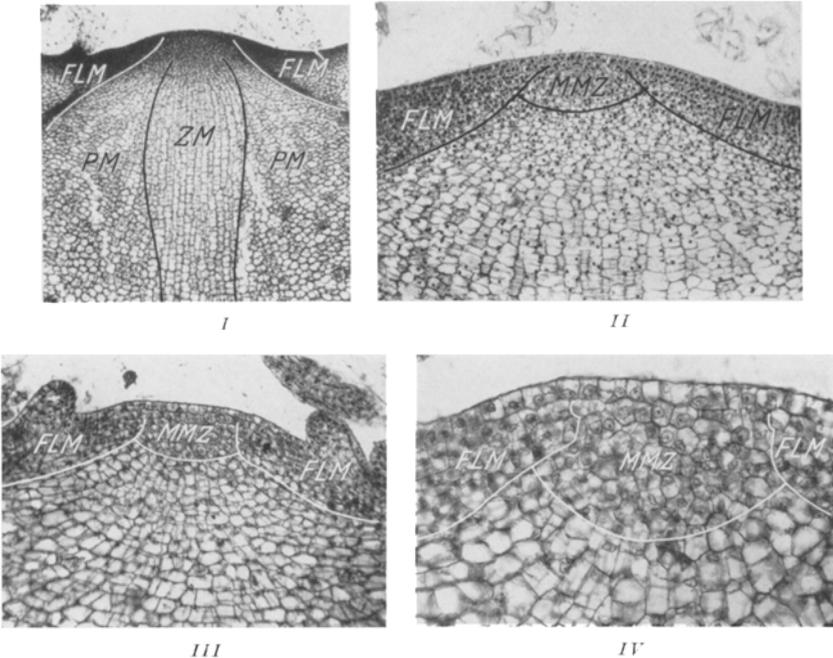


Abb. 17. *I—II Echinopsis catamarcensis*. *I* Längsschnitt durch eine 2 cm dicke Pflanze, deren Scheitel in *II* vergrößert wiedergegeben ist; *ZM* zentrale Marksäule, *PM* peripheres Mark. *III—IV Opuntia gymnocarpa*. *III* Längsschnitt durch den Scheitel eines jüngeren Sproßgliedes, dessen Scheitel in *IV* vergrößert wiedergegeben ist. (*I* etwa 45-, *II—III* etwa 90-, *IV* etwa 240fach.)

auf. Während das periphere Mark schon in Scheitelnähe von medullären Bündeln (Abb. 16, *II MB*) durchzogen wird, bleibt die zentrale Marksäule davon frei. Nach rückwärts verliert sich die Sonderung in zentrales und peripheres Mark. Die Bildung der zentralen Marksäule scheint also nur eine Eigentümlichkeit älterer, bereits kräftig erstarkter Pflanzen zu sein.

Den Hauptanteil an der Sproßverdickung hat aber nicht, wie bereits erwähnt, das Mark, sondern die primäre Rinde, die durch Zellneubildung (vom *FLM* her) und gesteigerte Teilungstätigkeit der bereits vorhandenen Rindenzellen schon im Scheitelbereich bzw. oberhalb desselben ihren größten Durchmesser erreicht, was zu einer weiteren Vertiefung

der Scheitelgrube führt (Abb. 16, II). Der Verlauf der Rindenzellen ist der gleiche wie auf dem Jugendstadium, wird aber durch weitere Periklinalteilungen und \pm unregelmäßig radial-antiklinale Streckung der jeweils neu gebildeten Zellen bald gestört.

Hinsichtlich der Scheitelgrubenbildung stimmt *Echinopsis* mit *Nymphaea* insofern überein, als diese das Resultat eines gesteigerten corticalen pDW ist. Cambiales sDW unterbleibt in Übereinstimmung mit *Nymphaea* auch bei *Echinopsis* vollständig. Soweit sekundäre Verdickungsprozesse auftreten, handelt es sich vorwiegend um die parenchymale Form, d. h. um weitere Periklinalteilungen in scheidelfernen Rindenzellen. Bemerkt sei noch, daß außer dem medullären auch ein corticales Bündelsystem zur Ausbildung gelangt.

Opuntia gymnocarpa WEB. Im Gegensatz zu *Echinopsis* und vielen anderen Kakteen sind die Scheitelgruben von Vertretern der Gattung *Opuntia*, wenn es bei diesen überhaupt zu deren Bildung kommt, sehr flach. Den meisten *Cylindro*-Opuntien fehlen sie vollständig, und bei den *Platy*-Opuntien treten sie nur an alten, kräftig in die Dicke gewachsenen Sproßgliedern in Erscheinung (Abb. 18, II—III). Obwohl die primäre Rinde einen nur geringen Anteil an der Sproßverdickung hat — der Achsenkörper besteht zum größten Teil aus Markgewebe (Abb. 18, I) —, bewirkt diese letzten Endes dennoch die Grubenbildung.

Der VP ist wie bei *Echinopsis* ein breitgezogener, flachgewölbter, von einer einschichtigen Tunica überdeckter Höcker, der wiederum eine sehr klare Zonierung aufweist (Abb. 17, III—IV): MMZ-Komplex, Markzellenmeristem und Flankenmeristem grenzen sich scharf voneinander ab. Die vom Markzellenmeristem in Periklinen abgegebenen Markzellen strecken sich unter lebhaften Periklinalteilungen in radialer Richtung. Da in Scheitelnähe auch die Antiklinalteilungen sehr regelmäßig auftreten und Internodienstreckung unterbleibt, entstehen die bekannten bogenförmig-antiklinal verlaufenden Zellzüge (Abb. 17, III), die schon auf der Höhe des VK eine mächtige Erweiterung des Markkörpers und damit ein starkes Ausbiegen der Procambienstränge zur Folge haben (Abb. 18, I—III). Ein recht auffälliges Verhalten zeigen die Rindenzellen. An der Basis des VK ist die Rinde des in Abb. 18, III wiedergegebenen Längsschnittes, einschließlich der Epidermis, 6 Zellreihen dick (Abb. 18, IVa). Ihre Zellen strecken sich parallel zur Epidermis, also tangential (Abb. 18, IVa). Die zur Scheitelgrubenbildung führende Verdickung der Rinde, die sich in einiger Entfernung vom VK vollzieht (in Abb. 18, III mit *b* bezeichnet), beruht nun weniger auf einer Zellvermehrung — die Zahl der Rindenzellschichten hat sich auf durchschnittlich 12 erhöht — als vielmehr auf einer Änderung der Dehnungsrichtung: die Rindenzellen strecken sich jetzt senkrecht zur Epidermis, also radial, so daß steil aufgerichtete, antiklinal verlaufende Zellzüge

zustande kommen (Abb. 18, IVb). Nur die Epidermis und die darunterliegenden 2—3 Zellschichten behalten auch weiterhin ihre ursprüngliche tangentialer Dehnungsrichtung bei, wobei zahlreiche Antiklinalteilungen

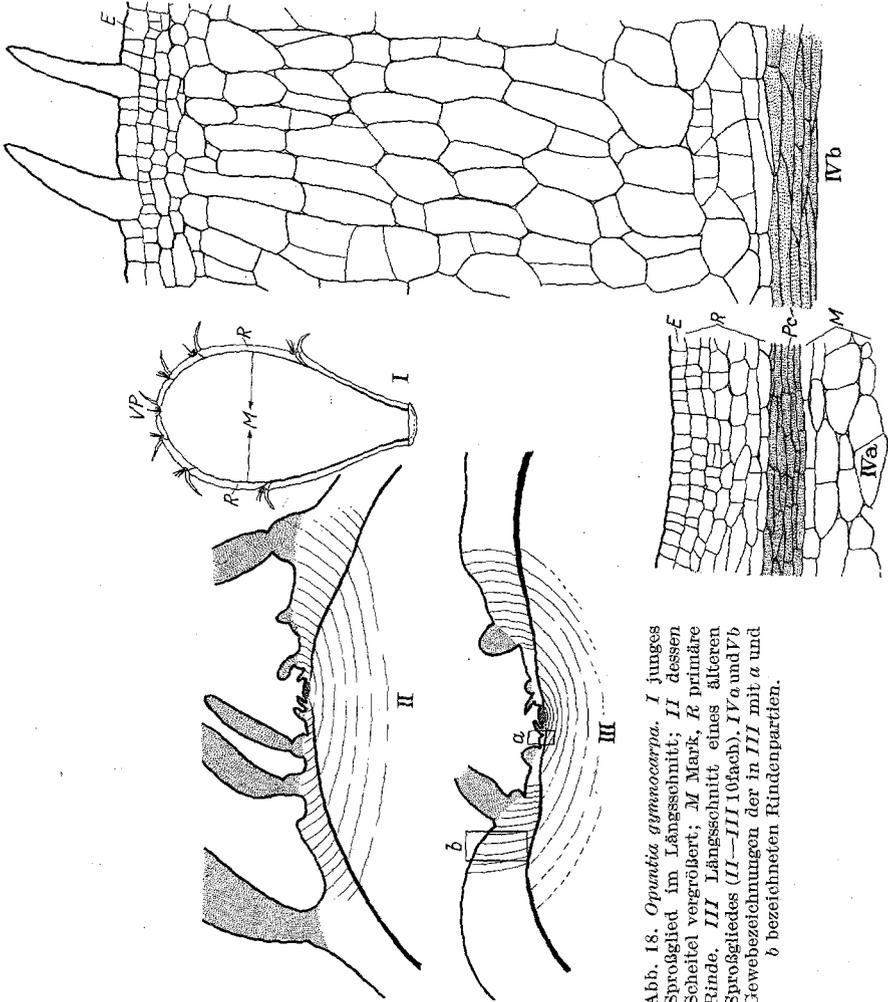


Abb. 18. *Opuntia gymnocarpa*. I junges Sproßglied im Längsschnitt; II dessen Scheitel vergrößert; M Mark, R primäre Rinde. III Längsschnitt eines älteren Sproßgliedes (II—III 10fach). IVa und IVb Gewebezeichnungen der in III mit a und b bezeichneten Rindenpartien.

aufzutreten. Diese Änderung der Streckungsrichtung führt denn auch — in Verbindung mit dem gesteigerten medullären pDW — zu einem Emporheben der Rinde über den Scheitel und damit zur Grubenbildung.

Euphorbia caerulescens HAW. Die Scheitelgrubenbildung und das EW der 3—rippigen Sprosse von *E. caerulescens* und anderer Arten (*E. officinarum*, *E. Echinus* u. v. a.) bietet im Vergleich zu *Echinopsis*

nichts wesentlich Neues, abgesehen davon, daß an der Sproßverdickung der Markkörper einen größeren Anteil als bei *Echinopsis* hat. Der Verlauf und die Anordnung der Mark- und Rindenzellen ist aus der Abb. 19 zu entnehmen, aus denen weiterhin zu ersehen ist, daß die Grubenbildung in erster Linie das Resultat eines gesteigerten corticalen pDW ist. Auch der Bau und die Zonierung des fast ebenen Scheitelmeristems stimmt mit den Verhältnissen von *Echinopsis* und *Opuntia* so weitgehend überein, daß auf die dort gegebene Darstellung verwiesen werden kann.

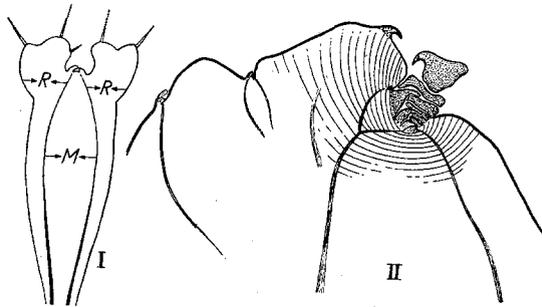


Abb. 19. *Euphorbia caerulea*. I jüngeres, II älteres Sproßglied im Längsschnitt: M Mark, R primäre Rinde. In II ist links eine Rippe angeschnitten. (I 2-, II 10fach.)

Abschließend ist zu sagen, daß die oft sehr tiefen Scheitelgruben vieler Stammsucculenten das Ergebnis eines gesteigerten corticalen pDW sind.

2. Halbrosettenpflanzen.

„Wir verstehen darunter Pflanzen, die zwar mit rosettigem Wuchs beginnen, nachher aber zur Bildung verlängerter Internodien übergehen, mit dem Ergebnis, daß die Beblätterung nicht auf die basale Rosette beschränkt bleibt, sondern auch über den gestreckten, oben zur Blüte gelangenden und mit der Blütenbildung seine Entwicklung beschließenden Stengel ausgedehnt ist. Was die Blattbildung der Halbrosettenpflanzen anlangt, so ist bezeichnend, daß Laubblätter nicht nur in der grundständigen Rosette, sondern auch in den verlängerten Stengelteilen sich vorfinden, wo sie nach der Blütenregion hin vielfach durch alle möglichen Zwischenstufen mit den aufwärts folgenden Hochblättern verbunden sind“ (TROLL 1937, S. 224/225). Der wesentlichste Unterschied zu den Ganzrosettenpflanzen besteht also darin, daß der rosettige Wuchs allein auf die vegetative Phase beschränkt ist und mit dem Eintritt in die florale Phase aufgelöst wird. Da nun schon früher von TROLL und RAUH (1950, S. 57) auch für Halbrosettenpflanzen, insbesondere Umbelliferen, ein kräftiges, allerdings nur auf den Rosettenbereich beschränktes EW nachgewiesen werden konnte, das mit dem Eintritt in die reproduktive Phase rasch abklingt, wurden weitere Halb-

rosettenpflanzen, speziell im Hinblick auf die Bildung von Scheitelgruben, untersucht. Es war zu erwarten, daß gesteigertes pDW auch bei Halbrosetten zur Scheitelgrubenbildung führen kann. Diese Vermutung wurde durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt, und so konnten innerhalb des Wuchstypes der Halbrosettenpflanzen neue Beispiele für Scheitelgruben gefunden werden. Halbrosettenwuchs ist weit verbreitet bei hapaxanthen, also annuellen, biennen und pluriennen Pflanzen, in selteneren Fällen auch bei pollakanthen, insbesondere Stauden. Als Beispiel hierfür sei die Rhizomstaude

Rheum palmatum L. angeführt. „Die Keimung erfolgt epigäisch. Die beiden Kotyledonen sind zu einer kleinen Röhre verbunden, an deren Grunde sich die Sproßknospe findet. Diese entwickelt schon im 1. Jahr eine größere Anzahl von Laubblättern, die rosettig beisammenstehen, da der Primärsproß unentwickelt bleibt . . . Im Herbst sterben die Blätter ab, nachdem sich in ihren Achseln — auch in denen der Kotyledonen — Knospen entwickelt haben. Zu Beginn des 2. Jahres setzt, bei weiterer Hemmung der Internodienentwicklung, ein kräftiges primäres Dickenwachstum des Primärsprosses ein, der daraufhin knollenförmige Gestalt annimmt. Der VP kommt dabei in eine flache Scheitelgrube zu liegen“ (RAUH 1950, S. 186), deren Bildung schon auf frühesten Entwicklungsstadien eingeleitet wird. Wie der Längsschnitt durch eine ältere Keimpflanze (Abb. 20, I) erkennen läßt, sind bereits die Primärblätter etwas oberhalb des kleinen, kuppelförmig aufgewölbten VP (Abb. 20, IV) inseriert. Das zu Beginn des 2. Jahres einsetzende EW führt nun zu einer kräftigen Verdickung des Markkörpers, dessen Zellen als Folge einer extrem radialen Dehnung an der Basis des VK (Abb. 20, V) bei gleichzeitiger Hemmung der Internodienentwicklung einen stark bogenförmig-antiklinalen Verlauf nehmen. Das Resultat dieser Vorgänge ist eine Vertiefung der Scheitelgrube und ein Emporheben der scheitelernen Blätter weit über den VP hinaus. Dadurch werden die Procambienstränge so stark nach oben ausgebogen, daß sie einen der Sproßepidermis nahezu parallelen Verlauf (Abb. 20, II) nehmen. Im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Beispielen beruht die Scheitelgrubenbildung von *Rheum* ausschließlich auf medullärem pDW; corticales unterbleibt — auch bei älteren Pflanzen — nahezu vollständig, so daß die Rinde als dünner Mantel den mächtigen, später von Bündeln (Abb. 20, III MB) durchzogenen Markkörper umgibt.

Erst mit dem Eintritt in die reproduktive Phase geht die Scheitelgrube verloren und wird vom terminalen Inflorescenzsproß „ausgefüllt“. Der Übergang vom vegetativen zum reproduktiven Wachstum selbst ist durch eine säulenförmige Verlängerung des VP gekennzeichnet (Abb. 20, III, VI; s. auch RAUH 1950, Abb. 171 a, II). Mit der Scheitelauftwölbung ändert sich die Streckungsrichtung der vom Markzellen-

meristem gebildeten Zellen. Diese dehnen sich nicht mehr wie in der vegetativen Phase, in radialer, sondern in longitudinaler Richtung (Abb. 20, VI), wobei zahlreiche Antiklinaleitungen auftreten. Die Markzellen ordnen sich jetzt wieder in parallel verlaufenden Periklinen an (Abb. 20, VI). Da nun gleichzeitig Internodienstreckung einsetzt, erfolgt eine rasche Verjüngung der Sproßachse und damit ein Abklängen des EW.

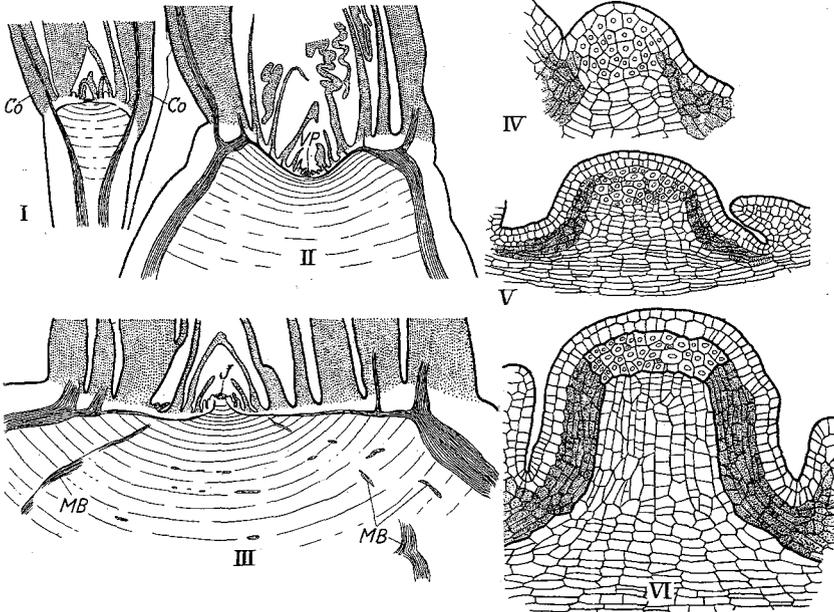


Abb. 20. *Rheum palmatum*. I Längsschnitt durch eine ältere Keimpflanze, an der die beiden Kotyledonen *Co* noch erhalten sind; II Längsschnitt durch die Primärachse einer 2jährigen; III einer zur Infloreszenzbildung übergehenden Pflanze; MB medulläre Bündel, J Infloreszenzanlage. IV—VI Vegetationspunkte der in I—II wiedergegebenen Längsschnitte. (I—III 10-, IV—VI 140fach.)

Zur Architektonik des VP von *Rheum* ist zu sagen, daß dieser bis zur Ausbildung der Teilinfloreszenzen eine klare Zonierung aufweist (Abb. 20, III—VI) und die Scheitelerstarkung durch Verdoppelung der ursprünglich einschichtigen Tunica gekennzeichnet ist.

Sempervivum tectorum L. Ein dem Rhabarber entgegengesetztes Verhalten liegt der Scheitelgrubenbildung von *Sempervivum*¹ zugrunde. Obwohl im Verlauf des EW auch eine Erweiterung des Markkörpers eintritt, so bleibt dieser im Verhältnis zur Gesamtdicke der Rosettenachse doch relativ dünn. Deren ± knollenförmige Anschwellung beruht

¹ Da *Sempervivum* bereits Gegenstand der Untersuchungen von TROLL und RAUH (1950, S. 60ff.) war, kann auf die dort gegebene Darstellung verwiesen werden.

vielmehr auf corticalem pDW, das in Übereinstimmung mit vielen Kakteen zu einer erheblichen Verdickung der primären Rinde führt. Man vergleiche hierzu die bei TROLL und RAUH (1952) wiedergegebenen Abb. 52, I—III. Die Zellteilungsvorgänge in der primären Rinde sind die gleichen, wie sie auf S. 347 für *Echinopsis* geschildert wurden. Durch regelmäßig erfolgende Periklinal- und Antiklinalteilungen entstehen die bekannten bogenförmig-antiklinalen Zellzüge, die zur Bildung einer, wenn auch nur flachen Scheitelgrube (TROLL und RAUH, Abb. 52, III) führen. Allerdings ist diese nur an älteren Rosettenachsen nachzuweisen und verschwindet mit dem Eintritt in die florale Phase.

Auch der VP von *Sempervivum*, der sich als breites, nur wenig aufgewölbttes Meristem darbietet, weist in Übereinstimmung mit anderen Untersuchungsobjekten die bekannte Zonierung in Markmutterzellen, Markzellen- und Flankenmeristem auf.

Umbelliferen. Schon von TROLL und RAUH (1950) wurde darauf hingewiesen, daß auch zahlreiche Vertreter aus der Familie der Umbelliferen, insbesondere die halbrosettig wachsenden Arten, ein EW aufweisen. Wenn dieses äußerlich nicht in Erscheinung tritt, so allein deshalb, weil es nur auf den kurzen Rosettenbereich beschränkt ist und hier teilweise durch sekundäres, cambiales DW maskiert wird (siehe Abb. 48, bei TROLL und RAUH). Bei allen untersuchten Arten beruht das EW auf primären Verdickungsprozessen. Erreichen diese nun sehr große Beträge, so können gegen Ende der vegetativen Phase Scheitelgruben auftreten. Allerdings sind diese im Vergleich zu den bisher besprochenen Beispielen sehr flach (Abb. 21, I, III). Meist kommt es nur zur Bildung einer „Scheitelebene“, d. h. die Blattansätze liegen alle auf der Höhe des VP (Abb. 21, I—II). Entfaltet das pDW aber eine nur geringe Tätigkeit, so unterbleibt die Bildung von Scheitelgruben vollständig und Längsschnitte durch die Sproßachsen ergeben Bilder, wie sie in Abb. 21, Ia wiedergegeben sind.

Da die Histogenese der Scheitelgruben auch bei den halbrosettigen Umbelliferen in völliger Übereinstimmung mit den bisher besprochenen Beispielen verläuft und sich keine wesentlich neuen Gesichtspunkte ergeben, können die in Abb. 21 wiedergegebenen Arten zusammenfassend besprochen werden.

Die scheitelgrubenbildenden Umbelliferen lassen sich unter Zugrundelegung der Verdickungsprozesse den beiden folgenden Typen zuordnen:

a) Die Scheitelgruben verdanken ihre Entstehung vorwiegend *corticalem* pDW. *Beispiel:* *Eryngium bromeliaefolium* (Abb. 21, Ia—b). Wenngleich auch der Markkörper im Verlauf des EW ein von VP-Erstarkung begleitetes Dickenwachstum aufweist, so erfährt die primäre Rinde eine auf Zellvermehrung beruhende wesentlich größere Ver-

dickung (vgl. Abb. 21, *Ia* mit *Ib*). Da in den in Periklinen angeordneten Rindenzellen auch die Antiklinalteilungen sehr regelmäßig auftreten, nehmen die Rindenzellen in ihrer Gesamtheit einen bogenförmigantiklinalen Verlauf und heben dabei die Primordien über den Scheitel empor.

b) Das entgegengesetzte Verhalten zeigen die knollig verdickten Achsen von *Apium graveolens*, die kurz vor Eintritt in die florale Phase eine flache Scheitelgrube aufweisen (Abb. 21, *IV*). Das der Sproßachse

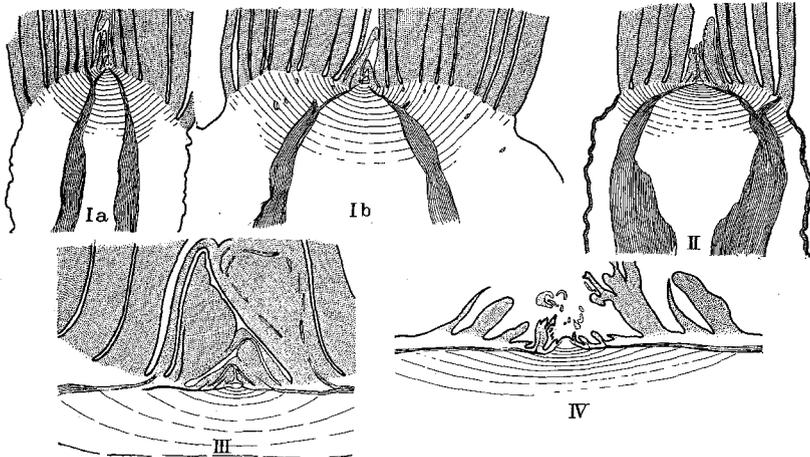


Abb. 21. *I Eryngium bromeliaefolium*. *Ia* Längsschnitt durch die Rosettenachse einer 1-, *Ib* einer 2jährigen Pflanze; *II Carum Carvi*; *III Dorema Ammoniacum*; *IV Apium graveolens*; diese Pflanzen befinden sich kurz vor dem Eintritt in die florale Phase (10fach).

zugehörige Gewebe besteht vorwiegend aus Mark; die primäre Rinde hat an der Achsenverdickung einen nur geringen Anteil.

c) Eine Zwischenstellung nehmen die Rosettenachsen von *Carum Carvi* (Abb. 21, *II*), *Dorema Ammoniacum* (Abb. 21, *III*), *Angelica Archangelica* u. a. ein. Obwohl bei diesen kräftiges medulläres pDW vorhanden ist, das schon auf der Höhe des VK eine starke Erweiterung des Markkörpers zur Folge hat, führt erst Zellvermehrung in den scheidelfernen Rindenpartien zur Bildung der eigentlichen Grube.

Zellanordnung, -wachstum und -vermehrung stimmen bei allen untersuchten Umbelliferen vollständig mit den früher besprochenen Beispielen überein.

Hinsichtlich des Baues und der Zonierung der VP verhalten sich die Umbelliferen recht einheitlich: sie sind kuppelförmig aufgewölbt und besitzen eine größere Zahl von Tunicaschichten. Meist sind deren 2—4 vorhanden¹. Die von ihnen überdeckte Corpusspitze weist die bekannte

¹ Es wird am hiesigen Institut in anderem Zusammenhang untersucht, ob die hohe Zahl der Tunicaschichten lediglich ein Phänomen der VP-Erstarbung ist oder ob bereits am VP des Embryos mehrere Tunicaschichten nachzuweisen sind.

Zonierung in Markmutterzellen, Flanken- und Markzellenmeristem auf. Die vom letzteren gebildeten Markzellen strecken sich an der Basis des VK sofort in radialer Richtung und nehmen infolge Hemmung der Internodienentwicklung einen bogenförmigen Verlauf.

Beim Eintritt in die florale Phase verlängern sich die Scheitel zapfenartig, womit, bei gleichzeitiger Internodienverlängerung, eine rasche Dickenabnahme der Sproßachse und damit auch ein Verschwinden der Scheitelgruben eintritt.

3. Rosettenpflanzen ohne Scheitelgruben.

Im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen wurden auch eine Reihe von Rosettenpflanzen gefunden, die keine Scheitelgruben auf-

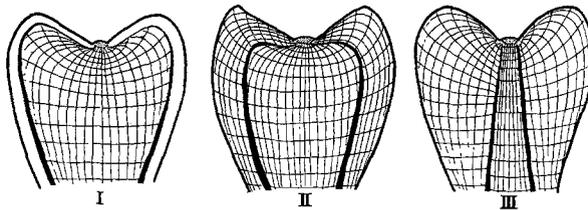


Abb. 22. Schema der Scheitelgrubenbildung. I—II medulläre, III corticale Form.

weisen. Es sind hier vor allem die in Lehrbüchern als klassische Beispiele für Rosettenpflanzen aufgeführten *Aeonium*- (*Ae. tabulaeforme* *Ae. arboreum*) und *Echeveria*-Arten zu nennen. Obwohl der äußere Eindruck, insbesondere die trichterförmige Vertiefung des Rosettenzentrums auf die Anwesenheit von Scheitelgruben schließen läßt, können bei mikroskopischer Untersuchung keine solchen nachgewiesen werden. Hinsichtlich ihrer Wuchsform unterscheiden sich die *Aeonium*- und *Echeveria*-Arten von den Rosettenpflanzen vom Typus *Plantago* und *Taraxacum* nicht unwesentlich darin, daß es zur Ausbildung einer auf älteren Entwicklungsstadien deutlich in Erscheinung tretenden Sproßachse kommt, die in ihren rückwärtigen Teilen blattlos ist und nur an der fortwachsenden Spitze eine Rosette der jeweils neugebildeten Blätter trägt. Die Rosetten werden also über den Erdboden emporgehoben. TROLL (1937) bezeichnet diesen Wuchstypus deshalb treffend als „hochstämmige Rosetten“, die den Rosettenbäumen vom Typus der Palmen, abgesehen von den Größenverhältnissen, durchaus gleichzusetzen sind. Während der Stammbildung der Palmen aber ein kräftiges pDW zugrunde liegt, entfaltet dieses bei den krautigen „Hochstammrosetten“ nur eine geringe Tätigkeit. Deren Achse bleibt demzufolge relativ dünn. Da außerdem das Längenwachstum das Dickenwachstum überwiegt, kommt es nicht zur Bildung von Scheitelgruben.

Auch bei den Ganzrosettenpflanzen *Drosera*, *Pinguicula* und *Trapa natans* fehlen diese, da deren Rosettenachsen ein nur geringes primäres Dickenwachstum besitzen.

Aus diesen Beobachtungen ist der wichtige Schluß zu ziehen, daß Rosettenwuchs bzw. Hemmung der Internodienentwicklung allein nicht zur Bildung von Scheitelgruben führt, sondern daß Internodienstauung erst im Zusammenwirken mit kräftigem pDW, sowohl in seiner medullären als auch in seiner corticalen Form, die Voraussetzungen zur Bildung von Scheitelgruben liefert.

Wenn in der vorliegenden Untersuchung zahlreiche neue, in der Literatur bisher nicht bekannte Beispiele krautiger Dikotylen mit Scheitelgruben gefunden wurden, so dürfte deren Zahl damit keineswegs erschöpft sein. Es ist indessen anzunehmen, daß weitere, noch aufzufindende Pflanzen in histogenetischer Hinsicht nichts wesentlich Neues bieten und deren Scheitelgrubenbildung sich ohne Schwierigkeit in die in Abb. 22 wiedergegebenen Schemata der medullären (I—II) und corticalen (III) Primärverdickung einordnen lassen wird.

4. Zusammenfassung der wichtigsten Untersuchungsergebnisse.

1. Für zahlreiche krautige Ganz- und Halbrosettenpflanzen wird festgestellt, daß diese im Bereich der Region gestauchter Internodien ein so kräftiges Erstarkungswachstum aufweisen, daß es in ähnlicher Weise zur Ausbildung von Scheitelgruben kommt, wie sie bei Angiospermen bisher nur von Monokotylen bekannt waren. Wenn bei vielen Untersuchungsobjekten das EW äußerlich seinen Ausdruck nicht in einer verkehrt-kegelförmigen Gestalt der Achse findet (vgl. die Untersuchungen von TROLL und RAUH 1950), so nur deshalb, weil das EW allein auf die sehr kurze Rosettenregion beschränkt ist und außerdem in der Übergangszone vom Hypokotyl zum Primärspieß durch cambiales sDW teilweise maskiert wird.

2. In Übereinstimmung mit den Untersuchungen von TROLL und RAUH (1950) beruht das Erstarkungswachstum auch der Rosettenpflanzen ausschließlich auf primären Verdickungsvorgängen. Es wird festgestellt, daß Rosettenbildung bzw. Internodienstauung erst in Verbindung mit gesteigertem pDW zur Scheitelgrubenbildung führt.

3. Bei *Plantago*, *Taraxacum*, vielen Stammsucculenten und *Rheum* wird diese schon auf frühesten Entwicklungsstadien eingeleitet; bei der Mehrzahl der untersuchten Pflanzen, insbesondere den Halbrosetten, entstehen die Scheitelgruben erst im Verlauf der Entwicklung; sie kennzeichnen das Maximum der Dickenperiode der Sproßachse und gleichzeitig das Ende der vegetativen Phase.

4. Bei Ganzrosettenpflanzen mit unbegrenzter Achse und bei vielen Stammsucculenten bleiben infolge seitlicher Blüten- bzw. Inflorescenzstellung die Scheitelgruben zeitlebens erhalten; bei Ganzrosettenpflanzen mit begrenzter Achse und bei Halbrossettenpflanzen verschwinden diese mit dem Eintritt in die florale Phase und werden von den sich ausdifferenzierenden Inflorescenzsprossen „ausgefüllt“.

5. Die zur Scheitelgrubenbildung führenden primären Verdickungsprozesse lassen sich ohne Schwierigkeit in die von TROLL und RAUH (1950, S. 12) gegebene Übersicht einordnen:

a) Der Scheitelgrubenbildung liegt rein medulläres pDW zugrunde (Abb. 22, I); eine Verdickung der primären Rinde unterbleibt nahezu vollständig: *Rheum palmatum*, *Apium graveolens*, *Opuntia*-Arten.

b) Obwohl medulläres pDW und die daraus resultierende Erweiterung des Markkörpers die Voraussetzung zur Bildung der Scheitelgruben liefert, entstehen diese erst durch Zellteilungsvorgänge in der primären Rinde, durch welche die Blattansätze über den Scheitel emporgehoben werden (Abb. 22, II): *Taraxacum*, *Plantago*, *Geum*, stammsucculente *Euphorbiaceae*, *Carum Carvi*, *Eryngium bromeliaefolium* (häufigstes Verhalten).

c) Die Bildung der Scheitelgruben beruht auf rein corticalem pDW (Abb. 22, III): viele *Cactaceae*, *Primula Auricula*, *Nymphaea alba*, *Sempervivum tectorum*.

6. Den primären Verdickungsvorgängen liegen Zellneubildung, -teilung und -dehnung zugrunde.

7. Infolge regelmäßig auftretender Periklinal- und Antiklinalteilungen nehmen die Mark- und Rindenzellen in ihrer Gesamtheit in Scheitelnähe einen \pm stark bogenförmig-antiklinalen Verlauf, der zu einem Emporheben der Blattprimordien über den Scheitel hinaus führt.

8. Mit den primären Verdickungsvorgängen läuft in allen Fällen eine Erstarkung des VP einher, die häufig durch eine Formveränderung, den Erstarkungsformwechsel, gekennzeichnet ist. Ein solcher fehlt den flachen bzw. leicht konkaven Scheiteln von *Plantago* und *Taraxacum* in der vegetativen Phase. Die Scheitelerstarkung ist oft durch eine Vermehrung der Zahl der Tunicaschichten gekennzeichnet. Auf Jugendstadien wird der Erstarkungsformwechsel nicht selten vom Plastochronformwechsel überdeckt.

9. Die Vegetationspunkte aller Untersuchungspflanzen weisen die bereits von zahlreichen Dikotylen her bekannte Zonierung in Markmutterzellen, Markzellen- und Flankenmeristem auf. Sie tritt klar an den kuppelförmig aufgewölbten VP'en in Erscheinung, weniger deutlich an den konkaven Scheitelmeristemen von *Taraxacum* und *Plantago*. Der MMZ-Komplex stellt die eigentliche wachsende Sproßspitze dar; in dessen Zentrum lassen sich häufig eine oder mehrere „Initialzellen“

beobachten, um die sich die übrigen gruppieren. Die basalen Zellen des MMZ-Komplexes bilden sich zum Markzellenmeristem um, das durch lebhaftes Zellteilungen die Markperiklinen liefert. Markmutterzellen und Markzellenmeristem sind also der eigentliche Ort des medullären pDW und zugleich auch des Längenwachstums. Umgeben wird der MMZ-Komplex vom Flankenmeristem, dessen Tätigkeit die primäre Rinde (also das corticale pDW), die Blattprimordien und die Procambienstränge ihre Entstehung verdanken.

10. Aus der Tatsache, daß eine derartige Zonierung des Scheitelmeristems bereits für zahlreiche Dikotylen-VP'e nachgewiesen werden konnte, kann der Schluß gezogen werden, daß den VP'en der Dikotylen ein einheitlicher Bauplan zugrunde liegt. Noch nicht abgeschlossene Untersuchungen sollen die Frage klären, inwieweit sich eine Zonierung des Scheitelmeristems bereits an ausdifferenzierten Embryonen nachweisen läßt.

Literatur.

BARY, A. DE: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. — BOKE, N. H.: Zonation in the shoot apices of *Trichocereus Spachianus* and *Opuntia cylindrica*. Amer. J. Bot. **28**, 656 (1941). — Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. Amer. J. Bot. **38**, 23 (1951). — ECKARDT, TH.: Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. Bot. Arch. **42**, 289 (1941). — HELM, J.: Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. Planta (Berl.) **26**, 319 (1936). — NÄGELI, C.: Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. C. NÄGELI, Beitr. wiss. Bot. I. Heft, Leipzig 1858. — RACIBORSKI, M.: Die Morphologie der Cabombaceen und Nymphaeaceen. Flora (Jena) **78**, 244 (1894). — RAUH, W.: Morphologie der Nutzpflanzen, 2. Aufl. Heidelberg 1950. — RAUH, W., u. H. REZNIK: Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Inflorescenzachsen. I. Die Histogenese becherförmiger Blüten- und Inflorescenzachsen, sowie die Blütenachsen einiger Rosoideen. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., 3. Abh. **1951**, 139. — II. Die Histogenese der Achsen köpfchenförmiger Inflorescenzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 233 (1953). — ROSS, H.: *Nymphaeaceae*. In Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, herausgeg. von KIRCHNER-LOEW-SCHRÖTER, Lief. 22. Stuttgart 1917. — SÁRKÁNY, S.: Über Entwicklung und Funktion des interfaszikularen Kambiums bei *Ricinus communis*. Jb. wiss. Bot. **82**, 625 (1936). — TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen, Bd. I, Teil 1. Berlin 1937. — TROLL, W., u. W. RAUH: Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., 1. Abh. **1950**, 1. — WETTERWALD, X.: Blatt- und Sproßbildung bei Euphorbien und Cacteen. Nova Acta Leopold. **53**, 377 (1889).

Ausführliche Verzeichnisse der Literatur, die sich mit dem Bau von Vegetationspunkten beschäftigt, finden sich bei TROLL und RAUH (1950) und RAUH und REZNIK (1951 und 1953).

Prof. Dr. WERNER RAUH, Heidelberg, Botanisches Institut
der Universität.