

Untersuchungen zur Wurzelanatomie der Eriocaulaceen

THOMAS STÜTZEL

Abteilung Spezielle Botanik (Biologie V)
Universität Ulm, Bundesrepublik Deutschland

Root-Anatomy in *Eriocaulaceae*

Summary

The root-anatomy of species of the genera *Eriocaulon*, *Mesanthemum*, *Syngonanthus*, *Philodice*, *Rondonanthus*, *Leiothrix*, *Paepalanthus*, *Lachnocaulon*, *Blastocaulon*, and *Tonina* has been investigated. The results justify the division into 3 subfamilies (*Eriocauloideae*, *Paepalanthoideae*, *Syngonanthoideae*) as proposed by STÜTZEL 1985. Furthermore they show that the *Paepalanthoideae* are a more inhomogenous group than the other 2 subfamilies, especially in relation to the genus *Leiothrix*, which is the only genus in which aerenchymatous roots occur as well as roots without aerenchyma. It seems that species with roots without aerenchyma may occur in fresh water as well as in humid soils, but not in muddy soils. So species with aerenchymatous roots seem to be easier to be cultivated in Botanic Gardens.

Einleitung

Felduntersuchungen und Beobachtungen in Kultur zeigen bei den Wurzeln verschiedener Eriocaulaceen bereits äußerlich auffallende Unterschiede. So zeigen z. B. die Wurzeln von Vertretern der Gattung *Eriocaulon* ein typisches Aerenchym, das bereits äußerlich als Querringelung erkennbar ist. Außerdem zeichnen sich alle von uns daraufhin untersuchten *Eriocaulon*-Arten durch das völlige Fehlen von Wurzelhaaren aus. Die im Botanischen Garten Ulm kultivierten Arten der Gattung *Paepalanthus* lassen eine äußerlich erkennbare Ringelung vermissen, bilden jedoch reichlich Wurzelhaare. Unter identischen Bedingungen kultiviert wachsen die Wurzeln von *Eriocaulon* in staunasses Substrat und sogar in Wasser hinein, während *Paepalanthus* einen Wurzelhorizont über dem staunassen Bereich bildet (Abb. 1). Es lag daher nahe, die Wurzelanatomie der Eriocaulaceen sowohl unter ökologischen Gesichtspunkten als auch im Hinblick auf eine mögliche systematische Verwertbarkeit zu untersuchen.

Die in der Literatur vorliegenden Angaben können über die anstehenden Fragen nicht genügend Auskunft geben, da sie sich entweder nur auf einzelne Arten oder Gattungen beziehen (HOLM 1901), die zugrunde gelegte systematische Gliederung der Familie völlig überholt ist (POULSEN 1888), oder eine vorwiegend systematische Betrachtungsweise ökologischer Gesichtspunkte weitgehend außer acht läßt (SOLLEREDER & MEYER 1929).

Material und Methoden

Folgende Arten und Gattungen wurden untersucht:

<i>Eriocaulon magnificum</i> RUHL.	FPA +
<i>Eriocaulon megapotamicum</i> MALME	FPA +
<i>Eriocaulon modestum</i> KUNTH	FPA +

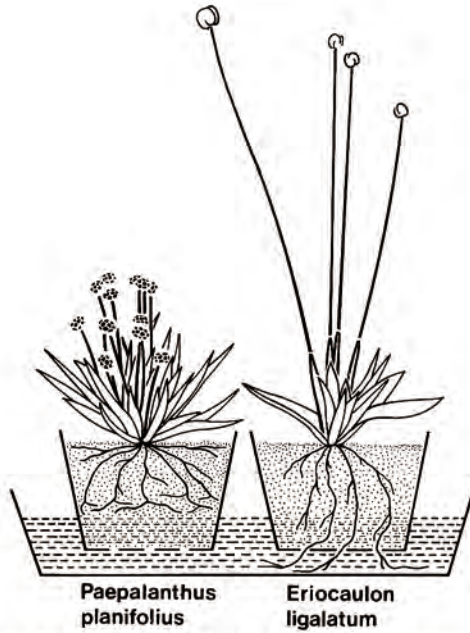


Abb. 1. Bei *Eriocaulon* wachsen die Wurzeln in staunasses Substrat hinein, bei *Paepalanthus* bilden sie darüber einen Wurzelhorizont. Anatomische Grundlagen, mögliche systematische Bedeutung und phylogenetische Ursache dieses Unterschiedes werden untersucht und diskutiert

<i>Paepalanthus catharinae</i> RUHL.	FPA +
<i>Paepalanthus caldensis</i> MALME	FPA +
<i>Paepalanthus polyanthus</i> (BONG.) KUNTH	FPA +
<i>Paepalanthus costaricensis</i> MOLD.	FPA +
<i>Leiothrix rufula</i> RUHL.	FPA Weberling 5727
<i>Leiothrix beckii</i> (SZYSZ.) RUHL.	H Strang 83611 M
<i>Leiothrix curvifolia</i> (BONG.) RUHL.	H Martius 89311 M
<i>Leiothrix flavescens</i> (BONG.) RUHL.	H Stützel 24. 10. 81 M
<i>Leiothrix fluitans</i> (MART.) RUHL.	H Martius 28711 M
<i>Syngonanthus caulescens</i> (POIR.) RUHL.	FPA J. Waechter 1093 ICN
<i>Syngonanthus chrysanthus</i> (BONG.) RUHL.	FPA Weberling 6416
<i>Philodice hofmanseggii</i> MART.	H Luetzelburg 20532 M
<i>Rondonanthus roraimae</i> (OLIV.) HERZOG	H Luetzelburg 21605 M
<i>Carptotepala jenmani</i> (GL.) MOLDENKE	H Maguire & Fanshawe 32643 M Hertel & Oberwinkler 15302 M
<i>Lachnocaulon digynum</i> KOERN.	H Kral 33835 M
<i>Lachnocaulon anceps</i> MORONG	H Schallert 5447 Meebold 28098
<i>Blastocaulon prostratum</i> (KOERN.) RUHL.	H Martius s. N. M
<i>Mesanthemum radicans</i> KOERN.	H Bogner 1100 M
<i>Mesanthemum rutenbergianum</i> KOERN.	H Hildebrandt 3714 M
<i>Tonina fluvialis</i> AUBL.	H C. C. Berg et al. 18451 M

Die mit + bezeichneten Arten werden zur Zeit im Botanischen Garten Ulm kultiviert. Sie stammen aus vegetativer Vermehrung von Pflanzen, die der Autor zwischen 9.81 und 3.82 an natürlichen Standorten in Rio Grande do Sul in Brasilien gesammelt hat.

Bei den anderen in FPA fixierten Wurzeln handelt es sich um Aufsammlungen am natürlichen Standort, von den mit H bezeichneten Arten standen die angegebenen Herbarbelege zur Verfügung. Die Fixierung von Frischmaterial erfolgte in FPA bzw. FAA. Nach Überführung und Härtung in Alkohol (70%—85%) wurden Handschnitte, teilweise in Holundermarktechnik hergestellt. Gefärbt wurde entweder mit Kresyl-Echt-Violett (0,25 bzw. 0,5%ige wäßrige Lösung, zur Auswertung in Wasser eingebettet) oder mit Safranin/Fast-Green (nach GERLACH 1977, zur Auswertung in Isopropylalkohol eingebettet).

Teilweise wurden Dauerpräparate nach folgendem Verfahren hergestellt: Lufttrocknung der Objekte bei aufgelegtem Deckglas, anschließend Infiltration mit Xylol in Vakuum und dann Einbettung in Kunstharz. Hierbei kippen die Zellwände nicht so leicht um, wie bei der üblichen Entwässerung und Einbettung. Die Schnitte müssen jedoch auch hier relativ dünn sein, außerdem ist die Methode für die Arten mit (kollabierten) Aerenchymen wenig geeignet.

Herbarmaterial wurde in Wasser mit Tensiden 1—2 d bei 40°C eingeweicht. Dabei wurde ggf. mehrmals bis zur vollständigen Durchdringung mit Wasser entlüftet. Nach Auswaschen, Härten in Alkohol und Weiterbehandlung wie Frischmaterial. Totalpräparate wurden in NaOH (10%ig) bei 60°C ca. 24 h aufgehell.

Ergebnisse

I. *Eriocaulon magnificum* RUHLAND

Bereits äußerlich ist eine deutliche Querringelung zu erkennen, insbesondere wenn die Wurzel im Exsikkator entlüftet wurde. In Abb. 2a ist ein zwischen 2 dieser Septen geführter Querschnitt gezeigt. Unter der völlig wurzelhaarlosen Rhizodermis befindet sich eine fast gleich ausgebildete Hypodermis, deren Zellen mit denen der Rhizodermis alternieren. Nach innen folgt die als Aerenchym ausgebildete äußere Rinde aus radial angeordneten, kaum anfärbbaren, plattenförmigen Zellen. Diese Zellen sind in der älteren Wurzel von den Nachbarzellen in tangentialer Richtung vollständig durch breite Interzellularräume getrennt. Die Verbindung zu den radialen Nachbarzellen ist nur durch kleine Interzellularen unterbrochen, die eine tangentiale Verbindung der radial verlaufenden Interzellularspalten darstellen. Die innere Rinde besteht aus 5—7 Zellagen. Die äußeren Zellagen bestehen aus im Querschnitt rundlichen oder sogar radial gestreckten Zellen mit Interzellularen, die inneren bestehen aus interzellularenfrei aneinander gefügten, tangential abgeflachten Zellen. Der Übergang zwischen äußerer und innerer Rinde erfolgt abrupt, innerhalb der inneren Rinde ist der Übergang von den äußeren zu den inneren Schichten fließend. Die Endodermis unterscheidet sich von der angrenzenden Schicht der inneren Rinde nicht. Der Perizykel wird durch mehrere kleine Leitelemente unterbrochen, deren Anzahl nicht arttypisch ist, sondern von der Dicke der Wurzel abhängt. Im Zentrum liegt eine kleine Gruppe von 4—6 weitleumigen Gefäßen. Die Wände der Parenchymzellen des Zentralzylinders sind unverdickt. (Abb. 2b)

Mit den longitudinal und radial gestreckten, plattenförmigen Zellen der äußeren Rinde wechseln in Längsrichtung regelmäßig kurze, als Sternparenchym ausgebildete, einschichtige, gut färbbare Zellagen ab. Diese Sternparenchymzellen sind untereinander in radialer Richtung und mit den in Längsrichtung anschließenden (ebenfalls in einschichtigen Lagen angeordneten) plattenförmigen Zellen interzellularenfrei verbunden. Nur in lateraler Richtung zeigt diese Schicht die für ein Durchlüftungsgewebe typischen großen Interzellularen. Durch diesen einschichtigen, radial orientierten Aufbau unterscheidet sich das Sternparenchym von *Eriocaulon* von der üblichen Ausbildung eines Sternparenchyms. Die Zellkontakte werden dabei nicht nur in der für ein Sternparenchym üblichen Weise durch unverzweigte Zellfortsätze hergestellt, sondern es entstehen im Verlauf der schizogenen Entwicklung des Interzellularraumes Verbindungsmuster, wie sie von entsprechenden Konstruktionen des Stahlhochbaus bekannt sind (Abb. 2c, 3).

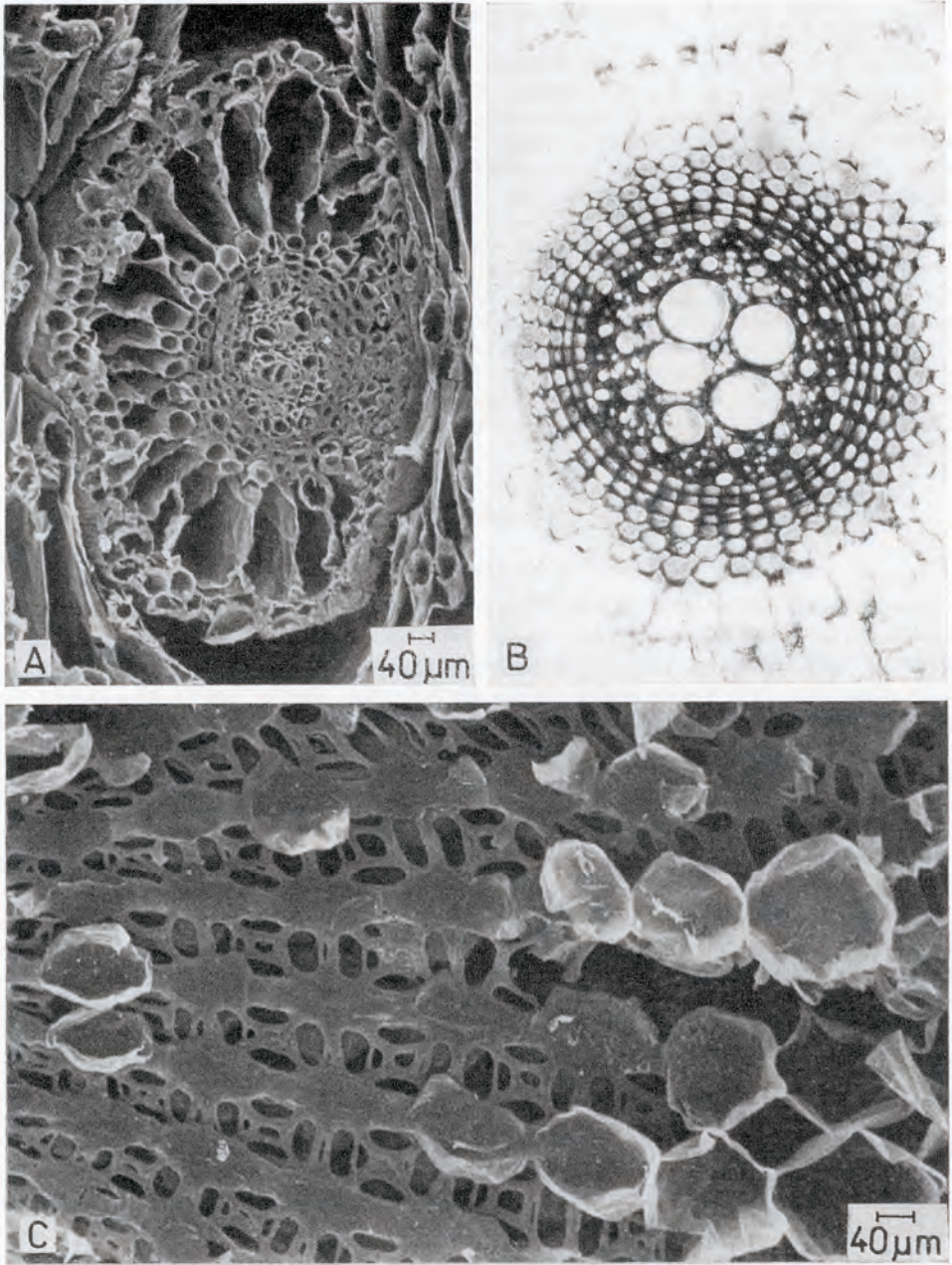


Abb. 2. *E. magnificum* RUHL. a) Querschnitt durch eine Seitenwurzel (Schnitt noch im Rindengewebe der Abstammungachse geführt). Die Gliederung in äußere Rinde (Aerenchym aus radial gereihten, plattenförmigen, kollabierten Zellen) und innere Rinde ist deutlich zu sehen. b) Aufbau der inneren Rinde mit deutlicher Abgrenzung zur äußeren Rinde und von den inneren Rindenschichten nicht unterscheidbarer Endodermis. c) Querschnitt durch die äußere Rinde im Bereich eines transversalen Septums aus Sternparenchymzellen. In radialer Richtung und mit den darüber und darunter liegenden plattenförmigen Zellen sind die Sternparenchymzellen interzellularenfrei verbunden

Die Zellen des Sternparenchyms sind kaum vakuolisiert und bereits in vivo optisch dichter als die plattenförmigen Zellen, die eine sehr große Vakuole aufweisen und deren Plasmawandbelag schon früh so dünn wird, daß er im Lichtmikroskop nicht mehr sichtbar ist. Im völlig ausdifferenzierten Zustand der Wurzel sind die plattenförmigen Zellen abgestorben und vollständig kollabiert. Dies führt, zusammen mit dem starken Unterschied in der Längsausdehnung und der Anordnung der Zellen in einschichtigen quer verlaufenden Platten zu der äußerlich erkennbaren, Ringelung. Ein derartig strenger Aufbau des Durchlüftungsgewebes aus nur zwei, durch keinerlei Zwischenformen verbundenen Zelltypen kommt sonst weder bei anderen Gattungen der Eriocaulaceen, noch bei anderen Familien vor (Abb. 4, 5).

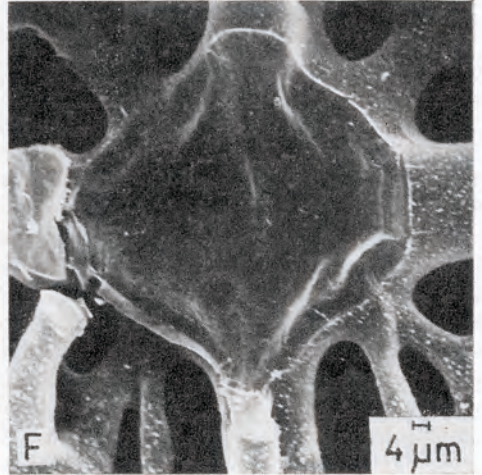
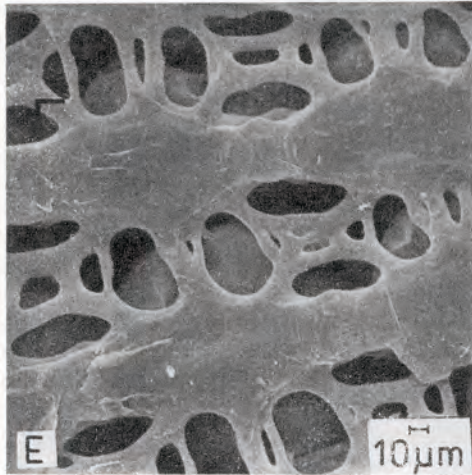
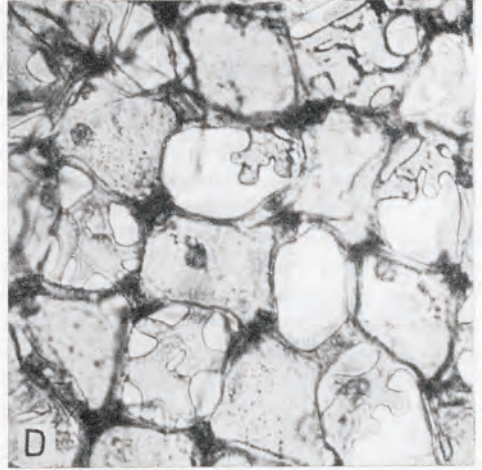
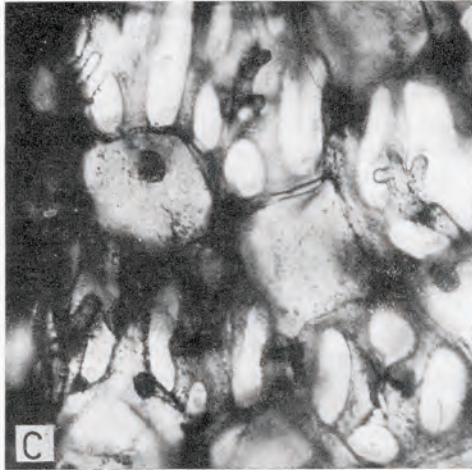
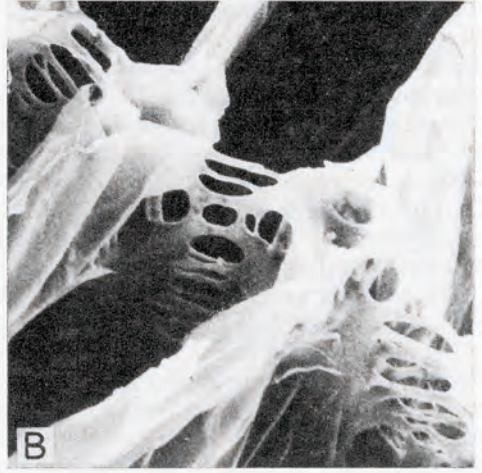
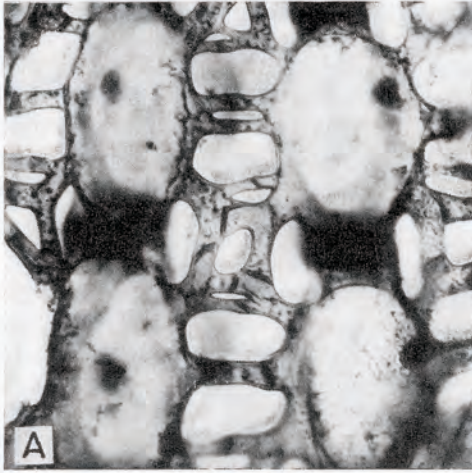
Die anderen untersuchten Arten der Gattung *Eriocaulon* zeigten keine auffallenden oder wesentlichen Unterschiede zu *E. magnificum*, so daß die Gattung insgesamt in Hinblick auf die Anatomie der Wurzel sehr homogen erscheint. Bei schwächeren Wurzeln ist vor allem die äußere Rinde auf wenige Zellschichten reduziert (u. U. nur ein oder zwei Zellen in radialer Richtung). Als Abweichung vom typischen Fall kann gelegentlich eine durch Interzellularen unterbrochene Verbindung der plattenförmigen Zellen in tangentialer Richtung beobachtet werden. Die strenge Schichtung kann gelegentlich geringfügig gestört sein, und im Zentralzylinder kann bei dünnen Wurzeln nur ein einziges zentrales Gefäß vorliegen.

Gelegentlich zeigen die Zellen des Sternparenchyms Fortsätze, die keinen Kontakt zu Nachbarzellen aufweisen. Solche Fortsätze können mehr oder weniger lang sein und legen den Schluß nahe, daß die Verbindungen innerhalb des Sternparenchyms nicht nur in der üblichen Weise schizogen durch fortschreitende Vergrößerung der Interzellulärräume, sondern auch sekundär durch das Knüpfen neuer Zellkontakte über einen bestehenden Interzellularraum hinweg entstehen können. Da diese Fortsätze in verschiedenen Abschnitten der Wurzel mit unterschiedlicher Häufigkeit auftreten und nicht regelmäßig verteilt sind, dürfen verschieden weit entwickelte Fortsätze aber nicht unbedingt als Glieder einer ontogenetischen Reihe aufgefaßt werden. Es könnte sich hier ebenso um eine fortschreitende Auflösung von Verbindungen als auch um zufällige Störungen der Entwicklung handeln, so daß aus methodischen Gründen über die Genese dieser Fortsätze nicht gesagt werden kann, obwohl die Histogenese der *Eriocaulon*-Wurzel an Hand von Längsschnitten untersucht wurde (Abb. 3c, d).

II. *Syngonanthus chrysanthus* (BONG.) RUHLAND

Schon äußerlich unterscheidet sich die Wurzel von *S. chrysanthus* deutlich von der von *E. magnificum*. Es sind überall reichlich Wurzelhaare vorhanden, eine Querringelung ist, wenn überhaupt, nur undeutlich erkennbar.

Die Rhizodermis zeigt, wie bei allen Eriocaulaceen, die Wurzelhaare aufweisen, eine Differenzierung in kurze, stärker anfärbbare Trichoblasten und langgestreckte Atrichoblasten, die sich im ausdifferenzierten Zustand kaum noch anfärben lassen. Die Trichoblasten können offenbar noch in einem relativ späten Differenzierungsstadium eine, in Ausnahmefällen zwei, antikline Teilungen durchmachen, so daß die Wurzelhaare in Gruppen zu zweien, seltener dreien oder vierten stehen. Gelegentlich erfolgt wohl noch die Kernteilung, jedoch nicht mehr die Zellteilung. Dies hat dann das Auftreten von gabelförmig verzweigten Wurzelhaaren zur Folge. Eine Hypodermis ist auch hier vorhanden. Sie bildet jedoch keine geschlossene Schicht unter der Rhizodermis wie bei *Eriocaulon*, sondern ist auf schmale, mit den Rhizodermiszellen alternierende Wülste reduziert. Trichoblasten und Hypodermiszellen zeichnen sich durch ihre stärkere Färbbarkeit aus. Der Komplex aus Rhizodermis und Hypodermis läßt sich relativ leicht von der Wurzel in mehr oder weniger breiten Streifen abziehen. Die Aufsicht zeigt dann, daß die Zellen der Hypodermis ein Netzwerk



bilden, an dessen Kreuzungspunkten sich die Trichoblasten befinden. Die Regelmäßigkeit ist dabei streng. Es gibt keine Knoten, an denen keine Trichoblasten sitzen (Abb. 6, 7a, 7b).

Unter der Hypodermis befindet sich eine als Aerenchym ausgebildete äußere Rinde, die wie bei *Eriocaulon* aus 2 Zelltypen aufgebaut ist. Die den Sternparenchymzellen bei *Eriocaulon* entsprechenden Zellen bilden radiale Reihen. Diese sind aber nicht durchgehend, sondern wechseln mit plattenförmigen Zellen ab, so daß keine strenge Schichtung auftritt. Die Sternparenchymzellen weisen ausschließlich unverzweigte, laterale Verbindungen zu ihren Nachbarzellen auf, Netzstrukturen wie in Abb. 3b kommen nicht vor. Außerdem können die Sternparenchymzellen mit gleichartigen Zellen darüber- oder darunterliegender Schichten über von den Kopffenden ausgehende Zellfortsätze in Verbindung treten. Diese mehr oder weniger in Längsrichtung verlaufenden Fortsätze der Sternparenchymzellen ähneln im Querschnitt stark den Hypodermiszellen. Solche Längsverbindungen sind besonders dort anzutreffen, wo in der Schichtung der Sternparenchymzellen Versetzungen auftreten. Gelegentlich können Sternparenchymzellen schräg, in Ausnahmefällen fast in Längsrichtung verlaufen. Auch hier sterben die plattenförmigen Zellen ab und kollabieren früh. Auch die Atrichoblasten der Rhizodermis scheinen abzustarben, allerdings ohne zu kollabieren. Der lebende Teil der äußeren Wurzelrinde besteht demnach nur aus den Trichoblasten, der Hypodermis und den Sternparenchymzellen. (Abb. 6, 7a).

Die innere Rinde ist im wesentlichen gleich aufgebaut wie bei *Eriocaulon*. Sie besteht jedoch aus weniger Schichten (2—4), die auch im tertiären Zustand der Wurzel keine besondere Wandverdickung zeigen. Die Zellen der Endodermis sind wesentlich größer als die der inneren Rindenschichten und zeigen im tertiären Zustand zunächst eine u-förmige, später eine o-förmige Wandverdickung. Die Wandverdickung weist dann eine sichtbare Schichtung mit deutlichen Tüpfelkanälen auf. Sie kann das Zellumen fast vollständig ausfüllen und ist im nicht angefärbten Zustand intensiv gelb bis braun.

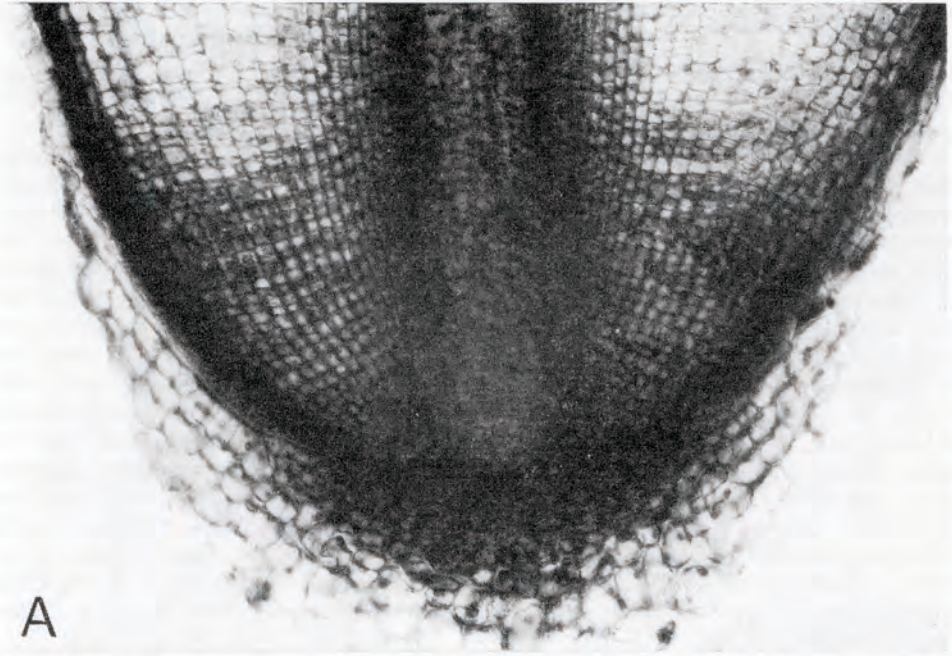
Der Zentralzylinder zeigt ein, seltener 2 große zentrale Gefäße und mehrere kleine Leitelemente, die teilweise direkt an die Endodermis grenzen (Abb. 7b).

Die Wurzeln von *Syngonanthus caulescens* (BONG.) RUHLAND stimmen in ihrem Aufbau mit denen von *S. chrysanthus* vollständig überein.

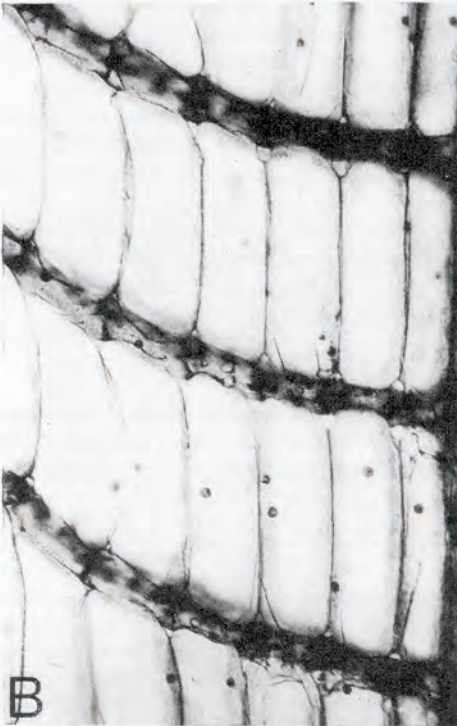
III. *Paepalanthus catharinae* RUHLAND

Auffallendstes Merkmal der Wurzel dieser Art ist das Fehlen eines Aerenchyms und der auch sonst völlig interzellularenfreie Aufbau der Rinde. Eine Differenzierung der Rindenzellen in verschiedene Zelltypen unterbleibt vollständig. Alle

Abb. 3. *E. magnificum* RUHL. Die regelmäßige Anordnung von Zellen und verzweigten Zellfortsätzen in der Sternparenchymschicht führt zu Konstruktionen, wie sie aus dem Stahlbau (Gittermasten) bekannt sind (Fig. a, b). Teilweise scheinen solche Verbindungen sekundär geknüpft zu werden (Fig. c, d), aus methodischen Gründen ist es jedoch nicht möglich, nachzuweisen, ob diese Fortsätze Neubildungen oder Rückbildungen sind oder sich überhaupt nicht verändern. Alle daraufhin untersuchten Zellverbindungen in der Sternparenchymschicht könnten von der Anordnung her durch schizogene Entstehung von Interzellularräumen entstanden sein. Unter der Sternparenchymschicht sind die im jungen Zustand noch tonnenförmig runden, später kollabierten plattenförmigen Zellen zu sehen (e). Die Zellwände dieser Zellen sind so dünn, daß die Abrißstellen der über der Sternparenchymschicht gelegenen Schicht nur bei stärkerer Vergrößerung erkennbar sind.



A



B



C

Abb. 4. *E. magnificum* Ruhl. Die Differenzierung in Sternparenchym- und Plattenparenchym-schichten erfolgt sehr nahe der Wurzelspitze (a). Die einzelnen Schichten sind i. d. R. zum Zentralzylinder hin trichterförmig eingesenkt. Querschnitte können daher nur bei sehr dünnen Wurzeln genau innerhalb einer Schicht geführt werden. Die Verbindung der plattenförmigen Zellen ist durch kleine Interzellularen unterbrochen, die die radialen Interzellularspalten verbinden.

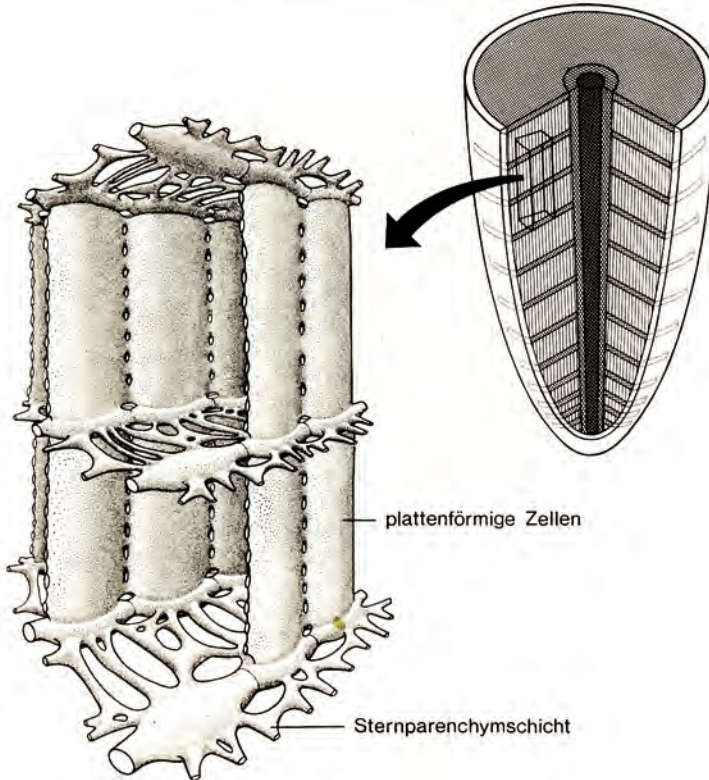


Abb. 5. Blockschema des Aerenchym in der Gattung *Eriocaulon*

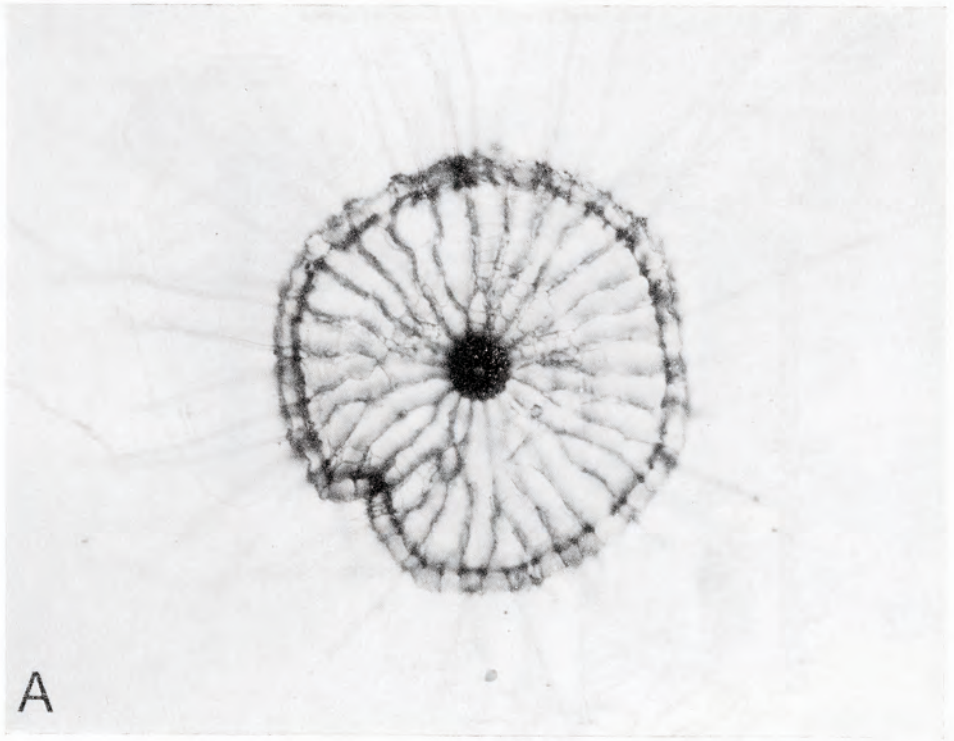
Zellen sind gleich gebaut, lediglich die Größe nimmt von der Peripherie zum Zentrum hin ab. Entsprechend fehlt auch eine Differenzierung in eine äußere und eine innere Rindenschicht. Die Rhizodermis besteht aus kurzen Trichoblasten und langgestreckten Atrichoblasten. Die Zellen der darunterliegenden Schicht alternieren mit denen der Rhizodermis, im übrigen bilden alle Zellen bis einschließlich der Endodermis radiale Reihen. Die innersten Rindenschichten zeigen keine auffallende sekundäre Verdickung.

Im Aufbau identisch sind die Wurzeln von *P. caldensis* MALME, der ebenfalls zur Untergattung *Paepalocephalus* RUHL. Sekt. *Eriocaulopsis* RUHL. gehört.

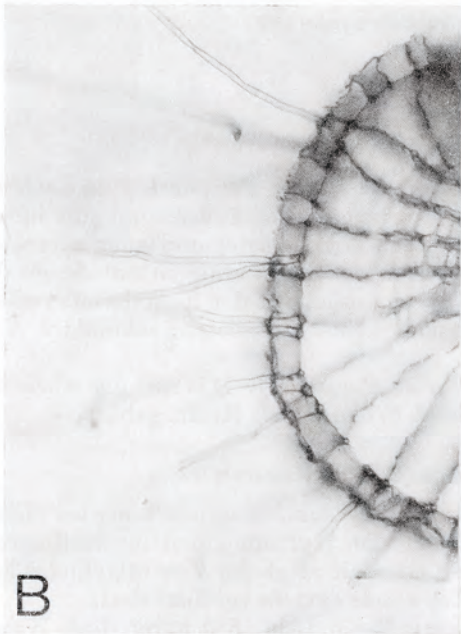
VI. *Paepalanthus planifolius* (BONG.) KOERNICKE

Wie alle untersuchten Vertreter der Gattung *Paepalanthus* weisen auch bei dieser, zur Untergattung *Platycaulon* gehörenden Art die Wurzeln einen interzellularenfreien Aufbau der Wurzelrinde auf. Als Besonderheit zeigt der Zentralzylinder hier ein ausgeprägtes Markgewebe, bei dem die Zellwände extrem verdickt sind.

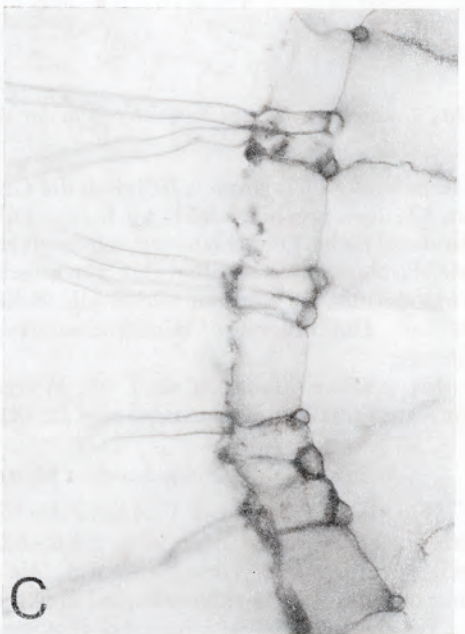
Bei der nahe verwandten Art *P. costaricensis* MOLD. (Abb. 8a) waren diese Wandverdickungen im Mark nicht feststellbar. Dies kann daran liegen, daß die spät eintretende Verdickung bei unserem relativ jungen, aus vegetativer Vermehrung gewonnenen Material noch nicht erfolgt war. Es kann sich jedoch auch um einen artspezifischen Unterschied handeln. Bei beiden Arten ist die Endodermis u-förmig, höchstens im ältesten Zustand asymmetrisch o-förmig verdickt.



A



B



C

Abb. 6. *Syngonanthus chrysanthus* (BONG.) RUHL. Der Wurzelquerschnitt zeigt, daß die Wurzelhaare i. d. R. vor den radialen Sternparenchymreihen angeordnet sind (a), die Sternparenchymzellen sind hier nur durch unverzweigte seitliche Brücken miteinander verbunden (b), die Wurzelhaare treten häufig in Zweiergruppen auf und an ihrer Basis sind die dünnen, längsverlaufenden Stränge der Hypodermis zu sehen (b, c).

VII. *Paepalanthus polyanthus* (BONG.) KUNTH

An den Wurzeln dieser Art fällt auf, daß die Trichoblasten der Rhizodermis häufig mehrere antikline Teilungen durchmachen, so daß die Wurzelhaare in Büscheln stehen. Die inneren Rindenschichten sind tangential abgeflacht und werden sehr früh, noch vor der Endodermis, durch o-förmige Wandauflagerung verdickt. Die Wände dieser innersten Rindenschichten sind durch Einlagerungen bereits dunkelbraun gefärbt, bevor die u-förmige Verdickung der Endodermis einsetzt (Abb. 8c, 8d).

VIII. *Mesanthemum rutenbergianum* KOERNICKE

Mesanthemum zeigt eine in innere und äußere Schicht gegliederte Wurzelrinde, wobei die äußere wiederum als Aerenchym ausgebildet ist. Die Anordnung der plattenförmigen Zellen entspricht der bei *Syngonanthus*, wie dort sterben sie frühzeitig ab und kollabieren. Während man bei *Eriocaulon* und *Syngonanthus* auf Grund des Bildes im Querschnitt den zweiten Zelltyp noch als Sternparenchymzellen bezeichnen kann, ist dies bei *Mesanthemum* kaum mehr möglich. Trotzdem fungieren die entsprechenden Zellen als Abstandhalter und lebendes Gerüst zwischen den kollabierten plattenförmigen Zellen. Es handelt sich hier um verzweigte Zellkörper, die in allen Teilen etwa gleich dick sind (Abb. 7c, d).

Die Hypodermis bildet eine durchgehende Schicht wie bei *Eriocaulon*, Wurzelhaare sind (in sehr stark schwankender Zahl und ungleichmäßiger Verteilung) vorhanden.

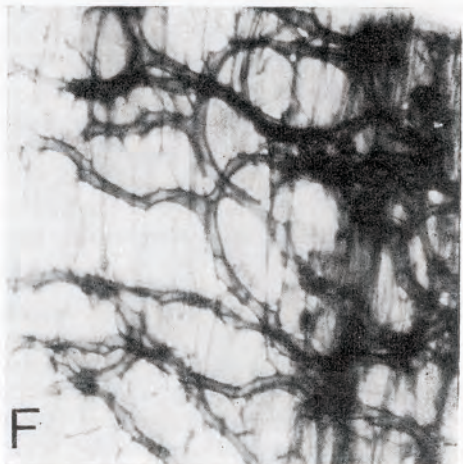
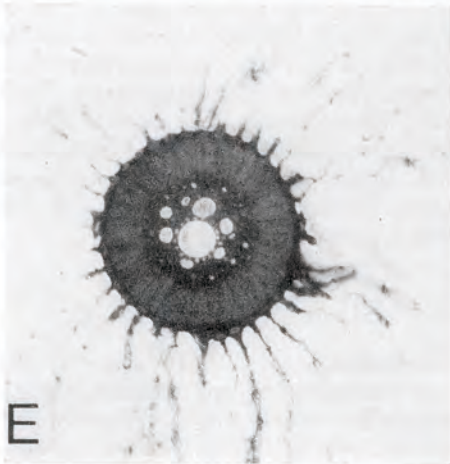
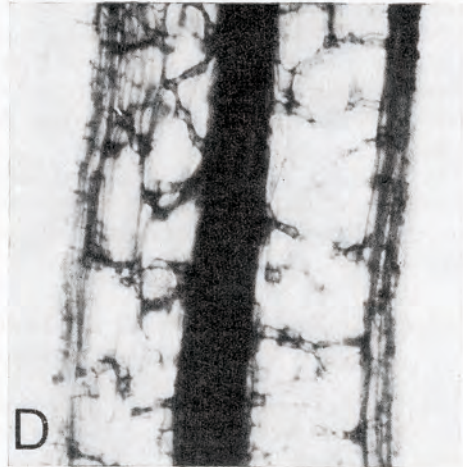
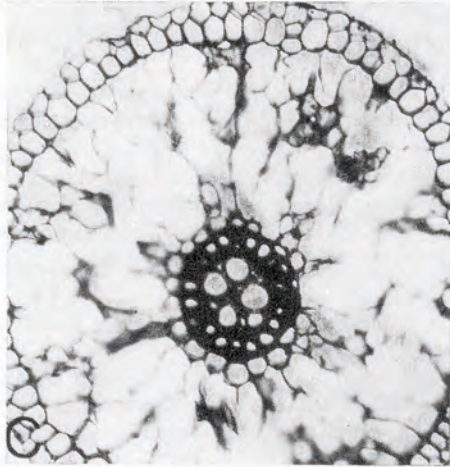
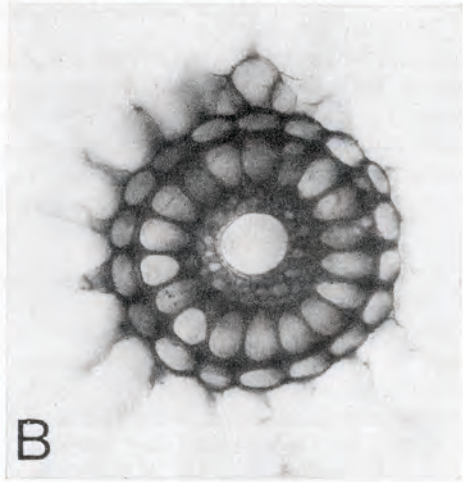
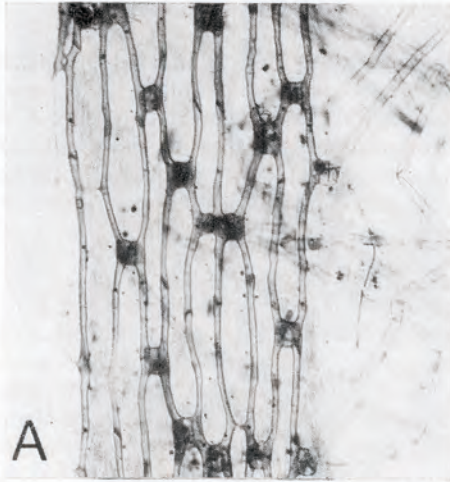
Die inneren Rindenschichten sind tangential abgeflacht und weisen Wandverdickungen auf, die im Gegensatz zu denen der Endodermis anfärbbar, jedoch nicht braun gefärbt sind. Die Endodermiszellen sind wesentlich größer als die der innersten Rindenschicht.

IX. *Leiothrix flavescens* (BONG.) RUHLAND, *L. fluitans* (MART.) RUHLAND, *L. curvifolia* (BONG.) RUHLAND und *L. rufula* RUHLAND

Die Gattung *Leiothrix* zeigt verschiedene Möglichkeiten des Wurzelbaues. *L. flavescens*, *L. beckii* und *L. curvifolia* bilden Aerenchyme, die denen von *Mesanthemum* gleichen (Abb. 7e, f). *L. rufula* zeigt einen interzellularenfreien Aufbau der Wurzelrinde, wie bei den untersuchten *Paepalanthus*-Arten, bei *L. fluitans* bilden sich Interzellularen zwischen längsgestreckten Zellen, die sich nach den Angaben von GIULIETTI (1984) in der älteren Wurzel zu radial verlaufenden Interzellularspalten erweitern, wobei die dazwischen liegenden längsgestreckten Zellen kollabieren. Bei *L. fluitans* ist am Aufbau des Aerenchyms kein zweiter Zelltyp beteiligt. Dies stellt eine Besonderheit innerhalb der Familie dar. Alle untersuchten Arten zeigten eine oder mehrere an die Endodermis anschließende Zellagen der inneren Rinde mit stark verdickten Zellwänden. Teilweise unterscheiden sich diese Zellen von der Endodermis nicht oder nur wenig (*L. fluitans*).

X. *Philodice hoffmanseggii* MARTIUS

Philodice zeigt einen mit *Syngonanthus* übereinstimmenden Aufbau der Wurzel. Sowohl die Ausbildung der äußeren Rinde als unregelmäßig geschichtetes Aerenchym, als auch die Anordnung der Hypodermiszellen als ein die Trichoblasten verbindendes Netz, spiegeln die sehr enge verwandtschaftliche Beziehung zwischen *Philodice* und *Syngonanthus* wider.



XI. *Lachnocaulon* und *Blastocaulon*.

Lachnocaulon und *Blastocaulon* sind im Wurzelaufbau kaum unterscheidbar. Beide stimmen im Aufbau weitestgehend mit dem von *Paepalanthus tatei*, *P. catharinae* und *P. caldensis* überein.

XII. *Rondonanthus* und *Carptotepala*

Rondonanthus und *Carptotepala* sind einander im Wurzelaufbau sehr ähnlich. Beide zeigen eine als Aerenchym ausgebildete äußere Rinde, die der von *Mesanthemum* gleicht. Die inneren Schichten der inneren Rinde ähneln sehr der Endodermis, zeigen dieselbe o-förmige Wandverdickung und sind wie diese hellbraun gefärbt, jedoch nicht anfärbbar (Abb. 8b).

Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen geben ein wesentlich einheitlicheres Bild der einzelnen Gattungen wieder, als dies in älteren Untersuchungen der Fall ist. Teilweise beruhen die Unterschiede wohl auf einer Verwendung alter Synonyme. (Die Gattung *Paepalanthus* KUNTH bestand zunächst aus einer von *Eriocaulon* L. abgegliederten Artengruppe und auch später wurden noch mehrfach Arbeiten zunächst unter dem falschen Gattungsnamen neu beschrieben.) So zeigt z. B. *Eriocaulon caulinum* PENELL nach TOMLINSON (1969) eine undifferenzierte (interzellularenfreie) Rinde. Dies paßt nicht zu den hier vorliegenden Befunden. *E. caulinum* ist jedoch ein Synonym von *Paepalanthus stuebelianus* RUHL., so daß sich das zunächst abweichend scheinende Resultat gut in unsere Untersuchungen einfügt. Auch bei der Gattung *Leiothrix* werden bei TOMLINSON (1969) verschiedene Arten unter älteren Synonymen gleichzeitig noch bei *Paepalanthus* geführt. GIULETTI (1984) merkt an, daß dies besonders dann zu kuriosen Darstellungen führt, wenn eine Art dann unter verschiedenen Namen bei verschiedenen Typen des Wurzelaufbaues geführt wird.

Die teilweise widersprüchlichen Literatur-Angaben über die Ausbildung der Endodermis als u- oder o-Scheide erscheinen vernachlässigbar. Auch die o-Scheiden sind mehr oder weniger stark asymmetrisch und beginnen ihre Entwicklung als u-Scheide. Unterschiedliche Angaben können hier sowohl auf der Untersuchung unterschiedlicher Entwicklungsstadien als auch auf einer abweichenden Abgrenzung der beiden Typen gegeneinander beruhen.

Abb. 7. a), b) *Syngonanthus chrysanthus* (BONG.) RUHL. a) Die Epidermis läßt sich zusammen mit der Hypodermis von der Wurzel ablösen, von der Innenseite ist dann das Netz der Hypodermiszellen zu sehen, an dessen Knoten die Wurzelhaarzellen sitzen (Wurzelhaare hinter der Schärfenebene, Atrichoblasten der Rhizodermis kaum anfärbbar und daher nicht sichtbar). b) Innere Rinde und Zentralzylinder. Die innere Rinde ist hier auf eine Schicht reduziert, die Endodermis ist noch wenig verdickt, wegen der schräggestellten Kopfwände der Endodermiszellen scheint die Endodermis stellenweise zweischichtig. Ein einziges zentrales Metaxylemgefäß ist bei dünnen Wurzeln in verschiedenen Gattungen anzutreffen.

c), d) *Mesanthemum radicans* KOERN.; das Aerenchym erscheint hier ungeordnet, der Querschnitt zeigt, daß die den Sternparenchymzellen anderer Gattungen entsprechenden Zellen hier ein dreidimensionales Netz bilden.

e), f) *Leiothrix curvifolia* (BONG.) RUHL.; der Aufbau des Aerenchyms entspricht hier dem bei *Mesanthemum*, die Endodermis ist jedoch gegen die innere Rinde stärker abgesetzt.

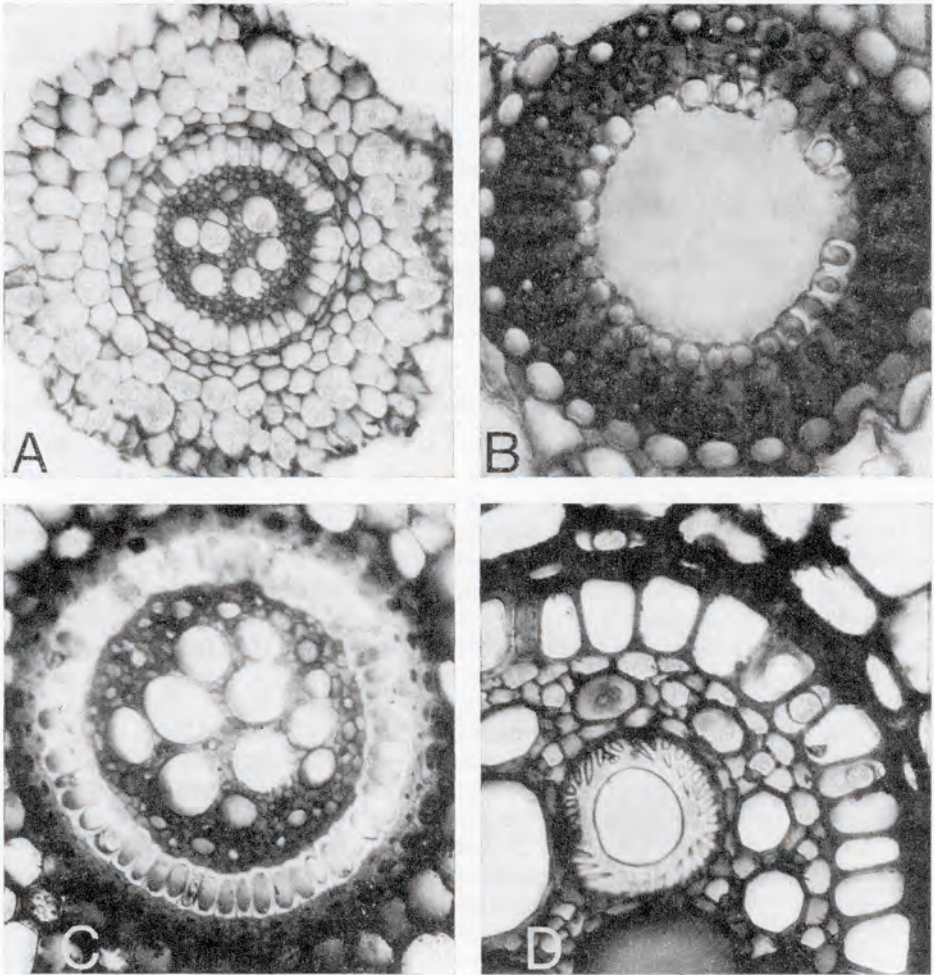


Abb. a. a) *Paepalanthus costaricensis* MOLD. Junge Wurzel mit noch unverdickter, großzelliger Endodermis und interzellularenfreiem Aufbau der Rinde
 b) *Rondolanthus roraime* HERZOG. Innere Rinde und Endodermis unterscheiden sich wie bei *Mesanthemum* kaum, durch die frühere Verdickung der Zellwände ist die innere Rinde jedoch gegen die Endodermis abgrenzbar, so daß nicht von einer mehrschichtigen Endodermis gesprochen werden kann
 c), d) *Paepalanthus polyanthus* (BONG.) KUNTH. Die Wände der Endodermis werden hier deutlich später als die der inneren Rinde verdickt, die Metaxylemelemente zeigen bei vielen Eriocaulaceen derartige quergestellte Kopfwände mit einer großen zentralen und mehreren randlichen Durchbrechungen.

Bei *Eriocaulon* sind die Darstellungen der Rinde in der Literatur in allen wesentlichen Punkten vollständig und richtig. Die Variabilität im Aufbau des Zentralzylinders dürfte jedoch, was die Anzahl und Anordnung der Leitelemente innerhalb einer Art angeht, noch deutlich größer sein, als die älteren Angaben dies nahelegen. Stark verdickte Sekundärwände im Mark („sklerotisches Mark“) wie sie SOLEREDER & MEYER (1929) für *E. kunthii* angehen, wurden nicht festgestellt.

Es ist jedoch wahrscheinlich, daß unter dem derzeit gültigen Namen *E. ligulatum* (VELL.) L. B. SMITH mehrere schwer abgrenzbare Arten zusammengefaßt werden und daß die unterschiedlichen Resultate hierin ihre Ursache haben.

Die bei TOMLINSON (1969) für *E. nigrum* und *E. seemannii* angegebene aerenchymfreie Rinde konnten wir bei keiner der von uns untersuchten Arten feststellen. Aus Mangel an Untersuchungsmaterial konnte diese Angabe bisher nicht überprüft werden, sie ist jedoch offenbar nicht auf einfache taxonomische Unstimmigkeiten zurückzuführen. Während keiner der von uns untersuchten Belege der Gattung Wurzelhaare zeigte, gibt HOLM (1901) für *E. decangulare* Wurzelhaare in sehr unterschiedlicher Verteilung an. Ein gelegentliches Auftreten von Wurzelhaaren bei einzelnen Arten muß daher angenommen werden.

Mesanthemum, *Rondonanthus*, *Carptotepala* und die *Leiothrix*-Arten mit Aerenchym lassen sich im Wurzelbau eng an *Syngonanthus* anschließen. Durch die als einheitliche Schicht ausgebildete Hypodermis und die hier fehlenden horizontalen Querverbindungen nebeneinander liegender lebender (den Sternparenchymzellen von *Eriocaulon* oder *Syngonanthus* entsprechender) Zellen sind sie gegen den *Syngonanthus*-Typ gut abgesetzt. Auffallend ist die vollständige Übereinstimmung des Wurzelbaus von *Rondonanthus* und *Carptotepala*. Dies ist in systematischer Hinsicht insofern befriedigend, als die Gattung *Carptotepala* vermutlich auf einer fehlerhaften Beschreibung basiert und die einzige Art auf Grund von Blütenmerkmalen besser zu *Rondonanthus* gestellt würde. Die von GIULIETTI (1984) vermutete Beziehung dieser beiden Gattungen zu *Syngonanthus* wird auch in der Wurzelanatomie deutlich und scheint, insgesamt gesehen, enger zu sein als die zunächst angenommene Verwandtschaft zu *Paepalanthus* (HERZOG 1931).

Für *Lachnocaulon anceps* geben (SOLEREDER & MEYER (1929) ein Aerenchym an. Nach unseren Untersuchungen an dieser Art und an *L. digynum*, sowie nach den Angaben bei TOMLINSON (1969) hat die Gattung wohl durchgehend eine aerenchymlose Wurzelrinde.

Die Gattung *Paepalanthus* zeigt einen sehr einheitlichen Wurzelbau, der vor allem durch das völlige Fehlen eines Aerenchyms ausgezeichnet ist. Da in der vorliegenden Untersuchung bewußt darauf zu geachtet wurde, Material aus möglichst verschiedenen Untergattungen heranzuziehen, und auch die recht zahlreichen Literaturangaben keine Ausnahmen erkennen lassen¹⁾, darf man hoffen, daß die Einheitlichkeit der Wirklichkeit entspricht und kein zufälliges Ergebnis der Materialauswahl darstellt. *Paepalanthus* wäre somit, obwohl die Gattung vielfach als provisorische Sammelgattung angesehen wird, ein relativ natürlicher Formenkreis, dem dann auch *Lachnocaulon* und *Tonina* zuzurechnen sind.

Nachdem die für die Abgrenzung von *Philodice* gegen *Syngonanthus* herangezogenen Blütenmerkmale in Zweifel gezogen wurden (STÜTZEL 1985) und nun im Wurzelbau eine bis in die Feinheiten gehende Übereinstimmung der hier sehr speziellen Hypodermisstruktur festgestellt wurde, kann man sich zu Recht fragen, ob die beiden Vertreter von *Philodice* nicht zusammen mit *Syngonanthus* in eine Gattung

¹⁾ TOMLINSON (1969) gibt auf Grund veralteter Synonyme folgende *Paepalanthus*-Arten mit Aerenchym an:

Paepalanthus nitens KUNTH = *Syngonanthus nitens* (BONG.) RUHL.

Paepalanthus xeranthemoides MART. = *Syngonanthus xeranthemoides* (BONG.) RUHL.

Paepalanthus curvifolius KUNTH = *Leiothrix curvifolia* (BONG.) RUHL.

Paepalanthus flavescens KOERN. = *Leiothrix flavescens* (BONG.) RUHL.

Paepalanthus hirsutus KUNTH = *Leiothrix hirsuta* (WIKSTR.) RUHL.

Ursprünglich waren diese Arten von BONGARD bzw. WIKSTRÖM in die Gattung *Eriocaulon* gestellt worden.

gestellt werden sollten. Da nach der Prioritätsregel jedoch alle *Syngonanthus*-Arten nach *Philodice* umkombiniert werden müßten, dürfte der taxonomische Aufwand in keinem Verhältnis zum Zugewinn an Erkenntnis stehen.

TOMLINSON (1969) betrachtet die Ergebnisse seiner wurzelanatomischen Studien als Ausdruck eines (phylogenetischen) Trends von den wenig spezialisierten, xeromorphen bis mesomorphen Wurzeln von *Paepalanthus* hin zu den hochspezialisierten Wurzeln bei *Eriocaulon*. Er stellt fest, daß dies im Widerspruch zu den Entwicklungslinien steht, wie sie von RUHLAND (1903) auf Grund der Blütenmorphologie gesehen werden und wie sie auch durch die pollenmorphologischen Untersuchungen durch THANIKAIMONI (1965) bestätigt werden. Er hofft, daß die neuentdeckte Gattung *Wurdackia* mit Zwitterblüten zur Klärung der Phylogenie beitragen kann. Durch Studien der Blütenontogenie in verschiedenen Gattungen und eine genauere blütenmorphologische Untersuchung von *Wurdackia* hat sich die Hoffnung, in *Wurdackia* ein besonders ursprüngliches Glied der Familie gefunden zu haben, inzwischen als trügerisch erwiesen (STÜTZEL 1985a). Es gibt jedoch *Paepalanthus*-Arten, die eine nach TOMLINSON als mesomorph oder gar xeromorph zu bezeichnende Wurzelanatomie zeigen, die jedoch in oder am Rande von Fließgewässern vorkommen. Auch die fast stets flutend wachsende *Tonina fluviatilis* hat eine aerenchymlose (unspezialisierte) Wurzelrinde und eine Endodermis mit starker Wandverdickung.

Beobachtungen am natürlichen Standort und Kulturversuche zeigten, daß die untersuchten *Paepalanthus*-Arten sehr hohe Ansprüche an die Durchlüftung des Substrates zeigen. In Fließgewässern ist ein ausreichender Gasaustausch durch die Wasserbewegung auch ohne die Ausbildung eines Aerenchsym möglich. Auf ständig staunassen Böden mit in wenigen Zentimetern Tiefe bereits reduzierendem Milieu wurden bei unseren Felduntersuchungen in Rio Grande do Sul (Brasilien) keine Arten ohne Aerenchym gefunden. Auch in der Kultur gingen solche Arten in staunassen Böden ein oder bildeten Hungerformen mit einem auf die obersten, gerade noch durchlüfteten Substratbereiche reduzierten Wurzelwerk. *Eriocaulon*-Arten bilden dagegen selbst in tiefem Faulschlamm ein kräftiges Wurzelwerk. In Kultur sind sie gegen Nässe völlig unempfindlich, gegen Trockenheit dagegen genauso empfindlich, wie die von uns kultivierten *Paepalanthus*-Arten. Möglicherweise wurden die Vorfahren der heutigen *Eriocaulon*-Arten von den sich entwickelnden, in der Bestäubungsbiologie sehr viel stärker spezialisierten Vertretern der *Paepalanthus*-Vorfahren aus ihren ursprünglichen Lebensräumen verdrängt. Durch die Entwicklung der aerenchymatischen Wurzeln wären die Vorfahren der heutigen *Eriocaulon*-Arten dann auf Standorte ausgewichen, an denen sie dem Konkurrenzdruck der Vertreter der *Paepalanthus*-Gruppe weniger ausgesetzt sind.

Zusammenfassung

Der Aufbau der Wurzelrinde zeigt wesentliche Unterschiede zwischen den einzelnen *Eriocaulaceae*-Gattungen. Innerhalb der Gattungen ist dagegen eine bemerkenswerte Konstanz im Aufbau der Wurzelrinde zu beobachten. Eine Ausnahme hiervon bildet die Gattung *Leiothrix*, bei der sowohl Arten mit aerenchymfreier als auch Arten mit aerenchymatischer Rinde vorkommen. Dies ist insofern bemerkenswert, als diese 37 Arten umfassende Gattung (GUILLETTI 1984) auf Grund blütenmorphologischer Merkmale sehr homogen erscheint, Angaben über aerenchymlose Wurzeln bei *Eriocaulon* sollten überprüft werden, wobei besonderes Gewicht auf sorgfältige Bestimmung des Materials gelegt werden muß.

Die von STÜTZEL (1985b) vorgeschlagene Gliederung der Familie in die 3 Unterfamilien *Eriocauloideae*, *Syngonanthoideae* und *Paepalanthoideae* wird durch die vorliegenden Untersuchungen in wesentlichen Teilen gestützt. Lediglich die *Paepalanthoideae* sind auch in dieser Umgrenzung noch keine homogene Gruppe. Während es auch aus anderen Gründen (GUILLETTI

1984) sinnvoll erscheint, *Rondonanthus* (incl. *Carptotepala*) in die Nähe der *Syngonanthoideae* zu rücken, ist die Interpretation der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Leiothrix* eher schwieriger als übersichtlicher geworden.

Die Entwicklung hochspezialisierter Aerenchyme bei einigen Gattungen wurde möglicherweise dadurch eingeleitet, daß diese Gruppen aus ihren ursprünglichen Lebensräumen durch die in ihrer Blütenbiologie hochspezialisierten *Paepalanthus*-Arten verdrängt wurden und sich durch Anpassungen der Wurzelanatomie in Lebensräume mit geringerem Konkurrenzdruck zurückziehen konnten.

Literatur

- GUILIETTI, A. M. (1984): Estudos Taxonomicos no Genero *Leiothrix* RUHL. (*Eriocaulaceae*). Tese apresentado ao Instituto de Biociencias da Universidade de Sao Paulo, como uma parte dos requisitos para a obtencao do titulo de livra Docente em *Taxonomia* de Angiospermas. Sao Paulo.
- GUTTENBERG, H. VON (1968): Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Handbuch der Pflanzenanatomie VIII, 5, 2. Aufl. Berlin.
- HARE, C. L. (1950): The structure and development of *Eriocaulon septangulare* WITH. J. Linn. Soc. **53**: 422—448.
- HERZOG, TH. (1931): Neue und weniger bekannte *Eriocaulonaceae* aus Nordbrasilien und dem angrenzenden Venezuela. Feddes Rep. **29**: 210.
- HOLM, T. (1901): *Eriocaulon decangulare* L. An anatomical studyo Bot. Gaz **31**: 17—37.
- KAUL, R. B. (1971): Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. Amer. J. Bot. **58** (9): 808—816.
- MOLDENKE, H. N. (1982): A sixth summary of the *Verbenaceae*, *Avicenniaceae*, *Stilbaceae*, *Chloanthaceae*, *Symphoremaceae*, *Nyctanthaceae* and *Eriocaulaceae* of the world as to valid taxa, geographic distribution and synonymy. Supplement 1. Phytologia **50** (3): 232—271, Suppl. 2. Phytologia **52** (2): 110—129.
- (1983): A sixth summary of the *Verbenaceae*, *Avicenniaceae*, *Stilbaceae*, *Chloanthaceae*, *Symphoremaceae*, *Nyctanthaceae* and *Eriocaulaceae* of the world as to valid taxa, geographic distribution and synonymy. Suppl. 3. Phytologia **54** (4): 228—276.
- PFEIFER, R. (1981): Vergleichende Untersuchungen zur Wurzelanatomie von Juncaceen. Beitr. Biol. Pflanzen **55**: 211—233.
- POULSEN, V. A. (1888): Anatomiske studier over Eriocaulaceerne. Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. Ser. 4 (10): 221—386.
- RUHLAND, W. (1903): *Eriocaulaceae*. In: ENGLER, A.: Das Pflanzenreich. Vol. 13 (IV—30). Weinheim, H. R. Engelmann.
- SOLEREDER, H., & MEYER, F. J. (1929): Systematische Anatomie der Monocotyledonen. Heft 4: *Farinosae*. Berlin.
- STÜTZEL, T. (1984): Blüten- und infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen. Diss. Bot. **71**: 1—108.
- (1985a): Die systematische Stellung der Gattung *Wurdackia* (*Eriocaulaceae*). Flora **177**: 335—344.
- (1985b): Die Bedeutung monotheat-bisporangiaten Antheren als systematisches Merkmal zur Gliederung der Eriocaulaceen. Bot. Jahrb. Syst. **105** (3): 433—438.
- THANIKAIMONI, G. (1965): Contribution to the pollen morphology of *Eriocaulaceae*. Pollen Spores **7**: 181—191.
- TOMLINSON, P. B. (1969): *Commelinales* — *Zingiberates*. In: METCALFE, C. R.: Anatomy of the *Monocotyledons*. Oxford, Clarendon Press.

Eingegangen am 24. Oktober 1986

Anschrift des Verfassers: Dr. TH. STÜTZEL, Abteilung Biologie V der Universität Ulm, Oberer Eselsberg, D - 7900 Ulm.

Buchbesprechung

WALTER, H., BRECKLE, S.-W.: Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. Zonobiom VI—IX. Ökologie der Erde, Bd. 3. — Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1986. — 587 S., 401 Abb., 125 Tab. (UTB für Wissenschaft — Große Reihe). Preis: 48,— DM.

In der vierbändigen Reihe „Ökologie der Erde“ haben H. WALTER und S.-W. BRECKLE im vorliegenden Band 3 in gedrängter Form auf etwa 550 Seiten die „Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens“ dargestellt. Im Vorwort wird von den Autoren selbst darauf verwiesen, daß die Thematik in anderen und umfangreicheren Buchpublikationen bereits ausführlicher behandelt wurde. Als Werk im Rahmen der UTB-Reihe ist jedoch eine stärker detaillierte Behandlung nicht zu erwarten. Die zurückhaltend als „bescheiden“ bezeichnete Ausstattung des Bandes ist in ihrer Reichhaltigkeit, Aussagefähigkeit und Druckqualität der Fotos, Zeichnungen, Karten, Profile, Diagramme und Tabellen als hervorragend zu bezeichnen. Sie unterstützt und ergänzt den Text in bewährter Weise.

In der bekannten ökologischen Betrachtungsweise werden die Biozönosen der Laubwald-, Nadelwald- und Tundrenzzone, die Steppen, Halbwüsten und Wüsten und die wichtigsten Hochgebirge in ihren klimatischen und Bodenbedingungen, mit ihren Pflanzenbeständen — deren Behandlung den größten Anteil einnimmt —, mit ihrer Tierwelt und ihren Bodenlebewesen dargestellt. Dabei wird bewußt auf die ökologische Gliederung in Produzenten — Konsumenten — Destruenten Bezug genommen.

Die Hauptgliederung des Buches basiert auf den Zonobiomen VI: temperierte nemorale Zone Europas, VII: Steppen, Halbwüsten und Wüsten, VIII: boreale Nadelwaldzone und IX: arktische Tundrenzzone und ihren Untereinheiten. Die Behandlung des Zonobioms VI weist den größten Umfang auf. Neuere pflanzensoziologische, pflanzengeographische, ökofaunistische und ökologische Veröffentlichungen über Teilgebiete des behandelten Raumes wurden eingearbeitet. Das 17 Seiten umfassende Literaturverzeichnis bezeugt den immensen Umfang der ausgewerteten Literatur, in der vor allem umfangreiche sowjetische geobotanische und ökologische Veröffentlichungen über Mittel-, Nord- und Zentralasien enthalten sind. Die Literatur muß auch als Hinweis zur intensiveren Beschäftigung mit den Originalarbeiten gewertet werden, da diese im Text häufig nur genannt oder kurz angeführt werden können.

Alles in allem liegt mit dem 3. Band der Reihe Ökologie der Erde eine überschaubare Übersicht über Vegetation und Tierwelt des extratropischen eurasischen Raumes in ökologischer Gesamtbetrachtung vor, die in handhabbarer Form die grundlegenden Kenntnisse darbietet, ohne auf wertvolle Einzelheiten und neuere Erkenntnisse zu verzichten.

WERNER HILBIG (Halle [Saale])