

Wilhelm Barthlott
Nesta Ehler

**Raster-Elektronen-
mikroskopie der
Epidermis-
Oberflächen von
Spermatophyten**



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ

FRANZ STEINER VERLAG GMBH · WIESBADEN

WILHELM BARTHLOTT UND NESTA EHLER
RASTER-ELEKTRONENMIKROSKOPIE DER EPIDERMIS-
OBERFLÄCHEN VON SPERMATOPHYTEN



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

TROPISCHE UND SUBTROPISCHE
PFLANZENWELT

19 (1977)

Redaktion: Werner Rauh



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ
FRANZ STEINER VERLAG GMBH · WIESBADEN

RASTER-ELEKTRONENMIKROSKOPIE DER EPIDERMIS-OBERFLÄCHEN VON SPERMATOPHYTEN

von

WILHELM BARTHLOTT UND NESTA EHLE

Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Universität Heidelberg

Mit 119 Abbildungen im Text



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ
FRANZ STEINER VERLAG GMBH · WIESBADEN

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Barthlott, Wilhelm

Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten / Wilhelm Barthlott; Nesta Ehler. – 1. Aufl. – Mainz: Akademie der Wiss. u. d. Literatur; Wiesbaden: Steiner [in Komm.], 1977.

(Tropische und subtropische Pflanzenwelt; 19)
ISBN 3-515-02620-7

NE: Ehler, Nesta:

Alle Rechte vorbehalten

Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es auch nicht gestattet, das Werk oder einzelne Teile daraus nachzudrucken oder photomechanisch (Photokopie, Mikrokopie usw.) zu vervielfältigen. © 1977 by Franz Steiner Verlag GmbH, Wiesbaden. Gedruckt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Gesamtherstellung: Hans Meister KG, Kassel

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	6
Summary	7
1. Einleitung	9
2. Material und Methoden	13
Material	13
Präparation und Dehydrierung der Epidermen	14
Methoden der Isolation der Cuticula von der Zellwand	15
Metallbeschichtung und Raster-Elektronenmikroskopie	19
3. Form der Epidermiszelle	22
A) Grundformen der Epidermiszellen in Aufsicht	22
B) Verlauf der Antiklinalwände	23
C) Ausbildung der Antiklinalgrenzen	27
D) Wölbungsverhältnisse der periklinalen Außenwände	28
E) Ausbildung der Zellecken; Interzellularen	32
4. Oberflächenskulptur der Epidermiszelle	35
F) Faltungsmuster der Cuticula	35
G) Verrucose Oberflächenskulpturen	48
H) Leisten und Tüpfel; Kohäsionsdeformationen	54
J) Epicuticulare Wachse	66
5. Skulptur der Rückseite der isolierten Cuticula	71
K) Intramembranöse Cutinisierung der Antiklinalwände und Struktur der rückseitigen Periklinalflächen	71
Poren und Dünnstellen	76
6. Morphogenese der Faltungsmuster der Cuticula	78
7. Biologisch-ökologische Bedeutung der Oberflächenskulpturen	82
Cuticularfaltungsmuster	82
<i>Faltungsmuster und mechanische Eigenschaften</i>	82
<i>Faltungsmuster und Benetzbarkeit</i>	83
<i>Faltungsmuster und optische Eigenschaften</i>	84
Leistenartige Wandverdickungen	85
Epicuticulare Wachse	86
8. Taxonomisch-systematische Bedeutung der Oberflächenskulpturen	87
Epicuticulare Wachse	87
Leisten und Tüpfel	88
Faltungsmuster der Cuticula	89
9. Zusammenfassung	94
10. Literatur	96

Vorwort

Die vorliegende Arbeit unternimmt den Versuch, einen Überblick über die mikroskopische und submikroskopische Skulptur der Blatt-, Sproß- und Samen-Oberflächen der Angio- und Gymnospermen zu geben. Aufgrund der Schwierigkeiten bei der Darstellung von Oberflächen im Licht- und Transmissionselektronen-Mikroskop sind diese Untersuchungen eng mit der Entwicklung der Raster-Elektronenmikroskopie verknüpft. Seit 1968 wurde eine große Anzahl raster-elektronenmikroskopischer Arbeiten über pflanzliche Oberflächen publiziert, die sich oftmals durch Unsicherheit und Fehler bei der Interpretation der beobachteten „Strukturen“ auszeichnen. Eine zusammenfassende Darstellung jedoch fehlte bislang – und die vorliegende Arbeit versucht diese Lücke zu schließen.

Die Verfasser sind sich der Tatsache bewußt, daß eine neue Forschungsrichtung wie die Raster-Elektronenmikroskopie keine vollständige Übersicht der Oberflächenstrukturen geben kann, wenn man berücksichtigt, daß allein die Angiospermen etwa eine Viertelmillion Arten umfassen. Bei den Untersuchungen konnte von einer doppelt günstigen Situation ausgegangen werden. Durch die dankenswerte Unterstützung der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT stand seit mehreren Jahren ein Raster-Elektronenmikroskop für diese Arbeiten zur Verfügung und es konnten damit viele tausende pflanzliche Oberflächen untersucht werden. Nur bei einer sehr großen Anzahl untersuchter Taxa aus nahezu allen größeren Verwandtschaftskreisen läßt sich die Formenvielfalt annähernd erfassen. Neben der elektronenmikroskopischen Ausrüstung ist daher Voraussetzung, daß ausreichendes Material auch von Vertretern seltener und systematisch isolierter Pflanzengruppen zur Verfügung steht. Herbariumsexemplare reichen für diese Untersuchungen oftmals nicht aus, es muß auf gut konserviertes Alkohol- oder noch besser Lebend-Material zurückgegriffen werden. Dieses Problem wurde gelöst durch die Unterstützung von Prof. Dr. Werner RAUH, Direktor des Institutes für Systematische Botanik und Pflanzengeographie und des Botanischen Gartens der Universität Heidelberg. Für seine Hinweise sind wir ihm zu großem Dank verpflichtet; zumal er seine auf zahlreichen Studienreisen gemachten Aufsammlungen uneigennützig für die Untersuchungen zur Verfügung stellte. Dank gilt ebenso Herrn Prof. Dr. E. SCHNEFF (Heidelberg) für Diskussionsbeiträge zur Interpretation der Mikrostrukturen und ihrer Nomenklatur.

Dank gilt allen Kollegen und Institutionen, die uns Material überlassen haben und hier nicht namentlich aufgeführt werden können; ebenso den Mitarbeitern der deutschen Vertretung von CAMBRIDGE INSTRUMENTS, die über Jahre hinweg einen störungsfreien Betrieb der elektronenmikroskopischen Anlage ermöglichten und bei allen technischen Problemen Hilfe leisteten. Die zeichnerischen Arbeiten wurden von Herrn F. RÜCKERT durchgeführt; besonderen Dank schulden wir Herrn W. SCHWEBLER, der alle fotografischen Arbeiten mit großer Erfahrung ausführte.

Summary

BARTHLOTT, W. & EHLE, N.: Scanning Electron Microscopy of Epidermal Surfaces of Spermatophyta. Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt 19 (1977), Akad. Wiss. Lit., Mainz (F. Steiner Publishers, Wiesbaden) 105 pages with 119 illustrations.

Key Words: Angiosperms; Cell Wall Structure; Cuticle; Epiderm; Scanning Electron Microscopy; Taxonomy.

Epidermal surfaces (shoots; foliage and perianth leaves; seed coats) of about 2100 Angiosperms and about 45 Gymnosperms were examined by scanning electron microscopy. The diverse micromorphological sculptures are described and classified. Their biological-ecological and taxonomic-systematical significance is discussed. The development of complex cuticular fold patterns and the sculpturing of the inner surfaces of isolated cuticles are described. A survey of methods for preparing specimens for the SEM and for isolation of cuticles is given.

The microscopic diversity of surface sculptures and structures can be classified in three basic categories (1.) The epidermal cellular pattern, that means arrangement of cells and distribution of idioblastic elements (e. g. stomata, trichomes etc.). (2.) The form of single cells, that means their shape (isodiametric, elongated, quadrangular, polygonal), the different anticlinal wall undulations, and the curvature of the outer periclinal walls (concave and the various convex cell forms). (3.) The microscopic and submicroscopic sculpturing of the cell wall surface itself.

The cell wall surface structures may be classified in four groups. The most obvious elements are the highly varied cuticular fold patterns, they can be derived from a so called "central field type", which is characteristic for the Angiosperms. Another group are the verrucose surface sculptures, which are caused by rather heterogeneous cell wall structures (e. g. silica bodies under the cuticle; solid cutin verrucae etc.). Dead, desiccated epiderms like in seed coats are often sculptured by varied patterns of strand-like secondary wall thickenings or pits. The last group of microsculptures are the epicuticular waxes, which are classified in two basic types.

The biological-ecological significance of surface sculptures is discussed; they can be connected with the mechanical and optical properties, and with the wettability of the cell surface. The taxonomic significance of idiocuticular structures is discussed and their systematic application demonstrated in some selected examples within the angiosperms.

1. Einleitung

Die Anatomie pflanzlicher Epidermen ist sowohl unter taxonomisch-diagnostischen (Pharmakognosie, Paläobotanik, Taxonomie und Systematik) als auch unter ökologischen (z. B. Wasserhaushalt) Gesichtspunkten seit langem Gegenstand botanischer Forschung. Zusammenfassende Darstellungen finden sich in allgemeinen anatomischen Werken wie von METCALFE & CHALK (1950), METCALFE (1960), NAPP-ZINN (1973) und anderen Autoren. Unter besonderer Berücksichtigung taxonomischer Aspekte hat sich STACE (1965) lichtmikroskopisch mit der Vielfalt epidermaler Strukturen beschäftigt.

Das eigentliche „Relief“, d. h. die Skulptur der Oberflächen der Epidermen, kann mit den Methoden der Licht- und Elektronen-Durchstrahlungsmikroskopie nicht ohne weiteres dargestellt werden. Eine Direktabbildung durch Auflicht-Interferenzmikroskopie versuchte LINSKENS (1966); eine größere Rolle spielen die verschiedenen Replica-Verfahren in der Lichtmikroskopie (FRÖSCHEL 1961 u. 1963) und vor allem der Transmissionselektronenmikroskopie (z. B. HALL 1967; HALLAM & JUNIPER 1971).

Das Raster-Elektronenmikroskop (REM) ist geeignet Oberflächen-Skulpturen in den Vergrößerungsbereichen zwischen etwa 10 fach und 80 000 fach mit großer Tiefenschärfe und Plastizität wiederzugeben (Übersicht über REM-Technik bei REIMER & PFEFFERKORN 1973; HAYES 1974). Damit ergaben sich neue Perspektiven für die Untersuchung pflanzlicher Epidermen; seit 1968 wurde eine große Zahl cuticular-taxonomischer und mikromorphologischer REM-Untersuchungen an Angio- und Gymnospermen publiziert.

Die erste REM-Arbeit über pflanzliche Oberflächen, die insbesondere die Klassifikation der supracuticularen Wachse behandelt, haben AMELUNXEN *et al.* (1967) veröffentlicht. Die folgenden Untersuchungen von ECHLIN (1968), HESLOP-HARRISON (1969) und HEYWOOD (1969) zeigten die überraschende mikromorphologische Vielfalt pflanzlicher Oberflächen auf. Isolierte Cuticulae wurden von LANGE (1969) und BAKER (1970) untersucht; ALVIN (1970) stellte fossile Epidermen im REM dar und RAUH *et al.* (1975) gingen auf funktionelle und taxonomische Aspekte staubförmiger Flugsamen ein. Einen Überblick über die taxonomisch verwendbaren elektronenmikroskopischen Feinstrukturen geben COLE & BEHNKE (1975). Vorwiegend unter

taxonomisch-systematischen Gesichtspunkten wurden raster-elektronenmikroskopisch epidermale Oberflächen bei einer größeren Anzahl von Familien untersucht. Von den umfangreicheren und wichtigeren Arbeiten sind zu nennen: *Apiaceae* (HEYWOOD 1968); *Asclepiadaceae* (EHLE 1975); *Asteraceae* (LUNDGREN 1972); *Brassicaceae* (ROLLINS & BANERJEE 1975); *Bromeliaceae* (RAUH *et al.* 1973); *Cactaceae* (SCHILL *et al.* 1973 u. 1974; ROBINSON 1974; LEUENBERGER 1974); *Commelinaceae* (STANT 1973); *Cyperaceae* (SCHUYLER 1971 u. TOIVONEN & TIMONEN 1976); *Euphorbiaceae* (EHLE 1974 u. 1976 a); *Hydrocotylaceae* (BOCHER 1972); *Liliaceae* (NEWTON 1972); *Melastomataceae* (WHIFFIN & TOMB 1972); *Orchidaceae* (BARTHLOTT 1976 a; EHLE 1976 b); *Scrophulariaceae* (CHUANG & HECKARD 1972). Einen umfassenden Überblick der REM-Literatur über Samenschalen geben BRISSON & PETERSON (1976).

Den Begriff „Epidermis“ verwenden wir mit ESAU (1969) in einem weiten morphologisch-topographischen Sinn und bezeichnen damit die äußerste Zellschicht aller Teile des primären Pflanzenkörpers wie Sprossachse, Wurzel, Blätter, Blüten, Früchte und Samen. Die mikroskopische und submikroskopische Mannigfaltigkeit epidermaler Gewebe beruht auf der unterschiedlichen Ausbildung dreier Merkmalskomplexe, die weitgehend unabhängig voneinander sind. Als einziger hat sich JURASKY (1934 und 1935 a) mit diesen Merkmalsgruppen befaßt; spätere Autoren (z. B. STACE 1965) haben diese grundsätzliche Trennbarkeit offensichtlich nicht erkannt. Aufgrund der REM-Untersuchungen ist es notwendig, eine Definition dieser für die Erfassung der epidermalen Mannigfaltigkeit wesentlichen Merkmalskomplexe zu geben:

- a) Musterbildung der Epidermis-Zellen. Die Musterbildung umfaßt die Anordnung und Lage der einzelnen Epidermiszellen zueinander und die Verteilung eventuell vorhandener idioblastischer Elemente (Trichome, Drüsen, Stomata etc.) in der Epidermis. Aus der unterschiedlichen Lagebeziehung der Zellelemente zueinander resultieren die mannigfaltigen lichtmikroskopisch bekannten Epidermis-Typen. Verschiedene Musterbildung bei ansonsten ähnlicher Ausbildung der Einzelzellen seien an den Samenschalen von *Hylocereus venezuelensis* BR. & R. (Abb. 1) und *Claytonia (Montia) perfoliata* DONN. (Abb. 2) gezeigt. Die Musterbildung ist ein wichtiger Aspekt der Cuticular-Taxonomie, nicht aber die Unterschiede in den Cuticulae selbst, die lichtmikroskopisch nur schwer erfaßbar sind.
- b) Zellform. Die Zellform umfaßt den Verlauf der Antiklinalwände in Aufsicht (Umriß der Zelle), Ausbildung der Antiklinalgrenzen und die Wölbung der periklinalen Außenwand (z. B. Zelle tabular oder konvex).

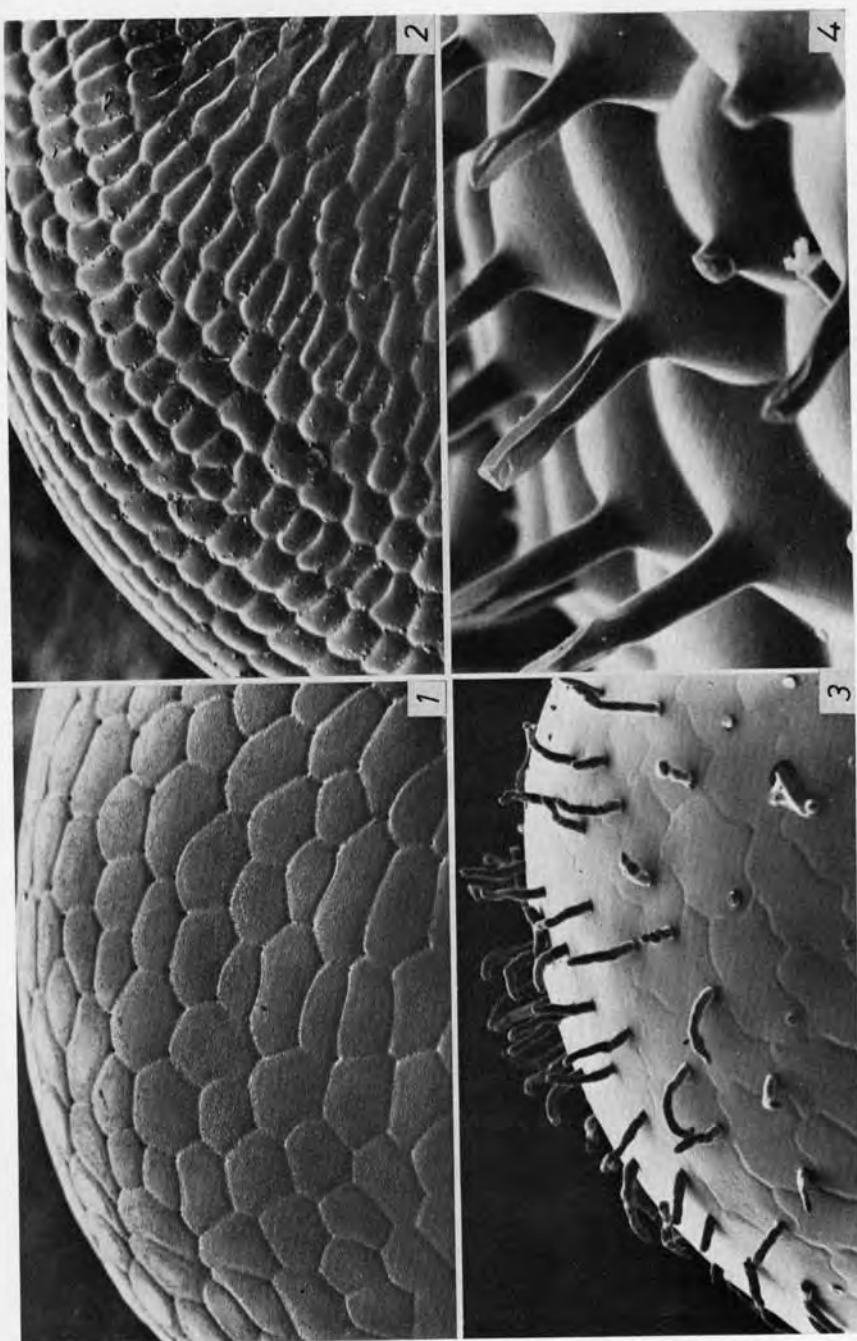


Abb. 1-4. Epidermale Musterbildung und Zellformen an Samenschalen: 1. *Hylocereus venezuelensis* Br. & R. (Cactaceae), 140 x; 2. *Claytonia perfoliata* DONN. (Portulacaceae), 140 x; 3. *Blossfeldia minima* RITT. (Cactaceae), 350 x, tabular-konvexe Zellen; 4. *Frailea pygmaea* (SPEG.) Br. & R. (Cactaceae), 1400 x, am Rande des Hilums Übergänge zwischen papillösen und tabular-konvexen Zellen.

- c) Oberflächenskulptur der Zelle. Die Oberflächenskulptur umfaßt die Mikro-Skulptur und -Struktur der Oberfläche der einzelnen Zelle selbst; d. h. die Faltungsmuster der Cuticula, die verschiedenartigen verrucosen Skulpturen, die oberflächlich sichtbaren sekundären Wandverdickungen und die auf der Cuticula liegenden epicuticularen Wachse.

Es erweist sich bei taxonomisch-mikromorphologischen Arbeiten als sinnvoll, diese drei Merkmalskomplexe klar zu trennen. Sie sind weitgehend unabhängig voneinander; die Musterbildung der Zellen steht kaum in Beziehung zu der Form der einzelnen Zellelemente; unabhängig wiederum von der Form der Zellen ist die Skulptur ihrer Oberflächen. Auf die Musterbildung der Epidermis-Zellen soll nachfolgend nicht näher eingegangen werden, da sie lichtmikroskopisch gut erfaßt ist (vgl. Übersicht bei STACE 1965).

In der Pollenmorphologie ist es notwendig, die Begriffe „Struktur“ und „Skulptur“ zu trennen. WALKER (1974) hat sich eingehender mit dieser Problematik befaßt und versteht unter Skulptur nur das „Relief“ der Exine-Wand (z. B. die Bacula oder die mannigfaltigen Skulpturen des Tectums in Form von Spinulae etc.), unter Struktur die oftmals nur chemisch definierbare Stratifikation der Wand. Bei REM-Untersuchungen an Epidermen ist eine klare Abgrenzung der Termini Struktur und Skulptur nicht immer möglich; es werden deshalb beide Begriffe verwendet. Als Beispiel für diese Schwierigkeiten sei auf das „Relief“ der Rückseite der isolierten Cuticula verwiesen (Kapitel 5), es handelt sich dabei im Sinne von WALKER um eine Struktur, die nach der Isolation als Skulptur im REM sichtbar wird.

Auf die Wand-Schichtungen der Epidermiszellen, ihre Entwicklungsgeschichte und die Ultrastruktur der Cutinschichten wird im folgenden nicht näher eingegangen. Diese Untersuchungen müssen vorwiegend transmissions-elektronenmikroskopisch durchgeführt werden. Ausführlichere zusammenfassende Darstellungen ultrastruktureller und chemischer Aspekte liegen von MARTIN & JUNIPER (1970) und FREY-WYSSLING (1976) vor, auf die an dieser Stelle verwiesen werden muß.

2. Material und Methoden

MATERIAL

Raster-elektronenmikroskopisch wurden Blatt-, Blüten-, Sproß- oder Samen-Oberflächen von etwa 2100 Angio- und 45 Gymnospermen-Arten untersucht. Die Auswahl der Taxa hing von dem lebend oder konserviert zur Verfügung stehenden Material ab. Daß im Verhältnis zu den Sproß-Oberflächen relativ viele Blütenblatt- oder Samen-Oberflächen untersucht wurden liegt daran, daß die letzteren eine viel mannigfaltigere mikroskopische Skulptur aufweisen. Schwerpunktmäßig mit jeweils über 100 (bis zu 380) Arten wurden dabei die Familien der *Asclepiadaceae* (Blütenoberflächen), *Bromeliaceae* (Laub- und Blüten-Blattoberflächen), *Cactaceae* (Sproß-, Dorn- und Samen-Oberflächen), *Euphorbiaceae* (Cyathophyll- und Samen-Oberflächen) und *Orchidaceae* (Blüten- und Samen-Oberflächen) bearbeitet. Zur Untersuchung kam großenteils im Botanischen Garten der Universität Heidelberg kultiviertes Lebend-Material; in wenigen Fällen (z. B. *Burmanniaceae*) mußte auf Alkohol- bzw. lufttrockenes Herbarium-Material zurückgegriffen werden. Wegen der großen Zahl der untersuchten Arten können einzelne Taxa erst in den folgenden Kapiteln besprochen werden. Untersucht wurden Vertreter folgender Familien (in Klammer jeweils Zahl der untersuchten Arten):

GYMNOSPERMAE (CONIFEROPHYTINA und CYCADOPHYTINA): *Araucariaceae* (3), *Cephalotaxaceae* (1), *Cupressaceae* (2), *Cycadaceae* (8), *Ephedraceae* (3), *Ginkgoaceae* (1), *Gnetaceae* (2), *Pinaceae* (21), *Podocarpaceae* (2), *Taxaceae* (1), *Welwitschiaceae* (1).

ANGIOSPERMAE-DICOTYLEDONAE (MAGNOLIOPHYTINA-MAGNOLIATAE): *Acanthaceae* (4), *Aceraceae* (1), *Amaranthaceae* (1), *Anacardiaceae* (2), *Apiaceae* (34), *Apocynaceae* (18), *Aquifoliaceae* (1), *Araliaceae* (2), *Aristolochiaceae* (2), *Asclepiadaceae* (160), *Balsaminaceae* (1), *Balanophoraceae* (1), *Basellaceae* (1), *Begoniaceae* (18), *Berberidaceae* (1), *Betulaceae* (2), *Bignoniaceae* (6), *Bombacaceae* (2), *Boraginaceae* (1), *Brassicaceae* (34), *Buddlejaceae* (6), *Cactaceae* (380), *Calycanthaceae* (1), *Campanulaceae* (1), *Capparidaceae* (1), *Caprifoliaceae* (2), *Caricaceae* (1), *Caryophyllaceae* (13), *Casuarinaceae* (2), *Celastraceae* (1), *Cephalotaceae* (1), *Cercidiphyllaceae* (1), *Chenopodiaceae* (3), *Cistaceae* (7), *Convolvulaceae* (3), *Cornaceae* (1), *Corylaceae* (1), *Didiereaceae* (6), *Dipsacaceae* (1), *Droseraceae* (6), *Ebenaceae* (1), *Ericaceae* (12), *Erythroxylaceae* (1), *Euphorbiaceae* (150), *Fabaceae* (32), *Fagaceae* (1), *Flacourtiaceae* (1), *Fouquieriaceae* (3), *Gentianaceae* (7), *Geraniaceae* (28), *Ges-*

neriaceae (27), Globulariaceae (1), Gunneraceae (5), Hamamelidaceae (2), Hippocastanaceae (2), Hydnoraceae (1), Juglandaceae (1), Lamiaceae (28), Lauraceae (1), Lentibulariaceae (5), Linaceae (1), Loasaceae (3), Loranthaceae (1), Lythraceae (2), Magnoliaceae (2), Malvaceae (2), Marcgraviaceae (2), Melastomataceae (38), Mesembryanthemaceae (42), Moraceae (11), Myrtaceae (2), Nepenthaceae (4), Nolanaceae (1), Nyctaginaceae (2), Nymphaeaceae (3), Oleaceae (2), Onagraceae (1), Orobanchaceae (20), Oxalidaceae (6), Paeoniaceae (1), Papaveraceae (8), Passifloraceae (3), Phytolacaceae (1), Piperaceae (35), Platanaceae (1), Portulacaceae (39), Primulaceae (5), Proteaceae (2), Pyrolaceae (12), Ranunculaceae (15), Resedaceae (1), Rhamnaceae (1), Rhizophoraceae (2), Rosaceae (20), Rubiaceae (12), Rutaceae (1), Salicaceae (1), Sapotaceae (1), Sarraceniacae (3), Saxifragaceae (6), Scrophulariaceae (34), Solanaceae (3), Sterculiaceae (1), Tamaricaceae (1), Theaceae (1), Tiliaceae (1), Tropaeolaceae (2), Ulmaceae (1), Urticaceae (3), Valerianaceae (7), Verbenaceae (1), Violaceae (4), Vitaceae (2), Winteraceae (1), Zygophyllaceae (1).

ANGIOSPERMAE-MONOCOTYLEDONAE (MAGNOLIOPHYTINA-LILIATAE):
 Agavaceae (8), Alstroemeriacae (1), Amaryllidaceae (26), Araceae (15), Arecaceae (8), Bromeliaceae (180), Burmanniaceae (12), Cannaceae (1), Commelinaceae (2), Corsiaceae (1), Cyclanthaceae (1), Cyperaceae (4), Dioscoreaceae (3), Eriocaulaceae (2), Geosiridaceae (1), Hydrocharitaceae (1), Hypoxidaceae (1), Juncaceae (8), Lemnaceae (2), Liliaceae (54), Marantaceae (6), Musaceae (5), Orchidaceae (280), Pandanaceae (4), Philydraceae (1), Poaceae (28), Restionaceae (2), Typhaceae (2), Velloziaceae (2), Zingiberaceae (1).

PRÄPARATION UND DEHYDRIERUNG DER EPIDERMEN

Lufttrockene, stabile epidermale Gewebe, wie die meisten Samenschalen, werden ohne jede Vorbehandlung metallbeschichtet und im REM untersucht. Viele turgeszente Laubblatt- oder Sproßepidermen sind ebenfalls so stabil, daß sie erst nach längerer Zeit im Vakuum kollabieren; sie lassen sich ohne aufwendige Präparation im REM untersuchen. Hierfür werden frische Epidermisstücke (ca. 8 x 8 mm große Ausschnitte aus Blättern oder mit dem Skalpell abgezogene Epidermen) auf den REM-Probenteller aufgeklebt und sofort bearbeitet. Arbeitet man schnell genug, bleiben auch empfindliche Epidermiszellen turgeszent im Vakuum, wie FALK *et al.* (1971) an den Vegetationspunkten von *Tropaeolum* darstellen konnten. Vermutlich werden die Zellen dabei durch den erhöhten Binnendruck der im Hochvakuum aus den Zellen verdampfenden Flüssigkeitsreste turgeszent erhalten (RICHTER *et al.* 1968). Dabei können allerdings, wie EMINO & RASMUSSEN (1975) an den Vegetationspunkten von *Dianthus* zeigten, embryonale Zellwände sogar überdehnt und deformiert werden. Die Erklärung der letzteren Autoren, daß der Aufblähungseffekt bei *Dianthus* durch ein zwischen Cuticula und Zellwand entstehendes Gaspolster verursacht wird, ist kaum begründet.

Wenn man von den auch in der Raster-Elektronenmikroskopie anwendbaren Replica-Techniken (HENSTRA 1974) absieht, gibt es mehrere Möglichkeiten, empfindliche Epidermis-Oberflächen im Hochvakuum darzustellen

(Übersicht bei PARSONS *et al.* 1974). Als wenig geeignet für Epidermisoberflächen erwies sich bei unseren Untersuchungen die Dehydrierung durch Gefriertrocknung (MARSZALEK & SMALL 1969; BRIARTY 1971; BOLE & PARSONS 1973), empfindliche Papillenzellen z. B. waren nach der Trocknung deformiert. Die Untersuchung tiefgefrorener frischer Gewebe auf einem Kühlisch im REM erwies sich ebensowenig befriedigend; entsprechend den Angaben von ECHLIN *et al.* (1970) wurden Blütenblätter auf einem für das Cambridge Stereoscan 600 – REM entwickelten Prototyp eines Kupfer-Tisches mit hoher Wärmekapazität in flüssigem Stickstoff schockgefroren und ohne Metallbeschichtung im REM bei Temperaturen zwischen -180 und 0°C untersucht. Die Oberflächen konnten nur bei niedriger Beschleunigungsspannung (1,5 kV) und entsprechend schlechter Auflösung beobachtet werden.

Optimale Ergebnisse erhält man bei der Dehydrierung nach der Critical-Point-Methode (COHEN *et al.* 1968; COHEN *et al.* 1973). Dazu werden die Epidermen in 30 % Äthanol fixiert und in 5 %-Stufen (oder stufenlos über Aceton nach SITTE 1962) in absoluten Alkohol überführt. Als Austauschmedium wurde mit Frigen 11/13 im Critical Point Dryer SPC-900/EX der Firma BOMAR Co. (Tacoma, Wa., USA) gearbeitet. Mit dieser Methode ist eine artefaktfreie Dehydrierung selbst empfindlichster embryonaler Zellen möglich.

Vom Arbeitsprinzip der Raster-Elektronenmikroskopie her ist nur die Oberfläche der Cuticula darstellbar. Strukturen, die in oder unter der Cuticula liegen sind in einer Analyse im REM nicht ohne weiteres zugänglich. Ein schichtweiser Abbau organischen Materials ist nach JAKOPIC (1960) durch den oxydativen Abbau mit hochfrequenzaktiviertem Sauerstoff (sog. „kalte Verbrennung“) möglich. Es wurde gezeigt (BARTHOLOTT *et al.* 1976), daß mit dieser Methode auch epidermale Oberflächen abgetragen werden können. Cutinöse Schichten werden dabei nur schwer angegriffen bzw. es entstehen Strukturschädigungen („Pseudostrukturen“), wie sie von der Raster-Elektronenmikroskopie ionengeätzter Oberflächen her bekannt sind (BLASCHKE & SCHUR 1972; SPREIZER 1972). Die Methode eignet sich aber gut zur Darstellung unter der Zelloberfläche liegender Leisten- und Tüpfel-Strukturen im REM (BARTHOLOTT *et al.* 1976). Als Beispiel sei auf die Testazellen von *Serapias vomeracea* (BURM. f.) BRIQ. verwiesen, die in Abb. 78 vor und in Abb. 79 nach dem partiellen oxydativen Abbau der Wände abgebildet sind. Die Untersuchungen wurden mit der am Zentrum für Elektronenmikroskopie Graz/Austria entwickelten Gasentladungsapparatur GEA 004-S durchgeführt (vgl. ALDRIAN *et al.* 1967).

METHODEN DER ISOLATION DER CUTICULA VON DER ZELLWAND

Für eine genauere mikromorphologische Analyse ist es häufig notwendig, die Cuticula von der darunterliegenden Zellwand zu trennen. Die isolierte Cuticula erlaubt als dünnes Häutchen nicht nur eine saubere Durchstrahlung im Lichtmikroskop, sondern auch im Transmissions-Elektronenmikroskop (BOCK 1955; BRINGMANN & KÜHN 1955 a u. 1955 b; VOLZ 1952). Für die Raster-Elektronenmikroskopie ist wesentlich, daß nach der Isolation auch die Struktur und Skulptur der Rückseite der Cuticula untersucht werden kann (LANGE 1969; BAKER 1970).

Die Cuticula läßt sich als chemisch äußerst widerstandsfähiges Häutchen mit beinahe jedem genügend aggressiven Agens ablösen; selbst durch lange Mazeration in Wasser – eine der ältesten Methoden (BRONGNIART 1834) – gelingt die Isolation.

Im Rahmen der Raster-Elektronenmikroskopie erhielten die Methoden der Isolation der Cuticula eine neue Bedeutung. Es wurden in den letzten Jahren mehrere Arbeiten darüber publiziert und dabei schon längst bekannte Methoden (Übersicht über die ältere Literatur bei DE BARY 1877) als neu beschrieben. Es ist deshalb angebracht, einen kurzen Überblick über die zur Isolation der Cuticula benutzten Reagentien zu geben:

Salpetersäure kann in verschiedenen Konzentrationen kalt oder heiß zur Isolation benutzt werden (z. B. KISSER 1931; POHL 1967; GHOUSE & YUNUS 1972), ebenso können Gemische aus Salpetersäure/Wasserstoffperoxyd (KISSER 1951) und Salpetersäure/Äthanol (NORMAND 1944, zur Mazeration von Holzelementen) verwendet werden. Bessere Resultate bringt die Lösung Kaliumchlorat/Salpetersäure, die SCHULZE (1855) zur Mazeration an fossilen Kohlen (sog. „Schulze'sches Gemisch“) anwendete (Einwirkungszeiten und Konzentrationen bei STACE 1965). Als besonders geeignet erweist sich die Modifikation nach VODRAZKA (in KISSER & SKUHRA 1952), nämlich eine heißgesättigte Lösung von KClO_3 in konz. HNO_3 . Bei zarten Cuticulae kann die Lösung mit Wasser im Verhältnis 3 : 1 bis 1 : 1 unter Verlängerung der Einwirkungszeiten verdünnt werden. Die Lösung Chromsäure/Salpetersäure (JEFFREY 1917; sog. „Jeffrey's Solution“) hat sich als allgemeines Mazerationsgemisch bewährt (JOHANSEN 1940) und erwies sich nach vergleichenden Untersuchungen (KISSER & SKUHRA 1952; BOCK 1965; KIGER 1971) als optimal zur Isolation der Cuticula. Man stellt eine Stammlösung von heiß gesättigter Chromsäure in konz. Salpetersäure her, die nach dem Erkalten in Verdünnung von 1 : 1 bis 3 : 1 mit Wasser benutzt wird. Chromsäure (konz. Lösung von Chromtrioxyd in Wasser) kann auch allein zur Isolation zarter Cuticulae verwendet werden (HÖHNEL 1878; RUGE 1940; VOLZ 1952; BAUER 1956); die aggressive Chromsäure/Schwefelsäure ist nur in entsprechender Verdünnung brauchbar (KISSER & SKUHRA 1952). Verwendet wurde auch das Acetolyse-Gemisch der Palynologen, die Mischung aus Schwefelsäure/Essigsäure (HUYNH 1971) sowie Schwefelsäure/Wasserstoffperoxyd (KISSER & SKUHRA 1952). Wasserstoffperoxyd wurde von den letzteren Autoren auch in Mischung mit Essigsäure, Salzsäure, Salpetersäure, Ammoniak und von ROELOFSEN (1952) in Verbindung

mit Ammoniumoxalat diskutiert. Salzsäure wurde in Mischungen mit Äthanol (KOERNICKE 1923) und mit Kaliumchlorat (KISSER & SKUHRA 1952; sog. „Hofmeister's Reagens“) angewandt. Sehr milde Mazerationsmittel sind wäßrige Lösungen von Kaliumpermanganat (LOHWAG 1937; KISSER 1931) oder Natriumkarbonat (ROELOFSEN 1952) sowie Kaliumhypochlorid („Eau de Javelle“, NATHORST 1908; KISSER & SKUHRA 1952; BOCK 1955). Ammoniumoxalat wurde schon in Verbindung mit Wasserstoffperoxyd erwähnt (ROELOFSEN 1952); Gemische aus Ammoniumoxalat/Oxalsäure (HUELIN & GALLOP 1952) können durch nachfolgende Behandlung der Cuticula mit Zinkchlorid/Hydrochloriger Säure (BAKER *et al.* 1964; BAKER 1970), das letztgenannte Gemisch auch allein, zur Isolation verwendet werden (HOLLOWAY & BAKER 1968). Die Lösung von Kupferhydroxyd/Ammoniak (sog. „Schweizer's Reagens“) wurde von BOCK (1955) und BRINGMANN & KÜHN (1955) benutzt. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß bei mineralisierten fossilen Cuticulae eine Behandlung mit Flußsäure (z. B. ALVIN 1970) notwendig ist.

In den letzten Jahren gewann die Isolation der Cuticula mit Enzymen eine größere Bedeutung und erwies sich für manche Fragestellungen als Standardmethode (Übersicht bei MARTIN & JUNIPER 1970). Die Trennung von noch anhaftenden Wand-Bestandteilen ist aber oftmals nicht sehr vollständig. Die Bedeutung der Methoden für die Raster-Elektronenmikroskopie liegt darin, daß nach dem Ablösen der Cuticula die Oberfläche der darunter liegenden Zellwandschicht untersucht werden kann (vgl. die Abb. 109 u. 110 von *Neochilenia*). Die Enzyme greifen bevorzugt die zwischen Cuticula und Zellwand liegende Pektinschicht an (Übersicht bei MARTIN & JUNIPER 1970).

Pektinasen wurden als milde Mazerationsmittel von HOHL (1948) verwendet; Cuticulae wurden mit Pektinasen aus den Kulturen von *Bacterium aroideae* (WOOD *et al.* 1952) und von *Clostridium roseum* aus dem Verdauungstrakt von Herbivoren (SKOSS 1955) isoliert. Mit handelsüblichen Pektinasen arbeiteten ORGELL (1955) und BOCK (1955); SCHIEFERSTEIN & LOOMIS (1956) isolierten mit Cellulasen. Gute Ergebnisse erhielten POWELL *et al.* (1974) durch Behandlung der Cuticulae mit Flüssigkeit aus dem Pansen von Rindern, die eine komplexe Mischung aktiver Mikroorganismen enthält.

Abschließend soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß das relativ stabile Cutin selbst abbaubar ist. Es wird von Laugen angegriffen, MATIC (1956; zitiert nach BOLLINGER 1959) gibt den verseifbaren Anteil bei *Agave americana* L. mit 88% an. Auch bestimmte Mikroorganismen wie *Penicillium spinulosum* (HEINEN 1960 u. 1961) greifen Cutin an. In Pollenkörnern haben LINSKENS & HEINEN (1962) spezifische Cutinasen nachgewiesen; sie sind bei der Keimung notwendig, da die Narben vieler (aller?) Blütenpflanzen wie bei *Bellis perennis* L. (Abb. 38) von einer Cuticula überzogen sind.

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden nun die Cuticulae von etwa 120 Angio- und Gymnospermen isoliert. Vergleichend wurde mit Salpetersäure/Kaliumchlorat, Chromsalpetersäure, stark verdünnter Chromschwefel-

säure und Acetolysegemischen gearbeitet. Bei entsprechender Konzentration und Einwirkungsdauer bringen alle Methoden brauchbare Ergebnisse. Die Struktur und Skulptur der Rückseite der isolierten Cuticulae ist keinesfalls „methodenspezifisch“ wie BOCK (1955) diskutiert, sondern man erreicht nur eine mehr oder weniger saubere Ablösung der Cuticula von der Epidermis. Als geeignetstes Reagens erwies sich in Übereinstimmung mit anderen Autoren (KISSER & SKUHRA 1952; BOCK 1955; STACE 1965) Chromsalpetersäure. Dazu wurde eine Stammlösung von heiß gesättigtem Chromtrioxyd in konzentrierter Salpetersäure hergestellt. Stabile Cuticulae (viele Gymnospermen und Xerophyten) können mit der kalten konzentrierten Stammlösung behandelt werden, bei zarten Cuticulae (viele Blütenblatt-Cuticulae) wird die Stammlösung mit Wasser bis 3 : 1 verdünnt. Über Konzentration der Chromsalpetersäure und die Einwirkungsdauer (zwischen 1 bis 12 Stunden) lassen sich keine verbindlichen Angaben machen; sie hängen weitgehend von der Stabilität der Cuticula ab und müssen entsprechend ausprobiert werden.

Zur Isolation der Cuticula werden kleine, mit einer Rasierklinge abgehobene Epidermis-Stücke oder nach BAUER (1956) ganze Ausschnitte aus dünnen Blättchen in Blockschälchen mit Chromsalpetersäure überführt. Das Mazerationsgemisch wird entsprechend der Zartheit der Objekte nach 1 bis 12 Stunden abpipettiert und zweimal durch Aqua dest. ersetzt. Die meist als silbriges, oftmals kaum sichtbares Häutchen auf der Wasseroberfläche schwimmende Cuticula wird aus der Flüssigkeit mit einem Splitter eines

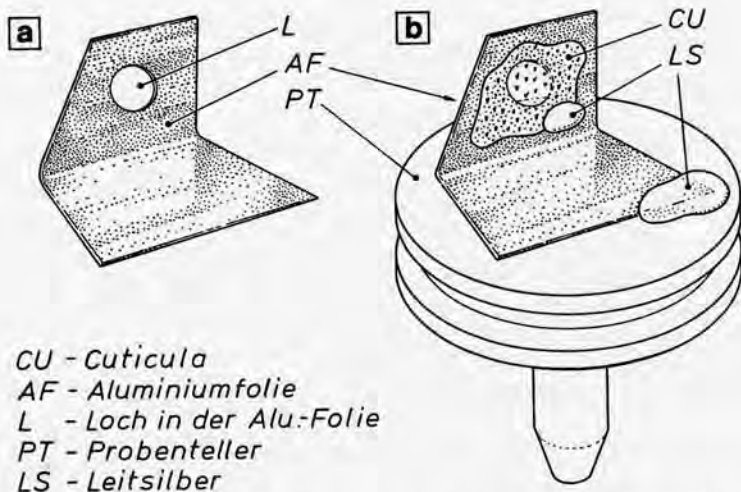


Abb. 5. Methode zum Aufziehen der isolierten Cuticula auf eine Aluminium-Lochblende.

Deckglases aufgezogen. Dieses Aufziehen erfordert eine gewisse Übung, da die Cuticula mit der schwer benetzbaren Außenseite nach oben auf der Wasseroberfläche schwimmt, für die Untersuchung im REM aber mit ihrer Rückseite nach oben auf das Deckgläschen aufgebracht werden muß. Erleichtert wird der Prozeß durch Zugabe eines Netzmittels zum Wasser. Stabile Cuticulae werden im Wasser schwimmend halb umschlagen und somit beide Seiten sichtbar auf ein Deckgläschen aufgezogen (z. B. *Araucaria*, Abb. 99). Der Deckglas-Splitter wird mit Leitsilber auf einen REM-Probenteller aufgeklebt. Es ist empfehlenswert, die Cuticula, die im feuchten Zustand gut am Deckglas haftet, durch einen winzigen Leitsilber-Tropfen festzukleben. Ansonsten kann sie sich beim Austrocknen im Vakuum aufrollen und ganz von der Unterlage abspringen.

Für eine REM-Analyse beider Seiten der Cuticula an der gleichen Stelle (z. B. beim Nachweis von Perforationen) ist die in Abb. 5 dargestellte Methode des Aufziehens brauchbar. Dabei wird die Cuticula anstelle eines Deckglas-Splitters auf eine Lochblende in Form einer durchstoßenen Aluminium-Folie aufgezogen. Die Größe des Loches hängt von der Stabilität der Cuticula ab. Die Lochblende wird mit der Cuticula entsprechend der Abb. 5 auf den REM-Probenteller aufgebracht. Diese Methode hat einen weiteren Vorteil bei der Analyse der Feinstruktur im REM: bei schräg zum Szintillator gestellten dünnen Objekten ist bei höheren Beschleunigungsspannungen der Primär-Elektronen teilweise eine Durchstrahlung und damit die Darstellung der Innenstruktur der Cuticula möglich.

METALLBESCHICHTUNG UND RASTER-ELEKTRONEN-MIKROSKOPIE

Die Untersuchungsobjekte wurden mit Leitsilber (Firma DEMETRON/Hanau) auf die handelsüblichen REM-Probenteller aufgeklebt. Die Untersuchung von Objekten im REM setzt eine genügend hohe elektrische Leitfähigkeit ihrer Oberflächen voraus. Bei geringer Leitfähigkeit ist durch elektrische Aufladungen beim Abrastern der Oberflächen die Auflösung schlecht. Für nicht-leitende organische Oberflächen gibt es verschiedene Methoden, die Leitfähigkeit zu erhöhen (PFEFFERKORN & PFAUTSCH 1971). Um eine höhere Auflösung zu erzielen, ist eine Metallbeschichtung notwendig, die durch Aufdampfen im Hochvakuum oder durch Beschichtung im Sputtering-Verfahren erreicht wird.

Die konventionelle Bedampfung mit Kohle/Gold wurde in einer Hochvakuum-Präparationsanlage EPA 100 der Firma LEYBOLD-HERAEUS (Köln) durchgeführt. Vorteil dieser Methode ist die relativ geringe thermische Be-

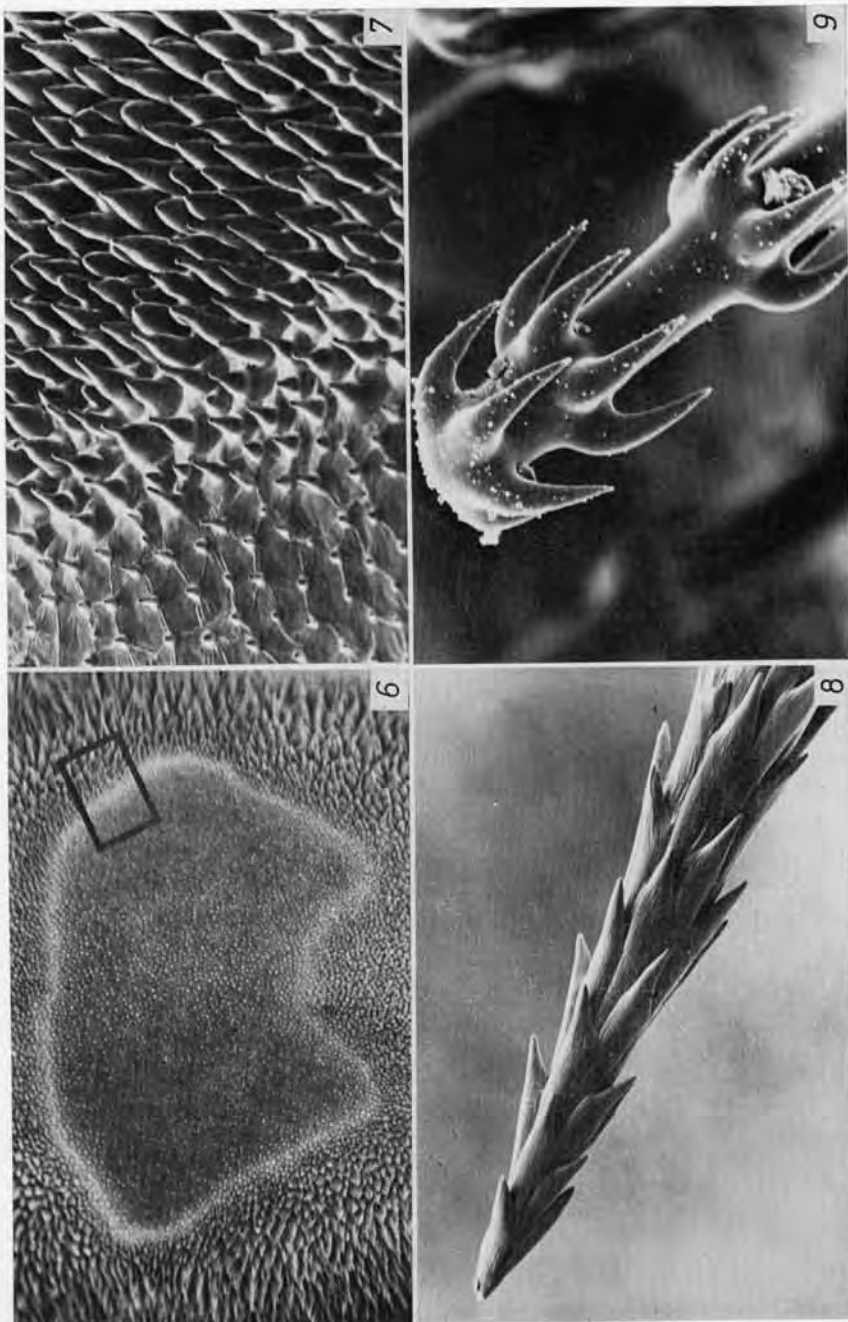


Abb. 6-9. Zellformen: 6. *Ophrys bertolonii* MORETTI (Orchidaceae), 18 x, Blütenlippe mit Omega-förmiger Zeichnung; 7. Detail aus Abb. 6, 1400 x, die Zeichnung hebt sich nicht nur in der Farbe, sondern auch in der Ausbildung der Zellform vom übrigen Labellum ab; 8. *Opuntia microdasys* (LEHM.) PREIFF. (Cactaceae), 400 x, Glochiden-Dorn mit als Widerhaken funktionierenden Papillenzellen; 9. *Loasa coronata* GILL. (Loasaceae), 1400 x, einzelliges Widerhaken-Haar der Blattepidermis.

lastung der Objekte; Nachteil aber, daß trotz kegelförmiger Bedampfung auf rotierender Scheibe stark zerklüftete Oberflächen nicht gleichmäßig beschichtet werden und lokale Aufladungen die Untersuchung im REM stören können.

Eine gleichmäßigere Beschichtung erhält man mit der Methode des „*diode sputtering*“, bei der das Metall durch Kathodenzerstäubung in einer elektrischen Gasentladung auf das Präparat übertragen wird (vgl. BEHRISCH 1964; KAMINSKY 1965). Das Sputtering-Verfahren wurde mit einer Gold-Kathode in verdünnter Argon-Atmosphäre nach der Methode von BARTZ (1974) in einer Kontrastiereinrichtung der Firma LEITZ (Wetzlar) durchgeführt. Durch die erzielte dünne und gleichmäßige Beschichtung erweist sich die Methode der konventionellen Bedampfung gegenüber bei pflanzlichen Oberflächen (incl. Pollen) als überlegen. Nachteil des Verfahrens ist eine höhere thermische Belastung der Proben; nur in Ausnahmefällen (z. B. bei thermisch empfindlichen frischen Blütenblatt-Oberflächen) war eine Hochvakuum-Bedampfung vorzuziehen.

Untersucht wurde in einem Raster-Elektronenmikroskop „*Stereoscan 600*“ der Firma CAMBRIDGE INSTRUMENTS (Cambridge/GB bzw. Dortmund/BRD) bei Beschleunigungsspannungen zwischen 1,5 und 25 kV und Vergrößerungen zwischen 20- bis 50 000-fach (technische Daten bei RATH & GIBBONS 1971). Alle Aufnahmen wurden mit der dem Gerät angeschlossenen Fotoautomatik auf ILFORD FP4 Schwarzweiß-Film (22 DIN) aufgenommen.

3. Form der Epidermiszelle

Die Form der einzelnen Epidermiszelle umfaßt ihre Grundform in der Aufsicht (Umriß der Zelle), den Verlauf der Antiklinalwände, die Ausbildung der Antiklinalgrenzen und Zellecken sowie die Wölbung ihrer periklinalen Außenwand. Die Vielfalt der Zellformen ist aufgrund lichtmikroskopischer Untersuchungen schon lange erfaßt, leider existiert für die unterschiedlichen Merkmale keine einheitliche Terminologie. Als Beispiel sei nur der Begriff „verruucose Epidermis“ angeführt, unter dem gänzlich verschiedene Zellformen und Wandskulpturen verstanden werden. Um eine Vereinheitlichung der Terminologie hat sich eine Arbeitsgruppe der *Commission internationale de microflores du Paléozoïque* (C.I.M.P. 1964) bemüht. Die dort aufgeschlüsselten mikromorphologischen Merkmale können allerdings nicht übernommen werden, da sie ohne Berücksichtigung der existierenden Literatur an schlecht erhaltenem fossilen Material vorgenommen wurden. Die Arbeit ist unvollständig, die darin vorgeschlagene Terminologie fand keinen Eingang in die Literatur. Alle hier vorgeschlagenen Termini der Oberflächenstrukturen von Spermatophyten stützen sich auf eine große Zahl licht- und raster-elektronenmikroskopisch untersuchter frischer Epidermen; es wurde die in der deutschen und angelsächsischen Literatur eingeführte Nomenklatur so weit als möglich berücksichtigt.

A. Grundformen der Epidermiszellen

Epidermiszellen können in der Aufsicht vier- bis vieleckig (tetragonal bis polygonal; meist hexagonal), dabei mehr oder weniger isodiametrisch bis langgestreckt (elongiert; „prosenchymatisch“) sein. Es lassen sich damit die in Abb. 10 dargestellten vier Grundformen unterscheiden. Diese Grundformen können durch Verlappung und Undulation der Antiklinalwände (folgender Abschnitt B; vgl. Epidermiszelle von *Begonia*, Abb. 49) stark modifiziert sein.

A 1: Isodiametrisch-tetragonale Zellen (Abb. 10, 105, 113)

A 2: Elongiert-tetragonale Zellen (Abb. 10)

A 3: Isodiametrisch-polygonale Zellen (meist hexagonal; Abb. 10, 51, 70, 104)

A 4: Elongiert-polygonale Zellen (Abb. 10, 42, 86)

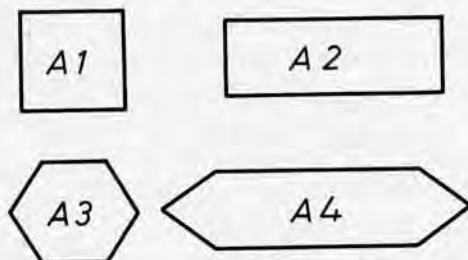


Abb. 10. Grundformen von Epidermiszellen in Aufsicht: A 1 = isodiametrisch-tetragonal; A 2 = elongiert-tetragonal; A 3 = isodiametrisch-polygonal (meist hexagonal); A 4 = elongiert-polygonal (meist hexagonal).

B. Verlauf der Antiklinalwände

Die Seitenwände (Antiklinen) der Epidermiszellen sind gerade, unregelmäßig miteinander verlappt oder mehr oder weniger regelmäßig miteinander verzahnt (unduliert). Die verschiedenen Undulations-Formen kommen als Angiospermen-Tendenzmerkmal unabhängig bei nicht näher miteinander verwandten Familien vor (Übersicht bei NAPP-ZINN 1973). Sie bilden oftmals ein gutes Merkmal zur taxonomischen Abgrenzung von Taxa niedriger systematischer Rangstufe (Arten, Untergattungen, Gattungen). Mit der deskriptiven Erfassung des Antiklinal-Verlaufes hat sich eingehend STACE (1965) befaßt. Er klassifiziert in U-, V- und Omega-förmige Undulationen und zieht Vergleiche mit mathematisch erfaßbaren Schwingungskurven unter Verwendung der Begriffe Amplitude, Wellenlänge und Frequenz. Mit Einschluß der von STACE (l. c.) vorgeschlagenen Terminologie läßt sich die Formenvielfalt mit folgenden Typen (Abb. 11) erfassen:

- B 1: Antiklinalverlauf gerade (Abb. 11, 37, 42, 103)
- B 2: Antiklinen unregelmäßig verlappt (Abb. 49)
- B 3: Antiklinen S-unduliert (Abb. 11, 12)
- B 4: Antiklinen U-unduliert (Abb. 11, 15, 106)
- B 5: Antiklinen Omega-unduliert (Abb. 11, 13, 55, 56)
- B 6: Antiklinen V-unduliert (Abb. 11, 14)

Zwischen den einzelnen Typen gibt es alle Übergänge; die Undulation kann sehr regelmäßig (Testa von *Mammillaria johnstonii*, Abb. 15) bis zu einem unregelmäßigen Verlappen der Zellwände (*Begonia* spec., Abb. 49) ausgebildet sein. Unter dem häufiger verwendeten Begriff „zickzack-förmig“ verzahnter Antiklinen darf man im strengen Sinne nur die V-Undulation z. B. der Testa von *Portulaca pilosa* L., Abb. 14) verstehen. Bei regelmäßig undulierten Antiklinen kann man dem Vorschlag von STACE (1965) folgend

vereinfacht den Wandverlauf als Schwingungskurve beschreiben. Die Abb. 12 zeigt schematisch die quantitativen Unterschiede der S-undulierten Antiklinen der Samenschalen von *Portulaca grandiflora* HOOK. (Wellenlänge 40 μm und Amplitude 8 μm) im Vergleich mit der sehr feinen Wellung von *Satyrrium odorum* SOND. (Wellenlänge 10 μm und Amplitude 2 μm). Die Amplitude der Antiklinal-Undulation kann nach den Untersuchungen von ODELL (1932) abhängig von ökologischen Bedingungen sein, es treten z. B. Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern auf. Wie alle Feinstrukturen ist der Antiklinalverlauf grundsätzlich an verschiedenen epidermalen Geweben am gleichen Individuum unterschiedlich ausgebildet (STACE 1965). Als Beispiel sei auf die Samenschalen bestimmter *Orchis*-Arten (WILDHABER 1972) verwiesen, deren Antiklinalwände in der Samenmitte über dem eingeschlossenen Embryo gerade, gegen das distale Samenende miteinander verlappt verlaufen.

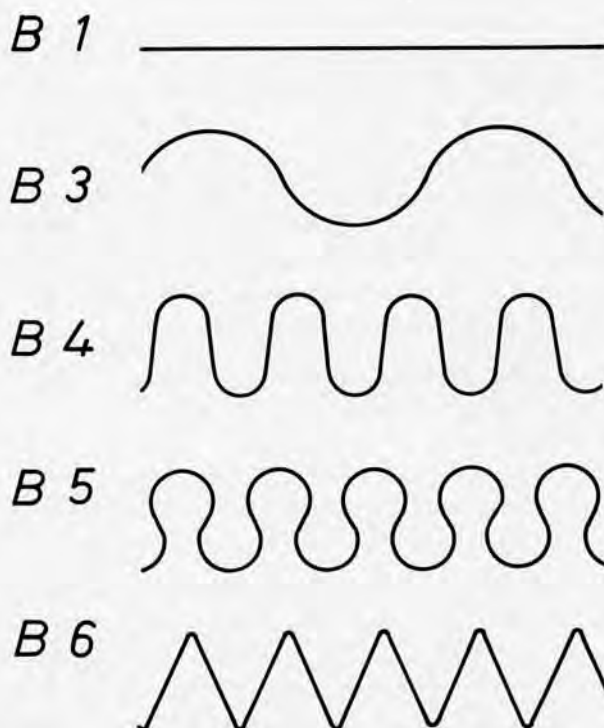


Abb. 11. Verlauf der Antiklinalwände: B 1 = gerade; B 3 = S-unduliert; B 4 = U-unduliert; B 5 = Omega-unduliert; B 6 = V-unduliert.

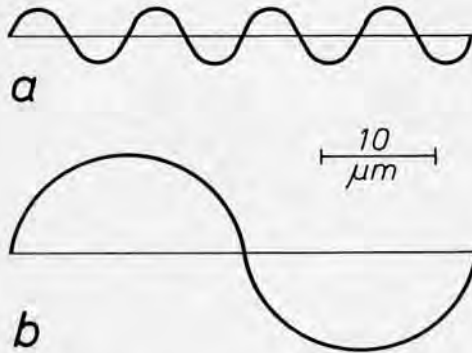


Abb. 12. Quantitative Unterschiede zweier S-undulierter Antiklinen schematisch als Sinusschwingung mit unterschiedlicher Amplitude und Wellenlänge dargestellt: a) fein S-undulierte Antiklinen der Testa von *Satyrion odorum* SOND. (Orchidaceae) mit einer Wellenlänge von 10 µm und einer Amplitude von 2 µm. b) grob S-undulierte Antiklinen der Testa von *Portulaca grandiflora* HOOK. (Portulacaceae) mit einer Wellenlänge von 40 µm und einer Amplitude von 8 µm.

Den undulierten Antiklinalwänden spricht man eine erhöhte Reißfestigkeit und mechanische Stabilität der Epidermis zu (z. B. WYLIE 1943; FREY-WYSSLING 1959). Trotz zahlreicher Arbeiten ist die Entwicklungsgeschichte und die Entwicklungsmechanik der Entstehung undulierter Antiklinalwände ungeklärt (vgl. LINSBAUER 1930; KÜSTER 1956; NAPP-ZINN 1973). Bei *Pulsatilla vulgaris* MILL. beginnt nach AUER (1962) die Wellung mit der Vakuolisierung der Epidermiszellen. Als Ursache für die Undulation sehen die älteren Autoren Spannungsunterschiede in den sich festigenden Zellwänden, hervorgerufen durch das unterschiedliche Wachstum von Epidermis und dem tiefer gelegenen Binnengewebe (z. B. AVERY 1933). Von anderen Autoren wird die Wellung mit der Erhärtung der Cuticula in Verbindung gebracht, wonach das Flächenwachstum der Epidermiszellen durch die sich lokal festigende Cutinschicht (vgl. dazu Kapitel 6 über die Morphogenese der Cuticular-Faltungsmuster) begrenzt sei und nur eine partielle Ausdehnung der Seitenwände zulasse (WATSON 1942; AUER 1962; SIFTON 1963). Die vorliegenden REM-Untersuchungen geben noch keine eindeutigen Hinweise auf die Entwicklungsmechanik des Wandverlaufes. Die an unterschiedlichen Gewebetypen außerordentlich regelmäßigen und komplexen Undulationen (vgl. Abb. 13–15) sprechen gegen eine einfache mechanische Erklärung für das Zustandekommen dieser Zellformen.

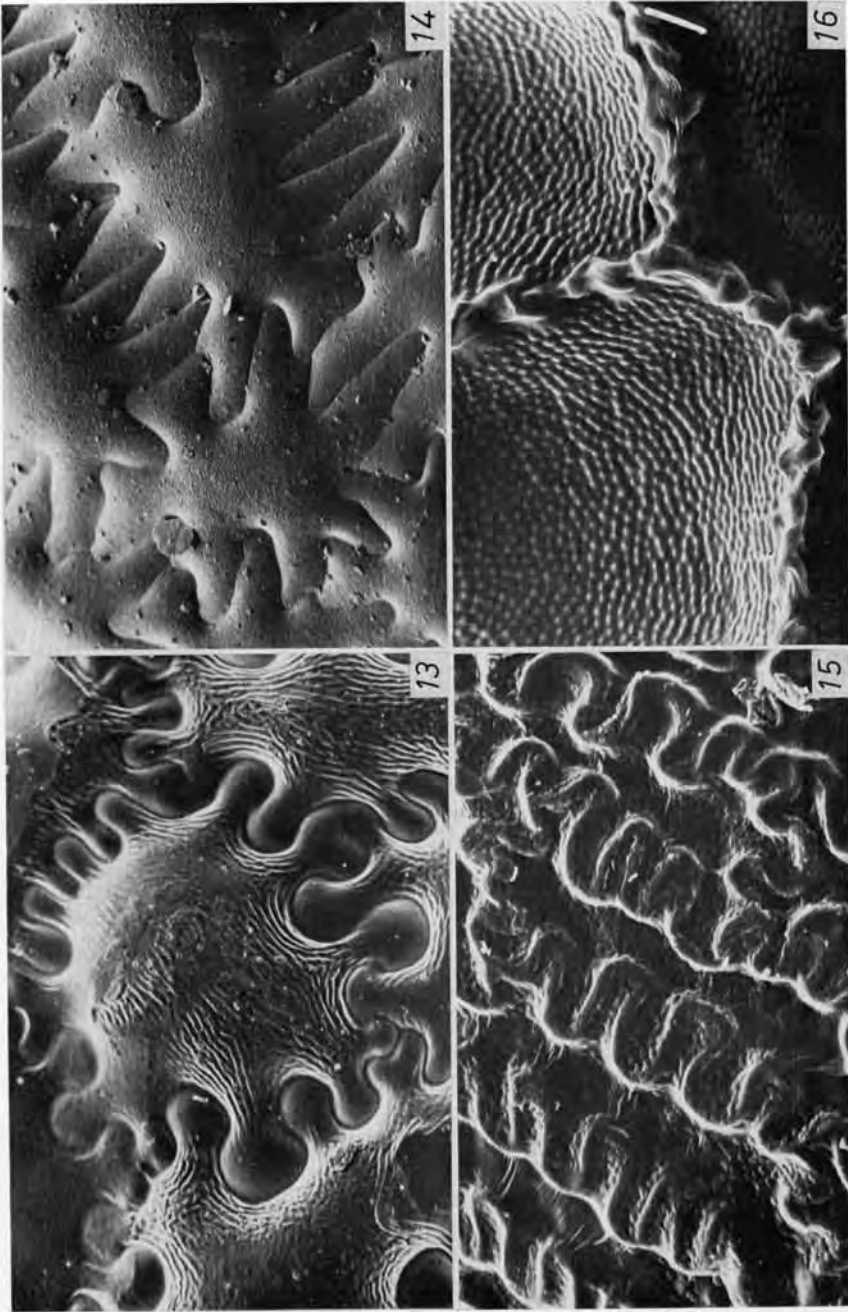


Abb. 13–16. Verlauf und Struktur der Antiklinen an Samenschalen: 13. *Tibouchina semidecandra* (SCHRANK & MART.) COGN. (*Melastomataceae*), 1400 x, Omega-undulierte Antiklinen; 14. *Portulaca pilosa* L. (*Portulacaceae*) 350 x, V-undulierte Antiklinen; 15. *Mammillaria taceae* (Br. & R.) ORG. (*Cactaceae*), 350 x, U-undulierte Antiklinen; 16. *Hamelia patens* Jacq. (*Rubiaceae*) 700 x, perlschnurartig verdickte Antiklinen.

C. Ausbildung der Antiklinalgrenzen

Nicht nur der Verlauf, sondern auch die Nahtstelle der Antiklinalwände kann unterschiedlich ausgebildet sein. Bei ihrer oberflächlich sichtbaren Skulptur gibt es im Prinzip drei verschiedene Möglichkeiten (Abb. 17):

- C 1: Antiklinalgrenze oberflächlich nicht oder nur undeutlich sichtbar (Abb. 17 a)
- C 2: Antiklinalgrenze versenkt (Abb. 13, 17 b, 56)
- C 3: Antiklinalgrenze erhaben (Abb. 16, 17 c)

Es scheint zunächst ein recht einfacher Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Antiklinalgrenze und der Wölbung der periklinalen Außenwand (vgl. Abschnitt D) zu bestehen: zwischen konvexen Zellen sind die Grenzen versenkt (z. B. bei *Bellis*, Abb. 42 u. 43), bei konkaven Zellen aber erhaben ausgebildet (z. B. *Hamelia*, Abb. 16; *Graphorkis*, Abb. 72). Diese Regel ist jedoch nicht allgemeingültig. Zwischen den Papillenzellen der Testa bestimmter *Anacampseros*-Arten (*Portulacaceae*) bilden die erhabenen Antiklinalgrenzen ein auffälliges Netzmuster; ebenso an den tabularen Testazellen der Gattung *Echinofossulocactus* (*Cactaceae*). Umgekehrt kann bei konkaven Zellformen die eigentliche Antiklinalgrenze versenkt bleiben, wie die Beispiele von *Cynorkis fastigiata* TH. (Abb. 73) oder *Cordylanthus parviflorus* (Abb. 74) zeigen. Letztlich sei noch darauf hingewiesen, daß bei manchen Taxa die Antiklinalwände von Testazellen eine perlschnurartige Eigenstruktur aufweisen. Solche Fälle sind für bestimmte *Orchidaceae* (CLIFFORD & SMITH 1969; BARTHOLOTT 1976 a) beschrieben und hier am Beispiel der Rubiacee *Hamelia patens* JACQ. (Abb. 16) abgebildet.

Die Ausbildung der Antiklinalgrenzen ist taxonspezifisch und ähnlich wie der Verlauf der Antiklinen ein gutes taxonomisches Merkmal. Als Beispiel

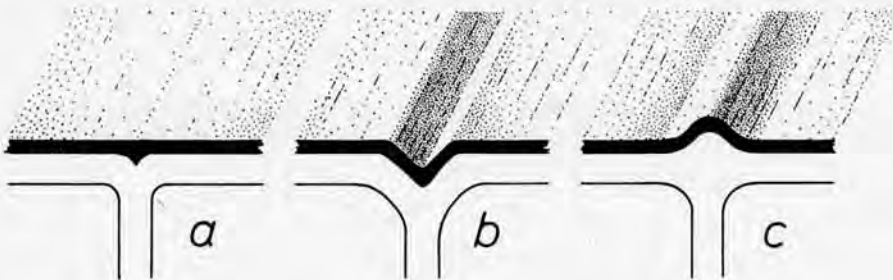


Abb. 17. Ausbildung der Antiklinalgrenzen: a = Antiklinalgrenze nicht oder nur undeutlich ausgebildet; b = Antiklinalgrenze versenkt; c = Antiklinalgrenze erhaben.

sei an die Samenschalen der oben erwähnten Gattung *Echinofossulocactus* erinnert, deren tabulare Testazellen von denen anderer Cactaceen-Gattungen (z. B. *Hylocereus*, Abb. 1) durch ihre erhabenen Antiklinalgrenzen unterscheidbar sind.

D. Wölbungsverhältnisse der periklinalen Außenwände

Bestimmend für die Form von Epidermiszellen ist die Wölbung ihrer Außenwände; sie verursacht die charakteristische Skulptur einer pflanzlichen Oberfläche. Vereinfacht lassen sich Epidermiszellen dabei in drei Grundformen gliedern: sie können flach (tabular), nach innen eingesenkt (konkav) oder nach außen gewölbt (konvex) und über papillöse Formen bis zu langen einzelligen Haaren ausgezogen sein. Diese Mannigfaltigkeit ist zwar hinreichend bekannt; aber jeder Versuch einer Beschreibung raster-elektronen-mikroskopisch darstellbarer Zellformen zeigt, daß in der Literatur keine einheitliche Nomenklatur oder Definition vorliegt. Im folgenden wird vorgeschlagen, die eingebürgerten aber nicht klar definierten Begriffe (wie z. B. „papillös“) für bestimmte Zellformen festzulegen. Ein geeigneter Parameter zur Beschreibung der konvexen Zellformen ist dabei der Quotient y aus der oberflächlich meßbaren freien Breite (b) und Höhe (h) einer Epidermiszelle ($y = \frac{b}{h}$); die zu messenden Strecken (b) und (h) sind schematisch in Abb. 18 am Beispiel einer Epidermiszelle von *Lupinus* dargestellt.

Es ist nicht möglich, mit der folgenden Klassifikation sämtliche Formen von Epidermiszellen zu erfassen. Nicht berücksichtigt sind dabei die mannigfaltigen und oftmals bizarren Formen idioblastischer Zellen (z. B. manche Drüsenzellen oder einzellige Haare), als Beispiel für eine solche nur individuell zu beschreibende komplexe idioblastische Zellform ist ein einzelliges Haar aus der Blattepidermis von *Loasa coronata* GILL. (Abb. 9) abgebildet (vgl. die Übersicht über Haarformen bei UPHOF 1962 und HUMMEL & STAESCHE 1962). Mit der folgenden Einteilung lassen sich die meisten epidermalen Zellformen beschreiben; zusammenfassend sind die Wölbungsverhältnisse in Abb. 19 schematisch dargestellt.

Tabulare Zellformen:

D 1: tabular (Abb. 1)

Tabular-konvexe Zellformen:

D 2: tabulare Zelle mit Papille

D 3: tabulare Zelle mit Haarpapille

D 4: tabulare Zelle mit Haar (Abb. 3)

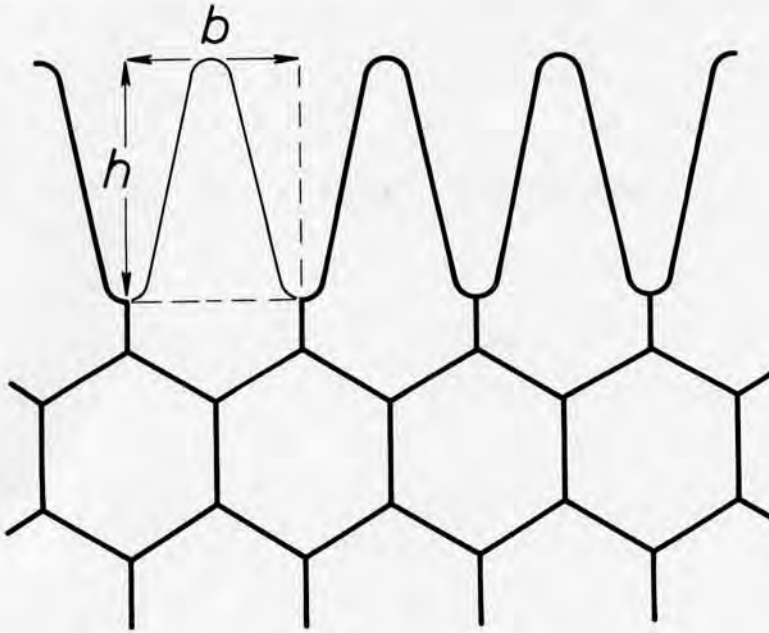


Abb. 18. Die für die Zellform wesentliche freie Höhe (h) und Breite (b) einer Epidermiszelle (Blütenblatt von *Lupinus*, nach STRASBURGER, verändert). Breiten/Höhenquotient

$$y = \frac{b}{h}$$

Die Formenvielfalt tabular-konvexer Zellen ist mit den Typen D 2–4 nicht erschöpft. Die partielle Auswölbung der Periklinalwand kann entsprechend den von Haaren bekannten Formen vielgestaltig sein, so keulenförmig an den Samenschalen mancher *Cactaceae* (z. B. bei *Gymnocalycium asterium* ITO). Im Normalfall wird die partielle Auswölbung zentral angelegt; man kann dann z. B. bei D 4 präziser von einer tabularen Zelle mit Zentral-Haar sprechen. Oftmals werden die Auswölbungen aber peripher im Antiklinalfeld (vgl. Abschnitt F) der periklinalen Außenwand angelegt; so an den Samenschalen von *Blossfeldia minima* RITTER (Abb. 3), an denen regelmäßig tabulare Zellen mit Rand-Haaren ausgebildet werden. Die morphologische Ableitung der Verhältnisse bei *Blossfeldia* von normalen Papillenzellen läßt sich an der nahe verwandten Gattung *Frailea* (Abb. 4) darstellen. Exzentrisch angelegte Papillen wurden von STACE (1965) für die Blattepidermis von *Combretum zenkeri* ENGL. & DIELS beschrieben.

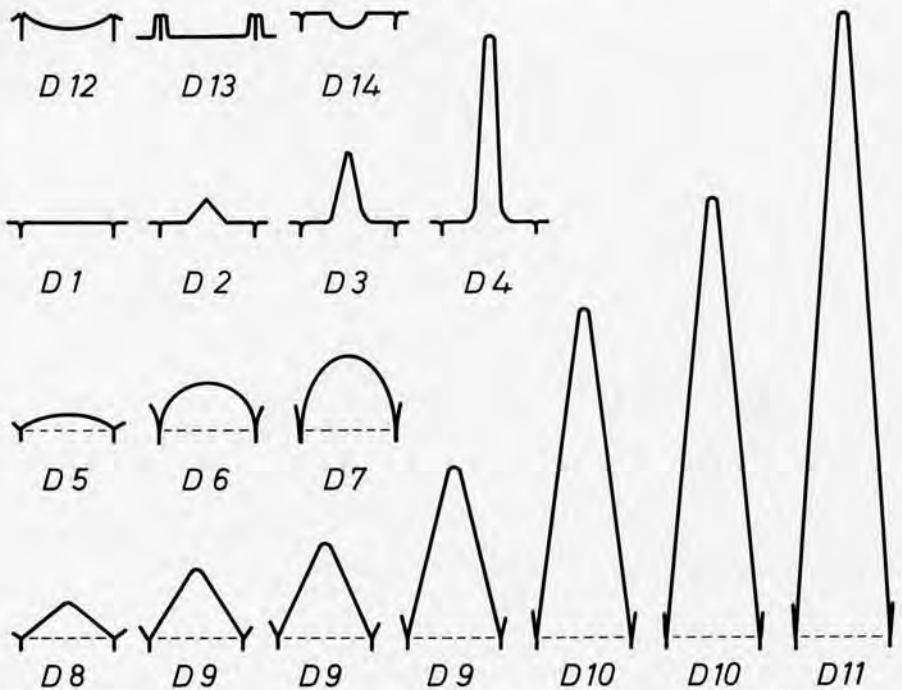


Abb. 19. Wölbungsverhältnisse der periklinalen Außenwände von Epidermiszellen: (y = Quotient aus Breite und Höhe); **tabulare Zellen:** D 1; **tabular-konvexe Zellen:** D 2 tabulare Zelle mit Zentralpapille; D 3 tabulare Zelle mit Zentralpapillenhaar; D 4 tabulare Zelle mit Zentralhaar; **konvexe Zellen:** D 5 konvex ($y \geq 3$); D 6 halbkugelig ($y \sim 2$); D 7 kuppelförmig ($y < 1,5$); D 8 kegelförmig ($y > 1,5$); D 9 Papille ($y < 1,5$ und $> 0,5$); D 10 Haarpapille ($y < 1/3$ und $> 1/6$); D 11 Haar ($y < 1/7$); **konkave Zellen:** D 12 konkav; D 13 orchidoid; D 14 tabular-konkav.

Konvexe Zellformen:

- D 5: konvex ($y \geq 3$; Abb. 23, 33, 42)
- D 6: halbkugelig ($y \sim 2$; Abb. 115)
- D 7: kuppelförmig ($y < 1,5$; Abb. 97)
- D 8: kegelförmig ($y > 1,5$; Abb. 40)
- D 9: Papille ($y < 1,5$ und $> 0,5$; Abb. 28, 41)
- D 10: Haarpapille ($y < 1/3$ und $> 1/6$; Abb. 7 rechts)
- D 11: Haar ($y < 1/7$)

Zwischen den verschiedenen konvexen Zelltypen gibt es Übergangsformen; oftmals innerhalb eng begrenzter epidermaler Flächen. So ist die Zeichnung auf der Blütenlippe von *Ophrys* (Abb. 6 u. 7; vgl. EHLE 1976b) mit der unterschiedlichen Ausbildung tabularer bis haarpapillöser Zellformen ver-

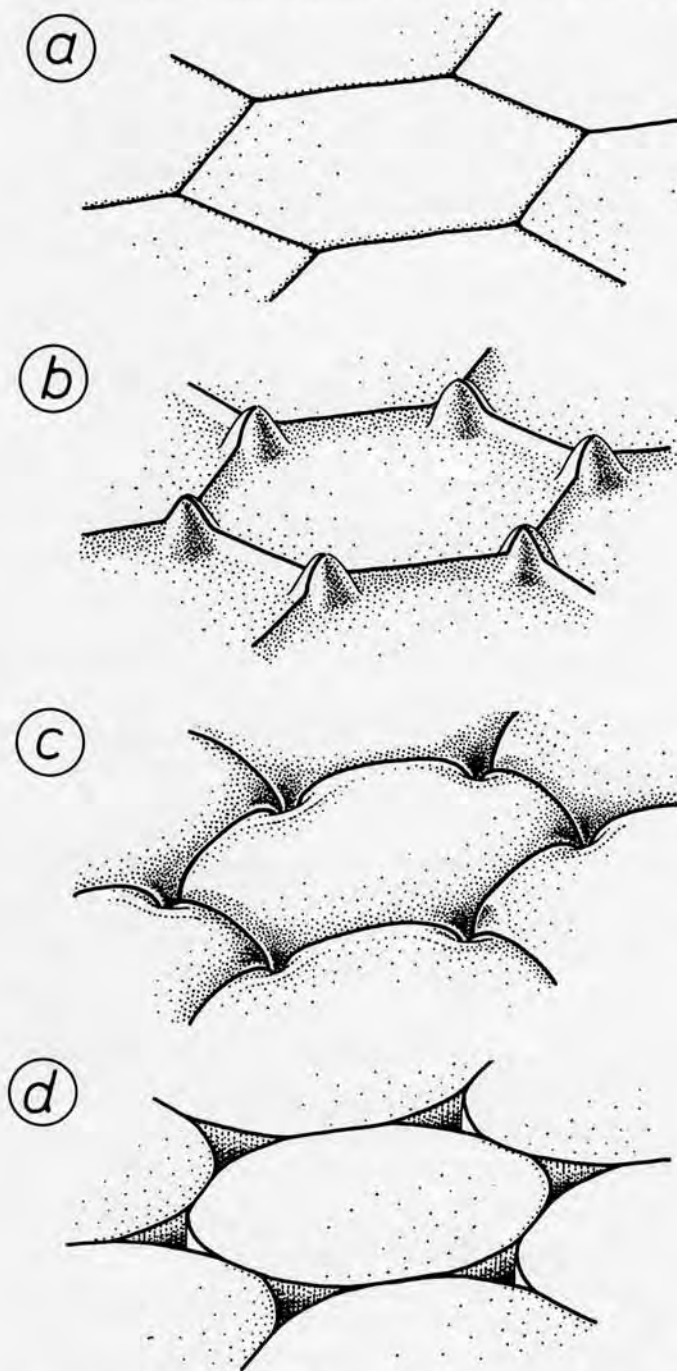


Abb. 20. Ausbildung der Zellecken: a = Zellecken ohne abweichende Struktur (Normalfall);
 b = Zellecken erhaben; c = Zellecken versenkt; d = Zellecken mit Interzellularen.

knüpft. Schiefe Papillen oder schiefe Haarpapillen treten insbesondere an Epidermisoberflächen mit mechanischer Widerhaken- oder Gleit-Funktion auf. Als Beispiele sind die harpunenartigen Glochiden-Dornen von *Opuntia microdasys* (LEHM.) PFEIF. (Abb. 8) und die Oberflächen der Rutschzonen aus den Fangblättern der insectivoren Gattungen *Sarracenia* (Abb. 25) und *Cephalotus* (Abb. 26) abgebildet. Ähnliche Formen, bei denen es sich vermutlich um Artefakte handelt, sind für fossile Epidermen erwähnt (C.I.M.P. 1964).

Konkave Zellformen:

D 12: konkav

D 13: kohäsionskollabiert (Abb. 72, 75)

D 14: tabular-konkav (Abb. 70, 71)

Konkave Zellformen treten vorzugsweise an toten, austrocknenden Epidermen (wie Samenschalen) auf. Mit diesem natürlichen Prozeß des Austrocknens verbundene Änderungen von Zellformen und Oberflächen bezeichnen wir als Kohäsionsdeformationen (vgl. KÜSTER 1956).

Eine charakteristische Kohäsionsdeformation (z. B. der Samenschalen von *Orchidaceae*, *Orobanchaceae*, *Pyrolaceae*) besteht darin, daß die periklinale Außenwand nach innen kollabiert und der periklinalen Innenwand der Zelle dicht anliegt (vgl. RAUH *et al.* 1975; BARTHOLOTT 1976 a). Wir bezeichnen diesen weitverbreiteten Zelltyp als kohäsionskollabiert. Kohäsionsdeformationen sind natürliche präformierte Deformationen. Sie dürfen nicht mit ähnlichen Artefakt-Deformationen verwechselt werden, die bei allen turgeszenten Geweben bei der Untersuchung im Vakuum ohne schonende Dehydrierung auftreten; diese Präparations-Deformationen muß man in die Gruppe raster-elektronenmikroskopischer „Pseudo-Strukturen“ (BLASCHKE & SCHUR 1972) oder „Pseudo-Skulpturen“ einordnen.

E. Ausbildung der Zellecken; Interzellularen

In manchen Fällen können die Antiklinalgrenzen an den Ecken dreier aneinanderstoßender Zellen taxonspezifische Eigenstrukturen aufweisen. Die Verhältnisse sind schematisch in Abb. 20 a–d dargestellt:

E 1: Zellecken nicht von der übrigen Antiklinalgrenze abweichend (Normalfall; Abb. 14, 20 a, 27, 75)

E 2: Zellecken erhaben ausgezogen (Abb. 20 b, 72)

E 3: Zellecken versenkt (Abb. 20 c, 23, 24)

E 4: Freie Interzellularen an den Zellecken (Abb. 20 d, 21, 22)

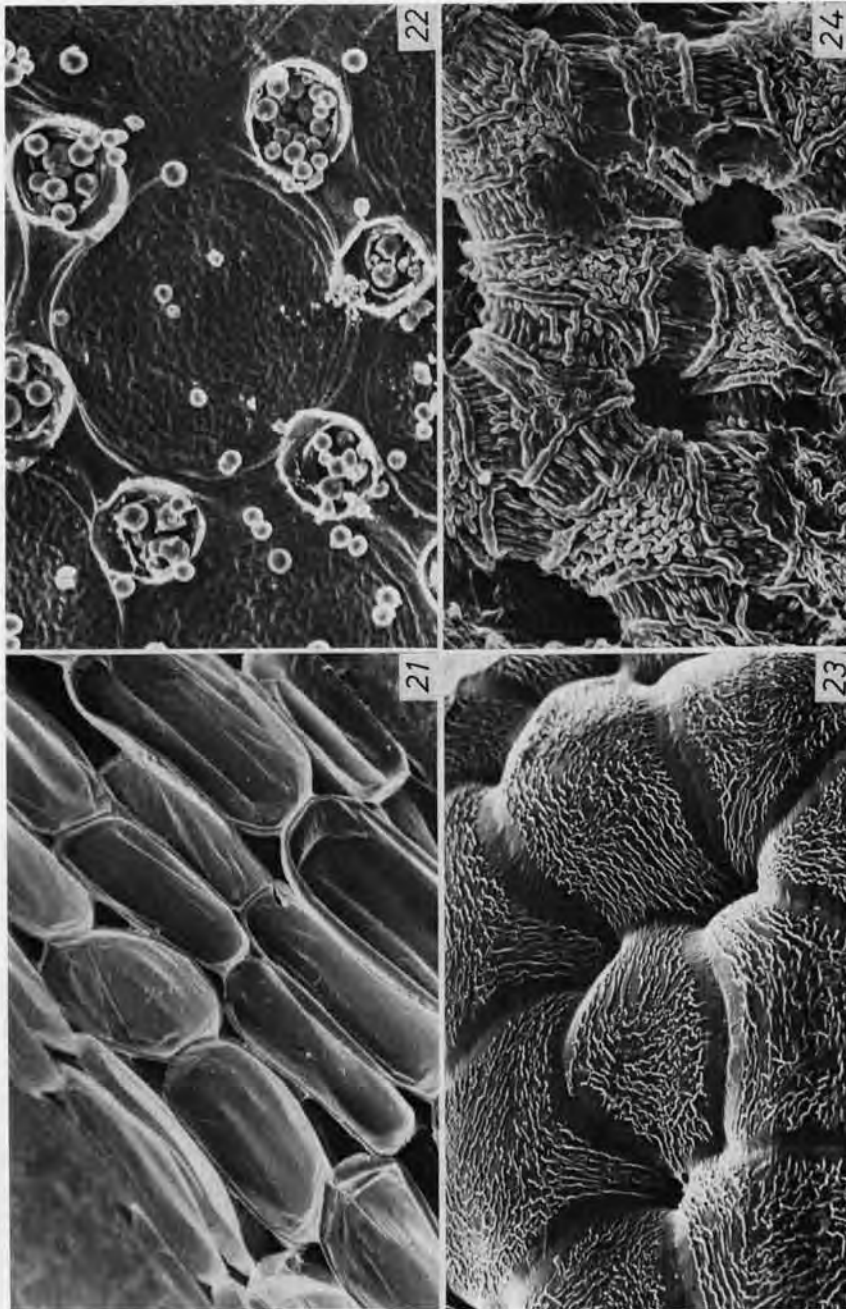


Abb. 21-24. Ausbildung der Zellecken bei Samenschalen: 21. *Goodyera repens* (L.) R. BROWN (Orchidaceae), 700 x, freie Interzellularen an den Zellecken; 22. *Euphorbia retusa* FORSSK. (Euphorbiaceae), 1400 x, Interzellularen mit kugelförmigen Partikeln; 23. *Monvillea campinensis* (BACKB. & VOLL) BACKB. (Cactaceae), 350 x, eingesenkte Zellecken („Zwischengrubchen“); 24. *Epiphyllum phyllanthus* (L.) HAW. (Cactaceae), 350 x, kraterartig versenkte Zellecken.

Erhaben ausgezogene Zellecken sind oftmals in Verbindung mit kohäsions-kollabierten Zellformen ausgebildet. Die Samenoberflächen mancher Orchideen (z. B. *Graphorkis lurida* (Sw.) O. KtZ., Abb. 72) können dadurch fein bestachelt erscheinen; bei der Gattung *Thrixspermum* sind die Zellecken sogar zu langen widerhakenartigen Gebilden ausgezogen (BARTHLOTT 1976a; RAUH *et al.* 1975). Bei ähnlichen für fossile Gewebe beschriebenen Strukturen (C.I.M.P. 1964) handelt es sich wahrscheinlich um Artefakte, die beim Fossilisationsprozeß entstanden, bzw. das abgebildete Gewebe (l. c. Tafel I/6) ist keine Epidermis-Oberfläche.

Die Entstehung versenkter Zellecken läßt sich an den Samenschalen von *Cactaceae* verfolgen: häufig sind die Ecken nur andeutungsweise eingesenkt wie bei *Disocactus eichlamii* (WGT.) BR. & R. oder *Monvillea campinensis* (BACKBG. & VOLL) BACKBG. (Abb. 23), im Extrem dagegen der ganze Komplex um die Ecken dreier aneinanderstoßender Zellen tief kraterartig versenkt wie bei *Epiphyllum phyllanthus* (L.) HAW. (Abb. 24; vgl. BARTHLOTT & RAUH 1974/75). Diese Skulpturen bezeichnet BUXBAUM (1957–1960) als „Zwischengrübchen“ (foveola interstitialia) und unterscheidet sie von den oberflächlich ähnlichen tabular-konkaven Zellformen abgeleiteter *Cactaceae* (z. B. *Mammillaria yaquensis* CRAIG, Abb. 70 u. 71), die er „grubig punktiert“ (testa foveolata) nennt.

An toten, kohäsionsdeformierten Epidermen können deutliche freie Interzellularen ausgebildet werden, die z. B. für *Goodyera* [*G. repens* (L.) R. BROWN; Abb. 21] gattungsspezifisch sind (BARTHLOTT 1976a). Merkwürdig modifizierte Interzellularen zeigen nach EHLE (1976) die Samen bestimmter *Euphorbia*-Arten (z. B. *E. retusa* FORSSK.; Abb. 22), die mit submikroskopischen globulären Partikeln angefüllt sind. Nach ESAU (1969) finden sich „Interzellularräume in der Epidermis von Blütenblättern, die aber nach außen durch die Cuticula abgedichtet sind“. Solche Interzellularen, die allerdings nicht vollständig von einer Cuticula überdeckt sind (möglicherweise ein Präparationsartefakt), finden sich an den lebenden Blütenepidermiszellen von *Luisia bircheri* BL. (Abb. 90 u. 91).

Die Ausbildungsformen der Zellecken sind weitgehend taxonspezifisch und können an Samen oftmals zur Charakterisierung von Gattungen bzw. Untergattungen herangezogen werden.

4. Die Oberflächenskulptur von Epidermiszellen

Im Gegensatz zu den bislang besprochenen Strukturen, die im weiteren Sinne die „Form“ der Zellen beschreiben, umfaßt die Oberflächenskulptur das „Relief“ der freien Wandoberfläche selbst. Es handelt sich bei diesen Strukturen um mannigfaltige Faltungsmuster der Cuticula, verschiedene verrucose Oberflächenskulpturen, sekundäre Wandverdickungen und auf der Cuticula liegende epicuticulare Wachse.

F. Faltungsmuster der Cuticula

Die Fältelung der Cuticula ist die auffälligste und am längsten bekannte Oberflächenskulptur. Obwohl erste lichtmikroskopische Aufnahmen schon von MÜLLER (1893) publiziert wurden, liegen bis heute nur wenige Untersuchungen zur Mikromorphologie und Entwicklungsgeschichte der Faltungsmuster vor (vgl. die wenigen Angaben in MARTIN & JUNIPER 1970). Die Gründe dafür sind vor allem darin zu suchen, daß sich die Skulptur der Cuticula mit licht- und transmissionselektronen-mikroskopischen Methoden schwer darstellen läßt; erst die Raster-Elektronenmikroskopie ermöglicht eine genauere Analyse.

An wichtigeren lichtmikroskopischen Arbeiten zur Skulptur der Cuticula sind die von KURER (1917) und vor allem von MARTENS (1934) zu nennen; der letztere hat sich in sorgfältigen Untersuchungen mit der Morphogenese der Faltungsmuster an *Tradescantia* beschäftigt. Zusammenstellungen der weiterstreuten Literatur finden sich bei MARTENS (1934), MARTIN & JUNIPER (1970) und NAPP-ZINN (1973). Transmissions-elektronenmikroskopisch haben BOCK (1955, Diss.) und BRINGMANN & KÜHN (1955 a u. 1955 b) die Skulptur isolierter Cuticulae untersucht. Die letzteren Autoren haben einige wesentliche Merkmale cuticularer Faltungsmuster erkannt; vor allem daß Cuticulae in der Mitte der Zellfläche vom peripheren Bereich abweichend gefältelt sein können (s. der weiter unten beschriebene Zentralfeld-Typ). BRINGMANN & KÜHN (l. c.) versuchen, die Cuticularskulpturen in mehrere Typen einzuteilen, jedoch ist diese Klassifikation unvollständig und weitgehend falsch. Dies liegt daran, daß zum einen nur eine kleine Zahl Cuticulae untersucht

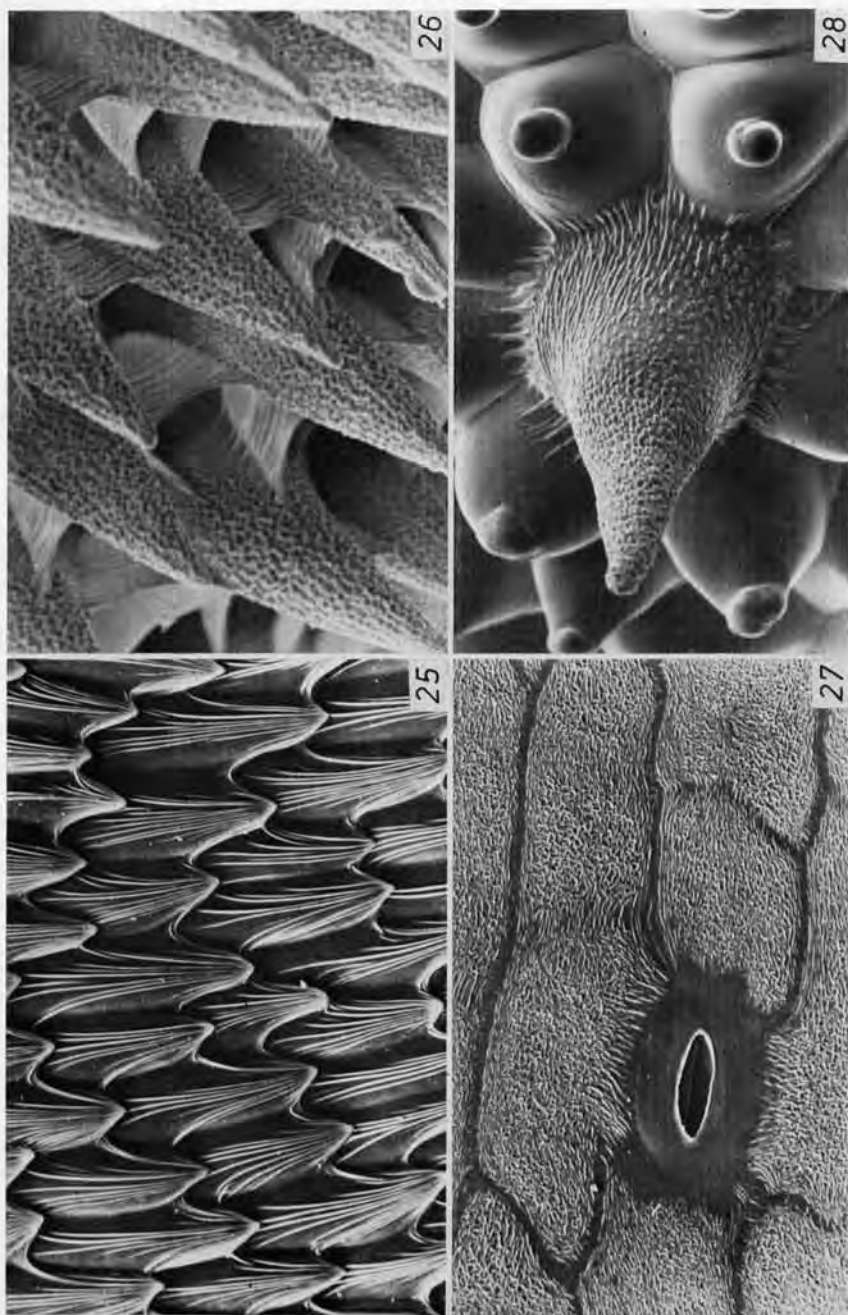


Abb. 25-28. Cuticularfaltungsmuster: 25. *Darlingtonia californica* TORREY (*Sarraceniaceae*), 350 x, Rutschzone mit nach unten gerichteten Papillen und parallel auf die Zellspitzen zulaufenden Cuticularfalten; 26. *Cephalotus follicularis* LABILL. (*Cephalotaceae*), 700 x, Rutschzone, Cuticularfalten fein gekräuselt; 27. *Scilla bifolia* L. (*Liliaceae*), 350 x, Blütenblatt, sehr feine Fältelung über den Zelllumen, schmale Antiklinalfelder und Stoma-Komplexe ungefaltet; 28. *Stapelia wilmaniae* LUCKH. (*Asclepiadaceae*) 700 x, eine gefaltete Papillenzelle, umgebende Zellen glatt.

werden konnte und die existierende Formenmannigfaltigkeit nicht erfaßt wurde; zum anderen mußten die TEM-Arbeiten an isolierten Cuticulae durchgeführt werden. Beim Ablösen der Cuticula von der Zellwand werden die Skulpturverhältnisse aber verändert bzw. die Faltungsmuster teilweise zerstört. Somit ist schon die Einteilung in die drei Grundtypen (BRINGMANN & KÜHN 1955 b), nämlich in (1) offene, (2) kollabierte und (3) gekippte Falten nichts anderes als eine Klassifizierung von Präparations-Artefakten.

Während LINSBAUER (1930) nur zwischen „Streifen“ und „Wellen“ der Cuticula unterscheidet, haben die REM-Aufnahmen seit den Untersuchungen von AMELUNXEN *et al.* (1967) die Mannigfaltigkeit und Komplexität cuticularer Faltungsmuster aufgedeckt (vgl. Übersicht der REM-Literatur im einleitenden Kapitel). Die Vielfalt der Faltungsmuster läßt sich dabei auf

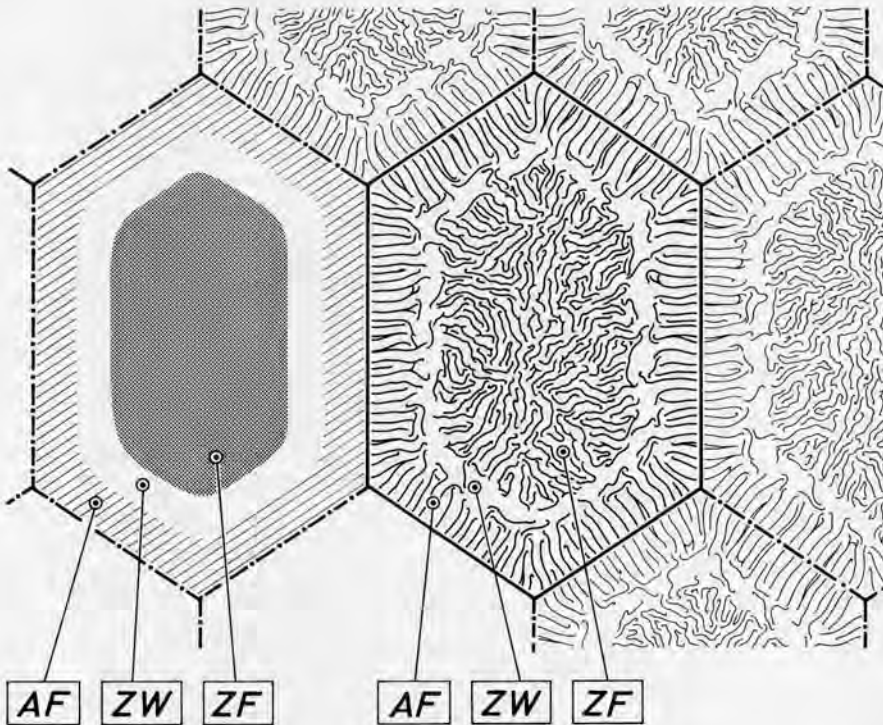


Abb. 29. Zentralfeld-Typ (Angiospermen-Grundtyp) des Cuticularfaltungsmusters: In der rechten Zelle ist das Faltungsmuster und in der linken Zelle die Felder-Abgrenzung schematisch eingezeichnet. AF = Antiklinalfeld; ZF = Zentralfeld; ZW = Zentralwulst.

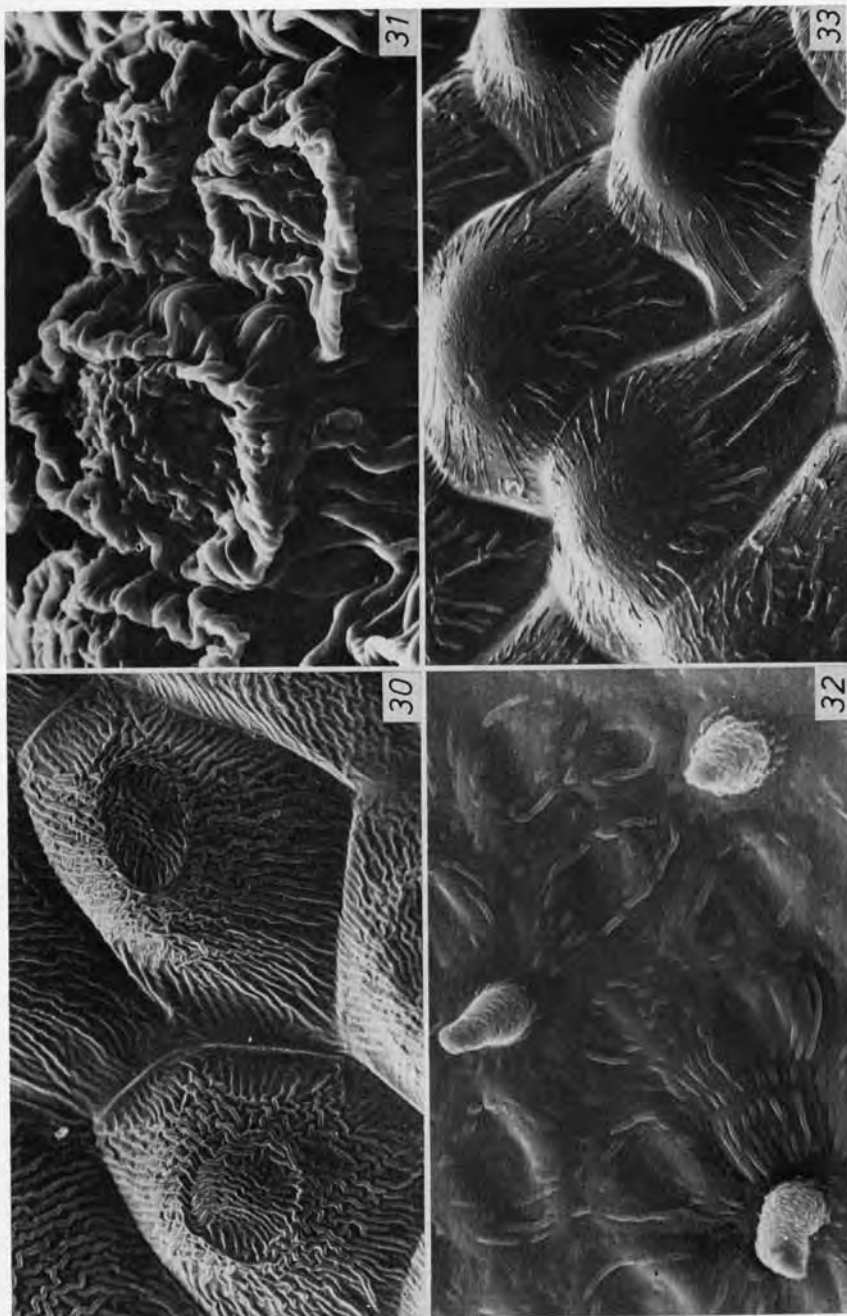


Abb. 30-33. Cuticularfaltungsmuster: 30. *Tillandsia hamaleana* MORREN (Bromeliaceae), 700 x, Blütenblatt, Zentralfeld-Typ; 31. *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG. (Cactaceae), 700 x, Testazellen mit starkem Zentralwulst; 32. *Caralluma dioscoridis* LAVR. (Asclepiadaceae), 700 x, Blütenepidermis, wenige gefaltete Haarpapillen, tabulare Zellen mit sich auflösenden Cuticularfalten; 33. *Mila neuleana* BACKBG. (Cactaceae), 700 x, Testa, Zentralfeld glatt, Zentralwulst fehlt, Antiklinalfeld mit radiären Cuticularfalten.

einen Typus, der unabhängig bei verschiedensten mono- und dicotylen Verwandtschaftskreisen auftaucht, zurückführen. Von diesem Angiospermen-Grundtyp (im folgenden Zentralfeld-Typ genannt) können die anderen Faltungsmuster abgeleitet werden.

Zentralfeld-Typ (Angiospermen-Typ) des cuticularen Faltungsmusters (vgl. Schema Abb. 29 und Abb. 30, 113):

Durch die unterschiedliche Ausbildung der Cuticularfaltung läßt sich die Oberfläche einer Epidermiszelle in zwei Bereiche einteilen: als Antiklinalfeld (Abb. 29 AF) bezeichnen wir den Bereich über den Zellgrenzen und der peripheren Periklinalfläche; das Antiklinalfeld ist charakterisiert durch mehr oder weniger parallele, etwa im rechten Winkel über die Antiklinalgrenzen verlaufende Falten. Die einzelnen Falten laufen ohne Unterbrechung über die Antiklinalgrenzen hinweg, bei stark gefälteten Cuticulae sind die Antiklinalgrenzen damit nicht mehr sichtbar (Abb. 113). Vom Antiklinalfeld abweichend ausgebildet ist die Cuticularfältelung des zentralen Bereiches einer Epidermis-Zelloberfläche, des Zentralfeldes (Abb. 29 ZF). Das Zentralfeld ist meistens feiner, nicht parallel gefältelt (Abb. 113). Im typischen Fall sind Antiklinalfeld und Zentralfeld durch einen Wulst kräftiger reliefartig erhabener Falten, den Zentralwulst (Abb. 29 ZW) getrennt (vgl. Abb. 30, 109, 113). Die Ausbildung eines Zentralwulstes kann unterbleiben, Antiklinal- und Zentralfeld sind dann allein durch den Verlauf ihrer Faltung unterscheidbar (Abb. 37 u. 40).

Die große Mannigfaltigkeit der cuticularen Faltungsmuster beruht auf der unterschiedlichen Ausbildung mehrerer Merkmale. Mit den folgenden Kriterien (F 1 bis F 23) läßt sich die mikromorphologische Vielfalt beschreiben und diagnostisch erfassen:

Stärke der Cuticularfaltung:

- F 1: Cuticula nicht gefältelt (Abb. 3, 4)
- F 2: Faltung schwach, oftmals nur über den Antiklinen sichtbar (Abb. 70)
- F 3: Faltung deutlich ausgebildet (Abb. 27, 37)
- F 4: Faltung sehr stark (Abb. 31, 109)

Die Stärke der Cuticularfaltung kann sehr unterschiedlich sein. Häufig sind nur wenige Fältchen senkrecht zu den Antiklinalgrenzen ausgebildet, wie z. B. über der kohäsionsdeformierten Zellwand der Testa von *Mammillaria yaquensis* CRAIG (Abb. 70); im anderen Extrem ist die Faltung so stark, daß man sie, wie an der Testa von *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG. (Abb. 31, 109), mit dem bloßen Auge (!) erkennen kann. Sehr dicke Cuticulae oder Cuticulae mit dicker darunter liegender Cuticularschicht (z. B. bei vielen

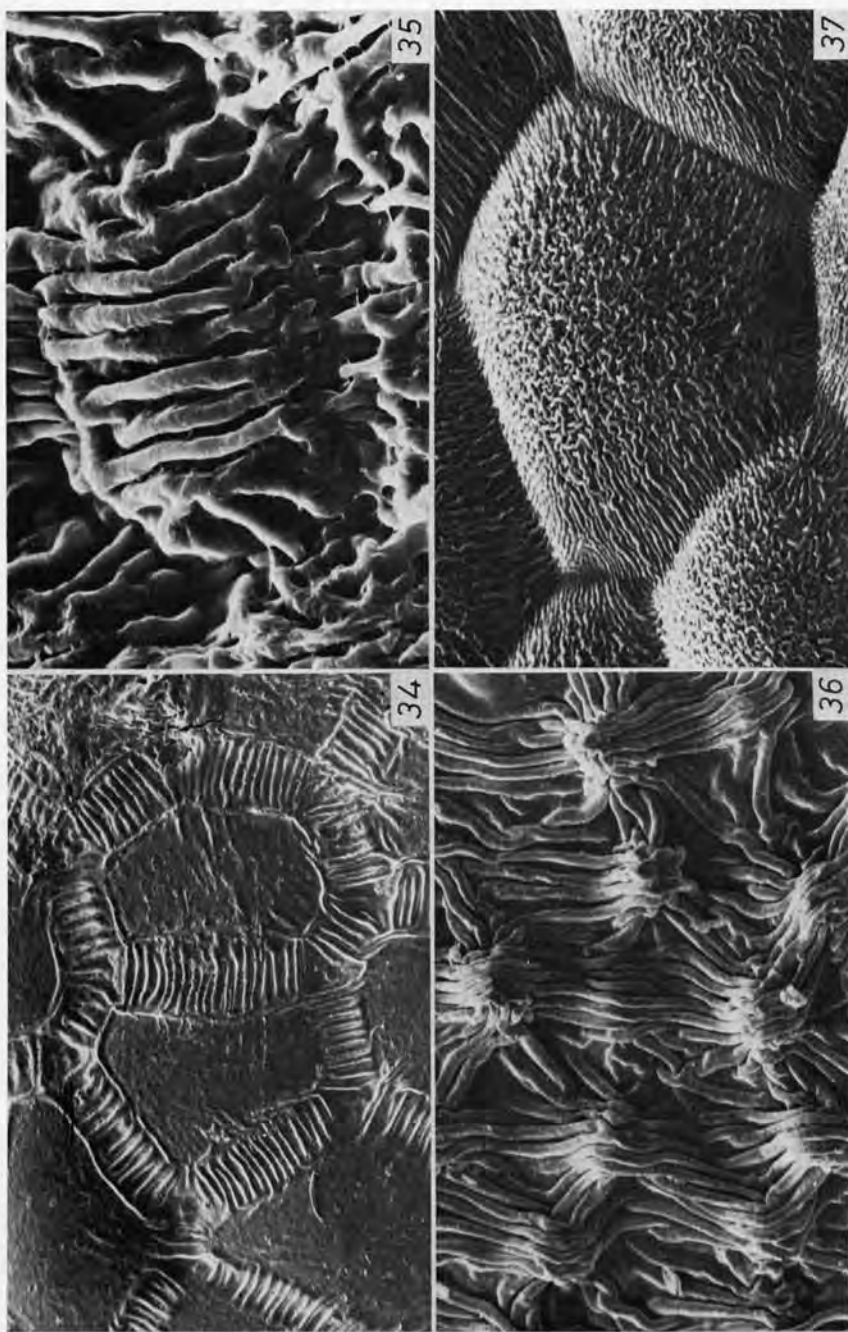


Abb. 34–37. Cuticularfaltungsmuster: 34. *Oroya borchersii* (BÖD.) BACKB. (*Cactaceae*), 700 x, Testa, Zentralfeld unskulpturiert, Zentralwulst einfach, Antiklinalfeld parallel gefaltet; 35. *Malacocarpus corynodes* (O. ex PREIF.) SP. (*Cactaceae*), 700 x, Testazelle, grobe parallele Falten; 36. *Selago longipedicillata* ROLFE (*Scrophulariaceae*), 700 x, Blattepidermis, grobe Cuticularfalten; 37. *Begonia*-Hybr. (*Begoniaceae*), 1400 x, Blütenblatt, Antiklinalfelder fein parallel gefaltet, Zentralfeld durch ungeordnet-gekräuselten Faltenverlauf abgegrenzt.

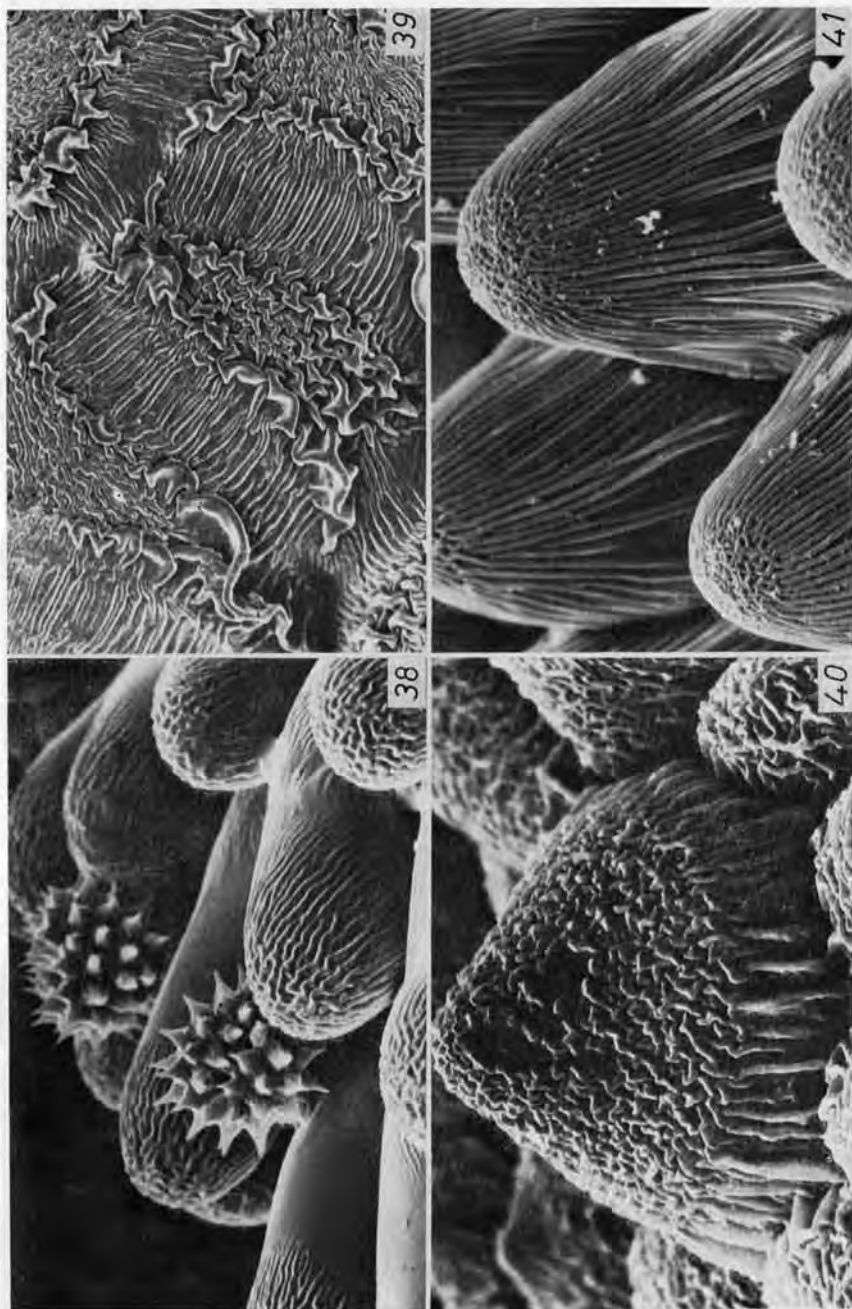


Abb. 38-41. Cuticularfaltungsmuster: 38. *Bellis perennis* L. (*Asteraceae*), 1400 x, Narbenoberfläche, Zellen kuppelförmig bis papillös, Zentralfeld gefaltet, Antiklinalfeld glatt; 39. *Oroya peruviana* (K. Sch.) Br. & R. (*Cactaceae*), 700 x, Testa, Zentralfeld klein, Zentralwulst deutlich, Antiklinalfeld groß, parallel gefaltet; 40. *Stapelia variegata* L. (*Asclepiadaceae*), 1400 x, Blütenepidermis, Zentralfeld feingekräuselt, Antiklinalfeld parallel gefaltet; 41. *Anthemis tinctoria* L. (*Asteraceae*), 1400 x, Blütenepidermis, Zentralfeld reduziert, Wulst fehlt, großes parallel gefaltetes Antiklinalfeld.

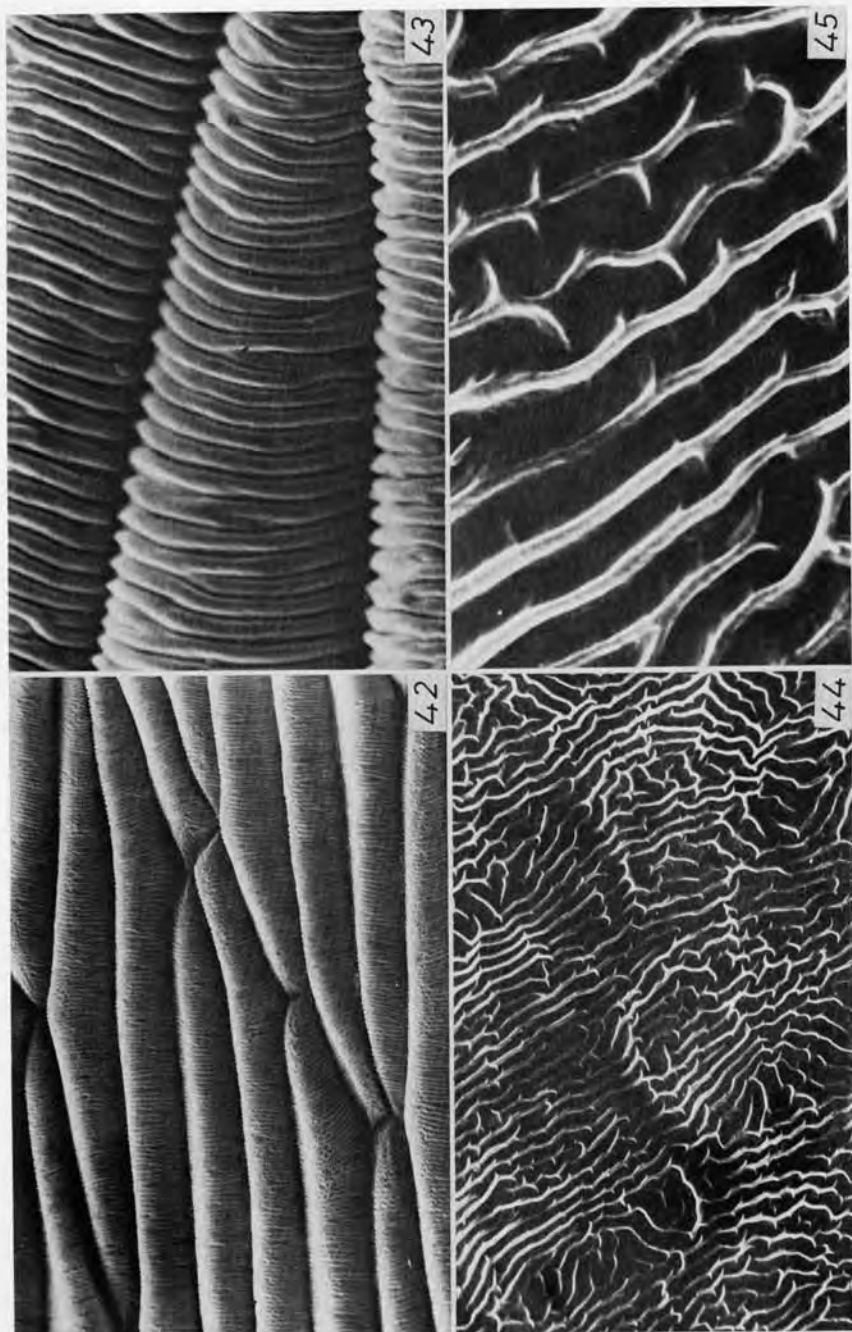


Abb. 42-45. Cuticularfaltungsmuster an Blütenepidermen: *Bellis perennis* L. (*Asteraceae*), 700 x, Cuticula parallel gefaltet, Antiklinal- und Zentralfeld nicht unterscheidbar; 43. Detail aus Abb. 42, 3500 x; 44. *Vriesea gladioliflora* (WENDL.) ANT. (*Bromeliaceae*), 700 x, Cuticula durch größere Zwischenräume getrennt; 45. Detail aus Abb. 44, 3500 x.

Xerophyten, wie *Aloe* und *Gasteria*; vgl. FRITZ 1935) sind anscheinend niemals gefältelt.

Dichte der Faltung und Abstände zwischen den Einzelfalten:

F 5: Faltungsdichte grob, ca. 2–4 Falten pro 20 µm (Abb. 48A, 35, 47)

F 6: Faltungsdichte mittel, ca. 5–10 Falten pro 20 µm (Abb. 48B, 117)

F 7: Faltungsdichte fein, ca. 10–20 Falten pro 20 µm (Abb. 48C, 37)

F 8: Faltungsdichte extrem fein, ca. 20–35 Falten pro 20 µm
(Abb. 48D, 42, 46)

F 9: Falten dicht aneinander liegend (Abb. 43)

F 10: Falten mit Zwischenräumen etwa so breit wie die Falten selbst
(Abb. 35)

F 11: Falten mit größeren Zwischenräumen (Abb. 25, 33, 44, 45)

Die Faltungsdichte (F 5 bis F 8) gibt die durchschnittliche Anzahl von Falten pro Längen- bzw. Flächeneinheit an. Schematisch vereinfacht sind diese Verhältnisse in Abb. 48 A–D anhand der Anzahl mehr oder weniger paralleler Falten auf eine Länge vom 20 µm bezogen. Die beiden Extremwerte (F 5 und F 8) sind am Beispiel von *Sarracenia purpurea* L. (Abb. 46) und *Malacocarpus* spec. (Abb. 47) bei gleicher Vergrößerung von jeweils 3500fach abgebildet. Die Faltungsdichte pro Flächeneinheit ist korreliert mit den Abständen zwischen den Einzelfalten (F 9 bis F 10). Häufig liegen die Falten dicht aneinander gepackt wie bei *Bellis perennis* L. (Abb. 42 u. 43); oft sind sie durch schmale Zwischenräume wie bei *Malacocarpus corynodes* (O. ex PFEIF.) SD. (Abb. 35) getrennt oder sie verlaufen als Einzelfalten mit größeren Zwischenräumen wie bei *Sarracenia* (Abb. 25) oder *Vriesea gladioliflora* (WENDL.) ANT. (Abb. 44 u. 45).

Verlauf der Einzelfalten:

F 12: Faltenverlauf ungeordnet-gekräuselt (Abb. 37 u. 40, jeweils Zentralfeld)

F 13: Faltenverlauf bevorzugt in einer Richtung (Abb. 25 u. 44)

F 14: Faltenverlauf regelmäßig-parallel (Abb. 42 u. 43)

F 15: Einzelfalten über längere Abschnitte ununterbrochen durchlaufend
(Abb. 41 u. 113)

F 16: Einzelfalten perlschnurartig eingeschnürt bzw. sich in einzelne Cuticularbläschen auflösend (Abb. 61, 62, 66)

Häufig verlaufen die Falten ungeordnet-gekräuselt; diese Ausbildung ist charakteristisch für das Zentralfeld vieler Angiospermen (z. B. *Stapelia*, Abb. 40; *Scilla*, Abb. 27; *Matucana*, Abb. 113). Oftmals verlaufen die Falten bevorzugt in einer Richtung; die Einzelfalten können dabei durchaus gekräuselt sein wie bei *Cephalotus follicularis* LABILL. (Abb. 26). Parallele

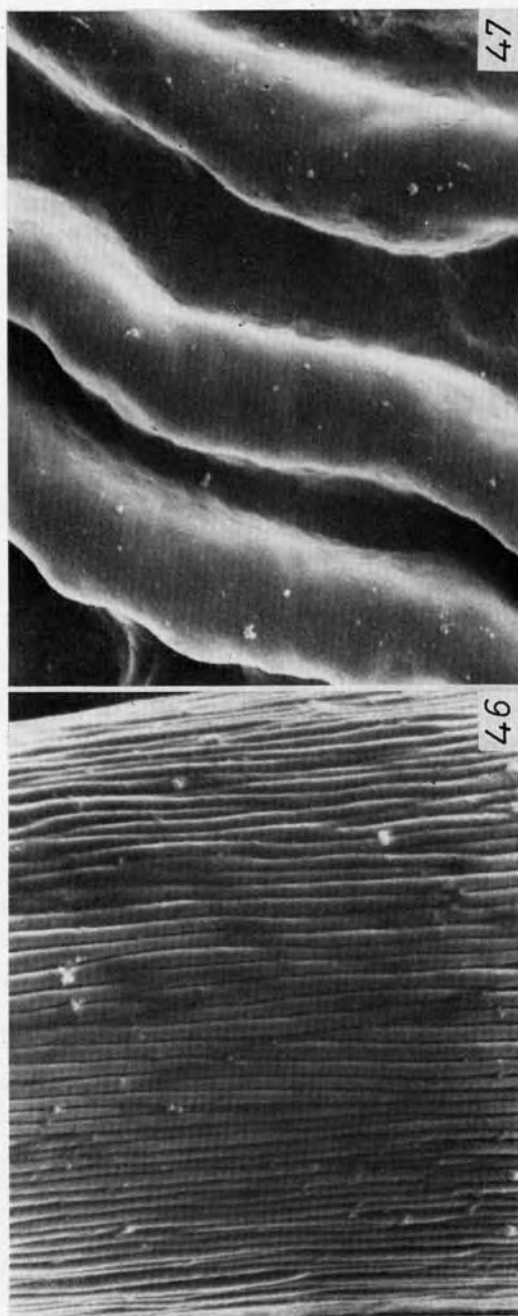


Abb. 46-47. Dichte der Cuticularfaltung: 46. *Sarracenia purpurea* L. (Sarraceniaceae), 3500 x, Reusenhaar, extrem feine Fältelung. Einzelfalte weniger als 1 μ m breit; 47. *Malacocarpus spec.* (Cactaceae), 3500 x, Testazelle, sehr grobe Fältelung, Einzelfalte ca. 9 μ m breit.

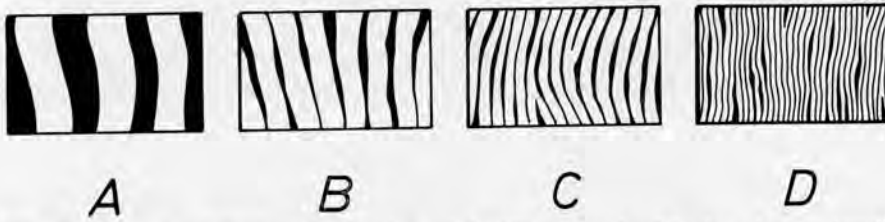


Abb. 48. Dichte der Cuticularfaltung, schematisch: (die Länge des Kästchens beträgt jeweils 20 µm) A = grobes Faltungsmuster, pro 20 µm nur 2-4 Einzelfalten; B = mittelfeines Faltungsmuster, pro 20 µm ca. 5-10 Einzelfalten; C = feines Faltungsmuster, pro 20 µm ca. 10-20 Einzelfalten; D = extrem feines Faltungsmuster, pro 20 µm ca. 20-35 Einzelfalten.

Cuticularfalten sind weitverbreitet an den Blütenblättern von *Asteraceae*; die Falten können bei stark elongierten Zellen dabei quer (z. B. *Bellis perennis* L., Abb. 42 u. 43) oder auch längs (bei vielen *Senecio*-Arten) zur Zellachse verlaufen. Bei isodiametrischen konvexen Zellformen verlaufen diese Falten radiär auf das reduzierte Zentralfeld (z. B. *Anthemis tinctoria* L., Abb. 41); in diesen Fällen ist es von der Entstehungsgeschichte des Faltungsmusters her (Abb. 114 u. 115) sinnvoll – wenn auch geometrisch nicht korrekt – von Parallel-Falten zu sprechen.

In der Regel verlaufen die Einzelfalten (wie z. B. bei *Anthemis*, Abb. 41) über längere Abschnitte ununterbrochen über die Zelloberfläche; an den Cuticularfaltungsmustern von Trichomen jedoch besteht die Tendenz, daß sich die Einzelfalten perlschnurartig einschnüren und gegen die Trichomspitze in einzelne isolierte Cuticularbläschen auflösen. Deren Entstehung läßt sich vor allem an den Blüentrichomen von den *Asclepiadaceae-Stapeliaceae* (vgl. EHLER 1975) z. B. *Caralluma sinaica* (DECNE.) BERGER, Abb. 66 verfolgen. Besonders eindrucksvolle, sich zu beinahe sternförmigen Cuticularbläschen auflösende Cuticularfalten finden sich an den Keulenhaaren der Blütenlippe von *Antirrhinum majus* L. (Abb. 61 u. 62). Die bemerkenswerte Cuticularskulptur von *Antirrhinum* wird von KÜSTER (1956) erwähnt und raster-elektronenmikroskopisch von KESSEL & SHIH (1974) abgebildet, allerdings ohne eine Interpretation dieser Oberflächenskulpturen zu geben. Diese Cuticularbläschen fallen von ihrer Skulptur her unter die im folgenden Abschnitt zu besprechenden verrucosen Oberflächenskulpturen. Ohne die Entwicklungsgeschichte dieser Skulpturen zu kennen, ist allein aufgrund der REM-Aufnahmen nicht immer eine Entscheidung möglich, ob es sich um Skulpturen handelt, die sich von Faltungsmustern ableiten oder durch Strukturen tieferer Wandschichten (z. B. Kieslkörper von *Equisetum*, Abb. 68) verursacht werden. Verrucose Oberflächenskulpturen, die sich wahrscheinlich von aufge-

lösten Cuticularfaltungsmustern ableiten, sind an Samenschalen von *Arenaria* (ECHLIN 1968), sowie an den Trichomen von *Draba* (MULLIGAN 1970) und *Lesquerella* (ROLLINS & BANERJEE 1975) raster-elektronenmikroskopisch abgebildet worden.

In wenigen Fällen, so z. B. an der Spitze der Keulenhaare auf der Corolla von *Caralluma arachnoidea* BALLY (Abb. 57) oder den Testa-Zellen von *Euphorbia falcata* L. (Abb. 58) können die Falten konzentrisch um den Mittelpunkt der Zellfläche verlaufen (vgl. EHLE 1975 u. 1976).

Muster der Cuticularfaltung:

- F 17: Ungeordnet-gekräuselte Falten über die ganze Zellfläche, keine deutliche Trennung in Antiklinal- und Zentralfeld (Abb. 117 links im Bild)
- F 18: Antiklinalfeld durch Verlauf der Falten deutlich vom Zentralfeld abgehoben, aber kein Zentralwulst ausgebildet (Abb. 37 u. 40)
- F 19: Antiklinal- und Zentralfeld durch Zentralwulst getrennt (Abb. 30, 31, 113)
- F 20: Antiklinalfeld schmal; das Zentralfeld umfaßt beinahe die ganze Zelloberfläche (Abb. 27)
- F 21: Antiklinalfeld breit; Zentralfeld etwa die Hälfte der Zellbreite (Abb. 34 u. 39)
- F 22: Antiklinalfeld umfaßt beinahe die ganze Zelloberfläche, Zentralfeld reduziert oder nicht mehr erkennbar (Abb. 41 u. 42)

Die Faltungsmuster können stark modifiziert sein; besonders häufig ist ein schmales, senkrecht zu den Zellgrenzen gefältes Antiklinalfeld mit oder ohne Zentralwulst von einem ungeordnet-gekräuselten großen Zentralfeld unterscheidbar. Das Antiklinalfeld kann gänzlich ungefaltet bleiben und nur das Zentralfeld skulpturiert sein (*Scilla bifolia* L., Abb. 27). Auch der umgekehrte Fall, nämlich ein glattes Zentralfeld und gefältes Antiklinalfeld ist verwirklicht (Testa von *Oroya borchersii* (BÖD.) BACKB., Abb. 34). Offensichtlich sind alle denkbaren Merkmalskombinationen möglich. An Trichomen können die Faltungsmuster schraubig verlaufen, deutlich spiralig skulpturierte Trichome finden sich auf den Blütenblättern vieler *Scrophulariaceae* (z. B. *Linaria*). Auf diese Schraubenskulptur von Haaren geht KÜSTER (1956) näher ein. Mit der hier vorgeschlagenen Klassifikation der Faltungsmuster kann deren Vielfalt nicht vollständig erfaßt werden; im Einzelfall kann eine Beschreibung oder Abbildung zur Verdeutlichung des Skulpturverlaufes unumgänglich sein. Als Beispiele für solche deskriptiv schwer zu erfassenden Faltungsmuster sind zwei Trichome der Sproßepidermis von *Coleus blumei* BENTH. (Abb. 59 u. 60) abgebildet (vgl. STRASBURGER 1882).

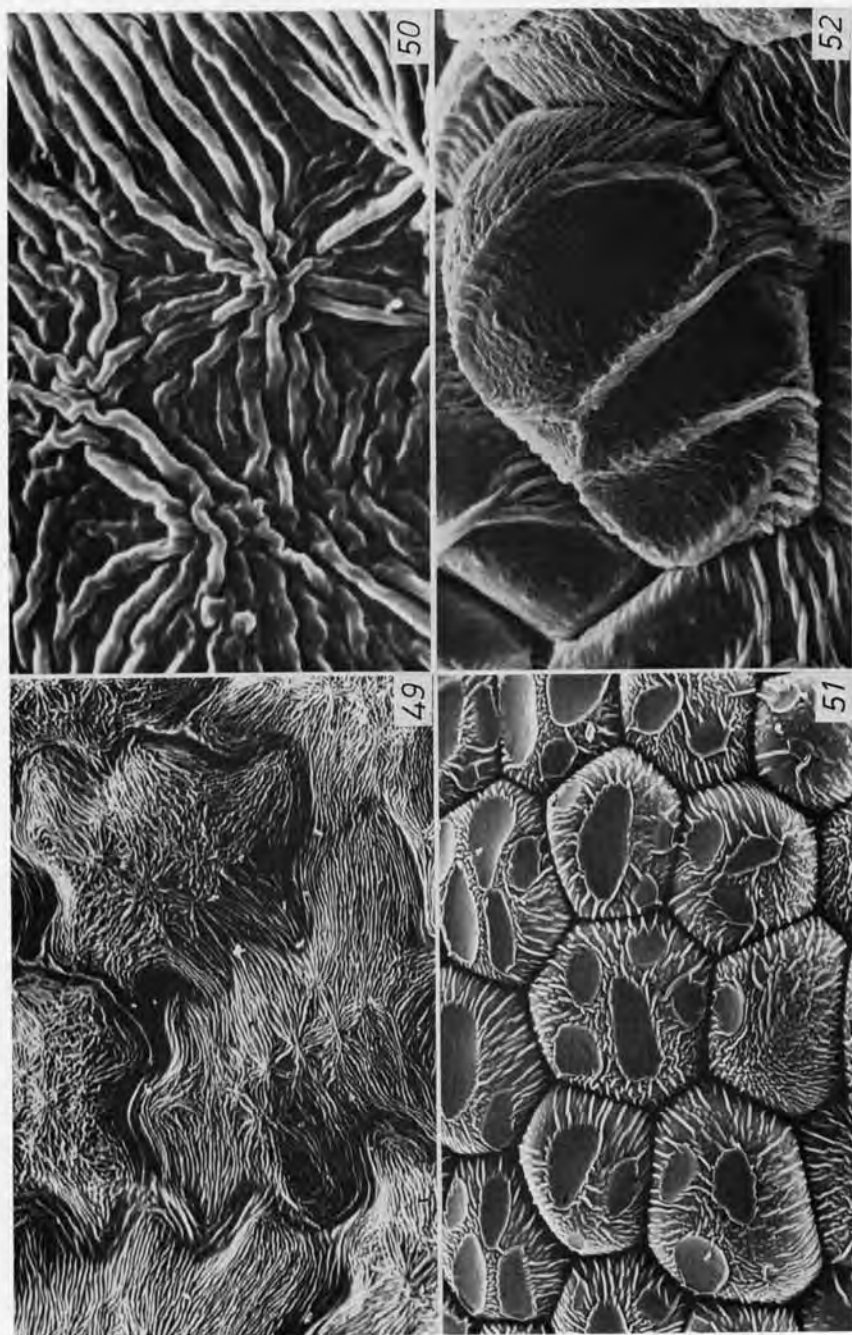


Abb. 49-52. Polyzentrische Cuticularfaltungsmuster: 49 *Begonia* spec. (*Begoniaceae*), 700 x, Blütenepidermis, Faltungsmuster fein; 50. Detail aus Abb. 49, 3500 x; 51. *Normanbokea valdeziana* (MöLL.) KLADIWA & BUXBAUM (*Cactaceae*), 350 x, 0 bis 6 unstrukturierte durch einen Zentralwulst abgegrenzte Zentralfelder; 52. *Polystachia fallax* KRAENZL. (*Orchidaceae*), 1500 x, Zelle der Blütenlippe.

F 23: Polyzentrische Faltungsmuster (Abb. 49–52)

Als polyzentrisch bezeichnen wir jene Faltungsmuster, die mehr als ein Zentralfeld oder Faltungszentrum ausbilden. Vermutlich verbirgt sich dahinter ein Phänomen, das KÜSTER (1956) kurz als „bizentrische Kutikularzeichnungen und Fältelungen“ erwähnt. Auf den Blütenblatt-Epidermen von *Begonia*-Arten finden sich neben dem Zentralfeld-Typ (Abb. 37) auch Epidermiszellen, die zwei bis sechs Zentralfelder ausbilden (Abb. 49 u. 50); bei *Begonia hydrocotylefolia* OTTO beobachtet man ein bis vier Zentralfelder pro Zelle, die durch den Faltenverlauf und einen feinen Zentralwulst abgegrenzt sind. Polyzentrische Faltungsmuster finden sich auf den Samenschalen mexikanischer Cactaceen aus der Gattung *Thelocactus* und einigen nahe verwandten Gattungen. Als Beispiel ist die Testa von *Normanbokea valdeziana* (MÖLL.) KLADIWA & BUXB. (Abb. 51) abgebildet, pro Zelle sind 0 bis 6 unstrukturierte, durch einen deutlichen Zentralwulst umgrenzte Zentralfelder ausgeprägt. Ein damit beinahe identischer polyzentrischer Faltungstyp findet sich auf den Epidermiszellen der Blütenlippe der Orchidacee *Polystachia fallax* KRAENZLIN (Abb. 52) wieder. Die Entwicklungsgeschichte dieser Faltungsmuster ist nicht bekannt.

Gelegentlich kann, meist in Zusammenhang mit der Ausbildung polyzentrischer Faltungsmuster, eine merkwürdige Umgestaltung des Zentralwulstes auftreten. Dabei wird dieser nur an ein oder zwei Seiten eines Zentralfeldes ausgebildet und läuft durch das Antiklinalfeld über die Zellgrenzen zu einem benachbarten Zentralfeld. Es entsteht auf diese Weise ein dem eigentlichen Zellmuster überlagertes „Zentralwulst-Muster“. Solche Sonderbildungen kann man an der Blütenlippe der schon erwähnten *Polystachia* und besonders deutlich an den Samenschalen von *Wittia amazonica* K. SCHUM. (Abb. 53 u. 54) feststellen. Über viele Zellen hinweglaufende Cuticular-Skulpturen finden sich auf der Dorsalseite der Samen von *Tibouchina*-Arten (*Melastomataceae*), so bei *Tibouchina semidicandra* (SCHRANK & MART.) COGN. (Abb. 55 u. 56). Die Entwicklungsgeschichte dieser Skulpturen bedarf weiterer Untersuchungen.

G. Verrucose Oberflächenskulpturen

Der Terminus „verrucos“ wird in der Literatur sowohl für konvexe Zellformen als auch für verschiedenartige Oberflächenskulpturen der Wände selbst verwendet. Im folgenden wird „verrucos“ (bzw. das Substantiv „Verrucae“) im eingeschränkten Sinne definiert für alle warzigen Oberflächenskulpturen epidermaler Zellwände. Verrucose Skulpturen können von verschiedenen Wandschichten gebildet werden, z. B. durch sich auflösende

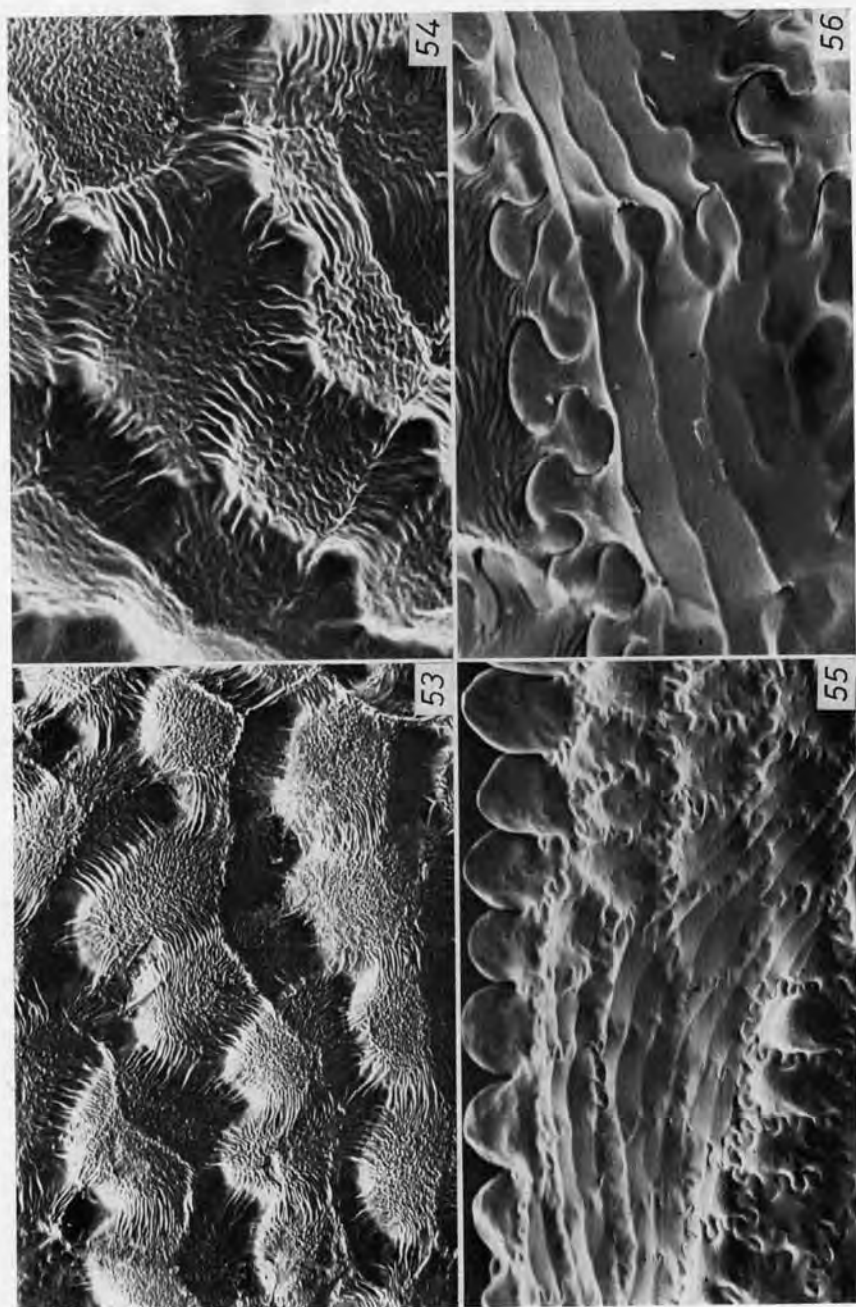


Abb. 53-56. Cuticularfaltungsmuster an Samenschalen: *Wittia amazonica* K. Sch. (Cactaceae), 350 x, Zentralfeld gekräuselt, Antiklinalfeld $\pm$ parallel gefaltet, Zentralwulst teilweise ausgebildet, läuft über mehrere Zellen hinweg und bildet ein dem Zellmuster überlagertes „Zentralwulstmuster“; 54, Detail aus Abb. 53, 700 x; 55, *Tibouchina semidecandra* (SCHRANK & MART.) COGN. (Melastomataceae), 350 x, Cuticularskulpturen laufen über viele Omega-undulierte Zellen; 56, Detail aus Abb. 55, 1400 x.

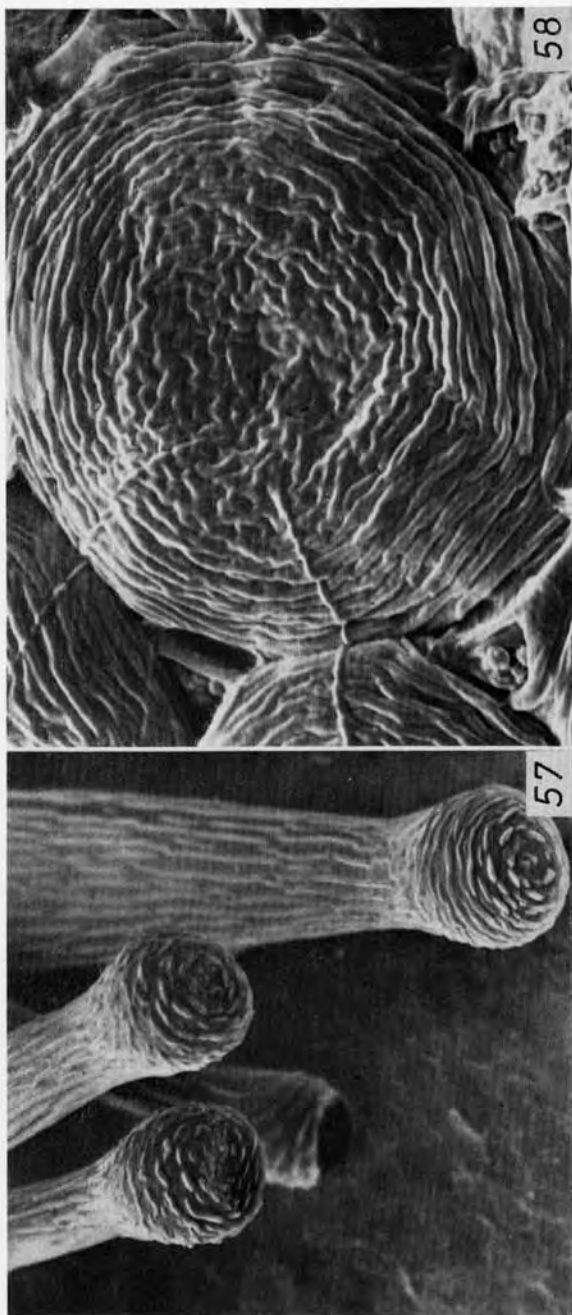


Abb. 57-58. Konzentrische Cuticularfaltungsmuster: 57. *Caralluma arachnoidea* BALLY (Asclepiadaceae), 350 x, Keulenhaare eines Blütenblatts, Cuticularfalten bilden an der Spitze konzentrische Ringstrukturen; 58. *Euphorbia falcata* L. (Euphorbiaceae), 3400 x, Testazelle.

Cuticularfalten, epicuticulare Wachse oder unter der Cuticula liegende Mineralkörper. Die unterschiedlichen Wandstrukturen sind schematisch in Abbildung 63 a–f wiedergegeben. Es handelt sich demzufolge um eine heterogene Strukturgruppe. Trotzdem ist es zweckmäßig, sie zusammenfassend als Skulptur-Gruppe darzustellen, da sie bei REM-Untersuchungen epidermaler Oberflächen häufig auftreten und eine Zuordnung zu einer bestimmten Wandstruktur oftmals nicht ohne weiteres möglich ist.

F 16: Cuticular-Bläschen (Abb. 61, 62, 63 b, 66)

Die sich auflösenden Cuticularfalten wurden schon im vorhergehenden Abschnitt behandelt (S. 45); von ihrem Oberflächen-Relief gesehen gehören sie teilweise zu den verrucosen Skulpturen (vgl. Abb. 66).

G 1: Massiv cutinisierte Verrucae (Abb. 63 c, 67)

An Epidermen mit dicker Cuticula bzw. Cuticularschicht, insbesondere bei Xerophyten, finden sich gelegentlich massive Cutin-Wärzchen. Es ist nicht geklärt, ob sich diese Skulpturen von hohlen Cutin-Bläschen (F 16) ableiten, die sekundär cutinisiert werden, wie es KURER (1917) vermutet.

Die Oberfläche einer Blattepidermiszelle von *Crassula deception* SCHOENL. & BAK. f. (Abb. 67) zeigt solche Cutinwärzchen.

G 2: Verrucose Ausbuchtungen der Epidermis-Außenwand (Abb. 63 a, 64, 65)

Trichome können mannigfaltige Wand-Ausbuchtungen (vgl. *Loasa*-Trichom Abb. 9) zeigen. Bei Blütenblatt-Trichomen von *Rhinanthus* oder *Serapias* ist die ganze Zellwand mit aufgelagerter Cuticula blasenartig ausgebuchtet und bildet eine verrucose Oberflächenstruktur der Haare. Als Beispiel sei *Serapias parviflora* PARL. (Abb. 64) angeführt; daß es sich bei dieser Skulptur keinesfalls um Cuticular-Bläschen handelt zeigt die verwandte *Serapias olbia* VERGUIN (Abb. 65), bei der die Wandausbuchtungen selbst noch fein cuticulargefaltet sind.

G 3: Unter der Cuticula eingelagerte Mineralkörper (Abb. 63 e, 68)

Bei vielen Angiospermen (und niederen Pflanzengruppen, z. B. *Equisetum*) aus verschiedensten Verwandtschaftskreisen finden sich unter der Cuticula eingelagerte Mineralkörper (z. B. Silikate, Oxalate; Übersicht bei KÜSTER 1956), die sich als verrucose Oberflächenskulptur durch die Cuticula abzeichnen. Viele dieser verrucos mineralisierten Epidermen wurden raster-elektronenmikroskopisch untersucht, als Beispiele seien nur genannt: die mannigfaltigen Kieseleinlagerungen der *Poaceae* (z. B. *Avena*: KAUFMAN et al. 1972; *Hordeum*: HAYWARD & PARRY 1975; *Oryza*: KAUFMAN et al. 1973), *Commelinaceae* (*Gibasis*: STANT 1973), *Oxalidaceae* (*Biophytum*,

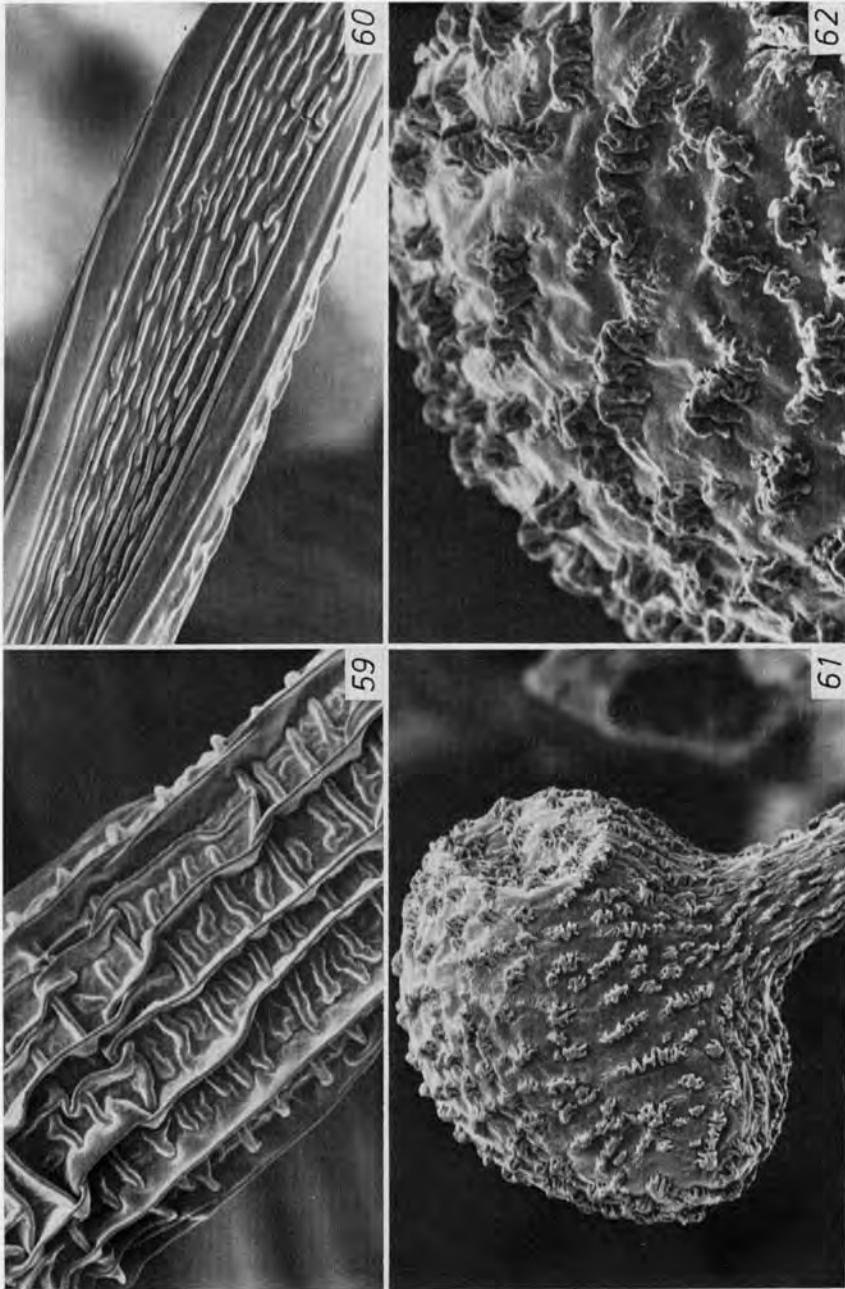


Abb. 59-62. Cuticularfaltungsmuster: 59. *Coleus blumei* BENTH-Hybr. (*Lamiaceae*), 1400 x, Haar der Sproßepidermis, grobe Längs- und feine leiterartige Querfalten; 60. Haar der gleichen Sproßepidermis wie in Abb. 59, 1400 x, andersartig gefaltet; 61. *Antirrhinum majus* L.-Hybr. (*Scrophulariaceae*), 700 x, Cuticularfalten lösen sich in getrennte Abschnitte auf; 62. Detail aus Abb. 61, 1500 x, Cuticularfalten bis zu sternförmigen Bläschen reduziert.

Oxalis: BOUMAN 1974), *Nymphaeaceae* (*Nymphaea*: FREY-WYSSLING 1959). Als Beispiel sei *Equisetum arvense* L. (Abb. 68) herangezogen, das in neuerer Zeit von KAUFMAN *et al.* (1971) eingehend untersucht wurde. Es ist in diesem Zusammenhang noch zu erwähnen, daß bei Lithocysten (z. B. bei *Cannabis*, Abb. 119 oder *Humulus*, Abb. 118) die ganze epidermale Außen-

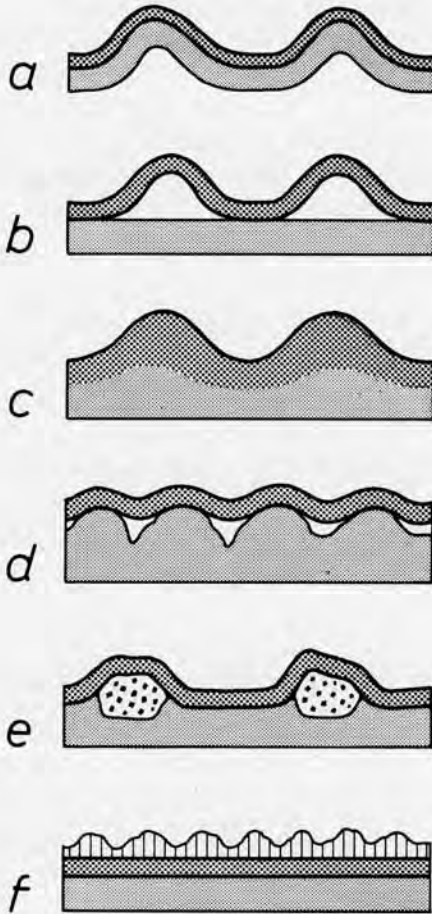


Abb. 63. Schnitte durch verrucose Oberflächenstrukturen von Epidermiszellen, schematisch: a = periklinale Außenwand und Cuticula gewellt bzw. ausgebuchtet (z. B. *Serapias*, Abb. 64 und 65); b = Zellwand glatt, die Cuticula bildet hohle Bläschen (z. B. *Caralluma*, Abb. 66; *Antirrhinum*, Abb. 61 und 62); c = cutinisierte Verrucae (z. B. *Crassula*, Abb. 67); d = kohäsionsdeformierte Zellwand, die sich durch die glatte Cuticula reliefartig abzeichnet (z. B. *Mammillaria*, Abb. 70 und 71); e = unter der glatten Cuticula eingelagerte Mineralkörper (z. B. *Equisetum*, Abb. 68); f = feinverrucose Wachse auf glatter Cuticula (z. B. *Epidendrum*, Abb. 69).

wand mineralisiert werden kann. Ähnlich mineralischen Einlagerungen können auch subcuticular Sekrete (z. B. Öle) abgelagert werden (Übersicht bei KÜSTER 1956).

G 4: Kohäsionsdeformierte Zellwand, die sich verrucos durch die Cuticula abzeichnet (Abb. 63 d, 70, 71)

Bei austrocknenden Epidermen, wie an vielen Samenschalen, kann es neben allgemeinen Deformationen der ganzen Zellform (z. B. kohäsionskollabierten Zellen; siehe Punkt D 13 auf Seite 32) zu spezifischen Kohäsionsdeformationen der Zellwände selbst kommen. Diese Wandstrukturen zeichnen sich durch die Cuticula ab und täuschen eine Eigenstruktur der Cutinschicht vor. Eine tabular-konkave Testazelle von *Mammillaria yaquensis* CRAIG (Abb. 70) verdeutlicht solche Wandstrukturen, die Cuticula ist nur über den Antiklinalgrenzen schwach gefältelt. Nach dem Ablösen der Cuticula (Abb. 71) wird die Eigenskulptur der Wand sichtbar.

J 1: Flächige epicuticulare Wachsabscheidungen mit granulöser Oberfläche (Abb. 63 f, 69, 92/2)

Flächige Wachsabscheidungen können bei hohen Vergrößerungen eine feinverrucose Oberfläche besitzen (siehe dazu Abschnitt J, Seite 66). Als Beispiel ist die Oberfläche einer Testazelle von *Epidendrum nocturnum* JACQ. (Abb. 69) dargestellt. Der Nachweis, ob es sich bei einer feinverrucosen Skulptur um epicuticulare Wachse handelt ist recht einfach: die Oberflächenskulptur verschwindet nach kurzer Behandlung mit organischen Lösungsmitteln.

H. Leisten und Tüpfel; Kohäsionsdeformationen

Die Zellen absterbender Epidermen von Samenschalen, Dornen und ähnlichen toten Geweben können durch den Kohäsionszug des austrocknenden Zellinhaltes mannigfaltigen Deformationen unterliegen, die wir mit KÜSTER (1956) unter dem Begriff Kohäsionsdeformationen zusammenfassen. Damit verstehen wir ausschließlich Veränderungen an Zellen, die mit obligatorischen natürlichen Austrocknungsprozessen epidermaler Gewebe verbunden sind. Ähnliche Deformationen – die auf den gleichen physikalischen Ursachen beruhen – treten als Artefakte bei einer ungeeigneten Dehydrierung oder der Untersuchung turgeszenter Zellen im Vakuum auf. Man kann diese Veränderungen als Präparationsdeformationen bezeichnen und sie der Gruppe raster-elektronenmikroskopischer Pseudostrukturen (BLASCHKE & SCHUR 1972) und Pseudoskulpturen zuordnen. Kohäsionsdeformationen sind insbesondere an Samenoberflächen (z. B. bei foveolaten Testa-Skulpturen)

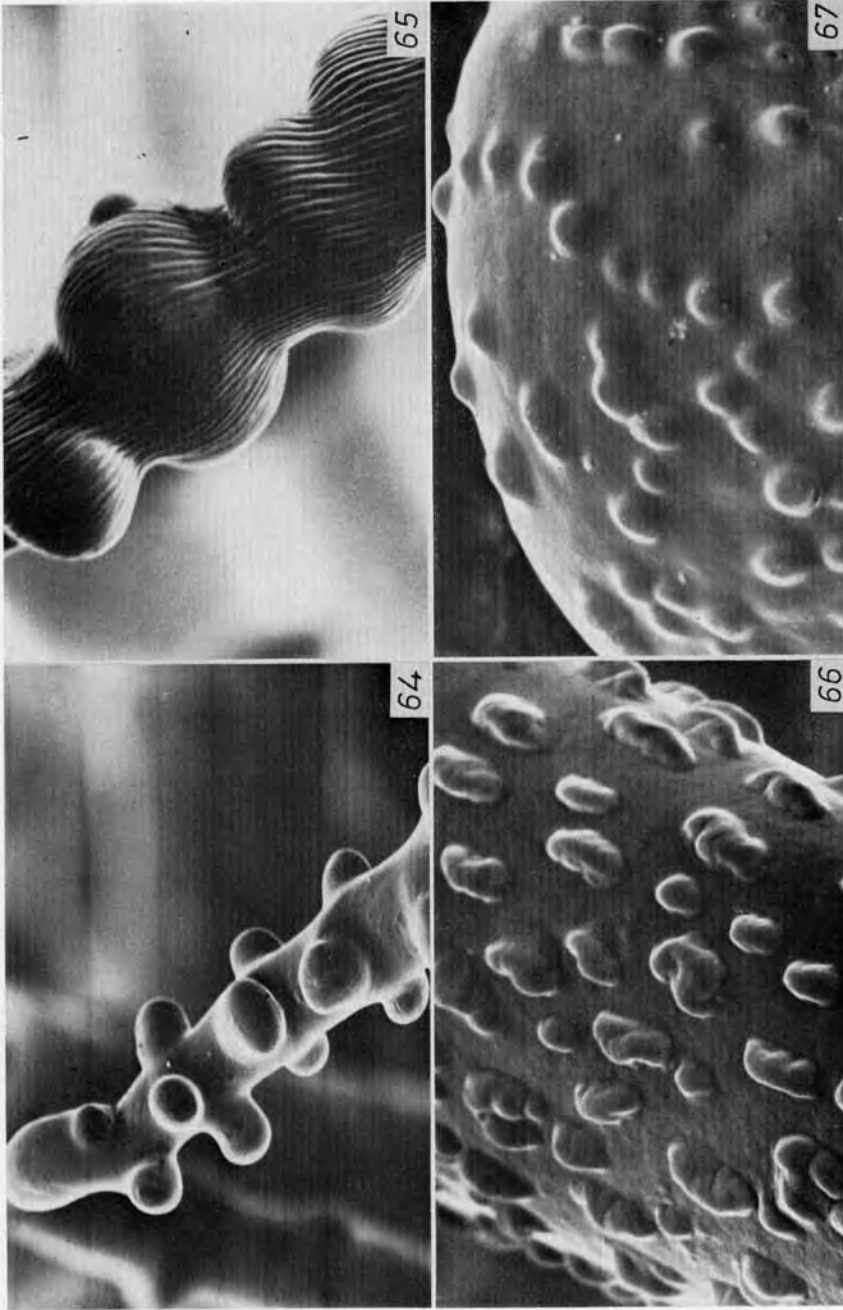


Abb. 64–67. Verrucose Oberflächenskulpturen von Zellwänden: 64. *Serapias parviflora* PARL. (Orchidaceae), 700 x, Haar der Blütenlippe, Zellwand blasenartig ausgebuchtet; 65. *Serapias olbia* VERGUIN (Orchidaceae), 1400 x, feine Längsfalten der Cuticula überlagern die blasenartigen Wandausbuchtungen; 66. *Caralluma sinaica* BENTH. & HOOK. f. (Asclepiadaceae), 3500 x, Haar der Blütenepidermis, Faltung in Bläschen aufgelöst; 67. *Crassula deception* SCHOENL. & BAK. f. (Crassulaceae), 3500 x, Blattepidermis, cutinisierte Verrucae.

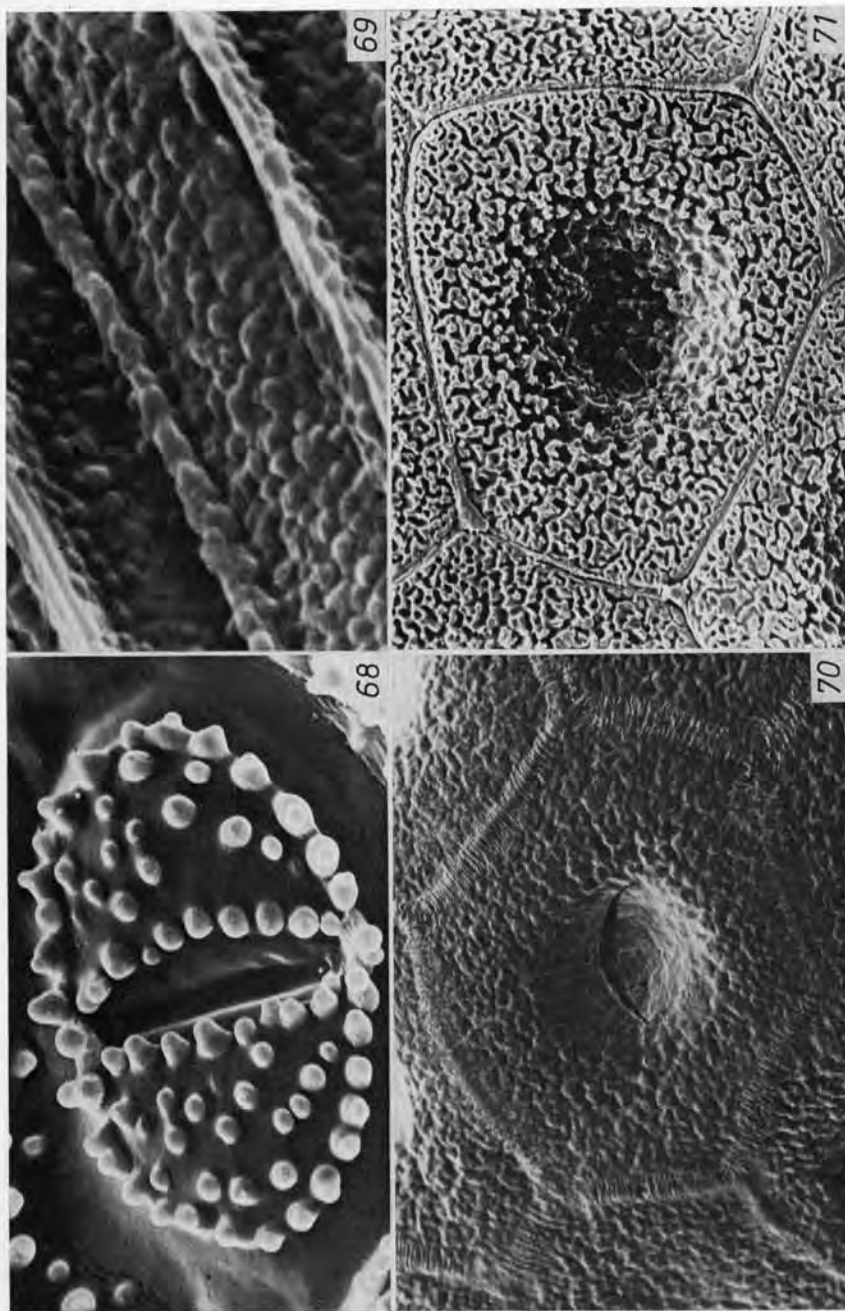


Abb. 68-71. Verrucose Oberflächenskulpturen: 68. *Equisetum arvense* L. (*Equisetaceae*), 1400 x, Stoma, unter der Cuticula liegende Kieselkörper; 69. *Epidendrum nocturnum* Jacq. (*Orchidaceae*), 700 x, Testazelle, feinverrucoser Wachsbelag; 70. und 71. *Mamillaria yaqueensis* CRAIG (*Cactaceae*), 7000 x, tabular-konkave Testazelle; Abb. 70 intakte Zelle, Cuticula glatt, nur über Antiklinen gefaltet; Abb. 71 Zelle nach Ablösen der Cuticula, die Zellwand verursacht die feinverrucose Oberflächenskulptur.

weitverbreitet und ein wesentliches Merkmal vieler epidermaler Skulpturen (vgl. WHIFFIN & TOMB 1972; RAUH *et al.* 1975; BARTHLOTT 1976a; BRISSON & PETERSON 1976).

Im einfachsten Fall einer Kohäsionsdeformation kollabiert die Zelle unregelmäßig beim Austrocknen, oftmals erscheint die Zellwand teilweise eingedrückt oder gefaltet. Als Beispiel für eine solche nicht präformierte Kohäsionsdeformation ist eine Testa-Zelle von *Ophthalmophyllum lydiae* JACOBS. (Abb. 89) abgebildet. Häufig sind die mit dem Austrocknen auftretenden Deformationen schon an der noch turgeszenten Zelle präformiert (präformierte Kohäsionsdeformationen). Bei kohäsionskollabierten Zellen (Punkt D 13, Seite 32) wird die äußere Periklinalwand bzw. bei den tabular-konkaven Zellen (Punkt D 14, Seite 32) der zentrale Bereich der äußeren Periklinalwand membranartig dünn angelegt und sinkt beim Austrocknen lediglich nach innen. Solche Testazellen sind insbesondere an den staubfeinen Flugsamen vieler *Orchidaceae* (BARTHLOTT 1976a) und anderer mono- und dicotyler Saprophyten und Parasiten (RAUH *et al.* 1975) weitverbreitet. Als Beispiele dienen Flugsamen-Oberflächen einiger *Orchidaceae* (*Graphorkis*, Abb. 72; *Cynorkis*, Abb. 73; *Calypso*, Abb. 76; *Gennaria*, Abb. 77; *Serapias*, Abb. 78 u. 79), *Orobanchaceae* (*Aeginetia*, Abb. 75; *Orobanche*, Abb. 87), *Pyrolaceae* (*Pterospora*, Abb. 86) und *Scrophulariaceae* (*Cordylanthus*, Abb. 74). Die membranartig dünne äußere Periklinalwand kann beim Austrocknen zerreißen (wie bei *Cordylanthus parviflorus*, Abb. 74) oder bei den *Orchidaceae* der Gattungen *Coryanthes* und *Limodorum* ganz verschwinden, so daß wie bei *Limodorum abortivum* (L.) SWARTZ (Abb. 84) oder der *Scrophulariaceae* *Orthocarpus attenuatus* A. GRAY (vgl. ATSATT 1965; RAUH *et al.* 1975) nur noch ein Gitternetz von Antiklinen übrig bleibt.

Alle bisher besprochenen Kohäsionsdeformationen fallen in die Gruppe der Veränderungen der gesamten Zellform. Meist sind sie mit bestimmten Änderungen der Oberflächenskulptur der Wand verknüpft. Die membranartig dünne periklinale Außenwand legt sich oftmals in regelmäßige Falten, die eine Cuticularfaltung vortäuschen oder mit den im folgenden zu besprechenden Leistenstrukturen verwechselt werden können. Beispiele für regelmäßige Faltungen kohäsionsdeformierter Wände sind die Längsfalten der Testa-Zellen von *Graphorkis lurida* (SWARTZ) KTZE. (Abb. 72) und die Querfalten von *Cynorkis fastigiata* TH. (Abb. 73). Schließlich kann die Zellwand selbst (vgl. S. 54) beim Austrocknen eine Eigenstruktur wie bei *Mammillaria yaquensis* CRAIG (Abb. 70 u. 71) ausbilden. An der Samenschale von *Melandrium* (*Silene*) *noctiflorum* (L.) FR. durchbrechen die toten, kohäsionsdeformierten Außenwände der Testazellen regelmäßig mit wenigen μm großen Poren.

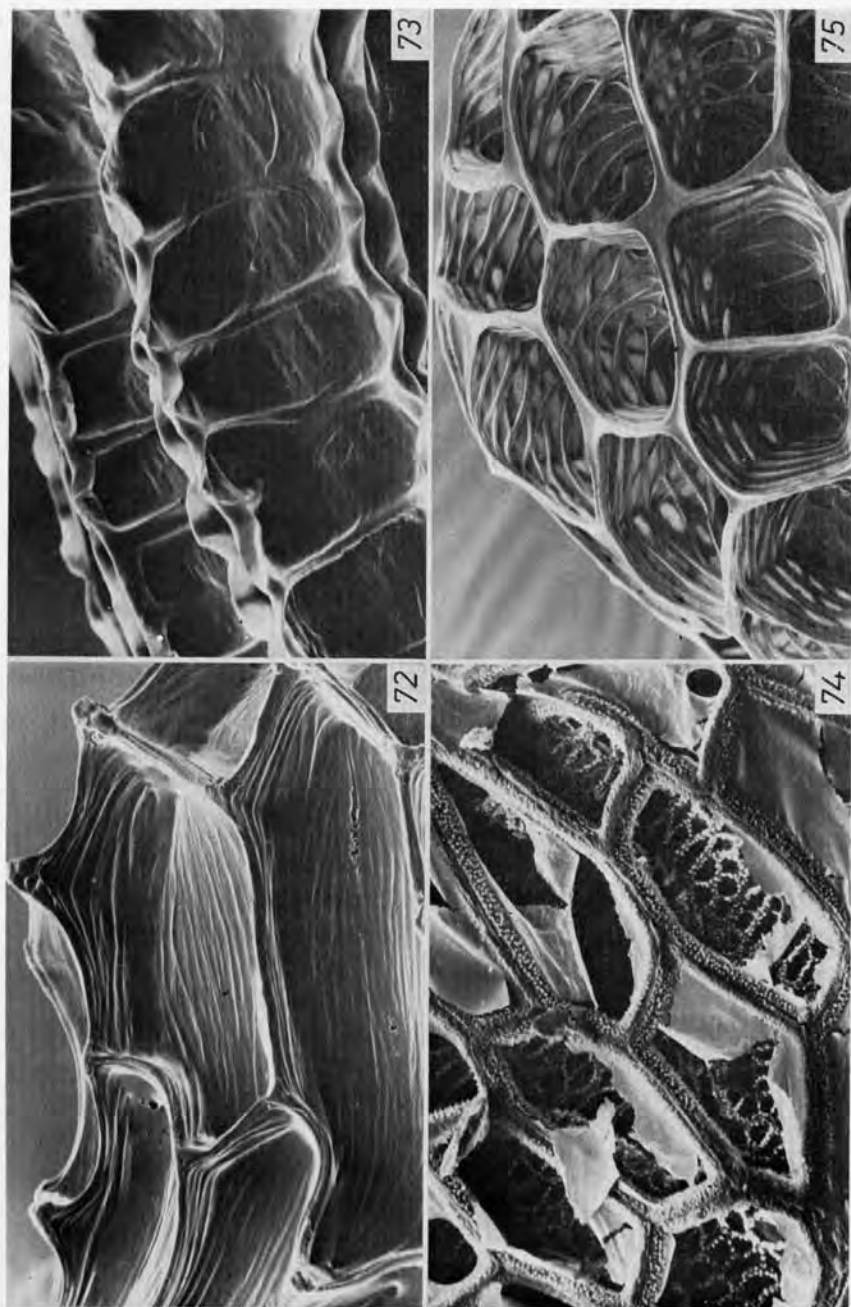


Abb. 72-75. Kohäsionsdeformationen und Leisten an Samenschalen: 72. *Graphorhæis lurida* (Sw.) O. Krze. (Orchidaceae), 700 x, kohäsionskollabierte Zelle mit ausgezogenen Antiklinalecken, periklinale Außenwand längsfaltet; 73. *Cynorkis fastigiata* Th. (Orchidaceae), 1400 x, periklinale Außenwand mit Querfalten; 74. *Cordylanthus parviflorus* (Scrophulariaceae), 350 x periklinale Außenwand aufreißend, periklinale Innenwand mit netzartig verzweigten Wandleisten; 75. *Aeginetia indica* Roxb. (Orobanchaceae), 350 x, kohäsionskollabierte Zellen, periklinale Innenwand mit didotom bis reticulat verzweigten Leisten.

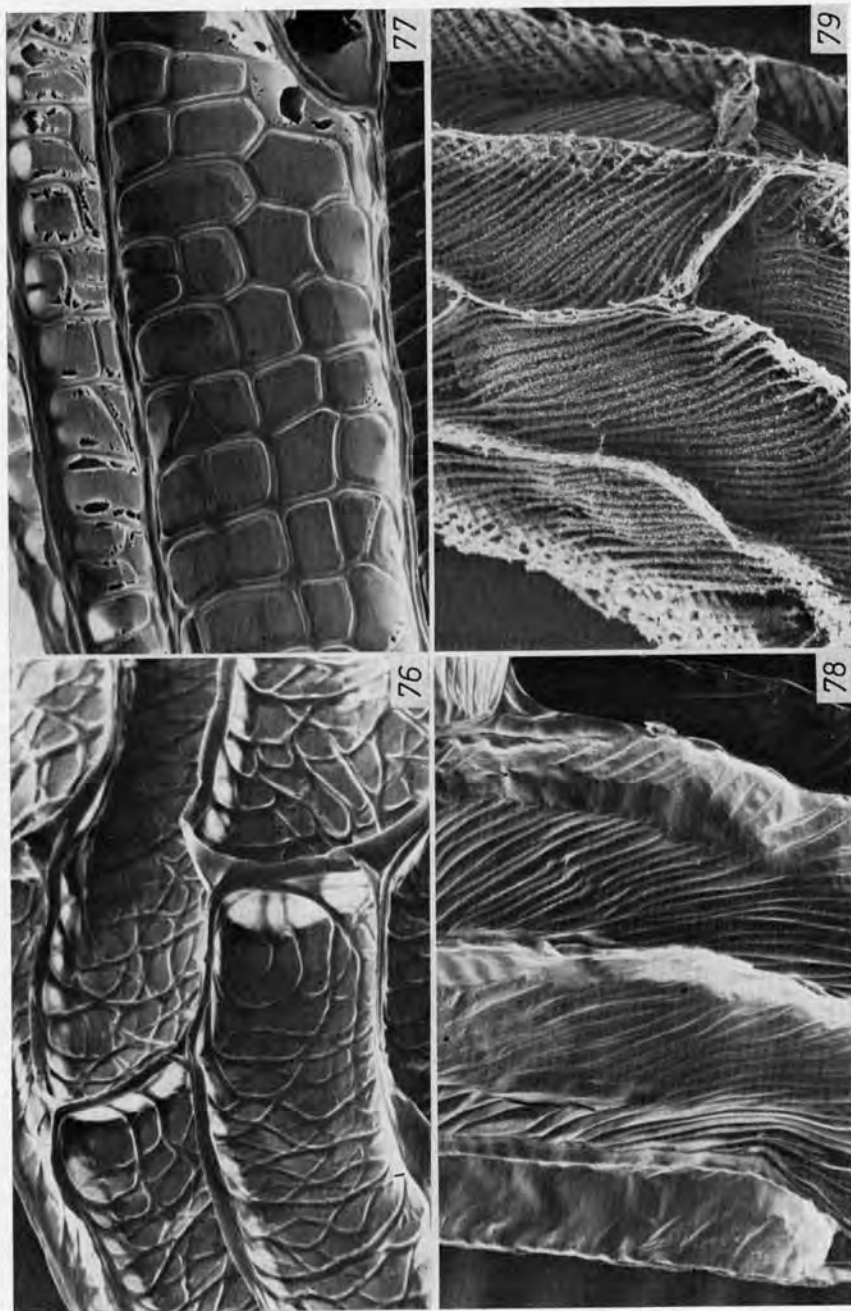


Abb. 76-79. Kohäsionsdeformationen und Leisten an Samenschalen: 76. *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*), 1400 x, einfach bis dichotom verzweigte Leisten auf äußerer und innerer Periklinalwand ergeben netzartige Oberflächenstruktur; 77. *Gemma diphylla* (Link) Parl. (*Orchidaceae*), 700 x, Leisten der inneren Periklinalwand netzartig verzweigt, Periklinalfläche in scheinbar „zelluläre“ Untereinheiten gegliedert; 78. und 79. *Sevapias vomeracea* (Burm. f.) Briq. (*Orchidaceae*), 700 x, periklinale Innenwand mit parallelen Leisten (Abb. 78), Lage und Verlauf der Wandleisten können nach Abtragen der Außenwand analysiert werden (Abb. 79).

Die Wände austrocknender Zellen können durch mannigfaltige sekundäre Wandverdickungen skulpturiert sein, die sich reliefartig als Oberflächenstruktur auf der Außenfläche der Epidermis abzeichnen. Es handelt sich dabei um tüpfelartige Strukturen und leistenförmige Wandverdickungen.

Tüpfelartige Wanddurchbrechungen werden für epidermale Außenwände in der Literatur mehrfach erwähnt (z. B. für *Cycadaceae*). In allen nachgeprüften Fällen zeigte sich, daß es sich um lichtmikroskopische Fehlinterpretationen anderer Skulpturen handelte oder daß die Tüpfel auf der inneren Periklinalwand lokalisiert sind. Gut untersucht sind die Verhältnisse der Samenschalen von *Orobanche* (Literatur bei NETOLITZKY 1926): die Tüpfel liegen auf der inneren Periklinalwand, aber die membranartig dünne äußere Periklinalwand der kohäsionskollabierten Testazellen liegt dieser Innenwand dicht an bzw. reißt teilweise auf; die Tüpfel zeichnen sich reliefartig auf der Zellaußenfläche ab (Abb. 87). Ein ähnlicher Fall wurde von RAUH *et al.* (1975) für die Samen von *Pterospora andromeda* NUTT. (Abb. 86) beschrieben; daß es sich dabei um Durchbrechungen der Innenwand handelt wurde von BARTHOLOTT *et al.* (1976) nach hochfrequenzoxydativem Abbau der Außenwände nachgewiesen. Tüpfel sind ebenfalls von der inneren Periklinalwand von Rhizodermis-Zellen bekannt (z. B. an *Vanilla*, CAPESIUS & BARTHOLOTT 1975).

Leistenförmige Wandverdickungen sind an kohäsionsdeformierten Epidermiszellen, insbesondere an Samenschalen, weit verbreitet. Transmissions- und raster-elektronenmikroskopisch wurde die Entwicklungsgeschichte ähnlicher Strukturen am Velamen der Orchideen untersucht (NOEL 1974). Bei der Lage von Wandleisten an epidermalen Zellen lassen sich drei Fälle unterscheiden: sie können auf der Innenseite der äußeren Periklinalwand oder auf der inneren Periklinalwand liegen; schließlich können alle Wände einer epidermalen Zelle skulpturiert sein.

Es sind nur wenige Beispiele von Epidermiszellen bekannt, an denen nur die Rückseite der äußeren Periklinalwand Leisten trägt, wie die Dornepidermis von *Pelecyphora aselliformis* EHRENBG. (Abb. 81). Bei *Pelecyphora* werden die Leisten an den jungen turgeszenten Epidermen quer auf der Innenseite der stark elongierten Epidermiszellen angelegt. Trocknet die Epidermis aus, reißt die äußere Periklinalwand unregelmäßig entlang der Leisten auf und es entsteht die gitterartige Oberflächenstruktur (vgl. SCHILL *et al.* 1973 a). Ganz ähnlich verläuft die Entwicklungsgeschichte der Dornepidermis von *Discocactus horstii* BUINING & BREDEROO (Abb. 80), bei dem allerdings alle Wände der Epidermiszellen (und subepidermalen Zellen) durch Leisten skulpturiert sind.

Häufig ist nur die innere Periklinalwand skulpturiert, bei kohäsions-

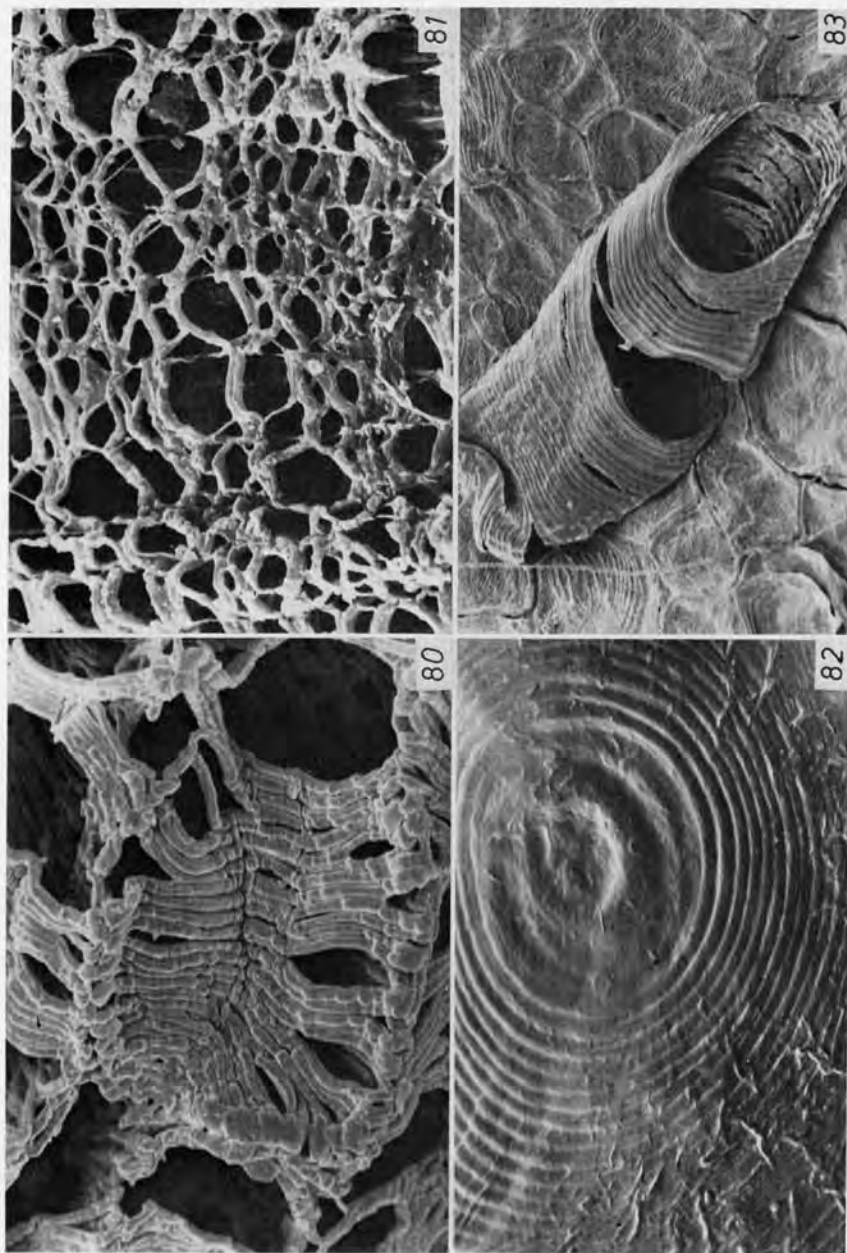


Abb. 80-83. Kohäsionsdeformationen und Leisten: *Discocactus horstii* BUINING & BREDEROO (*Cactaceae*), 1400 x, Dornepidermiszelle, Außenwand in einzelne Zelluloseleisten aufgelöst; 81. *Pelecophora aselliformis* EHRENBG. (*Cactaceae*), 700 x, Außenwände lösen sich entlang der Leisten zu einem Gitternetz auf; 82 und 83. *Cobaea scandens* CAV. (*Polemoniaceae*), 1400 x, Testazelle mit feiner Spiralstruktur (Abb. 82), Rückseite der Außenwand mit aufgelagerter Zelluloseleiste, diese läßt sich an gequollenen Zellen fadenartig abspulen (Abb. 83, 350 x).

kollabierten Zellen drücken sich die Wandleisten reliefartig durch die dicht anliegende Außenwand ab (BARTHOLOTT 1976 a). Beispiele sind die Samenschalen der Flugsamen von *Aeginetia indica* ROXB. (Abb. 75) und *Gennaria diphylla* (LINK) PARL. (Abb. 77). In beiden Fällen sind die Außenwände der Epidermiszellen völlig glatt und unstrukturiert, nur die Skulptur der darunter liegenden Zellwand zeichnet sich ab. Die Lage der Wandleisten läßt sich an Samen von *Serapias vomeracea* (BURM. f.) BRIQ. darstellen: die Abb. 78 zeigt eine intakte Samenoberfläche mit schräg über die Zellen laufender Skulptur. Trägt man die dünne Außenwand der Zellen durch hochfrequenzaktivierten Sauerstoff ab, sind die auf der inneren Periklinalwand und an den Antiklinalwänden liegenden Leisten frei sichtbar (Abb. 79). An jüngeren Samenanlagen mit nicht kohäsionskollabierten Testazellen läßt sich bei *Serapias* lichtmikroskopisch die Anlage der Wandleisten beobachten.

Der Verlauf der Leisten kann sehr unterschiedlich sein, häufig sind sie einfach bis dichotom verzweigt (*Serapias* Abb. 80 u. 81). Seltener sind netzartig verzweigte Leistenmuster, wie bei *Aeginetia* (Abb. 75) oder den von CHUANG & HECKARD (1972) beschriebenen Samenschalen von *Cordylanthus* (Abb. 74). Auffallend regelmäßig netzartig verzweigte leistenförmige Wandskulpturen finden sich an der Testa von *Gennaria diphylla* (LINK) PARL., die einzelnen Zellen scheinen „zellulär“ in Untereinheiten gegliedert (Abb. 77).

Wenn sowohl äußere als auch innere Periklinalwand der Zellen einfache oder dichotom verzweigte Leisten besitzen, entstehen durch Übereinanderliegen dieser Wände an kohäsionskollabierten Zellen scheinbar reticulate Oberflächenskulpturen (vgl. BARTHOLOTT 1976 a). Ein solches falsches Netzmuster zeigt die Testa von *Calypso bulbosa* (L.) OAKES (Abb. 76), bei der die einfachen bis dichotomen Leisten zweier Wände aufeinanderliegen. Ähnliche mikromorphologische Verhältnisse von sich überkreuzenden Leisten auf beiden Seiten einer Zellwand sind von den Velamen-Zellen der Orchideen bekannt (BARTHOLOTT & CAPELUS 1975).

Samenschalen können eine Vielfalt eigenartig geformter Wandverdickungen (vgl. NETOLITZKY 1926 u. KÜSTER 1956), die einer genaueren – vor allem transmissions-elektronenmikroskopischen – Untersuchung bedürfen. Es sollen hier als Beispiel nur die Testa-Zellen von *Cobaea scandens* CAV. angeführt werden, auf deren Oberfläche im REM eine feinste Spiralskulptur (Abb. 82) nachweisbar ist. Es handelt sich dabei um einen auf die Innenseite der Wand aufgelagerten Zellulose-Faden, der sich nach der Quellung der Zelle in Wasser (Abb. 83) abspulen läßt (FREY-WYSSLING 1959 und SCHNEPP 1974). BAECKER (1922) und MOOG (1926) haben Listen von Pflanzenarten, die Zellen mit abrollbaren schraubenförmigen Verdickungsspangen ausbilden, zusammengestellt.

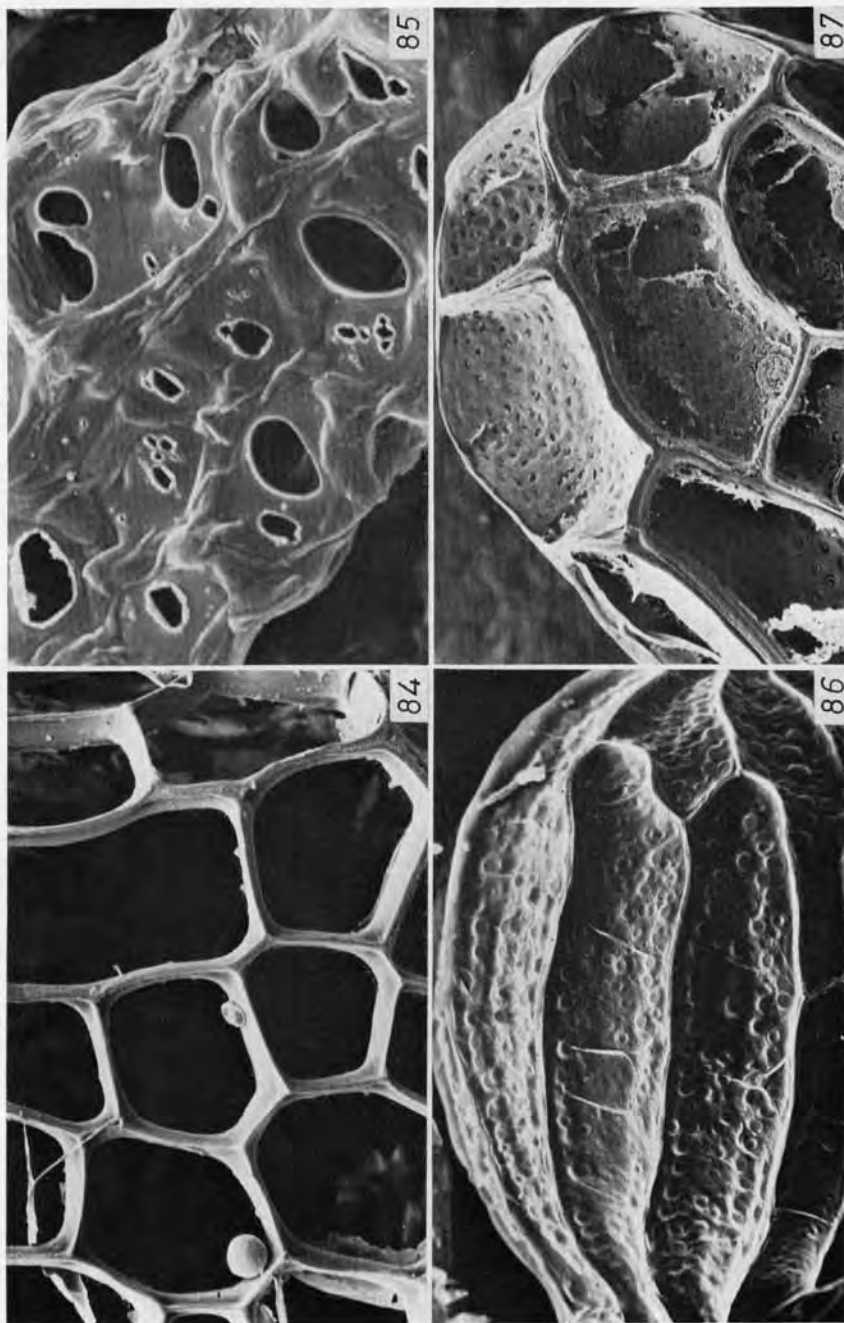


Abb. 84-87. Kohäsionsdeformationen und Tüpfel: 84. *Limodorum abortivum* (L.) SWARTZ (Orchidaceae), 700 x, Testa, Periklinale Wände brechen durch, es bleibt ein Gitternetz der Antiklinen erhalten; 85. *Astrophytum myrtilloides* LEM. (Cactaceae), 3500 x, Haar der Sprossspitze; 86. *Pterisandra andromeda* NUTT. (Pteridaceae), 350 x, Tüpfel der periklinale Wände; 87. *Orobanchaceae*, 1400 x, Testa, Periklinale Wände brechen durch, es bleibt ein Gitternetz der Antiklinen erhalten.

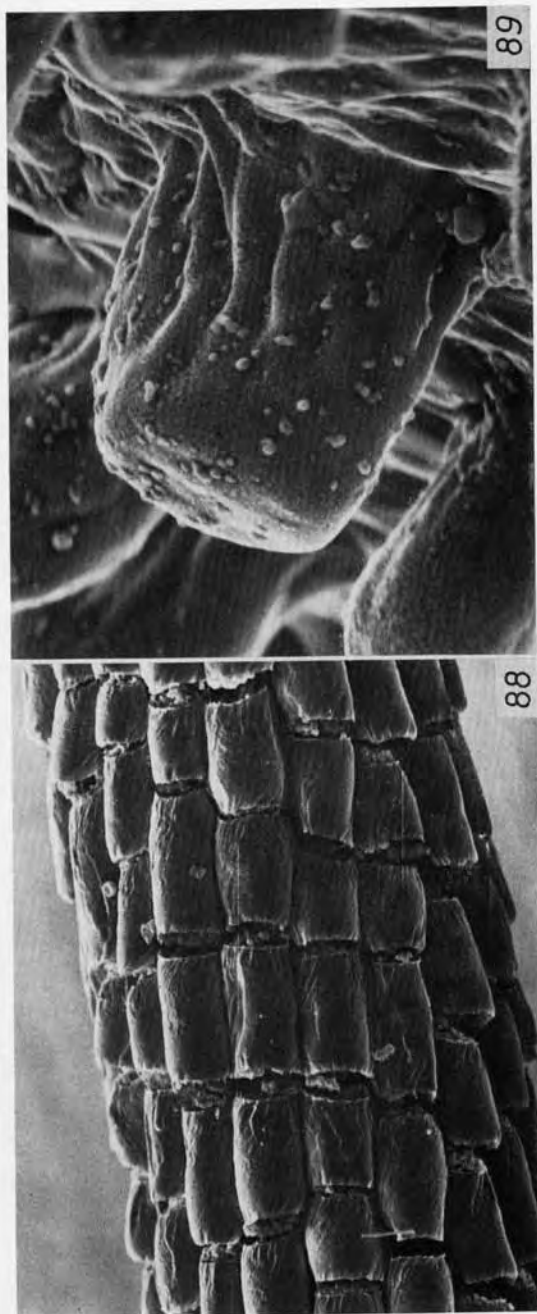


Abb. 88-89. Kohäsionsdeformationen: 88. *Epithelantha micromeris* (ENG.) WEB. (Cactaceae), 350 x, Dorn, Zellen in Reihen angeordnet, reißen beim Austrocknen der Epidermis regelmäßig quer auf; 89. *Ophthalmophyllum lydiae* JACOBS. (Mesembryanthemaceae), 3500 x, Zellwände legen sich beim Austrocknen der Samenschale in Falten.

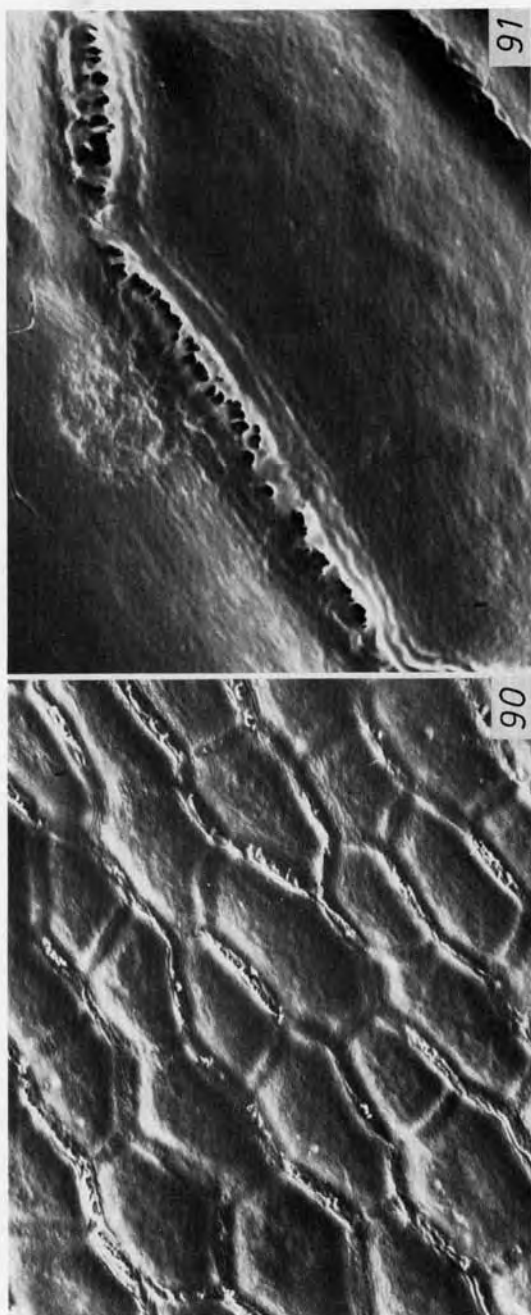


Abb. 90-91. *Luisia bircheri* Br. (Orchidaceae), elongiert-polygonale, tabulare Zellen (Abb. 90, 300 x), feine Interzellular-Risse an den Antiklinalgrenzen (Abb. 91, 1200 x).

J. Epicuticulare Wachse

Eine eigene Merkmalsgruppe von Oberflächenskulpturen bilden die auf der Cuticula liegenden epicuticularen Wachse. Diese Wachse überziehen als Schichten oder feine Stäbchen die epidermalen Oberflächen vieler Pflanzen, ihre chemische Zusammensetzung ist eingehend untersucht (Übersicht bei MARTIN & JUNIPER 1970).

Schon DE BARY (1871) versuchte, die mannigfaltigen Wachsskulpturen nach ihrer Mikromorphologie zu klassifizieren. Aufgrund raster-elektronen-mikroskopischer Untersuchungen haben AMELUNXEN *et al.* (1967) die epicuticularen Wachse in sechs Typen eingeteilt: in (1) einfache Wachs körnchen-überzüge, (2) Wachsstäbchen und -fäden, (3) Wachsplättchen und -schuppen, (4) Wachsschichten und -krusten, (5) gehäufte Wachsüberzüge und (6) flüssige und schmierige Wachsüberzüge. Die zahlreichen in Replica-Verfahren hergestellten TEM-Aufnahmen (allein HALLAM 1967 hat 317 *Eucalyptus*-Arten auf die Form der epicuticularen Wachse untersucht) und REM-Aufnahmen (z. B. DAVIS 1971; RENTSCHLER 1971) bestätigten diese Einteilung nicht; MARTIN & JUNIPER (1970) lehnen sie als nicht anwendbar ab. Die vorliegenden Untersuchungen einer großen Zahl von Objekten zeigen, daß sich bei aller Mannigfaltigkeit nur zwei grundsätzliche Typen unterscheiden lassen (vgl. schematische Abb. 92):

J 1: Flächige Wachsabscheidungen (Wachsschichten); Abb. 92: 1–3

Wachsschichten können submikroskopisch dünn oder bis zu vielen Millimetern (u. U. Zentimetern) dick sein. Ihre Oberfläche kann glatt (z. B. an den Gleitfallen von *Sarracenia*, EHLE 1974b) oder granulös-verrucos skulpturiert sein (z. B. an den Samen von *Epidendrum nocturnum* JACQ., Abb. 69). Flächige Wachsabscheidungen können sich sekundär in einzelne Plättchen auflösen, so etwa auf der Sproßepidermis der xeromorphen Cactacee *Copiapoa cinerea* (PHIL.) BR. & R. (Abb. 93). Dickere flächige Wachsabscheidungen zeigen im Schnitt eine Stratifikation in feine sukzessiv abgesetzte Schichten (z. B. an *Echinocactus*, Abb. 94).

J 2: Lokale Wachsabscheidungen (Wachsstäbchen bzw. modifizierte Stäbchen); Abb. 92: 4–9

Dicke, Länge und Form der Wachsstäbchen sind vielgestaltig. Sehr grobe Stäbchen finden sich auf der Blattepidermis von *Crassula deception* SCHOENL. & BAK. (Abb. 95); bei der Bromeliacee *Guzmania cerifera* RAUH & BARTHLOTT hat RAUH (1976) bis zu 3 µm dicke Wachsstäbchen raster-elektronen-mikroskopisch abgebildet. Feine Wachsstäbchen von weniger als 0,2 µm Durchmesser überziehen die Blattepidermis von *Welwitschia mirabilis* Hook.

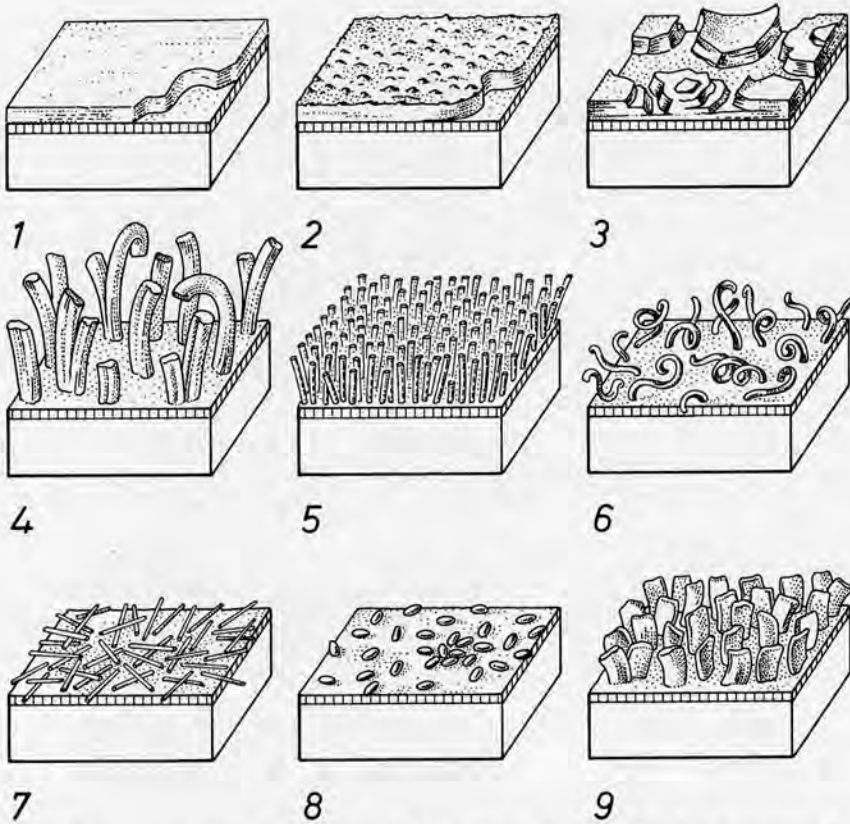


Abb. 92. Formen epicuticularer Wachse: A) Flächige Wachsabscheidungen: 1 = glatte Wachsschicht; 2 = Wachsschicht mit granulöser bzw. verrucoser Oberfläche; 3 = in einzelne Plättchen aufgelöste Wachsschicht; B) Lokale Wachsabscheidungen in Form von Stäbchen bzw. modifizierten Stäbchen: 4 = grobe aufrechte Stäbchen; 5 = feine aufrechte Stäbchen; 6 = spiralig gerollte Stäbchen; 7 = liegende, oftmals an der Basis abbrechende Stäbchen; 8 = extrem kurze Stäbchen bzw. Körnchen; 9 = schuppenartig abgeflachte Stäbchen bzw. aus mehreren Einzelstäbchen verwachsene Schuppen.

f. (Abb. 96). Häufig sind die Wachsstäbchen so fein, daß sie als flaumartiger Belag (z. B. an Cyathophyllen von *Euphorbia*, EHLER 1974 a) Epidermiswände submikroskopisch überziehen. Die Stäbchen können spiralig gerollt sein (Abb. 92/6); solche Wachsspiralen wurden an den Honigdornen von *Epithelantha micromeris* (ENG.) WEB. von SCHILL *et al.* (1973 a) abgebildet. Wachsstäbchen können an ihrer Basis abbrechen und dann der Zelloberfläche aufliegen (Abb. 92/7) oder sie sind extrem kurz und können dann als Wachs-

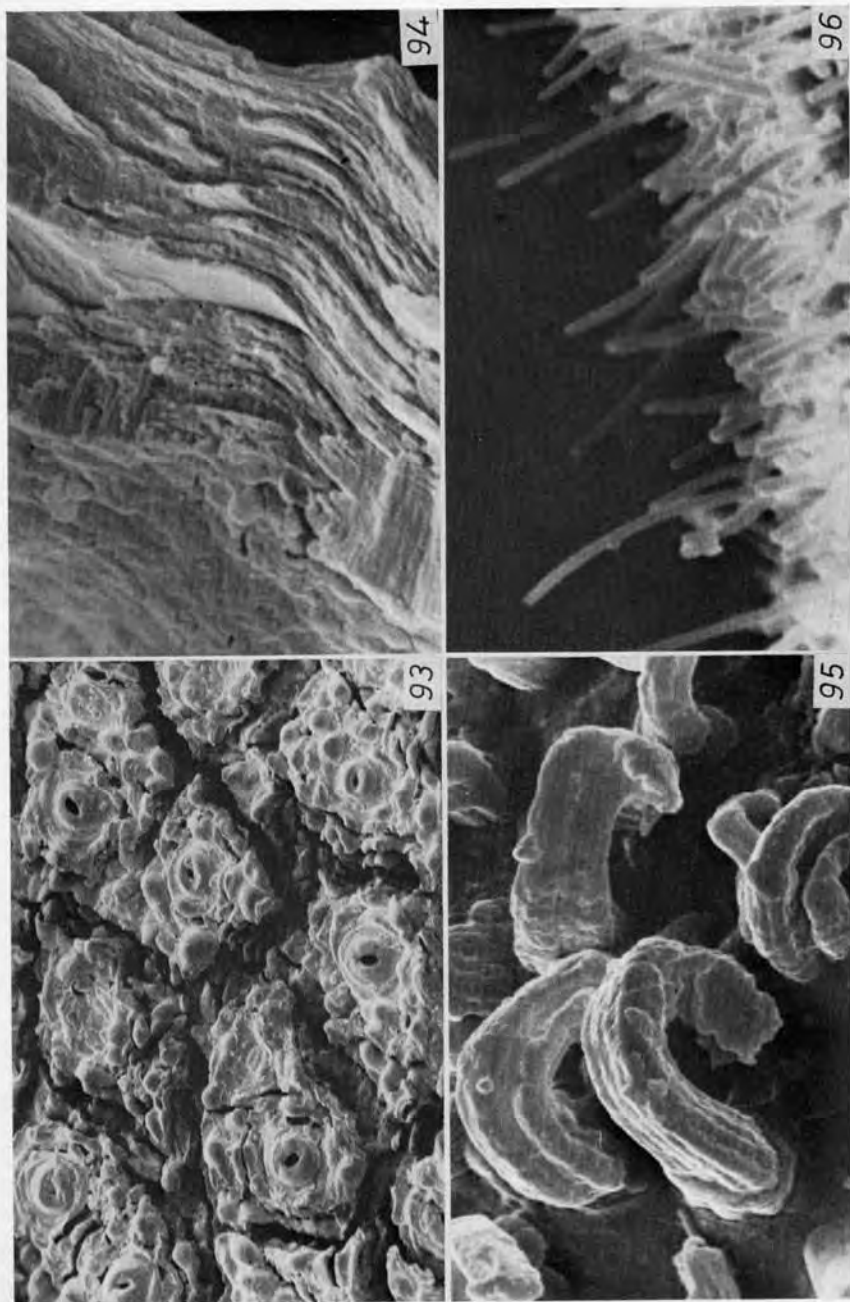


Abb. 93-96. Epicuticulare Wadse: 93. *Copiapoa cinerea* (PHIL.) BR. & R. (*Cactaceae*), 140 x, Sproßepidermis, mächtige flächige Wadsebeläge zerreißen beim Dickenwachstum des Pflanzenkörpers; 94. *Echinocactus horizonthalonius* LEM. (*Cactaceae*), 3500 x, Sproßepidermis, Bruch durch die geschichtete Wadsschicht; 95. *Crassula deceptor* SCHOENL. & BAK. f. (*Crassulaceae*), 3500 x, Blattepidermis, grobe Wadsstäbchen, Durchmesser ca. 4 µm; 96. *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (*Welwitschiaceae*), 14 000 x, Blattepidermis, sehr feine Wadsstäbchen, Durchmesser ca. 0,18 µm.

körnchen (Abb. 92/8) bezeichnet werden. Manchmal sind sie schuppenartig abgeflacht (Abb. 92/9), so z. B. auf den Blattepidermen von *Alstroemeria aurantiaca* DON oder es können dicht nebeneinander stehende Stäbchen zu groben Schuppen verschmelzen (z. B. *Guzmania*, RAUH 1976).

Nicht völlig geklärt ist die Morphogenese stäbchenförmiger Wachse (vgl. MARTIN & JUNIPER 1970). Die ältere Ansicht (z. B. WEBER 1942), daß Wachse in flüssiger Form durch die Cuticula ausgeschieden werden und später kristallisieren, ist nicht mehr haltbar (vgl. KÜSTER 1956). Nach HALL (1967) werden die Stäbchen durch submikroskopische Poren ausgeschieden; diese Poren sind nach MARTIN & JUNIPER (1970) nicht sicher nachgewiesen. Die Oberflächenskulptur der Wachsstäbchen zeigt bei hohen Vergrößerungen feine Längsrinnen (z. B. bei *Crassula*, Abb. 95), die auf ein „Auspressen“ der Wachse in halbweichem Zustand durch Dünnstellen der Cuticula deuten. Diese Längsrinnen sind nicht an allen Objekten zu beobachten; sehr deutlich z. B. an dem von RAUH (1976) abgebildeten Beispiel von *Guzmania cerifera* RAUH & BARTHOLOTT. Typisch für grobe Wachsstäbchen ist der in Abb. 95 sichtbare feine Ringwulst um ihre Basis. Wachsstäbchen können auf engere Bezirke innerhalb eines epidermalen Gewebes lokalisiert sein. Oft treten sie gehäuft um die Spaltöffnungen auf (z. B. *Strelitzia reginae* BANKS). Die Stomata von *Euphorbia tirucalli* L. sind durch schornsteinartige Aufsätze aus Wachs schon makroskopisch sichtbar.

Auffällig regelmäßige und große stäbchenartige Skulpturen finden sich auf den Samenoberflächen mancher *Mesembryanthemaceae* (z. B. bei den Gattungen *Glottiphyllum* und *Faucaria*). Bei *Faucaria tigrina* (HAW.) SCHWANT. (Abb. 97 u. 98) sind diese Stäbchen schwach dimorph ausgebildet: es finden sich große aufrechte Stäbchen (2 µm Durchmesser und 5 µm Länge) mit einer oftmals kopfig verdickten oder gespaltenen Spitze und dazwischen liegend feinere Stäbchen (1 µm Durchmesser und 2–4 µm Länge). Bei *Glottiphyllum*-Arten können die aufrechten Stäbchen bis 10 µm lang werden. Bei den stäbchenförmigen Skulpturen von *Faucaria* und *Glottiphyllum* scheint es sich von ihrer Mikromorphologie her eindeutig um äußerst regelmäßige Wachse zu handeln. Jedoch widerstehen diese Skulpturen längeren Behandlungen mit Aceton, Petroläther oder Xylol; die Klärung ihrer chemischen Natur bedarf weiterer Untersuchungen. REM-Abbildungen dieser Stäbchen – allerdings ohne genauer darauf einzugehen – hat HAAS (1976) gegeben. Eine genaue Analyse dieser Epicuticula ist an anderer Stelle vorgesehen (EHLER & BARTHOLOTT 1978).

Abschließend sei noch darauf hingewiesen, daß außer Wachsen noch andere Substanzen epicuticular aufgelagert sein können; so z. B. kristalline Flavone bei *Primula farinosa* L. (BRUNSWIK 1922).

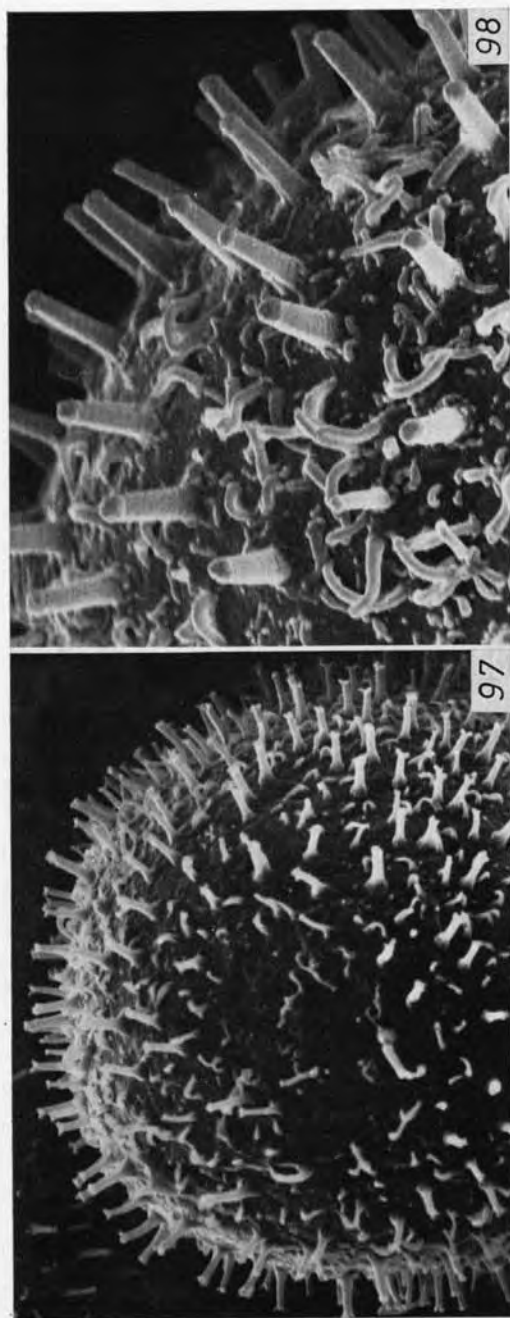


Abb. 97-98. *Faucaria tigrina* (HAW.) SCHWANT. (*Mesembryanthemaceae*), Testazelle, radiär angeordnete wachstartige Stäbchen (Abb. 97, 1400 x), es treten senkrecht stehende, bis 5 μ m lange, 2 μ m dicke Stäbchen und liegende, 2-4 μ m lange, etwa 1 μ m dicke Stäbchen auf (Abb. 98, 3500 x).

5. Skulptur der Rückseite der isolierten Cuticula

Während die eingangs beschriebenen Methoden zur Isolation der Cuticula von der Zellwand (S. 15) primär dazu dienen, zusammenhängende dünne Cuticulae für die Durchstrahlungs-Mikroskopie zu erhalten, ist es mit dem REM möglich, das Oberflächenrelief ihrer Rückseite darzustellen. Transmissionselektronenmikroskopisch wurden isolierte Cuticulae u. a. von BAUER (1956) an Moosen und von BOCK (1955) und BRINGMANN & KÜHN (1955 a u. 1955 b) an Angiospermen untersucht (vgl. auch MARTIN & JUNIPER 1970). Raster-elektronenmikroskopisch wurde die Skulptur ihrer Rückseite von ALVIN (1970), BAKER (1970 u. 1971), BAKER & PARSONS (1971), GHOUSE & YUNUS (1972) und LANGE (1969) abgebildet.

K. Intramembranöse Cutinisierung der Antiklinalwände und Struktur der Periklinalflächen

Im raster-elektronenmikroskopischen Bild der Rückseite einer Cuticula fallen zunächst drei Skulpturelemente auf: (1) die stark cutinisierten Stomata (soweit Spaltöffnungen an der untersuchten Epidermis vorhanden sind), (2) die meist stark cutinisierten Zellgrenzen und (3) die glatten bis granulösen Periklinalflächen. Diese drei Skulptur-Elemente sind in Abb. 99 u. 100 deutlich zu erkennen.

Auf die Cutinisierung der Stomata, die sich bis in die innere Atemhöhle fortsetzt, soll hier nicht weiter eingegangen werden. Das auffälligste Skulptur-Element der Rückseite sind die häufig reliefartig erhabenen „Zellgrenzen“. Bei der Cutinisierung epidermaler Außenwände wird Cutin nicht nur an der freien Außenfläche, sondern auch zwischen den Antiklinalwänden abgelagert (vgl. KÜSTER 1956). Starke intramembranöse Cutinisierungen der Seitenwände hat FRITZ (1935) für die Blattepidermen von *Aloe* und *Gasteria* beschrieben. Einen Überblick über die in den Antiklinalwänden verankerten Cuticularschichten gibt FREY-WYSSLING (1959). Meist schiebt sich die Cutinschicht keilförmig zwischen die Antiklinalgrenzen; wir bezeichnen diese Skulpturen deshalb im folgenden kurz als Antiklinalkeile.

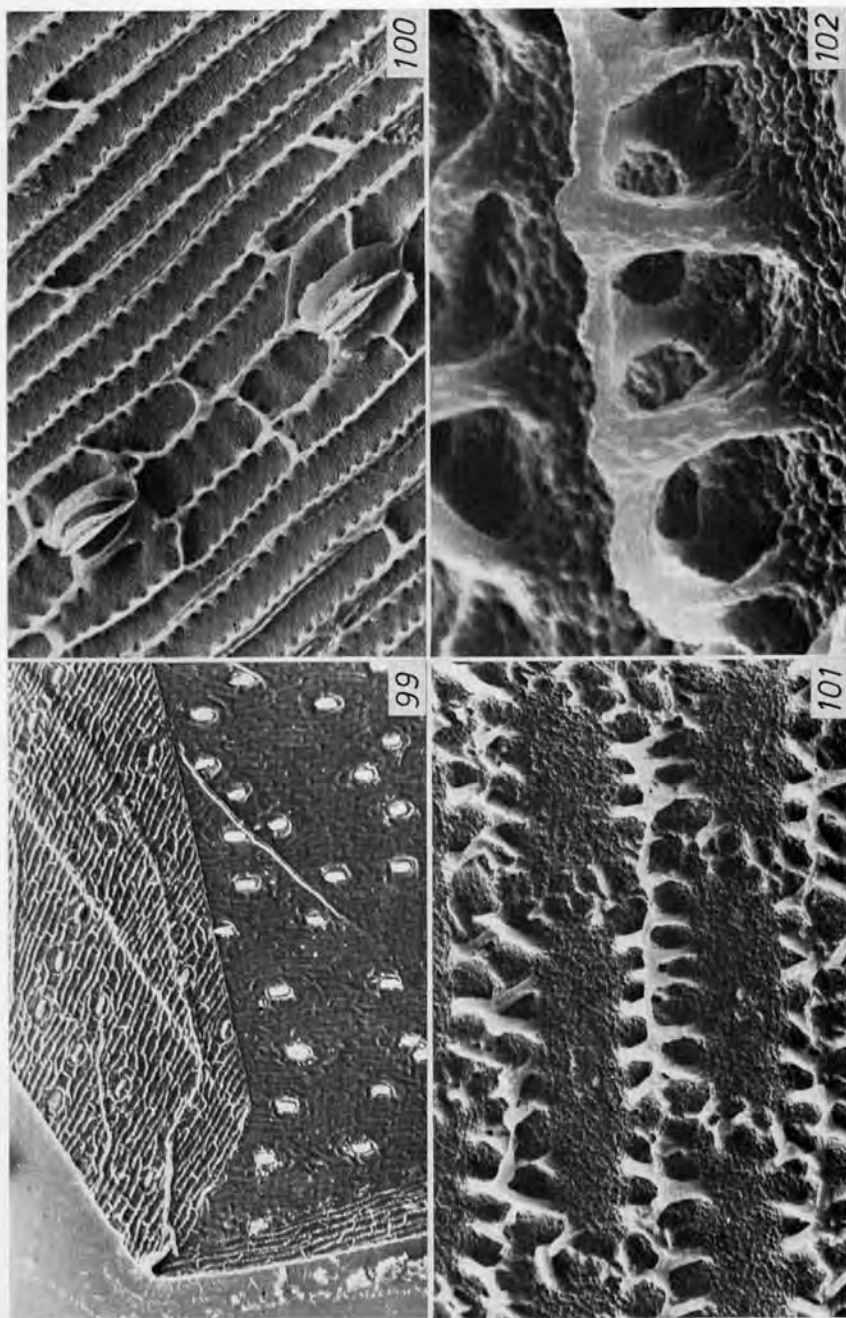


Abb. 99–102. Morphologie der Rückseite der isolierten Cuticula: 99. *Araucaria* spec. (*Araucariaceae*), 70 x, die Vorderseite der Cuticula unten im Bild, die Rückseite oben; 100. *Pinus silvestris* L. (*Pinaceae*), 350 x, stark cutinisierte Schließzellen, bogenartig skulpturierte Antiklinalkeile; 101. *Picea abies* (L.) KARST. (*Pinaceae*), 700 x, bogenartig skulpturierte Antiklinalkeile; 102. Detail aus Abb. 101 3500 x, bogenartige Durchbrechungen der Antiklinalkeile, Periklinalfläche fein granulös.

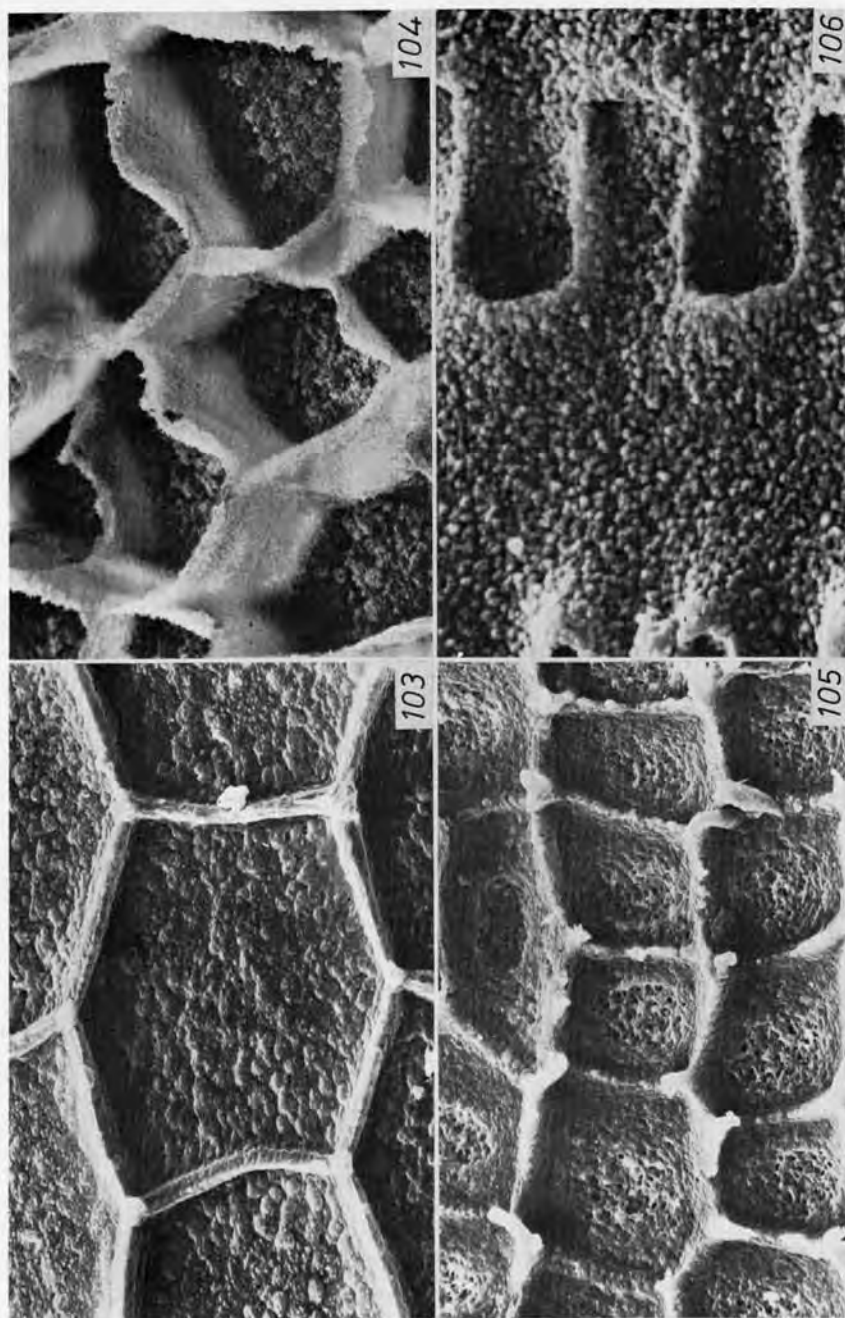


Abb. 103–106. Morphologie der Rückseite der isolierten Cuticula: 103. *Eria barbarosa* RCHB. (Orchidaceae), 700 x, Blattepidermis, isodiametrisch-hexagonale Zellen, Antiklinalkeile flach, Periklinalfläche grob-granulös; 104. *Euphorbia abyssinica* RAEUSCHEL (Euphorbiaceae), 1400 x, Sproßepidermis, isodiametrische Zellen, Antiklinalkeile extrem stark ausgebildet; 105. *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (Welwitschiaceae), 700 x, Blatteuticula, in der Mitte jeder Zelle ein Feld deutlich ausgeprägter Dünnsstellen; 106. *Cyperus papyrus* L. (Cyperaceae), 700 x U-unduliert Antiklinen, Periklinalfläche fein granulös.

K 1: Ausbildung der Antiklinalkeile (Abb. 101, 102, 103, 104, 105, 106)

Die Ausbildung der Antiklinalkeile hängt von der Lage des untersuchten Epidermis-Bereiches an der Pflanze ab und ist weitgehend taxonspezifisch. Bei dünnen Cuticulae, z. B. der Blütenblätter, sind die Antiklinalkeile nicht oder nur andeutungsweise ausgebildet (Abb. 106). Bei xeromorphen Epidermen dringen die Antiklinalkeile tief zwischen zwei benachbarte Zellen ein. Solche extrem ausgebildeten Antiklinalkeile wurden von BAKER (1971) bei *Agave* und *Sansevieria* festgestellt, als weiteres Beispiel ist hier die Rückseite der Sproßepidermis der sukkulenten *Euphorbia abyssinica* RAEUSCHEL (Abb. 104) abgebildet. Die Antiklinalkeile können wie bei *Eria barbarosa* REICHE (Abb. 103) als flache, abgerundete Leisten auftreten. Stark undulierte Antiklinalwände, wie z. B. bei der Sproßepidermis von *Cyperus papyrus* L. (Abb. 106) waren in keinem der untersuchten Fälle tief intramembranös cutinisiert.

Eine Besonderheit in der Ausbildung der Antiklinalkeile zeigt die Blattepidermis vieler Gymnospermen (aller untersuchter *Pinales*, *Ginkgo*, *Gnetum*; nicht aber *Ephedra* und *Welwitschia*). Die Antiklinalkeile sind in diesen Fällen nicht einfach keilförmig, sondern durch kürzere oder längere seitliche Auswüchse skulpturiert wie bei *Pinus silvestris* L. (Abb. 100) oder *Picea abies* (L.) KARST. (Abb. 101). Oftmals sind die Antiklinalkeile sogar bogenartig durchbrochen (*Picea*, Abb. 102). Diese Skulpturen sind auch auf den REM-Abbildungen isolierter Gymnospermen-Cuticulae bei GHOUSE & YUNUS (1972) zu erkennen; besonders deutlich an der Cuticula einer fossilen Epidermis von *Nilssonopteris vittata* bei ALVIN (1970). Vielleicht kann diese Antiklinalkeil-Skulptur für die systematische Zuordnung fossiler Cuticulae von größerer Bedeutung sein. Eine ähnliche Eigenstruktur der Antiklinalkeile findet sich nach EHLE (1977) an der Blattepidermis bestimmter *Bromeliaceae* (z. B. *Tillandsia hildae* RAUH).

K 2: Skulptur der Periklinalfläche (Abb. 102, 103, 105, 106)

Die Rückseite der Periklinalflächen einer isolierten Cuticula kann glatt oder $\pm$ stark granulös skulpturiert sein. Glatte Periklinalflächen sind charakteristisch für dünne Cuticulae (z. B. von Blütenblättern); dicke Cuticulae aber meist granulös skulpturiert (z. B. *Cyperus*, Abb. 106; *Eria*, Abb. 103; *Euphorbia*, Abb. 104; *Picea*, Abb. 102).

Granulöse Strukturen der Periklinalwände wurden von BAKER (1970) an *Iris*, von BANCHER *et al.* (1960) an *Allium* und an Bryophyten von BAUER (1956) beobachtet. BRINGMANN & KÜHN (1955 a) hielten diese Struktur für einen Präparations-Artefakt durch anhaftende Zellwandreste. Die Regel-

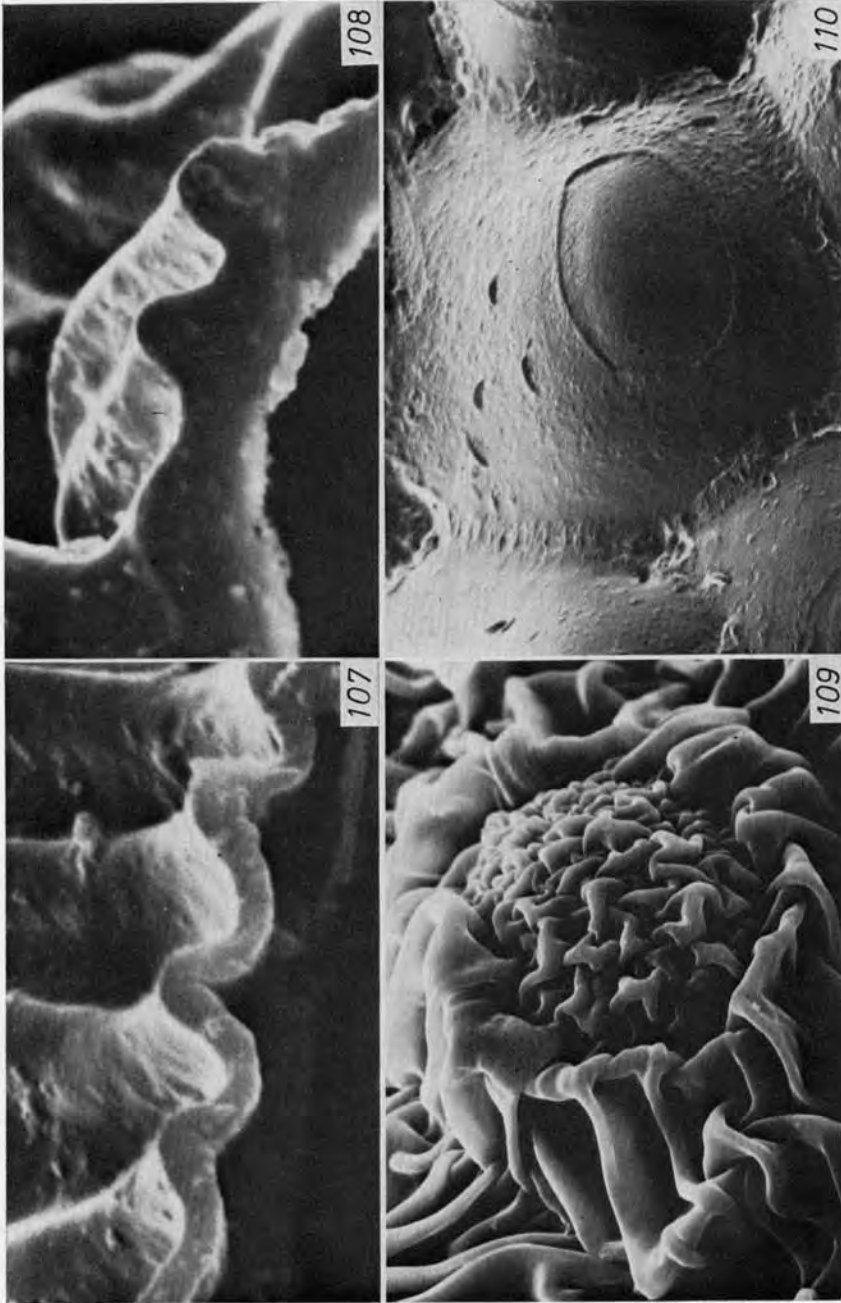


Abb. 107–110. Mikromorphologie der Cuticularfalten: 107. *Ophrys apifera* HUDSON (Orchidaceae), 14 000 x, Blütenblatt, Cuticula-Schnitt, es handelt sich um ein System von Hohlfalten; 108. *Elaeophorbia drupifera* (THONN. ex SCHUM.) STAPF (Euphorbiaceae), 7000 x, nuptiale Nektarien, Cuticula-Schnitt mit massiven Falten; 109. *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG. (Cactaceae), 1500 x, Testazelle, Zentralwulst deutlich, (vgl. Abb. 31); 110. *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG. (Cactaceae), 1300 x, der Abb. 109 entsprechende Testazelle, Cuticula enzymatisch abgetragen, Oberfläche der Zellwand glatt, Zentralwulst als feiner Ring sichtbar.

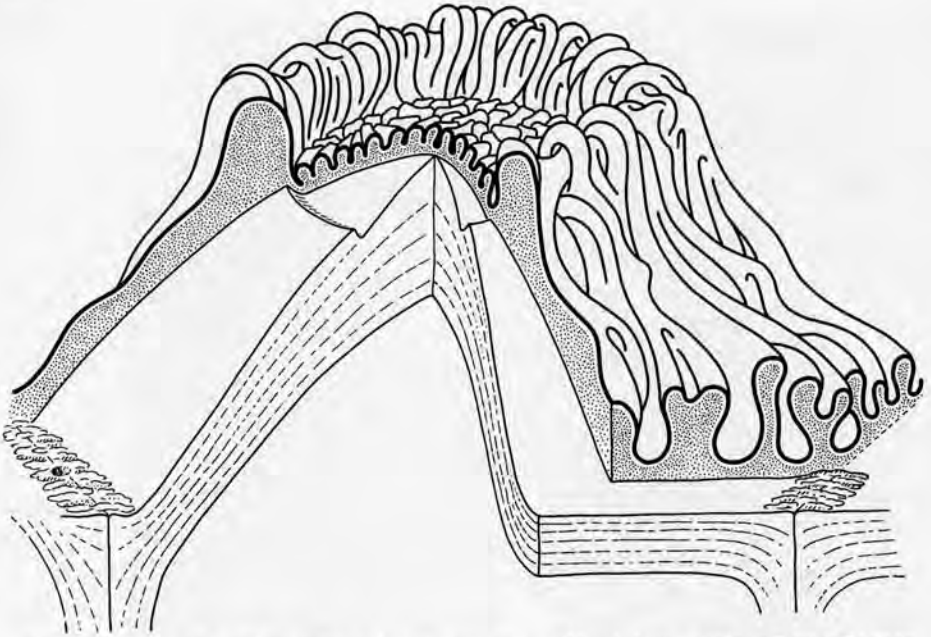


Abb. 111. Aufbau des Cuticular-Faltungsmusters von *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG. (Cactaceae), schematisch (vgl. Abb. 109 und 110). Die Zelle ist teilweise angeschnitten bzw. Cuticula teilweise abgelöst gezeichnet; zwischen Cuticula und eigentlicher Zellwand liegt eine granulöse (Pektin-)Substanz.

mäßigkeit der Skulptur und ihr häufiges Vorkommen bei unterschiedlichen Pflanzengruppen zeigt, daß es sich um ein taxonspezifisches Skulptur-Merkmal der Cuticula handelt. Vielleicht dient die Granulierung, ähnlich wie es FRITZ (1935) für die Antiklinalkeile von *Aloe* vermutet, einer Verzahnung der Cuticula mit der Epidermiswand.

POREN UND DÜNNSTELLEN

Im Zusammenhang mit der Skulptur und Struktur der isolierten Cuticula kann das Problem von Dünnstellen oder Durchbrechungen mit plasmatischem Inhalt (Ektodesmen) nicht unerwähnt bleiben (z. B. LAMBERTZ 1954; SCHNEPP 1959; FRANKE 1971 u. a.). Bei vielen tausenden raster-elektronenmikroskopisch untersuchten Epidermisoberflächen wurden – um dieses Ergebnis vorweg zu nehmen – niemals freie Poren oder nach Critical-Point-Präparation plasmatische Strukturen, die man als Ektodesmen hätte interpretieren können, beobachtet. Auch an ganz spezifisch aufgrund der umfangreichen Ektodes-

men-Literatur ausgewählten Objekten ließen sich im REM keine porenartigen Strukturen nachweisen. Ebenso gelang es nicht, die „Fühltüpfel“ auf Ranken im REM nachzuweisen. An dem lichtmikroskopisch gut untersuchten Beispiel von *Passiflora* ist die Cuticula der Ranken mit einem dichten Belag stäbchenförmiger Wachse bedeckt, so daß eine Funktion dieser Fühltüpfel schwer vorstellbar ist.

Allerdings finden sich an Laub- und Blütenblättern gelegentlich flache Vertiefungen, insbesondere in der Nähe der Antiklinalgrenzen oder an der Antiklinalnaht selbst. Sie sind aber immer undeutlich ausgebildet und unregelmäßig im Auftreten, so z. B. an den Laubblättern von *Paulownia tomentosa* (THUNB.) STEUD. oder *Gunnera tinctoria* (MOL.) MIRBEL. Verschiedene Autoren haben auf das Vorkommen porenartiger Strukturen in der Nähe der Antiklinen aufmerksam gemacht, so an *Allium* BANCHER *et al.* (1960; vgl. FRANKE 1961) oder WILSON *et al.* (1972). Vielleicht handelt es sich in diesen Fällen um interzellularen-ähnliche Räume zwischen den Antiklinen, die nach außen durch eine durchbrechende Cuticula abgedichtet sind. Also im Prinzip um die gleichen Verhältnisse, wie sie für die Blütenepidermis von *Luisia bircheri* BL. (Abb. 90 u. 91) auf S. 34 beschrieben wurden. Es ist ohne Interesse in diesem Zusammenhang, daß an den kohäsionsdeformierten Außenwänden toter Zellen mannigfaltige porenartige Wanddurchbrechungen auftreten (z. B. an den Haaren von *Astrophytum*, Abb. 85).

Auf der Rückseite der isolierten Cuticulae lassen sich bei bestimmten Taxa kraterartige Vertiefungen nachweisen, die man als Dünnstellen der oberflächlich glatten Cuticula betrachten muß. Solche Dünnstellen finden sich in der Cuticula der Laubblätter der Orchidee *Cattleya maxima* LINDL. und bei anderen untersuchten *Cattleya*-Hybriden. Ganze Felder solcher Dünnstellen zeigt die Mitte der Periklinalfäche jeder Zelle auf der Blattober- und Unterseite von *Welwitschia mirabilis* HOOK. f. (Abb. 105). Bei *Welwitschia* ist dies insofern bemerkenswert, als man bei diesem Bewohner nebelreicher Wüstengebiete schon lange eine cuticuläre Absorption von Wasser vermutet; die Wasserversorgung allein über das Wurzelsystem kann nicht widerspruchsfrei erklärt werden (Übersicht bei GAFF 1972). Die Blätter von *Welwitschia* sind benetzbar, nur die wachsenden jungen Blattbasen sind oberflächlich durch feinste stäbchenförmige Wachsbeläge (Abb. 96) wasserabstoßend. Eine Funktion der Wasseraufnahme nimmt man aufgrund elektronenmikroskopischer Untersuchungen für die Nadeln von *Pinus radiata* (LEYTON & ARMITAGE 1968) und radioaktiver Markierungen für die Epidermen bestimmter Xerophyten (BARTHOLOTT & CAPEISIUS 1974) an.

6. Morphogenese der Faltungsmuster der Cuticula

Über die Entstehung und Ursachen cuticulärer Faltungsmuster gibt es verschiedene Theorien und wenige Untersuchungen. Aufgrund lichtmikroskopischer Beobachtungen, die nur einen unvollständigen Eindruck von der Regelmäßigkeit und Komplexität (vgl. Abb. 113) der Faltungsmuster geben, hat man die Ursachen in den Spannungsverhältnissen der Zellwände gesehen (vgl. STRASBURGER 1882). SCHWENDENER (1882) und sein Schüler VOLKENS (1884) sowie FENNER (1904) vertreten die Ansicht, daß die unelastische Cuticula sich beim Nachlassen des Binnendruckes in der ausdifferenzierenden Zelle über der elastischen Zellulosewand in Falten legen muß. Eine entsprechende Erklärung unter umgekehrten Vorzeichen bietet KURER (1917), der keine abnehmende, sondern erhöhte Turgeszenz mit erhöhter Zugspannung der Wand für die Faltenbildung verantwortlich macht. MARTENS (1934) hat diese Theorien ausführlich diskutiert und lehnt die mechanischen Erklärungen ab: aufgrund eigener Untersuchungen an den Petalen von *Tradescantia virginiana* L. hält er eine Überproduktion von Cutin für die Faltenbildung verantwortlich. Das unelastische Cutin werde reichlich durch die Zellwand ausgeschieden und lege sich dann in Falten; gerichtete Faltenstrukturen entstünden erst beim Ausdifferenzieren der Zelle. Die Auffassung von MARTENS (l.c.) wird von den meisten neueren Autoren zumindest in modifizierter Form übernommen (z. B. von BOLLIGER 1959; FREY-WYSSLING (1976), die älteren Spannungs-Theorien werden abgelehnt.

An den komplexen Cuticularfaltungsmustern der Blütenblätter von *Anthemis tinctoria* L. (Abb. 114 u. 115), der Laubblätter von *Humulus lupulus* L. (Abb. 116 u. 117) und der Samenschale von *Matucana weberbaueri* (VAUPEL) BACKBG. (Abb. 112 u. 113) soll ihre Entwicklungsgeschichte dargestellt werden.

Bei *Humulus lupulus* L. zeigt die Epidermis der Laubblatt-Unterseite junger, etwa 5 mm langer Blättchen wenig differenzierte Zellen mit glatter Oberfläche. Der Faltungsprozeß beginnt an etwa 10 mm langen Blattorganen; also in einem sehr jungen Stadium in Relation zu den im adulten Zustand bis über 12 cm langen Laubblättern. Dabei werden einzelne Komplexe von 4 bis 10 Zellen, oft beginnend um ein Stoma, schwach gefältelt (Abb.

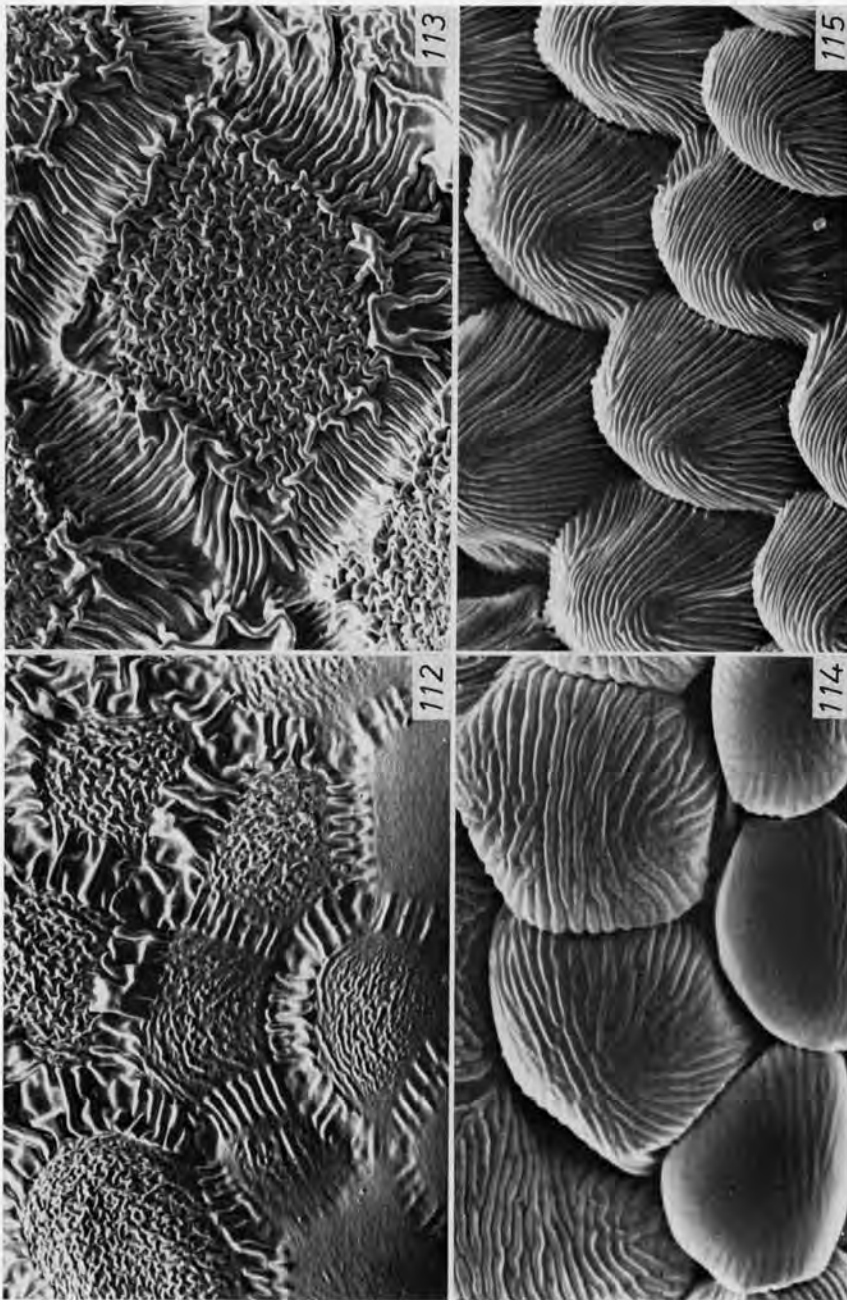


Abb. 112–115. Morphogenese von Cuticularfaltungsmustern: 112–113 *Matucana weberbaueri* (Vpl.) BACKBG. (Cactaceae), Zentralfeld-Typ, Testazellen an denen sich das Faltungsmuster (im Bild von unten nach oben) gerade ausdifferenziert (Abb. 112, 700 x); ausdifferenzierte Testazelle (Abb. 113, 1400 x); 114–115 *Antibemisia tinctoria* L. (Asteraceae), paralleles Faltungsmuster, 4 mm langes Blütenblatt, Falten werden in ihrer endgültigen Ausrichtung angelegt (Abb. 114, 1400 x); in einem späteren Stadium, Falten parallel (Abb. 115, 1200 x); im ausdifferenzierten Zustand (Abb. 41) kräuseln sich die Falten im zentralen Bereich.

116). Die Fältelung greift dann sukzessiv auf die Nachbarzellen über. Schon an der embryonalen Epidermis des jungen Blattes werden die Cuticularfalten in dem für die ausdifferenzierte Cuticula (Abb. 117) charakteristischen Muster angelegt. Nur die Dichte der Faltung (vgl. Abb. 116 mit 117) nimmt mit der Ausdifferenzierung der Epidermis zu.

Ähnliches gilt für die Blütenblätter von *Anthemis tinctoria* L., an denen die Falten an ihrer endgültigen Anordnung an wenigen Millimeter langen Blättchen angelegt werden (Abb. 114). Das Faltungsmuster eines Blütenblattes aus einer älteren Infloreszenzknospe ist in Abb. 115 dargestellt, die Anzahl der Einzelfalten pro Zelle ist nunmehr erheblich größer. Im ausdifferenzierten Zustand, bei der Anthese der Blüten, tritt im Zentralfeld der nunmehr stark papillös verlängerten Zellen eine feine Kräuselung der ursprünglich parallelen Falten hinzu (Abb. 41).

Der Prozeß der Faltung setzt bei *Matucana weverbaueri* (VAUPEL) BACKBG. an jungen befruchteten Samenanlagen ein; die Falten werden von Anfang an im charakteristischen Zentralfeld-Muster angelegt (Abb. 112). Die Abb. 113 zeigt das Faltungsmuster der Testa eines reifen Samens, an dem sich nur die Faltungsdichte erhöht hat.

Zusammenfassend stellt man fest, daß die Faltungsmuster der Cuticula schon an jungen Epidermen mit embryonalen elastischen Zellwänden in ihrer endgültigen Form angelegt werden. Nur die Faltungsdichte erhöht sich erheblich im Zuge der Ausdifferenzierung der Epidermis; anfänglich gerade Einzelfalten können mehr oder weniger stark gekräuselt werden.

Bei den Cuticularfaltungsmustern handelt es sich um ein System von Hohlfalten, wie BRINGMANN & KÜHN (1955 a) aufgrund von TEM-Untersuchungen zeigten. Direkte Beweise sind auch Schnitte durch intakte Cuticular-Faltungsmuster; die Abb. 107 zeigt die gleichmäßig dicke gefältelte Cuticula einer Papillenzelle der Blütenlippe von *Ophrys speculum* L. bei 14 000 facher Vergrößerung im Querschnitt. Nach der Isolation dünner gefältelter Cuticulae sind nach dem Aufziehen auf eine Unterlage keine Falten mehr nachweisbar: die Cuticula wird wie ein Gummi-Tuch glatt gezogen. Nur in seltenen Fällen können unter gefalteten Cuticulae tiefere Schichten cutinisiert werden, so z. B. auf den Oberflächen der nuptialen Nektarien von *Elaeophoria drupifera* (THONN. ex SCHUM.) STAPF, die in Abb. 108 im Querschnitt abgebildet ist.

Die auffälligsten, makroskopisch sichtbaren Cuticularfaltungsmuster vom Zentralfeld-Typ finden sich auf den Samenoberflächen von *Neochilenia*-Arten (*Cactaceae*) und verwandten südamerikanischen Kugelkakteen. Diese Skulpturen sind seit langem bekannt und fälschlicherweise als „Arillus-Haut“ beschrieben (BUXBAUM 1957–1960 und andere Autoren). Im Querschnitt

durch die Samenschale erkennt man zwischen Cuticula und Zellwand, insbesondere unter dem mächtig aufgewölbten Zentralwulst, eine fein-granulöse Schicht. Es handelt sich vermutlich um pektinartige Substanzen (vgl. MARTIN & JUNIPER 1970); nach einer Behandlung mit Pektinase in gepufferter Lösung läßt sich die Cuticula leicht von der Zellwand lösen. Ihre Rückseite ist im REM glatt und nicht skulpturiert. Die Abb. 109 zeigt die Oberfläche einer intakten Testa-Zelle von *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG., in Abb. 110 ist eine entsprechende Zelle nach dem Ablösen der Cuticula dargestellt. Die Oberfläche der Zellwand ist glatt bzw. undeutlich granulös, nur das Zentralfeld ist mit einem ringförmigen Absatz an der Stelle des abgetragenen Zentralwulstes versenkt (Abb. 110); die Verhältnisse sind schematisch in Abb. 111 dargestellt.

Aufgrund der raster-elektronenmikroskopischen Beobachtungen muß die Frage nach der Ursache für die Entstehung von Cuticular-Faltungsmustern erneut diskutiert werden. Sowohl mit den Zellwandspannungs-Theorien (STRASBURGER 1882; SCHWENDENER 1882; KURER 1917) als auch der Cutin-Überproduktions-Hypothese von MARTENS (1934) läßt sich die Entstehung dieser komplexen Skulpturen nicht befriedigend erklären. Die wesentlichen Argumente gegen diese Theorien sind:

(1.) Die Faltungsmuster werden in ihrer endgültigen Anordnung an jüngsten Epidermiszellen angelegt, an denen signifikante Spannungsdifferenzen zwischen Cuticula und Zellwand schwer vorstellbar sind. In diesem Stadium ist die Cuticula submikroskopisch dünn, daß nicht von einer Überproduktion von Cutin gesprochen werden kann.

(2.) Eine einfache mechanische Erklärung für die Entstehung extrem regelmäßiger Parallel-Falten (vgl. Abb. 42 u. 43) oder komplexer Zentralfeld-Muster (Abb. 113) ist unwahrscheinlich. Die Entstehung polyzentrischer Faltungsmuster (Abb. 49–52) oder sich auflösender Einzelfalten (Abb. 61 u. 62) kann durch die Spannungstheorien oder Cutin-Überproduktions-Hypothese nicht widerspruchsfrei erklärt werden.

Es soll keinesfalls ausgeschlossen werden, daß Spannungsdifferenzen in Zellwänden und eine Cutin-Überproduktion für die Entstehung cuticularer Faltungsmuster mitverantwortlich sind. Besonders der radiäre Faltenverlauf an Trichombasen (z. B. Abb. 118 u. 119) kann, wie schon KURER (1917) diskutiert, als Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Gewebespannung und Faltungsrichtung dienen. Jedoch läßt sich mit keiner der Theorien die Entstehung komplexer Faltungsmuster hinreichend erklären. Ihre Komplexität und die Tatsache (s. S. 89), daß sie taxonspezifisch sind, zeigen, daß nach tiefer liegenden genetisch fixierten Steuerungsvorgängen gesucht werden muß.

7. Biologisch-ökologische Bedeutung der Oberflächen-skulpturen

Die mannigfaltigen und regelmäßigen Feinskulpturen der Oberflächen pflanzlicher Epidermiszellen lassen den Betrachter nach ihrem Sinn und Zweck fragen. Die Frage nach der biologisch-ökologischen Bedeutung soll an den wichtigsten Skulpturen, nämlich den Faltungsmustern, den leistenförmigen sekundären Wandverdickungen und den epicuticularen Wachsen diskutiert werden. Einige der im folgenden diskutierten Ansichten sind spekulativ und nicht genügend durch Untersuchungen gesichert; dies ist jedoch in der Art der Fragestellung begründet.

CUTICULAR-FALTUNGSMUSTER

Die älteren Autoren, die die Entstehung der Faltungsmuster auf mechanische Spannungsdifferenzen in der Zellwand zurückführen, verneinen jede biologische Bedeutung dieser Skulpturen (z. B. TSCHIRCH 1916; KURER 1917). Allenfalls gestehen sie ihnen einen Stabilisierungseffekt für die Zellwände zu. MARTENS (1934), der die Faltungsmuster durch eine Überproduktion von Cutin erklärt, hält sie für eine „Reserve-Oberfläche“ („réserve de surface“) für den Fall der mit einer Turgeszenz-Zunahme verbundenen räumlichen Ausdehnung von Epidermiszellen. Die biologische Bedeutung cuticularer Faltungsmuster läßt sich im Zusammenhang mit drei Funktions-Komplexen betrachten, nämlich ihre Beziehung zu den mechanischen und optischen Eigenschaften und der Benetzbarkeit der Zelloberflächen.

(1.) Beziehungen zwischen Faltungsmuster und mechanischen Eigenschaften der Zelloberflächen. Von verschiedenen Autoren, so von KURER (1917), wurde darauf hingewiesen, daß der „Wellblech-Effekt“ der Oberflächenfaltung die Epidermis-Außenwände mechanisch stabilisiert. Für die Funktion der Stabilisierung dünner Zellwände spricht das gehäufte Auftreten von Faltungsmustern an biegefesten Trichomen (vgl. Abb. 59 u. 60). Vermutlich hängt mit dieser Funktion auch das gehäufte Auftreten von Cuticularfalten an zarten Blütenblättern zusammen. Denn die hinfälligen Blüten-Hüllorgane müssen beim Öffnen der Knospe beweglich

sein und während der Anthese doch eine erhebliche Stabilität (z. B. Wind-Beanspruchung abgespreizter dünner Petalen) aufweisen. Diese Funktion kann nicht für das häufige Auftreten von Faltungsmustern an Samenschalen und anderen Geweben mit dicken Epidermis-Außenwänden gelten. Bei den cuticularen Faltungsmustern zoidiogamer Blüten ist ein blütenökologischer Zusammenhang durch eine erhöhte Gangbarkeit für Insektenbeine (vgl. KUGLER 1970) denkbar. Eine Interaktion zwischen den durch cuticulare Faltungsmuster veränderten mechanischen Oberflächeneigenschaften liegt bei den Gleitfallen von Insektivoren vor (vgl. Abb. 25 u. 26). In diesen Fällen ist die Gangbarkeit für Insekten verschlechtert (POHL 1927; EHLE 1974 b). Im Zusammenhang mit blütenbiologisch bedeutenden Oberflächenskulpturen müssen nochmals die gefalteten Narben-Zellen der *Asteraceae* (z. B. *Bellis*, Abb. 38) erwähnt werden, bei denen vielleicht eine Interaktion mit den in der Familie verbreiteten spinulösen Pollentypen (erhöhte Haftbarkeit) besteht (vgl. auch LINSKENS & HEINEN 1962).

(2.) Beziehungen zwischen Faltungsmuster und der Benetzbarkeit bzw. Kontamination der Zelloberflächen. Die Benetzbarkeit einer Oberfläche hängt sowohl von ihrer chemischen Struktur als auch von ihrer mikromorphologischen Skulptur ab. Ist die Oberfläche von ihrer Chemie her hydrophob (z. B. Cutin), so erhöht eine mikroskopische Skulpturierung („Aufrauhung“) diese schwere Benetzbarkeit erheblich. Ist die Oberfläche hydrophil (z. B. Zellulose), so wird die Benetzbarkeit durch eine Skulpturierung vermindert. Die mathematisch-physikalischen Beziehungen zwischen chemischer Struktur und mikromorphologischer Skulptur sind gut bekannt (Übersicht bei ADAM 1958) und vielfach an biologischen Oberflächen diskutiert worden (z. B. RAUH *et al.* 1975). Cutin ist eine hydrophobe Substanz; jede Cuticularfaltung erhöht somit die Unbenetzbarkeit der Oberfläche mit Wasser. Dies läßt sich gut experimentell nachweisen: benetzt man stark cuticulargefaltete Blütenblätter oder Unterseiten von Laubblättern, so rollt das Wasser in einzelnen Tropfen ab. Ähnlich wie bei stäbchenförmigen epicuticularen Wachsen (vgl. S. 86 und RENTSCHLER 1971) hat ZIEGENSPECK (1942) als erster einen Zusammenhang zwischen Cuticularskulpturen und der Unbenetzbarkeit durch Wasser vermutet. Wir halten die Erhöhung der Unbenetzbarkeit und damit eine vermutlich allgemein verminderte Kontamination pflanzlicher Oberflächen für die wesentliche biologische Funktion cuticularer Faltungsmuster. Im Prinzip kommt diesen Skulpturen die gleiche funktionelle Bedeutung wie den stäbchenförmigen epicuticularen Wachsen zu. Hier liegt vermutlich der kausale Zusammenhang, warum sich beide Skulpturen (Wachse und Faltungen) an der gleichen Epidermisoberfläche gegenseitig ausschließen (vgl. S. 86).

Falsch ist sicherlich die Theorie von HABERLANDT (1918), daß die Falten dazu dienen, auf der Epidermisoberfläche auffallende Tropfen durch Kapillarattraktion zu einer dünnen Schicht auszubreiten, die schnell verdunsten kann. Falls die hydrophobe chemische Struktur der Cuticula-Oberfläche verändert wird (z. B. durch Korrosion oder Anlagerung von Dipol-Körpern in Flüssigkeit), erhöht das Faltungsmuster die Benetzbarkeit der Oberfläche (vgl. ZIEGENSPECK 1934; RAUH *et al.* 1975). Eine solche Funktion ist denkbar bei stark cuticulargefalteten Samenoberflächen: der Samen ist zunächst unbenetzbar und gut schwimmfähig; bei einer geringen Änderung seiner chemischen Oberflächenstruktur wird er leicht benetzbar und die Keimung kann erfolgen (z. B. bei der Anwesenheit von Humus-Säuren im Wasser). Auch bei der Kondensation von Tau-Niederschlägen (Übersicht bei MARTIN & JUNIPER 1970) können hydrophile Cuticular-Skulpturen eine Rolle spielen. Allgemein läßt sich jedoch sagen, daß intakte gefaltete Cuticular-Oberflächen stark wasserabstoßend sind (z. B. viele Blütenblatt-Epidermen).

(3.) Beziehungen zwischen Faltungsmuster und optischen Eigenschaften der Zelloberflächen. Der Cuticula spricht man eine Filterwirkung gegen zu hohe Lichtintensitäten, insbesondere gegen den ultraviolettten Anteil, zu (vgl. MARTIN & JUNIPER 1970). Neuere Messungen an Hochgebirgspflanzen zeigten, daß mehr als 70% der UV-Strahlen ungehindert durch die Cuticula gehen (BOLLIGER 1959). Für die Filterwirkung macht VESQUE (1883) die Faltungsmuster der Cuticula verantwortlich. Da Cuticularfalten bevorzugt an Blatt-Unterseiten, Trichomen, Blütenblättern und Samen auftreten, erscheint diese Ansicht kaum begründet. SEEFRIED (1907) diskutiert cuticulare Skulpturen im Zusammenhang mit der Linsenwirkung von Papillenzellen; auch für diese Funktion gibt es keine Hinweise.

Ein meßbarer Zusammenhang besteht zwischen dem Reflektionsvermögen der Oberfläche und der Fältelung der Cuticula. SCHOENICHEN (1922) macht neben der Form der Zellen die Faltungsmuster für den matten Effekt mancher Blütenblattoberflächen verantwortlich. Genauer wurde dieses Problem an den samtigen Blütenblättern dunkelblauer *Viola tricolor*-Hybriden von KNOLL (1938) analysiert. Wesentlich für die intensive Samtfärbung ist bei *Viola* und allen ähnlichen Objekten (z. B. *Saintpaulia ionantha* W. WENDL.) die Zellform, nämlich die regelmäßigen Papillenzellen der Blütenepidermis (vgl. auch METZNER 1957). KNOLL (1938) konnte zeigen, daß durch die Reflektion an den Cuticularfalten der Samt-Effekt noch gesteigert wird. Nach unseren Beobachtungen sind Blütenoberflächen mit ausgeprägten cuticularen Faltungsmustern (z. B. bei den *Asteraceae*) niemals glänzend, sondern unabhängig von der Zellform matt. So fehlen seidenglänzenden Blüten vieler *Cactaceae* nach MATHÄ (1936) und eigenen Untersuchungen die Cuticular-

fallen völlig. Interessant wäre die Frage zu verfolgen, ob den streng parallelen Falten mancher Blütenoberflächen (z. B. *Bellis*, Abb. 42 u. 43) eine spezifische optische Signalwirkung für das Insektenauge zukommt.

Aufgrund der vorliegenden Literatur und den eigenen Untersuchungen kommen wir zu der Auffassung, daß die biologische Bedeutung cuticularer Faltungsmuster in mehreren Funktionen liegt. Primär scheint die Erhöhung der Unbenetzbarkeit der Epidermis und damit eine vermutlich geringere Kontamination pflanzlicher Oberflächen zu sein. Bei Trichomen und dünnen Blütenblättern spielt sicher die erhöhte mechanische Stabilität der gefalteten Cuticulae eine Rolle. Beide Funktionen können miteinander kombiniert sein. In bestimmten Fällen übernehmen Cuticularfaltungsmuster auch sehr spezielle biologische Funktionen (Steigerung des Samt-Effektes bei Blütenblättern oder Erhöhung der Gleitfähigkeit der Schlauchfallen insektivorer Pflanzen). Es lassen sich genügend Beispiele finden, an denen keine der angeführten Funktionen sinnvoll erscheint.

LEISTENARTIGE WAND-VERDICKUNGEN

Die biologisch-ökologische Bedeutung leistenartiger Wandskulpturen (s. S. 54–62) ist doppelter Natur und relativ leicht verständlich. Zum einen findet man Wandleisten an Epidermen, die im Wasser quellen oder sonstwie mit der Funktion der Wasseraufnahme zusammenhängen. Die zwischen den Leisten liegenden dünnen Wandbereiche reißen dabei oftmals auf, so z. B. an den Dornoberflächen von *Discocactus horstii* BUINING & BREDEROO (Abb. 80; vgl. SCHILL & BARTHOLOTT 1973) oder den Samenoberflächen von *Cobaea scandens* CAV. (Abb. 82 u. 83). Die gleiche Funktion und gleiche Skulptur ist auch von den Hyalocyten von *Sphagnum* und den Zellen des Velamen radicum der *Orchidaceae* (BARTHOLOTT & CAPESIUS 1975) bekannt. Ob den leistenförmigen Strukturen der durchbrochenen Epidermiszellen der schuppenartigen Podarien von *Euphorbia piscidermis* GILB. eine ähnliche Funktion zukommt ist nicht bekannt.

Leistenartige Wandverstärkungen finden sich aber auch an anemochoren Diasporen von Angiospermen, die durch leichte und dennoch mechanisch stabile „Ballon-Hüllen“ fliegen. Bei gleicher Funktion tauchen hier ähnliche Skulpturen innerhalb verschiedenster Familien auf (Übersicht bei RAUH *et al.* 1975). Die Zellwände der Samenschalen werden dabei membranartig dünn und damit sehr leicht angelegt, die mechanische Stabilisierung erfolgt durch die Wandleisten. Als Beispiele sei auf die Staubsamen der *Orchidaceae* (Abb. 76 bis 79) oder *Orobanchaceae* (Abb. 75) verwiesen.

EPICUTICULARE WACHSE

Epicuticulare Wachsschichten werden funktionell als Einrichtung zur Verminderung der Transpiration angesehen (ältere Literatur bei HABERLANDT 1918). Interessant ist die ökologische Bedeutung der viel häufigeren stäbchenförmigen Wachsbeläge. FREY-WYSSLING (1959) macht darauf aufmerksam, daß die übliche Interpretation als Transpirationsschutz unglaublich ist, da die Stäbchen keine geschlossene Schicht bilden. Er vermutet, daß es sich eher um eine Überproduktion von zur Einlagerung in die Zellwände bestimmten Membranstoffen handelt.

Aufgrund eigener Untersuchungen nehmen wir an, daß die stäbchenförmigen Wachsbeläge primär zur Erhöhung der Wasserabstoßung und einer geringeren Kontamination der Oberflächen dienen. Auf den Zusammenhang zwischen Oberflächen-Chemie, -Skulptur und Benetzbarkeit wurde schon auf S. 83 hingewiesen (vgl. ADAM 1958). Eine Verbindung zwischen Skulptur der Wachsbeläge und Benetzbarkeit der Oberflächen hat ZIEGENSPECK (1942) vermutet. Die Untersuchungen von RENTSCHLER (1971) zeigten, daß eine extrem schwere Benetzbarkeit pflanzlicher Oberflächen immer mit dem Auftreten stäbchenförmiger Wachsbeläge verbunden ist.

Stäbchenförmige epicuticulare Wachse erhöhen stark das Reflektionsvermögen pflanzlicher Oberflächen. Das gehäufte Auftreten von Wachsstäbchen an weiß „bereiften“ Xerophyten deutet auf die Funktion des Lichtschutzes hin; MARTIN & JUNIPER (1970) sehen darin die wichtigste biologische Bedeutung dieser Skulpturen.

Abschließend ist anzumerken, daß sich die Ausbildung von cuticularen Faltungsmustern und epicuticularen Wachsen gegenseitig auszuschließen scheinen. Unter vielen Hunderten untersuchter gefalteter Cuticulae fanden sich nur in zwei Fällen (an der Blattepidermis von *Sorbus decora* (SARG.) SCHNEID. und an der Samenschale einer *Anacampseros* Art), undeutliche feine granulöse Wachsspuren. Die Erklärung dafür liegt vermutlich darin, daß beiden Skulpturgruppen primär die gleiche ökologische Funktion der Erhöhung der Unbenetzbarkeit zukommt und ein gleichzeitiges Auftreten funktionell sinnlos ist.

8. Taxonomisch-systematische Bedeutung der Oberflächen-skulpturen

Die klassische Cuticulartaxonomie befaßt sich primär mit den Merkmalen der epidermalen Musterbildung und den Formen der Epidermiszellen. Ihre Bedeutung für die Art diagnose und u. U. zum Erkennen verwandtschaftlicher Zusammenhänge ist unumstritten (vgl. STACE 1965). Wesentlich schwieriger, infolge der ungenügenden publizierten Daten (vgl. COLE & BEHNKE 1975), ist zu entscheiden, wie sich die Formenvielfalt der Zellwand-skulpturen systematisch-taxonomisch verwenden läßt. Im folgenden sollen die drei wesentlichen Gruppen von Zelloberflächen-Skulpturen, nämlich die epicuticularen Wachse, die Leisten und Tüpfel und die Cuticularfaltungsmuster im Hinblick auf ihre taxonomisch-systematische Wertigkeit diskutiert werden.

EPICUTICULARE WACHSE

Die verschiedenen flächigen Wachsschichten und stäbchenartigen Wachs-skulpturen finden sich unabhängig voneinander bei den verschiedensten *Spermatophyta* und *Pteridophyta*. Feine stäbchenförmige Wachsüberzüge gibt es auf den Sproß- und Blattepidermen von *Equisetatae* (*Equisetum*), *Filicatae* (z. B. *Asplenium*, *Salvinia*), *Pinatae* (z. B. *Pinus*), *Gnetatae* (z. B. *Welwitschia*), *Magnoliatae* (z. B. *Eucalyptus*) und *Liliatae* (z. B. *Saccharum*). Zum Erkennen größerer systematischer Zusammenhänge sind diese Skulpturen denkbar ungeeignet, als Tendenzmerkmal tauchen sie unabhängig bei den verschiedensten Kormophytengruppen auf. Taxonomisch können epicuticulare Wachse u. U. zur Charakterisierung niederster systematischer Kategorien dienen. Innerhalb der *Cactaceae* sind für die Gattung *Copiapoa* z. B. die in Abb. 93 dargestellten Wachsschichten charakteristisch; sie finden sich ansonsten bei keiner anderen Gattung der Familie. Aber allein innerhalb der Unterfamilie der *Cactoideae* lassen sich beinahe alle anderen in Abb. 92 dargestellten Formen epicuticularer Wachse nachweisen. Auch die Untersuchungen von HALLAM (1967) an mehreren hundert *Eucalyptus*-Arten geben keinen Hinweis für eine größere taxonomische Signifikanz dieser

Skulpturen. Allgemein läßt sich feststellen, daß Vorkommen und Mikromorphologie epicuticularer Wachse ein Merkmal von sehr untergeordneter taxonomischer Bedeutung ist und sich nur in bestimmten Fällen zur Charakterisierung von Arten, Untergattungen oder selten Gattungen verwenden läßt.

LEISTEN UND TÜPFEL

Vorkommen und Ausbildung von Leisten- und Tüpfelstrukturen sind taxonomisch-systematisch von Bedeutung. Insbesondere an Samenoberflächen können diese Strukturen zur Charakterisierung von Untergattungen, Gattungen oder Triben dienen (vgl. NETOLITZKY 1926; CHUANG & HECKARD 1972; RAUH *et al.* 1975; BARTHOLOTT 1976 a). Am Beispiel staubförmiger Flugsamen mit kohäsionskollabierten Zellen der Familien der *Orchidaceae* und *Orobanchaceae* kann dies dargestellt werden.

Bei den europäisch-mediterranen *Orobanchaceae* lassen sich aufgrund der sekundären Wandverdickungen zwei Gruppen unterscheiden, bei denen jeweils die innere Periklinalwand skulpturiert ist und von einer nur membranartig dünnen Außenwand überdeckt wird: in der Gattung *Orobanche* (z. B. *Orobanche lutea* BAUMG., Abb. 87) finden sich Vertreter mit getüpfelten Periklinalwänden. Größe und Zahl der Tüpfel pro Zelle sind dabei weitgehend taxonspezifisch. Die nach makromorphologischen Kriterien äußerst nahe verwandte südmediterrane Gattung *Cistanche* dagegen hat durch beinahe parallele Wandleisten skulpturierte Testazellen (z. B. *Cistanche phelypaea* (L.) COUTINHO). *Cistanche* erinnert damit eher an die monotypische asiatische *Aeginetia indica* ROXB. (Abb. 75), bei der die Wandleisten aber stärker reticulat verzweigt sind.

Die Ausbildung von leistenartigen Wandverdickungen bei den Samenschalen der Orchideen ist taxonspezifisch. Sie können oftmals zur infragenerischen Gliederung von Gattungen (z. B. bei *Orchis*) oder auch zum Erkennen größerer systematischer Zusammenhänge innerhalb einzelner Triben dienen. Die systematische Verwendbarkeit dieser Strukturen wurde an anderer Stelle ausführlicher diskutiert (BARTHOLOTT 1976 a). Allein innerhalb der europäischen *Orchidaceae* finden sich die verschiedensten parallelen (*Serapias*, Abb. 78 u. 79), netzartigen (*Gemmaria*, Abb. 77) und sich überlagernden (*Calypso*, Abb. 76) Leistenmuster. An einem Beispiel soll gezeigt werden, daß sich diese Strukturen u. U. auch zur Klärung weiterer verwandtschaftlicher Beziehungen verwenden lassen: *Calypso bulbosa* OAKES zeichnet sich durch die in Abb. 76 dargestellte feine Struktur von sich überlagernden Leisten der inneren und äußeren Periklinalwand der Testazellen aus. Das gleiche Leistenmuster findet sich innerhalb der europäischen Orchideen nur bei *Corallorhiza trifida*

CHAT. wieder. Aufgrund der weitgehenden Übereinstimmung der Testaskulptur würde man eine engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen den beiden Gattungen annehmen, ein Zusammenhang, der makromorphologisch nicht ohne weiteres erkennbar ist. Zudem deutet die Struktur auf eine völlig isolierte Stellung der Gattungen innerhalb der europäischen Orchideen hin. Aufgrund blütenmorphologischer Untersuchungen hat man die Verwandtschaft beider Gattungen miteinander und ihre isolierte Stellung seit langem erkannt: *Calypso* und *Corallorbiza* sind die beiden einzigen europäischen Vertreter der beinahe ausschließlich tropischen Tribus der *Vandaeae* innerhalb der Unterfamilie der *Epidendroideae* (DRESSLER & DODSON 1960).

FALTUNGSMUSTER DER CUTICULA

Die Schwierigkeit der taxonomisch-systematischen Verwendung cuticularer Faltungsmuster liegt darin, daß die zahlreichen Faltungsmuster einerseits art- oder gattungsspezifisch sind, andererseits gleiche Faltungsmuster unabhängig bei verschiedensten mono- und dicotylen Familien ausgebildet werden. Vor einer Diskussion der taxonomischen Anwendbarkeit muß zunächst die Variabilität und unterschiedliche Ausbildung dieser Skulpturen an verschiedenen epidermalen Oberflächen (z. B. Laub- oder Blütenblättern) innerhalb einer Art geklärt werden. Am Beispiel der genauer untersuchten *Bromeliaceae* und *Cactaceae* kann dies dargestellt werden.

Bei den *Bromeliaceae* wurden die Oberflächen der Laub- und Blütenblätter, des Sprosses (Infloreszenzschachtel) und der Samenschalen von etwa 150 Arten untersucht (davon rund 100 Arten aus der Gattung *Tillandsia* L.). Die Samenschalen sind relativ einheitlich, es finden sich bei allen Taxa mehr oder weniger tabulare, teilweise kohäsionsdeformierte Testazellen ohne cuticulare Faltungsmuster. Sproß- und insbesondere die Laubblattoberflächen zeichnen sich durch vielfältige Zellformen aus (vgl. RAUH *et al.* 1973); an Oberflächen-skulpturen lassen sich nur verschiedenartige epicuticulare Wachselbeläge (vgl. RAUH 1976) feststellen, Cuticularfaltungsmuster fehlen. Die Oberflächen der Blütenblätter dagegen sind von ihren Zellformen her einheitlich ($\pm$ tabulare Zellen), zeigen aber vielfältige vom Zentralfeld-Typ ableitbare cuticulare Faltungsmuster. Diese Faltungsmuster sind an Ober- und Unterseite bzw. am basalen und apikalen Bereich jedes Blütenblattes unterschiedlich ausgebildet. An der gleichen Stelle finden sich innerhalb der gleichen Art bei verschiedenen Individuen jedoch auch die gleichen Faltungsmuster wieder. Untersucht man den zentralen Bereich der Oberseite der Petalen von *Tillandsia hamaleana* MORREN, so wird man an jedem Individuum ein mit Abb. 30 weitgehend übereinstimmendes cuticulares Faltungsmuster

finden. Untersucht man die entsprechende Petalenoberfläche von *Vriesea gladioliflora* (WENDL.) ANT., findet man an jedem Individuum ein gänzlich anderes, mit der Abb. 44 übereinstimmendes Faltungsmuster wieder.

Bei den *Cactaceae* zeigen die Blütenblätter recht einheitliche Zellformen und keine cuticularen Faltungsmuster. Sproß- und Dorn-Oberflächen bilden mannigfaltige Zellformen und Oberflächenskulpturen (Wachse, Leisten), aber keinerlei Cuticularfalten aus (vgl. SCHILL *et al.* 1973 a und 1973 b; ROBINSON 1974). Nur die Oberflächen der Samenschalen zeigen innerhalb dieser Familie die unterschiedlichsten Faltungsmuster der Cuticula (LEUENBERGER 1974; BARTHLOTT & RAUH 1974/75). Es gibt dabei Gattungen mit nicht cuticulargefältelten Testazellen (z. B. *Blossfeldia*, Abb. 3; *Frailea*, Abb. 4). Die Faltungsmuster sind innerhalb bestimmter Grenzen variabel, dabei handelt es sich mehr oder weniger um quantitative Unterschiede. Gegen den Rand des Hilums ist an Kakteensamen das Faltungsmuster weniger deutlich ausgeprägt bzw. verschwindet völlig. Auch bei verschiedenen Individuen der gleichen Art kann die Ausbildung des Faltungsmusters unterschiedlich stark sein. An vergleichbaren Oberflächen kann man eine weitgehende Taxonspezifität feststellen. Die Testazellen der Mitte der Dorsalseite eines Samens von *Malacocarpus corynodes* (O. ex PFEIFF.) SD. zeigen immer den in Abb. 35 dargestellten Faltungstyp; die entsprechenden Testazellen von *Neochilenia napina* (PHIL.) BACKBG. dagegen ein mit der Abb. 31 übereinstimmendes Faltungsmuster.

Cuticulare Faltungsmuster sind nach unseren Untersuchungen auf die *Magnoliophytina* (*Angiospermae*) beschränkt; sie sind als spezifisches Angiospermen-Merkmal zu betrachten. Diese Feststellung ist wesentlich, da u. U. aufgrund vorhandener Faltungsmuster ein sicheres Zuordnen fossiler Epidermen ermöglicht wird. Die chemisch stabilen Cuticulae sind oftmals erstaunlich gut erhalten (vgl. die REM-Abbildungen fossiler Epidermen bei ALVIN 1970), vielleicht ergeben sich durch das Auffinden cuticulargefältelter Epidermisreste neue Hinweise für das erste Auftreten von Angiospermen gegen Ende des Mesozoikums. Skulpturierte Cuticulae finden sich bei einigen niederen Pflanzengruppen (z. B. manchen *Hepaticae*), es handelt sich dabei nicht um die in Kapitel 4 F beschriebenen Faltungsmuster. Viele ältere Literaturangaben, so zum Beispiel von CASTLE (1938), wonach die Sporangienträger von *Phycomyces* eine Art Cuticularfaltung hätten, müssen erneut überprüft werden und haben sich in allen von uns nachuntersuchten Fällen als falsch erwiesen.

Am Beispiel der *Bromeliaceae* und *Cactaceae* wurde festgestellt, daß bei einem Vergleich sich entsprechender epidermaler Oberflächen die unterschiedlichen Cuticularfaltungsmuster taxonspezifisch sind. Sie können zur

Charakterisierung einzelner Arten oder nahe verwandter Spezies dienen, manchmal auch ganzer Gattungen. Andererseits können unabhängig voneinander gleiche Faltungsmuster bei nicht miteinander verwandten mono- und dicotylen Familien auftreten. Die Ausbildung der zahlreichen, vom Zentralfeld-Typ ableitbaren Faltungsmuster ist ein Tendenzmerkmal aller Angiospermen; die Faltungsmuster entstehen homoiolog bei verschiedensten systematischen Gruppen. Das in Abb. 37 dargestellte Faltungsmuster einer Blütenblatt-Epidermis von *Begonia* kann raster-elektronenmikroskopisch nicht vom Faltungsmuster einer Samenoberfläche von *Lophophora williamsii* (LEM. ex SD.) COULT. (*Cactaceae*) oder dem Faltungsmuster auf der Laubblattunterseite mancher *Cyclamen*-Arten (*Primulaceae*) oder der Petalenoberfläche vieler *Tillandsia*-Arten (*Bromeliaceae*) unterschieden werden. Jedoch zeigt allein die Vielzahl der hier beschriebenen Faltungsmuster, daß es sich um ein gutes Merkmal zur Charakterisierung von Taxa auf niedriger systematischer Rangstufe handelt. Eine Bestimmung aufgrund des Faltungsmusters kann u. U. an kleinen Epidermisstücken vorgenommen werden. In der Pharmakognosie wäre es Zufall, wenn die Oberflächen zweier makroskopisch verwechselbarer Blatt-Drogen auch die gleiche cuticulare Skulptur aufweisen würden. Am Beispiel der unterschiedlichen Cuticularskulptur der Haare auf der Blütenlippe von *Serapias*-Arten (*Orchidaceae*) kann dies verdeutlicht werden: selbst in abgeblühtem Zustand oder aufgrund eines schlecht erhaltenen Herbarbeleges ist es möglich, *Serapias parviflora* PARL. (Abb. 64) von *S. olbia* VERGUIN (Abb. 65) zu unterscheiden. Ähnliches hat NEWTON (1972) für die westafrikanischen Vertreter der Gattung *Aloe* (*Liliaceae*) aufgrund von REM-Untersuchungen an Herbar- und Lebendmaterial gezeigt.

Für den Systematiker stellt sich die Frage, inwiefern cuticulare Faltungsmuster über die reine Taxodiagnose hinaus Hinweise für verwandtschaftliche Zusammenhänge geben können. Es wurde schon betont, daß alle Faltungstypen als Angiospermen-Tendenzmerkmal zu betrachten sind. Aus gleichen oder ähnlichen Mustern kann primär keine engere Verwandtschaft geschlossen werden. Ähnlich wie palynologische Daten müssen die cuticularen Skulpturen mit großer Umsicht interpretiert werden. Daß sie doch unter Umständen zum Erkennen phylogenetischer Zusammenhänge geeignet sind, soll an zwei Beispielen dargestellt werden.

Die Oberseite der Laubblätter von *Humulus lupulus* L. ist durch stark verkieselte einzellige Trichome (Lithocysten) charakterisiert, die anatomisch gut untersucht sind. Im REM-Bild zeigen die Lithocysten eine ganz spezifische cuticulare Faltungsskulptur (Abb. 118): radiär auf die Trichombasis laufen über die benachbarten, ebenfalls mineralisierten Epidermiszellen deutlich ausgebildete Cuticularfalten. An der Lithocyste selbst lösen sich diese

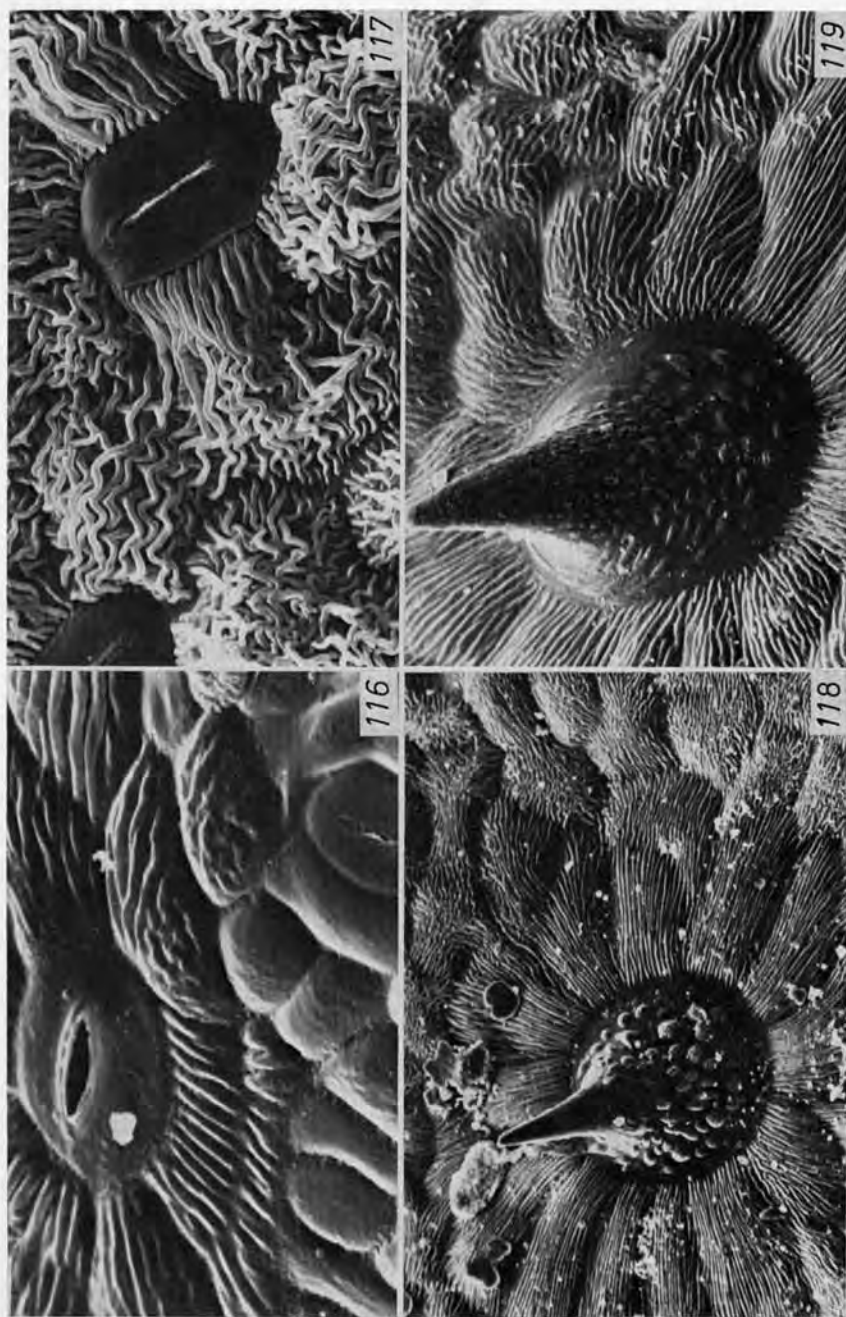


Abb. 116–119. Morphogenese und taxonomische Verwertbarkeit von Cuticularfaltungsmustern: 116–117. *Humulus lupulus* L. (Moraceae), Faltungsmuster wird an etwa 7 mm langen Blättchen angelegt (Abb. 116, 1500 x); 117. ausdifferenziertes Laubblatt, 1350 x; 118. *Humulus lupulus*, 500 x, Lithocyste der Blattoberseite; 119. *Cannabis sativa* L. (Moraceae), 700 x, Lithocyste der Blattoberseite.

Falten gegen die Trichomspitze zu kleiner werdenden Cuticular-Bläschen auf. Unter hunderten untersuchter Trichome epidermaler Oberflächen anderer Gattungen fanden sich keine ähnlichen Merkmalskombinationen von Zellform und Oberflächenskulpturen.

Die gleiche Oberflächenskulptur zeigt *Cannabis sativa* L. (Abb. 119) (vgl. HAMMOND & MAHLBERG 1973; LEDBETTER & KRIKORIAN 1975). Die Oberflächenskulpturen der Cuticula von *Cannabis* und *Humulus* lassen sich nicht ohne weiteres unterscheiden. Aus der großen Übereinstimmung der Merkmalskombinationen würde man ohne Kenntnis der systematischen Zusammenhänge eine Verwandtschaft vermuten. Beide Gattungen gehören in die gleiche Unterfamilie der *Cannaboideae* innerhalb der *Moraceae*.

Abschließend sei ein Beispiel für das Erkennen phylogenetischer Zusammenhänge durch Cuticularskulpturen an den Samenoberflächen der *Cactaceae* aufgezeigt. Bei Vorarbeiten zu einer Revision der Gattung *Rhipsalis* GAERTN. wurden alle Arten und die näher verwandten Gattungen auf die Feinskulptur ihrer Testa untersucht. Dabei zeigen alle Arten der Subtribus der *Rhipsalinae* BR. & R. tabulare Testazellen ohne cuticulare Faltungsmuster; ihre Samenoberflächen folgen dem für *Rhipsalis* (BARTHLOTT 1974) oder *Schlumbergera* (BARTHLOTT & RAUH 1975) beschriebenen Typ. Dagegen sind die nächstverwandten Subtriben der *Epiphyllinae* BUXB. (z. B. *Epiphyllum*, Abb. 24; vgl. BARTHLOTT & RAUH 1974/75) und *Disocactinae* BUXB. (z. B. *Wittia*, Abb. 53; vgl. BARTHLOTT 1975) durch mannigfaltige modifizierte Zentralfeld-Faltungsmuster charakterisiert. Innerhalb der Gattung *Rhipsalis* gibt es einen Vertreter, der habituell eher an die *Disocactinae* erinnert. In seinem Blütenbau ist dieses Taxon – *Rhipsalis ramulosa* (SD.) PFEIFF. nicht von *Rhipsalis* s. str. zu unterscheiden. Aufgrund sproßmorphologischer Ähnlichkeit wurde *R. ramulosa* von KIMNACH (1961) in die Subtribus *Disocactinae* gestellt. Die Kombination *Disocactus ramulosus* (SD.) KIMN. schien jedoch aufgrund der vegetativen Merkmale kaum begründet und wurde von anderen Autoren (BACKEBERG 1970; BUXBAUM 1970) nicht anerkannt. Hier gibt nun Cuticular-Skulptur der Samenoberfläche einen sicheren Hinweis für die systematische Stellung der Art: unter den rund 100 untersuchten Arten aus der Subtribus *Rhipsalinae* ist „*Rhipsalis*“ *ramulosa* das einzige Taxon mit einem für die *Epiphyllinae* und *Disocactinae* charakteristischen Zentralfeld-Faltungsmuster der Testazellen. In diesem Fall muß die Ausbildung eines Cuticularfaltungsmusters als Bestätigung für die anhand anderer Kriterien vorgenommene systematische Zuordnung der Art durch KIMNACH (1961) betrachtet werden.

Zusammenfassung

Raster-elektronenmikroskopisch wurden Epidermis-Oberflächen (Sproß, Laub- und Blütenblätter, Samenschalen) an etwa 2100 Angiospermen und etwa 45 Gymnospermen untersucht und ca. 12 000 Aufnahmen epidermaler Oberflächen ausgewertet. Die mannigfaltigen Oberflächenskulpturen werden diagnostisch erfaßt und klassifiziert und ihre biologisch-ökologische und taxonomisch-systematische Bedeutung diskutiert. Untersucht wird die Morphogenese der komplexen Cuticularfaltungsmuster; einleitend wird ein Überblick über die Methoden der raster-elektronenmikroskopischen Präparation von Epidermen und der Isolation der Cuticula von der Zellwand gegeben. Die Arbeit gibt einen allgemeinen Überblick über die Mikromorphologie von Spermatophyten-Epidermisoberflächen.

Die mikromorphologische Mannigfaltigkeit läßt sich mit drei Merkmalskomplexen umfassen: (1.) Die Musterbildung der Epidermiszellen, d. h. die Lage der einzelnen Zellen zueinander und die Verteilung idioblastischer Elemente, wie Stomata, Trichome etc.; die epidermale Musterbildung ist der wichtigste Aspekt der klassischen Cuticular-Taxonomie. (2.) Die Form der einzelnen Zellen, d. h. Zellumriß, Verlauf der Antiklinen und die Wölbungsverhältnisse der periklinalen Außenwände. In diesem Zusammenhang werden genauer die verschiedenen Antiklinalwand-Undulationen („Verzahnungen“ der Epidermiszellen) und die Nomenklatur der wichtigsten Zellformen (tabulare, konkave und konvexe Zellen) behandelt. (3.) Die im REM erfaßbaren Oberflächenskulpturen der Zellwände selbst.

Die Wandoberflächen-Skulpturen lassen sich in vier Gruppen zusammenfassen (1.) Die mannigfaltigen Faltungsmuster der Cuticula selbst, die sich alle auf einen für die Angiospermen charakteristischen Zentralfeld-Typ zurückführen lassen, dessen Morphogenese an ausgewählten Beispielen dargestellt wird. (2.) Die verrucosen Skulpturen der Zelloberfläche, die durch unterschiedliche Wandstrukturen (z. B. Mineralkörper unter der Cuticula, massive Cutinwärrchen etc.) verursacht werden. (3.) Insbesondere an austrocknenden Samenschalen und anderen kohäsionsdeformierten Zellen treten mannigfaltige Wandskulpturen in Form von Tüpfeln und Leisten auf. (4.) Die der Cuticula aufgelagerten epicuticularen Wachse, die sich in zwei

Grundtypen (flächige Wachsabscheidungen und lokale Wachsabscheidungen in Form von Stäbchen und modifizierten Stäbchen) klassifizieren lassen.

Es wird ferner die biologisch-ökologische Bedeutung der Wandoberflächen-Skulpturen diskutiert, die in Zusammenhang mit den mechanischen und optischen Eigenschaften sowie der Benetzbarkeit der Zellwandoberflächen betrachtet werden können; REM-Untersuchungen geben neue Hinweise für die Funktion dieser Feinskulpturen. An ausgewählten Beispielen wird gezeigt, inwieweit sich die epicuticularen Wachse, die Leistenstrukturen und die Cuticularfaltungsmuster taxonomisch bzw. zum Erkennen von Verwandtschaftsbeziehungen verwenden lassen.

10. Literatur

- ADAM, N. K. (1958): Wasserabweisende Oberflächen. – *Endeavour* **17**, p. 37–41
- ALDRIAN, A., JAKOPIC, E., REITER, O. & ZIEGELBECKER, R. (1967): Eine Apparatur zur Anwendung von Hochfrequenz und Gleichspannungsentladung. – *Radex-Rundschau* **2**, p. 510–522
- ALVIN, K. L. (1970): The study of fossil leaves by SEM. – *Proc. 3rd Ann. SEM Symp.* **21**, p. 121–128 (Chicago: IIT Res. Inst.)
- AMELUNXEN, F., MORGENROTH, K. & PICKSAK, T. (1967): Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop. – *Z. Pflanzenphysiol.* **57**, p. 79–95
- ATSATT, R. R. (1965): Angiosperm parasite and host: coordinated dispersal. – *Science* **149**, p. 1389–1390
- AUER, S. (1962): Untersuchungen zur Epidermis-Entwicklung an Keimblättern von *Pulsatilla vulgaris*. – *Z. f. Botanik* **50**, p. 128–153
- AVERY, G. S. (1933): Structure and development of the tobacco leaf. – *Amer. J. Bot.* **20**, p. 565–592
- BACKEBERG, C. (1970): Das Kakteenlexikon. – 2. Auflage, G. Fischer, Jena.
- BAECKER, R. (1922): Über ausziehbare Gefäße und Bastbündel und Schraubenbänder. – *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. (Abt. I)*, **131**, p. 139.
- BAKER, E. A. (1970): The morphology and composition of isolated plant cuticles. – *New Phytol.* **69**, p. 1053–1058
- BAKER, E. A. (1971): Chemical and physical characteristics of cuticular membranes. P. 55–65 in: *Ecology of leaf surface micro-organisms.* (ed. Preece, T. F. & Dickinson, C. H.) London–New York
- BAKER, E. A., BATT, R. F. & MARTIN, J. T. (1964): Studies on plant cuticle. VII The nature and determination of cutin. – *Ann. appl. Biol.* **53**, p. 59–65
- BAKER, E. A. & HOLLOWAY, P. J. (1971): Scanning electron microscopy of waxes on plant surfaces. – *Micron* **2**, p. 364–380
- BAKER, E. A. & PARSONS, E. (1971): Scanning electron microscopy of plant cuticles. – *J. of Microscopy (G. B.)* **94**, p. 39–49
- BANCHER, E., HÖLZL, J. & KLIMA, J. (1960): Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Kutikula der Zwiebeluschuppe von *Allium Cepa*. – *Protoplasma* **52**, p. 247–259
- BARTHLOTT, W. (1974): Der *Rhipsalis micrantha* (HBK) DC. – Komplex in Ecuador und Peru. – *Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt* **10**, p. 641–668, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz.
- (1975): Zur systematischen Stellung von *Discocactus himantocladus* (Roland-Gosselin) Kimnach. – *Kakt. u. a. Sukk.* **26**, p. 246–349, 278–280
- (1976 a): Morphologie der Samen von Orchideen im Hinblick auf taxonomische und funktionelle Aspekte. – *Proc. 8th World Orchid Conference, Frankfurt* (ed. Senghas, K.) p. 444–455

- (1976 b): Struktur und Funktion des Velamen radicum der Orchideen. – Proc. 8th World Orchid Conference, Frankfurt (ed. Senghas, K.) p. 438–443
- & CAPEISIUS, I. (1974): Wasserabsorption durch Blatt- und Sproßorgane einiger Xerophyten. – Z. Pflanzenphysiol. **72**, p. 443–455
- (1975): Mikromorphologische und funktionelle Untersuchungen am Velamen radicum der Orchideen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. (Stuttgart) **88**, p. 379–390
- , EHLE, N. & SCHILL, R. (1976): Abtragung biologischer Oberflächen durch hochfrequenz-aktivierten Sauerstoff für die Raster-Elektronenmikroskopie. – Mikroskopie (Wien) **32**, p. 35–44
- & RAUH, W. (1974/75): Some notes on the morphology, palynology, and geographical variability of *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae). – Nat. Cac. & Succ. J. (G. B.) **29**, p. 113–115; **30**, p. 8–10
- (1975): Notes on the morphology, palynology, and evolution of the genus *Schlumbergera* Lemaire (Cactaceae). – Suppl. Vol. (Yearbook) Cac. & Succ. J. (U. S.) p. 5–21
- BARTZ, G. (1974): Ein einfaches Beschichtungsgerät für die Raster-Elektronenmikroskopie. – Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. Oberfl. (BEDO) (ed. Pfefferkorn, G.) **7**, p. 91–102, Münster
- BARY, A., DE (1871): Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis. – Bot. Zeit. **29**, p. 128–139, 145–154, 161–176, 566–571, 573–585, 589–600, 605–619
- (1877): Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. – W. Engelmann, Leipzig
- BAUER, L. (1956): Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Cuticula des Laubmooses *Physcomitrium acuminatum*. – Z. Naturforsch. **11 b**, p. 673–675
- BEHRISCH, R. (1964): Festkörperzerstäubung durch Ionenbeschuß. – Ergebn. exakt Naturwiss. **35**, p. 295–443
- BLASCHKE, R. & SCHUR, R. (1972): Bedeutung der Ionenstrahlätzung für die Gefügedarstellung im Raster-EM und Photoemissions-EM. – Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. Oberfl. (BEDO) (ed. Pfefferkorn, G.) **5**, p. 565–576, Münster
- BOCK, L. (1955): Kutikularstrukturen im Elektronenmikroskop. – Diss. München
- BOCHER, T. W. (1972): Comparative anatomy of three species of the apophyllous genus *Gymnophyton*. – Amer. J. Bot. **59**, p. 494–503
- BOLE, B. & PARSONS, E. (1973): Scanning electron microscopy of the internal cellular structure of plants. J. of Microscopy (G. B.) **98**, p. 91–97
- BOLLIGER, R. (1959): Entwicklung und Struktur der Epidermisaußenwand bei einigen Angiospermenblättern. – J. Ultrastruc. Research **3**, p. 105–130
- BORNEMANN, J. G. (1856): Über organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens. – W. Engelmann, Leipzig
- BOUMANN, F. (1974): Developmental studies of the ovule, integuments and seed in some Angiosperms. – Hugo de Vries Lab., Diss. Amsterdam
- BRIARTY, L. G. (1971): A method for preparing living plant cell walls for scanning electron microscopy. – J. of Microscopy (G. B.) **94**, p. 181–183
- BRINGMANN, G. & KÜHN, R. (1955 a): Elektronenmikroskopische Befunde zur Morphologie der Cuticula von Blüten gärtnerischer und landwirtschaftlicher Nutzpflanzen. – Z. Naturforsch. **10 b**, p. 47–58
- (1955 b): Ergänzende Befunde zur Morphologie der Blüten-Cuticula. – Z. Naturforsch. **10 b**, p. 317–319

- BRISSE, J. D. & PETERSON, R. L. (1976): A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat. – Proc. of the Workshop on Plant Science Applications of the SEM, p. 477–495 (Chicago: IIT Res. Inst.)
- BRONGNIART, A. F. (1843): Nouvelles recherches sur la structure de l'épiderme des végétaux. – Ann. Sc. Nat. Paris, Sér. II, 1, p. 65–71
- BRUNSWIK, H. (1922): Die Mikrochemie der Flavoninexkrete bei den *Primulinae*. – Sitzber. Akad. Wiss., Wien, math.-naturwiss. Kl. (Abt. I) 131, p. 221
- BUXBAUM, F. (1957–1960): Morphologie der Kakteen. – In: Die Kakteen (ed. Krainz, H.) Franckh, Stuttgart
- (1970): Gattung *Rhipsalis*. – In: Die Kakteen, Lieferung C IV e, (ed. Krainz, H.) Franckh, Stuttgart
- CAPEISIUS, I. & BARTHOLOTT, W. (1975): Isotopenmarkierung und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen des Velamen radicum der Orchideen. – Z. Pflanzenphysiol. 75, p. 436–448
- CARO, H. (1903): Beiträge zur Anatomie der Commelinaceen. – Diss. Heidelberg
- CASTLE, E. S. (1938): Orientation of structure in the cell wall of *Phycomyces*. – Protoplasma 31, p. 331–345
- CHUANG, T.-I. & HECKARD, L. R. (1972): Seed coat morphology in *Cordylanthus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance. – Amer. J. Bot. 59, p. 258–265
- C.I.M.P. (= Commission internationale de microflore du Paléozoïque) (1964): Entwurf für eine einheitliche diagnostische Beschreibung von Kutikeln. – Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. (Krefeld) 12, p. 11–27
- CLARKE, J. A. (1960): Preparation of leaf epidermis for topographic study. – Stain Technology 35, p. 35–39
- CLIFFORD, H. T. & SMITH, W. K. (1969): Seed morphology and classification of *Orchidaceae*. – Phytomorphology 19, p. 133–139
- COHEN, A. L., MARLOW, D. P. & GARNER, G. E. (1968): A rapid critical point method using fluorocarbons ("Freons") as intermediate and transitional fluids. – J. de Microscopie (France) 7, p. 331–342
- & SHAYKH, M. (1973): Fixation and dehydration in the preservation of surface structure in critical point drying of plant material. – Proc. 6th Ann. SEM Symp. 24, p. 371–378, (Chicago: IIT Res. Inst.)
- COLE, G. T. & BEHNKE, H.-D. (1975): Electron microscopy and plants systematics. – Taxon 24, p. 3–15
- CORVIN, I. (1972): Preparing biological specimens for electron microscopy. – Proc. 5th Ann. SEM Symp. 23, p. 28–32, (Chicago: IIT Res. Inst.)
- DAVIS, D. G. (1971): Scanning electron microscopic studies of wax formations on leaves of higher plants. – Can. J. Bot. 49, p. 543–546
- DRESSLER, R. L. & DODSON, C. H. (1960): Classification and phylogeny in the *Orchidaceae*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 47, p. 25–68
- ECHLIN, P. (1968): The use of the scanning reflection electron microscope in the study of plant and microbial material. – J. Roy. Microscop. Soc. (London) 88, p. 407–418
- , PADEN, R., DRONZEK, B. & WAYTE, R. (1970): Scanning electron microscopy of labile biological material maintained under controlled conditions. – Proc. 3rd Ann. SEM Symp. 21, p. 49–55 (Chicago: IIT Res. Inst.)
- EHLE, N. (1974 a): Die Feinskulpturen madagassischer Euphorbien-Hochblätter und ihre taxonomische Wertigkeit. – Feddes Rep. 85, p. 345–351
- (1974 b): Insektivore Pflanzen. – Biol. in unserer Zeit (Weinheim) 4, p. 113–118

- (1975): Beitrag zur Kenntnis der Mikromorphologie der Coroll-Epidermen von Stapelien und ihre taxonomische Verwertbarkeit. - Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt **14**, p. 81-139, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz
- (1976): Mikromorphologie der Samenoberflächen der Gattung *Euphorbia*. - Plant Syst. Evol. **126**, p. 189-207
- (1976b): Struktur und Funktion der Oberflächen von Orchideenblüten. - Proc. 8th World Orchid Conference, Frankfurt (ed. Senghas, K.), p. 456-462
- (1977): Bromeliestudien. II Neue Untersuchungen zur Entwicklung, Struktur und Funktion der Bromelien-Trichome. - Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt **20**, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz
- & BARTHLOTT, W. (1978): Epicuticulare Skulptur der Testa-Zellwände einiger *Mesembryanthemaceae*. - Bot. Jahrb. Syst. (im Druck)
- EMINO, E. R. & RASMUSSEN, H. P. (1975): Surface changes on fresh carnation shoot apices during scanning electron microscopy. - Ann. Bot. (Oxford), **39**, p. 1011-1014
- ESAU, K. (1969): Pflanzenanatomie. - G. Fischer, Stuttgart
- FALK, R. H., GIFFORD, E. M. & CUTTER, E. G. (1971): The effect of various fixation schedules on the scanning electron microscopic image of *Tropaeolum majus*. - Amer. J. Bot. **58**, p. 676-680
- FENNER, C. A. (1904): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. - Flora (Jena) **93**, p. 335-434
- FRANKE, W. (1961): Untersuchungen zur Frage nach der Funktion der Ektodesmen. - Naturwissenschaften **48**, p. 227-228
- (1971): Über die Natur der Ektodesmen und ein Vorschlag zur Terminologie. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. **84**, p. 533-537
- FREY-WYSSLING, A. (1959): Die pflanzliche Zellwand. - Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg
- (1976): The plant cell wall. - Handb. d. Pflanzenanatomie III/4, Borntraeger, Berlin
- FRITZ, F. (1935): Über die Kutikula von *Aloë*- und *Gasteria*arten. - Jahrb. wiss. Bot. (Berlin) **81**, p. 718-746
- FRÖSCHEL, P. (1961): Über die Abbildung mikroskopischer Strukturen auf Gelatineschichten. - Proc. Koninkl. Nederl. Akad. v. Wetensch. (Series C) **64**, p. 297-304
- (1963): Neue Beobachtungen an Epidermen mit Hilfe der Gelatineabbildungsmethode, zugleich ein Beitrag zum Problem der Ektodesmen. - Proc. Koninkl. Nederl. Akad. v. Wetensch. (Series C) **66**, p. 258-264
- GAFF, D. F. (1972): Drought resistance in *Welwitschia mirabilis* Hooker fil. - Dinteria (Windhoek) **7**, p. 3-7
- GHOUSE, A. K. M. & YUNUS, M. (1972): Preparation of epidermal peels from leaves of Gymnosperms by treatment with hot, 60% HNO₃. - Stain Technology **47**, p. 322-324
- GUNN, C. R. & GAFFNEY, F. B. (1974): Seed characteristics of 42 economically important species of *Solanaceae* in the United States. - Tech. Bull. U. S. Dept. Agriculture p. 1-33
- GUTTERMANN, Y. & HEYDECKER, W. (1973): Studies of the surfaces of desert plant seeds. I Effect of day length upon maturation of the seedcoat of *Ononis sicula* Guss. - Ann. Bot. (Oxford) **37**, p. 1049-1050
- , WITZTUM, A. & HEYDECKER, W. (1973): Studies of the surfaces of desert plant seeds. II Ecological adaptations of the seeds of *Blepharis persica*. - Ann. Bot. (Oxford) **37**, p. 1051-1055
- HAAS, R. (1976): Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Früchten hochsukkulenter Mesembryanthemaceen-Gattungen. - Dissertationes Botanicae Vol. **33**, J. Cramer, Vaduz.

- HABERLANDT, G. (1918): Physiologische Pflanzenanatomie. – 5. Auflage, W. Engelmann, Leipzig
- HALL, D. M. (1967): The ultrastructure of wax deposits on plant leaf surfaces. II Cuticular pores and wax formation. – J. Ultrastruc. Research **17**, p. 34–44
- HALLAM, N. D. (1967): An electron microscope study of the leaf waxes of the genus *Eucalyptus* L'Heritier. – Ph. D. Thesis of Melbourne
- & JUNIPER, B. E. (1971): The anatomy of the leaf surface. P. 3–37 in: Ecology of leaf surface micro-organisms. (ed. Preece, T. F. & Dickinson, C. H.) London-New York
- HAMMOND, CH. T. & MAHLBERG, P. G. (1973): Morphology of glandular hairs of *Cannabis sativa* from scanning electron microscope. – Amer. J. Bot. **60**, p. 224–228
- HAYES, T. L. (1974): Trends and prospects in scanning electron microscopy. – J. of Microscopy (G. B.) **100**, p. 133–142
- HAYWARD, D. M. & PARRY, O. W. (1975): Scanning electron microscopy of silica deposition in the leaves of barley (*Hordeum sativum* L.) – Ann. Bot. (Oxford) **39**, p. 1003–1009
- HEINEN, W. (1960): Über den enzymatischen Cutin-Abbau. I. Mitteilung: Nachweis eines „Cutinase“-Systems. – Act. Bot. Neerl. **9**, p. 167–190
- (1961): II. Mitteilung: Eigenschaften eines cutinolytischen Enzyms aus *Penicillium spinulosum* Thom. – Act. Bot. Neerl. **10**, p. 171–189
- HENSTRA, S. (1974): Abdruckmethoden für die Untersuchung von räumlichen Pflanzenstrukturen. – Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. Oberfl. (BEDO) (ed. Pfefferkorn, G.) **7**, p. 487–492, Münster
- HESLOP-HARRISON, Y. & HESLOP-HARRISON, J. (1969): Scanning electron microscopy of leaf surfaces. – Proc. 2nd Ann. SEM. Symp. **20**, p. 117–126 (Chicago: IIT Res. Inst.)
- HEYWOOD, V. H. (1968): Scanning electron microscopy and micro-characters in the fruits of the *Umbelliferae-Caucalideae*. – Proc. Linn. Soc. (London) **179**, p. 287–289
- (1968): Plant taxonomy today. P. 3–12 in: Modern methods in plant taxonomy. (ed. Heywood, V. H.) Academic Press, London-New York
- (1969): Scanning electron microscopy in the study of plant materials. – Micron **1**, p. 1–14
- (1971 a): Taxonomie der Pflanzen. – Springer, Stuttgart
- (1971 b): Scanning electron microscopy. Systematic and evolutionary applications. (ed. Heywood, V. H.) Academic Press, London-New York
- HOHL, L. A. (1948): Application of pectic enzymes to maceration of plant tissues for microscopic study. – Stain Technology **23**, p. 129–131
- HÖHNEL, F., VON (1878): Einige Bemerkungen über die Cuticula. – Österr. Bot. Z. **28**, p. 81–87, 115–121
- HOLLOWAY, P. J. (1971): The chemical and physical characteristics of leaf surfaces. P. 39–53 in: Ecology of leaf surface micro-organisms. (ed. Preece, T. F. & Dickinson, C. H.) London-New York
- & BAKER, E. A. (1968): Isolation of plant cuticles with zinc chloride-hydrochloric acid solution. – Plant Physiol. **43**, p. 1878–1881
- HUELIN, F. E. & GALLOP, R. A. (1951): Studies in the natural coating of apples. I Preparation and properties of fractions. – Austr. J. Sci. Res. (Ser. B) **4**, p. 526
- HUMMEL, K. & STAESCHE, K. (1962): Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. P. 207–271 in: Handb. d. Pflanzenanatomie IV/5, Borntraeger, Berlin
- HUNT, D. R. (1967): *Cactaceae*. P. 427–467 in: The genera of flowering plants, Vol. II (ed. Hutchinson, J.) Oxford Univ. Press, Oxford

- HUYNH, K. L. (1971): The application of acetolysis for releasing leaf cuticular membranes of *Pandanus* in taxonomic studies. – *Stain Technology* **46**, p. 227–232
- IDLE, D. B. (1971): Preparation of plant material for scanning electron microscopy. – *J. of Microscopy* (G. B.) **93**, p. 77–79
- JAKOPIC, E. (1960): Eine Methode zum Anätzen, schichtweisen Abbau und Verbrennen organischer Substanzen mittels aktiviertem Sauerstoff. – *Proc. Europ. Conf. Electron Microscopy* (ed. Houwink, A. L. & Spit, B. J.) **1**, p. 559–563, Delft
- JEFFREY, E. C. (1917): The anatomy of woody plants. – Univ. of Chicago Press, Chicago
- JOHANSEN, D. A. (1940): Plant microtechnique. – McGraw-Hill, New York
- JURASKY, K. A. (1934): Kutikular-Analyse. Teil I. – *Biol. Generalis* **10/2**, p. 383–402
- (1935 a): Kutikular-Analyse. Teil II. – *Biol. Generalis* **11/1**, p. 227–245
- (1935 b): Kutikular-Analyse. Teil III. – *Biol. Generalis* **11/2**, p. 1–26
- KAUFMANN, P. B., BIGELOW, W. C., SCHMID, R. & GHOSH, N. S. (1971): Electron microprobe analysis of silica in epidermal cells of *Equisetum*. – *Amer. J. Bot.* **58**, p. 309–316
- , LACROIX, J. D., ROSEN, J. J., ALLARD, L. F. & BIGELOW, W. C. (1972): Scanning electron microscopy and electron microprobe analysis of silicification patterns inflorescence bracts of *Avena sativa*. – *Amer. J. Bot.* **59**, p. 1018–1025
- , SONI, S. L., BIGELOW, W. C. & GHOSH, N. S. (1973): Scanning electron microscopic analysis of the leaf and internodal epidermis of the rice plant (*Oryza sativa*). – *Phytomorphology* **23**, p. 52–58
- KESSEL, R. G. & SHIH, C. Y. (1974): Scanning electron microscopy in biology. – Springer, Berlin–Heidelberg–New York
- KIGER, R. W. (1971): Epidermal and cuticular mounts of plant material obtained by maceration. – *Stain Technology* **46**, p. 71–75
- KIMNACH, M. (1961): *Disocactus ramulosus*. – *Cac. & Succ. J. (U. S.)* **33**, p. 11–16
- KISSER, J. (1928): Untersuchungen über das Vorkommen und die Verbreitung von Pektinwarzen. – *Jahrb. wiss. Bot. (Berlin)* **68**, p. 206–232
- (1931): Die Mazerationsmethoden für rezente Pflanzengewebe. P. 285–330 in: *Handb. biol. Arbeitsmethoden XI/4* (ed. Abderhalden, E.) Berlin–Wien
- & SKUHRA, H. (1952): Zur Methodik der Kutikularanalyse rezenter Pflanzen. – *Mikroskopie (Wien)* **7**, p. 164–173
- KLEIN, G. (1932): *Handbuch der Pflanzenanalyse*. Bd. 3/2, 1. Auflage (zit. nach Bringmann, G. & Kühn, R. 1955 a)
- KNOLL, F. (1914): Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen. – *Jahrb. wiss. Bot.* **54**, p. 448–498
- (1938): Über den Samtglanz der Blumenblätter. – *Photographie und Forschung (Stuttgart)* **2**, p. 137–148
- KOERNICKE, M. (1923): E. Strasburger's das botanische Praktikum. – 7. Auflage, G. Fischer, Jena
- KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. – G. Fischer, Stuttgart
- KÜSTER, E. (1956): Die Pflanzenzelle. – G. Fischer, Jena
- KURER, G. A. (1917): Kutikularfalten und Protuberanzen an Haaren und Epidermen und ihre Verwendung zur Differentialdiagnose offizineller Pflanzen. – *Diss. Zürich d. Univ. Bern*
- LAMBERTZ, P. (1954): Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaußenwänden. – *Planta* **44**, p. 147–190
- LANGE, R. T. (1969): Concerning the morphology of isolated plant cuticles. – *New Phytol.* **68**, p. 423–425

- LEDBETTER, M. C. & KRIKORIAN, A. D. (1975): Trichomes of *Cannabis sativa* as viewed with scanning electron microscope. – *Phytomorphology* **25**, p. 166–176
- LEUENBERGER, B. (1974): Testa surface characters of *Cactaceae*. Preliminary results of a scanning electron microscope study. – *Cac. & Succ. J. (U. S.)* **46**, p. 175–180
- LEYTON, L. & ARMITAGE, I. P. (1968): Cuticle structure and water-relations of the needles of *Pinus radiata* (D. Don). – *New Phytol.* **67**, p. 31–38
- LINSBAUER, K. (1930): Die Epidermis. – *Handb. d. Pflanzenanatomie* IV/1, Teil 2, Borntraeger, Berlin
- LINSKENS, H. F. (1966): Das Relief der Blattoberfläche. – *Planta* **68**, p. 1–14
- & HEINEN, W. (1962): Cutinase-Nachweis in Pollen. – *Z. f. Botanik* **50**, p. 338–347
- LOHWAG, H. (1937): Ein schonendes Mazervationsverfahren für verholzte Gewebe. – *Z. wiss. Mikroskopie* **54**, p. 95
- LUNDGREN, J. (1972): Revision of the genus *Anaxeton* Gaertn. (*Compositae*). – *Opera Bot. (Lund)* **31**, p. 1–59
- MARSZALEK, D. S. & SMALL, E. B. (1969): Preparation of soft biological materials for scanning electron microscopy. – *Proc. 2nd Ann. SEM Symp.* **20**, p. 231–233 (Chicago: IIT. Res. Inst.)
- MARTENS, P. (1934): Recherches sur la cuticule. III Structure, origine et signification du relief cuticulaire. – *Protoplasma* **20**, p. 483–515
- MARTIN, J. T. & JUNIPER, B. E. (1970): The cuticle of plants. – Edward Arnold, London
- MATHÄ, A. (1936): Der Seidenglanz der Kakteenblüten. – *Österr. Bot. Z.* **85**, p. 81–115
- METCALFE, C. R. (1960): Anatomy of the Monocotyledons. I Gramineae. – Clarendon, Oxford
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. (1950): Anatomy of the Dicotyledons. – 2 Vols., Clarendon, Oxford
- METZNER, P. (1957): Zur Optik der Blattoberflächen. – *Die Kulturpflanze* **5**, p. 221–239, (Ber. aus dem Inst. f. Kulturpflanzen-Forschung d. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin)
- MOOG, H. (1926): Über die spiraligen Verdickungsleisten der Tracheen und Tracheiden unter besonderer Berücksichtigung ihrer Ausziehbarkeit. – *Beih. Bot. Zentralbl.* **42/I**, p. 186
- MÜLLER, L. (1893): Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. – *Nova Acta Leopoldina* **59**
- NAPP-ZINN, K. (1966): Anatomie des Blattes. I Blattanatomie der Gymnospermen. – *Handb. d. Pflanzenanatomie* VIII/1, Borntraeger, Berlin
- (1973/74): Anatomie des Blattes. II Blattanatomie der Angiospermen. – *Handb. d. Pflanzenanatomie* VIII/2a, 1. und 2. Lieferung, Borntraeger, Berlin
- NATHORST, A. G. (1907/08): Paläobotanische Mitteilungen I, II, IV. – *K. Svenska Vet. Akad. Handl.* **42—43**
- NEWTON, L. E. (1972): Taxonomic use of cuticular surface features in the genus *Aloe* (*Liliaceae*). – *Bot. J. Linn. Soc. London* **65**, p. 335–339
- NETOLITZKY, F. (1926): Anatomie der Angiospermen-Samen. – *Handb. d. Pflanzenanatomie* X/3, Borntraeger, Berlin
- Noel, A. R. A. (1974): Aspects of cell wall structure and the development of the velamen in *Ansellia gigantea* Reichb. f. – *Ann. Bot. (Oxford)* **38**, p. 495–504
- NORMAND, D. (1944): Dissociation des éléments histologiques du bois. – *Bull. Soc. bot. France* **91**, p. 180–182
- ODELL, M. E. (1932): The determination of fossil angiosperms by the characteristics of their vegetative organs. – *Ann. Bot.* **46**, p. 941–963

- ORGELL, W. H. (1955): The isolation of plant cuticle with pectic enzymes. – Pl. Physiol. **30**, p. 78–80
- PARSONS, E., BOLE, B., HALL, D. J. & THOMAS, W. D. E. (1974): A comparative survey of techniques for preparing plant surfaces for the scanning electron microscope. – J. of Microscopy (G. B.) **101**, p. 59–75
- PFEFFERKORN, G. (1970): Specimen preparation techniques. – Proc. 3rd Ann. SEM Symp. **21**, p. 89–96 (Chicago: IIT Res. Inst.)
- & PFAUTSCH, M. (1971): Präparation biologischer Objekte für die Raster-Elektronenmikroskopie. – Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. Oberfl. (BEDO) (ed. Pfefferkorn, G.) **4/1**, p. 137–157, Münster
- POHL, F. (1927): Die anatomischen Grundlagen für die Gleitfallenfunktion der Blüten von *Stanhopea tigrina* und *St. oculata*. – Jahrb. wiss. Bot. **66**, p. 556–577
- POHL, R. W. (1967): Controlled maceration of grass leaves in 40–80% nitric acid for preparation of epidermis for slides. – Stain Technology **42**, p. 195–197
- POWELL, J. B., MONSON, W. G. & CHATTERTON, N. J. (1974): Isolation of cuticle and vascular bundles of leaves by maceration in rumen fluid. – Stain Technology **49**, p. 29–33
- PRIESTLY, J. H. (1943): The cuticle in angiosperms. – Bot. Rev. **9**, p. 593–616
- RAITH, H. & GIBBONS, R. (1971): Stereoscan 600 – ein Routinegerät. – Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. Oberfl. (BEDO) (ed. Pfefferkorn, G.) **4/2**, p. 329–338, Münster
- RAUH, W. (1976): Bromeliensstudien. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern. V. Mitteilung. – Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt **16**, p. 207–259, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz
- , BARTHOLOTT, W. & EHLE, N. (1975): Morphologie und Funktion der Testa staubförmiger Flugsamen. – Bot. Jahrb. Syst. **96**, p. 353–374
- , SCHILL, R., EHLE, N. & BARTHOLOTT, W. (1973): Remarks to the water supply of the Bromeliads in regard to their growth forms and the structure of their leaf trichomes. – J. Brom. Soc. (U.S.) **23**, p. 89–111
- REIMER, L. & PFEFFERKORN, G. (1973): Raster-Elektronenmikroskopie. – Springer, Berlin–Heidelberg–New York
- RENTSCHLER, I. (1971): Die Wasserbenetzbarkeit von Blattoberflächen und ihre submikroskopische Wachsstruktur. – Planta **96**, p. 119–135
- RICHTER, I. E., VOGEL, K. & HUBER, H.-J. (1968): Die Untersuchung unfixierter pflanzlicher Objekte mit dem Raster-Elektronenmikroskop „Stereoscan“. – Z. wiss. Mikroskopie u. mikroskop. Technik **69**, p. 94–102
- RISS, M. M. (1918): Die Antherenhaare von *Cyclanthera pedata* (Schr.) und einiger anderer Cucurbitaceen. – Flora (Jena) **11/12**, p. 541–559
- ROBINSON, H. (1974): Scanning electron microscope studies of the spines and glochids of the *Opuntioideae* (Cactaceae). – Amer. J. Bot. **61**, p. 278–283
- ROELOFSEN, P. A. (1952): On the submicroscopic structure of cuticular cell walls. – Acta Bot. Neerl. **1**, p. 99–114
- (1959): The plant cell-wall. – Handb. d. Pflanzenanatomie III/4, Borntraeger, Berlin
- ROLLINS, R. C. & BANERJEE, U. C. (1975): Atlas of the trichomes of *Lesquerella* (Cruciferae). – The Bussey Inst. Harvard Univ.
- RUGE, U. (1940): Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blättzähnen von *Helodea densa*. – Flora (Jena) **134**, p. 311–376
- SCHIEFERSTEIN, R. H. & LOOMIS, W. E. (1956): Wax deposits on leaf surfaces. – Pl. Physiol. **31**, p. 240–247

- (1959): Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. — Amer. J. Bot. **46**, p. 625–635
- SCHILL, R. & BARTHLOTT, W. (1973): Kakteendornen als wasserabsorbierende Organe. — Naturwissenschaften **60**, p. 202–203
- , BARTHLOTT, W. & EHLE, N. (1973 a): Mikromorphologie der Cactaceen-Dornen. — Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt **6**, p. 257–289, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz
- , BARTHLOTT, W., EHLE, N. & RAUH, W. (1973 b): Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen an Cactaceen. — Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt **4**, p. 205–218, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz
- SCHNEPP, E. (1959): Untersuchungen über die Darstellbarkeit und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflussbarkeit durch stoffliche Faktoren. — Planta **52**, p. 644–708
- (1974): Microtubules and cell wall formation. — Portugaliae Acta Biologica **14**, p. 451–462
- SCHOENINCHEN, W. (1922): Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. — Quelle & Meyer, Leipzig
- SCHULZE, T. (1855): Bemerkungen über das Vorkommen wohlhaltener Cellulose in Braunkohle und Steinkohle. — Ber. Verhandl. K. Preuss. Akad. Wiss. p. 676–678, Berlin
- SCHUMACHER, W. (1957): Über Ektodesmen und Plasmodesmen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **70**, p. 336–342
- SCHUMANN, C. R. G. (1889): Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Koniferen und dikotylen Holzgewächsen. — Bibl. Bot., Heft **15**
- SCHUYLER, A. E. (1971): Scanning electron microscopy of achene epidermis in species of *Scirpus* (Cyperaceae) and related genera. — Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia **123**, p. 29–52
- SCHWENDENER, S. (1882): Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. — Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, Abt. phys.-math. Kl. III/1
- SEEFRIED, S. (1907): Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einiger einheimischer Schattenpflanzen. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. (Abt. I) **116**, p. 1311–1404
- SIFTON, H. B. (1963): An the hairs and cuticle of Labrador tea leaves. A development study. — Can. J. Bot. **41**, p. 199–207
- SITTE, P. (1962): Einfaches Verfahren zur stufenlosen Gewebe-Entwässerung für die elektronenmikroskopische Präparation. — Naturwissenschaften **17**, p. 402–403
- SKOSS, J. D. (1955): Structure and composition of plant cuticle in relation to environmental factors and permeability. — Bot. Gaz. **117**, p. 55–72
- SKVORTSOV, A. K. & RUSANOVITCH, I. I. (1974): Scanning electron microscopy of the seed-coat surface in *Epilobium* species. — Bot. Notiser **127**, p. 392–401, Lund
- SONI, S. L., KAUFMANN, P. B. & BIGELOW, W. C. (1972): Electron probe analysis of silicon and other elements in leaf epidermal cells of the rice plant (*Oryza sativa* L.). — Amer. J. Bot. **59**, p. 38–42
- SPREIZER, H. (1972): Die vom Einfallwinkel abhängige Strukturschädigung beim Ionenätzen. — Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. Oberfl. (BEDO) (ed. Pfefferkorn, G.) **5**, p. 555–563, Münster
- SPURR, A. R. (1970): Cuticular folds in three species of *Lycopersicon* as observed by scanning and transmission electron microscopy. — Proc. 28th EMSA Meet. p. 132–133, Houston, Texas
- STACE, C. A. (1956): Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist. Bot.) **4**, p. 1–78, London

- STANT, M. Y. (1973): The role of the scanning electron microscope in plant anatomy. – Kew. Bull. **28**, p. 105–115, London
- STEWART, D. R. M. (1965): The epidermal characters of grasses, with special reference to East African plain species. – Bot. Jb. **84**, p. 63–116
- STRASBURGER, E. (1882): Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. – G. Fischer, Jena
- TOIVONEN, H. & TIMONEN, T. (1976): Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex*, subg. *Vignea* (Cyperaceae), studied by scanning electron microscopy. – Ann. Bot. Fennici **13**, p. 49–59
- TSCHIRCH, A. (1916): Kleine Beiträge zur Pharmakobotanik und der Pharmakochemie. XXII Die Anwendung der vergleichenden Anatomie zur Lösung von Fragen der angewandten Pharmakognosie. Die Cuticularfalten. – Schweiz. Apotheker Zeitung, Heft **54**, Zürich
- UPHOF, J. C. T. (1962): Plant hairs. – Handb. d. Pflanzenanatomie IV/5, p. 1–206, Borntraeger, Berlin
- VESQUE, M. J. (1883): Sur le rôle physiologique des ondulations des parois latérales de l'épiderme. – C. R. Acad. Sci., Paris **97**, p. 201–203
- (1889): De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. – Bull. Soc. Bot. (France) **36**, p. 41–77
- VOLKENS, G. (1884): Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. – Jahrb. d. bot. Gartens u. bot. Mus. Berlin **3**, Heft 1
- VOLZ, G. (1952): Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Porengröße pflanzlicher Zellwände. – Mikroskopie (Wien) **7**, p. 251–266
- WALKER, J. W. (1974): Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. – Amer. J. Bot. **61**, p. 891–902
- WATSON, R. W. (1942): The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. – New Phytol. **41**, p. 223–229
- WEBER, E. (1942): Über die Optik und die Struktur der Pflanzenwache. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52**, p. 111
- WHIFFIN, T. & TOMB, A. S. (1972): The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited *Melastomataceae*. – Amer. J. Bot. **59**, p. 411–422
- WILDHABER, O. J. (1972): Zur Karpologie von *Orchis*. – In: Probleme der Orchideengattung *Orchis* (ed. Senghas, K. & Sundermann, H.). Jahresber. Naturwiss. Verein Wuppertal **25**, p. 61–66
- WILSON, L. A., BEAVERS, D. V. & CAIN, R. F. (1972): Structure of the Royal Ann cherry cuticle and its significance to cuticular penetration. – Amer. J. Bot. **59**, p. 722–728
- WOOD, R. K. S., GOLD, A. H. & RAWLINS, T. E. (1952): Electron microscopy of primary cell walls treated with pectic enzymes. – Amer. J. Bot. **39**, p. 132–133
- WYLIE, R. B. (1943): The role of the epidermis in foliar organization and its relations to the minor venation. – Amer. J. Bot. **30**, p. 273–280
- ZIEGENSPECK, H. (1943): Physikalische Chemie der schwer benetzbaren Sporen und säge-spanförmigen Samen. – Biol. Generalis **10/2**, p. 614–656
- (1942): Zur physikalischen Chemie unbenetzbarer besonders bewachsener Blätter. – Kolloid-Z. **100**, p. 401–403, Dresden

REIHEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

MIKROFAUNA DES MEERESBODENS

1970

1. PETER AX und RENATE AX, Das Verteilungsprinzip des subterranean Psammon am Übergang Meer-Süßwasser 51 S. mit 24 Abb., DM 13,—
2. PETER AX und RUTH HELLER, Neue Neorhabdocoela (Turbellaria) vom Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. 46 S. mit 20 Abb. DM 11,80
3. WILFRIED WESTHEIDE, Zur Organisation, Biologie und Ökologie des interstitiellen Polychaeten *Hesionides gohari* Hartmann-Schröder (Hesionidae). 37 S. mit 20 Abb., DM 10,—

1971

4. PETER AX, Zur Systematik und Phylogenie der Trigonostominae (Turbellaria, Neorhabdocoela). 84 S. mit 45 Abb., DM 26,—
5. PETER AX und KARL SCHILKE, Karkinorhynchus tetragrathus nov. spec., ein Schizorhynchier mit zweigeteilten Rüsselhaken (Turbellaria, Kalyptrorhynchia). 10 S., 2 Abb., DM 6,80
6. WILFRIED WESTHEIDE, Apharyngtus punicus nov. gen. nov. spec., ein aberranter Archiannelide aus dem Mesopsammal der tunesischen Mittelmeerküste. 19 S. mit 10 Abb., DM 8,—
7. SIEGMAR HOXHOLD, Eigelbe interstitieller Kalyptrorhynchier (Turbellaria) von der deutschen Nordseeküste. 43 S. mit 24 Abb., DM 13,—
8. PETER AX, Neue interstitielle Macrostomida (Turbellaria) der Gattungen Acanthomacrostomum und Haplopharynx, 14 S. mit 5 Abb., DM 6,20
9. ULRIKE MÜLLER und PETER AX, Gnathostomulida von der Nordseeinsel Sylt mit Beobachtungen zur Lebensweise und Entwicklung von Gnathostomula paradoxa Ax, 41 Seiten, 15 Abbildungen, DM 13,—

1972

10. PETER SCHMIDT, Zonierung und jahreszeitliche Fluktuationen des Mesopsammons im Sandstrand von Schilksee (Kieler Bucht). 60 S. mit 49 Abb., DM 18,—
11. ULRICH EHLERS, Systematisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie Solenopharyngidae (Turbellaria, Neorhabdocoela). 77 S. mit 25 Abb. DM 20,—
12. PETER SCHMIDT, Zonierung und jahreszeitliche Fluktuationen der interstitiellen Fauna in Sandstränden des Gebietes von Tromsø (Norwegen). 86 S. mit 76 Abb., DM 26,—
13. BEATE SOPOTT, Systematik und Ökologie von Proseriati (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste, 72 Seiten, 33 Abb., DM 18,—

1973

14. WILFRIED WESTHEIDE, Zwei neue interstitielle Microphthalmus-Arten (Polychaeta) von den Bermudas. 16 Seiten. 4 Abb., DM 6,80
15. BEATE SOPOTT, Jahreszeitliche Verteilung und Lebenszyklen der Proseriata (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 106 Seiten, 91 Abb., DM 28,—
16. TOR G. KARLING, Anatomy und Taxonomy of a New Otoplanid (Turbellaria, Proseriata) from South Georgia. 11 Seiten, 3 Abb., DM 4,80
17. WOLFGANG MIELKE, Zwei neue Harpacticoida (Crustacea) aus dem Eulitoral der Nordseeinsel Sylt. 14 Seiten mit 6 Abb., DM 8,20
18. EIKE HARTWIG, Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. I. Systematik. 69 Seiten mit 20 Abb., DM 24,—
19. ULRICH EHLERS, Zur Populationsstruktur interstitieller Typhloplanoida und Dalyellioida (Turbellaria, Neorhabdocoela). 105 Seiten mit 89 Abb. DM 32,—
20. PETER AX und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. I. Einführung. 37 Seiten mit 10 Abb., DM 11,20
21. EIKE HARTWIG, Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. II. Ökologie. 171 Seiten mit 105 Abb., DM 48,—
22. BEATE EHLERS und ULRICH EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos. II. Gnathostomulida. 27 Seiten mit 13 Abb., DM 10,50
23. PETER AX und ULRICH EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos. III. Promesostominae (Turbellaria, Typhloplanoida). 16 Seiten mit 5 Abb., DM 6,—
24. HORST KURT SCHMINKE, Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). 192 Seiten mit 48 Abb., DM 46,—
25. SIEVERT LORENZEN, Die Familie Epsilonematiidae (Nematodes). 86 Seiten mit 23 Abb., DM 22,60

26. PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. 76 Seiten mit 29 Abb., DM 24,20
27. PETER AX und RENATE AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. V. Otoplanidae (Turbellaria, Proseriata), 28 Seiten mit 11 Abb., DM 11,20
28. WILFRIED WESTHEIDE und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. VI. Aeolosoma maritimum dubiosum nov. ssp. (Annelida, Oligochaeta), 11 Seiten mit 4 Abb. DM 6,40
29. PETER AX und RENATE AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. VII. Nematoplanidae, Polystyliphoridae, Coelogynoporidae (Turbellaria, Proseriata), 28 Seiten mit 10 Abb., DM 10,80
30. ULRICH EHLERS und PETER AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. VIII. Trigonostominae (Turbellaria, Typhloplanoida), 33 Seiten mit 13 Abb., DM 11,80
31. WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Polychaeten aus brasilianischen Sandstränden. 16 Seiten mit 6 Abb., DM 7,60
32. ANNO FAUBEL, Die Acoela (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 58 Seiten mit 29 Abb., DM 17,20
33. DIETRICH BLOME, Zur Systematik von Nematoden aus dem Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. 25 Seiten mit 48 Abb., DM 8,80
34. BEATE SOPOTT-EHLERS und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. IX. Dolichomacrostomidae (Turbellaria, Macrostomida), 20 Seiten mit 7 Abb., DM 8,—
35. HANS VOLKMAR HERBST, Drei interstitielle Cyclopinae (Crustacea, Copepoda) von der Nordseeinsel Sylt. 17 Seiten mit 32 Abb., DM 6,80
36. HELMUT KUNZ, Zwei neue afrikanische Paramesochridae (Copepoda Harpacticoida) mit Darstellung eines Bewegungsmechanismus für die Furkalkäste. 20 Seiten mit 31 Abb., DM 8,40
37. WOLFGANG MIELKE, Eulitorale Harpacticoida (Copepoda) von Spitzbergen. 52 Seiten mit 28 Abb., DM 17,80
38. WILFRIED SCHEIBEL, Ameira divagans Nicholls, 1939 (Copepoda Harpacticoida). Neubearbeitung aus der Kieler Bucht. 10 Seiten mit 18 Abb., DM 8,—
39. GERTRAUD TEUCHERT, Aufbau und Feinstruktur der Muskelsysteme von Turbanella cornuta Remane (Gastrotricha, Macrodasioidea), 26 Seiten mit 20 Abb., DM 10,80
40. FRANZ RIEMANN, On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on micro-tubes found in deep sea sediments. 15 Seiten mit 6 Abb., DM 6,60
41. SIEGMAR HOXHOLD, Zur Populationsstruktur und Abundanzdynamik interstitieller Kalyptrorhynchia (Turbellaria, Neorhabdocoela), 134 Seiten mit 97 Abb., DM 40,60
42. REINHARD M. RIEGER und SETH TYLER, A new glandular sensory organ in interstitial Macrostomida, I. Ultrastructure. 41 Seiten mit 15 Abb. DM 15,40
43. PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. X. Kinorhynchia. 15 Seiten mit 2 Abb., DM 6,20
44. WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Fauna von Galapagos. XI. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta), 146 Seiten mit 63 Abb., DM 40,80
45. ANNO FAUBEL, Macrostomida (Turbellaria) von einem Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. 32 Seiten mit 12 Abb., DM 11,80
46. BEATE SOPOTT-EHLERS und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XII. Myozona Marcus (Turbellaria, Macrostomida), 19 Seiten mit 7 Abb., DM 8,40
47. SIEVERT LORENZEN, Glochinema nov. gen. (Nematodes, Epsilonematidae) aus Südcile. 22 Seiten mit 4 Abb., DM 8,20
48. PETER AX und ANNO FAUBEL, Anatomie von Psammomacrostomum equicaudum Ax, 1966 (Turbellaria, Macrostomida). 12 Seiten mit 2 Abb., DM 6,20
49. ULRICH EHLERS, Interstitielle Typhloplanoida (Turbellaria) aus dem Litoral der Nordseeinsel Sylt, 102 Seiten mit 45 Abb., DM 31,40
50. WERNER KATZMANN et LUCIEN LAUBIER, Le genre Fauveliopsis (Polychète sédentaire) en Méditerranée. 16 Seiten mit 4 Abb., DM 7,80

1975

51. HERBERT MOCK und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XIII. Ototyphlonemertes Diesing (Nemertini, Hoplonemertini), 40 Seiten mit 16 Abb., DM 13,40
52. WOLFGANG MIELKE, Systematik der Copepoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 134 Seiten mit 87 Abb., DM 49,60
53. J. B. J. WELLS, HELMUT KUNZ, G. CHANDRASEKHARA RAO, A review of the mechanisms for movement of the caudal furca in the Family Paramesochridae (Copepoda Harpacticoida), with a description of a new species of Ktiopsyllus Kunz. 16 Seiten mit 27 Abb., DM 7,80
54. BEATE SOPOTT-EHLERS, PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XIV. Polycladida (Turbellaria). 32 Seiten mit 13 Abb. DM 12,80
55. SIEVERT LORENZEN, Rhynchonema-Arten (Nematodes, Monhysteridae) aus Südamerika und Europa. 29 Seiten mit 11 Abb., DM 10,40

1976

56. ANNO FAUBEL, Populationsdynamik und Lebenszyklen interstitieller Acoela und Macrostomida (Turbellaria). 107 Seiten mit 75 Abb., DM 33,—
57. PETER SCHMIDT, BEATE SOPOTT-EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos XV. Macrostomum O. Schmidt, 1848 und Siccomacrostomum triviale nov. gen. nov. spec. (Turbellaria, Macrostomida) 45 Seiten mit 16 Abb., DM 15,20
58. DAVID MCKIRDY, PETER SCHMIDT, MAXINE MCGINTY-BAYLY, Interstitielle Fauna von Galapagos XVI. Tardigrada. 43 Seiten mit 11 Abb., DM 14,40
59. WOLFGANG MIELKE, Ökologie der Copepoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 86 Seiten mit 41 Abb., DM 28,20
60. BEATE SOPOTT-EHLERS, Interstitielle Macrostomida und Proseriata (Turbellaria) von der französischen Atlantikküste und den Kanarischen Inseln. 35 Seiten mit 14 Abb. DM 12,80

REIHEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

TROPISCHE UND SUBTROPISCHE PFLANZENWELT

1973

1. WERNER RAUH, Über die Zonierung und Differenzierung der Vegetation Madagaskars. 145 S. mit 72 Abb., DM 47,—
2. RAINER SCHILL, Palynologische (lichtmikroskopische) Untersuchungen an sukkulenten Vertretern der Gattung *Euphorbia* L. aus Madagaskar. 23 S. mit 4 Tafeln, DM 6,20
3. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru (1. Mitteilung). 37 S. mit 20 Abb., DM 12,—
4. RAINER SCHILL, WILHELM BARTHOLOTT, NESTA EHLE, WERNER RAUH, Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen an Cactaceen-Epidermen und ihre Bedeutung für die Systematik. 14 S. mit 21 Abb., DM 5,80
5. WERNER RAUH, *Solanopteris Bismarkii* RAUH 38 S. mit 24 Abb., DM 12,—
6. RAINER SCHILL, WILHELM BARTHOLOTT, und NESTA EHLE, Mikromorphologie der Cactaceen-Dornen. 23 S. u. 9 Tafeln, DM 12,80

1974

7. STEFAN VOGEL, Ölblumen und ölsammelnde Bienen. 267 Seiten mit 75 Abb. und 8 Tabellen, DM 78,—
8. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (2. Mitteilung). 21 Seiten mit 7 Abb., DM 8,60
9. HELMUT UHLARZ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zur Morphologie der basalen Blatteffigurationen sukkulenter Euphorbien aus den Subsektionen *Diacanthium* BOISS und *Goniostema* BAILL. 69 Seiten mit 54 Abb., DM 22,20
10. WILHELM BARTHOLOTT, Der *Rhipsalis micrantha* (HBK) DC-Komplex in Ecuador und Peru. 28 Seiten mit 29 Abb., DM 10,80
11. SCHILL, RAUH und WIELAND, Weitere Untersuchungen an Didiereaceen. 4. Teil. Die Chromosomenzahlen der einzelnen Arten. 14 Seiten mit 11 Abb., DM 6,20
12. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern. (3. Mitteilung.) 27 Seiten mit 15 Abb. DM 10,80
13. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (4. Mitteilung). 37 Seiten mit 20 Abb., DM 15,20

1975

14. NESTA EHLE, Beitrag zur Kenntnis der Mikromorphologie der Coroll-Epidermen von Stapelien und ihre taxonomische Verwertbarkeit. 59 Seiten mit 80 Einzelabbildungen, 26,— DM
15. HELMUT UHLARZ, Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Gattung *Pachypodium* LINDL. (Apocynaceae, Echioideae) I. Die basalen Blatteffigurationen. 61 Seiten mit 34 Abb. DM 22,40

1976

16. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru (5. Mitteilung). 57 S. mit 31 Abb., DM 24,—
17. HANS PETER WERTEL, Vergleichendmorphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Bau und Stellung der Infloreszenzen bei einigen Stapelien-Gattungen (Fam.: *Asclepiadaceae*) 70 Seiten mit 56 Abb., DM 26,—
18. WERNER RAUH, Bromeliestudien, I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (6. Mitteilung). 31 Seiten mit 12 Abb., DM 11,60

1977

19. WILHELM BARTHOLOTT und NESTA EHLE, Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. 105 Seiten mit 119 Abbildungen.
20. NESTA EHLE, Bromeliestudien. II. Neue Untersuchungen zur Entwicklung, Struktur und Funktion der Bromelien-Trichome. 40 Seiten mit 45 Abb., DM 13,20

INFORMATIONSAUFNAHME UND INFORMATIONSVERRARBEITUNG IM LEBENDEN ORGANISMUS

1971

1. JOSTA LAUER und MARTIN LINDAUER, Genetisch fixierte Lerndispositionen bei der Honigbiene, 87 Seiten mit 65 Abbildungen DM 22,—

1973

2. WOLFGANG WILTSCHKO, Kompaßsysteme in der Orientierung von Zugvögeln. 52 Seiten mit 10 Abb., DM 12,—

1975

3. PETER-FRANK RÖSELER, Die Kasten der sozialen Bienen. 97 Seiten mit 26 Abb., DM 26,40

RESEARCH IN MOLECULAR BIOLOGY

1973

1. RUDOLF K. ZAHN, Fakten und Probleme der Programmierter Synthese. 41 S. mit 35 Abb., DM 16,—
2. RUDOLF K. ZAHN, WERNER E. G. MÜLLER und MARTIN MICHAELIS, Sticking mechanisms in adhesive organs from a Holothuria. Klebemechanismen adhäsiver Organe einer Holothurie. 46 S. mit 21 Abb., DM 10,40

1974

3. WERNER HÖNIC und RUDOLF K. ZAHN, Desoxyribonucleinsäure-Isolierung. 78 Seiten mit 9 Abb., DM 20,80
4. HAMAO UMEZAWA, Development and Mechanism of Action of Bleomycin. TOKUJI ICHIKAWA, Über ein neues Zytostatikum: Bleomycin. 30 Seiten mit 30 Abb., DM 41,60

1975

5. SIDNEY BRENNER, Complex Genetic Programmes. 37 Seiten, DM 10,60
6. F.J. BOLLUM, Terminal Deoxynucleotidyl Transferase: Source of Immunological Diversity? 47 Seiten mit 11 Abb., DM 13,80

1976

7. WERNER E. G. MÜLLER und RUDOLF K. ZAHN, The DNA-Modifying Antibiotic Bleomycin: Mode of Action on DNA and the Resulting Effects 38 Seiten mit 10 Abb., DM 12,80

FUNKTIONSANALYSE BIOLOGISCHER SYSTEME

1974

1. PETER VAUPEL, Atemgaswechsel und Glucosestoffwechsel von Implantationstumoren (DS-Carcinosarkom) in vivo. 138 S. mit 33 Abb. DM 40,60

1975

2. KLAUS BRODDA, Zur Theorie des Säure-Basen-Haushalts von menschlichem Blut. 105 Seiten mit 19 Abb. und 1 Falttabelle, DM 46,—

1976

3. REINHARD WODICK, Möglichkeiten und Grenzen der Bestimmung der Blutversorgung mit Hilfe der lokalen Wasserstoffclearance. 167 Seiten mit 27 Abb., DM 68,—