

**Wilhelm Barthlott
Eckhard Wollenweber**

**Zur Feinstruktur, Chemie
und taxonomischen
Signifikanz epicuticularer
Wachse und ähnlicher
Sekrete**



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ

FRANZ STEINER VERLAG GMBH · WIESBADEN

WILHELM BARTHLOTT UND ECKHARD WOLLENWEBER
ZUR FEINSTRUKTUR, CHEMIE UND TAXONOMISCHEN
SIGNIFIKANZ EPICUTICULARER WACHSE
UND ÄHNLICHER SEKRETE

AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

TROPISCHE UND SUBTROPISCHE
PFLANZENWELT

32 (1981)

Redaktion: Werner Rauh



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

ZUR FEINSTRUKTUR, CHEMIE UND
TAXONOMISCHEN SIGNIFIKANZ
EPICUTICULARER WACHSE
UND ÄHNLICHER SEKRETE

von
WILHELM BARTHLOTT

Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der
Universität Heidelberg

und

ECKHARD WOLLENWEBER

Institut für Botanik der Technischen Hochschule Darmstadt

Mit 39 Abbildungen im Text



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

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Barthlott, Wilhelm:

Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete / von Wilhelm Barthlott u. Eckhard Wollenweber. – Mainz: Akademie der Wiss. u. d. Literatur; Wiesbaden: Steiner, 1981.

(Tropische und subtropische Pflanzenwelt; 32)

ISBN 3-515-03510-9

NE: Wollenweber, Eckhard; GT

© 1981 by Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz

DRUCK: HANS MEISTER KG, KASSEL

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	7
2. Material und Methodik	10
2.1 Material	10
2.2. Zur Methodik der Analyse der Feinstruktur	10
2.3. Zur Methodik der Analyse der chemischen Zusammensetzung	13
3. Mikromorphologie der Epicuticular-Sekrete	15
Flächige Epicuticular-Sekrete	16
3.1. Schichten mit glatter Oberfläche	16
3.2. Schichten mit skulpturierter Oberfläche	18
Lokale kristalloide Sekrete	18
3.3. Klümpchen und Körnchen	20
3.4. Einfache Stäbchen bis Fäden	20
3.5. Einfache Schuppen	22
3.6. Zusammengesetzte Stäbchen, Fäden und Schuppen	23
3.7. Stäbchen bis Fäden mit skulpturierter Oberfläche	25
4. Zur Chemie der Wachse und ähnlicher Sekrete	28
4.1. Aliphatische Verbindungen	28
4.2. Cyklische Verbindungen	31
5. Zur Morphogenese und zum Zusammenhang zwischen Feinstruktur und Chemie epicuticularer Sekrete	34
6. Taxonspezifische Verteilungsmuster	37
6.1. Verteilungsmuster an verschiedenen Organoberflächen	37
6.2. Verteilungsmuster innerhalb einer Organoberfläche	39
6.3. Verteilungsmuster und Orientierung innerhalb der einzelnen Zell-Oberfläche	40
6.4. Vorkommen verschiedenartiger Epicuticularsekrete innerhalb einer Zelloberfläche	42
7. Einfluß von Umwelt und Alter auf die Feinstruktur epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete	44
8. Ökologische Aspekte epicuticularer Sekrete	47
8.1. Temperaturkontrolle von Oberflächen bei Insolation	47
8.2. Benetzbarkeit und Verschmutzbarkeit	50

8.3. Epicuticularsekrete und cuticulare Transpiration	54
8.4. Einige spezielle Funktionen epicuticularer Sekrete	54
9. Taxonomisch-systematische Signifikanz epicuticularer Sekrete . . .	56
9.1. Vorkommen im Pflanzenreich	56
9.2. Zur taxonomisch-systematischen Anwendbarkeit	58
10. Summary/Zusammenfassung	60
11. Literatur	64

1. Einleitung

Die als Cuticula bezeichnete äußerste Wandschicht epidermaler pflanzlicher Zellen besteht weitgehend aus chemisch außerordentlich stabilen hochpolymeren Fettsäureestern. In die Cuticula sind oftmals, meist in lamellenartigen Schichten, Wachse und ähnliche lipophile Substanzen eingelagert, die als intracuticulare Wachse bezeichnet werden. Ebenso können gelegentlich in tieferen Wandschichten subcuticulare Wachse auftreten; unter Umständen kann sogar die ganze Epidermis einschließlich der darunter liegenden Rinden-Schichten mit Wachsen imprägniert sein (z. B. bei der Gattung *Sarcocaulon*; *Geraniaceae*). Häufig treten bei landbewohnenden Gefäßpflanzen epicuticulare Wachse auf: meist in Form kristalloider „Ausblühungen“, die ihre Oberflächen weißlich bereift erscheinen lassen (Weinbeeren, Pflaumen; Blätter des Schilfes). Diese kristalloiden Wachse treten in einer großen strukturellen Diversität in Form von „Stäbchen“, „Nadeln“, „Schuppen“ etc. auf. Daneben scheinen dünne glatte, durchgehende epicuticulare Wachsfilme im Pflanzenreich sehr weit verbreitet zu sein; ihr Nachweis erweist sich jedoch meist als recht schwierig. Nur selten dagegen treten Epicuticularwachse in Form von massiven Schichten auf, die dann jedoch Dicken von bis zu über 5 Millimetern erreichen können (z. B. bei den „Wachspalmen“ *Ceroxylon* und *Copernicia*).

Chemisch gesehen handelt es sich bei diesen „Wachsen“ um eine heterogene Gruppe von Substanzen. Neben den Estern einwertiger höherer Alkohole mit langkettigen Fettsäuren (also den echten Wachsen im chemischen Sinne) finden sich freie Alkohole, Ketone und Fettsäuren. Hinzu kommen cyclische Verbindungen aus den Gruppen der Terpenoide und Flavonoide. Alle diese Substanzen bzw. ihre Gemische sind durch ihre physikalischen Eigenschaften als mehr oder weniger einheitliche Gruppe zu umgrenzen (vgl. KREGER 1958): feste, teilweise kristalline, wasserabstoßende Substanzen; bei höheren Temperaturen weich und knetbar werdend und meist zwischen 40 und 100 °C schmelzend; chemisch recht widerstandsfähig, löslich in Lipid-Lösungsmitteln. Unabhängig von ihrer chemischen Natur werden sie im folgenden dem botanischen Sprachgebrauch folgend kurz als „Wachse“ oder „wachsartig“ bezeichnet (auf ihre Chemie wird in Abschnitt 4. eingegangen).

Drei weitere terminologische Probleme sind vorab noch zu umgrenzen. Bei den hier behandelten epicuticularen „Ausblühungen“, „Ausschwitzungen“, „Eliminaten“ oder „Exsudaten“ handelt es sich um Substanzen, die (oder deren Vorläufer) vom Cytoplasma „eliminiert“ werden und dann durch Zellwand und Cuticula an die Oberfläche gelangen. Es handelt sich damit um Exkrete oder Sekrete. Die beiden Typen kann man entweder aufgrund metabolischer Prozesse (FREY-WYSSLING 1935 u. 1972) oder dem üblichen Literaturgebrauch entsprechend teleologisch definieren: Exkrete sind Abfallprodukte; über Sekrete hingegen tritt die Zelle bzw. die Pflanze mit ihrer Umgebung in eine sinnvolle Interaktion. Eine solche Differenzierung erweist sich als äußerst problematisch (vgl. SCHNEPF 1969). Als neutraler Überbegriff wird im folgenden der zusammenfassenden Darstellung von FAHN (1979) entsprechend der Terminus „Sekret“ bzw. „Sekretion“ benutzt. Der Terminus Skulptur wird entsprechend WALKER (1974) für das mikroskopische Relief einer Oberfläche verwendet. Es fehlt im Deutschen der notwendige Überbegriff für die einzelnen Wachs-„Partikel“ in Form von Stäbchen, Fäden, Schuppen oder Körnchen, die im Englischen meist als *wax projections* bezeichnet werden. Es darf als weitgehend gesichert gelten, daß es sich bei den einzelnen Partikeln um Kristalle bzw. semikristalline Körper handelt (z. B. HALLAM 1970; JEFFREE, BAKER und HOLLOWAY 1975 u. 1976). Damit bietet sich als gestaltlich neutraler Überbegriff für die einzelnen Partikel der Terminus Kristalloid bzw. Wachs-Kristalloid an. Es soll damit allerdings nicht zum Ausdruck gebracht werden, daß die flächigen Wachsschichten nicht ebenfalls eine gewisse Kristallinität aufweisen können.

Die Geschichte der Erforschung der Feinstruktur epicuticularer Wachse hat eine lange Tradition. Aus Gründen der Auflösung hatten lichtmikroskopische Analysen nur ein sehr unvollständiges Bild von der Vielfalt dieser Strukturen gegeben. Bei den meisten anatomischen Untersuchungen gehen zudem die Wachse schon bei der Präparation verloren (Lipid-Lösungsmittel, Einbettung in Paraffin) und finden bei der Darstellung der Ergebnisse kaum Berücksichtigung. Die lichtmikroskopisch möglichen Beobachtungen hat im Prinzip schon DE BARY (1871) in seiner klassisch zu nennenden umfangreichen Arbeit „Über die Wachsüberzüge der Epidermis“ publiziert. Erst viel später hat dieses Wissen durch die Röntgen-Analyse (KREGER 1948 u. a.) eine wesentliche Erweiterung erfahren. Aus methodischen Gründen (Replica-Verfahren) waren viele der frühen Beiträge der Transmissions-Elektronenmikroskopie (TEM) zur Klärung der Feinstruktur wenig befriedigend (Übersicht bei MARTIN & JUNIPER 1970). Jedoch gelangen wesentliche Fortschritte mit der Verfeinerung der Präparationsmethoden (z. B. HALLAM 1967) und letztlich mit dem Einsatz von Raster-Elektronenmikroskopen (REM). Eine der frühesten biologischen

REM-Publikationen überhaupt (AMELUNXEN et al. 1967) beschäftigt sich mit der Mikromorphologie und Typologie epicuticularer Wachse; mit den Publikationen von JEFFREE et al. (1975 u. 1976) dürften wesentliche Prinzipien der Feinstruktur und Morphogenese epicuticularer Wachse als geklärt gelten.

Unvollständig jedoch sind unsere Kenntnisse von der außerordentlichen mikromorphologischen Vielfalt epicuticularer Wachse, die aufgrund der relativ spärlichen Daten bereits von MARTIN & JUNIPER (1970) als „incredibly diverse“ bezeichnet werden. Auch über Vorkommen und Verbreitung dieser Strukturen im Pflanzenreich sind wir nur unzureichend informiert. Beides hängt primär mit der durch die aufwendige Methodik (Replica-TEM-Verfahren) begrenzten Zahl untersuchter Taxa zusammen, obwohl bei einzelnen Gruppen viele Arten untersucht wurden (316 *Eucalyptus* spp. durch HALLAM 1967). Mit dem REM sind mikromorphologische Untersuchungen pflanzlicher Oberflächen heute schnell und leicht durchführbar. Damit sind diese Arbeiten unter zwei Gesichtspunkten in weiteres Interesse gerückt (Übersicht bei BARTHLOTT & EHLE 1977). Einmal haben sich cuticulartaxonomische Merkmale in vielen Fällen als ausgezeichnete diagnostische und systematische Kriterien bewährt und finden zunehmende Aufmerksamkeit der Taxonomen. Zum anderen bilden diese Oberflächen-Strukturen die Grenzschicht, über die jede Interaktion zwischen der lebenden Pflanze und ihrer Umwelt laufen muß. Somit ist die Mikromorphologie und Feinstruktur dieser Grenzschicht unter ökologischen Aspekten von beträchtlichem Interesse.

Die folgende Darstellung hat den Zweck, aufgrund einer großen Zahl untersuchter Taxa (über 5 000 Arten Gefäßpflanzen) die mikromorphologische Vielfalt epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete darzustellen, einige Zusammenhänge zwischen Chemie und Feinstruktur aufzuzeigen und dem Taxonomen eine deskriptive Terminologie sowie Ansätze zur Abschätzung der systematischen Signifikanz zu geben. Mit der Erfassung der strukturellen Diversität und der Verbreitungsmuster ergeben sich letztlich auch neue Hinweise zum Verständnis der Morphogenese sowie der ökologischen Bedeutung epicuticularer Wachse.

2. Material und Methodik

2.1. Material

Raster-elektronenmikroskopisch wurden Blatt-, Sproß-, Blüten- und Samen-Oberflächen von über 5 000 Arten Tracheophyta untersucht. Es handelte sich dabei um folgende Großgruppen (in Klammer jeweils die ungefähre Anzahl untersuchter Gattungen/Arten): *Pteridophyta* (60/200), *Gymnospermae* (24/60), *Angiospermae-Dicotyledonae* (850/3200), *Angiospermae-Monocotyledonae* (520/2700). Eine detaillierte Artenliste kann an dieser Stelle nicht gegeben werden, auf die spezifisch interessanten Taxa und Beispiele wird im beschreibenden Text verwiesen. Bei den untersuchten Taxa handelte es sich zu einem großen Teil um Lebendmaterial aus dem Botanischen Garten der Universität Heidelberg sowie um Herbarbelege aus den Herbarien Heidelberg (HEID), Berlin-Dahlem (B) und Kew (K).

2.2. Zur Methodik der Analyse der Feinstruktur

Zur Untersuchung geeignet ist Frischmaterial und luftgetrocknetes Herbarmaterial. In Flüssigkeit konservierte Pflanzenteile sind für REM Analysen epicuticularer Wachse weitgehend ungeeignet: manche Strukturen lösen sich schon in 50% Alkohol an oder gehen ganz in Lösung (vor allem viele Terpenoide und Flavonoide), andere widerstehen längeren Einwirkungen von Alkohol (vor allem viele echte Wachse). Bei in Flüssigkeit konserviertem Material ist deshalb meist nicht entscheidbar, ob der Epicuticularbelag intakt ist oder ein Artefakt vorliegt. Vorsicht ist geboten bei Herbarmaterial, das beim Sammeln über Feuer (vor allem bei Aufsammlungen aus regenfeuchten Tropen) oder in den neuerdings immer häufiger verwendeten Warmluftöfen getrocknet wurde. Hier werden gelegentlich zur schnellen Antrocknung schimmelgefährdeten Materials Temperaturen von über 50 °C angewandt: manche Epicuticularwachse beginnen bei dieser Temperatur bereits zu schmelzen und eine nachfolgende Analyse ist sinnlos. Epicuticularbeläge sind schon an jungen Sprossen oder sich gerade entfaltenden Blättern im allgemeinen gänzlich ausdifferenziert. An älteren Pflanzenteilen können die Oberflächen stark verschmutzt sein und kristalloide Epicuticularsekrete unter dem Einfluß

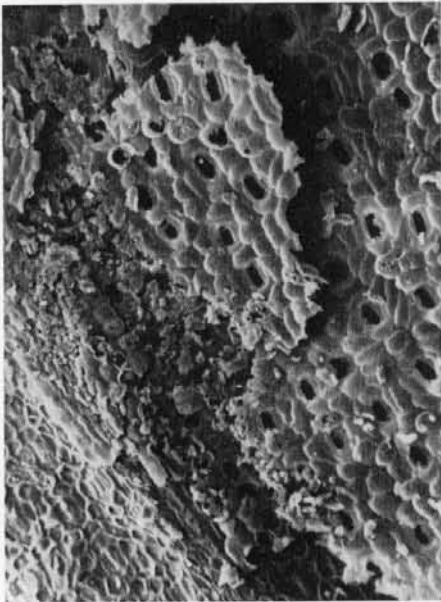


Abb. 1: *Calathea lutea* (AUBL.) SCHULT. (*Marantaceae*), Blattunterseite bei schwacher Vergrößerung. Man erkennt das sich in großen Platten ablösende schichtige Epicuticularsekret, ein Gemisch aus n-Alkanen und n-Alkanolen, das als etwa 3 µm dicke Kruste die ganze Pflanze überzieht und nur die Stomata auspart. Vergr. 100-fach.

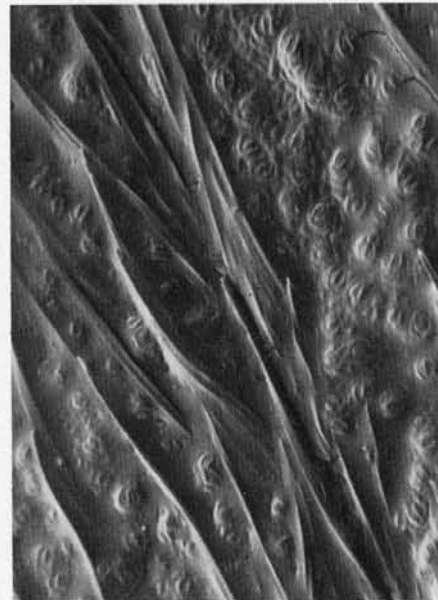


Abb. 3: *Larrea divaricata* CAV. (*Zygophyllaceae*), die Blattunterseite ist von einer lackartigen Schicht überzogen, die selbst Trichome und Stomata verklebt. Chemisch handelt es sich bei dem Sekret um ein komplexes Gemisch aus Wachsesteren, Phytosterolen, dem Lignan Nordihydroguarensäure, Flavonoid-Aglyka sowie Spuren ätherischer Öle. Vergr. 90-fach.



Abb. 2: *Echinocactus horizontalis* LEM. (*Cactaceae*), Bruch durch die glatte Wachsschicht der Sproßepidermis mit Stratifikation in sukzessiv sezernierte Teil-Schichten. Vergr. 2900-fach.

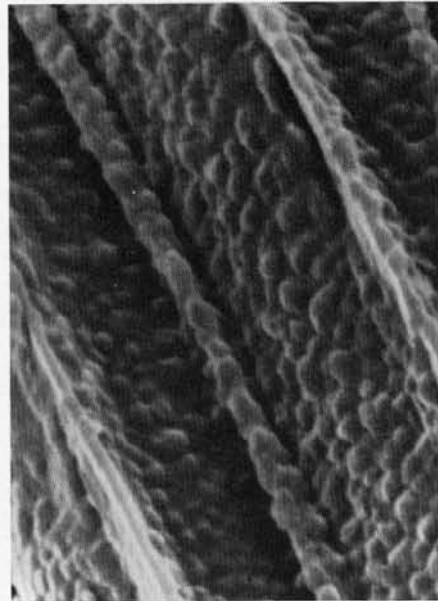


Abb. 4: *Epidendrum nocturnum* L.DL. (*Orchidaceae*), die Samenschale ist von einem schichtigen Belag mit feinverrucoser Oberfläche überzogen. Vergr. 4200-fach.

von Regen und Sonne zu amorphen Klümpchen und Krusten erodieren (vgl. Abschnitt 7). Deshalb sollten für die Untersuchung relativ junge Organoberflächen verwendet werden.

Lichtmikroskopie. Eine erste Analyse epicuticularer Sekrete ist mit dem Auflicht-Mikroskop möglich. Es lassen sich damit bereits wesentliche Details zur Verteilung der Beläge auf der Oberfläche und eine Zuordnung zur mikromorphologischen Klasse (z. B. Schichten, Stäbchen, Schuppen) vornehmen. Strukturelle Feinheiten lassen sich meist nicht beobachten. Sehr feine Epicuticularstrukturen (z. B. bei *Adiantum*: Abb. 11) liegen außerhalb des Auflösungsvermögens von Lichtmikroskopen. Lichtmikroskopische Replica-Verfahren (z. B. FRÖSCHEL 1963) oder Auflicht-Interferenzmikroskopie (z. B. LINSKENS 1966) bieten keine wesentlichen Vorteile. Auflicht-Mikroskope sind eine ausgezeichnete Orientierungshilfe vor jeder aufwendigeren Untersuchung.

Raster-Elektronenmikroskopie (REM). Frischmaterial bzw. lufttrockenes Herbarmaterial wird im Sputtering-Verfahren metallbeschichtet (Gold oder Platin). Zur Vermeidung thermischer Belastung sollte dabei immer mit gekühlter Kathode gearbeitet werden. Critical-Point-Drying und andere Methoden der Dehydrierung oder Fixierung mit flüssigen Medien dürfen nicht angewandt werden, da dadurch die Beläge zumindest teilweise verändert werden können (siehe oben). Die REM-Analyse entspricht damit den üblichen einfachen Standardmethoden für pflanzliche Oberflächen (weitere Literatur bei BARTHLOTT & EHLER 1977). Zur Analyse von Epicuticularbelägen sind allerdings oftmals relativ hohe Auflösungen notwendig. Die hier abgebildeten Aufnahmen wurden mit einem Cambridge Stereoscan 600 an goldbeschichtetem Material angefertigt.

Transmissions-Elektronenmikroskopie (TEM). Das Material wird mit 9% Glutaraldehyd fixiert und kann mit Osmiumtetroxyd, Rutheniumrot oder Uranylacetat kontrastiert bzw. nachfixiert werden (vgl. z. B. SARGENT 1976). Manche Epicuticularsekrete (z. B. viele der zyklischen Verbindungen) werden bei Behandlung mit diesen Lösungsmitteln bereits verändert oder verschwinden ganz (z. B. *Adiantum*). Von Bedeutung für die TEM epicuticularer Sekrete sind die Replica-Techniken (Überblick bei MARTIN & JUNIPER 1970). TEM Methoden sind vorwiegend zur Analyse der Ultrastruktur und Morphogenese epicuticularer Wachse notwendig. Zur Analyse der Mikromorphologie sowie bei taxonomischen Arbeiten ist die Direktabbildung im REM im allgemeinen vorzuziehen.

2.3. Zur Methodik der Analyse der chemischen Zusammensetzung

Bei der Analyse epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete muß gesichert sein, daß auch tatsächlich nur die epi-cuticularen Substanzen zur Untersuchung gelangen. Dies ist mit einiger Sicherheit nur bei vorsichtig mechanisch abgeschabten oder abgebürsteten Belägen möglich. Bei sehr feinen Kristalloiden oder Wachsfilmern sowie an Epidermen mit starker Oberflächenskulptur (Papillen, Trichome) ist ein mechanisches Isolieren meist nicht durchführbar. Hier wird man die übliche Isolationsprozedur anwenden: ein möglichst kurzes Eintauchen oder Abspülen mit Lösungsmitteln (meist Chloroform). Dabei können allerdings nicht nur die epicuticularen Sekrete, sondern auch intracuticulare oder gar intracelluläre Substanzen mit in Lösung gehen. Es ist daher auch bei der Auswertung der Literatur zu beachten, mit welcher Methode die „Epicuticular“-Beläge isoliert wurden. Insbesondere bei älteren Arbeiten wurden durch längeres Behandeln ganzer Pflanzenteile eher Extrakte hergestellt: die Analysen der „Epicuticular“-Substanzen müssen hier mit einer gewissen Vorsicht betrachtet werden.

Zur Trennung und Strukturaufklärung der Einzelkomponenten stehen dem Chemiker heute apparativ aufwendige Methoden wie Gaschromatographie, Massenspektrometrie und Kernresonanzspektroskopie zur Verfügung. Der Botaniker, der sich mehr für die Feinstruktur interessiert, wird im allgemeinen mit einer Zuordnung der Hauptkomponente(n) des Epicuticularsekretes zu einer bestimmten Stoffgruppe zufrieden sein. Dies kann auch in elektronenmikroskopischen Laboratorien durch die methodisch relativ einfachen dünn-schichtchromatographischen Tests durchgeführt werden. Wegen der Laufmittel und Nachweisreagenzien sei auf die Literatur verwiesen (HOLLOWAY & CHALLEN 1966; KATES 1972; MANGOLD 1967). Die Reagenzien sind z. T. recht unspezifisch (2', 7'-Dichlorfluorescein, conc. Schwefelsäure), erlauben aber den Nachweis reaktionsträger Substanzen (Kohlenwasserstoffe, Wachsester). Andere sind mehr oder weniger spezifisch (Vanillin-Schwefelsäure für höhere Alkohole, reagiert aber auch mit Ketonen, Phenolen, Steroiden; 2,4-Dinitrophenylhydrazin oder o-Dianisidin für Ketone; Indikatoren für Fettsäuren). Antimontrichlorid/Eisessig kann zur Prüfung auf Diterpene, Triterpene und Phytosterole (Kieselgelplatte, Laufmittel z. B. Benzol/Aceton 9:1 oder Petroläther/Diäthyläther 95:5) empfohlen werden. Sehr spezifisch ist der Nachweis von Flavonoiden mit Zirkonchlorid oder besser noch mit Diphenylborsäure- β -aminoäthylester (= „Naturstoffreagenz A“; Kieselgel, Laufmittel Benzol/Aceton 9:1 und andere). Bessere Trennungen werden an Polyamid erzielt, Laufmittel hierfür siehe WOLLENWEBER et al. (1978).

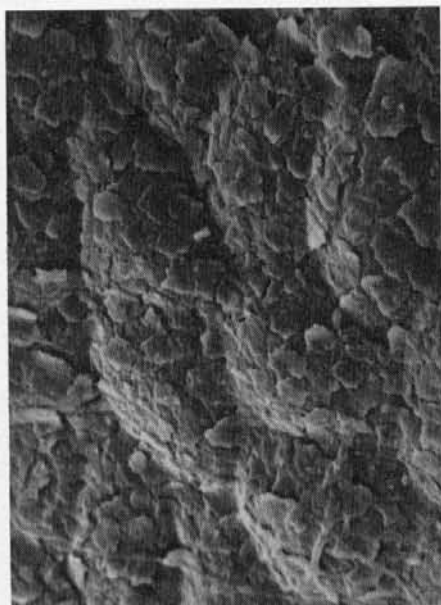


Abb. 5: *Saxifraga caesia* L. (*Saxifragaceae*) mit einer sich in Plättchen auflösenden Wachsschicht der Blattoberfläche. Vergr. 510-fach.

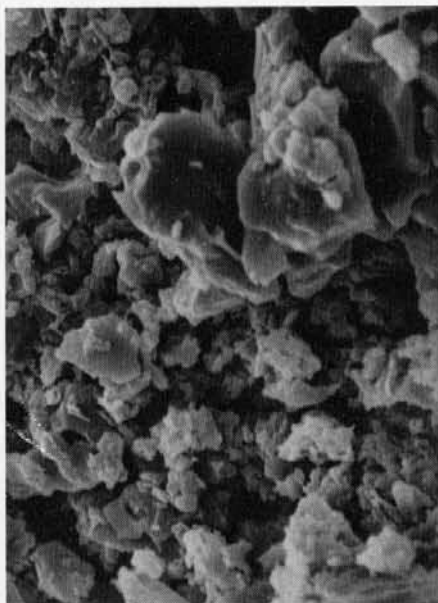


Abb. 6: *Pedilanthus cymbiferus* SCHLTD. (*Euphorbiaceae*), Sproßepidermis mit einem Belag aus irregulären klumpchen- bzw. körnchenförmigen Wachspartikeln, die einen hohen Anteil an Alkanen enthalten. Vergr. 900-fach.

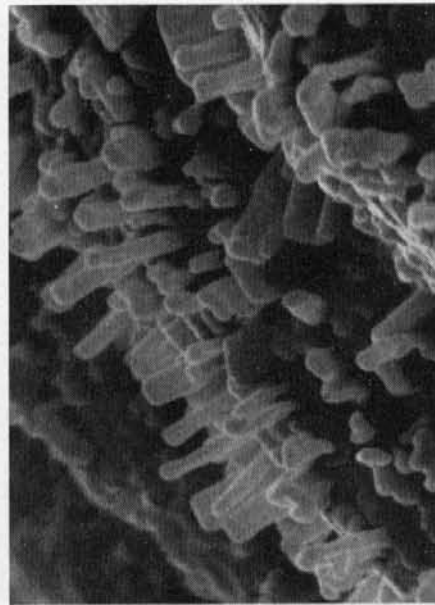


Abb. 7: *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. (*Brassicaceae*), einfache langzylindrische Wachskristalloide der Blattoberfläche. Vergr. 5100-fach.

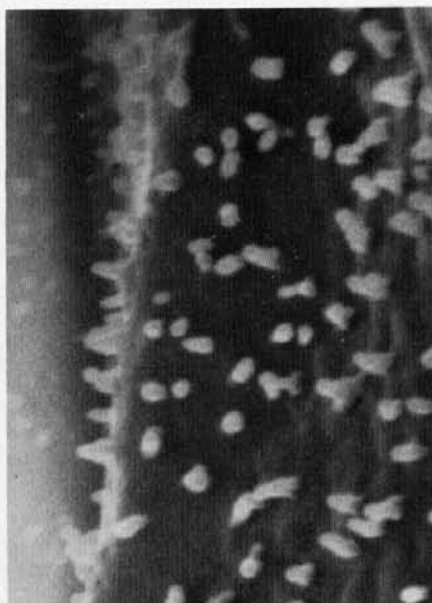


Abb. 8: *Salvinia auriculata* AUBL. (*Salvinaceae*), die extrem unbenetzbare Blattoberseite ist durch einzelstehende, sehr kleine, etwa 0,3 µm hohe, einfache Stäbchenkristalloide skulpturiert. Vergr. 9300-fach.

3. Mikromorphologie der Epicuticular-Sekrete

Im folgenden Abschnitt soll versucht werden, die große feinstrukturelle Formenvielfalt epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete zu beschreiben und in ein Ordnungsschema einzupassen. Jede „Klassifikation“ von Wachstypen auf mikromorphologischer Ebene muß unbefriedigend bleiben: es handelt sich um ein durch fließende Übergänge verbundenes Formen-Kontinuum von deskriptiv oft nur schwer zu erfassenden meist kristallinen und semikristallinen Strukturen. Eine eindeutige Charakterisierung epicuticularer Sekrete ist nur durch ihre chemische Struktur möglich. Dem Anatomen und Taxonomen jedoch, der mit diesen Merkmalen diagnostisch arbeitet, steht im allgemeinen nur das raster-elektronenmikroskopische Bild zur Verfügung. Insofern ist es nicht nur sinnvoll, sondern notwendig, die Formenvielfalt deskriptiv zu erfassen.

Beschreibungen und Klassifikationen epicuticularer Wachse wurden vor allem von DE BARY (1871) und AMELUNXEN, MORGENROTH & PICKSAK (1967) vorgenommen (ergänzend dazu sei auf MARTIN & JUNIPER 1970 sowie H. WILKINSON in METCALFE & CHALK 1980 verwiesen). Die Schwäche dieser Systeme liegt darin, daß sie anhand relativ weniger untersuchter Objekte aufgestellt werden mußten und damit die tatsächliche feinstrukturelle Vielfalt nicht annähernd umfassen. Im Prinzip lassen sich die epicuticularen Wachse in zwei Hauptgruppen einteilen (BARTHOLOTT & EHLER 1977): in flächige durchgehende Schichten (Abschnitt 3.1. und 3.2.) sowie in die lokalen Wachsprojektionen von höherer Kristallinität in Form von Stäbchen, Fäden, Schuppen sowie deren Modifikationen (Abschnitt 3.3. bis 3.7.). Die Klassifikation von AMELUNXEN et al. (1967) bzw. deren modifizierte Form von WILKINSON (1980) umfaßt als eigene Gruppe die „flüssigen und schmierigen Wachsüberzüge“. Diese Wachse wurden im folgenden nicht berücksichtigt: es handelt sich offensichtlich ausschließlich um Sekrete ganz spezifischer Drüsen (z. B. die „wax“ glands von *Ficus*: SCHNEPF 1972; vgl. auch FAHN 1979). Als eigentliche Epidermis-Beläge konnten wir flüssige oder schmierige Wachse nicht beobachten und fanden keinerlei Hinweise für ihre Existenz. Dort wo klebrige Epidermisbeläge vorkommen, treten sie in Form von durchgehenden Schichten mit glatter Oberfläche auf und sind im folgenden unter 3.1. eingeordnet.

Diese klebrigen Sekrete sind vor allem von Knospenschuppen, nur sehr selten von Laubblättern bekannt. Chemisch gesehen handelt es sich dabei nicht um Wachse im weiteren Sinne, sondern meist um komplizierte Substanzgemische (siehe Beschreibung von *Larrea divaricata* im folgenden Abschnitt 3.1.).

Flächige Epicuticular-Sekrete

Flächige Epicuticularbeläge sind im REM Bild oftmals nicht eindeutig nachweisbar und meist weniger auffällig (auch makroskopisch) als die Wachskristalloide. Unter diagnostischen Aspekten lassen sich diese flächigen Beläge in Schichten mit glatter Oberfläche sowie in Schichten mit skulpturierter Oberfläche bzw. sich in Plättchen auflösende Schichten trennen; beide Typen sind aber durch häufige Übergangsformen miteinander verbunden.

3.1. Schichten mit glatter Oberfläche

Sehr dünne glatte Wachsfilm (Dicke unter 0,3µm) scheinen im Pflanzenreich weit verbreitet zu sein. Vielleicht bilden diese feinen bis submikroskopischen Schichten den Normalfall der cuticularen Oberfläche aller landbewohnenden Gefäßpflanzen. Es gibt keinerlei Hinweise, daß nichtspezialisierten Epidermisaußenflächen diese Wachsfilm fehlen können. Im REM Bild sind sie nur schwer oder nicht nachweisbar: nur gelegentlich kann man ihre Präsenz durch beim Dehydrieren entstehende craqueléartige Risse erkennen. Im TEM sind sie bei entsprechender Präparation leicht nachweisbar (z. B. HOCH 1979).

Dünne glatte Wachsfilm können auch als „background film“ bei durch Stäbchen-, Fäden- oder Schuppen-Wachse auffallend skulpturierten Oberflächen vorkommen (JEFFREE et al. 1976), so z. B. auf den Blättern vieler *Eucalyptus*-Arten. Die Abb. 37 läßt einen solchen glatten Wachsfilm am Beispiel von *Euphorbia tirucalli* L. (*Euphorbiaceae*) erkennen: bei der Entwicklung der peristomatären dichten Wachsstäbchen (vgl. Abschnitt 6.) wird hier die dünne Schicht aufgebrochen und abgehoben und damit im REM Bild sichtbar. Die Hauptkomponente des Wachses ist hier ein pentacyclisches Triterpen, vermutlich δ -Amyrin (WOLLENWEBER, unveröff.).

Dicke massive Wachsschichten werden in der älteren Literatur, insbesondere im Zusammenhang mit der Funktion von Wachsen als Transpirationsschutz, relativ häufig erwähnt und für bewachsene Xerophyten geradezu als Normalfall betrachtet. In Wirklichkeit sind dicke Wachsschichten recht selten; sie können aber eine Mächtigkeit von bis zu 5 Millimetern Dicke erreichen. Als Beispiel für eine nicht skulpturierte gleichmäßig dicke Wachsschicht ist die Blattunterseite von *Calathea lutea* (AUBL.) SCHULT (*Marantaceae*), ein Bewohner regennasser Wälder (!), abgebildet (Abb. 1). Die etwa 3 mm dicke Kruste

überzieht Ober- und Unterseite der Laubblätter als kreidig-weiße Schicht und spart nur die Spaltöffnungen aus. Chemisch handelt es sich dabei um ein Gemisch aus n-Alkanen und n-Alkanolen (MALTERUD et al. 1979). Bei einigen kugelförmigen *Cactaceae* sind solche massiven Wachsschichten weit verbreitet. Die Abb. 2 zeigt einen Bruch durch eine solche Wachsskruste von *Echinocactus horizonthalonius* LEM. und läßt eine feine, aber deutliche Stratifikation in sukzessiv abgeschiedene Schichten erkennen. Die mächtigsten Wachsschichten im Pflanzenreich finden sich auf den Blättern bzw. Stämmen der „Wachspalmen“ der Gattungen *Ceroxylon* und *Copernicia* (*Arecaceae*): sie können Dicken bis zu knapp einem Zentimeter erreichen und kommen kommerziell als Carnauba-Wachs in den Handel (zur chem. Zusammensetzung siehe Abschnitt 4.1.).

Bei dicken Wachsskrusten ist die ansonsten immer sehr klare Unterscheidung zwischen epicuticularen und intracuticularen Schichten nicht immer eindeutig. Die Sproßepidermis der Gattung *Copiapoa* (*Cactaceae*; vgl. Abb. bei BARTHOLOTT & EHLE 1977) ist durch einen kreideweißen „Wachsbelag“ charakterisiert, der im Querschnitt eine feine Schichtung aufweist. Diese Krusten sind in organischen Lösungsmitteln kaum ablösbar, sie scheinen einen hohen Anteil an polymerem cutinösem Material zu enthalten. Auch bei den bekannten „Wachspanzern“ der xeromorphen Gattung *Sarcocaulon* (*Geraniaceae*) handelt es sich weniger um epicuticulare als um intracuticulare bis intrazelluläre Substanzen (nach HEGNAUER 1968 vorwiegend Cerylalkohol, Cerylester der Ferulasäure sowie Phytosterole).

Einige Pflanzen sind durch glatte „lackartige“ Epicuticularsekrete charakterisiert, bei denen es sich im allgemeinen nicht um echte Wachse handelt. Häufig finden sich solche klebrigen Sekrete an Knospenschuppen. Bei der mexikanischen *Larrea divaricata* CAV. (*Zygophyllaceae*) ist jedoch die ganze Pflanze von einem klebrigen lackartigen Sekret überzogen, das auf der Blattunterseite selbst die Trichome und Stomata verklebt (Abb. 3). Bei diesem Sekret handelt es sich um ein komplexes Gemisch aus Wachsestern, Phytosterolen, dem kommerziell verwendeten Lignan Nordihydroguarensäure (bis 10% des Blatt-Trockengewichtes), Flavonoid-Aglyka sowie Spuren ätherischer Öle (MABRY et al. 1977). Feinstrukturell ähnlich sehen die harzartigen Beläge der Blätter von *Saltera sarcocolla* (L.). BULLOCK (*Penaeaceae*) aus; das Sekret enthält hier vorwiegend triterpenoide Substanzen und Spuren von Flavonoid-Aglykonen (WOLLENWEBER, unveröff.). Bei der blattsukkulente Gattung *Psammophora* (*Aizoaceae*) sondern alle papillösen Epidermiszellen ein klebriges, an der Luft erhärtendes Sekret ab, das die ganze Pflanze mit Ausnahme der Stomata als glatter Film überzieht. Am natürlichen Standort (südafrikanische Küstenwüsten) bleiben dann an diesem Sekret feine Quarz-

körnchen kleben und die ganze Pflanze erscheint mit einem „Sand-Panzer“ mimetisch dem Untergrund angepaßt.

3.2. Schichten mit skulpturierter Oberfläche

Die Oberfläche von Wachsschichten kann manchmal eine mikrokristalline Eigenskulptur aufweisen oder die Schichten können durch polygonales Aufbrechen oder plättchenförmiges „Abschilfern“ an der Oberfläche skulpturiert sein. So sind die xeromorphen Blätter von *Sansevieria trifasciata* PRAIN. (*Agavaceae*) von einer durchgehenden Wachsschicht überzogen, die sich an ihrer Oberfläche plättchenartig auflöst. Sich in mehr oder weniger regelmäßige Plättchen von etwa 10 µm Durchmesser auflösende Wachsschichten charakterisieren die Blätter von *Saxifraga caesia* L. (*Saxifragaceae*: Abb. 5). Der aus vorwiegend aliphatischen Verbindungen bestehende Epicuticularbelag von *Dicranopteris pectinata* (WILLD.). M. UNDERW. (*Gleicheniaceae*) löst sich an seiner Oberfläche in etwa 0,1 µm dicke Plättchen von etwa 3 µm Durchmesser auf. Selten sind die Beispiele für verrucose („micropapillöse“) Oberflächen von Wachsschichten, wie man sie an den Samenschalen mancher *Orchidaceae* aus den Gattungen *Epidendrum* (Abb. 4) und *Oncidium* findet (BARTHLOTT 1976).

Lokale kristalloide Wachse, die durchaus dünnen glatten Wachsfilm überlagert sein können, werden in den folgenden Abschnitten 3.3. bis 3.7. behandelt. Glatte Wachsschichten können aufgrund rein physikalischer Alterungsprozesse mikrokristalline Oberflächen entwickeln, wie JEFFREE et al. (1976) am Beispiel von Japan-Wachs gezeigt haben.

Lokale kristalloide Sekrete

In den folgenden Abschnitten 3.3. bis 3.7. sind diejenigen Wachse und ähnlichen Sekrete behandelt, die Oberflächen nicht in Form geschlossener Schichten oder Filme überziehen, sondern als lokale kristalloide Partikel in Form von Körnchen, Stäbchen, Fäden, Schuppen usw. auftreten. Ihr Auftreten kann durchaus mit dem Vorkommen eines glatten flächigen wächsernen „background films“ (JEFFREE et al. 1976) kombiniert sein. Die kristalloiden Wachse zeigen eine außerordentlich große mikromorphologische Diversität. Ihre Anwesenheit ist im REM Bild immer leicht erkennbar, meist bilden sie schon makroskopisch sichtbare weißliche Beläge auf den pflanzlichen Oberflächen (z. B. Weinbeeren, Schilfblätter).



Abb. 9: *Ginkgo biloba* L. (*Ginkgoaceae*), einfache, sehr dicht stehende Stäbchenwaxse der Fruchtoberfläche. *Ginkgo*-Wachse enthalten einen großen Anteil an höheren Alkoholen. Vergr. 5000-fach.

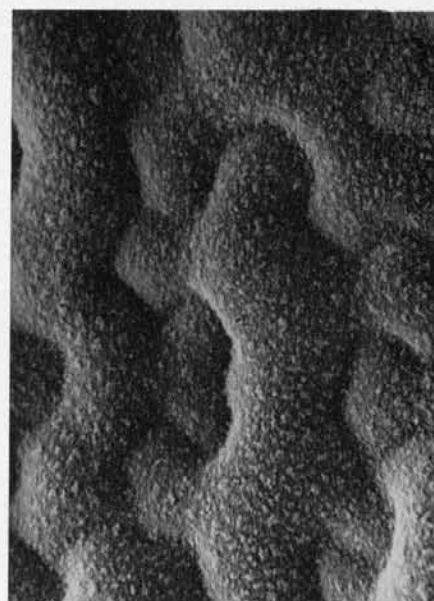


Abb. 10: *Adiantum cuneatum* LANGSD. et FISCH. (*Polypodiaceae*), bei relativ geringer Vergrößerung erkennt man die Form der Epidermiszellen sowie den Belag aus zu Grüppchen aggregierten Epicuticularkristallen. Vergr. 490-fach.



Abb. 11: *Adiantum cuneatum* LANGSD. et FISCH. (*Polypodiaceae*), Ausschnitt aus Abb. 10 mit einzelner Gruppe von den extrem feinen, nur etwa 1,5 μm langen und 0,015 μm dicken fadenförmigen Kristallen. Vergr. 10 000-fach.



Abb. 12: *Polypodium (Phlebodium) aureum* L. (*Polypodiaceae*), Stoma der Blattunterseite mit dem „filzartigen“ Epicuticularsekret. Vergr. 800-fach.

3.3. Klümpchen und Körnchen

Relativ selten sind Wachse, die in Form von unregelmäßigen Partikeln auftreten, die am besten mit „Klümpchen“ und „Körnchen“ beschrieben werden können. Als Beispiel ist die Sproßepidermis von *Pedilanthus cymbiferus* SCHLTD. (*Euphorbiaceae*: Abb. 6) abgebildet. Ähnliche unregelmäßige Partikel sind weitverbreitet an den Blattepidermen von *Aloe*- und *Haworthia*-Arten (*Liliaceae*; vgl. CUTLER 1978 u. 1979) oder an der Sproßepidermis von *Caralluma frerei* ROWL. (= *Frerea indica* DALZIEL, *Asclepiadaceae*). Bei den Farnen finden sich klümpchenförmige Beläge auf den Wedeln von *Marattia salicina* SM. (*Marattiaceae*). Bei den Wachsen vom Estolid-Typ, die ältere Stomata von Gymnospermen verschließen (z. B. *Picea*, *Pinus*), handelt es sich um solche unregelmäßige klümpchenförmige Partikel. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß auch die in den folgenden Abschnitten beschriebenen kristalloiden Beläge zu unregelmäßigen „amorphen“ Klümpchen und Krusten erodieren können (z. B. REICOSKY & HANOVER 1976).

3.4. Einfache Stäbchen bis Fäden

Unter „einfachen“ Stäbchen bis Fäden sind kurzzyklindrische bis lang fadenförmige Kristalloide zu verstehen, die keine auffällige Oberflächenskulptur in Form von Rinnen, Wärrchen oder seitlichen Verzweigungen tragen und nicht oberflächlich erkennbar aus mehreren Untereinheiten zusammengesetzt sind. Einfache Stäbchen bilden gewissermaßen den „Normalfall“ bewachster Oberflächen.

Innerhalb einer Zelloberfläche können die Kristalloide sehr dicht oder nur vereinzelt stehen, sie können zu Gruppen zusammentreten oder gehäuft im zentralen bzw. antiklinalen Bereich der Außenfläche einer Zelle auftreten. Auf diese vielfältigen taxonspezifischen Unterschiede der Verteilungsmuster wird zusammenfassend in Abschnitt 6. eingegangen.

Als Beispiel für kurzzyklindrische Stäbchen (etwa gleiche bis doppelte Höhe wie ihr Durchmesser) sind die sehr feinen Beläge der unbenetzbaren Blätter von *Salvinia auriculata* AUBL. (*Salviniaceae*: Abb. 8) abgebildet: die vereinzelt stehenden Stäbchen haben eine Höhe von 0,3 µm bei einem Durchmesser von 0,3 µm. Ganz ähnlich wie bei *Salvinia* sind auch die Epicuticularwachse von *Azolla mexicana* K. B. PRESEL. (*Azollaceae*) aufgebaut. An den Blättern und Blattstielen von *Osmunda regalis* L. (*Osmundaceae*) sind diese kurzzyklindrischen Stäbchen kräftiger, etwa 0,4 µm dick und bis 0,8 µm hoch. Weitverbreitet sind langzyklindrische Stäbchen, als Beispiel sind die Blattwachse von *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. (*Brassicaceae*: Abb. 7) abgebildet: sie erreichen bei einem Durchmesser von etwa 0,5 µm eine Höhe von bis über 2

µm. Sehr ähnliche Beläge finden sich auch bei vielen Kulturformen von *Brassica oleracea* L. (*Brassicaceae*), es handelt sich dabei vorwiegend um n-Alkane, Alkylketone, sekundäre Alkohole und Ester (HOLLOWAY 1967 zit. n. MARTIN & JUNIPER 1970). Weitere Beispiele für langzylindrische mehr oder weniger aufrechte Stäbchen finden sich an den Blattoberflächen von *Cedrus atlantica* MANETTI (*Pinaceae*; vorwiegend Estolide), der Fruchtwand von *Ginkgo biloba* L. (*Ginkgoaceae*: Abb. 9; vorwiegend höhere Alkohole), den Blättern von *Welwitschia mirabilis* HOOK.f. oder den Samenschalen von *Sarracenia leucophylla* RAF. (*Sarraceniaceae*). Die größten Epicuticularstäbchen wurden an den Samenschalen einiger *Aizoaceae* gefunden (EHLER & BARTHOLOTT 1978): bei *Sceletium* (Abb. 34), *Faucaria* (Abb. 33) oder *Glottiphyllum* können die einzelnen Stäbchen eine Länge von 10 µm erreichen (die Stäbchen scheinen polymeres Material zu enthalten und sind unlösbar in organischen Lösungsmitteln). Langzylindrische Stäbchen können regelmäßig an ihrer Basis umknicken oder abbrechen: ein Beispiel für solche feine „liegende“ Stäbchen bieten die Blattoberflächen von *Nelumbo nucifera* GAERTN. (*Nymphaeaceae*). Bei den bisher erwähnten Beispielen sind die einzelnen Kristalloide mehr oder weniger starr und gerade. Sie können aber auch gekrümmt bis spiralg aufgerollt sein. Beispiele hierfür finden sich bei den Wachsen von *Arundinaria* sp. (*Poaceae*; JEFFREE et al. 1977) oder bei den – allerdings zusammengesetzten – Stäbchen von *Epithelantha micromeris* (ENGELM.) WEB. (*Cactaceae*: Abb. 22). Langzylindrische Stäbchen können schließlich in Fäden übergehen: auf den Blattunterseiten von *Phyllocladus trichomanoides* D. DON (*Podocarpaceae*) erreichen die Epicuticularkristalloide bei einem Durchmesser von 0,2 µm eine Länge von bis zu 8 µm.

Extrem fadenförmige Epicuticularkristalloide scheinen in der Literatur bisher nicht beschrieben zu sein, einige typische und auffällige Beispiele seien im folgenden erwähnt. So sind die Blätter von *Senecio ficoides* (L.) SCHULTZ BIP. (*Asteraceae*) von einem bläulichen „Reif“ überzogen. Das Sekret enthält Phytosterole (WOLLENWEBER, unveröff.) und besteht mikromorphologisch aus bis über 8 µm langen, aber nur etwa 0,08 µm dicken Fäden. Ein Extrem an fadenförmigen Strukturen bieten die blaugrau bereiften Blätter des Farnes *Polypodium (Phlebodium) aureum* L. (*Polypodiaceae*: Abb. 12 bis 14): es handelt sich um nur 0,08 µm dicke aber bis über 25 µm lange Kristalloide. Diese Faden-Kristalloide werden chemisch überwiegend von dem Triterpen Farnen gebildet (WOLLENWEBER & MALTERUD, in Vorb.).

Die von ihrer Dimension feinsten Fadenstrukturen finden sich auf den gänzlich unbenetzbaren Blattoberflächen der Farne aus der Gattung *Adiantum* (*Polypodiaceae*): sie lassen sich selbst im REM nicht mehr hinreichend auflösen. So besteht zum Beispiel der Belag der Blätter des weitverbreiteten

Adiantum cuneatum LANGSD. et FISCH. (Abb. 10 und 11) aus feinsten Fäden, die bei einer Länge von etwa 1,5 μm nur einen Durchmesser (geschätzt) von etwa 0,015 μm aufweisen.

Größe und Form der einzelnen Epicuticularkristalloide sind taxonspezifisch. Ein Vergleich der beiden Extreme soll nochmals die außerordentlichen mikromorphologischen Größenunterschiede bei einfachen Stäbchen bis Fäden verdeutlichen: bei *Adiantum* (Abb. 11) sind die einzelnen Kristalloide 0,015 μm dick und 1,5 μm lang; bei *Sceletium* (Abb. 34) erreichen sie bei einem Durchmesser von 2 μm eine Länge von 10 μm .

3.5. Einfache Schuppen

Neben den zylindrischen, im Querschnitt also mehr oder weniger kreisrunden Epicuticularkristalloiden (Abschnitt 3.4.), sind abgeflachte „schuppenförmige“ Kristalloide im Pflanzenreich weitverbreitet. Schuppenförmige Strukturen können allerdings auch durch entsprechende Anordnung und Fusion einzelner zylindrischer Stäbchen entstehen: die einzelnen Schuppen sind dann meist auffällig groß und durch Längsrillen skulpturiert, sie sind als zusammengesetzte Schuppen im Abschnitt 3.6. behandelt.

Als Beispiel für einen charakteristischen schuppenförmigen Wachsbelaag sei der der Blätter von *Cercis siliquastrum* L. (*Leguminosae-Caesalpinioideae*: Abb. 18) beschrieben. Es handelt sich um aufrechte bis leicht schräg stehende Wachsschuppen von etwa 0,1 μm Dicke, im Umriß unregelmäßig halbkreisförmig bis abgerundet dreieckig, mit einer etwa 2 μm breiten Kante der Cuticula aufsitzend und etwa 2 μm hoch werdend. Die Schüppchen treten zu charakteristischen rosettenartigen Gruppen zusammen (vgl. Abschnitt 6.). Schuppenförmige Wachse sehr ähnlicher Feinstruktur und Orientierung sind geradezu ein Tendenzmerkmal vieler *Fabales*: außer bei den *Caesalpinioideae* (*Cassia*; *Cercis*: Abb. 18) sind sie bei vielen *Papilionoideae* (z. B. *Lupinus*) und *Mimosoideae* (z. B. *Prosopis*: Abb. 17) verbreitet.

Größe und Form der einzelnen Schuppen zeigen eine große taxonspezifische Diversität. Sehr große, dünne, unregelmäßig geformte Schuppen finden sich auf den Blättern der glaukosen *Tillandsia raubii* L. B. SMITH (*Bromeliaceae*) sie erreichen einen Durchmesser von bis zu 12 μm . Die regelmäßig-parallel orientierten Schuppen auf den Blättern von *Alstroemeria pelegriana* L. (*Alstroemeriaceae*: Abb. 15) haben einen Durchmesser von etwa 1,7 μm ; diejenigen auf den Blättern von *Dactylis glomerata* L. (*Poaceae*) nur 0,6 μm . Feinste schuppenförmige Wachse finden sich auf den unbenetzbaren Blättern von *Marsilea* (*Marsileaceae*) und *Pistia stratiotes* L. (*Araceae*: Abb. 16), die einzelnen Kristalloide haben einen Durchmesser von weniger als 0,5 μm bei

einer Dicke von geschätzt 0,05 μm . Die kleinsten schuppenförmigen Kristalloide finden sich auf den Sproßepidermen vieler Schachtelhalme: bei *Equisetum arvense* L. handelt es sich um kompakte, aber nur etwa 0,4 μm breite Schuppen, die sich auch im REM nicht mehr sauber auflösen lassen.

Wesentlich bei der Erfassung der taxonomisch signifikanten Diversität schuppenförmiger Wachse ist nicht nur ihre Mikromorphologie, sondern ihre Orientierung und ihr Verteilungsmuster auf der Zelloberfläche (vgl. Abschnitt 6.).

3.6. Zusammengesetzte Stäbchen, Fäden und Schuppen

Bei genauerer Betrachtung erweisen sich die einzelnen Epicuticularkristalloide vieler Pflanzenarten als aus mehreren Untereinheiten zusammengesetzt. Erkennbar ist dies im REM Bild meist leicht an ihrer Oberfläche, die durch die oftmals nicht vollständige Verwachsung der einzelnen Untereinheiten Längs-Rillen oder -Streifen aufweist (Abb. 19, 20 und 24). Formal könnte man diese Kristalloide auch im folgenden Abschnitt 3.7. behandeln: unter Stäbchen bis Fäden werden dort jedoch einfache Kristalloide mit einer mikrokristallinen Eigensulptur ihrer Oberfläche verstanden. Bei sehr kleinen Kristalloiden ist die Frage, ob es sich um einfache oder zusammengesetzte Körper handelt, nicht immer entscheidbar: diese Skulpturen liegen an der Auflösungsgrenze der Raster-Elektronenmikroskope. Es ist nicht auszuschließen, daß mit verbesserter Methodik gezeigt werden kann, daß z. B. die fadenförmigen Kristalloide von *Polypodium aureum* (Abb. 14) aus mehreren Untereinheiten zusammengesetzt sind.

Die glaukosen Blätter von *Strelitzia reginae* BANKS (*Musaceae*: Abb. 20 u. 21) sind durch besonders mächtig entwickelte Wachsstäbchen und Schuppen gekennzeichnet. Schon DE BARY (1871) machte darauf aufmerksam, daß diese Gebilde aus mehreren Untereinheiten zusammengesetzt sind. Bei den Wachsstäbchen handelt es sich dabei meist um etwa 0,4 μm dicke Untereinheiten, von denen jeweils 3 bis 20 Kristalloide die auffälligen Wachsstäbchen bilden (Abb. 20). Die Analyse der Morphogenese der breiten Schuppen, die als geschlossene Manschette die Stomata von *Strelitzia* umschließen, zeigt, daß sie ebenfalls aus etwa 0,4 μm dicken Untereinheiten zusammengesetzt sind (Abb. 21; BARTHOLOTT, unveröff.). Ähnlich sind die mächtigen, bis 8 μm dicken und 14 μm langen Wachs-kristalloide von *Guzmania cerifera* RAUH et BARTHOLOTT (*Bromeliaceae*: Abb. 19) aus mehreren dicht verwachsenen Untereinheiten zusammengesetzt.

Die fadenförmigen Kristalloide echter epicuticularer Flavonoide erweisen sich ebenfalls als aus mehreren Untereinheiten zusammengesetzt. Die Abb. 23

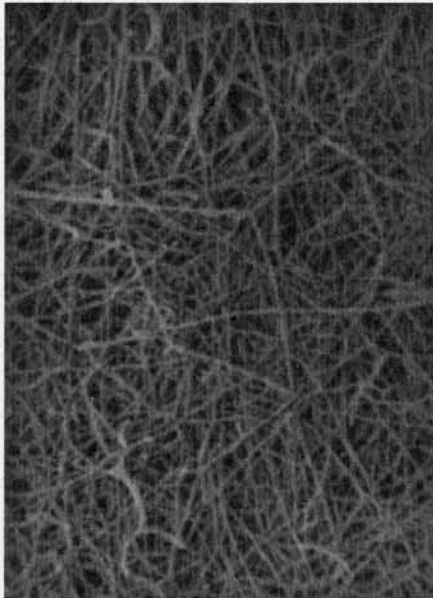


Abb. 13: *Polypodium aureum* L., Feinstruktur des die Blätter als blaugrauer Reif überziehenden Sekretes. Es handelt sich um extrem lange fadenförmige Kristalloide von etwa 0,08 µm Dicke, chemisch ein pentacyklisches Triterpen („Fernen“). Vergr. 5100-fach.

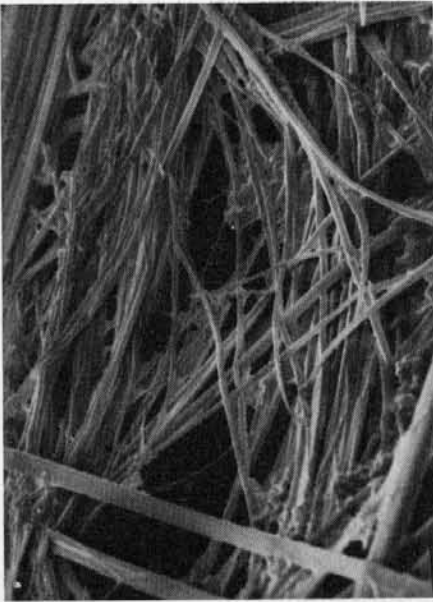


Abb. 14: *Polypodium aureum* L., Feinstruktur des Triterpens Fernen aus methanolischer Lösung rekristallisiert. Die Substanz kristallisiert aus der Lösung in der ursprünglichen fadenförmigen Form (vgl. Abb. 13), die einzelnen Kristalloide sind aber wesentlich kräftiger als an der intakten Pflanze. Vergr. 450-fach.



Abb. 15: *Alstroemeria pelegria* L. (*Alstroemeriaceae*), Blattoberfläche mit regelmäßig parallel angeordneten Schuppen-Kristalloiden. Vergr. 4500-fach.

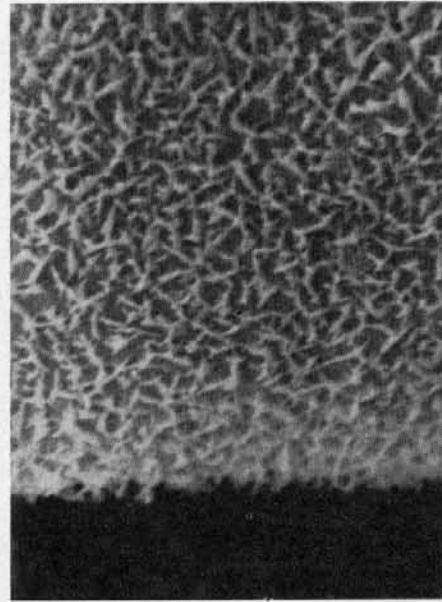


Abb. 16: *Pistia stratiotes* L. (*Araceae*) die schuppenförmigen Wachs-Kristalloide sind wesentlich feiner als bei Abb. 15 und zeigen ein anderes Verteilungsmuster auf den Zellaußenflächen der extrem unnetzaren Blattepidermis. Vergr. 4300-fach.

zeigt eine intakte Drüse von *Primula farinosa* L. (*Primulaceae*), die Abb. 24 die entsprechende Feinstruktur der einzelnen Kristalloide. Diese Flavonoid-Fäden erweisen sich in außerordentlich charakteristischer Weise aus etwa 0,4 µm dicken Untereinheiten zusammengesetzt: jeweils etwa 20 dieser Untereinheiten bilden dann die lichtmikroskopisch bekannten bis über 100 µm langen Flavonoid-Fäden. Die Hauptkomponente des Primel-„Mehles“ ist unsubstituiertes Flavon (Formel siehe Abschnitt 4.2.), begleitet von einigen weiteren wenig substituierten Flavonen, die zusammen für die Gattung *Primula* charakteristisch sind (WOLLENWEBER 1974). Sehr ähnlich sind die etwa 2,5 µm dicken Flavonoid-Fäden der Blattunterseite von *Pityrogramma austroamericana* DOMIN (*Polypodiaceae*: Abb. 25) aus etwa 0,4 µm dicken Untereinheiten aufgebaut. Das *Pityrogramma*-Sekret besteht aus Chalkonen und Dihydrochalkonen (Formel siehe Abschnitt 4.2.; vgl. WOLLENWEBER & DIETZ 1980).

3.7. Stäbchen bis Fäden mit skulpturierter Oberfläche

Die Oberfläche der bisher beschriebenen Kristalloide ist glatt, wenn man von den Verwachsungs-Streifen zusammengesetzter Kristalloide absieht (z. B. Abb. 19). Es gibt jedoch auch stäbchen- bis fadenförmige Kristalloide mit einer eigenen mikrokristallinen Oberflächenstruktur. Diese relativ seltenen Typen scheinen in der vorliegenden Literatur noch keine Erwähnung gefunden zu haben. Es lassen sich dabei zwei Gruppen unterscheiden. Einmal kantige Kristalloide (Abb. 29 u. 30) oder solche mit rinnenförmigen Längsstrukturen (Abb. 27), bei letzteren ist eine Unterscheidung zu den zusammengesetzten Kristalloiden nicht immer möglich. Zum anderen gibt es Kristalloide mit verrucosen (micropapillösen) Oberflächen (Abb. 28 u. 31) bis hin zu solchen mit seitlichen Verzweigungen (Abb. 32).

Quaderförmige kantige Kristalloide finden sich auf den Blütenstielen und der abaxialen Seite der Sepalen von *Aloe trichosantha* BERGER (*Liliaceae*): es handelt sich um streng rechtwinkelige Würfelchen mit einer Kantenlänge von etwa 1 µm. Der silberweiße Belag der Blattunterseiten von *Grammitis argyrata* (BORY)MORTON (*Polypodiaceae*) besteht aus Aggregaten von kantigen, etwa 8 µm langen Kristallnadeln, ihr Hauptbestandteil scheint ein Diterpen zu sein. Ähnliche Kristallnadeln bilden den weißlichen Belag der jungen Blätter von *Kalanchoe gastonibonnieri* HAMET et PERR. (*Crassulaceae*): Gruppen von aufrechten, teilweise aus Untereinheiten zusammengesetzten bis zu 40 µm langen scharfkantigen Kristallnadeln aus Triterpen-Derivaten (vermutlich β-Amyrin und δ-Amyrin; WOLLENWEBER, unveröff.). Besonders regelmäßige

einzelstehende vierkantige Kristalloide von etwa 4 μm Länge und 0,5 μm Dicke bilden den farinosen Belag der Rhizome der Gattung *Campyloneuron* (*Polypodiaceae*: Abb. 29); als chemische Hauptkomponente scheint das Triterpen Fernen vorzuliegen. Die Sproßepidermis des sukkulenten *Hertrichocereus beneckeii* (EHRENB.) BACKBG. (*Cactaceae*: Abb. 30) ist mehlig-weiß bepudert (ein bezeichnendes Synonym für diese Pflanze ist *Cereus farinosus* HAAGE): es handelt sich ebenfalls um einen Belag aus triterpenoiden Verbindungen in Form von 1,5 μm dicken und bis 20 μm langen kantigen (oft scharf vierkantig) Kristallnadeln. Ähnliche Kristallnadelbeläge finden sich auf den Sproßepidermen der näher verwandten Gattungen *Escontria* und *Ritterocereus* (*Cactaceae*).

Bei manchen Pflanzen mit stäbchen-bis fadenförmigen Epicuticularkristalloiden treten verrucose bis feinst fadenförmige Oberflächenskulpturen der Kristalloide auf. Wie bei den bisher beschriebenen skulpturierten Kristalloiden scheint es sich auch hier weitgehend nicht um Wachse im engeren Sinne zu handeln, sondern um Sekrete aus vorwiegend cyklischen Substanzen. Als Beispiel sind die mehlig-weißen Beläge der Blätter von *Dudleya* (*Crassulaceae*) zu erwähnen, die nach MANHEIM et al. (1979) überwiegend aus β -Amyrin-Acetat bestehen. Bei der mächtigen weiß bepuderten Rosettenpflanze *Dudleya brittonii* D. A. JOHNSON (Abb. 32) handelt es sich feinstrukturell um bis 20 μm lange und bis 2 μm dicke fadenförmige Kristalloide. Die Abb. 32 zeigt deutlich die diesen „Primärfäden“ aufgesetzten feinsten „Sekundärfäden“ von etwa 2 μm Länge und einem Durchmesser von nur etwa 0,1 μm . Ähnliche Epicuticularbeläge finden sich auf den Blättern von *Gleichenia strictissima* (*Gleicheniaceae*: Abb. 28): regelmäßig angeordnete Stäbchen von etwa 4 μm Länge mit kurzen, manchmal zu warzenartigen Höckern reduzierten seitlichen Auswüchsen. Auch bei *Gleichenia* handelt es sich um triterpenoide Substanzen. Die Flavonoid-Fäden einiger *Primulaceae* können seitliche Auswüchse bilden, häufiger läßt sich dieses Verhalten bei *Primula denticulata* SM. beobachten.

Besonders reich skulpturierte epicuticulare Kristalloide finden sich an den Blättern und Hochblättern einer *Bromeliaceae* aus der Gattung *Guzmania* (vgl. auch Abb. 19). Als Beispiel dafür sei die *Guzmania sprucei* (ANDRÉ) L. B. SMITH var. *dressleri* RAUH beschrieben. Die Laubblätter zeigen einen Belag aus etwa 20 μm langen und 3 μm dicken längsgerieften Stäbchen bzw. Fäden, denen zusätzlich noch etwa 0,1 μm dicke und bis 2 μm lange seitliche Verzweigungen aufgesetzt sind. Analysiert man die Feinstruktur des Belages aus dem Bereich der Laubblätter entlang des Infloreszenzschafes bis zu den Brakteen und der abaxialen Seite der Sepalen, beobachtet man eine kontinuierliche Änderung der Form dieser Kristalloide: die seitlichen fadenförmigen Auswüchse werden kürzer und stehen immer dichter. Die Abb. 31 zeigt Details einiger solcher Kristalloide aus dem Infloreszenzbereich.

Im Zusammenhang mit diesen skulpturierten bis verzweigten Epicuticular-kristalloiden muß noch an die an anderer Stelle beschriebenen (EHLER & BARTHLOTT 1978) Stäbchen-Skulpturen der Samenschalen vieler *Aizoaceae* erinnert werden: diese Stäbchen können an ihrer Spitze gabelig geteilt sein, wie die Abbildung 33 am Beispiel von *Faucaria tuberculosa* (ROLFE)SCHWANTES zeigt.

4. Zur Chemie der Wachse und ähnlicher Sekrete

Die meisten pflanzlichen Wachse und wachsartigen epicuticula ren Sekrete sind Gemische, wobei allerdings oft eine bestimmte Stoffgruppe oder auch einzelne Substanzen überwiegen. Die wichtigsten Komponenten werden im Folgenden vorgestellt.

4.1. Aliphatische Verbindungen

Alkane oder Paraffinkohlenwasserstoffe sind vielleicht die am weitesten verbreiteten Bestandteile der Epicuticularsekrete, wenn auch oft nur als Begleiter. Dabei überwiegen n-Kohlenwasserstoffe mit ungerader C-Zahl bei weitem; Kettenlängen von C_{25} bis C_{35} sind besonders häufig. Candelilla-Wachs (aus *Euphorbia antisiphilitica* ZUCC. und *Pedilanthus pavonis* BOIS, *Euphorbiaceae*; vgl. auch Abb. 6) enthält z. B. bis zu 60% Kohlenwasserstoffe, Espartowachs (*Stipa tenacissima* L., *Poaceae*) bis zu 65%; in beiden ist das Alkan $C_{31}H_{64}$ die Hauptkomponente (nach BULL 1961). Im Wachs von *Calathea lutea* (AUBL.) SCHULTES (*Marantaceae*; Abb. 1) überwiegt $C_{29}H_{60}$ (MALTERUD et al. 1979). Kohlenwasserstoffe mit gerader C-Zahl sind weniger verbreitet. Relativ häufig, aber nur in geringen Mengen, werden auch die verzweigten Iso-Alkane und Anteiso-Alkane angetroffen. Das gleiche gilt für Alkene (Olefine).

Beispiele für charakteristische epicuticulare pflanzliche aliphatische Komponenten:

Alkane:	$CH_3-(CH_2)_n-CH_3$ z. B. $CH_3-(CH_2)_{29}-CH_3$ aus <i>Calathea</i>
	$CH_3)_2-CH-(CH_2)_n-CH_3$ iso-Alkane $CH_3-C_2H_5-CH-(CH_2)_n-CH_3$ anteiso-Alkane
Alkohole:	$CH_3-(CH_2)_n-CH_2OH$ primär $CH_3-(CH_2)_n-CHOH-(CH_2)_n-CH_3$ sekundär z. B. $CH_3-(CH_2)_{22}-CH_2OH$ aus <i>Calathea</i>

Ketone:	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{CO}-(\text{CH}_2)_{n'}-\text{CH}_3$ z. B. $n\text{-C}_{15}\text{H}_{31}-\text{CO}-\text{CH}_2-\text{CO}-\text{C}_{15}\text{H}_{31}$ Diketon aus <i>Eucalyptus</i>
Aldehyde:	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{CHO}$
n-Fettsäuren:	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{COOH}$ z. B. $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$ Palmitinsäure
Ester:	
Wachsester:	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{COO}-(\text{CH}_2)_n-\text{CH}_3$ z. B. $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{24}-\text{COO}-(\text{CH}_2)_{29}-\text{CH}_3$ aus Carnaubawachs
Glyceride:	$\text{CH}_2-\text{COO}-(\text{CH}_2)_n-\text{CH}_3$ $\text{CH}-\text{COO}-(\text{CH}_2)_{n'}-\text{CH}_3$ $\text{CH}_2-\text{COO}-(\text{CH}_2)_{n''}-\text{CH}_3$ z. B. $n = n' = n'' = 12$, Trimyristin aus Cranberry-wax

Alkohole. Bei den frei vorkommenden primären Alkoholen herrschen die geradzahligen vor, meist mit einer Kettenlänge von C_{24} bis C_{34} , wobei C_{26} – C_{30} am häufigsten vertreten sind. Auch sekundäre Alkohole werden oft angetroffen. Sie sind meist symmetrisch gebaut, d. h. die CHOH -Gruppe steht in der Mitte der Kette. Freie primäre Alkohole sollen besonders bei den Monokotylen vorkommen, so z. B. bei *Saccharum*, *Phragmites* und anderen Gräsern (Kreger 1958). Im Blattwuchs von *Calathea lutea* (*Marantaceae*) findet sich ein recht hoher Anteil von *Alkanolen* (21% C_{24} , 8% C_{22} , 6% C_{26}) (MALTERUD et al. 1979).

Ketone treten oft zusammen mit sekundären Alkoholen und Alkanen der gleichen Kettenlänge auf. Das bekannteste Vorkommen von Ketonen sind wohl die *Eucalyptus*-Wachse, in denen sie als Hauptkomponenten vorliegen können. Bei einigen Arten wurde n -Tritricontan – 16,18-Dion als überwiegendes β -Diketon festgestellt, bei anderen ein Gemisch vor allem aus n -Nonacosan – 12,14-Dion und n -Hentriacosan – 14,16-Dion (n. MARTIN & JUNIPER 1970).

Aldehyde seien der Vollständigkeit halber erwähnt.

Freie n -Fettsäuren sind regelmäßige Bestandteile von epicuticularen Wachsen, meist in geringen Mengen (KREGER 1958). Auf den Blattscheiden von *Sorghum* (*Poaceae*) machen sie allerdings bis zu 90% des Epicuticularbelages aus (BIANCHI et al. 1979).

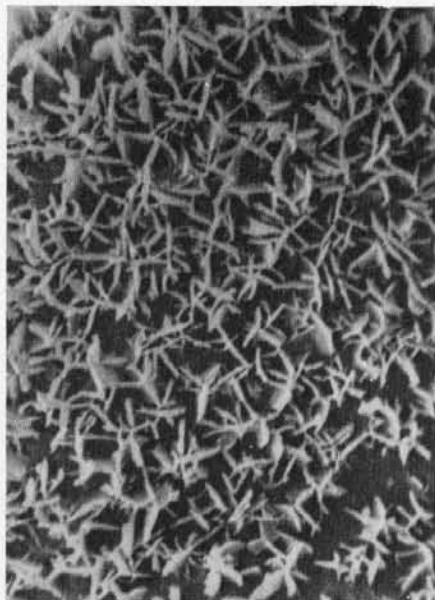


Abb. 17: *Prosopis algarobilla* GRISEB. (Leguminosae – Mimosoideae), Blattoberfläche mit Schuppen-Kristalloiden in rosettenförmiger Verteilung. Vergr. 3900-fach.

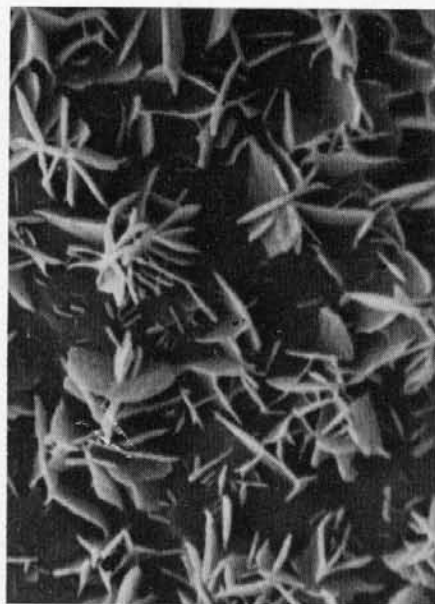


Abb. 18: *Cercis siliquastrum* L. (Leguminosae – Caesalpinoideae), die Schuppenkristalloide der Blattoberfläche sind größer als die von *Prosopis* (Abb. 17), zeigen aber dieselbe rosettenförmige Anordnung. Dieses spezifische Verteilungs-Muster kann als Tendenzmerkmal vieler *Fabales* angesehen werden. Vergr. 4500-fach.

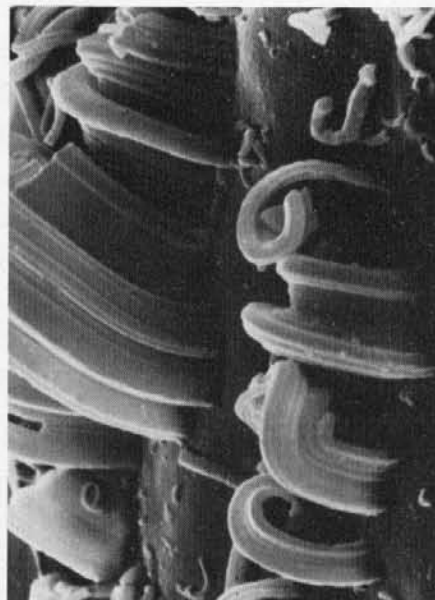


Abb. 19: *Guzmania cerifera* RAUH et BARTHLOTT (Bromeliaceae), sehr große Wachsstäbchen bzw. Schuppen der Blattunterseite. An ihrer Längsriefung erkennt man, daß sie aus vielen Teil-Kristalloiden zusammengesetzt sind. Vergr. 2700-fach.

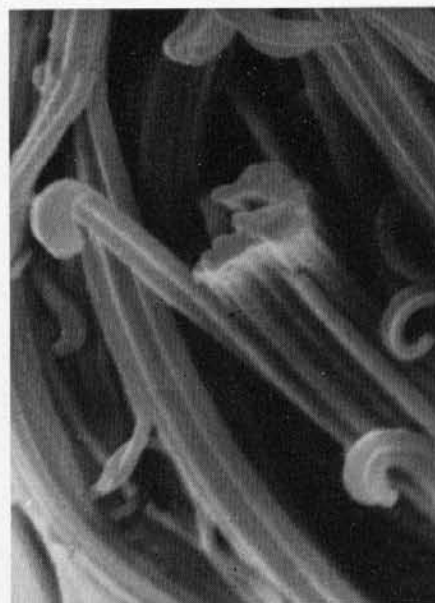


Abb. 20: *Strelitzia reginae* BANKS (Musaceae), aus etwa 0,4 µm dicken Untereinheiten zusammengesetzte große stäbchenförmige Kristalloide. Der abgebrochene Kristalloid in der Bildmitte läßt diesen Aufbau besonders deutlich erkennen und zeigt, daß es sich um massive Wachs-Körper ohne zentralen Hohlraum handelt. Vergr. 4300-fach.

Ester. Hierher gehören in erster Linie die echten Wachse, also gemäß chemischer Definition die Ester einwertiger höherer Alkohole mit langkettigen Fettsäuren. Als Alkohole treten oft Carnaubylalkohol, Cerylalkohol und Melissylalkohol auf; als Fettsäuren Carnaubasäure, Cerotinsäure und Palmitinsäure (W. FRANKE, 1976). Das eingangs schon erwähnte Carnaubawachs enthält etwa 85% Alkylester von Wachssäuren (WARTH 1956). Zuckerrohrwachs soll zu etwa 80% aus Wachsestern bestehen (n. BULL 1961). Oxyfettsäuren kommen auch in Form von „Estoliden“ vor, das sind Glyceride, bei den mit Glycerin veresterte Oxyfettsäuren ihrerseits über die OH-Gruppen nochmals mit unsubstituierten Fettsäuren verestert sind. Solche Estolide sind z. B. für Carnaubawachs, Koniferen-Nadel-Wachs und Ouricuri-Wachs (aus *Scheelea martiana* BURRETT, *Arecaceae*) nachgewiesen worden (MARTIN & JUNIPER 1970). Glycerinester höherer Fettsäuren, nach der chemischen Definition also echte Fette, kommen in bestimmten pflanzlichen Wachsen in großer Menge vor: z. B. im Epicuticularwachs der Beeren von *Myrica cerifera* L. (*Myricaceae*) und *Rhus succedanea* L. (*Anacardiaceae*), sonst gelegentlich als Begleiter (KREGER 1958).

4.2. Cyklische Verbindungen

Terpenoide. Pentacyclische Triterpene sind cyclische Kohlenwasserstoffe insbesondere vom Typ des α - und β -Amyrins und der davon abgeleiteten Säuren Ursolsäure und Oleanolsäure. 9 (11)-Farnen ist die Hauptkomponente des Epicuticularbelages von *Polypodium aureum* var. *glaucum* (Abb. 12 bis 14). β -Amyrin-Acetat ist Hauptbestandteil des Waxes von *Dudleya* spp. (Abb. 32; MANHEIM & MULROY 1979) und nach MARTIN & JUNIPER (1970) Bestandteil der Wachse von *Echeveria* (*Crassulaceae*). Ursolsäure wurde erstmals aus dem Blattwachs von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) SPRENG. (*Ericaceae*) isoliert. Sie scheint ebenso wie Oleanolsäure besonders in den Wachsbelägen von Früchten verbreitet zu sein. Ursolsäure wird angegeben z. B. für die amerikanische Preiselbeere (Cranberry) *Vaccinium macrocarpon* AITON (*Ericaceae*) mit 49% (neben 39% Glyceriden und 14% Paraffinen: KREGER 1958). Auch im Wachs der Blätter und Früchte des Apfels ist sie die Hauptkomponente. Oleanolsäure findet sich bis zu 70% in Weintrauben-Wachsbelägen (MARTIN & JUNIPER 1970).

Phytosterole. Die tetracyclischen Triterpene Sitosterin und Stigmasterin sind in einer Reihe von pflanzlichen Wachsen gefunden worden, oft auch verestert mit Fettsäuren. Sie kommen z. B. zu 10–15% im Candelilla-Wachs (s. o.) vor (KREGER 1958). Da Sitosterin, Stigmasterin und Campesterin als freie oder glykosidisch gebundene Inhaltsstoffe ubiquitär verbreitet sind, muß von

Fall zu Fall überprüft werden, ob sie tatsächlich Bestandteil der epicuticularen Wachse sind.

Diterpene sind ebenfalls als Bestandteile pflanzlicher Wachse beobachtet worden. So besteht der Belag auf der Blattunterseite von *Cheilanthes argentea* (GMEL.) KUNZE (*Polypodiaceae*) überwiegend aus einem Diterpen (WOLLENWEBER & SEIGLER, in Vorber.) und einer Serie neuer Flavanone in geringen Mengen (WOLLENWEBER et al. 1980).

Nach den eigenen Beobachtungen scheinen terpenoide Substanzen weit häufiger in Wachsen vorzukommen, zumindest als Begleiter, als bisher bekannt war.

Flavonoide sind Hauptbestandteile der mehlig-pudrigen Beläge der Blätter von Primel-Arten (*Primulaceae*) und bei gymnogrammoiden Farnen (*Polypodiaceae*), in der Literatur werden sie oft als Wachse bezeichnet (vgl. WOLLENWEBER 1978). Es handelt sich dabei um relativ seltene Flavonoide in Form mehr oder weniger lipophiler Aglyka, die vorwiegend als Sekret von

Beispiele für charakteristische epicuticulare pflanzliche cyclische Komponenten:

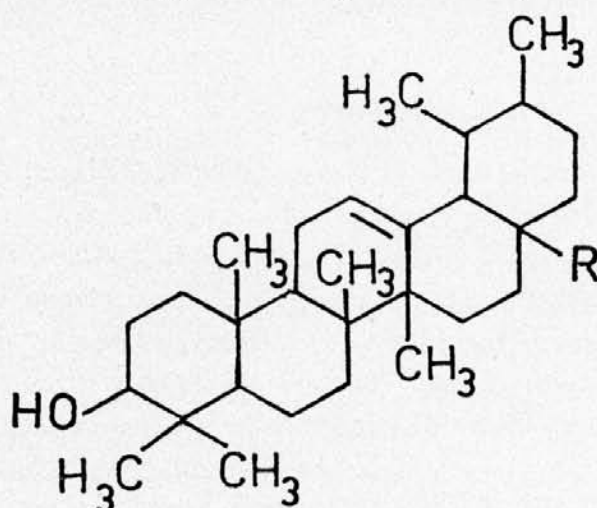
Terpenoide

Pentacyklische Triterpene

z. B.

β -Amyrin ($R = CH_3$)

Ursolsäure ($R = COOH$)



Phytosterole

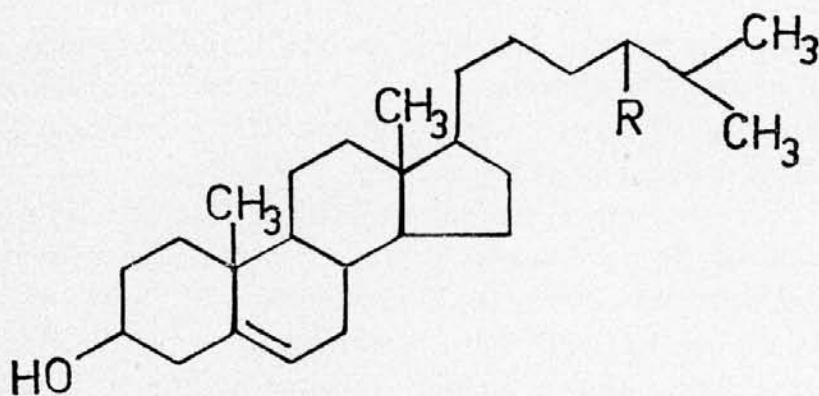
z. B.

Sitosterol

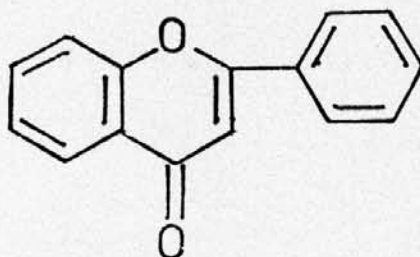
($R = C_2H_5$)

Campesterol

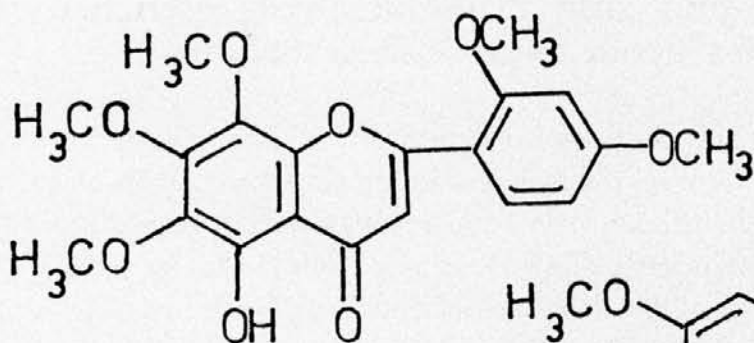
($R = CH_3$)



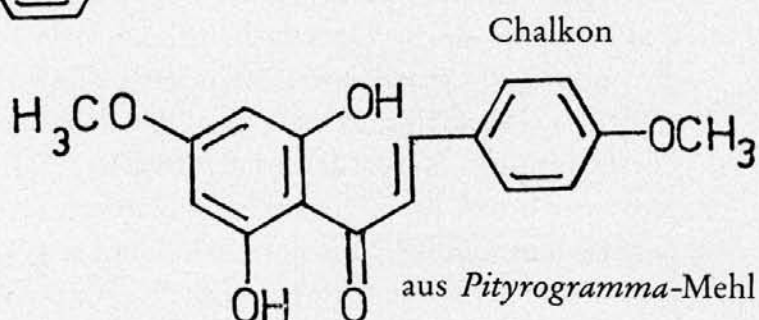
Flavonoide



unsubstituiertes
Flavon
aus Primel-Mehl



hochmethyliertes Flavon
aus d. Mehl v.
Notholaena affinis



Chalkon
aus *Pityrogramma*-Mehl

Drüsenhaaren epicuticular abgelagert werden. Hauptkomponente des Belages von *Primula* (Abb. 23 und 24) ist das unsubstituierte Flavon (WOLLENWEBER 1974), eine Substanz mit niedrigem Schmelzpunkt (99 °), die dem Sekret tatsächlich wachsartigen Charakter verleiht („schmelzend bis 100 °, wasserabstoßend, löslich in Lipid-Lösungsmitteln“). Bei *Pityrogramma* spp. (Abb. 25 und 26) werden oft in beträchtlichen Mengen Chalkone und Dihydrochalkone ausgeschieden, auch mehr oder weniger stark methylierte Flavone und Flavonole; letztere überwiegend bei *Notholaeana*- (Abb. 36) und *Cheilanthes*-Arten (WOLLENWEBER 1978). Epicuticulare Flavonoid-Mehle enthalten nur spurenweise Lipide, vermutlich meist Alkane.

5. Zur Morphogenese und zum Zusammenhang zwischen Feinstruktur und Chemie epicuticularer Sekrete

Epicuticulare Wachse und verwandte Sekrete sind meist feste Sekrete, oft von hoher Kristallinität. Ihre transportfähigen Vorstufen sind durch Zellwand und Cuticula an die Oberfläche gelangt. Als Transportweg spielen vermutlich die lipophilen Lamellen in der Cuticula eine wesentliche Rolle (SARGENT 1976), vielleicht sind auch senkrecht zur Oberfläche stehende Mikrofibrillen beteiligt. Die chemische Natur der transportablen Wachs-Vorstufen sowie die Transportwege durch die Zellwand sind letztlich im Detail weitgehend unbekannt.

Eine zentrale Rolle bei der Diskussion um die Morphogenese der stäbchen-, faden- und schuppenförmigen Epicuticularkristalloide nahm die Frage ein, ob ihre Verteilung und Feinstruktur durch cuticulare Poren als Austrittsöffnungen für die Sekrete bestimmt würden. Als erster hatte DOUS (1927) solche Poren für *Echeveria* (*Crassulaceae*) und *Pityrogramma* (*Polypodiaceae*) beschrieben und abgebildet. Später wurde die Theorie der Sekretion durch Poren vor allem durch D. M. HALL und Mitarbeiter vertreten (z. B. HALL & DONALDSON 1962, HALL 1967). Dagegen hatte schon DE BARY (1871) die Vermutung geäußert, daß die Wachse nach der Passage durch die Zellwand an der Luft „gerinnen“ und ihre Form kristalliner Natur sei. Es gelang wohl erstmals HALLAM (1970) durch Rekristallisation von Blattwachsen der Gattung *Eucalyptus* die kristalline Entstehung der Form nachzuweisen. Die methodisch sehr verfeinerten Rekristallisationsversuche von JEFFREE, BAKER & HOLLOWAY (1975 u. 1976) haben weitere Beweise geliefert, daß Mikromorphologie und Verteilung epicuticularer Wachse nicht durch Poren bestimmt wird, sondern weitgehend oder ausschließlich durch Kristallisationsprozesse. Es gelang auch niemals, die Existenz von „Sekretions-Poren“ im TEM nachzuweisen (z. B. WOLLENWEBER & SCHNEPF 1969, SCHNEPF & KLASOVA 1972); auch im REM sind Poren nach Ablösen der Wachsbeläge nicht nachweisbar (BARTHLOTT & EHLE 1977).

JEFFREE et al. (1975) arbeiteten vorwiegend mit echten Wachsen, die in einem methodisch sehr ausgefeilten Verfahren aus organischen Lösungsmitteln in ihrer ursprünglichen Form auskristallisiert wurden. Relativ einfach lassen sich die leicht löslichen cyclischen Substanzen aus der Gruppe der Terpenoide und

Flavonoide rekristallisieren. Die Abb. 14 zeigt die Feinstruktur des Triterpens Fernen von *Polypodium aureum*: es wurde mit Methanol vom Blatt abgewaschen und aus der Lösung kristallisiert. Das kristalline Pulver (Abb. 14) stimmt im Prinzip mit seiner fadenförmigen Feinstruktur weitgehend mit dem intakten Belag (Abb. 13) überein. Das gleiche gilt für das aus methanolischer Lösung auskristallisierte Chalkon/Dihydrochalkon-Gemisch von *Pityrogramma austroamericana* (Abb. 26): auch hier erhält man bei der Rekristallisation die für die intakte Pflanze typischen Fadenstrukturen (vgl. Abb. 25). Der Vergleich der rekristallisierten mit den intakten Epicuticularsekreten zeigt, daß erstere wesentlich gröber sind. Auch die mit der Methode von JEFFREE et al. (1975) rekristallisierten Stäbchen- und Schuppenwachse sind im allgemeinen geringfügig kräftiger als an der intakten Pflanze.

Letztlich liefern die in Abschnitt 3.7. erstmals beschriebenen Stäbchen bis Fäden mit skulpturierten Oberflächen einen schlüssigen Beweis gegen eine Sekretion durch Poren: bei diesen Gebilden mit verrucosen Oberflächen oder gar seitlichen Verzweigungen (Abb. 31 und 32) wäre ein derartiger Entstehungsmechanismus aus räumlichen Gründen nicht möglich. Aufgrund von durch transmissions-elektronenmikroskopischen Replica-Techniken gewonnen Bildern nimmt man an, daß manche der stäbchenförmigen Epicuticularkristalloide einen hohlen Innenraum besitzen (Übersicht bei MARTIN & JUNIPER 1970). Die REM Analysen dagegen lassen vermuten, daß es sich immer um massive Körper handelt, wie zum Beispiel der Bruch durch die Wachsstäbchen von *Strelitzia* (Abb. 20) zeigt.

Zusammenfassend läßt sich bestätigen, daß Mikromorphologie und Feinstruktur epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete weitgehend kristalliner Natur sind und damit von der chemischen Natur der abgeschiedenen Substanz bestimmt werden. Es handelt sich somit um raster-elektronenmikroskopisch visualisierbare chemotaxonomische Merkmale. Allerdings ist der Zusammenhang zwischen Chemie und Feinstruktur noch weitgehend unbekannt; die vorliegenden Untersuchungen lassen einige Tendenzen erkennen. So kann man allgemein feststellen, daß die meisten cyclischen Substanzen (Flavonoide, Terpenoide) bevorzugt in Form fadenförmiger Kristalloide – oftmals aus Untereinheiten zusammengesetzt oder mit skulpturierten Oberflächen – auftreten (Abb. 13, 23–26, 31–32). Umgekehrt liegt beim Auffinden von solchen Strukturen im REM der dringende Verdacht nahe, daß es sich bei dem analysierten Belag nicht um ein echtes Wachs im chemischen Sinne handelt. Kohlenwasserstoffe, höhere Alkohole und andere aliphatische Verbindungen zeigen wenig Neigung zur Bildung komplizierter Epicuticularkristalloide.

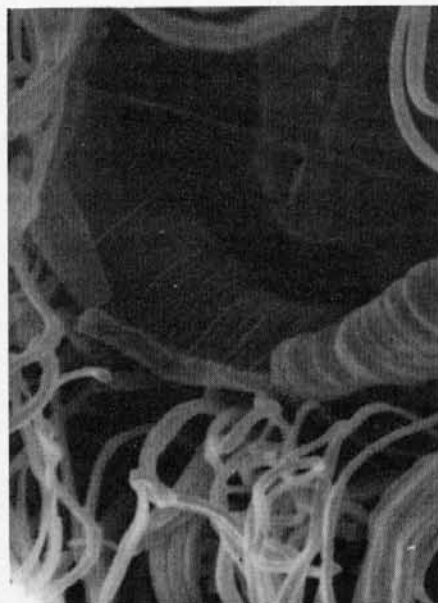


Abb. 21: *Strelitzia reginae* BANKS (*Musaceae*), Blattunterseite. Rechts im Bild ein Stoma, links die in Abb. 20 gezeigten zusammengesetzten Wachsstäbchen. Ringförmig um das Stoma legt sich eine geschlossene Manschette aus Wachs, die entwicklungsgeschichtlich aus in Reihe stehenden und miteinander verschmelzenden Stäbchen-Kristalloiden entsteht. Vergr. 2000-fach.

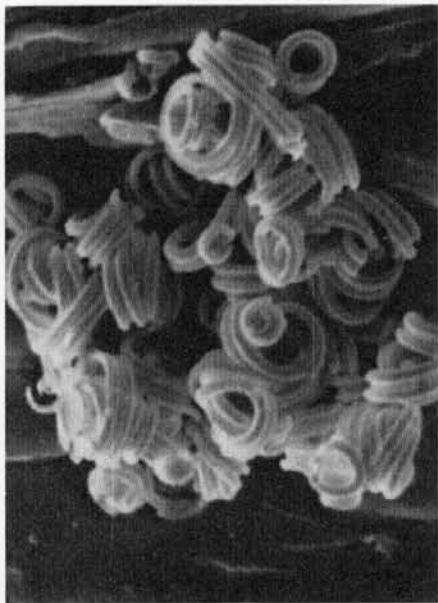


Abb. 22: *Epithelantha micromeris* (ENGELM.) WEB. (*Cactaceae*), zusammengesetzte Wachsstäbchen bzw. -Fäden, die sich spiralg aufgerollt haben. Vergr. 2600-fach.

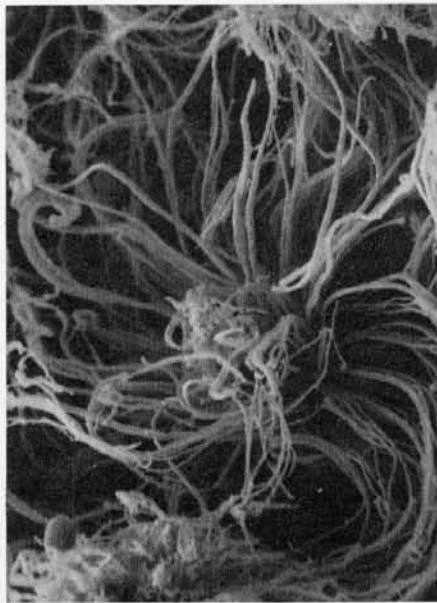


Abb. 23: *Primula farinosa* L. (*Primulaceae*), intakte Drüse der Blattunterseite, die zusammengesetzte Faden-Kristalloide sezerniert. Vergr. 450-fach.

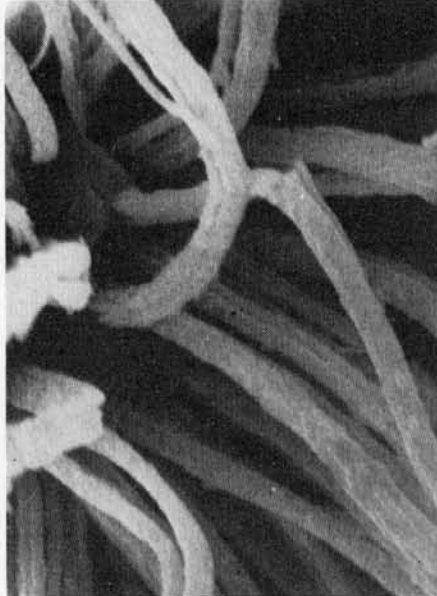


Abb. 24: *Primula farinosa* L. (*Primulaceae*), Feinstruktur der Faden-Kristalloide, die – im Bild deutlich erkennbar – aus jeweils etwa 20 nur 0,4 μm dicken Untereinheiten zusammengesetzt sind. Chemisch handelt es sich dabei um ein unsubstituiertes Flavon, begleitet von einigen weiteren wenig substituierten Flavonolen. Vergr. 3800-fach.

6. Taxonspezifische Verteilungsmuster

Neben der in Abschnitt 3 besprochenen Mikromorphologie der Epicuticular-Sekrete findet sich eine außerordentlich große Vielfalt in den „Verteilungsmustern“ dieser Beläge auf pflanzlichen Oberflächen. Diese Erscheinung ist in der vorliegenden Literatur nur gänzlich unzureichend berücksichtigt, sie ist aber unter zwei Aspekten von Interesse. Einmal sind die Verteilungsmuster streng taxonspezifisch und innerhalb einer Art kaum einer Variabilität unterworfen: sie können als gutes systematisches Merkmal dienen (vgl. Abschnitt 9.). Zum anderen sind die Verteilungsmuster unter funktionell-ökologischen Gesichtspunkten bemerkenswert: es lassen sich bestimmte Oberflächen-Syndrome erkennen. So sind zum Beispiel Blütenoberflächen dadurch charakterisiert, daß ihnen die unter 3.2. bis 3.7. beschriebenen Epicuticularsekrete weitgehend fehlen (vgl. Abschnitt 8. und BARTHLOTT & EHLE 1977). Bei den hier als „Verteilungsmuster“ bezeichneten Merkmalen handelt es sich um drei voneinander unabhängige Merkmalskombinationen: 1. Das Verteilungsmuster innerhalb verschiedener Organoberflächen einer Pflanze (Beispiel: Epicuticularwachse nur auf abaxialer Seite der Laubblätter; Blattoberseiten, Sproß etc. ohne Beläge); 2. Das Verteilungsmuster innerhalb einer Organoberfläche (Beispiel: Epicuticularwachse nur auf abaxialer Seite der Laubblätter, aber die Sekretion auf die Epidermis über den Blattnerven beschränkt); und 3. das Verteilungsmuster innerhalb einer Zell-Oberfläche (Beispiel: alle Epidermiszellen der Blattunterseite mit stäbchenförmigen Wachsen, diese aber auf den zentralen Bereich jeder Periklinalfläche beschränkt, Antiklinalfelder unbewachst). Hinzu kommen zwei weitere Parameter: stäbchen- und schuppenförmige Kristalloide können spezifische Orientierungsmuster auf den Zelloberflächen bilden (z. B. parallele Orientierung von Wachsschuppen: Abb. 15) oder es können verschiedenartige Kristalloide gemischt vorkommen (z. B. Fäden und Schuppen: Abb. 35 u. 36):

6.1. Verteilungsmuster an verschiedenen Organoberflächen

Mit Ausnahme der Rhizodermis können die Epidermen aller pflanzlichen Organe (Sproß, Blätter, Blütenblätter, Früchte und Samen) epicuticulare

Wachse bilden. Es gibt Hinweise dafür, daß auch der wasserabstoßende apicale Bereich schnellwachsender Luftwurzeln tropischer Monocotylen (*Araceae*, *Orchidaceae*) von einem feinsten Wachsfilm überzogen ist. Wenn im folgenden von „Organoberflächen“ gesprochen wird, soll jedoch die Rhizodermis außer Betracht bleiben.

Im allgemeinen ist das Vorkommen epicuticularer Sekrete auf bestimmte Organoberflächen begrenzt. Nur selten ist die Präsenz oder Absenz von Epicuticularwachsen bei einer Pflanzenart ein alle Organoberflächen durchgehend umfassendes Merkmal. Beispiele hierfür sind Arten der Gattungen *Selaginella* (*Selaginellaceae*) oder *Hymenophyllum* (*Hymenophyllaceae*): sie sind frei von epicuticularen Sekreten. Das andere Extrem sind die bereits erwähnten *Polypodium aureum* (*Polypodiaceae*) und *Dudleya*-Arten: die ganzen Pflanzen sind mit den triterpenoiden Epicuticularsekreten überzogen.

Bei den untersuchten Farn-Prothallien (*Polypodium aureum*; *Pityrogramma austroamericana*) zeigten diese bereits den charakteristischen Epicuticularbelag des Sporophyten: ein Merkmal, das von großem diagnostischen Nutzen sein kann.

Meist ist jedoch die Sekretion epicuticularer Wachse spezifisch für bestimmte Organoberflächen. Hier ist jedes denkbare Verteilungsmuster verwirklicht. Einige Beispiele mögen dies verdeutlichen.

Weit verbreitet bei Angiospermen ist eine Differenzierung der Epicuticularsekretion axialer und abaxialer Seiten der Laubblätter. Im allgemeinen ist dabei bevorzugt die Unterseite der Blätter bewachst, die Oberseite jedoch ohne Epicuticularsekrete (z. B. *Aesculus pavia* L.; *Hippocastaneaceae*). Diese Differenzierung tritt bereits erstmals bei einigen Pteridophyten auf, so bei dem Baumfarn *Trichipteris mexicana* (*Cyatheaceae*). Der umgekehrte Fall ist wesentlich seltener: bei einigen *Colocasia*-Arten (*Araceae*) ist die Oberseite der Laubblätter bewachst, ihre abaxiale Seite jedoch unbewachst. Sehr häufig sind jedoch Ober- und Unterseite von Blättern gleichmäßig bewachst (z. B. *Tulipa* spp., *Eucalyptus* spp., die meisten *Poaceae*).

Bei einigen Pflanzen sind Epicuticularsekrete auf die Epidermis der Frucht beschränkt, so bei den Weintrauben (*Vitis vinifera* L.; *Vitaceae*) und den Pflaumen (*Prunus domestica* L.; *Rosaceae*), deren vegetative Teile keine kristalloiden Beläge aufweisen. Noch beschränkter ist die Wachssekretion bei einigen Arten der Gattung *Drosera* (*Droseraceae*) und vielen *Orchidaceae* aus den Gattungen *Ansellia*, *Dendrobium*, *Epidendrum* (Abb. 4) und *Oncidium*: hier sind Pflanzen und Früchte unbewachst, nur die schwer benetzbaren Samen zeigen feinste Wachsbeläge.

Die Oberflächen von Blüten bilden im allgemeinen keine Epicuticularkristalloide aus: Blüten sind meistens gänzlich unbewachst. Ausnahmen bilden

nur einige ornithogame Blumen und Gleitfallenblumen sowie weitere ökologisch spezialisierte Typen, die in Abschnitt 8 Erwähnung finden.

6.2. Verteilungsmuster innerhalb einer Organoberfläche

Ist eine Organoberfläche bewachst, so verteilt sich der Epicuticularbelag im allgemeinen gleichmäßig über alle Epidermiszellen. Gelegentlich beobachtet man geringfügige quantitative Unterschiede. So sind z. B. die Stäbchenwachse auf der abaxialen Laubblattepidermis von *Saccharum officinarum* L. (*Poaceae*) am basalen Teil kräftiger ausgebildet als im apicalen Bereich, eine besonders starke Wachsssekretion findet sich in unmittelbarer Umgebung der Spaltöffnungen. HALLAM (1967) beobachtete bei *Eucalyptus polyanthemos* SCHAU. (*Myrtaceae*) schuppenförmige Sekrete auf der Lamina, in der Nähe der Mittelrippe Schuppen und Stäbchen und über der Mittelrippe selbst nur stäbchenförmige Sekrete.

Trichome weisen im allgemeinen keinerlei epicuticulare Kristalloide auf, auch wenn die umgebende Epidermis dicht bewachst ist (BARTHLOTT & EHLE 1977; BARTHLOTT & MARTENS 1979). So ist die abaxiale Blattfläche von *Acer saccharinum* L. (*Aceraceae*) mit einem dichten Belag von Stäbchenwachsen überzogen, die Trichome jedoch unbewachst. Ähnliches gilt für die Trichome der *Poaceae* (z. B. *Setaria aurea* HOCHST.). Trichome sind im allgemeinen durch cuticulare Faltungsmuster skulpturiert (z. B. bei *Antirrhinum*: BARTHLOTT 1980). Die Beobachtung, daß sich Wachse und cuticulare Faltungsmuster gegenseitig ausschließen (BARTHLOTT & EHLE 1977) wurde an allen untersuchten Objekten bestätigt. Zu den seltenen Ausnahmen von durch Stäbchenwachse skulpturierten Trichomen gehören die Haare auf den Blättern von *Glaucium* (*Papaveraceae*) und *Tulipa* (*Liliaceae*). Köpfchen- oder keulenförmige Trichome können spezielle Drüsenfunktion übernehmen (vgl. FAHN 1979). Die schon mehrfach erwähnten Flavonoid-Beläge von *Primula* und *Pityrogramma* (Abb. 23 bis 26) werden ausschließlich von solchen Drüsen produziert. Dies muß nicht notwendigerweise für alle epicuticularen Flavonoide gelten: so sezerniert *Notholaena nivea* (POIR.) DESV. var. *flava* HOOK. (*Polypodiaceae*) sein überwiegend aus 2', 6'-OH, 4'-OMe-Chalkon bestehendes „Mehl“ bevorzugt aus köpfchenförmigen Drüsen; aber auch die anatomisch nicht spezialisierten Epidermiszellen und sogar Sporangienoberflächen sind hier in der Lage, feine Flavonoid-Stäbchen zu produzieren.

Abweichend vom übrigen epidermalen Gewebe sind gelegentlich die Spaltöffnungen bewachst. Bei *Euphorbia tirucalli* L. (*Euphorbiaceae*) sind die hinfälligen Laubblätter abaxial durch feinste Schuppenwachse charakterisiert, die Schließzellen der Spaltöffnungen bleiben jedoch unbewachst. Die Epider-

mis des sukkulenten Sprosses der gleichen Pflanze zeigt ein umgekehrtes Verhalten: hier stellt man eine extreme Wachssekretion ausschließlich im Bereich der Schließzellen und Nebenzellen fest (Abb. 37; vgl. HABERLANDT 1918). Ebenso sind die Stomata von *Strelitzia reginae* (Abb. 21) und vielen *Dischidia*-Arten (*Asclepiadaceae*) von solchen Wachs-„Kaminen“ umgeben (BARTHLOTT, unveröff.). Ein Extrem bilden die Spaltöffnungen der Blätter von *Amborella trichopoda* BAILL. (*Amborellaceae* bzw. *Monimiaceae*): die Blätter sind äußerlich unbewachst bis auf die äußere Atemhöhle in der Spaltöffnung, die mit feinen Stäbchenwachsen ausgekleidet ist. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß im Normalfall bei bewachsenen Epidermen die Schließzellen keinerlei Epicuticularkristalloide ausbilden.

Komplizierte Verteilungsmuster von bewachsenen, unbewachsenen und cuticulargefältelten Epidermisbezirken finden sich an den funktionell hoch spezialisierten Fangblättern einiger Insektivoren aus den Familien der *Cephalotaceae*, *Nepenthaceae* und *Sarraceniaceae*.

6.3. Verteilungsmuster und Orientierung innerhalb der einzelnen Zell-Oberfläche

Bei den unter Abschnitt 3.3. bis 3.7. beschriebenen Kristalloiden kommt es gelegentlich zu spezifischen Verteilungsmustern und bei schuppenförmigen Wachsen zu bevorzugten Orientierungsrichtungen der Längsachsen der Kristalloide innerhalb der einzelnen Zelloberflächen. Diese Merkmale sind hoch taxonspezifisch und damit von systematischem Interesse. Hinzu kommen als diagnostische Parameter die äußerst unterschiedliche Dichte der Kristalloide, also die Anzahl von Stäbchen etc. pro Flächeneinheit. Wie an anderer Stelle vorgeschlagen (BARTHLOTT & EHLE 1977) soll im folgenden der zentrale Bereich der periklinalen Außenwand einer Epidermiszelle als Zentralfeld, der Bereich über den Antiklinen und die angrenzende Region als Antiklinalfeld bezeichnet werden.

Im Normalfall ist die Verteilung epicuticularer Kristalloide innerhalb einer Zelloberfläche gleichmäßig; auch bevorzugte Orientierungsrichtungen der Längsachsen schuppenförmiger Kristalloide sind meist nicht feststellbar. Als sehr taxonspezifisches Merkmal bleibt in solchen Fällen die Dichte der Kristalloide zu erfassen. Die einzelnen Partikel können dabei durch größere Zwischenräume getrennt einzeln stehen; sie können aber auch so dicht auftreten, daß die eigentliche Zelloberfläche nicht mehr sichtbar ist. Extreme eines sehr dichten Stäbchenbelages sind am Beispiel von *Ginkgo biloba* L. (Abb. 9) und eines sehr lockeren zerstreuten Belages am Beispiel von *Salvinia auriculata* AUBL. (Abb. 8) abgebildet.



Abb. 25: *Pityrogramma austroamericana* DOMIN (*Polypodiaceae*), Feinstruktur der Flavonoid-Fäden der Drüsen der Blattunterseite. Das Sekret – es besteht vorwiegend aus Chalkonen und Dihydrochalkonen – ist sehr ähnlich wie bei *Primula* (Abb. 24) aus zusammengesetzten Faden-Kristalloiden aufgebaut. Vergr. 4500-fach.



Abb. 26: *Pityrogramma austroamericana* DOMIN (*Polypodiaceae*): aus methanolischer Lösung auskristallisiertes epicuticulares Chalkon-Dihydrochalkon-Gemisch, das in etwa in seiner ursprünglichen Feinstruktur rekristallisiert. Vergr. 2300-fach.

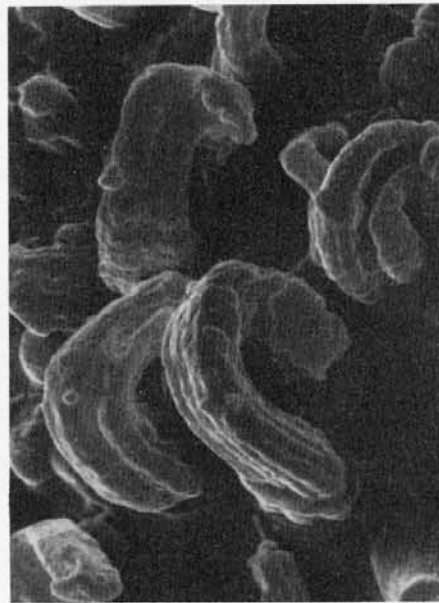


Abb. 27: *Crassula deceptioner* SCHOENL. et BAK. (*Crassulaceae*), sehr kräftige stäbchenförmige Wachse der Blattoberseite. Die Kristalloide zeigen eine längsgeriefte Oberfläche, es ist aber nicht klar entscheidbar, ob sie aus Untereinheiten zusammengesetzt sind. An der Basis der Kristalloide liegt jeweils ein ringförmiger Wulst, der vielleicht die Kristallisationszone an der Grenzfläche zu Cuticula markiert. Vergr. 2900-fach.

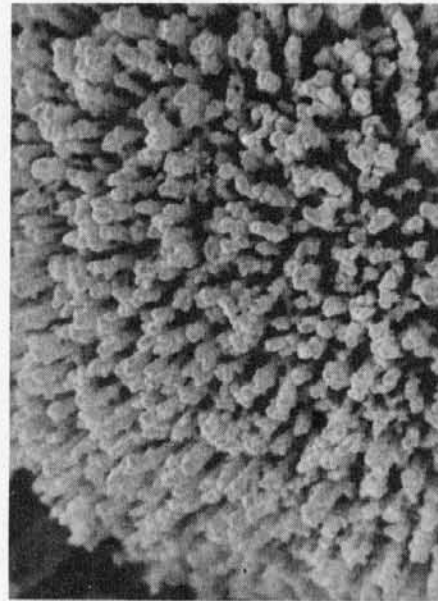


Abb. 28: *Gleichenia strictissima* (*Gleicheniaceae*), Oberfläche einer halbkugelligen Epidermiszelle der Blattunterseite. Dichter Belag aus Stäbchen mit verrucos skulpturierter Oberfläche aus einer terpenoiden Substanz. Vergr. 2300-fach.

Muster unterschiedlicher Verteilung innerhalb einer Zelloberfläche sind selten. Beispiele liefern die Laubblätter von *Colocasia esculenta* (L.) SCHOTT (*Araceae*) und *Alchemilla diplophylla* (*Rosaceae*; Abb. 38): hier ist die Periklinalwand zentral papillös ausgebuchtet und der kristalloide Wachsbelag in diesem Zentralfeld wesentlich stärker ausgeprägt als im Antiklinalfeld. Der umgekehrte Fall ist an den Samenschalen von *Dendrobium* und einiger weiterer *Orchidaceae* verwirklicht: hier sind die körnchenartigen Wachsbeläge bevorzugt im Antiklinalfeld ausgebildet, das Zentralfeld kann wachsfrei bleiben. An den Blättern von *Adiantum cuneatum* LANGSD. et FISCH. (*Polypodiaceae*) beobachtet man eine deutliche Bildung von gruppenförmigen Aggregaten der fadenförmigen Epicuticularkristalloide (Abb. 10), die einzelnen Aggregate sind gelegentlich durch beinahe sekretfreie Wandbezirke voneinander getrennt (Abb. 11). Diese „Gruppenbildung“ scheint ein taxonomisches Merkmal für die Gattung *Adiantum* zu sein.

Beispiele für bevorzugte Orientierungsrichtung schuppenförmiger Kristalloide bieten die Blätter von *Alstroemeria pelegriana* L. (*Alstroemeriaceae*): die Kristalloide sind beinahe einheitlich parallel ausgerichtet (Abb. 15), ihre Längsachse verläuft dabei im rechten Winkel zur Längsachse der elongierten Epidermiszelle. Gelegentlich finden sich konzentrische Orientierungen der Kristalloide um die Stomata. Undeutlich ist dies schon an den fadenförmigen Terpenoiden von *Polypodium aureum* zu erkennen (Abb. 12), sehr deutlich an den konzentrisch um die Spaltöffnung angeordneten Schuppenwachsen von *Iris germanica* L. (*Iridaceae*; Abb. 39).

Eine eigentümliche Gruppenbildung durch sternförmige Orientierung schuppenförmiger Kristalloide findet sich bei vielen Leguminosen (Abb. 17 u. 18); besonders deutlich ist diese rosettenartige Anordnung der Kristalloide auf den Blättern von *Cercis siliquastrum* L. (*Caesalpinioideae*; Abb. 18) zu erkennen. Dieses Verteilungsmuster scheint ein Tendenzmerkmal vieler *Fabales* zu sein.

6.4. Vorkommen verschiedenartiger Epicuticularsekrete innerhalb einer Zelloberfläche

Aus Abschnitt 6.2. geht bereits hervor, daß nicht nur verschiedene Organoberflächen unterschiedliche Beläge ausbilden, sondern daß innerhalb einer Organoberfläche verschiedenartige Sekrete auftreten können. Im Extrem können innerhalb einer Zelle verschiedenartige Kristalloide auftreten, ein Phänomen, für das nur spärliche Hinweise in der Literatur vorliegen: HALLAM (1967) beobachtete gemischte Stäbchen/Schuppen-Beläge an *Eucalyptus polyanthemos* SCHAU. (*Myrtaceae*), HULL & BLECKMANN (1977) an *Prosopis*

tamarugo PHIL. (*Mimosaceae*). Am Beispiel von *Eucalyptus* diskutierten JEFFREE et al. (1976) das Vorkommen von Stäbchenwachsen über einem amorphen dünnen Wachsfilm und machen darauf aufmerksam, daß Einzelsubstanzen aus Mischlösungen in reiner Form auskristallisieren können. Das gleichzeitige Auftreten verschiedenartiger Epicuticularsekrete innerhalb einer Zelloberfläche ist sehr selten. Im folgenden sollen einige weitere Beispiele beschrieben werden.

An den Samenschalen einiger *Aizoaceae* finden sich die schon erwähnten auffallenden Stäbchenstrukturen. Der Epicuticularbelag kann dabei in sehr kräftige aufrechte bis 10 μm hohe „Langstäbchen“ und in nur 2–3 μm lange liegende „Kurzstäbchen“ gegliedert (EHLER & BARTHLOTT 1978) sein. Die Abbildungen 33 und 34 zeigen dafür Beispiele aus den Gattungen *Faucaria* und *Sceletium*. Einige besonders extreme Fälle von gemischten Epicuticularbelägen finden sich auf den Oberflächen einiger *Polypodiaceae*. Bei *Notholaena candida* (MART. et GAL.)HOOK. var. *copelandii* findet sich auf der Wedel-Unterseite ein mehlig-weißer Belag aus Flavonolen. Hauptkomponenten sind Galangin-3- und Kämpferol-3-methyläther, Begleiter Galangin und Quercetin-3-methyläther. Diese Komponenten kristallisieren in zwei unterschiedlichen Typen aus (Abb. 36): einmal finden sich fadenförmige Strukturen von etwa 0,4 μm Dicke und bis 15 μm Länge, zum anderen aber auf der gleichen Zelloberfläche etwa 15 $\times$ 15 μm große häutig-dünne schuppenförmige Kristalloide. Die fadenförmigen terpenoiden Beläge von *Polypodium* (*Phlebodium*) *aureum* L. wurden bereits mehrfach erwähnt (Abb. 12 u. 13). Die aus Zentralamerika stammenden besonders intensiv glaukos „bewachsenen“ Sippen – meist unter dem Namen *Pol. aureum* var. *glaucum* Hort. kultiviert – zeigen eine deutliche Differenzierung ihrer Epicuticularbeläge (Abb. 35): Einmal finden sich wenige der für die Normalform typischen Faden-Kristalloide, gleichzeitig werden aber auch schuppenförmige Kristalloide, von etwa 3 $\times$ 3 μm Größe und 1 μm Dicke ausgebildet. Ähnliche „dimorphe“ Beläge finden sich auf den Rhizomen von *Polypodium semipinnatifidum*.

7. Einfluß von Umwelt und Alter auf die Feinstruktur epicuticularer Sekrete

Wesentlich für die eventuelle taxonomische Anwendbarkeit der mikromorphologischen Vielfalt epicuticularer Wachse ist die Frage, wieweit diese Strukturen von den Umweltbedingungen, unter denen eine bestimmte Pflanze wächst oder kultiviert wird, abhängig sind. Der Einfluß von Licht, Temperatur, Wind und jahreszeitlichen Einflüssen im Zusammenhang mit Erosion und Regenerationsfähigkeit epicuticularer Wachse wurde von verschiedenen Autoren ausführlich diskutiert (JUNIPER 1960; HALLAM 1970; WHITECROSS & ARMSTRONG 1972; REICOSKY & HANOVER 1976; JEFFREE, BAKER & HOLLOWAY 1976; GRACE 1977). Dabei lassen sich unter künstlichen Extrembedingungen sehr signifikante Unterschiede beobachten. So konnte z. B. JUNIPER (1960) zeigen, daß bei *Pisum* die Ausbildung epicuticularer Wachse bei völliger Dunkelheit unterbleibt. Für die unter natürlichen Bedingungen wachsenden Pflanzen läßt sich unter Einbeziehung der eigenen Beobachtungen folgendes zusammenfassen: Umwelteinflüsse wie Temperatur, Licht und Feuchtigkeit haben nur eine sehr geringe Auswirkung auf die Mikromorphologie epicuticularer Wachse. Es handelt sich vor allem um quantitative Merkmale (z. B. Länge von Wachsstäbchen, Dicke von Wachsschichten), die die taxonomische Anwendbarkeit kaum beeinträchtigen. Diese quantitativen Unterschiede sind jedoch im Vergleich zu der genetisch fixierten höchst diversen mikromorphologischen Vielfalt unbedeutend.

Wichtiger für vergleichend-taxonomische Betrachtungen ist die schon einleitend erwähnte Tatsache, daß epicuticulare Beläge einem Alterungsprozeß unterliegen und unter dem Einfluß von Sonne, Regen und Wind erodieren (z. B. REICOSKY & HANOVER 1976; GRACE 1977). Schichtige Beläge und regelmäßig geformte Kristalloide können so zu amorphen Krusten oder Klümpchen erodieren und schließlich ganz verschwinden. Dabei hängt die Erosionsgeschwindigkeit von der Art und Intensität der Umwelteinflüsse ab, in noch bedeutenderem Maße aber von der chemischen Natur der Epicuticularsekrete.

Schneller Erosion unterliegen vor allem die zyklischen Epicuticularsekrete; aliphatische Verbindungen sind anscheinend stabiler gegen Umwelteinflüsse.

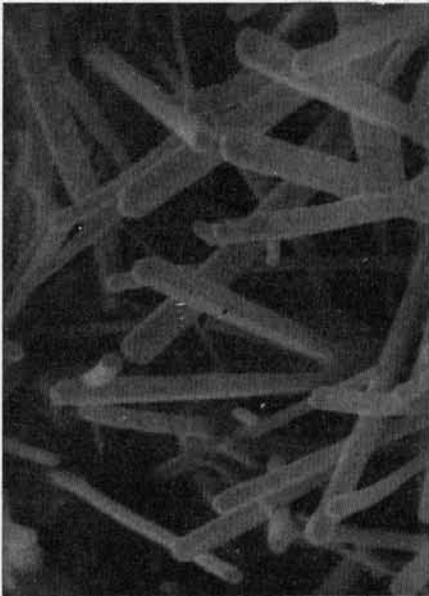


Abb. 29: *Campyloneuron* sp. (*Polypodiaceae*), Feinstruktur des mehlig-weißen Belags der Rhizome. Es handelt sich um eine terpenoide Substanz, in in scharf vierkantigen Stäbchen-Kristalloiden auftritt. Vergr. 5100-fach.

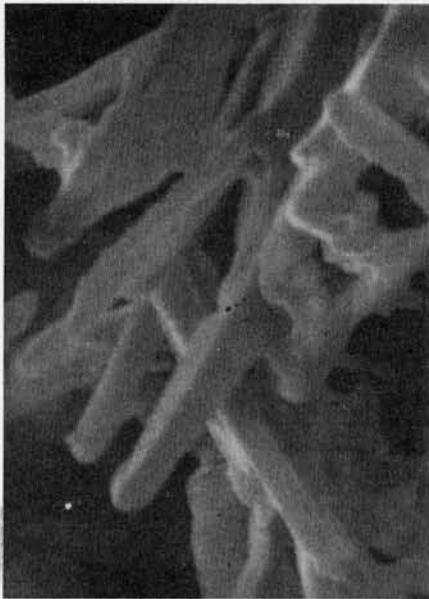


Abb. 30: *Hertrichocereus beneckeii* (EHRENB.) BACKB. (*Cactaceae*), der mehlig-wachsige Belag der Sproßepidermis besteht aus bis 20 µm langen stäbchenförmigen, oft scharf vierkantigen Kristalloiden mit einem hohen Anteil an terpenoiden Substanzen, Vergr. 5000-fach.

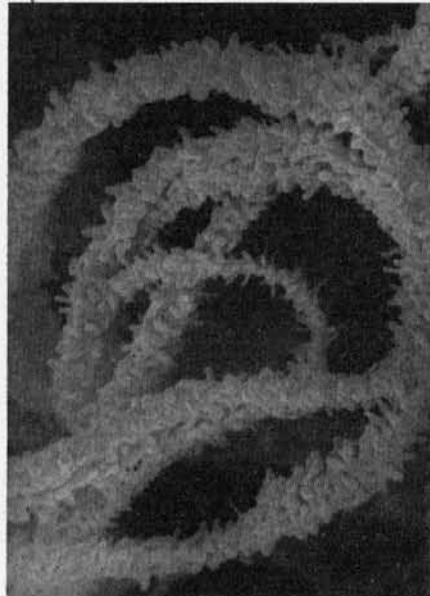


Abb. 31: *Guzmania sprucei* (ANDRE) L. B. SMITH var. *dressleri* RAUH (*Bromeliaceae*), fadenförmige Kristalloide mit extrem starker mikrokristalliner Oberflächenstruktur auf der Epidermis der Brakteen. Vergr. 2600-fach.

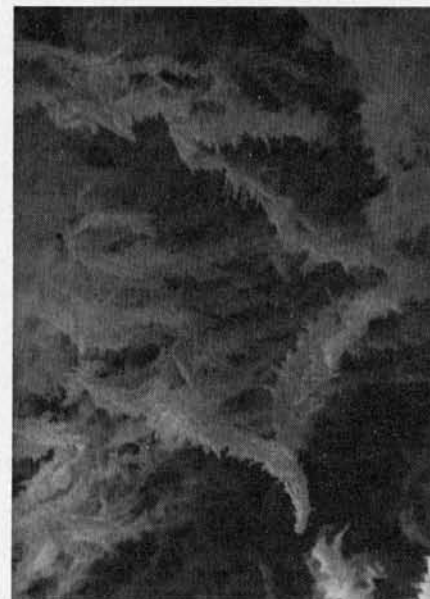


Abb. 32: *Dudleya brittonii* D. A. JOHNSON (*Crassulaceae*), stäbchen- bis fadenförmige Kristalloide mit seitlichen Verzweigungen. Diese Kristalloide überziehen die ganze Pflanze als mehlig-pudriger weißer Belag, sie bestehen vorwiegend aus β -Amyrin-Acetat. Vergr. 2500-fach.

Vielleicht ist darin der Grund zu sehen, warum die höchst entwickelten Angiospermen ihre Epicuticularbeläge vorwiegend aus aliphatischen Substanzen bilden. Einige Beispiele sollen dies verdeutlichen. Flavonoide sind durch ihre fadenförmigen Kristalloide schon mechanisch sehr empfindlich und können schon von leichtem Regen abgespült werden. Bei *Pityrogramma pallida* (WEATH.) ALT & GRANT (*Polypodiaceae*), die einen besonders dichten Flavonoid-Belag bildet, wurde beobachtet, daß das „Mehl“ bei Berührung der Pflanzen vom Wind verweht werden kann (WOLLENWEBER et al. 1979). Die mehlig-weißen Beläge der Blätter von *Kalanchoe gastonis-bonnieri* HAMET et PERR. (*Crassulaceae*) bestehen wie bereits erwähnt aus Triterpenen bzw. Phytosterolen. Als regelmäßige Kristallnadeln finden sie sich nur auf den jüngsten Blättern: sie werden schnell durch Regen und Wind erodiert und sind schon am ausgewachsenen Blatt nur noch in amorphen Resten nachweisbar. Untersucht man dagegen die stäbchenförmigen Kristalloide von *Saccharum officinarum* L. (*Poaceae*), chemisch ein Gemisch von höheren Alkoholen, Fettsäuren und Sterolen, so finden sich kaum Unterschiede zwischen jungen und sehr alten Blättern. Die Epicuticularstrukturen sind hier einmal chemisch recht stabil, zum anderen können anscheinend abgebrochene Kristalloide an ihrer Basis wieder nachwachsen. In dieser Regenerationsfähigkeit gibt es große taxonspezifische Unterschiede: viele Pflanzen können erodierte oder abgewischte Beläge schnell regenerieren (z. B. *Eucalyptus*: HALLAM 1970), andere scheinen dazu nicht in der Lage zu sein (JUNIPER 1960).

8. Ökologische Aspekte epicuticularer Sekrete

Manche Autoren halten epicuticulare Wachse, Flavonoide und ähnliche Sekrete für metabolische Abfallprodukte und sprechen ihnen eine ökologische Bedeutung weitgehend oder gänzlich ab (z. B. FREY-WYSSLING 1959; GIBBS 1974). Dieser Auffassung kann man nur schwer zustimmen, da diese Skulpturen z. B. grundlegend die Benetzbarkeit, Lichtreflexion und andere Eigenschaften der Oberfläche verändern. Über die mögliche funktionelle Bedeutung epicuticularer Wachse gibt es umfangreiche ältere Literatur (Übersicht bei HABERLANDT 1918), im allgemeinen spricht man Wachsen zumindest die Funktion der Transpirationsreduktion zu. Es zeichnet sich jedoch ab, daß die ökologische Signifikanz primär auf gänzlich anderen Eigenschaften beruht (BARTHOLOTT 1981). Dabei scheint die Funktion epicuticularer Beläge recht komplex und vielschichtig zu sein, wie auch die Diskussion möglicher ökologischer Aspekte an Trichomen gezeigt hat (JOHNSON 1975).

Leider liegen nur wenige gesicherte experimentelle Daten zur Wechselwirkung zwischen Feinstruktur und Chemie pflanzlicher Oberflächen mit ihrer Umwelt vor. Es wurde schon einleitend erwähnt, daß die Epicuticula die funktionelle Grenzschicht zwischen der lebenden Pflanze und ihrer Umwelt ist, über die jede Interaktion laufen muß. Das Verständnis der ökologisch-evolutiven Signifikanz dieser Oberflächenstrukturen ist zudem für die Einschätzung ihres taxonomisch-systematischen Stellenwertes wichtig; die strenge genetische Kontrolle dieser Merkmale (CUTLER & BRANDHAM 1977; CUTLER 1979) deutet an, daß sie von großer selektiver Bedeutung sind.

8.1. Temperaturkontrolle von Oberflächen bei Insolation

Oberflächentemperaturen fester Körper steigen bei Sonneneinstrahlung weit über die Werte der umgebenden Luft und können die plasmatische Hitzetoleranz pflanzlicher Zellen (bei Gefäßpflanzen etwa bei 60 °C) schnell überschreiten. Im Regelfalle kühlen Pflanzen durch Transpiration ihre Oberflächen jedoch unter die Luft-Temperatur ab. Diese „Untertemperaturpflanzen“ (LANGE 1959; LANGE & LANGE 1963) weisen im allgemeinen eine

geringere plasmatische Hitzetoleranz auf (Schädigungen u. U. schon unter 45 °C). Transpirationskühlung ist für viele Xerophyten nicht durchführbar, da sie an den ohnehin trockenen Standorten mit zusätzlichem Wasserverlust verbunden ist. Manche dieser Xerophyten haben deshalb eine hohe physiologische Hitzeresistenz entwickelt, die z. B. bei *Phoenix dactylifera* bei 59 °C (LANGE 1959) und bei *Opuntia basilaris* bei 61,5 °C (SMITH 1978) liegt. Jedoch würden die Oberflächentemperaturen bei Sonneneinstrahlung in tropisch-subtropischen Trockengebieten auch diese Werte bei weitem überschreiten – während sich die umgebende Luft kaum über 45 °C erwärmt. LANGE (1959) hat auf das Phänomen aufmerksam gemacht, daß einige Xerophyten ohne Transpirationskühlung ihre Oberflächentemperatur im Bereich der umgebenden Lufttemperatur halten: so zum Beispiel *Capparis decidua* (Capparidaceae) und *Leptadenia pyrotechnica* (Asclepiadaceae) der nordafrikanischen Wüsten.

Bei der raster-elektronenmikroskopischen Untersuchung der beiden erwähnten Pflanzen bestätigte sich eine bemerkenswerte Tendenz, die allgemein bei der Analyse der Oberflächen vieler hunderter Xerophyten festgestellt wurde (BARTHLOTT, unveröff.): xeromorphe Pflanzen heißer Standorte zeigen eine auffallende Tendenz zur Ausbildung besonders reicher und extremer Oberflächenskulpturierungen in Form von Trichomen, Papillen etc., die zusätzlich noch durch cuticulare Faltungsmuster und vor allem durch Epicuticular-Kristalloide skulpturiert sind.

Während man dieses häufige Vorkommen epicuticularer kristalliner Wachse bei Xerophyten und anderen Pflanzen besonnener Standorte bisher primär als Transpirationsschutz gedeutet hat (vgl. Abschnitt 8.3.), zeichnet sich nunmehr eine neue Interpretationsmöglichkeit ab. Epicuticulare Wachse reduzieren die Menge der absorbierten Globalstrahlung, vor allem durch eine stark erhöhte Reflexion im sichtbaren Strahlungsbereich zwischen 400 und 700 nm Wellenlänge (ELLER 1979). Eine unmittelbare Folge sind reduzierte Übertemperaturen bei Insolation gegenüber der umgebenden Luft: eine Senkung der Oberflächentemperatur ohne Wasserverluste durch Transpirationskühlung. Die vielschichtige Problematik wurde von ELLER 1979 (dort weitere Literatur) umfassend diskutiert: der Autor sieht eine primäre ökologische Bedeutung epicuticularer Wachse und anderer „Epidermisauflagen“ in ihrer Funktion der Temperaturkontrolle – eine Auffassung, die die eigenen Beobachtungen ganz unterstützen. Auch für die ökologisch immer noch rätselhafte Wüstenpflanze *Welwitschia mirabilis* (Gymnospermae) wurde gezeigt, daß die Kontrolle ihrer Oberflächentemperatur mit ihren außerordentlichen Reflexionseigenschaften zusammenhängt (SCHULZE et al. 1980). Mikromorphologisch ist auch sie durch den Besitz eines ungewöhnlich dichten Belages stäbchenförmiger Wachskristalloide (vgl. Abb. bei BARTHLOTT & EHLE 1977) ausgezeichnet.

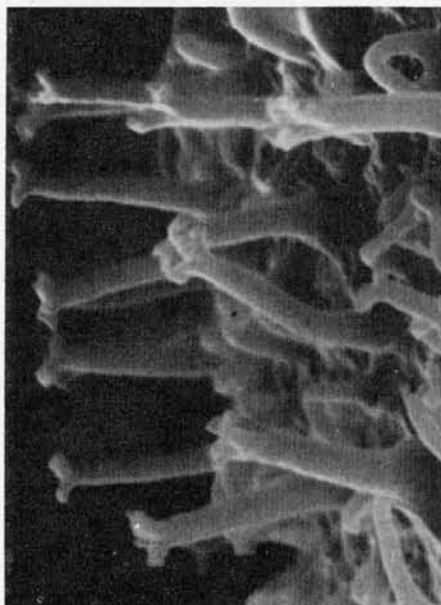


Abb. 33: *Faucaria tuberculosa* (ROLFE) SCHWANTES (*Aizoaceae*), kräftige, an der Spitze gabelig geteilte Stäbchen der Samenschale. Vergr. 5000-fach.

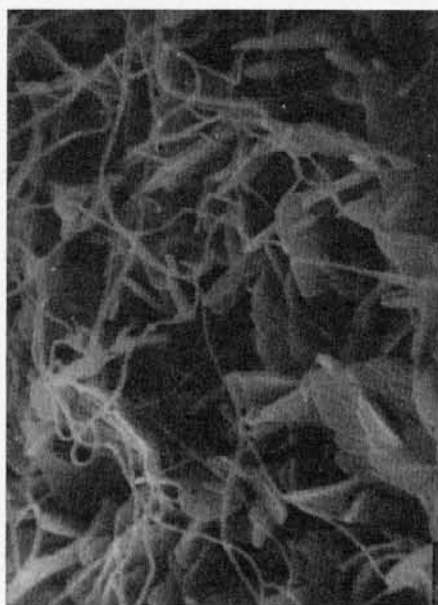


Abb. 35: *Polypodium* (*Phlebodium*) *aureum* L. var. *glaucum* Hort. (*Polypodiaceae*), epicuticularer Belag der Blattoberfläche aus dem pentacyklischen Triterpen „Fernen“. Im Gegensatz zur Normalform (Abb. 12 u. 13) bildet die var. *glaucum* wie hier im Bild meist zwei unterschiedliche Kristalloid-Formen nebeneinander aus: einmal die für die Normalform typischen extrem dünnen und langen fadenförmigen Strukturen, zum anderen grobe schuppenförmige Kristalloide. Vergr. 5100-fach.

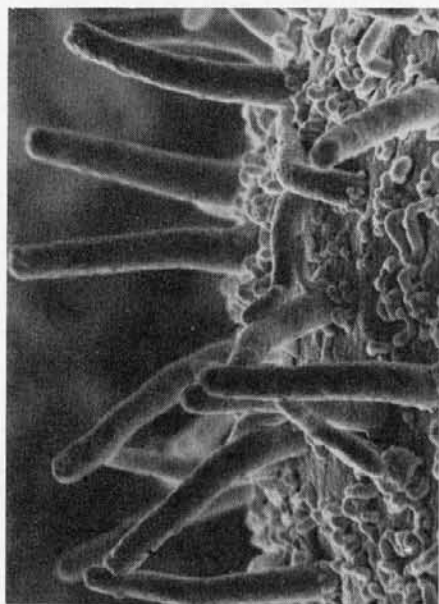


Abb. 34: *Scaletium compactum* L. BOL. (*Aizoaceae*), die stäbchenförmigen epicuticularen Strukturen sind in bis 10 µm hohe „Langstäbchen“ und nur 2–3 µm lange liegende „Kurzstäbchen“ gegliedert. Wie bei *Faucaria* (Abb. 33) sind diese Gebilde in organischen Lösungsmit-teln nicht löslich; ihre chemische Natur ist unbekannt. Vergr. 2700-fach.

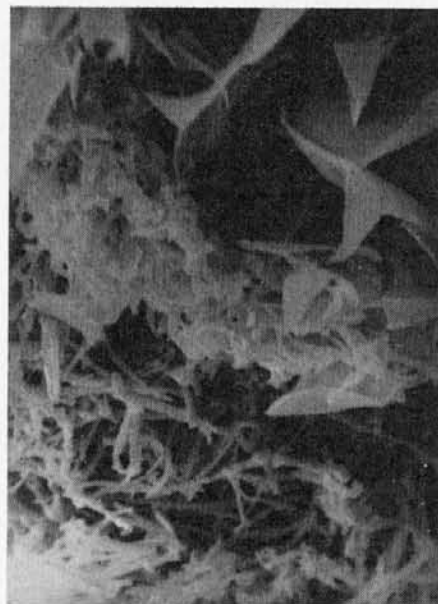


Abb. 36: *Notbolaena candida* (MART. et GAL.) HOOK. var. *copelandii* (C. C. HALL) TRYON, Belag der Blattoberseite aus Flavonolen. Hauptkomponenten sind Galangin-3- und Kämpferol-3-methyläther. Die Komponenten kristallisieren in zwei verschiedenen Formen aus: einmal als fadenförmige Skulpturen (im Bild links), zum anderen als grobe Schuppen-Kristalloide (rechts im Bild). Vergr. 2200-fach.

Epicuticulare Wachs-Kristalloide und andere Skulpturen spielen vielleicht noch eine andere Rolle bei der Temperaturkontrolle pflanzlicher Oberflächen (BARTHOLOTT, unveröff.). Es wurde bereits erwähnt, daß auch bei starker Sonneneinstrahlung die Lufttemperatur selten 40 °C übersteigt. Dabei hängt der Energieaustausch eines Blattes oder sonstigen pflanzlichen Organes mit der umgebenden kühleren Luft von mehreren Faktoren ab, unter anderem von seiner Gestalt (GATES 1968). Der thermodynamische Austausch wird dabei durch das Auftreten turbulenter Luftströmungen über die Oberfläche außerordentlich vergrößert (Zusammenfassung bei GRACE 1977, dort weitere Literatur; vgl. auch GRACE 1978). Epicuticularkristalloide und andere Skulpturen könnten damit die Ausbildung sublaminarer Grenzschichten unterhalb der eigentlichen Turbulenz-Zone bei den üblichen laminaren Luftbewegungen über pflanzliche Oberflächen stören und damit durch eine erhöhte „Reibung“ den Energieaustausch vergrößern. Neben vielen anderen Merkmalen spricht zum Beispiel auch das häufige Auftreten von Epicuticularwachsen auf den Unterseiten der Blätter von Pflanzen besonnener Standorte für eine solche Funktion (vgl. Abschnitt 6.1.).

Allgemein deuten Vorkommen und Verteilungsmuster epicuticularer kristalloider Wachse und ähnlicher Sekrete darauf hin, daß ein wesentlicher Zusammenhang zwischen der Temperaturkontrolle der Oberfläche und diesen Strukturen besteht.

8.2. Benetzbarkeit und Verschmutzbarkeit

Bekannt und gut untersucht ist seit CASSIE & BAXTER (1945) der Zusammenhang zwischen den chemischen Eigenschaften von Oberflächen, ihrer Feinskulptur und der Benetzbarkeit (vgl. auch MARTIN & JUNIPER 1970). Die epicuticularen Sekrete sind wegen ihres lipophilen Charakters schwer mit Wasser benetzbar. Die schwere Benetzbarkeit wird zusätzlich durch die mikroskopische Oberflächenskulptur um ein Vielfaches gesteigert: der Zusammenhang zwischen kristalloiden Epicuticularwachsen und Unbenetzbarkeit wurde vielfach untersucht und beschrieben (z. B. LINSKENS 1951; JUNIPER 1960; HOLLOWAY 1971; RENTSCHLER 1971). Wo immer man extrem wasserabstoßende Oberflächen findet – als Beispiele wurden bereits die Blätter von *Adiantum* (Abb. 10–11), *Pistia* (Abb. 16) und *Salvinia* (Abb. 8) erwähnt – findet man diese durch feinste Wachskristalloide, niemals aber durch glatte Wachsschichten, skulpturiert (vgl. auch KNOTHE 1902; RENTSCHLER 1971).

Wasserabstoßende Oberflächen sind funktionell für folgende Organe bzw. Pflanzen zu fordern und auch tatsächlich gegeben: Dünne Laubblätter und die

meisten Blütenblätter der Angiospermen, die bei Regen zusammenkleben bzw. unter dem Gewicht anhaftenden Wassers mechanisch geschädigt würden; emerse Teile von Wasser- und Schwimmpflanzen, die dauerndem Wasserschlag ausgesetzt sind und für manche Früchte und Samen, die schwimmfähig sein müssen. Bei Blütenoberflächen wird die Unbenetzbarkeit aus blütenökologischen Gründen (vgl. Abschnitt 8.4.) allerdings nicht durch Epicuticularkristalloide, sondern durch andere Skulpturen gewährleistet. Beinahe alle schwimmenden Pflanzen (*Azolla*, *Pistia*, *Salvinia*) sind durch feinste Wachsstäbchen extrem unbenetzbar; Schwimmpflanzen denen diese Stäbchenbeläge fehlen, sind durch andere Mechanismen schwimmfähig, so z. B. *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS durch das mächtige Aerenchym der Blattstiele. Dasselbe gilt für Früchte und Samen: häufig sind diese durch luftgefüllte verkorkte Gewebe schwimmfähig (z. B. Kokosnuß), gelegentlich aber auch durch Waxeskristalloide unbenetzbar (die Samen vieler *Droseraceae*, *Lentibulariaceae*).

Abgesehen von den oben angeführten Beispielen wurde jedoch bei älteren Überlegungen kaum berücksichtigt, daß ansonsten Unbenetzbarkeit als solche keinerlei erkennbare ökologischen Vorteile für die Pflanzen bringt. Im Gegenteil: eine cuticulare Absorption von Wasser wird weitgehend verhindert und Pflanzen, deren Wasserhaushalt von cuticularer Absorption abhängt (z. B. *Hymenophyllaceae*, *Selaginellaceae*: vgl. Abschnitt 9.1.) sind tatsächlich benetzbar und durch das Fehlen von epicuticularen Wachsen ausgezeichnet. Der ökologisch primäre Effekt unbenetzbarer Oberflächen, die ja bei Spermatophyten außerordentlich weit verbreitet sind, scheint eine gänzlich verschiedene, aber mit der Unbenetzbarkeit gekoppelte Funktion zu sein: eine stark verminderte Verschmutzbarkeit.

Bei der verminderten Verschmutzbarkeit pflanzlicher Oberflächen durch epicuticulare Kristalloide spielen zwei unterschiedliche Prozesse eine Rolle.

Einmal sind kontaminierende Partikel (Aerosole, Staub, Mikroorganismen) im allgemeinen wesentlich größer als die Zwischenräume zwischen den meist aufrecht stehenden scharfkantigen Epicuticularkristalloiden. Ihre Kontaktfläche beim Aufliegen auf die Zellwand ist damit stark verkleinert und die Adhäsion reduziert: das Ergebnis ist eine verringerte Haftfähigkeit solcher Partikel auf der Oberfläche. Pilzsporen und andere Mikroorganismen kommen dabei unter Umständen der Zellwand nicht nahe genug, um in sie eindringen zu können (im übrigen sind die Epicuticularlipidschichten sehr resistent gegen mikrobiellen Abbau: SWAIN 1977; vgl. zur Problematik auch ELLWOOD et al. 1979).

Ein zweiter funktioneller Aspekt der Verschmutzbarkeit ist der, daß an diesen unbenetzbaren Oberflächen bei Regen die kontaminierenden oberflächlich haftenden Partikel durch die ablaufenden Wassertropfen mitgerissen

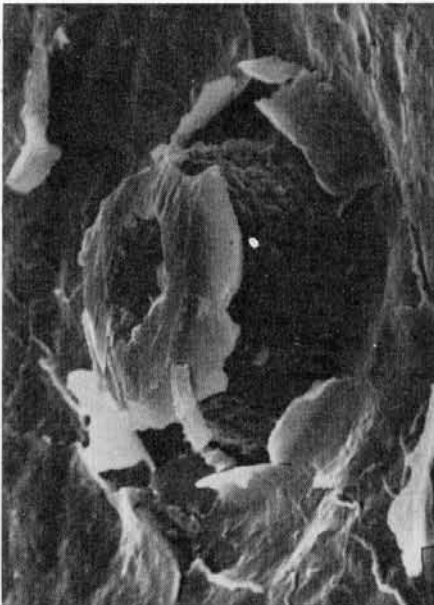


Abb. 37: *Euphorbia tirucalli* L. (*Euphorbiaceae*), Stoma der Sproßepidermis. Die Epidermis ist von einem dünnen glatten schichtenförmigen Wachsbelaag überzogen. Dieser wird um die Spaltöffnung von sich schnell entwickelnden stäbchenförmigen Wachstrukturen durchbrochen, die einen peristomatären epicuticularen „Wachs-Kamin“ bilden (vgl. auch Abb. 21). Vergr. 650-fach.

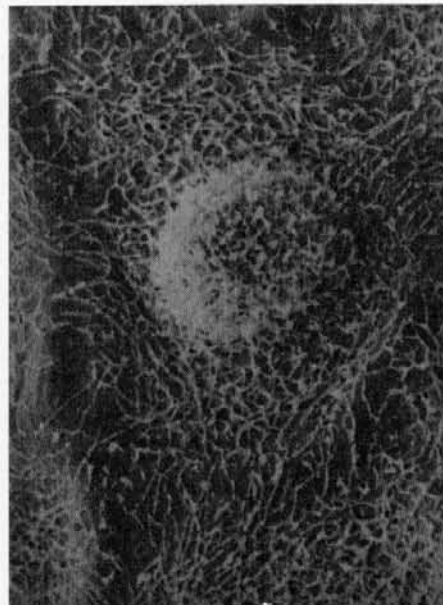


Abb. 38: *Alchemilla diplophylla* (*Rosaceae*), die Epidermiszellen der Blattoberflächen zeigen eine zentrale papillenartige Ausbuchtung. Deutlich erkennbar ist eine unterschiedliche Ausbildung der Epicuticularwache innerhalb einer Zelle: das Antiklinalfeld zeigt nur wenige fadenförmige Kristalloide, die zum Zentralfeld in dicht stehende feine Schuppenwache übergehen. Vergr. 2000-fach.

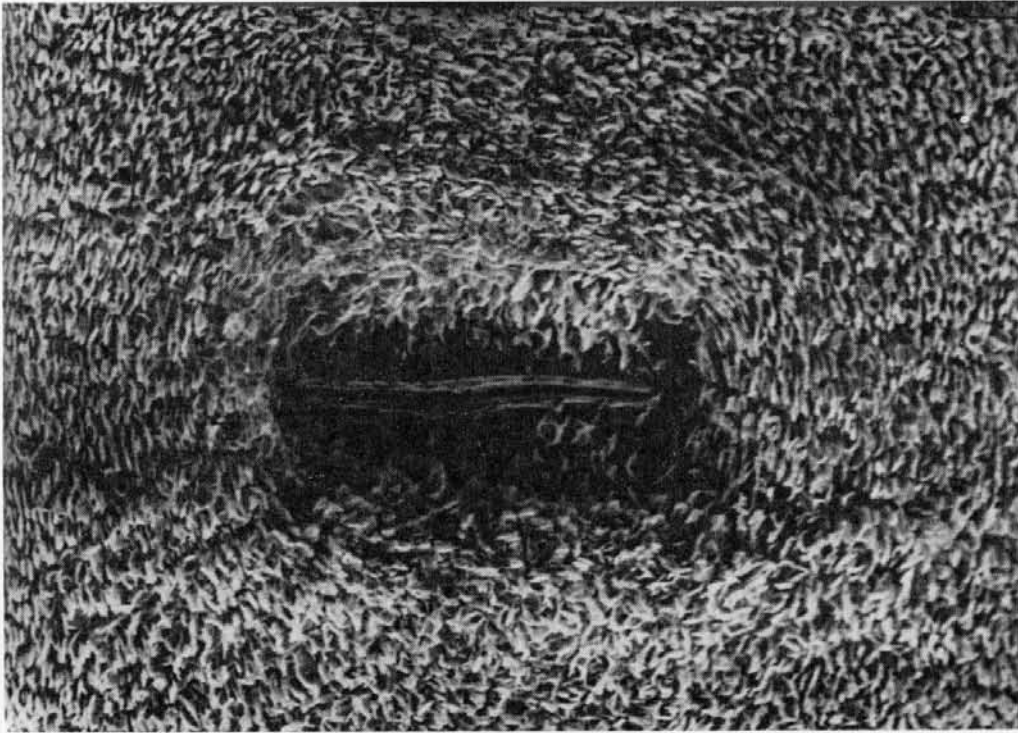


Abb. 39: *Iris germanica* L. (*Iridaceae*), Spaltöffnung. Die feinen Schuppenwache zeigen eine deutliche konzentrische Orientierung um das Stoma. Vergr. 1500-fach.

werden: also eine erhöhte „Abwaschbarkeit“ von Schmutzteilchen und Mikroorganismen. Hinzu kommt, daß sich auf schwer benetzbaren Oberflächen keine lang haftenden Wasserfilme halten können, die für Befall und Vermehrung von Mikroorganismen ein entscheidender Faktor sein können.

Bereits RENTSCHLER (1971) hat beobachtet, daß auf unbenetzbaren Oberflächen nur selten Mikroorganismen und Schmutzteilchen zu finden sind. An anderer Stelle wurde darauf hingewiesen (BARTHLOTT & EHLE 1977), daß eine verminderte Kontaminationsfähigkeit vielleicht eine primäre ökologische Funktion von epicuticularen Wachsen und anderen Oberflächenskulpturen sein könnte.

Einige weitere Beobachtungen zur Verschmutzbarkeit pflanzlicher Oberflächen in Abhängigkeit von epicuticularen Kristalloiden seien angefügt (BARTHLOTT unveröff.). Als gutes Untersuchungsobjekt erweisen sich dabei die Pteridophyten, bei denen Familien mit gänzlich unbenetzbaren und solche mit gut benetzbaren Oberflächen vorkommen (vgl. Abschnitt 9.1.) – die Pteridophyten bilden vielleicht den Schlüssel zum Verständnis der evolutiv-ökologischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete.

Vergleichend wurden die gut benetzbaren Oberflächen von *Selaginella*-Arten (gekennzeichnet durch das Fehlen epicuticularer Wachse: vgl. Abschnitt 9.1.) und von den äußerst wasserabstoßenden *Adiantum*-Arten (feinste Epicuticularkristalloide: Abb. 10 u. 11) untersucht. Die Pflanzen wurden im Gewächshaus unter gleichen Bedingungen nebeneinander stehend kultiviert. Die Oberflächen von *Selaginella* sind dabei immer stark kontaminiert: selbst auf jüngsten Blättchen finden sich regelmäßig Staubpartikel, Pilzsporen, Bakterien, beschaltete Amöben und Kolonien von anderen Mikroorganismen. Auf *Adiantum* dagegen finden sich selbst an älteren Blättern kaum Staubpartikel, es konnten niemals Mikroorganismen aufgefunden werden. Experimentell wurden *Selaginella* und *Adiantum* „verschmutzt“: die Pflanzen wurden mehrere Wochen in einem abgeschlossenen Raum aufgestellt und gegossen, ohne die Blätter zu benetzen. Die folgende Untersuchung im REM zeigte wie zu erwarten keine signifikanten Unterschiede: auf den Oberflächen beider Arten hatten sich Staubpartikel abgelagert. Folgend wurden die Versuchspflanzen simuliertem Regen ausgesetzt: sie wurden mit destilliertem Wasser abgebraust. Die folgende REM Analyse ergab nunmehr signifikante Unterschiede. Die Schmutzpartikel auf den benetzbaren *Selaginella*-Blättern waren nur zu einem geringen Teil abgewaschen, ein Teil der Auflagerungen war zu festen Krusten verklebt. Bei dem unbenetzbaren *Adiantum* dagegen war durch die abperlenden Wassertropfen der größte Teil der Verunreinigungen mitgerissen und abgewaschen. Entsprechende weitere Versuche wurden mit intakten bewachsenen Blattstücken von *Saccharum* und mit durch organische Lösungs-

mittel entwachsenen Blattstückchen der gleichen Pflanze durchgeführt, die zu gleichen Ergebnissen führten (BARTHLOTT, unveröff.).

Es besteht somit ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Auftreten epicuticularer kristalloider Wachse und einer verminderten Verschmutzbarkeit pflanzlicher Oberflächen. Dies ist unter Umständen die primäre ökologische Funktion (vgl. BARTHLOTT & EHLER 1977) zumindest bei manchen Pflanzentypen. Es wäre zumindest eine sinnvolle Erklärung für das häufige Vorkommen dichter Stäbchenwachse auf den Blättern vieler hygrophiler Pflanzen schattiger Standorte (z. B. viele *Araceae*), bei denen eine Funktion der Temperaturkontrolle und als Transpirationsschutz weniger sinnvoll erscheint.

8.3. *Epicuticularsekrete und cuticulare Transpiration*

Die übliche ökologische Interpretation epicuticularer Wachse ist die, daß sie einer Reduktion der cuticularen Transpiration dienen. Die Permeabilität der Cuticula hängt dabei von sehr unterschiedlichen Faktoren ab (vgl. MARTIN & JUNIPER 1970; SCHÖNHERR 1976, SCHÖNHERR et al. 1979, HAAS & SCHÖNHERR 1979). Eine wesentliche Rolle scheinen dabei die intracuticularen Wachse zu spielen; ebenso die geschlossenen epicuticularen Wachsschichten. Abgesehen von den dünnen geschlossenen Wachsfilmen sind aber gerade die dicken durchgehenden Wachsschichten im Pflanzenreich recht selten: normalerweise treten epicuticulare Wachse in Form einzelstehender Kristalloide auf. Es ist schwer vorstellbar, daß diese Stäbchenbeläge (z. B. bei der xeromorphen *Crassula*: Abb. 27) den Effekt einer verminderten Permeabilität gegenüber Wasserdampf ergeben. Auf diese Problematik hat bereits FREY-WYSSLING (1959) hingewiesen.

Die weitverbreiteten intracuticularen Wachse sowie die geschlossenen Wachsfilme müssen wohl primär als transpirationsreduzierende Strukturen gesehen werden. Es gibt aber wenig Anzeichen dafür, daß die auffälligen abwischbaren kristalloiden Wachsbeläge, die in diesem Zusammenhang immer wieder zitiert werden, eine wesentliche Rolle bei der Reduktion der cuticularen Transpiration spielen (vielleicht eher indirekt über die Temperaturkontrolle der Oberfläche).

8.4. *Einige spezielle Funktionen epicuticularer Wachse*

Bewachste Oberflächen weisen eine verschlechterte „Gangbarkeit“ für Insekten auf: bereits HABERLANDT erwähnt das Abgleiten von Ameisen an bewachsenen Grashalmen. Epicuticulare Wachse können als „Fallstrukturen“ in den Fangblättern insektenfressender Pflanzen auftreten und übernehmen hierbei eine ganz spezielle Funktion (z. B. ADAMS & SMITH 1977). In diesem Zusammenhang ist das bereits mehrfach erwähnte Fehlen epicuticularer

Kristalloide auf Blütenoberflächen zu sehen: dies würde sich ungünstig auf den Besuch bestäubender Insekten auswirken (vgl. KNOLL 1914, KUGLER 1970). Bemerkenswerterweise zeigen einige Blumen dennoch epicuticulare Stäbchenwachse: sie fanden sich an *Aloe*-Arten und *Strelitzia*, die bezeichnenderweise beide ornithogam sind. Bei entomogamen Blumen finden sich Wachse an Gleitfallenblumen, bei denen die Funktion des Ausgleitens von Insektenbeinen erwünscht ist. KUGLER (1970) macht darauf aufmerksam, daß auch die Blüten der entomogamen *Fritillaria*-Arten (*Liliaceae*) bewachst sind (es handelt sich um feine Stäbchenwachse). Hierfür bietet er eine sinnvolle Interpretation: als Bestäuber kommen nur recht kräftige Insekten in Frage, die sich an diesen feinen Strukturen nicht stören. Kleine Insekten aber, die nur als unerwünschte Nektardiebe auftreten und keine Bestäubung vollziehen können, gleiten auf dem Epicuticularsekret aus.

Die auffälligen Wachsskulpturen mancher Stomata (Abb. 37) könnten unter anderem die Funktion haben, durch die dadurch geschaffene erhöhte Lage des Öffnungsspaltess Turbulenzen bei laminaren Luftströmungen über die Oberfläche zu schaffen und damit einen erhöhten Gasaustausch zu ermöglichen (vgl. GRACE 1977, CUTLER 1978).

In Diskussion bleibt die Frage, wieweit die epicuticularen Wachse und vor allem die Terpenoide und Flavonoide eine inhibitorische bzw. toxische Wirkung auf Mikroorganismen haben. Das Problem einer „mechanischen“ Mikroorganismenabwehr durch diese Strukturen wurde bereits angeschnitten (Abschnitt 8.2.). Es gibt jedoch eine Anzahl von Hinweisen, daß die zyklischen Sekrete und manche der die Lipide begleitenden Substanzen fungistatisch und bakteriostatisch wirksam sind (vgl. McCLURE in HARBORNE, MABRY & MABRY 1975; PREECE & DICKINSON 1976; SWAIN 1977). Die größere Infektionsanfälligkeit von Pflanzen gegenüber Mikroorganismen nach längeren Regenperioden könnte unter anderem darauf zurückführbar sein, daß die Epicuticularsekrete teilweise mechanisch geschädigt und bestimmte Substanzen ausgewaschen sind. Für Flavonoide kann man annehmen, daß sie antimikrobielle Eigenschaften besitzen, wie phenolische Substanzen allgemein. Damit könnte auch die Tatsache zusammenhängen, daß epicuticulare Flavonoidaglyka offenbar viel weiter verbreitet sind, als bisher angenommen wurde (WOLLENWEBER 1980). Nach HARBORNE (1980) bilden *Lupinus*-Arten ein Isoflavon („Luteon“: 6-Isopentenyl-5, 7, 2', 4' - -tetrahydroxy-isoflavon), das sowohl in den Blättern vorkommt als auch als Bestandteil des epicuticularen Blattwachses (*Lupinus*-Wachse sehen feinstrukturell wie die in Abb. 17 dargestellten Wachse von *Prosopis* aus). Luteon soll hoch fungitoxisch sein und in genügender Menge vorkommen, um als epicuticulare Barriere gegen eine Infektion zu wirken.

9. Taxonomisch-systematische Signifikanz epicuticularer Sekrete

Eine Darstellung der taxonomisch-systematischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete kann nach den bisherigen Ausführungen relativ kurz gehalten werden. Sinnvoll erscheint es, zunächst eine Übersicht der Verbreitung dieser Merkmale im Pflanzenreich zu geben.

9.1. Vorkommen im Pflanzenreich

Aquatischen niederen Pflanzen (Algen, aquatische Moose) als auch allen submersen Gefäßpflanzen fehlen epicuticulare Wachse. Ihr Vorkommen bei Bryophyten schien recht zweifelhaft, jedoch wurden in jüngster Zeit auch hier epicuticulare Wachse beschrieben und raster-elektronenmikroskopisch abgebildet (PROCTOR 1979). Im allgemeinen fehlen Epicuticularwachse allen poikilohydrischen Pflanzen (den meisten *Bryophyta*; manche *Selaginella* spp., *Myrothamnus flabellifolius*) und Pflanzengruppen, deren Wasserhaushalt von cuticularer Absorption abhängt (*Hymenophyllaceae*).

Die *Pteridophyta* zeigen anscheinend eine bemerkenswerte Aufspaltung in benetzbare (= unbewachste) und unbenetzbare (= bewachste) Ordnungen bzw. Familien. Von den *Psilotales*, *Lycopodiales*, *Selaginellales* sowie *Isoetales* sind keinerlei epicuticulare Wachse bekannt. Die *Equisetales* scheinen durchweg durch den Besitz feinster stäbchen- bis schuppenförmiger Wachse charakterisiert.

Die beiden hydropteriden Familien *Salviniaceae* und *Marsileaceae* sind auf ihren unbenetzbaren emersen Teilen durch feinste Wachsstäbchen (Abb. 8) charakterisiert (die Gattung *Pilularia* wurde nicht untersucht). Bei den eusporangiaten Farnen scheinen den *Ophioglossales* epicuticulare Wachse zu fehlen (es konnte nur sehr beschränkt Material untersucht werden). Bei den *Marattiales* wurde an der untersuchten *Marattia salicina* SM. ein Belag von wachsartigen Klümpchen gefunden. Die leptosporangiaten Farne sind mit manchen Familien durch die gänzliche Absenz epicuticularer Wachse charakterisiert, so z. B. die *Hymenophyllaceae*. *Osmunda regalis* L. (*Osmundaceae*) besitzt aufrechte Stäbchenwachse; einige *Cyatheaceae* wie *Trichipteris* (*Also-*

phila mexicana sind bereits durch die für viele Angiospermen charakteristische Differenzierung in bewachste Blattunterseiten und unbewachste Blattoberseiten gekennzeichnet (vgl. Abschnitt 6.1.). Bei den *Gleicheniaceae* finden sich kompliziert skulpturierte stäbchenförmige bis schuppenförmige Epicuticularkristalloide (z. B. *Gleichenia strictissima*: Abb. 28 oder *Dicranopteris pectinata*), ebenso bei einigen *Dicksoniaceae* (z. B. *Cibotium schiedei*). Die *Polypodiaceae* im alten umfassenden Sinne (heute in einzelne Familien aufgliedert) umfassen viele Gattungen mit vorwiegend fadenförmigen flavonoiden oder terpenoiden Kristalloiden (*Adiantum*, *Cheilanthes*, *Campyloneuron*, *Notholaena*, *Phlebodium*, *Pityrogramma*, *Solanopteris* u. v. a.).

Chemisch handelt es sich bei den epicuticularen Sekreten der Farne wohl meistens um cyclische Substanzen, vorwiegend Terpenoide. Als Inhaltsstoff war das pentacyklische Triterpen Fernen für eine Reihe von Arten beschrieben. Nach unseren Beobachtungen liegt es jedoch als Epicuticularsekret vor, besonders auffällig etwa bei *Polypodium aureum*, *Plagyogyra formosana* oder den Rhizomen von *Campyloneuron* spp. (WOLLENWEBER & MALTERUD, in Vorber.). Das Vorkommen von aus Flavonoid-Aglykonen bestehenden „Mehlen“ ist innerhalb der *Polypodiaceae*, soweit bekannt, auf die Unterfamilie *Gymnogrammoideae* beschränkt: auf die Sektionen *Cryptogrammeae* (*Onychium siliculosum*), *Gymnogrammeae* (*Pityrogramma*, *Pterozonium*), *Adiantaeae* (nur *Adiantum poiretii* var. *sulphureum*) und *Cheilantheae* (*Cheilanthes*, *Negripteris*, *Notholaena*, *Sinopteris*). Für eine zusammenfassende Darstellung hierzu vergleiche man WOLLENWEBER (1978).

Die *Gymnospermae* sind mit den *Cycadophytina* und *Coniferophytina* durch sehr derbe Cuticulae mit mächtigen intracuticularen Wachsschichten und vorwiegend stäbchen-, seltener fadenförmigen Epicuticularkristalloiden charakterisierbar. Kennzeichnend für die meisten Gymnospermen ist eine starke Bewachung der Spaltöffnungen, die bis zu deren völligen Verschluss führen kann. Dieses Merkmal scheint nach unseren Beobachtungen bei den Angiospermae auf die als sehr ursprünglich geltende Familie der *Winteraceae* (z. B. *Drymis winteri*) beschränkt zu sein. Allgemein stellt man fest, daß bei den Gymnospermen kompliziert gebaute Epicuticularkristalloide fehlen. Chemisch gehören nach HEGNAUER (1962) die Blattwachse der *Cycadaceae*, *Pinaceae*, *Taxodaceae*, *Cupressaceae* und *Taxaceae* dem Estolid-Typus an (ausgenommen sommergrüne Arten wie z. B. *Larix*). Die *Ginkgoaceae* (Abb. 9), *Podocarpaceae*, *Cephalotaxaceae* und *Ephedraceae* haben andere Wachstypen.

Die *Angiospermae* zeigen als artenreichste und höchstentwickelte Gruppe der Tracheophyten die ganze Vielfalt epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. Die verschiedenen Stäbchen-, Schuppen- und Faden-Beläge treten bei

den unterschiedlichsten mono- und dikotylen Verwandtschaftskreisen auf. Größere systematische Zusammenhänge lassen sich nicht erkennen, es zeichnen sich vielleicht einige Tendenzen ab. So scheinen schuppenförmige Wachse in der spezifischen rosettenförmigen Anordnung (Abb. 17 und 18) ein Tendenzmerkmal aller *Fabales* zu sein (*Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*, *Papilionaceae*). Kräftige zusammengesetzte Stäbchenwachse (Abb. 19 und 20) scheinen weitgehend auf die Monocotyledonen beschränkt und hier ein Tendenzmerkmal der *Commelinidae* (z. B. *Poaceae*, *Typhaceae*, *Strelitziaceae*, *Bromeliaceae*) zu sein.

9.2. Zur taxonomisch-systematischen Anwendbarkeit

Die hohe strukturelle Diversität in Verbindung mit der recht weitgehenden Unabhängigkeit von Umweltfaktoren erlaubt eine diagnostisch-deskriptive Anwendung. Nach den bisherigen Ausführungen bedarf es keiner weiteren Begründung für die Feststellung, daß epicuticulare Wachse und ähnliche Sekrete ausgezeichnete ergänzende taxonomische Parameter sein können.

Wesentlich schwieriger als die diagnostisch-taxonomische Signifikanz ist die Frage nach der systematisch-phylogenetischen Anwendbarkeit zu beantworten. Es wurde bereits betont, daß sich feinstrukturell sehr ähnliche Wachse zum Beispiel ökologisch bedingt bei ganz unterschiedlichen Pflanzengruppen vorfinden können (z. B. bei unbenetzbaren Schwimmblätter bei verschiedenen Pteridophyten und Angiospermen). Ebenso sind feinstrukturell die Flavonoid-Beläge von *Pityrogramma* (*Pteridophyta*) und *Primula* (*Angiospermae*) nicht oder nur sehr schwer zu unterscheiden (vgl. Abb. 24 u. 25). Auf der anderen Seite wurde im vorhergehenden Abschnitt 9.1. bereits gezeigt, daß sich doch bestimmte Tendenzmerkmale zur Umgrenzung von Taxa höherer Ordnung und zum Erkennen weiterer systematischer Zusammenhänge abzeichnen.

Einige wenige Beispiele mögen die systematische Signifikanz verdeutlichen. Auf Gattungs-Ebene können epicuticulare Wachse Merkmale zur infragenerischen Klassifikation liefern (z. B. HALLAM 1967) oftmals lassen sich einzelne Gattungen durch charakteristische Wachse umgrenzen. So ist innerhalb der *Cactaceae* die Gattung *Copiapoa* durch das Vorkommen dicker schichtig bewachster Cuticulae, die an ihrer Oberfläche polygonal aufreißen, gekennzeichnet. Innerhalb der gleichen Familie sind kantige stäbchenförmige Kristalloide (Abb. 30) anscheinend auf eine Gruppe zentralamerikanischer säulenförmiger Vertreter beschränkt und deuten einen Zusammenhang zwischen den Gattungen *Hertrichocereus*, *Ritterocereus* und *Escontria* an.

Ein gutes Beispiel für die systematische Signifikanz epicuticularer Wachse liefern die Samenschalen der *Orchidaceae* (BARTHLOTT & ZIEGLER 1981): hier

sind schichtige bis körnchenförmige Wachseläge ausschließlich auf bestimmte Subtriben beschränkt und können zu deren Umgrenzung herangezogen werden: die *Epidendrinae*, *Dendrobiinae* und *Bulbophyllinae*. Es gibt innerhalb der Familie jedoch einen zweiten Wachtyp an Samenschalen: schichtige Sekrete, die gehäuft an den Ecken dreier aneinanderstoßender Zellen auftreten. Dieser Wachtyp läßt eine klare Umgrenzung aller *Cymbidieae* im Sinne von DRESSLER 1972 innerhalb der Familie zu. Die von ihrer systematischen Stellung äußerst umstrittenen *Catasetinae* sind ebenfalls durch diesen *Cymbidium*-Wachtyp charakterisiert, was die von DRESSLER (l. c.) vorgenommene Zuordnung bestätigt (BARTHLOTT & ZIEGLER 1981).

Chemotaxonomisch sind bei epicuticularen Wachsen, die aus Alkanen, höheren Alkoholen und anderen Aliphaten bestehen, naturgemäß keine großen Differenzen zu erwarten. An entsprechenden Untersuchungen fehlt es nicht, jedoch bestehen hier offenbar keine Aussichten auf bedeutsame taxonomisch-systematische Erkenntnisse (vgl. MARTIN & JUNIPER 1970). Interessanter sind die begleitenden Triterpene, Phytosterole und andere Substanzen, die offensichtlich recht weit verbreitet sind. Jedoch liegen bislang nur unzureichende Daten vor. Recht klare Ergebnisse liefern jedoch die in chemotaxonomischer Hinsicht eingehend untersuchten epicuticularen Flavonoide. Die *Primula*-Sekrete aus den charakteristischen, wenig substituierten Flavonen, sind gattungsspezifisch und ansonsten aus dem Pflanzenreich nicht bekannt (WOLLENWEBER 1974). Bei der Farn-Gattung *Pityrogramma* ist ebenfalls ein gewissermaßen gattungsspezifisches Flavonoidmuster anzutreffen (WOLLENWEBER & DIETZ 1980). Andererseits gibt es durchaus artspezifische und varietäts-spezifische Flavonoidmuster bei *Cheilanthes* und besonderes *Notholaena*, aber auch bei einigen *Pityrogramma*-Arten. Gelegentlich kommt es sogar zur Ausbildung geographisch umgrenzter „chemischer Rassen“, die sich morphologisch nicht unterscheiden lassen (Wollenweber 1978 u. unveröff. Daten).

10. Zusammenfassung

BARTHLOTT, W. & E. WOLLENWEBER: Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. – Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt 32 (1981), Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner-Verlag, Wiesbaden). 67 Seiten mit 39 Abbildungen.

Die Mikromorphologie epicuticularer Wachse und ähnlicher die Epidermis überziehender Sekrete wird aufgrund von REM-Untersuchungen der Oberflächen von etwa 5 100 Arten Gefäßpflanzen dargestellt. Beziehungen zwischen der Chemie und Feinstruktur dieser Sekrete werden aufgezeigt und ihre taxonomische und ökologische Signifikanz diskutiert.

Mikromorphologisch lassen sich die Sekrete in sieben Typen klassifizieren. Zum einen handelt es sich um flächige Überzüge, um Schichten mit (1) glatter oder (2) skulpturierter Oberfläche. Zum anderen handelt es sich um kristalloide „Ausblühungen“, die in einer großen strukturellen Diversität auftreten: (3) Klümpchen und Körnchen, (4) einfache Stäbchen bis Fäden, (5) einfache Schuppen, (6) zusammengesetzte Stäbchen, Fäden und Schuppen sowie (7) Stäbchen bis Fäden mit skulpturierter Oberfläche. Es wird erneut gezeigt, daß die Mikromorphologie dieser Kristalloide nicht durch Verteilung und Größe cuticularer Poren bestimmt sein kann. Ein wesentliches diagnostisches Merkmal sind Verteilungsmuster dieser Sekrete auf den Oberflächen einer Art sowie Orientierung und Gruppenbildung der Kristalloide auf der einzelnen Zelloberfläche. Es können dabei mikromorphologisch unterschiedliche Sekrettypen von einer Zelle gleichzeitig sezerniert werden.

Chemisch bestehen diese Sekrete aus Alkanen, höheren Alkoholen und Ketonen, sowie aus Fettsäureestern (echten Wachsen). Pentacyklische Triterpene und Phytosterole scheinen viel weiter verbreitet zu sein, als man bisher angenommen hat. Eine Besonderheit sind epicuticulare Flavonoid-Aglykone, die vorwiegend von Drüsenhaaren sezerniert werden. Die einzelnen Verbindungsklassen werden kurz beschrieben und Beispiele für ihr Vorkommen gegeben. In der Regel bestehen die epicuticularen Sekrete aus mehreren Substanzen einer Verbindungsklasse, oft sind auch Substanzen verschiedener Klassen beteiligt. An einigen Beispielen können deutliche Beziehungen zwischen Chemie und Mikromorphologie der Sekrete aufgezeigt werden;

manche Substanzgruppen (Flavonoide, Terpenoide) kann man mit einer gewissen Sicherheit schon feinstrukturell am REM-Bild erkennen.

Der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Mikromorphologie der Wachse und ähnlicher Sekrete erweist sich als recht gering; sie können aber mit dem Alter gelegentlich einer starken Erosion unterliegen. Feinstruktur sowie Verbreitungs- und Orientierungsmuster insbesondere der kristalloiden Beläge bilden somit ein gutes taxonomisches Merkmal, dessen Signifikanz diskutiert wird.

Ökologisch können epicuticulare Wachse sehr unterschiedliche und teilweise sehr spezielle Funktionen übernehmen. Die Funktion der weitverbreiteten kristalloiden Wachse auf Blättern und Sprossen ist primär vermutlich unter zwei Aspekten zu sehen: als Einrichtung zur Temperaturkontrolle der Oberfläche bei Insolation (durch erhöhte Reflexion und vermutlich erhöhte Turbulenzbildung bzw. Reibung bei laminaren Strömungen der kühleren umgebenden Luft) sowie als Einrichtung zu einer verminderten Verschmutzbarkeit pflanzlicher Oberflächen (durch geringere Kontaktfläche zwischen kontaminierenden Partikeln bzw. Mikroorganismen und damit verringerte Adhäsion an der Zelloberfläche in Kombination mit starker Wasser-Abstoßung und damit erhöhter Abwaschbarkeit der Partikel).

10. Summary

Based on SEM examinations of about 5 100 species of vascular plants, this is a survey of the micromorphology of their epicuticular waxes and related epicuticular secretions. Some new data concerning the connection between chemistry and ultrastructure are given; the taxonomic significance is discussed and some general ecological aspects are briefly mentioned.

Micromorphologically, these secretions may be classified in seven types. On the one hand there is the occurrence of continuous layers with (1) smooth, or (2) sculptured surfaces. On the other, we have a second group showing predominantly crystalloid „projections“, which occur in high structural diversity: (3) irregular particles, (4) simple rodlets to threads, (5) simple flakes; (6) compound rodlets, threads and flakes composed of sub-units, and (7) rodlets to threads with microcrystalline surfaces. New evidence is given, that the micromorphology of the epicuticular crystalloids is not determined by occurrence of cuticular pores. Important taxonomic characteristics are the distribution patterns of epicuticular secretion on the surface and the orientation and arrangement of crystalloids on the single cell surface. Micromorphologically different secretions can occur within one cell.

Chemically these secretions consist of alkanes, long-chain alcohols, ketones, and esters of long-chain fatty acids (true waxes). Pentacyclic triterpenes and phytosterols appear to be more abundant than had been previously supposed. Epicuticular flavonoids occur also more frequently, but are usually secreted by specialized glandular trichomes. The different classes of chemical compounds are characterized and examples for their occurrence are described and illustrated. Epicuticular secretions usually prove to be a mixture of compounds belonging to one chemical class; often compounds belonging to various classes are also encountered. Some examples are given showing the connection between micromorphology and chemistry of the secretions. In many cases certain compounds (e. g. terpenoids, flavonoids) can be to a certain extent recognized by their fine structure in the SEM.

The influence of environmental factors on the micromorphology of epicuticular secretions is rather limited. However, in aging organ surfaces the secretions may undergo an erosion and occasionally completely disappear.

Micromorphology, arrangement and orientation, especially of the the crystalloid secretions, prove to be a good taxonomic characteristic. Evidence for the systematic significance is discussed in detail.

Ecologically, epicuticular waxes can undertake very differing and partially very specialized functions. There is evidence, that the general evolutionary significance can be seen primarily under two aspects. Firstly as a mechanism to control surface temperature under insolation (increased reflection of radiation; increased thermodynamic exchange with surrounding cooler air caused by enlarged sculptured surface area and possibly by increased turbulence of the boundary layer in laminar air-flow over sculptured surfaces). A second effect, caused by the same fine structures, is the reduced ability of dust particles and pathogens to pollute the surface – a result of decreased adhesion by particles to the cell surface in combination with decreased wettability caused by surface sculpturing (high contact angles of water droplets: washing off of particles with rain).

11. Literatur

- ADAMS, R. M. & G. W. SMITH (1977): An S. E. M. survey of the five carnivorous pitcher plant genera. – *Am. J. Bot.* **64** p. 265–272.
- AMELUNXEN, F., MORGENROTH, K. & T. PICKSAK (1967): Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop. – *Z. Pflanzenphys.* **57** p. 79–95.
- BARTHLOTT W. (1976): Morphologie der Samen von Orchideen im Hinblick auf taxonomische und funktionelle Aspekte. – *Proceed. 8th World Orchid. Conf. Frankfurt* (ed. K. SENGHAS), p. 444–455.
- BARTHLOTT, W. (1980): Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **93** p. 379–390.
- BARTHLOTT, W. (1981): Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. – *Proceed. Symp. Ultrastructure Systematics Seed Plants (ICSEB-II)*, Nordic J. Botany 1/3 (in press).
- BARTHLOTT W. & N. EHLER (1977): Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. – *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* **19** p. 1–110, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner: Wiesbaden).
- BARTHLOTT, W. & B. MARTENS (1979): Cuticular-Taxonomie der Gräser eines westafrikanischen Savannengebietes unter dem Aspekt der Futterpräferenz-Analyse wildlebender Großsäuger. – *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* **30** p. 687–793, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner: Wiesbaden)
- BARTHLOTT, W. & B. ZIEGLER (1981): Mikromorphologie der Samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **94** (im Druck)
- BIANCHI, G., AVATO, P., BERTORELLI, P. & G. MARIANI (1978): Epicuticular waxes of two *Sorghum* varieties. – *Phytochemistry* **17** p. 999–1001
- BULL, R. (1961): Wachs als Erzeugnis der Natur und Technik. – in: *Vom Wachs. Höchster Beiträge zur Kenntnis der Wachse. Vol. 1, Beitrag 5* p. 191ff. (Höchst)
- CASSIE, A. B. D. & S. BAXTER (1944), *Trans. Faraday Soc.* **40** p. 546ff. (zitiert nach N. K. ADAM: Wasserabweisende Oberflächen. – *Endeavour* **17** p. 37–41)
- CUTLER, D. F. (1978): *Applied plant anatomy*. – London: Longmans
- CUTLER, D. F. (1979): Leaf surface studies in *Aloe* and *Haworthia* species (Liliaceae): taxonomic implications. – *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt*, Akad. Wiss. Lit. Mainz (Wiesbaden: F. Steiner)
- CUTLER, D. F. & P. E. BRANDHAM (1977): Experimental evidence for the genetic control of leaf surface characters in hybrid *Aloineae* (Liliaceae). – *Kew Bulletin* **32** p. 23–32
- DE BARY, A. (1871): Über die Wachsüberzüge der Epidermis. – *Bot. Zeit.* **29** p. 128–139, 145–154, 161–176, 566–571, 573–585, 605–619
- DOUS, E. (1927): Über Wachsausscheidungen bei Pflanzen, ein Studium mit dem Oberflächenmikroskop. – *Bot. Arch. (Königsberg)* **19** p. 461–473
- DRESSLER, R. L. (1972): Classification of the orchid family. – *Proceed. 7th World Orchid Conf. Medellin*, p. 273–278

- EHLER, N. & W. BARTHOLOTT (1978): Epicutulare Skulptur der Testa-Zellwände einiger Mesembryanthemaceae. – Bot. Jahrb. Syst. 99 p. 329–340
- ELLER, B. M. (1979): Die Strahlungsökologische Bedeutung von Epidermisauflagen. – Flora (Jena) 168 p. 146–192
- ELLWOOD, D. C., MELLING, J. & P. R. RUTTER (1979): Adhesion of microorganisms to surfaces. – London: Academic Press
- FAHN, A. (1979): Secretory tissues in plants. – London: Academic Press
- FRANKE, G. (1967): Nutzpflanzenkunde. – Stuttgart
- FREY-WYSSLING, A. (1935): Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. – Berlin: J. Springer
- FREY-WYSSLING, A. (1959): Die pflanzliche Zellwand. – Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer
- FREY-WYSSLING, A. (1976): The plant cell wall. – Handb. d. Pflanzenanatomie Vol. III/4. – Berlin: Borntraeger
- FRÖSCHEL, P. (1963): Neue Beobachtungen an Epidermen mit Hilfe der Gelatineabbildungsmethode, zugleich ein Beitrag zum Problem der Ektodesmen. – Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. (Series C) 66 p. 258–264
- GATES, D. M., ALDERFER, R. & E. TAYLOR (1968): Leaf temperatures of desert plants. – Science 159 p. 994–995
- GIBBS, R. D. (1974): Chemotaxonomy of flowering plants. – 4 Vols., Montreal – London: McGill-Queen's University Press
- GRACE, J. (1977): Plant response to wind. – London-New York: Academic Press
- GRACE, J. (1978): The turbulent boundary layer over a flapping Populus leaf. – Plant, Cell and Environment 1 p. 35–38
- HAAS, K. & J. SCHÖNHERR (1979): Composition of soluble cuticular lipids and water permeability of cuticular membranes from Citrus leaves. – Planta 146 p. 399–403
- HABERLANDT, G. (1918): Physiologische Pflanzenanatomie. – (5. Aufl.) Leipzig: W. Engelmann
- HALL, D. M. (1967): The ultrastructure of wax deposits on plant leaf surfaces. II: Cuticular pores and wax formation. – J. Ultrastruc. Res. 17 p. 34–44
- HALL, D. M. & L. A. DONALDSON (1962): Secretion from pores of surface wax on plant leaves. – Nature 194 p. 1196
- HALLAM, N. D. (1967): An electron microscope study of the leaf waxes of the genus Eucalyptus L'Heritier. – Ph. D. Thesis, Melbourne
- HALLAM, N. D. (1970): Growths and regeneration of waxes on the leaves of Eucalyptus. – Planta 93 p. 257–268
- HARBORNE, J. B. (1980): Plant Phenolics. – in: BELL, E. A. & B. V. CHARTWOOD (Ed.), Secondary Plant Products. Encycl. of Plant Physiology, N. S. 8, Berlin-Heidelberg-New York: Springer
- HARBORNE J. B., MABRY, T. J. & H. MABRY (1975): The Flavonoids. – London: Chapman & Hall
- HEGNAUER, R. (1962): Chemotaxonomie der Pflanzen 1, Basel-Stuttgart
- HEGNAUER, R. (1968): Chemotaxonomie der Pflanzen 4, Basel-Stuttgart
- HOLLOWAY, P. J. (1971): The chemical and physical characteristics of leaf surfaces. – in: PREECE, T. F. & C. H. DICKINSON (Ed.), Ecology of leaf surface microorganisms. London-New York: Academic Press
- HOLLOWAY, P. J. & S. B. CHALLEN (1966): Thin layer chromatography in the study of natural waxes and their constituents. – J. Chromatogr. 25 p. 336–346
- HULL, H. M. & C. A. BLECKMANN (1977): An unusual epicuticular wax ultrastructure on leaves of Prosopis tamarugo (Leguminosae). – Amer. J. Bot. 64 p. 1083–1091
- JEFFREE, C. E., BAKER, E. A. & P. J. HOLLOWAY (1975): Ultrastructure and recrystallization of

- plant epicuticular waxes. – *New Phytologist* **75** p. 539–549
- JEFFREE, C. F., BAKER, E. A. & P. J. HOLLOWAY (1976): Origins of the fine structure of plant epicuticular waxes. – in: DICKINSON, C. H. & T. F. PREECE (Ed.), *Microbiology of aerial plant surfaces*. London–New York: Academic Press
- JOHNSON, H. B. (1975): Plant pubescence: an ecological perspective. – *Bot. Rev.* **41** p. 233–258
- JUNIPER, B. E. (1960): Growth, development, and effect of the environment on the ultrastructure of plant surfaces. – *J. Linn. Soc. (Bot.)* **56** p. 413–419
- KATES, M. (1972): *Techniques in Lipidology*. – Amsterdam–London–New York
- KNOLL, F. (1974): Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen. – *Jahrb. Wiss. Bot.* **54** p. 448–498
- KNOTHE, E. (1992): Vergleichende Anatomie der unbenetzten Blätter. – Diss. Univ. Heidelberg
- KREGER, D. R. (1948): An x-ray study of waxy coatings from plants. – *Rec. Trav. Bot. Néerl.* **41** p. 603 – 736
- KREGER, D. R. (1958): Wax. – in: *Handbuch d. Pflanzenphysiologie* **10**, p. 249–269
- KUGLER, H. (1970): *Blütenökologie*. – Stuttgart: G. Fischer
- LANGE, O. L. (1959): Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannen-Pflanzen. – *Flora* **147** p. 595–651
- LANGE, O. L. & R. LANGE (1963): Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costa Brava, Spanien). – *Flora* **153**, p. 387–425
- LINSKENS, H. F. (1951): Quantitative Bestimmung der Benetzbarkeit von Blattoberflächen. – *Planta* **38** p. 591–600
- LINSKENS, H. F. (1966): Das Relief der Blattoberfläche. – *Planta* **68** 1–14
- MABRY, T. J., DIFEO, D. R. Jr., SAKIKABARA, M., BOHNSTEDT, C. F. & D. SEIGLER (1977): The natural product of *Larrea*. – in: MABRY, T. J., HINZIKER, J. H. & D. R. DIFEO Jr., *Creosote Bush*. – Stroudsburg
- MALTERUD, K. D., WOLLENWEBER, E. & P. L. D. GOMEZ (1979): The wax of *Calathea lutea*. – *Z. Naturforsch.* **34c** p.157–158
- MANGOLD, K. H. (1967): Aliphatische Lipide. – in: STAHL, E. (Ed.), *Dünnschichtchromatographie* (2. Aufl.), Berlin–Heidelberg–New York: Springer
- MANHEIM, B. S. & T. W. MULROY (1978): Triterpenoids in epicuticular waxes of *Dudleya* species. – *Phytochemistry* **17** p. 1799–1800
- MARTIN, J. T. & B. E. JUNIPER (1970): *The cuticles of plants*. – London: Edward Arnold
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1980): *Anatomy of the Dicotyledons*, Vol. I, Oxford: Oxford University Press
- PROCTOR, M. C. F. (1979): Surface wax on the leaves of some mosses. – *J. Bryol.* **10** p. 531–538
- PROCTOR, M. C. F. (1979): Structure and eco-physiological adaptation in Bryophytes. – in: CLARKE, G. C. S. & J. G. DUCKETT (Ed.), *Bryophyte Systematics* (Systematic Assoc. Special Volume No. 14), London–New York Academic Press
- REICOSKY, D. A. & J. W. HANOVER (1976): Seasonal changes in leaf surface waxes of *Picea pungens*. – *Amer. J. Bot.* **63** p. 449–456
- RENTSCHLER, I. (1971): Die Wasserbenetzbarkeit von Blattoberflächen und ihre submikroskopische Wachsstruktur. – *Planta* **96** p. 119–135
- SARGENT, C. (1976): In situ assembly of cuticular wax. – *Planta* **129** p. 123–126
- SCHIEFERSTEIN, R. H. & W. E. LOOMIS (1959): Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. – *Amer. J. Bot.* **46** p. 625–635
- SCHNEPF, E. (1969): *Sekretion und Exkretion bei Pflanzen*. – Protoplasmatologie VIII/8, Wien–New York: Springer

- SCHNEPF, E. (1972): Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia*. – *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* **163** p. 113 – 125
- SCHNEPF, E. & A. KLASOVA (1972): Zur Feinstruktur von Öl- und Flavon-Drüsen. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **85** p. 249–258
- SCHÖNHERR, J. (1976): Water permeability of isolated cuticular membranes: The effect of cuticular waxes on diffusion of water. – *Planta* **131** p. 159–164
- SCHÖNHERR, E., ECKL, K. & H. GRULER (1979): Water permeability of plant cuticles: The effect of temperature on diffusion of water. – *Planta* **147** p. 21–26
- SCHULZE, E.-D., ELLER, B. M., THOMAS, D. A., WILLERT, D. J. v. & E. BRINCKMANN (1980): Leaf temperatures and energy balance of *Welwitschia mirabilis* in its natural habitat. – *Oecologia (Berl.)* **44** p. 258–262
- SMITH, W. R. (1978): Temperatures of desert plants: another perspective on the adaptability of leaf size. – *Science* **201** p. 614–616
- SWAIN, T. J. (1977): Secondary compounds as protective agents. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* **28** p. 479–501
- WALKER, J. W. (1974): Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. – *Amer. J. Bot.* **61** p. 891–902
- WARTH, A. H. (1956): The chemistry and technology of waxes. – 2nd ed., New York
- WHITECROSS, M. E. & D. J. ARMSTRONG (1972): Environmental effects on epicuticular waxes of *Brassica napus* L. – *Australian J. Bot.* **20** p. 87–95
- WILKINSON, H. P. (1980): The plant surface. – in: METCALFE, C. R. & L. CHALK (1980)
- WOLLENWEBER, E. (1974): Die Verbreitung spezifischer Flavone in der Gattung *Primula*. – *Biochem. Physiol. Pflanzen* **166** p. 419–424
- WOLLENWEBER, E. & E. SCHNEPF (1970): Vergleichende Untersuchungen über die flavonoiden Exkrete von „Mehl“- und „Öl“-Drüsen bei Primeln und die Feinstruktur der Drüsenzellen. – *Z. Pflanzenphysiol.* **62** p. 216–227
- WOLLENWEBER, E., FAVRE-BONVIN, J. & M. JAY (1978): A novel type of flavonoids: Flavonol esters from fern exudates. – *Z. Naturforsch.* **33c** p. 831–835
- WOLLENWEBER, E., DIETZ, V. D. MacNEILL & G. SHILLING (1979): C-methyl flavonones as farina on the fronds of *Pityrogramma pallida*. – *Z. Pflanzenphysiol.* **94** p. 241–246
- WOLLENWEBER, E. & V. H. DIETZ (1980): Flavonoid patterns in the farina of Goldenback and Silverback Ferns. – *Biochem. Syst. Ecol.* **8** p. 21–33
- WOLLENWEBER, E., DIETZ, V. H., SCHILLO, D. & G. SCHILLING (1980): A series of novel flavonones from fern exudates. – *Z. Naturforsch.* **35c**, p. 685–690

REIHEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

MIKROFAUNA DES MEERESBODENS

1973

16. TOR G. KARLING, Anatomy and Taxonomy of a New Otoplanid (Turbellaria, Proseriata) from South Georgia. 11 S. mit 3 Abb., DM 4,80
17. WOLFGANG MIELKE, Zwei neue Harpacticoidea (Crustacea) aus dem Eulitoral der Nordseeinsel Sylt. 14 S. mit 6 Abb., DM 8,20
18. EIKE HARTWIG, Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. I. Systematik. 69 S. mit 20 Abb., DM 24,00
19. ULRICH EHLERS, Zur Populationsstruktur interstitieller Typhloplanoida und Dalyellioida (Turbellaria, Neorhabdocoela). 105 S. mit 89 Abb., DM 32,00
20. PETER AX und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. I. Einführung. 37 S. mit 10 Abb., DM 11,20
21. EIKE HARTWIG, Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. II. Ökologie. 171 S. mit 105 Abb., DM 48,00
22. BEATE EHLERS und ULRICH EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos. II. Gnathostomulida. 27 S. mit 13 Abb., DM 10,50
23. PETER AX und ULRICH EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos. III. Promesostominae (Turbellaria, Typhloplanoida). 16 S. mit 5 Abb., DM 6,00
24. HORST KURT SCHMINKE, Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). 192 S. mit 48 Abb., DM 46,00
25. SIEVERT LORENZEN, Die Familie Epsilonematidae (Nematodes). 86 S. mit 23 Abb., DM 22,60

1974

26. PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. 76 S. mit 29 Abb., DM 24,20
27. PETER AX und RENATE AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. V. Otoplanidae (Turbellaria, Proseriata). 28 S. 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 S. mit 4 Abb., DM 6,40
29. PETER AX und RENATE AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. VII. Nematoplanidae, Polystyliphoridae, Coelogygnoporidae (Turbellaria, Proseriata). 28 S. mit 10 Abb., DM 10,80
30. ULRICH EHLERS und PETER AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. VIII. Trigonostominae (Turbellaria, Typhloplanoida). 33 S. mit 13 Abb., DM 11,80
31. WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Polychaeten aus brasilianischen Sandstränden. 16 S. mit 6 Abb., DM 7,60
32. ANNO FAUBEL, Die Acoela (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 58 S. mit 29 Abb., DM 17,20
33. DIETRICH BLOME, Zur Systematik von Nematoden aus dem Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. 25 S. mit 48 Abb., DM 8,80
34. BEATE SOPOTT-EHLERS und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. IX. Dolichomacrostomidae (Turbellaria, Macrostomida). 20 S. mit 7 Abb., DM 8,00
35. HANS VOLKMAR HERBST, Drei interstitielle Cyclopinae (Crustacea, Copepoda) von der Nordseeinsel Sylt. 17 S. mit 32 Abb., DM 6,80
36. HELMUT KUNZ, Zwei neue afrikanische Paramesochridae (Copepoda Harpacticoidea) mit Darstellung eines Bewegungsmechanismus für die Furkaläste. 20 S. mit 31 Abb., DM 8,40
37. WOLFGANG MIELKE, Eulitorale Harpacticoidea (Copepoda) von Spitzbergen. 52 S. mit 28 Abb., DM 17,80
38. WILFRIED SCHEIBEL, Ameira divagans Nicholls, 1939 (Copepoda, Harpacticoidea). Neubearbeitung aus der Kieler Bucht. 10 S. mit 18 Abb., DM 8,00
39. GERTRAUD TEUCHERT, Aufbau und Feinstruktur der Muskelsysteme von *Turbanella cornuta* Remane (Gastrotricha, Macrodasyoidea). 26 S. 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 S. mit 6 Abb., DM 6,60
41. SIEGMAR HOXHOLD, Zur Populationsstruktur und Abundanzdynamik interstitieller Kalyptrorhynchia (Turbellaria, Neorhabdocoela). Untersuchungen an einem mittel-lotischen Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. 134 S. mit 97 Abb., DM 40,60
42. REINHARD M. RIEGER and SETH TYLER, A new glandular sensory organ in interstitial Macrostomida (Turbellaria). I. Ultrastructure. 41 S. mit 15 Abb., DM 15,40
43. PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. X. Kinorhyncha. 15 S. mit 2 Abb., DM 6,20
44. WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Fauna von Galapagos. XI. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta). 146 S. mit 63 Abb., DM 40,80
45. ANNO FAUBEL, Macrostomida (Turbellaria) von einem Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. 32 S. mit 12 Abb., DM 11,80
46. BEATE SOPOTT-EHLERS und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XII. Myozona Marcus (Turbellaria, Macrostomida). 19 S. mit 7 Abb., DM 8,40
47. SIEVERT LORENZEN, Glochinema nov. gen. (Nematodes, Epsilonematidae) aus Südchile. 22 S. mit 4 Abb., DM 8,20
48. PETER AX und ANNO FAUBEL, Anatomie von *Psammomacrostomum equicaudum* Ax. 1966 (Turbellaria, Macrostomida). 12 S. mit 2 Abb., DM 6,20
49. ULRICH EHLERS, Interstitielle Typhloplanoida (Turbellaria) aus dem Litoral der Nordseeinsel Sylt. 102 S. mit 45 Abb., DM 31,40
50. WERNER KATZMANN et LUCIEN LAUBIER, Le genre *Fauveliopsis* (Polychète sédentaire) en Méditerranée. 16 S. mit 4 Abb., DM 7,80

1975

51. HERBERT MOCK und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XIII. *Ototyphlonemertes* Diezing (Nemertini, Hoplonemertini). 40 S. mit 16 Abb., DM 13,40
52. WOLFGANG MIELKE, Systematik der Copepoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 134 S. mit 87 Abb., DM 49,60

53. J. B. J. WELLS, HELMUT KUNZ and G. CHANDRA-SEKHARA 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 *Kliopsyllus* Kunz. 16 S. mit 27 Abb., DM 7,80
54. BEATE SOPOTT-EHLERS und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XIV. Polycladida (Turbellaria). 32 S. mit 13 Abb., DM 12,80
55. SIEVERT LORENZEN, *Rhynchonema*-Arten (Nematodes, Monhysteridae) aus Südamerika und Europa. 29 S. mit 11 Abb., DM 10,40

1976

56. ANNO FAUBEL, Populationsdynamik und Lebenszyklen interstitieller Acoela und Macrostomida (Turbellaria). Untersuchungen an einem mittel-lotischen Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. 107 S. mit 75 Abb., DM 32,00
57. PETER SCHMIDT und BEATE SOPOTT-EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos. XV. *Macrostomum* O. Schmidt, 1848 und *Siccomacrostomum triviale* nov. gen. nov. spec. (Turbellaria, Macrostomida). 45 S. mit 16 Abb., DM 16,00
58. DAVID MCKIRDY, PETER SCHMIDT and MAXINE MCGINTY-BAYLY, Interstitielle Fauna von Galapagos. XVI. Tardigrada. 43 S. mit 11 Abb., DM 16,00
59. WOLFGANG MIELKE, Ökologie der Copepoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. 86 S. mit 41 Abb., DM 28,20
60. BEATE SOPOTT-EHLERS, Interstitielle Macrostomida und Proseriata (Turbellaria) von der französischen Atlantikküste und den Kanarischen Inseln. 35 S. mit 14 Abb., DM 12,80

1977

61. WOLFGANG STERRER and PETER AX (Eds.), The Meiofauna Species in Time and Space. Proceedings of a Workshop Symposium Bermuda Biological Station. 1975. 316 S. mit 122 Abb. und 24 Tab., DM 74,00
62. PETER SCHMIDT und WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Fauna von Galapagos. XVII. Polygordiidae, Saccocirridae, Protodrilidae, Nerillidae, Dinophilidae (Polychaeta). 38 S. mit 22 Abb., DM 10,80
63. WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Fauna von Galapagos. XVIII. Nereidae, Eunicidae, Dorvilleidae (Polychaeta). 40 S. mit 13 Abb., DM 10,00
64. PETER AX und RENATE AX, Interstitielle Fauna von Galapagos. XIX. Monocelididae (Turbellaria, Proseriata). 44 S. mit 26 Abb., DM 13,00
65. ILSE BARTSCH, Interstitielle Fauna von Galapagos. XX. Halacaridae (Acari). 108 S. mit 444 Abb., DM 25,80
66. DAVID A. DOE and REINHARD M. RIEGER, A new species of the genus *Retronectes* (Turbellaria, Catenu- lida) from the coast of North Carolina, U.S.A. 10 S. mit 2 Abb., DM 4,80

1978

67. HERBERT MOCK, *Ototyphlonemertes pallida* (Keferstein, 1862) (Hoploneurini, Monostilifera). 14 S. mit 4 Abb., DM 5,00
68. PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XXI. Lebensraum, Umweltfaktoren, Gesamtfuna. 52 S. mit 19 Abb., DM 12,80
69. ILSE BARTSCH und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XXII. Zur Ökologie der Halacaridae (Acari). 38 S. mit 25 Abb., DM 10,40
70. ILSE BARTSCH, Halacaridae (Acari) von Gezeitenstränden Nordnorwegens. 23 S. mit 47 Abb., DM 8,00

1979

71. GÜNTER TZSCHASCHEL, Marine Rotatoria aus dem Interstitial der Nordseeinsel Sylt. 64 S. mit 25 Abb., DM 12,20
72. ULRICH EHLERS und JÜRGEN DÖRJE, Interstitielle Fauna von Galapagos. XXIII. Acoela (Turbellaria). 75 S. mit 30 Abb., DM 24,50
73. NICOLE COINEAU und PETER SCHMIDT, Interstitielle Fauna von Galapagos. XXIV. Microparasellidae (Isopoda Asellota). 19 S. mit 4 Abb., DM 5,60
74. ILSE BARTSCH und PETER SCHMIDT, Zur Verbreitung und Ökologie einiger Halacaridae (Acari) in Sandstränden der Ostsee (Kieler Bucht), der Nordsee (Sylt) und des Europäischen Nordmeeres (Tromsø). 37 S. mit 32 Abb., DM 13,40
75. THOMAS MEINEKE und WILFRIED WESTHEIDE, Gezeitenabhängige Wanderungen der Interstitialfauna in einem Sandstrand der Insel Sylt (Nordsee). 36 S. mit 28 Abb., DM 12,20
76. EDWARD E. RUPPERT, Morphology and Systematics of the Xenotrichulidae. 56 S. mit 28 Abb., DM 17,40
77. WOLFGANG MIELKE, Interstitielle Fauna von Galapagos. XXV. Longipediidae, Canuellidae Ectinosomatidae (Harpacticoida). 107 S. mit 60 Abb., DM 31,30
78. HERBERT MOCK, Chaetonotoidea (Gastrotricha) der Nordseeinsel Sylt. 107 S. mit 54 Abb., DM 28,-
79. ILSE BARTSCH, Halacaridae (Acari) von der Atlantik-Küste Nordamerikas. Beschreibung der Arten. 62 S. m. 160 Abb., DM 16,40

1980

80. BEATE EHLERS und ULRICH EHLERS, Zur Systematik und geographischen Verbreitung interstitieller Turbellarien der Kanarischen Inseln. 23 S. mit 11 Abb., DM 8,40
81. GÜNTER TZSCHASCHEL, Verteilung, Abundanzdynamik und Biologie mariner interstitieller Rotatoria. 56 S. m. 36 Abb., DM 17,40

1981

82. WILFRIED WESTHEIDE, Interstitielle Fauna von Galapagos, XXVI. Questidae, Cirratulidae, Acrocirridae, Ctenodrilidae (Polychaeta). 24 S., m. 7 Abb., DM 8,-
83. ULRICH EHLERS und BEATE EHLERS, Interstitielle Fauna von Galapagos, XXVII. Byrsophlebiidae, Promesostomidae Brinkmanniellinae, Kytorhynchidae (Turbellaria, Typhloplanoida). 36 S. mit 16 Abb., DM 12,80

REIHEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

TROPISCHE UND SUBTROPISCHE PFLANZENWELT

1974

12. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (3. Mitteilung). 27 S. mit 15 Abb. und 1 Farbtaf., DM 10,80
13. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (4. Mitteilung). 37 S. mit 20 Abb., DM 15,20

1975

14. NESTA EHLER, Beitrag zur Kenntnis der Mikromorphologie der Coroll-Epidermen von Stapelien und ihre taxonomische Verwertbarkeit. 59 S. mit 80 Einzelabbildungen, DM 26,00
15. HELMUT UHLARZ, Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Gattung *Pachypodium* LINDL. (Apocynaceae, Echioideae). I. Die basalen Blatteffigurationen. 61 S. mit 34 Abb., DM 22,40

1976

16. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (5. Mitteilung). 57 S. mit 31 Abb., DM 24,00
17. HANS-PETER WERTEL, Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Bau und Stellung der Infloreszenzen bei einigen Stapelien-Gattungen (Fam.: *Asclepiadaceae*). 70 S. mit 56 Abb., DM 26,00
18. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (6. Mitteilung). 31 S. mit 12 Abb., DM 11,60

1977

19. WILHELM BARTHLOTT und NESTA EHLER, Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. 105 S. mit 119 Abb., DM 38,00
20. NESTA EHLER, Bromeliestudien. II. Neue Untersuchungen zur Entwicklung, Struktur und Funktion der Bromelien-Trichome. 40 S. mit 45 Abb., DM 13,20
21. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (7. Mitteilung). 48 S. mit 26 Abb., DM 20,00

1978

22. RAINER SCHILL und ULRIKE JAKEL, Beitrag zur Kenntnis der *Asclepiadaceen* Pollinarien. 122 S. mit 21 Tafeln und 2 Textabb., DM 43,00
23. HELMUT UHLARZ, Über die Stipularorgane der *Euphorbiaceae*, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Rudimentation. 65 S. mit 31 Abb., DM 22,00
24. KLAUS NAPP-ZINN, REINHOLD SCHMIDT und HEIDI GENSCHER, Vergleichend-anatomische Untersuchungen an petaloiden Hochblättern. I. Bromeliaceen (zugleich Abhandlung III der Reihe „Bromeliestudien“). 87 S. mit 39 Abb. und 11 Tab., DM 24,00

1979

25. EBERHARD SCHNEPP, FRITZ WITZIG und RAINER SCHILL, Über Bildung und Feinstruktur des Translators der Pollinarien von *Asclepias curassavica*. 40 S. mit 1 Abb. und 12 Tafeln, DM 10,60
26. KLAUS NAPP-ZINN und WERNER HEINS, Vergleichend-anatomische Untersuchungen an petaloiden Hochblättern. II. *Acanthaceae*. 52 S. mit 16 Abb. und 8 Tab., DM 15,80
27. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (8. Mitteilung). 24 S. mit 9 Abb. (= 22 Einzelabb.), DM 8,80
28. DAVID F. CUTLER und HEIDRUN HARTMANN, Scanning electron microscope studies of the leaf epidermis in some succulents. 57 S. mit 15 Tafeln, DM 17,80
29. HANS A. FROEBE, Die Infloreszenzen der *Hydrocotyloideen* (*Apiaceae*). 181 S. mit 57 Abb. und 6 Tab., DM 71,80
30. WILHELM BARTHLOTT und BRIGITTA MARTENS, Cuticular-Taxonomie der Gräser eines westafrikanischen Savannengebietes unter dem Aspekt der Futterpräferenz-Analyse wildlebender Großsäuger. 113 S. mit 73 Abb., DM 38,00
31. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (9. Mitteilung). 29 S. mit 15 Abb. (= 35 Einzelabb.), DM 10,60

1981

32. WILHELM BARTHLOTT, ECKHARD WOLLENWEBER, Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. 67 S. mit 39 Abb., DM 24,80

INFORMATIONSAUFNAHME UND INFORMATIONSVERRARBEITUNG IM LEBENDEN ORGANISMUS

1971

1. JOSTA LAUER und MARTIN LINDAUER, Genetisch fixierte Lerndispositionen bei der Honigbiene. 87 S. mit 65 Abb., DM 22,00

1973

2. WOLFGANG WILTSCHKO, Kompaßsysteme in der Orientierung von Zugvögeln. 52 S. mit 10 Abb., DM 12,00

1975

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

RESEARCH IN MOLECULAR BIOLOGY

1973

1. RUDOLF K. ZAHN, Fakten und Probleme der Programmierten Synthese. 41 S. mit 35 Abb., DM 16,00
2. RUDOLF K. ZAHN, WERNER E. G. MÜLLER and 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 HÖNIG und RUDOLF K. ZAHN, Desoxyribonucleinsäure-Isolierung. Die kontrollierte kontinuierliche und fraktionierende Fällung der Salze kationischer Detergentien mit Makropolyanionen als neue Methode. 78 S. mit 9 Abb., DM 20,80
4. HAMAO UMEZAWA, Development and Mechanism of Action of Bleomycin, TOKUJI ICHIKAWA, Über ein neues Zytostatikum: Bleomycin. 30 S. mit 6 Abb. sowie 12 Kunstdrucktafeln mit 24 Abb., DM 41,60

1975

5. SIDNEY BRENNER, Complex Genetic Programmes. (Karl-August-Forster-Lectures 13). 37 S., DM 10,60
6. F. J. BOLLUM, Terminal Deoxynucleotidyl Transferase: Source of Immunological Diversity? (Karl-August-Forster-Lectures 14). 47 S. mit 11 Abb., DM 13,80

1976

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

1978

8. WERNER E. G. MÜLLER, ISABEL MÜLLER and RUDOLF K. ZAHN, Aggregation in Sponges. Regulation of Programmed Synthesis by Cell Membrane Changes. 87 S. mit 43 Abb., DM 34,00
9. WERNER E. G. MÜLLER and RUDOLF K. ZAHN, Biochemistry of Antivirals. Mechanism of Action and Pharmacology. 87 S. mit 28 Abb., DM 29,40

FUNKTIONSANALYSE BIOLOGISCHER SYSTEME

1975

2. KLAUS BRODDA, Zur Theorie des Säure-Basen-Haushalts von menschlichem Blut. 105 S. mit 19 Abb. und 1 Falttabelle, DM 46,00

1976

3. REINHARD WODICK, Möglichkeiten und Grenzen der Bestimmung der Blutversorgung mit Hilfe der lokalen Wasserstoffclearance. 167 S. mit 27 Abb., DM 68,00

1978

4. JOHANNES W. ROHEN, (Ed.), Functional Morphology of Receptor Cells. A Symposium held at the occasion of the International Congress of Anatomists, Tokyo, 1975. 180 S. mit 91 Abb., DM 62,00

1979

5. GERHARD THEWS, Der Einfluß von Ventilation, Perfusion, Diffusion und Distribution auf den pulmonalen Gasaustausch. Analyse der Lungenfunktion unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. 126 S. mit 40 Abb. und 24 Tab., DM 46,20

1980

6. WERNER NACHTIGALL (Hrsg.), Instationäre Effekte an schwingenden Tierflügeln. Beiträge zu Struktur und Funktion biologischer Antriebsmechanismen. 129 S. mit 77 Abb., DM 46,70
7. HANS-MICHAEL JENNEWEIN, Funktionelle Untersuchungen an isolierten Magenmucosazellen im Vergleich zu in Vivo-Funktionen der Magenmucosa, mit 35 Abb., DM 44,00