

Raster-Elektronenmikroskopie pflanzlicher Oberflächen: Ökologische und stammesgeschichtliche Aspekte der Mikrostrukturen.

Wilhelm Barthlott

Botanisches Institut und Botanischer Garten der Universität Bonn
Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät

1. Einleitung

Bereits mit bloßem Auge lassen Pflanzenoberflächen eine hohe mikrostrukturelle Mannigfaltigkeit erahnen: wohl jedem bekannte Beispiele sind die wachsartig bereiften Weintrauben, filzig-haarige (z.B. Königskerze) oder glänzend-glatte (z.B. Gummibaum) Blätter. Leicht beobachtbar ist auch, daß viele Pflanzen nur schwer mit Wasser benetzbar sind: Regentropfen perlen schnell von ihrer Oberfläche ab. Und schließlich gibt es eine weitere triviale Erfahrung, die jedoch - vielleicht gerade wegen ihrer Trivialität - kaum bewußt registriert wird: pflanzliche Oberflächen sind meist erstaunlich sauber. Dies gilt vorwiegend für schwer benetzbare Oberflächen. Ein im Spätsommer geernteter Apfel oder Kohlkopf zeigt kaum Spuren einer Kontamination, selbst wenn er in einem Gebiet mit hoher atmosphärischer Staubbelastung herangereift ist.

Alle diese Erscheinungen sind von der Chemie und der Feinstruktur der Oberflächen abhängig. Vorwiegend mit dieser Feinstruktur, oder genauer gesagt der Mikroskulptur (= Relief oder "Rauigkeit") und ihren systematisch-evolutiven bzw. ökologischen Aspekten beschäftigt sich dieser Aufsatz. Seit Ende der sechziger Jahre steht mit dem Raster-Elektronenmikroskop (REM) eine elegante Methode zur Verfügung, diese Mikroskulpturen in dem weiten Bereich zwischen etwa 10-facher und 100 000-facher Vergrößerung mit hoher Tiefenschärfe (scheinbar "dreidimensional") darzustellen. Eine ungeheure Fülle von Daten wurde publiziert: bereits 1974 zählte man 1658 Publikationen mit REM-Daten zu Pflanzenoberflächen (JOHNSON 1976). Als allgemeine Einführung in die Struktur von Pflanzenoberflächen sei auf die Buchpublikationen von CUTLER, ALVIN und PRICE (1982), MARTIN und JUNIPER (1970) sowie JUNIPER und JEFFREE (1983) verwiesen.

Die folgende kurze Übersicht beruht auf den REM-Untersuchungen von über 10 000 verschiedenen Arten von Gefäßpflanzen (d.h. Farne, Nacktsamer und Blütenpflanzen) und einer Anzahl von Moosen. Sie wurden in der eigenen Arbeitsgruppe zwischen 1971 und 1990 durchgeführt (Übersicht in BARTHLOTT 1990); vergleichend konnten rund 50 000 REM-Aufnahmen ausgewertet werden. Es stand dabei in den ersten Jahren die Erforschung der damals kaum bekannten strukturellen Diversität im Vordergrund. Später konzentrierten sich die Arbeiten auf die systematische Verwendbarkeit dieser Merkmale zum Erkennen verwandtschaftlicher Zusammenhänge. Heute bilden vor allem funktionell-ökologische Aspekte den Schwerpunkt der vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) unterstützten Forschungen.

2. Struktur und Mikroskulptur der Oberflächen

Nach außen wird der Pflanzenkörper (mit Ausnahme der Wurzeln und sogenannter "sekundärer Abschlußgewebe" wie Borke) durch ein meist einschichtiges Abschluß-

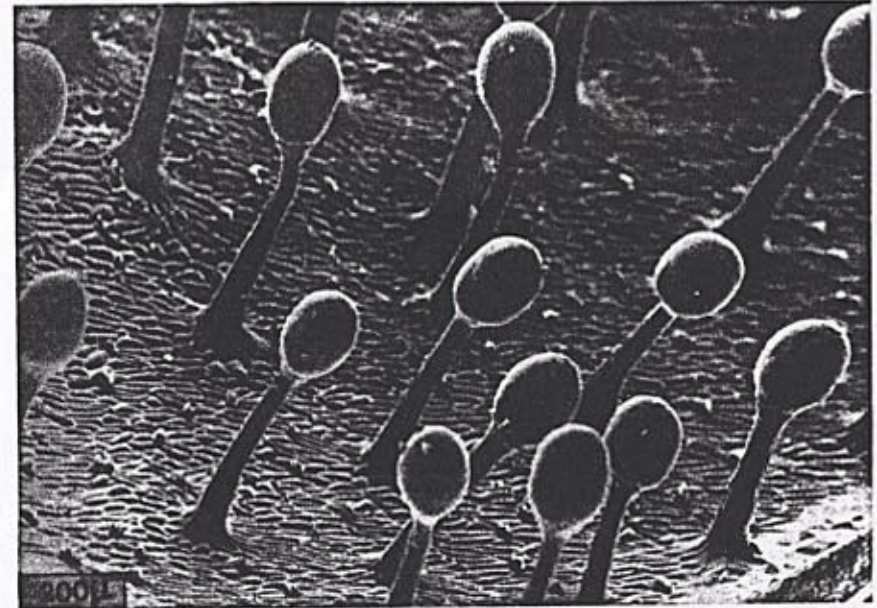


Abb. 1: Blattoberfläche eines fleischfressenden Sonnentaus (*Drosera*) mit vielzelligen gestielten Klebe- und Verdauungsdrüsen bei niedriger Vergrößerung (112-fach).

Gewebe, die Epidermis, begrenzt. Die Außenwände der Epidermiszellen sind mit Cutin imprägniert, chemisch äußerst stabile, hochpolymere Fettsäureester (HOLLOWAY 1982, KOLATTUKUDY 1980), die biologisch kaum abbaubar sind. Die äußerste, als Cuticula bezeichnete Grenzschicht überzieht die gesamte Epidermis und kann zusätzlich durch Wachse und ähnliche Substanzen (BAKER 1982, BARTHLOTT und WOLLENWEBER 1981) imprägniert sein. Die Atmung wird durch besondere verschließbare Zellkomplexe, die Spaltöffnungsapparate (Stomata), ermöglicht.

Die im REM beobachtbare mikroskulpturelle Vielfalt beruht auf der Ausgestaltung verschiedener Bauelemente der Epidermis-Zellwände. Eine diagnostische Erfassung ist am einfachsten durch eine Gliederung in primäre, sekundäre und tertiäre Skulpturen (BARTHLOTT 1981) möglich:

- Die Primärskulptur umfaßt die oberflächlich sichtbare Gesamtform der Epidermiszellen. Diese sind in der Aufsicht meist tetra- bis octogonal, isodiametrisch oder elongiert. Die Zellgrenzen (Antiklinen) verlaufen gerade oder oftmals artspezifisch verzahnt. Die Außenwände (Periklinen) können flach (tabular), leicht eingesenkt (konkav) oder ausgewölbt (konvex; Abb. 2) sein; im letzteren Falle gibt es alle Übergänge von Papillen bis zu einzelligen Haaren. Die Primärskulptur ist oft verantwortlich für die bereits mit dem bloßen Auge oder bei Lupenvergrößerung sichtbare "Struktur" einer Oberfläche (Abb. 1).

- Die Sekundärskulptur beschreibt die Rauigkeit der Zellwandoberfläche im engeren Sinne. Es ist vor allem die Cuticula selbst, die fein regelmäßig streifenartig ornamentiert sein kann (Abb. 2); die Skulptur wird durch Systeme von Hohlfalten über der glatten eigentlichen Zellwand (Abb. 3) hervorgerufen; ihre Entwicklungsgeschichte ist letztlich bis heute nicht verstanden. Oftmals zeichnen sich unterhalb der Cuticula liegende Wandstrukturen reliefartig als Sekundärskulptur auf der Oberfläche ab (z.B. die subcuticularen Kieselkörper aller Schachtelhalmgewächse).

Barthlott, Wilhelm, Professor für Botanik, Dr. rer. nat.; geb. 1946 in Forst (Bad.-Württ.); Studium der Biologie in Heidelberg, dort Promotion (1973) und Habilitation (1981); Professor an der FU Berlin 1982-1988; Seit 1985 Direktor am Botanischen Institut und Botanischen Garten der Universität Bonn. Schwerpunkt der Forschungs- und Lehrtätigkeit: Systematik, Biodiversität und ökogeographische Anpassung vorwiegend tropischer Pflanzengruppen; Feinstruktur cuticularer Oberflächen.

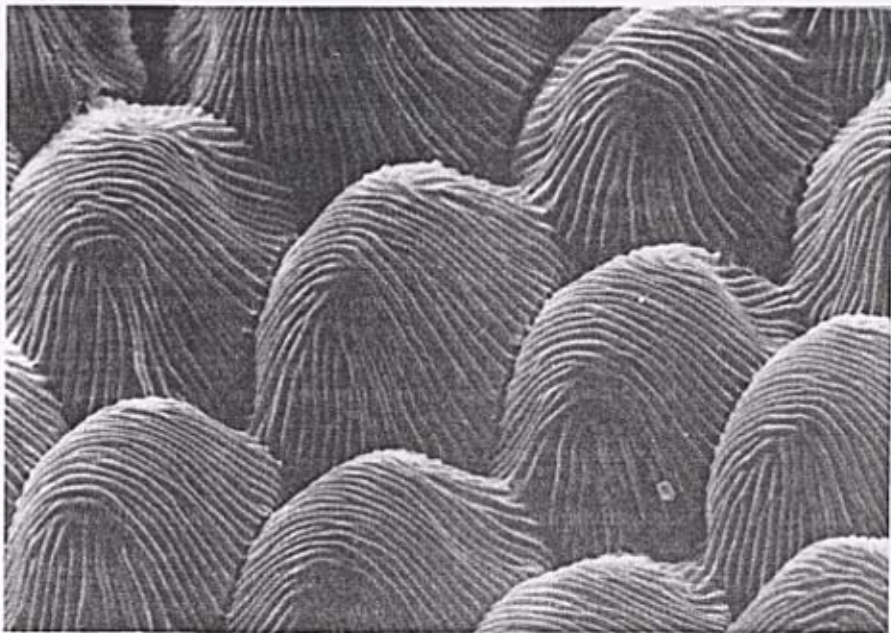


Abb.2: Blütenblatt einer Composite (Anthemis): die konvexen Zellen zeigen eine regelmäßige Sekundärskulptur durch ein cuticulares Faltungsmuster (Vergr. 1540-fach)

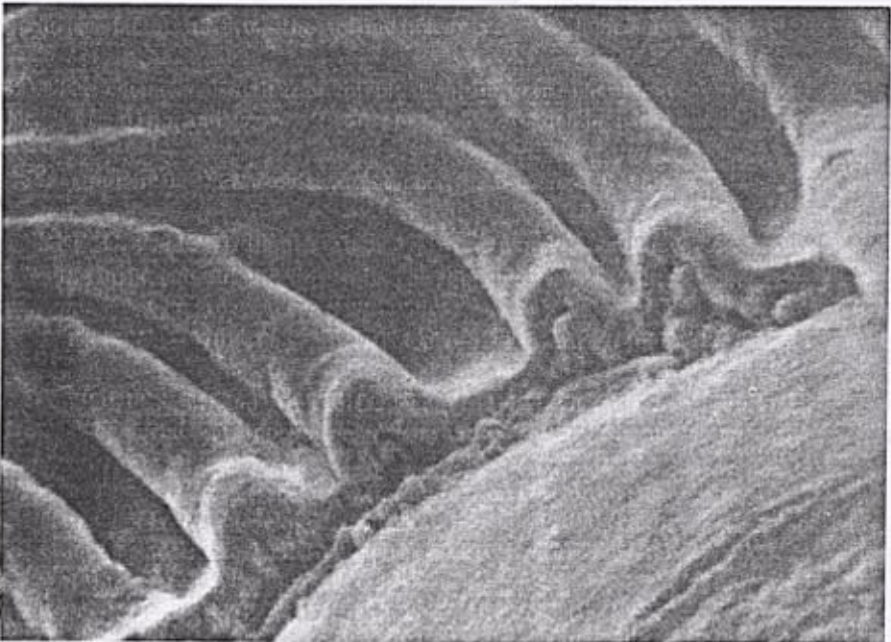


Abb.3: An einer der Abb. 2 entsprechenden Zelloberfläche (Aztekium sp.) wurde durch eine Enzym- und Ultraschall-Behandlung ein Teil der Cuticula herausgebrochen: im Vordergrund erkennt man die glatte zellulosereiche Zellwand, über der sich (Hintergrund) die Cuticula in regelmäßige Falten legt (Vergr. 14 000-fach).

Abb. 2-3: Cuticulare Faltungsmuster

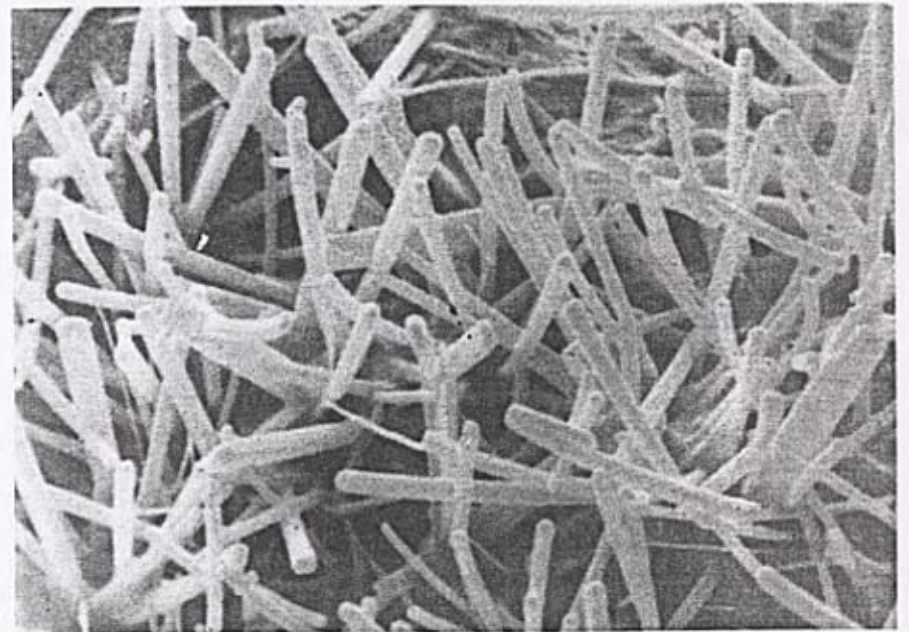


Abb.4: Einfache vierkantige, glatte, terpenoide Stäbchenkristalloide eines Farnes (Campylo-neurum sp.).

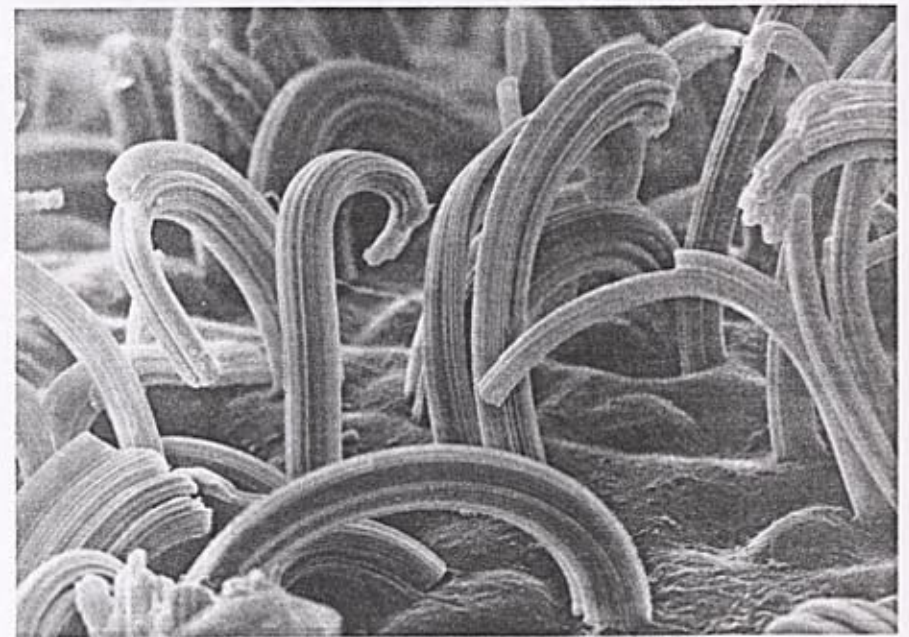


Abb.5: Zusammengesetzte längsgeriefte Wackskristalloide (Phenakospermum sp., Vergr. 2940-fach): diese Wackse des "Strelitzia-Types" finden sich nur bei Palmenartigen, Ingwerartigen, Grasartigen und verwandten einkeimblättrigen Gruppen.

Abb. 4-7: Wackse und ähnliche Epicuticularsekrete.

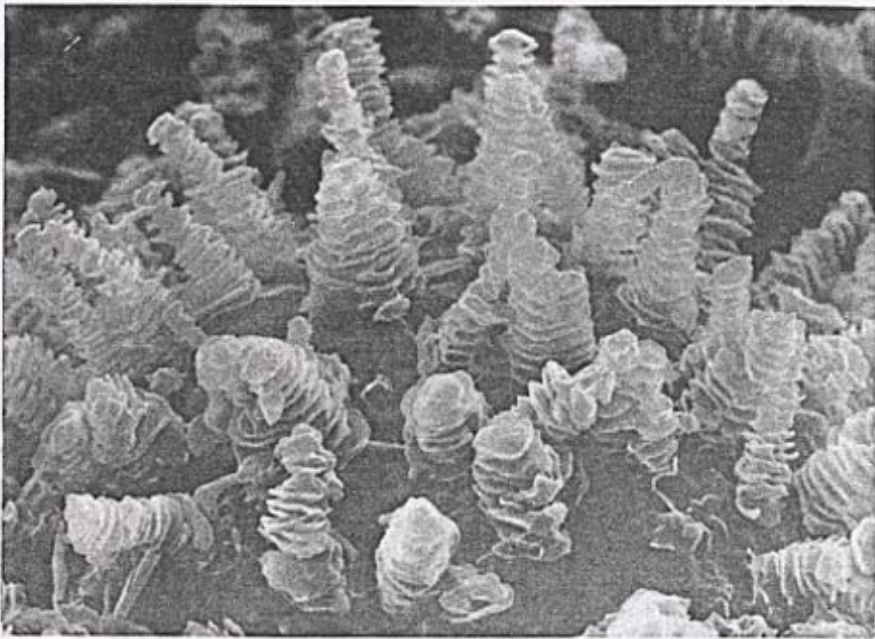


Abb. 6: Quergeriefte Wachsstäbchen (*Williamodendron* sp., Vergr. 8400-fach): dieser "Aristolochia-Typ" von Epicuticularwachsen charakterisiert die altertümlichen zweikeimblättrigen Familien (*Magnoliidae*).

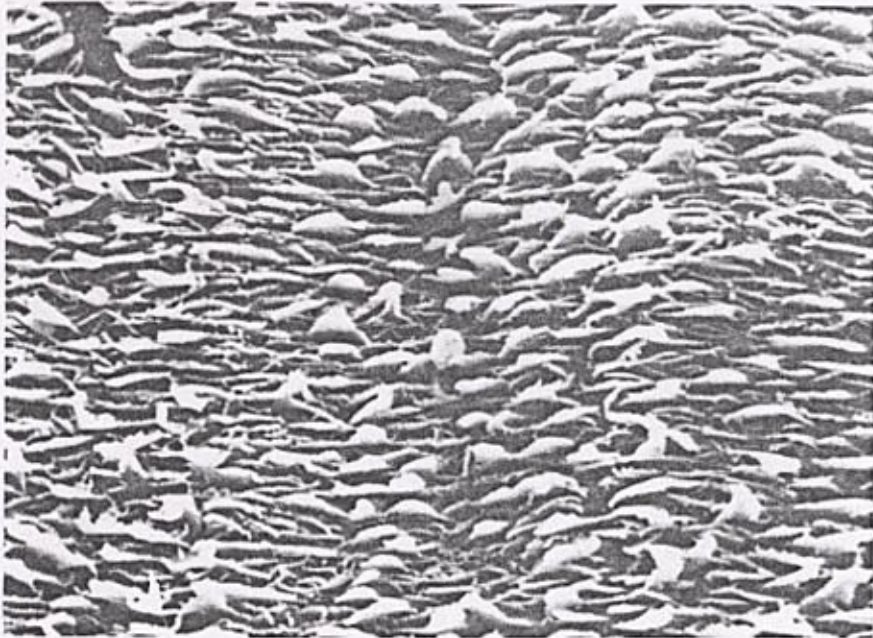


Abb. 7: Feine Wachschrüppchen mit paralleler Ausrichtung (*Asparagus* sp., Vergr. 6300-fach): der "Convallaria-Typ" ist auf die lilienartigen Familiengruppen der Einkeimblättrigen beschränkt.

Abb. 4-7: Wachse und ähnliche Epicuticularsekrete.

- Die Tertiärskulptur wird von durch die Cuticula ausgeschiedenen Sekreten verursacht. Es handelt sich meist um Wachse oder noch komplexere Substanzgemische, bei denen auch Flavonoide und Terpenoide (Abb. 4) eine bedeutende Rolle spielen können. Sie liegen selten als dünne Schichten, meist jedoch als charakteristische Kristalloide (Abb. 4-7) vor. Obwohl diese Kristalloide als reifartiger Belag bereits mit dem bloßen Auge sichtbar sind (Weintrauben, Schilfblätter), ist ihre vielfältige und beinahe immer systematisch spezifische Feinstruktur nur mit hochauflösenden Raster-Elektronenmikroskopen darstellbar. Im gesamten Pflanzenreich sind einfache Stäbchen (Abb. 4) oder Schüppchen (Abb. 7) häufig. Längsgeriefte (Abb. 5) oder quergeriefte (Abb. 6) Kristalloide sind auf ganz bestimmte Familiengruppen innerhalb des Pflanzenreiches beschränkt.

Diese scheinbar umständliche Terminologie mag nach einem überflüssigen formalnomenklatorischen System aussehen. Sie ermöglicht jedoch bei der Analyse im REM eine eindeutige Beschreibung der oftmals komplizierten Oberflächen und vergleichbaren Strukturelemente. Die einzelnen Skulpturgruppen sind zwar einander überlagert, aber überraschenderweise nicht beliebig kombinierbar: so schließen sich das Vorkommen von Sekundär- und Tertiärskulptur an einer Zelloberfläche beinahe vollständig aus.

3. Funktionelle und ökologische Aspekte

Als triviale Beobachtung läßt sich feststellen, daß die der Luft und Sonne ausgesetzten Oberflächen von Pflanzen (und Tieren) nur selten glatt, sondern meist in mikroskopischen Dimensionen regelmäßig skulpturiert sind. Über die cuticuläre Oberfläche als dünner Grenzschicht läuft - mit Ausnahme des Wurzelbereiches - jede Interaktion zwischen lebender Pflanze und ihrer Umwelt. Somit ist zu erwarten, daß Oberflächenstrukturen eine hohe funktionelle Bedeutung zukommt. Zu bestimmten Funktionskreisen (z.B. Kontrolle des Wasserverlustes) liegen zahlreiche Untersuchungen vor; über andere Aufgaben von Oberflächenskulpturen (z.B. über den "Selbstreinigungseffekt") lagen so gut wie keine Daten vor, die Funktion an sich blieb überraschenderweise überschen. Viele der Skulpturen (z.B. kristalloide Epicuticular-Wachse und Flavonoide) wurden eher als Stoffwechsel-Abfallprodukte betrachtet; komplizierte Mikrostrukturen als "physiologischer Sack". Die ökologische Bedeutung von Oberflächenskulpturen (vgl. Schema Abb. 9) kann man etwa in folgende fünf Bereiche gliedern:

I. Spezielle Anpassungen für eng begrenzte Aufgaben. Viele auffällige Merkmale sind Anpassungen an bestimmte Sonderfunktionen, für die oft schon seit langem der enge Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion bekannt ist. Beispiele sind Abwehrorgane wie die stechenden Haare der Brennnessel oder die mannigfaltigen Anpassungen der Fangblätter fleischfressender Pflanzen (z.B. Verdauungsdrüsen des Sonnentaus Abb. 1). Es ließe sich hier eine beinahe endlose Liste solcher Sonderfunktionen anfügen, die jedoch kaum von allgemeinem Interesse sind.

II. Mechanische Stabilität: die dicken und cutinisierten Außenwände der oftmals miteinander verzahnten Epidermiszellen erhöhen die Stabilität der Oberfläche (z.B. auch "Wellblech-Effekt" von Cuticular-Falten: Abb. 2 u. 3), bieten einen gewissen Schutz vor mechanischen Umwelteinflüssen (Regen, Wind) und funktionieren auch als erste Abwehrbarriere beim Befall mit pathogenen Mikroorganismen.

III. Transpiration und Gasaustausch. Kräftige Behaarung mit toten luftgefüllten Trichomen, starke Cutinisierung und Wachsschichten reduzieren den Wasserverlust durch die Oberfläche. Diese Funktion ist gut untersucht (z.B. SCHÖNHERR 1982) und gilt als eine der wesentlichen Aufgaben vieler Oberflächenstrukturen. Nicht erklärbar mit dieser Funktion ist die Tatsache, daß zum Beispiel Wachse üblicherweise überhaupt nicht als geschlossene Schichten, sondern in Form solitärer Kristalloide (Abb. 4-7) vorliegen, die

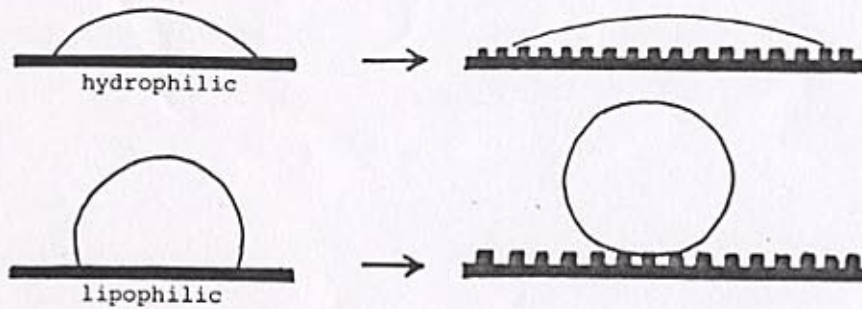


Abb.8: Schema zum Zusammenhang zwischen Chemie, Mikroskulptur und Benetzbarkeit biologischer Oberflächen. Obere Reihe zwei chemisch identische hydrophile Oberflächen: links glatt mit aufgesetztem flachen Wassertropfen, rechts die gleiche Oberfläche skulpturiert: das Wasser kriecht auf der "filzartigen" Skulptur. Untere Reihe zwei hydrophobe Oberflächen: links glatt, an der rechten skulpturierten Oberfläche wird die extreme Wasserabstoßung mit hohem Randwinkel durch die Mikroskulptur verstärkt (gering verändert aus BARTHLOTT 1990).

kaum eine "Abdichtung" übernehmen können. Auf der anderen Seite können Primärskulpturen als Elemente der Oberflächenvergrößerung (z.B. Papillen) den Gasaustausch erhöhen. Es gibt Hinweise, daß die Oberflächen-Rauhigkeiten bei Luftbewegung erhöhte Turbulenzen schaffen und damit ebenfalls die Möglichkeit des Gasaustausches erhöhen. Flächige Blätter besitzen oftmals besonders stark skulpturierte Ränder, vielleicht handelt es sich dabei - ähnlich wie bei Vogelschwingen - um sogenannte "Turbulenzhilfen".

IV. Oberflächentemperatur bei Sonneneinstrahlung. Bei direkter Insolation könnten die Blattertemperaturen leicht den relativ niedrigen Toleranzwert der lebenden Zelle übersteigen. Die Pflanze reguliert dies durch Transpirationskühlung, also durch Wasserabgabe. Dies ist nur begrenzt möglich: die heißesten sind oft auch die trockensten Tage, und die Pflanze steht zwischen Temperatur- und Wasserstress. Hier ermöglichen Oberflächenskulpturen über zwei unterschiedliche Mechanismen (Abb.9) eine gewisse Kontrolle ohne Transpirationskühlung. Zum einen sind die mikroskopischen Wachskristalloide besser als durchgehende Schicht geeignet, den langwelligen Anteil der Globalstrahlung zu reflektieren (z.B. ELLER 1979, SCHULZE et al. 1980) und damit den Temperaturanstieg zu reduzieren. Zum anderen wird vermutlich durch die oben angesprochene Schaffung von Mikroturbulenzen ein erhöhter Energieaustausch der insulierten Oberfläche mit der umgebenden kühleren Luft möglich: selbst an extrem heißen Sommertagen steigt deren Temperatur kaum über 40 Grad Celsius an.

V. Benetzbarkeit und Kontamination. Nur die wenigen Pflanzen, deren Wasserhaushalt auf cuticularer Absorption beruht, haben benetzbare Oberflächen (z.B. die "ecotrydrischen" Moose mit unzureichendem internen Wasserleitungssystem; oder die auf

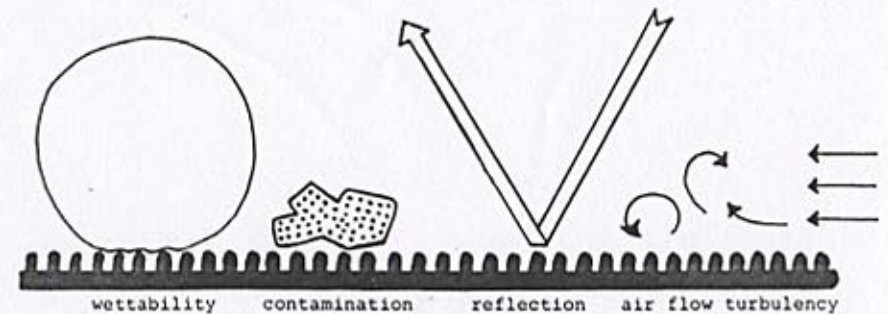


Abb.9: Einige Aspekte der Multifunktionalität von hydrophoben Oberflächenskulpturen (z.B. Epicuticularwache): extreme Wasserabstoßung, verminderte Adhäsion von Schmutzpartikeln, die bei Regen durch die abrollenden Wassertropfen abgewaschen werden, erhöhte Reflexion auftreffender Strahlung und Schaffung von Mikroturbulenzen (gering verändert aus BARTHLOTT 1990).

Tau- und Regen-Absorption angewiesenen epiphytischen Ananas-Gewächse). Die meisten Pflanzen sind jedoch abhängig von der hydrophoben Chemie (Wachse etc.) ihrer schwer benetzbaren Oberflächen. Extreme Wasserabstoßung (gemessen werden Randwinkel aufliegender Wassertropfen bis 170°) kann jedoch nur in Kombination der hydrophoben chemischen Eigenschaften mit einer Skulpturierung in mikroskopischer Dimension erreicht werden (Übersicht bei HOLLOWAY 1970): die schematische Abb. 8 illustriert die Zusammenhänge.

Überraschenderweise wurde kaum die ökologische Signifikanz dieser schweren Benetzbarkeit hinterfragt und untersucht. Bei den eigenen Analysen Tausender von Oberflächen fiel früh auf, daß schwer benetzbare Pflanzen kaum durch Schmutzpartikel kontaminiert waren, und es wurde vermutet (BARTHLOTT und EHLER 1977, BARTHLOTT 1981), daß in einer "Schmutzabweisung" vielleicht die wichtigste ökologische Bedeutung dieser bisher ganz anders interpretierten Epicuticularwache läge.

Dies konnte inzwischen experimentell bestätigt und der Mechanismus geklärt werden. Auf den skulpturierten Oberflächen (Abb. 9) können sich Schmutzpartikel, aber auch z.B. Sporen pathogener Mikroorganismen, durch den verringerten Oberflächenkontakt kaum durch Adhäsion festhalten. Die lose aufliegenden Partikel werden durch abrollende Wassertropfen beim leichtesten Regenguß mitgerissen und abgewaschen. Die meisten Pflanzen besitzen somit ein effizientes "Selbstreinigungs-System". Die derzeit laufenden Arbeiten zeigen, daß es damit gewissermaßen quantitativ unerschmutzbare Oberflächen gibt. Als eines der besten Systeme erwiesen sich die Blattoberflächen der Lotus-Blume (Nelumbo); das Phänomen wurde entsprechend als "Lotus-Effekt" bezeichnet. Überraschend ist eigentlich nur, warum dieser Effekt so lange unentdeckt bleiben konnte. Er besitzt eine hohe angewandte Komponente: gelänge es, Chemie und Feinstruktur eines

Lotus-Blattes technologisch zu kopieren, stünde der Herstellung von unbenetzbaren und letztlich unverschmutzbaren Oberflächen nichts im Wege: ein entsprechend präpariertes Auto würde bei Regen trocken bleiben und könnte nicht verschmutzen.

Die schwere Benetzbarkeit stellt umgekehrt ein Problem im Pflanzenschutz dar: allen durch Spritzung applizierten Schutzmitteln (Pestiziden) werden Netzmittel (Tenside) zugesetzt, um die Pflanzen überhaupt wirksam zu benetzen. Es konnte nunmehr gezeigt werden (Abb. 10 u. 11), daß diese Tenside bereits in den anwendungsüblichen Konzentrationen die Feinstruktur der Wachse nachhaltig verändern können (NOGA et al. 1987, WOLTER et al. 1988). Wie zu erwarten, zeigten weitergehende Experimente, daß bei folgender Kontamination der Selbstreinigungseffekt der Tensid-behandelten Oberflächen stark gestört ist: die Pflanzen sind nunmehr mit Staubpartikeln oder Pilzsporen verschmutzbar. Die Befunde legen nahe, den weltweiten hohen Einsatz von Tensiden neu und kritisch zu überdenken.

4. Oberflächenskulpturen und die Rekonstruktion von stammesgeschichtlicher Verwandtschaft (Systematik)

Im vorhergehenden Abschnitt wurde gezeigt, daß die Mikroskulptur eine wesentliche Funktion in der Anpassung von Pflanzen an bestimmte Umweltbedingungen übernehmen kann. Diese Merkmale sind adaptiv, also entstanden durch spezifischen Selektionsdruck. Um Verwandtschaften nachzuweisen, ist man jedoch auf möglichst konservative Merkmale angewiesen, die unabhängig von Anpassungszwängen stammesgeschichtliche Beziehungen aufzeigen. Man kann z.B. kein System auf Blütenfarben aufbauen: die unterschiedlichen Farben wurden in engsten systematischen Gruppen als Anpassung an verschiedene Bestäuber evolviert. Daraus könnte man zunächst schließen, daß den adaptiven Oberflächenskulpturen keine systematische Relevanz zukommt. Dies scheint auch die vorübergründige Erfahrung zu bestätigen, daß sich innerhalb nahe verwandter Arten z.B. bewachte und unbewachte Vertreter finden. Das Merkmal galt nach üblicher Lehrbuchmeinung als systematisch nutzlos. Tatsächlich gilt jedoch genau das Gegenteil.

Für rein diagnostische (taxonomische) Aussagen bestätigt sich die altbekannte Tatsache, daß Oberflächenmerkmale weitgehend artspezifisch konstant und stabil sind. Sie sind vielfältig genetisch verankert und ändern sich nur geringfügig quantitativ mit den Umweltbedingungen, unter denen eine bestimmte Pflanze wächst oder kultiviert wird. Gerade dies ist verständlich unter der funktionellen Signifikanz, die diesen Merkmalen zukommt: die Skulptur hat eine große ökologische Bedeutung für das Überleben einer spezifischen Art in der von ihr besiedelten spezifischen Nische. Für rein diagnostische Aussagen kann man diese Merkmale gleich Fingerabdrücken in der Kriminologie nutzen. Daher hat sich seit langem ein eigenes Spezialgebiet, die Cuticular-Taxonomie, entwickelt. Da die chemisch stabilen Cuticularstrukturen auch bei abgetrockneten Pflanzenteilen erhalten bleiben, oftmals sogar Fossilisierungsprozesse oder etwa die Passage durch den Magen-Darm-Trakt von Herbivoren überstehen, kommt diesen Untersuchungen (ähnlich der Pollenmorphologie) eine große angewandte Bedeutung zu: in der Pharmakognosie, Paläobotanik, Archäologie, Wildbiologie oder Gerichtsmedizin. Berücksichtigt man dabei die hohe, durch REM-Untersuchungen darstellbare Merkmalsdiversität, so ergeben sich überraschende Anwendungen: innerhalb eines Biotopes (z.B. eines Waldstückes oder Wiesengeländes) kann man im allgemeinen anhand nur quadratmillimetergroßer Blattfragmente jede Art bestimmen.

Darüber hinaus erlauben die Merkmale weitgehende systematische Aussagen. Im Hinblick auf die gegensätzlichen einleitenden Zeilen ist dies folgendermaßen erklärbar: zwar sind diese Strukturen adaptiv, im Detail jedoch in ihrem Ausgestaltungsprinzip nicht abhängig von Anpassungszwängen. Am Beispiel der Abbildungen 4 - 7 sei dies illustriert:

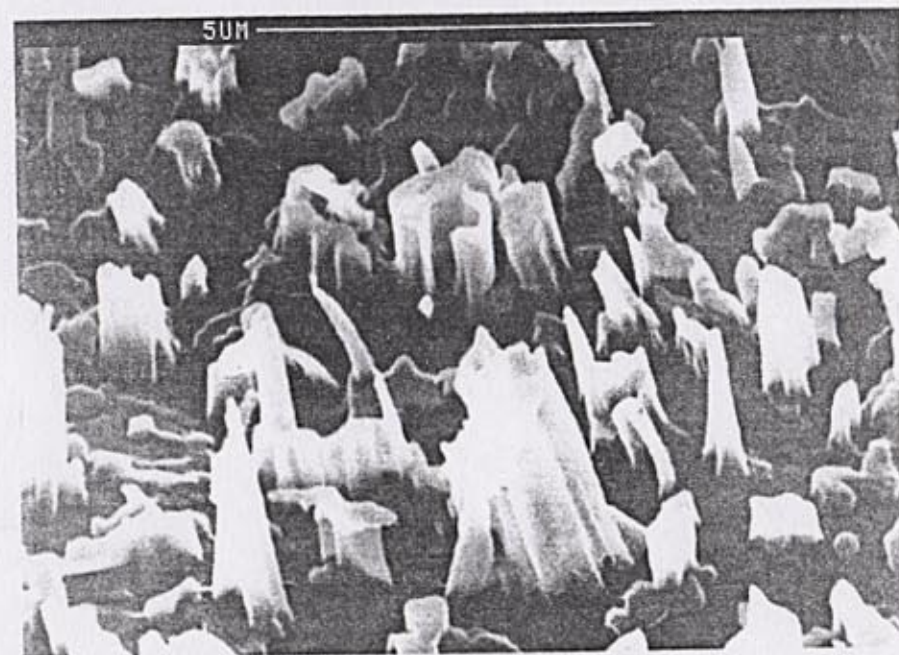
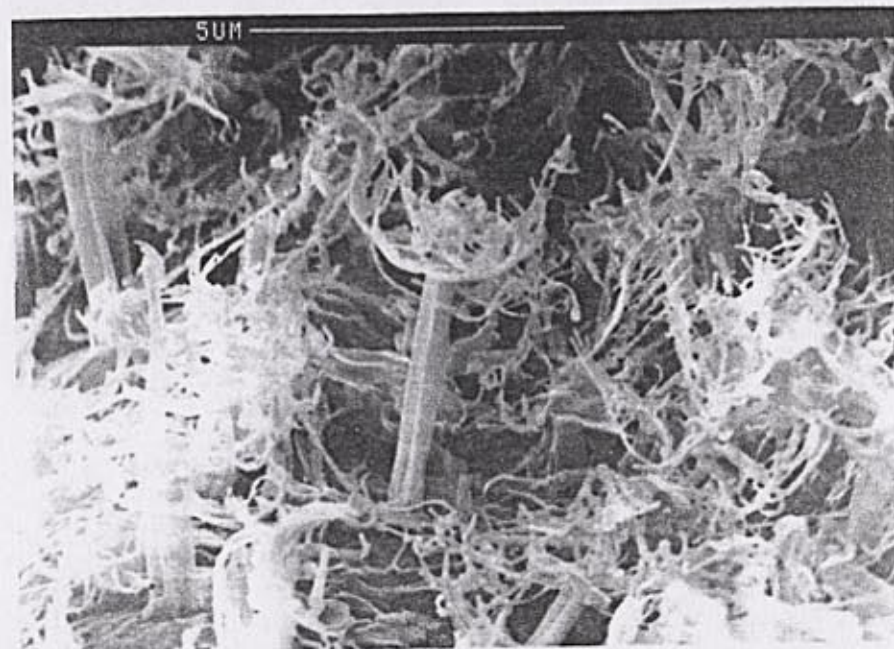


Abb.10 u. 11: Bewachung eines Kohlrabi-Blattes. Abb. 10 zeigt die intakte Blattoberfläche (7000-fach), die Abb. 11 (9800-fach) die entsprechende Oberfläche nach Behandlung mit einem Netzmittel (Tensid Triton x-100) in handelsüblicher Konzentration (0,1%). Nach der Applikation ist die Feinstruktur verändert; und die Benetzbarkeit und damit Verschmutzbarkeit signifikant erhöht.

Bewachung kommt eine hohe funktionelle Bedeutung zu, Wachs-kristalloide können bei nahe verwandten Arten ausgebildet sein oder fehlen. Sind sie jedoch vorhanden, so ist für eine Funktion nur die Ausbildung einer hydrophoben Mikroskulptur in Dimensionen von etwa 2 bis 8 Mikron notwendig. Ob diese Skulptur nun glatt (Abb. 4), längsgerieft (Abb. 5), querverieft (Abb. 6) oder plättchenförmig (Abb. 7) ausgebildet wird, ist gleichgültig und hängt nur von der genetischen Disposition des untersuchten Organismus ab, spiegelt also Verwandtschaften wieder.

Glatte Wachsstäbchen, wie sie am Beispiel eines terpenoiden Kristalloides eines Farnblattes (Abb. 4) dargestellt wurden, sind bei allen Pflanzen weit verbreitet. Die längsgerieften, aus longitudinalen Untereinheiten zusammengesetzten Wachs-kristalloide des "Strelitzia-Typen" (Abb. 5) dagegen finden sich nur bei den einkeimblättrigen Blütenpflanzen (Monocotyledoneae) innerhalb der Familiengruppen der Zingiberales, Bromeliales, Velloziales, Typhales, Areciales, Pandanales, Juncales, Cyperales und Poales (BARTHLOTT und FRÖLICH 1983). Der Systematiker kann daraus zum Beispiel die engere Verwandtschaft zwischen Gräsern und Palmen erkennen, die dem Außenstehenden wohl wenig einleuchtend erscheint. Die lilienartigen Monocotylen-Familiengruppen (Liliales, Asparagales und Burmanniales) sind dagegen durch den "Convallaria-Typ" epicuticularer Wachse charakterisiert (Abb. 7): feinste Plättchen-Kristalloide in regelmäßiger, beinahe paralleler Anordnung (FRÖLICH und BARTHLOTT 1988). Die querverieften Kristalloide des "Aristolochia-Typen" (Abb. 6) sind auf die altertümlichen zweikeimblättrigen Blütenpflanzen (Dicotyledoneae) beschränkt und kennzeichnen die Familiengruppen der Magnoliales, Laurales, Annonales und Aristolochiales (HENNIG 1989, HENNIG und BARTHLOTT in prep.): der Systematiker kann hier leicht die Verwandtschaft zwischen der krautigen Osterluzei unserer Weinberge und einer Magnolie erkennen.

Neben den Wachsen gibt es noch weitere Oberflächenmerkmale, die sich hervorragend systematisch verwenden lassen; stellvertretend sei auf die Mikroskulptur von Samenschalen (z.B. bei Cactaceae, Orchidaceae, Scrophulariaceae) verwiesen. Da in vielen Familiengruppen Umgrenzung und Zuordnung innerhalb des komplizierten Systems der Blütenpflanzen (Angiospermen) bis heute nicht als gesichert gelten, kommt diesen neuen Daten eine hohe Bedeutung zum Verständnis der Evolution der rund 250 000 Arten umfassenden Blütenpflanzen zu.

Danksagung

Die Arbeiten zur Kontamination von Oberflächen und Veränderungen durch Tenside werden vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) großzügig unterstützt und vorwiegend von meinen Mitarbeitern Dr. WOLTER und Dipl.-Biol. C. NEINHUIS, teilweise in Zusammenarbeit mit Dr. G.J. NOGA (Institut für Obst- und Gemüsebau der Universität Bonn), durchgeführt. Dank gilt aber auch den technischen Mitarbeitern des eigenen Institutes und den Diplomanden und Doktoranden, die über Jahre Arbeiten zur systematischen Signifikanz epicuticularer Wachse durchführten.

Ausgewählte Literaturzitate:

BAKER, E. A. (1982). Chemistry and morphology of plant epicuticular waxes. In The plant cuticle (ed. D. F. Cutler, K. L. Alvin and C. E. Price), pp. 139-165. Academic Press, London.

- BARTHLOTT, W. (1981). Epidermal and seed surface characters of plants: Systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany* 1, pp. 345-355.
- BARTHLOTT, W. (1990). Cuticular surfaces in plants. In *Progress in Botany* 51 (ed. H.-D. Behnke, K. Esser, K. Kubitzki, M. Runge and H. Ziegler), pp. 49-54, Springer-Verlag, Berlin.
- BARTHLOTT, W. (1990). Scanning Electron Microscopy of the epidermal surface in plants. In *The Scanning EM in taxonomy and functional morphology* (ed. D. Claugher), pp. 69-94. Systematics' Association's Special Volume, Clarendon Press, Oxford.
- BARTHLOTT, W. und EHLER, N. (1977). Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberfläche von Spermatophyten. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* Vol. 19. F. Steiner-Verlag, Wiesbaden.
- BARTHLOTT, W. und WOLLENWEBER, E. (1981). Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*, Vol. 32. F. Steiner-Verlag, Wiesbaden.
- CUTLER, D.F., ALVIN, K. L. and PRICE, C. E. (eds.) (1982). *The plant cuticle*. Academic Press, London.
- ELLER, B. M. (1979). Die strahlungsökologische Bedeutung von Epidermisauflagen. *Flora*, 168, pp. 146-192.
- FRÖLICH, D. und BARTHLOTT, W. (1988). Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monocotylen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* Vol. 63. F. Steiner-Verlag, Wiesbaden.
- HENNIG, S. (1989): Mikromorphologie der epicuticularen Wachse bei den Magnoliidae, Ranunculidae und Hamamelididae. - Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Bonn.
- HOLLOWAY, P. J. (1970). Surface factors affecting the wetting of leaves. *Pesticide Science* 1, pp. 156-163.
- HOLLOWAY, P. J. (1982). The chemical constitution of plant cutines. In *The Plant cuticle* (ed. D. F. Cutler, K. L. Alvin and C. E. Price), pp. 45-85. Academic Press, London.
- JOHNSON, H. B. (1975). Plant pubescence: an ecological perspective. *Botanical Review* 41, pp. 233-258.
- JUNIPER, B. E. and JEFFREE, C. E. (1983). *Plant surfaces*. Edward Arnold, London.
- KOLATTUKUDY, P. E. (1980). Cutin, suberin and waxes. In *The Biochemistry of Plants* (ed. P. K. Stumpf), Vol. 4, pp. 571-645. Academic Press, London.
- MARTIN, J. T. and JUNIPER, B. E. (1970). *The cuticles of plants*. Edward Arnold, London.
- NOGA, G. J., KNOCH, M., WOLTER, M. and BARTHLOTT, W. (1987). Changes in leaf micromorphology induced by surfactant application. *Angewandte Botanik* 61, pp. 521-528.
- SCHÖNHERR, J. (1982). Resistance of plant surfaces to water loss: transport properties of cutin, suberin and associated lipids. In *Encyclopedia of plant physiology* (ed. O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler), New Series, Vol. 12B, Physiological plant ecology, pp. 153-179. Springer-Verlag Berlin.
- SCHULZE, E.-D., ELLER, B. M., THOMAS, D. A., WILLERT, D. J. v. and BRINCKMANN, E. (1980). Leaf temperature of energy balance of *Welwitschia mirabilis*. *Oecologia* 44, pp. 258-262.
- WOLTER, M., BARTHLOTT, W., KNOCH, M. and NOGA, G. J. (1988). Concentration effects and regeneration of epicuticular waxes after treatment with Triton-X-100 surfactant. *Angewandte Botanik* 62, pp. 53-62.