

Anatomisch-histologische Untersuchungen an den Blattspursträngen der Rebe

von

M. RÜDEL und H. BRÜCKBAUER

Einleitung

Für das spezielle Studium der Anatomie deformierter Reben ist die genaue Kenntnis des anatomischen Aufbaues der gesunden Rebe erforderlich. Im Zusammenhang mit unseren vergleichend anatomischen Untersuchungen an gesunden und reisigkranken Reben stießen wir auf die Verhältnisse der Leitungssysteme von Sproß und Blatt, die in der Literatur wohl erwähnt sind, deren Anatomie aber noch eingehender behandelt werden sollte.

Die Leitungssysteme von Blatt und Trieb sind durch die Blattspurstränge miteinander verbunden. Diese sind Gefäßbündel, die unterhalb der Blattansatzstelle aus der Gesamtheit der im Stamm aufsteigenden Gefäßbündel nach der Epidermis zu abbiegen und über die Blattquerbrücke, die sich in Höhe der Blattansatzstelle um etwa den halben Umfang des Stengels hinzieht, in das Blatt einmünden (Abb. 1) [HARDER und Mitarb. (9)].

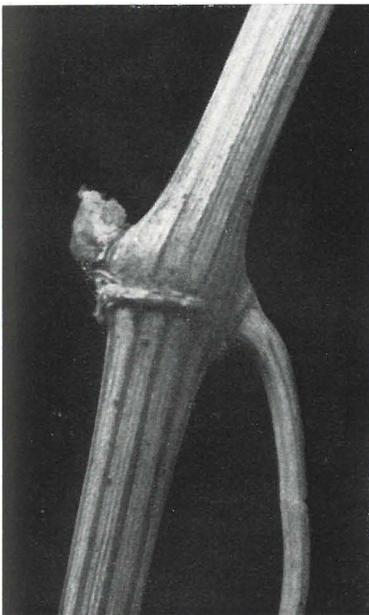


Abb. 1: Nodium mit Blattspursträngen und Blattquerbrücke

Je nach Anzahl der Blattspurstränge unterscheidet man uni-, tri- und multilacunare Knoten. Diese Bezeichnung ist deshalb gewählt worden, weil die Blattspurstränge nach ihrem Austritt aus dem Holzkörper in diesem ein parenchymatisches Gewebe, die sog. Lacunae oder Blattlücken hinterlassen [ESAU (2), SINNOT (7)].

SINNOT (7) gibt für die von ihm geprüften *Vitaceen*-Arten drei, fünf oder sieben Blattspurstränge an, d. h. die Reben weisen einen tri- oder multilacunaren Knoten auf.

In letzter Zeit wurden von HENGL (3-6) einige Arbeiten über Blattspurstränge und Blattlücken bei Reben veröffentlicht. Er beschrieb letztere als „Riesenmarkstrahlen“, da er annahm, sie setzten sich aus mehreren Markstrahlen zusammen. Auf den Ausdruck „Riesenmarkstrahlen“ soll später (S. 36) noch

einmal eingegangen werden. Im folgenden wird hier von „Blattspursträngen“ oder „Blattspuren“ als den in das Blatt ziehenden Leitungsbahnen, und von „Blattlücken“, den parenchymatischen Sektoren, die nach dem Abbiegen der Blattspurstränge in die Blattquerbrücke im Holzkörper zurückbleiben, gesprochen.

In der vorliegenden Arbeit wird zunächst der anatomische Bau des Internodiums eines ausgereiften einjährigen Rebtriebes kurz erläutert. Danach folgt eine Beschreibung der Ausbildung der Blattspurstränge und die Rückbildung der Blattlücke zu einem normalen Bündel.

Material und Methode

Als Untersuchungsmaterial wurden, wenn nicht anders angegeben, im Spätherbst entnommene einjährige Ruten von Spätburgunder benutzt. Die Fixierung erfolgte in Alkohol. Die Schnitte wurden mit dem Mikrotom (20 Mikron) hergestellt, mit einer Doppelfärbung (Fuchsin-Methylenblau) angefärbt und in Kanadabalsam eingebettet. Die Schnitte der Abb. 2 und 3 sind mit Lugollösung angefärbt und in Glyceringelatine eingebettet.

Die Mikrofotografien sind mit dem Zeiß-Fotomikroskop angefertigt worden, als Film diente Adox KB 17, als Spezialentwickler ein Metol-Natriumsulfit-Gemisch (7,5 g Metol, 100 g Na-sulfit auf 750 ccm Wasser).

Erklärung zu den Abbildungen

B = Blattspurstrang; *E* = Epidermis; *G* = Gefäße; *Hb* = Hartbastplatten; *Hf* = Holzfaserzellen; *K* = Kambium; *L* = Lakuna (Blattlücke); *Lp* = Blattlückenparenchym; *Mh* = Markhöhle; *Mp* = Markstrahlparenchym; *Mz* = Markzellen; *nM* = neuer Markstrahl; *Ph* = Phellogen; *Pl* = Phloem; *pM* = primärer Markstrahl; *pR* = primäre Rinde; *Rx* = Restxylem; *S* = Stärkescheide; *Sk* = Sklerenchym; *sM* = sekundärer Markstrahl; *Sp* = Stärkescheidenparenchym; *X* = Xylem.

Ergebnisse

A. Bau des Internodiums.

Abb. 2 stellt den Querschnitt des Internodiums eines einjährigen Rebtriebes mit seinen Gewebelementen dar. Den äußeren Abschluß bildet die mit einer Kutikula überzogene einschichtige Epidermis, daran schließt sich die primäre Rinde mit dem Sklerenchym an. Sowohl Epidermis als auch primäre Rinde sind nach Beendigung des sekundären Dickenwachstums mehr oder weniger zerdrückt, lediglich die als Festigungselemente dienenden Sklerenchymkappen bleiben gut erhalten. Ein neuer Abschluß an Stelle der zerdrückten Gewebe wird durch die Bildung eines sekundären Meristems, dem Phellogen oder Korkkambium, das nach außen Korkgewebe abscheidet, wirksam. Dieses Gewebe trennt gleichzeitig die sekundäre (alle vom Kambium nach außen abgegebenen Zellen) von der primären Rinde. Erstere besteht aus dem Weichbast mit den Sieb-, Geleit- und Siebparenchymzellen, dem Hartbast (Hartbastplatten) und den Rindenmarkstrahlen. An den Bastteil schließt sich das schon erwähnte Kambium an, ein sich während der Vegetationsperiode in ständiger

Teilung befindlicher Gürtel aus einer Reihe flach rechteckiger Meristemzellen. Die zwischen Holz- und Siebteil liegenden Kambiumzellen, das fasciculare Kambium, sind seit Beginn der Entwicklung eines jungen Triebes in Tätigkeit,

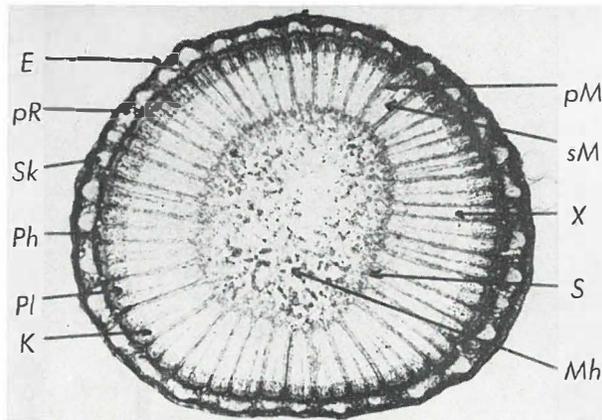


Abb. 2: Querschnitt durch die Mitte eines Internodiums

das sich zwischen Markstrahl und (sekundärem) Rindenmarkstrahl befindliche interfasciculare entsteht und beginnt mit der Teilung erst während des sekundären Dickenwachstums.

An die Kambialzone nach innen schließt sich der Holzkörper an, bestehend aus den Markstrahlen (mehrere Reihen parenchymatischer, radial gestreckter rechteckiger Zellen mit zahlreichen Tüpfeln, zunächst der radialen Stoffleitung, später der Stärkespeicherung dienend) und dem Gefäßteil der Bündel mit Tracheen, Tracheiden, Holzparenchym und den Holzfasern. Letztere stellen die Hauptmasse des Bündelgewebes dar, während das Holzparenchym lediglich in einer einfachen Schicht die Gefäße umgibt. Die innerste Schicht des Holzkörpers besteht aus einer Reihe parenchymatischer Zellen, deren Gesamtheit nach ihrem Inhalt als Stärkescheide bezeichnet wird. Das Innere des Triebes, die Markhöhle, wird von dem Mark, einem parenchymatischen Gewebe, ausgefüllt.

B. Zahl, Anordnung und Ausbildung der Blattspurstränge

Wie schon erwähnt, gibt SINNOT (?) für die von ihm geprüften *Vitaceen* drei, fünf oder sieben Blattspurstränge an, HENGL berichtet von vier oder sechs dieser Gebilde.

Eigene Untersuchungen an jungen Trieben von Amerikanerreben brachten ein eigenartiges Ergebnis. So ist z. B. die Zahl der Blattspurstränge bei der 41 B (Chasselas x *V. berlandieri*) von Internodium zu Internodium verschieden; es wurden vom unteren Internodium an sieben, sechs und fünf Blattspurstränge gefunden. Dagegen werden bei 1202 (Mourvedre x *V. rupestris*) zunächst fünf, im folgenden Internodium sieben Blattspuren ausgebildet. Die gleiche Erschei-

nung fand sich bei 62-66 (Colombard-Rupestris x *V. cordifolia*), die fünf oder sechs Blattspuren aufwies.

Die Schwankungen in der Anzahl der Blattspurstränge traten stärker in den unteren Internodien auf. In den darauffolgenden Knoten (etwa ab 4. oder 5.) konnte dann die Zahl der Blattspuren konstant bleiben. Abweichungen wurden jedoch auch hier gefunden. Es kam entweder zu einer Reduktion der Anzahl durch Verschmelzen zweier Blattspuren (z. B. 41 B) oder zu einer Vermehrung durch Dazwischenschieben eines neuen Bündels (z. B. 62-66).

Weitere Beispiele für die Anzahl der Blattspurstränge in Amerikanerreben gehen aus Tabelle 1 hervor.

Tabelle 1

Anzahl der Blattspurstränge bei einigen Rebsorten

Sorte	Rebsorte Abstammung	Anzahl der Blattspuren vom 5. Internodium an
93—5 C	Bourriscon x <i>V. rupestris</i>	8
5 BB	<i>V. berlandieri</i> x <i>V. riparia</i>	7
Sori 353	<i>V. solonis</i> x <i>V. riparia</i>	7
1616 C	<i>V. solonis</i> x <i>V. riparia</i>	6
3309	<i>V. riparia</i> x <i>V. rupestris</i>	6
44—53	<i>V. riparia</i> x <i>V. rupestris</i> x <i>V. cordifolia</i>	5
Rupestris du Lot		5

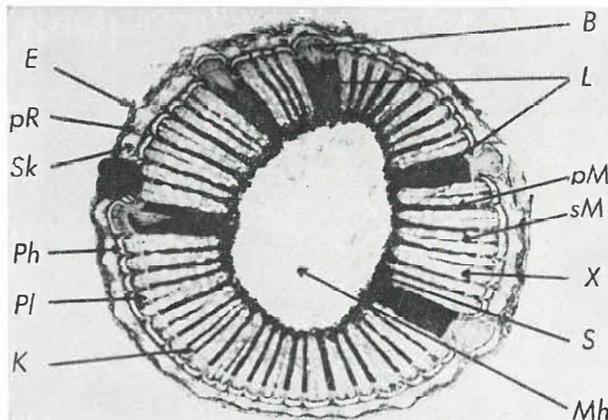


Abb. 3: Querschnitt eines Internodiums unterhalb der Blattansatzstelle

Der von uns untersuchte Spätburgunder bildet fünf Blattspurstränge aus (Abb. 3), davon liegt einer auf der Knospenseite und je zwei auf der Dorsal- und Ventralseite der Rute. Die Ausbildung dieser fünf Blattspuren erfolgt in

bestimmter Reihenfolge: Als erster schließt der auf der Knospenseite liegende Strang seine Entwicklung ab, dann erfolgt die der beiden ihm auf Dorsal- und Ventralseite benachbart liegenden und zuletzt bilden sich die auf der Rinnenseite befindlichen.

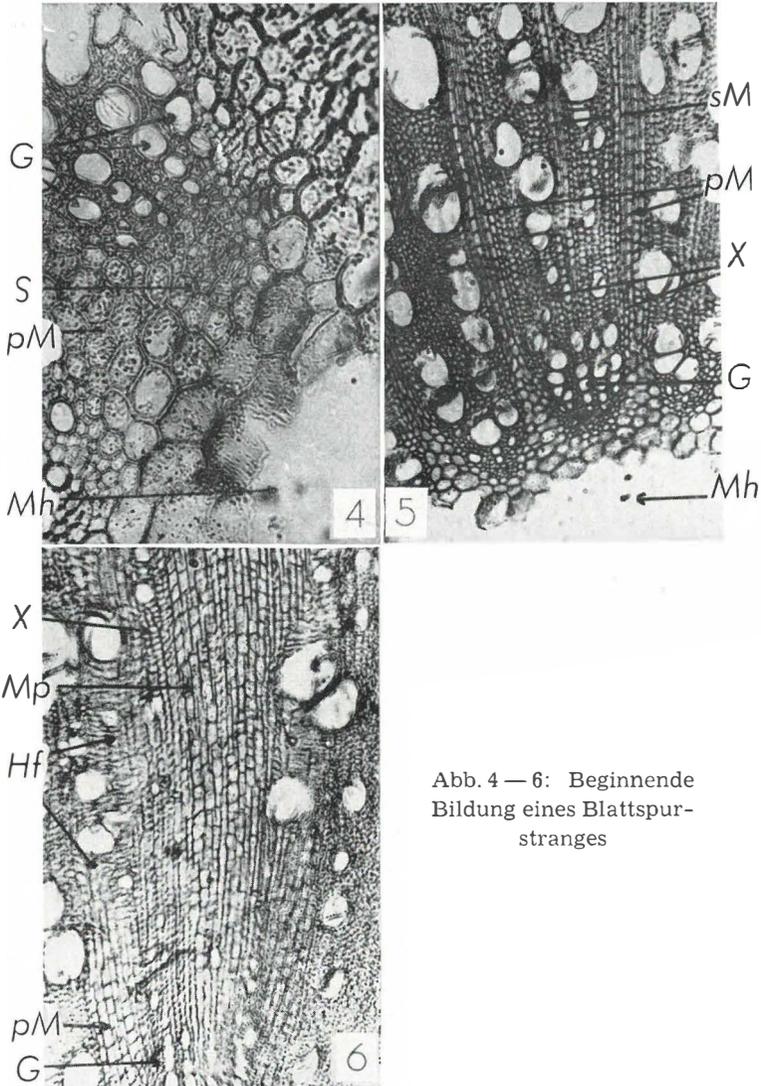


Abb. 4 — 6: Beginnende Bildung eines Blattspurstranges

Im folgenden soll nun die Ausbildung einer der Knospenseite anliegenden Blattspur geschildert werden.

Bereits im oberen Drittel eines Internodiums fällt das den Blattspurstrang bildende Bündel durch Vermehrung der oberhalb der Markkronen liegenden

kleinen Gefäße und deren reihenförmige Anordnung auf. Gleichzeitig beginnen sich die parenchymatischen Zellen der Stärkescheide an diesem Bündel tangential zu teilen (Abb. 4 und 5).

Auch in der Kambialzone werden Veränderungen deutlich. Es kommt innerhalb des Bündels zur Bildung neuer, sich sehr schnell zur Markkrone hin verlängernder Markstrahlen (Abb. 6, Mp).

Bei der weiteren Ausbildung des Blattspurstranges wird ein Verschwinden aller Gefäße bis auf die reihenförmig angeordneten im unteren Teil des Bündels deutlich. Die Gefäße endigen entweder im Holz, oder aber sie durchwachsen die primären Markstrahlen des betreffenden Bündels. Dabei scheinen sie, wie das auch später bei der Rückbildung der Blattlücken sichtbar wird, das interfasciculare Kambium vorübergehend zur Bildung von Holzfasern anzuregen, so daß beim Durchwachsen der Gefäße die Markstrahlen unterbrochen erscheinen (Abb. 6, oberhalb *pM*; siehe auch Abb. 7, linkes Nachbarbündel).

Im Phloem gehen ebenfalls Veränderungen vor sich. Die Hartbastplatten werden nach und nach zurückgebildet, ihr völliges Verschwinden könnte möglicherweise mit der vorher erwähnten veränderten Kambiumtätigkeit einhergehen. Bereits in diesem Stadium zeigt die Gesamtheit der über dem Blattspurbündel liegenden sekundären Rinde eine gegen die Epidermis gerichtete deutliche Vorwölbung (Abb. 7).

Folgende Veränderungen weist nunmehr das Blattspurbündel auf: Bis auf die unteren, reihenförmig angeordneten Gefäße, die bereits ein Längswachsen auf die Epidermis zu erkennen lassen, aber noch im unteren Viertel des Bündels lokalisiert sind, sind alle anderen verschwunden (Abb. 7 und 8 G). Die Holzfasern sind bis auf wenige über den Gefäßen liegende Zellreihen, die im oberen Teil des Bündels ebenfalls längs zu wachsen beginnen, durch Markstrahlparenchym ersetzt worden (Abb. 7 Hf). Lediglich ein schmaler Keil von Holzfasergewebe mit einigen Gefäßen bleibt in seiner ursprünglichen Form unterhalb der Kambialzone und zwar an der dem Blattansatz abgewandten Seite des Bündels erhalten (Abb. 7 — 13 Rr). Die bereits erwähnten aus der Stärkescheide neu entstandenen Zellen haben sich stark vermehrt. Sie schieben sich wie eine Kappe um die längs wachsenden Gefäße (Abb. 8 — 12 Sp).

Im Laufe der weiteren Ausbildung zieht sich die der Blattansatzstelle zugewandte Seite der Phloemasüstulung zu dieser hin, und die Gefäße wachsen in Längsrichtung in diese seitliche Ausstülpung hinein (Abb. 11 G). Es kommt damit zur Bildung des nun auch äußerlich sichtbaren eigentlichen „Blattspurstranges“ (von HENGL als „Rammkopf“ bezeichnet), (Abb. 12 — 14). Das ursprüngliche Bündel besteht nun im oberen Teil lediglich aus Parenchymzellen (Markstrahlparenchym und den Zellen der Stärkescheide) mit dem schon erwähnten restlichen Xylem; der herauswachsende Gefäßteil wird von der Markkrone her durch die neugebildeten Zellen der Stärkescheide eingenommen (Abb. 12 Mp und Sp).

Der Gefäßteil wächst weiter durch die Region der sekundären Rinde; dabei liegt der zu dem Blattspurbündel gehörende Bastteil (Phloem und Phellogen) über diesem, er wird nicht, wie HENGL angenommen hat, über dem „Rammkopf“ neu gebildet (Abb. 12 — 14 Ph und Pl). Nach der „Abschnürung“ des Blattspurstranges von der sekundären Rinde bildet das Kambium durch verstärkte Zellteilungen zunächst ziemlich gleichgestaltete Zellen (Abb. 14), die sich später

zu einem normalen Siebteil ausdifferenzieren (Abb. 15). Der aus Gefäßen, Phloem und Phellogen bestehenden Blattspurstrang zieht sich nun in der primären Rinde zur Blattquerbrücke hin und in dieser längs bis zur Blattansatzstelle.

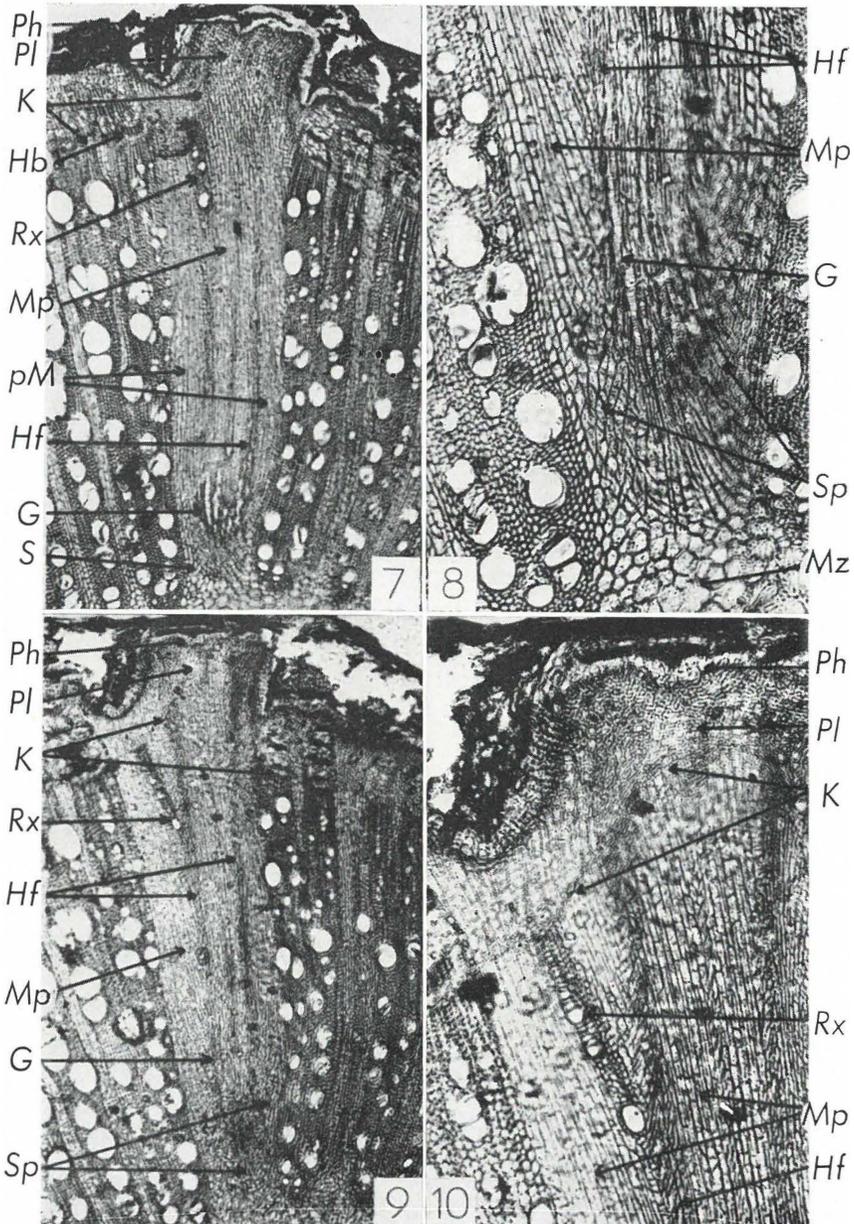


Abb. 7—10: Beginnende Phloemausstülpung

C. Rückbildung der Blattlücke

Wie bereits beschrieben, bleibt nach der „Abschnürung“ der Blattspur im Holzkörper an Stelle des umgebildeten Bündels ein aus Parenchymzellen bestehender Keil, die „Lacuna“ [ESAU (2)] oder „Blattlücke“ zurück.

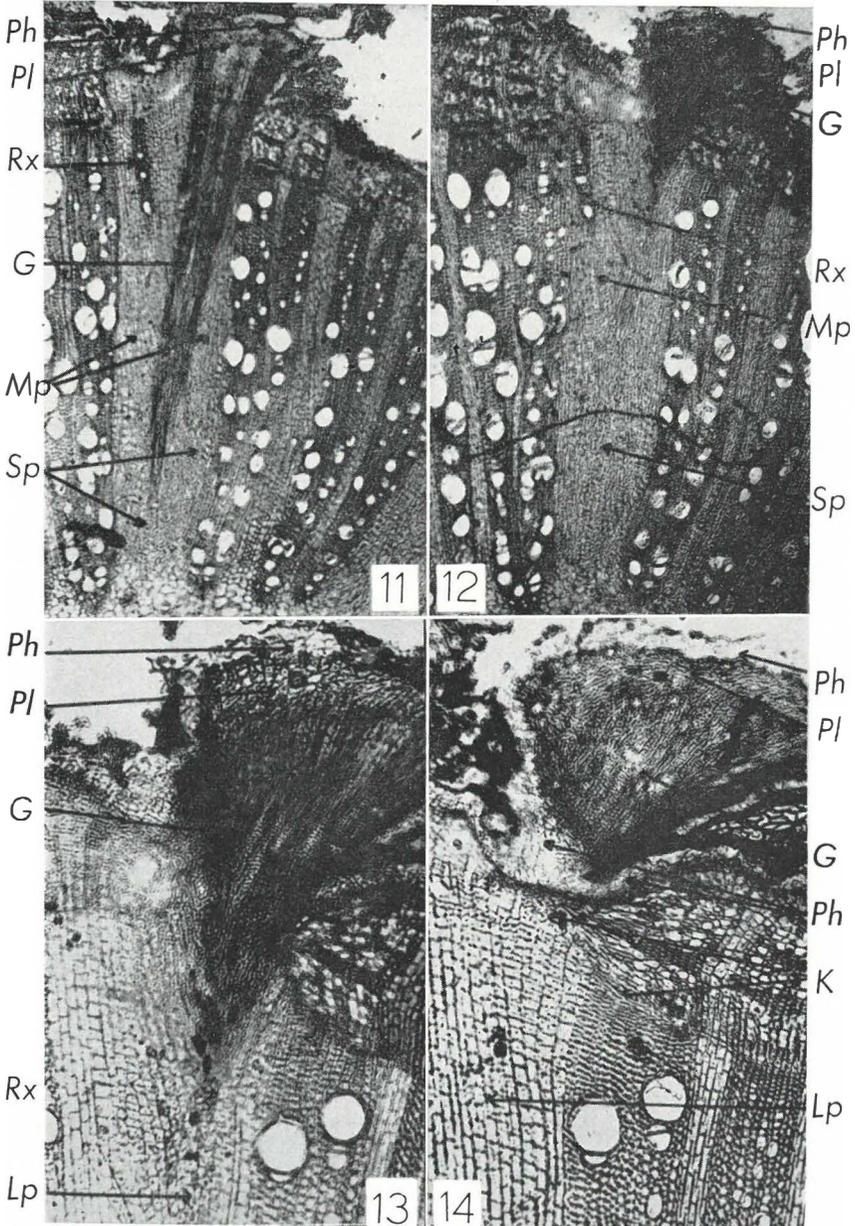


Abb. 11 — 14: Abschnürung der Blattspuren

Die Rückbildung dieser Blattlücke zu einem normalen Bündel beginnt bereits bei dem Herauswachsen des Blattspurstranges. Schon zu dieser Zeit scheidet das der Blattansatzstelle abgewandt liegende Kambium an Stelle von Markstrahlzellen wiederum Holzfasern ab und zwar an beiden Seiten des „Restxylems“ (siehe S. 32 und Abb. 11 und 12, links von *Rx*), so daß dieses bald nur noch an einer Seite von Markstrahlparenchym des Blattspurstranges begrenzt wird (Abb. 12), aber auch dessen Kambium beginnt jetzt wieder mit der Bildung von Holzfasern, sowohl an der zur Blattansatzstelle gerichteten als auch an der an das Restxylem angrenzenden Seite. Die Blattlücke wird also schon jetzt an der Kambialzone von beiden Seiten her schmaler, gegen die

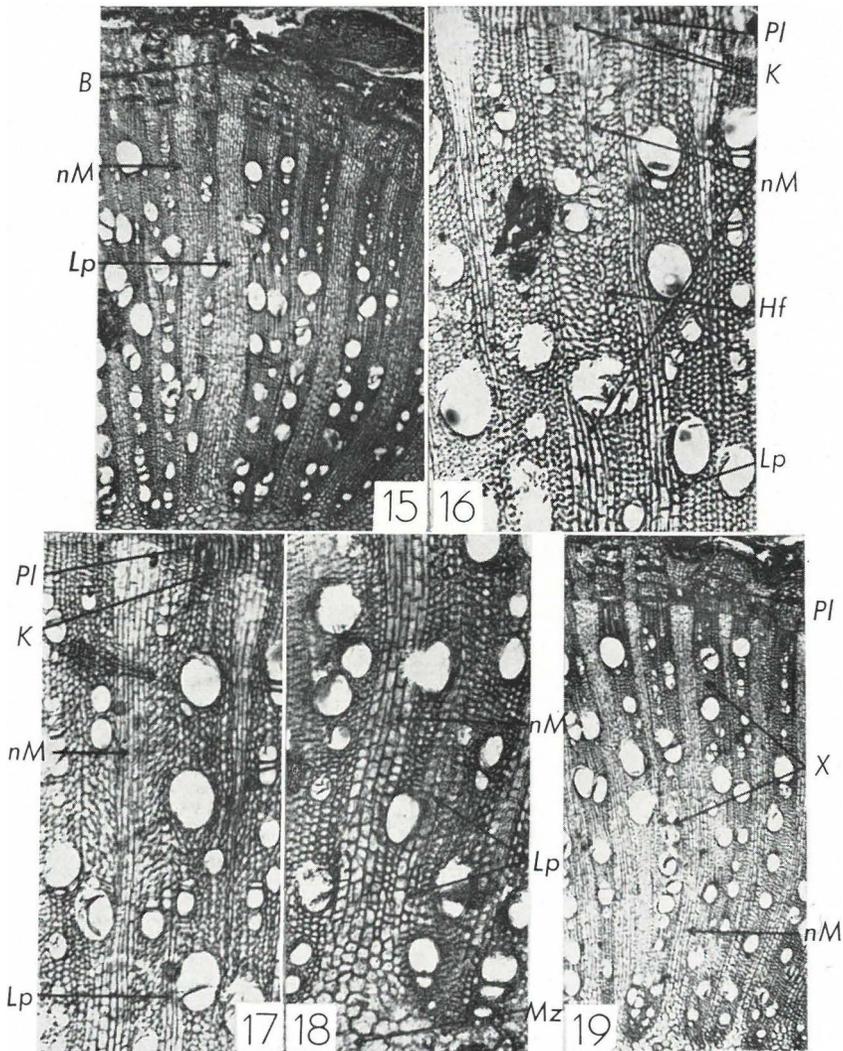


Abb. 15 — 19: Rückbildung der Blattlücke

Markhöhle zu weist sie noch die ursprüngliche Breite auf. Die Anregung zur Holzfaserbildung scheint auch hier wieder von den gegen das Markstrahlparenchym gerichteten Gefäßen aus den benachbarten Bündeln auszugehen (Abb. 15, 16 bei *nM*).

Sobald das Restxylem durch das Verschwinden des Blattlückenparenchyms mit dem Nachbarbündel eine Einheit bildet, beginnt sich in diesem vom Kambium aus ein neuer Markstrahl zu bilden, der in dem gleichen Maß an Länge und Breite zunimmt, wie das Blattlückenparenchym vom Kambium zum Mark zu schmäler wird (Abb. 15 und 17 bei *nM*). Bald wird das Parenchym von der Kambialzone her völlig durch Holzfasergewebe ersetzt (Abb. 17 — 19 oberhalb *Lp*), so daß der im Nachbarbündel sehr rasch neugebildete Markstrahl nunmehr zwischen den beiden dem Blattspurbündel ursprünglich benachbarten Bündeln liegt und dieses damit ersetzt wird (Abb. 19). Damit ist die Gleichgestaltigkeit des Internodiums, soweit es nicht an der Ausbildung von Knospe und Ranke beteiligt ist, wiederhergestellt.

Die Rückbildung der gegen die Rinnenseite zu liegenden Blattlücken weicht insofern von der eben geschilderten ab, als sie noch früher in der Ausbildung des Blattspurstranges, — die ja gegen die knospenständigen nachhinkt — einsetzt und auch schneller vonstatten geht.

Zusammenfassung

Aus der Darstellung über die Ausbildung eines Blattspurstranges geht hervor, daß dieser aus einem von zwei primären Markstrahlen eingeschlossenen Bündel entsteht, dessen Gesamtheit (Gefäß- und Siebteil und Phelloderm) die Blattspur bildet. Die Veränderungen, die zu einer solchen Umbildung führen, werden wohl durch das Kambium, das seine Tätigkeit jeweils vorübergehend ändert (wechselweises Abscheiden von Parenchym- bzw. Holzfaserzellen) und die sekundär meristematisch gewordenen Protoxylemelemente und die Stärkescheide (letztere ersetzt von der Markhöhle her den herauswachsenden Gefäßteil durch Bildung von parenchymatischem Gewebe) verursacht.

Aus diesem Grunde muß der Ausdruck „Riesenmarkstrahl“ [HENGL (3 — 6)] abgelehnt werden. Der eigentliche Blattspurstrang führt keine Elemente des Markstrahls; die Blattlücke wiederum besteht nicht ausschließlich aus Markstrahlgewebe, sondern zu einem nicht geringen Teil aus dem parenchymatischen Gewebe, das von der Stärkescheide her gebildet wird. Für diese Umbildungen sind die meristematischen bzw. sekundär meristematischen Teile des Triebes verantwortlich zu machen.

Berechtigt ist die Frage, wieso es gerade in dem einen Bündel zu derartigen Veränderungen kommt. Möglicherweise sind jeweils zwei nebeneinanderliegende Bündel befähigt, einen Blattspurstrang zu bilden. Man könnte also annehmen, daß aus dem der Blattansatzstelle abgewandten Nachbarbündel der Blattlücke im folgenden Internodium — in dem ja die Knospe auf der gegenüberliegenden Seite angelegt wird — der neue Blattspurstrang hervorgeht usw. Schwieriger wäre allerdings die Erklärung bei dem sich direkt unterhalb der Blattbasis entwickelnden Blattspurstrang. Dessen „zweites Bündel“ müßte dann jeweils auf der Rinnenseite zu finden sein, das sich nur an jedem zweiten Knoten zu einer Blattspur entwickelt.

Literaturverzeichnis

1. BABO, A. von und E. MACH: Die Rebe. Ihr Bau und ihr Leben. Berlin (1923).
2. ESAU, K.: Plant anatomy. New York, London (1953).
3. HENGL, R.: Über das Veredeln von Weinreben. Mitt. Klosterneuburg **2**, 50 — 59 (1952).
4. : Eine neuaufgefundene anatomische Sonderheit der Weinrebe. Der Winzer (Wien) **11**, 138 (1955).
5. : Der Augenknoten der Weinrebe und seine Bedeutung für die Veredlung. Das Weinblatt **49**, 168 — 169 (1955).
6. : Die Fabel vom Kambialgürtel. Der Winzer (Wien) **14**, 22 — 24 (1958).
7. SINNOT, E. W.: Investigations on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. Amer. J. Bot. **1**, 302 — 322 (1914).
8. — — and J. W. BAILEY: Investigations on the phylogeny of the angiosperms. III. Nodal anatomy and the morphology of stipules. Amer. J. Bot. **1**, 441 — 453 (1914).
9. HARDER, R., F. FIRBAS, W. SCHUMACHER und D. v. DENFFER: Lehrbuch der Botanik. — 27. Aufl. Stuttgart (1958).

eingegangen am 17. 1. 1961