

180

Tropische und subtropische
Pflanzenwelt

99 (1998)

Wilhelm Barthlott/
Wolfram Lobin (Hrsg.)

Amorphophallus titanum



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ

FRANZ STEINER VERLAG · STUTTGART

REIHE DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

TROPISCHE UND SUBTROPISCHE PFLANZENWELT

1982

37. ZAFIRA ANTOINETE RAËSA, Weitere Untersuchungen an Didiereaceen. 5. Teil: Recherches chimiosystématiques sur les flavonoïdes des Didiéracées. 26 S. mit 3 Abb., DM 11,80
38. GYRD ESSER, Vegetationsgliederung und Kakteenvegetation von Paraguay, 113 S. mit 76 Abb. und 1 Faltkarte, DM 42,80
39. WERNER RAUH UND WILHELM BARTHIL OTT, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (11. Mitteilung). 35 S. mit 20 Abb. DM 12,80
40. BODO SCHICK, Zur Morphologie, Entwicklung, Feinstruktur und Funktion des Translocators von Periploca L. (Asclepiadaceae), 45 S. mit 13 Abb., DM 15,60

1983

41. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (12. Mitteilung), 32 S. mit 12 Abb., DM 12,80
42. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (13. Mitteilung), 34 S. mit 20 Abb., DM 12,80
43. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (14. Mitteilung), 65 S. mit 42 Abb., DM 24,40
44. DIETRICH PRESTING, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 128 bis 146. 93 S. mit 44 Abb., DM 32,-

1984

45. WERNER RAUH (Hrsg.), Anatomisch-biochemische Untersuchungen an Euphorbien. Teil 1. 108 Seiten mit 53 Abb. und 2 Tab., DM 38,-
46. WOLFGANG L. WERNER, Die Höhen- und Nebelwälder auf der Insel Ceylon (Sri Lanka). Mit einer Einleitung von ULRICH SCHWEINHUTH. 200 Seiten mit 42 Abb., 9 Profilen und 2 Faltkarten. DM 48,-
47. HERMANN LÖRCHER und FOCKO WEBERLING, Anatomie und Achsenverdickung brasilianischer Valerianarten (Series Polystachyae). 31 Seiten mit 10 Abb. und 1 Tab., DM 12,80
48. RAINER SCHILL und CHRISTINE DANNENBAUM, Bau und Entwicklung der Pollinien von Hoya Carnosa (L.) Br. (Asclepiadaceae). 54 Seiten und 48 Abb., DM 24,80
49. HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 17 bis 49 Gymnospermae und Monocotyledones. 89 Seiten mit 41 Tafeln, DM 34,60
50. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (15. Mitteilung). 36 S. mit 18 Abb., DM 14,80
51. MARIE-THÉRÈSE CERCEAU-LARRIVAT, MONIQUE KERAUDREN-AYMONIN (†), DANIELLE LOBBIAU-CALLEN, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica, Addenda und REM. Familien 50-59bis, 61-64, 99-110, 147-154, 155-166, 184-188. 136 Seiten mit 82 Tafeln, DM 48,-

1985

52. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (16. Mitteilung). 82 S. mit 50 Abb. in 104 Teilbildern, davon 3 farb., DM 32,-
53. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (17. Mitteilung). 62 S. mit 34 Abb. in 62 Teilbildern, davon 5 farb., DM 26,-

1986

54. STEFAN VOGEL, Ölblumen und ölsammelnde Bienen - Zweite Folge. Lysimachia und Macropis. 168 Seiten mit 37 Abb. und 7 Tab., DM 48,-
55. KLAUS LIENAU, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 167 bis 181. With an appendix: English translation for the numeric pollen formulas. 158 Seiten mit 84 Tafeln u. 13 Textfig., DM 54,-
56. MARTIN WOLTER und RAINER SCHILL, Ontogenie von Pollen, Massulae und Pollinien bei den Orchideen. 93 Seiten mit 111 Abb., DM 34,-
57. CHARLOTTE JAHNKE, Der Infloreszenzbau der Cornaceen sensu lato und seine systematischen Konsequenzen. 146 Seiten mit 79 Abb., 6 schematischen Darst., 3 Tafeln und 6 Tab., DM 49,60

58. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (18. Mitteilung). 63 S. mit 38 Abb. in 75 Teilbildern, DM 26,80

1987

59. URS EGGU, A Type Specimen Register of Cactaceae in Swiss Herbaria. Register der Typ-Belege von Cactaceen in Schweizer Herbarien. 124 Seiten mit 5 Abb., DM 44,-
60. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (19. Mitteilung). 102 S. mit 71 Abb. in 128 Teilbildern. DM 38,-

1988

61. HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 65 bis 97. 117 Seiten mit 59 Tafeln, DM 46,-
62. SILVIA BÖHME, Bromelienstudien. III. Vergleichende Untersuchungen zu Bau, Lage und systematischer Verwertbarkeit der Septalnectarien von Bromeliaceen. 154 Seiten mit 48 Tafeln und 10 Figuren, DM 54,-
63. DOROTHEA FRÖLICH und WILHELM BARTHLOTT, Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monokotylen. 135 Seiten mit 85 Abb., DM 49,60

WILHELM BARTHLOTT/WOLFRAM LOBIN (HRSG.)

Amorphophallus titanum

AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

TROPISCHE UND SUBTROPISCHE PFLANZENWELT

99 (1998)

Redaktion: Werner Rauh



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ
FRANZ STEINER VERLAG · STUTTGART

Amorphophallus titanum

herausgegeben von

WILHELM BARTHLOTT

und

WOLFRAM LOBIN

Mit 105 Abbildungen und 12 Tabellen



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ
FRANZ STEINER VERLAG · STUTTGART

Gefördert durch das Bundesministerium für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie, Bonn, und das Ministerium für Bildung, Wissenschaft und Weiterbildung des Landes Rheinland-Pfalz.

Herausgeber:

Prof. Dr. Wilhelm Barthlott, Dr. Wolfram Lobin

Anschrift:

Botanisches Institut und Botanischer Garten der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
Bonn, Meckenheimer Allee 170, 53115 Bonn

Die Deutsche Bibliothek - CIP-Einheitsaufnahme

Amorphophallus titanum : mit 12 Tabellen / Akademie der
Wissenschaften und der Literatur, Mainz. Von Wilhelm Barthlott und
Wolfram Lobin (Hrsg.). - Stuttgart : Steiner, 1998
(Tropische und subtropische Pflanzenwelt ; 99)
ISBN 3-515-07384-1

© 1998 by Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz.

Alle Rechte einschließlich des Rechts zur Vervielfältigung, zur Einspeisung in elektronische Systeme sowie der Übersetzung vorbehalten. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne ausdrückliche Genehmigung der Akademie und des Verlages unzulässig und strafbar.

Druck: Druckhaus Darmstadt GmbH, Darmstadt

Printed in Germany

Gedruckt auf säurefreiem, chlorfrei gebleichtem Papier

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung (W. Barthlott & W. Lobin).....	7
2 History of <i>Amorphophallus titanum</i> (W. Hetterscheid)	9
3 Systematik und Taxonomie der Gattung (S. Ittenbach & W. Hetterscheid)	10
3.1 <i>Araceae</i>	10
3.2 <i>Amorphophallus</i>	11
4 Biogeography (W. Hetterscheid & S. Ittenbach).....	16
4.1 Biogeography of the genus <i>Amorphophallus</i>	16
4.2 Biogeography of <i>Amorphophallus titanum</i>	17
5 Morphologie.....	18
5.1 Gattungsübersicht (S. Ittenbach).....	18
5.2 <i>Amorphophallus titanum</i> (W. Hetterscheid).....	25
5.3 Maße und Gewichtswerte (M.Boecker).....	27
6 Florale Morphologie und Anatomie.....	37
6.1 Anatomie der Blütenstandsachse (M. Boecker).....	37
6.2 Biomechanics of the appendix: mechanical importance of aerenchyma (Z.Hejnowicz)	68
6.3 Anatomische Untersuchung der Spatha (K. Napp-Zinn & R. Scheferhoff).....	81
6.4 Morphologische und anatomische Untersuchung der Blüten (M. Boecker, M. Wolter & K. Napp-Zinn).....	99
6.5 Mikromorphologie des Blütenstandes (C. Neinhuis & M. Wolter).....	127
6.6 Pollenmorphologie (T. Borsch & M. Wolter).....	135
7 Florale Ökophysiologie.....	146
7.1 Wachstum und Temperatur (S. Ittenbach, W. Lobin, M. Neumann, S. Porembski & M. Wolter).....	146
7.2 Gaswechsel sowie Verteilung von Kohlenhydraten und Mineralstoffen (H. Baumann, M. Knoche & G. Noga).....	157
7.3 Ultrastructure of spadix-appendix cells during anthesis (B. Buchen).....	167
7.4 Vergleichende Untersuchungen der Atmungskette isolierter Mitochondrien des Spadix tropischer Araceen: <i>Amorphophallus titanum</i> ein Sonderfall? (W. Brinkmann, M. Düchting & M. Henker).....	188
8 Ecology and reproductive biology (W. Hetterscheid).....	196
8.1 Habitat and life strategy.....	196
8.2 Pollination.....	196
8.3 Dispersal.....	197
9 <i>Amorphophallus titanum</i> in cultivation.....	198
9.1 Cultivation (W. Hetterscheid, M. Koenen, W. Lobin, S. Ittenbach & M. Neumann).....	198
9.2 Vegetative Vermehrung durch Gewebekultur (H. Kohlenbach).....	206
10 Aspects of conservation (W. Hetterscheid).....	213
11 Literatur (Gesamtverzeichnis).....	215
12 Anschriften der Autoren.....	226



Vier Blühereignisse von *Amorphophallus titanum* im Botanischen Garten Bonn: (oben links) März 1937 (Höhe 181 cm); (oben rechts) Juli 1940; (unten links) Mai 1987 (Höhe 161 cm); (unten rechts) Mai 1996 (Höhe 233 cm).

1 Einleitung

Die spektakulärste unter den rund 270000 bekannten Blütenpflanzen ist vermutlich *Amorphophallus titanum*: Als dunkel purpurfarbige Fontäne entfaltet er eine bis über drei Meter hohe übelriechende Blume - so groß, daß sich ein erwachsener Mensch darin verstecken könnte. Der wahrhaft unheimlichen Faszination dieses Regenwald-Titanen kann man sich kaum entziehen: Als sich in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität in Bonn im Mai 1996 gleich zwei dieser kurzlebigen Blumen entfalteten, lockten sie innerhalb weniger Tage ca. 30000 Besucher an.

Die Titanenwurz, ein Aronstabgewächs, wurde vor 119 Jahren von dem italienischen Botaniker ODOARDO BECCARI auf Sumatra entdeckt. Man würde erwarten, daß diese außerordentliche Pflanze inzwischen wissenschaftlich bestens untersucht ist - aber genau das Gegenteil ist überraschenderweise der Fall. Der Grund ist einfach: *Amorphophallus titanum* ist selten - sowohl in seiner Heimat als auch in der Kultur. Als sich 1987 in Bonn die erste Blume (morphologisch ist es ein Blütenstand) seit dem zweiten Weltkrieg öffnete, waren weltweit nur 21 Blühereignisse bekannt. Als wir die voll geöffnete Blume für eine genaue Untersuchung abschnitten - das hatte bis dahin nie jemand gemacht - zeigten schon die ersten Analysen Erstaunliches: sie wog bei aller Stabilität nur wenige Kilogramm, vermutlich die eleganteste Leichtbau-Konstruktion im Pflanzenreich.

BECCARI hatte bereits 1878 Samen gesammelt, die über Florenz nach Kew bei London gelangten, wo die Pflanze zum erstenmal 1889 in Kultur blühte. Rund zwei Dutzend Pflanzen sind in den folgenden einhundert Jahren in Botanischen Gärten zur Blüte gelangt. Die größte Blume hatte eine Höhe von 270 Zentimetern, nach Expeditionsberichten wird sie in ihrer Heimat bis dreieinhalb Meter hoch. Noch gewaltiger ist das einzige Blatt, das sich aus der bis 75 kg schweren unterirdischen Knolle entfaltet: auf dem bis 5 Meter hohen Blattstiel entwickelt sich eine vielfach geteilte Blattspreite mit einem Durchmesser von ebenfalls bis zu 5 Metern. Unbefangene Betrachter halten das Ganze eher für einen Baum als für ein einzelnes Blatt.

Amorphophallus hat in Bonn eine lange Tradition - schon der Gründungsdirektor des Botanischen Gartens, C.G. NEES VON ESENBECK, beschäftigte sich vor 1829 mit dieser Gattung. Insgesamt gibt es rund 170 *Amorphophallus*-Arten in Afrika und vor allem in Asien. Heute ist in den Bonner Gewächshäusern eine der umfangreichsten Lebend-Sammlungen mit rund 25 Arten zusammengetragen; wovon die afrikanischen Arten monographisch bearbeitet werden. Unter diesen Arten gibt es wahre Zwerge, die nur 15 cm hoch werden - keine erreicht mit ihren Blumen auch nur annähernd die Dimension von *A. titanum*. Die Titanenwurz wurde erstmals durch Professor MAX KOERNKE, einem Schüler EDUARD STRASBURGERS, nach Bonn gebracht: er hatte 1934 in Sumatra Knollen gesammelt. Bereits vor dem zweiten Weltkrieg hatte *A. titanum* in den Jahren 1937 und 1940 in Bonn geblüht.

Die erste Pflanze nach dem Kriege blühte 1987 und es entstand die Idee, eine monographische Bearbeitung dieser spektakulären und doch überraschenderweise weitgehend unbekannten Pflanze anzufertigen. Der Abschluß verzögerte sich erheblich, es wurden zusätzlich elektronenmikroskopische und physiologische Arbeiten durchgeführt und weitere Kapitel bis hin zur Entdeckungsgeschichte und Gewebekultur integriert. Als die Arbeiten im Frühjahr 1996 druckfertig vorlagen entwickelten sich zwei weitere Blütenstände, die bestäubt werden konnten und Samen produzierten: die Entwicklung von rund 200 Jungpflanzen konnte erstmals studiert werden. Eine dieser beiden Pflanzen gelangte im Mai 1998 wiederum zur Blüte: es deutet sich damit an, daß möglicherweise im natürlichen Lebensrhythmus des adulten *A. titanum* alternierend im Jahreswechsel jeweils ein Blatt und dann ein Blütenstand entwickelt wird.

Wir bedanken uns für die Mitarbeit und Geduld aller an diesem Band beteiligten zahlreichen Autoren. Dank gilt vor allem unserem Mitarbeiter Dr. STEPHAN ITTENBACH, der nicht nur zahlreiche Beiträge mit großer Sachkenntnis bereitstellte, sondern auch mit großer Sorgfalt die Fertigstellung der Druckvorlage bearbeitete. Dank gilt aber auch den gärtnerischen Mitarbeitern MANFRED KOENEN, DIETER ROTH und MICHAEL NEUMANN am Botanischen Garten: Ohne ihre herausragenden Fachkenntnisse als Kultivateure hätte das Material für diese Publikation nicht zur Verfügung gestanden.

Bonn, im Mai 1998

WILHELM BARTHOLOTT
WOLFRAM LOBIN

2 History of *Amorphophallus titanum*

WILBERT HETTERSCHIED

ODOARDO BECCARI, an Italian botanist working in Florence, was the discoverer of *Amorphophallus titanum*, the aroid with the largest inflorescence (excl. peduncle) ever found. He came across a leaf and a fruiting specimen on 6 August 1878 in Atjer Mantior during an expedition on Sumatra. Shortly thereafter, on 5 September, he was presented a flowering specimen. This extraordinary discovery led him to write a letter to his friend, the marquis BARDO CORSI SALVIATI, telling him all about this event. The letter was forwarded to E.O. FENZI, who published part of it in the Bulletin of the Royal Horticultural Society of Tuscany [Bull. Soc. Toscan. Hortic., 3(9), 1878], headed: "Una Pianta Maravigliosa". Fenzi also sent a translation in English to the Gardener's Chronicle, where it was published in November 1878. In the same Tuscany journal, a second letter by BECCARI was published, together with a drawing of the inflorescence, prepared by BECCARI. In this part of the letter, the first nomenclaturally valid description is given (nr. 10, p. 292). BECCARI presented the species under the name *Conophallus titanum* Becc. At this time, the genus *Conophallus* Schott was recognised as related next to *Amorphophallus* but later was reduced to a section of *Amorphophallus* by ENGLER.

In 1879, ARCANGELI presented a thorough description of the species and transferred it to the genus *Amorphophallus* but attributing the name to BECCARI, so the correct author-combination is *A. titanum* (Becc.) Becc. ex Arcang.

JOSEPH DALTON HOOKER, director of Kew Gardens, did only believe in the accuracy of BECCARI's account, after he had read FORBES' book "A naturalist's wanderings in the Eastern Archipelago" (1885). FORBES states that he came twice across this species and confirmed the enormous dimensions of the leaf and the tuber. In June 1889, HOOKER's curiosity was fully satisfied with the flowering at Kew of the first specimen outside the tropics (Bot. Mag. t. 7153-5). The plant was raised from a small seedling received from CORSI SALVIATI, exactly 10 years earlier. The seeds from which the plants were raised have been sent to CORSI SALVIATI by BECCARI, together with the letter mentioned.

3 Systematik und Taxonomie der Gattung

STEPHAN ITTENBACH UND WILBERT HETTERSCHIED

3.1 *Araceae*

Die Geschichte der Araceen-Klassifikation wurde von NICOLSON (1960a, 1987) ausführlich behandelt. Eine gute Zusammenfassung findet man außerdem bei GRAYUM (1990) und es sei vor allem auch auf MAYO et al. (1995) hingewiesen. Aus diesem Grunde gehen wir nicht ausführlich auf die Geschichte ein und beschränken uns mit einigen Hinweisen auf den Beginn der modernen systematischen Studien.

Der erste Bearbeiter der Araceen war der holländische Botaniker BLUME, dieser bearbeitete bereits 1836 bis 1837 eine Anzahl von Gattungen und Arten.

Später wurden zwei unterschiedliche Systeme der Araceen-Klassifikation begründet. Die erste zu erwähnende Klassifikation wurde von 1858 bis 1860 von H.W. SCHOTT verfaßt, der die Familie der Araceen zum erstenmal umfangreich darstellte und sie als deutlich abgrenzbar und eigenständig ansah. Sein System basiert in erster Linie auf den morphologischen Strukturen der floralen Bereiche. Die Gattungsgliederung war noch erheblich undifferenzierter als heute, so bezog er z.B. die tropisch verbreitete, aquatische Gattung *Pistia* (Wassersalat) nicht in die Familie mit ein.

Das zweite System der Araceen-Klassifikation wurde von ENGLER (1876) begründet, ENGLER setzte sich sehr kritisch mit dem System von SCHOTT auseinander, in seiner ersten Ausgabe nahm er z.B. *Pistia* sofort in die Familie auf. In dem abschließenden großen Werk "Das Pflanzenreich" (1905-1920) stellte er eine überarbeitete Klassifikation der Familie vor.

Das System der Araceen von ENGLER war ohne größere Änderungen sehr lange in Benutzung. ENGLER unternahm dabei den Versuch, ein natürliches System der Familie zu entwickeln, wobei er die Blütenstrukturen, die Anatomie und den vegetativen Aufbau als Grundlagen benutzte. Die Progressionen die er erkannte, haben auch heute grundsätzlich nichts an Gültigkeit oder

Diskussionswert verloren, darüber hinaus ist seine Grundstruktur der Familieneinteilung in Unterfamilien und Triben bis heute erhalten geblieben. So gut wie alle namhaften Kenner der gesamten Familie, z.B. BOGNER & NICOLSON (1991) bleiben den Grundzügen von ENGLERSchen Klassifikation treu. Eine Ausnahme stellt das System von J. HUTCHINSON (1973) dar, HUTCHINSON folgte weitgehend Schott und hat wiederum in erster Linie florale Merkmale für sein System herangezogen. Seine systematische Einteilung setzte sich aber nicht durch, alle moderneren Untersuchungen basieren auf ENGLER (BOGNER 1978). Zum Schluß sei auf die beginnenden kladistischen Analysen hingewiesen (GRAYUM 1990), deren Auswertungen große Ähnlichkeit mit dem System von ENGLER zeigen.

MAYO et al. (im Druck) arbeiten an den „Genera of *Araceae* Project“ der ersten nach ENGLER erarbeiteten generellen Übersicht dieser Familie, dort werden alle Gattungen umfassend behandelt.

3.2 *Amorphophallus*

Die älteste Erwähnung von Arten aus der Gattung *Amorphophallus* datiert auf das Jahr 1692, in dem der Holländer VAN RHEEDE TOT DRAKENSTEIN zwei Arten dieser Gattung in Wort und Bild unter ihrem indisch-malayischen Namen „Mulenschena“ sowie „Skena“ beschreibt. Später (1747) beschreibt RUMPHIUS dieselben Pflanzen irrtümlicherweise unter dem Gattungsnamen *Tacca*. Die Verwechslung von Arten der Gattung *Amorphophallus* mit *Tacca leontopetaloides* (*Taccaceae*) ist keine Seltenheit, da die Blätter eine ähnlich gestaltete Fiederung besitzen. Im folgenden Jahrhundert werden *Amorphophallus*-Arten häufig als *Arum*- oder *Dracontium*-Arten klassifiziert. 1834 wird von BLUME zum erstenmal der Name *Amorphophallus* veröffentlicht und gleichzeitig gibt er „Mulenschena“ den Namen *A. campanulatus* (Dennst.) Nicolson [= *A. paeoniifolius* Decne (non Roxb.)]. Die erste Abhandlung über die Gattung *Amorphophallus* stellte ebenfalls BLUME (1837) vor, er zählt 9 Arten und teilte sie in drei Sektionen auf. 1830 beschreibt WALLICH die Gattung *Thomsonia*, mit der Typus-Art *T. napalensis* Wall. [= *A. napalensis* (Wall.) Bogner & Mayo]. BLUME erkannte diese Gattung an, weil *Thomsonia* einen gerunzelten, mit Staminodien besetzten Appendix hat, und seine Pflanzen alle einen glatten Appendix aufweisen. Dieser Unterschied blieb lange ein wichtiges Gattungsmerkmal. Später ist der Name *Amorphophallus* gegenüber *Thomsonia* konserviert worden und *Thomsonia* als nom. rej. in die Synonymliste von *Amorphophallus* aufgenommen worden (NICOLSON et al. 1984).

Basierend auf das von BLUME aufgestellte *Amorphophallus*-System wurde 1858 von H.W. SCHOTT die Gattung *Amorphophallus* in eine große Anzahl von Gattungen aufgespalten.

A. ENGLER beschäftigte sich von 1879 bis 1908 seinerseits intensiv mit der Systematik der Araceen und dementsprechend auch mit der Gattung *Amorphophallus*. Er stellte die von SCHOTT aufgestellten Gattungen, bis auf zwei, zu *Amorphophallus* (siehe Synonymliste). Die von SCHOTT beschriebenen Gattungen stellten die Basis der Englerschen Sektionen von *Amorphophallus* dar. Eine der zwei von ENGLER anerkannten Schottischen Gattungen war die Gattung *Hydrosme*. N.E. BROWN (1901) stellte aber auch diese in die Synonymie von *Amorphophallus*, worin ENGLER (1911) dann ebenfalls folgte. Nun verblieben nur noch die Gattungen *Thomsonia* von Wallich und *Plesmonium* von Schott, aber auch diese wurden von BOGNER et al. (1985) in die Gattung *Amorphophallus* einbezogen.

Die systematische Position der Gattung *Amorphophallus* innerhalb der Familie der Araceen ist noch nicht endgültig geklärt. ENGLER (1876, 1911) stellte die Gattung in die Unterfamilie der *Lasioideae* und zwar in die Tribus *Amorphophalleae*, zusammen mit den Gattungen *Pseudohydrosme* Engl., *Plesmonium* Schott., *Anchomanes* Schott., *Thomsonia* Wall. und *Pseudodracontium* N.E.Br. ENGLERS Hauptargumente für die Einteilung waren die ähnlichen Blattform und das Fehlen von Endosperm in den Samen (ITTENBACH 1997).

Diese Tribus wurde von BOGNER (1978) von *Amorphophalleae* Engl. in *Thomsonieae* Blume umbenannt.

Die Angehörigkeit zu der Unterfamilie *Lasioideae* galt lange Zeit als sicher. GRAYUM (1984) schloß sich erstmalig nicht der Meinung ENGLER's an und stellte die Tribus *Thomsonieae* mit den Gattungen *Amorphophallus*, *Thomsonia*, *Plesmonium* und *Pseudodracontium* zusammen in die Unterfamilie *Aroideae*.

Diese gravierende Änderung der Position der Gattung *Amorphophallus* basiert u.a. auf morphologischen, floralen, anatomischen Merkmalen. GRAYUM (1992) sowie BOGNER & NICOLSON (1992) bestätigten die Stellung der Gattung, so daß nach der Synonymisierung der Gattungen *Thomsonia* und *Plesmonium* (siehe oben) der heutige Kenntnisstand erreicht wurde: Die Gattungen *Amorphophallus* und *Pseudodracontium* bilden die Tribus *Thomsonieae* in der Unterfamilie *Aroideae*. *Pseudohydrosme* und *Anchomanes* wanderten von der Tribus *Thomsonieae* zur Tribus *Nephtytideae* und verblieben in der Unterfamilie *Lasioideae* (BOGNER et al. 1985; BOGNER und NICOLSON 1989, 1991). Die jetzige Stellung der Gattung ist bereits in neueren Veröffentlichungen übernommen worden, so ist bei HAY & MABBERLEY (1991) in ihrer veränderten Klassifikation nach GRAYUM (1990) die Gattung an ihrem neuen Platz bestätigt, mit dem Unterschied, daß *Plesmonium* als eigene Gattung weitergeführt wurde.

Seit der letzten Monographie von ENGLER (1911) wurde keine umfassende Arbeit mehr veröffentlicht. Die Bearbeitung der Gattung beschränkte sich auf Florenwerke, Neubeschreibungen und kurze Bemerkungen zur Gattung (z.B. RIDLEY 1925, GAGNEPAIN 1942, MAYO 1985, HETTERSCHIED 1994, ITTENBACH

& LOBIN 1994) sowie einige Bemerkungen und Diskussionen über die Systematik der Gattung (z.B. BOGNER et al. 1985, SIVADASAN 1989, HETTERSCHIED et al. 1994). Die beiden Autoren bearbeiten in zwei getrennten Revisionen die Gattung *Amorphophallus*, wobei die asiatischen von W.L.A. HETTERSCHIED revidiert werden und die afrikanischen Arten von S. ITTENBACH 1997 revidiert wurden.

Amorphophallus Blume ex Decaisne, Nouv. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 3: 366 (1834); Herb. Timor. Descr.: 38 (1835); Schott, Syn. Aroid.: 37 (1856); Schott, Gen. Aroid.: Tab. 31 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 130 (1860). Engler in DC., Mon. Phan. 2: 308 (1879); Benth. & Hook. fil., Gen. Pl. 3: 970 (1883); Engler, Nat. Pflanzenf. ed 2, 2 (3): 126 (1889); Baillon, Hist. Pl. 13: 482 (1895); N.E. Brown in Th. Dyer, Fl. Trop. Afr. 8: 144 (1901); Engler, Pflanzenr. 48 (IV 23C): 61 (1911); Nicolson, Taxon 26: 337 (1977); Nicolson, Taxon 27: 545 (1978); nom. cons. = *Amorphophallus* Bl., Batav. Courant 11: 23 (1825), descr. sed sine nomine, [nom. nudum.]. **Typus-Art:** *Amorphophallus campanulatus* Decne. [= *Amorphophallus paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson]

= *Dracontium* Forst. Pl. escul. (1787) n. 29. **Typus-Art:** *Amorphophallus campanulatus* Decne. [= *Amorphophallus paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson]

= *Pythion* Mart., Flora 14: 458 (1831). **Typus-Art:** *Arum campanulatum* Roxb., nom. illegit. [= *Amorphophallus paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson]

= *Candarum* Reichenb. ex Schott, Melet. Bot.: 17 (1832). **Typus-Art:** Lectotypus, *Candarum roxburghii* Schott, nom. illegit. (= *Arum campanulatum* Roxb. = *Pythion* Mart.)

= *Kunda* Raf., Fl. Tellur. 2: 82 (1836). **Typus-Art:** *Kunda verucosa* Raf. [= *Amorphophallus paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson]

= *Brachyspatha* Schott, Syn. Aroid.: 34 (1856); Schott, Gen. Aroid.: 29 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 127 (1860). **Typus-Art:** Lectotypus, *Brachyspatha variabilis* (Blume) Schott (= *Amorphophallus variabilis* Blume)

= *Conophallus* Schott, Syn. Aroid.: 34 (1856); Schott, Gen. Aroid.: Tab. 30 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 127 (1860). **Typus-Art:** Lectotypus, *Conophallus bulbifer* (Roxb.) Schott (= *Arum bulbiferum* Roxb. = *Amorphophallus bulbifer* Blume)

= *Corynophallus* Schott, Österr. Bot. Wochenb. 7: 389 (1857); Schott, Gen. Aroid.: Tab. 32 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 132 (1860). **Typus-Art:** *Corynophallus afzelii* Schott [= *Amorphophallus aphyllus* (Hook.) Hutch.]

= *Hydrosme* Schott, Österr. Bot. Wochenb. 7(49): 389 (1857); Schott, Gen. Aroid.: Tab. 33 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 132 (1860); Engler in DC., Mon. Phan. 2: 321 (1879); Engler, Nat. Pflanzenf. ed 2, 2 (3): 128 (1889); Jumelle, Ann. Mus. Colo. Marseille (3), 7: 181 Tab. 1 (1919). **Typus-Art:** *Hydrosme mossambicensis* Schott, nom. illegit. = *Amorphophallus swynnertonii* Ridl.

= *Hansalia* Schott, Österr. Bot. Wochenb. 8(3): 81-82 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 133 (1860). **Typus-Art:** *Hansalia grata* Schott [= *Amorphophallus abyssinicus* (A.Rich.) N.E.Br.]

= *Raphiophallus* Schott, Gen. Aroid.: 27 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 125 (1860); Benth. & Hook. fil., Gen. Pl. 3: 972 (1883). **Typus-Art:** *Raphiophallus hohenackeri* Schott [= *Amorphophallus hohenackeri* (Schott) Engl. & Gehrm.]

= *Synantherias* Schott, Gen. Aroid.: Tab. 28 (1858); Schott, Prodr. Syst. Aroid.: 126 (1860); Engler in DC., Mon. Phan. 2: 306 (1879); Benth. & Hook. fil., Gen. Pl. 3: 972 (1883); Engler, Nat. Pflanzenf. ed 2, 2 (3): 126 (1889). **Typus-Art:** *Synantherias sylvatica* (Roxb.) Schott [= *Amorphophallus sylvaticus* (Roxb.) Kunth.]

= *Dunalia* Montr., Act. Soc. Linn. Bordeaux 26: 576 (1866). **Typus-Art:** *Dunalia artensis* Montr. [= *Amorphophallus paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson]

= *Proteinophallus* Hook. fil., Bot. Mag. 101: Tab. 6195 (1875). **Typus-Art:** *Proteinophallus rivieri* (Dur. ex Master) Hook. f. [= *Amorphophallus konjac* Koch]

= *Tapeinophallus* Baill., Dict. Bot. 4: 153 (1892), nomen in err. (nur *Amorphophallus konjac*).

= *Thomsonia* Wallich, Pl. As. rar. 1: 83, t. 99 (1930); Blume, Rumphia 1: 149 (1837); Engler, Pflanzenr. 48 (IV 23C): 56 (1911); Bogner, Plant. Syst. Evol. 125: 15 (1976); Nicolson et al., Taxon 33: 740 (1984); Bogner et al., Ardeana 8 (1): 15-25 (1985), [nom. rej.]. **Typus-Art:** *Thomsonia napalensis* Wallich [= *Amorphophallus napalensis* (Wallich) Bogner & Mayo]

= *Pythonium* Schott in Schott & Endlicher, Melet. Bot.: 17 (1832); Schott, Syn. Aroid. 1: 36 (1856); Schott, Gen. Aroid.: 25 (1858); Prodr. Syst. Aroid.: 123 (1860), [nom. superfl.]. **Typus-Art:** wie *Thomsonia*

= *Plesmonium* Schott, Syn. Aroid. 1: 34 (1856). Schott, Gen. Aroid.: 26 (1858). **Typus-Art:** *Plesmonium margaritiferum* (Roxb.) Schott [= *Amorphophallus margaritifer* (Roxb.) Kunth.]

Die Gattung *Amorphophallus* ist von ENGLER (1876 bis 1911) und anderen Bearbeitern in Sektionen unterteilt worden. Eine infragenerische Gruppenbildung scheint uns sinnvoll zu sein, da die Bearbeitung der Gattung jedoch noch nicht komplett abgeschlossen ist, sei den späteren Revisionen (siehe oben) die Analyse der Sektionen überlassen.

Wir wollen hier nur auf die engsten Verwandten von *A. titanum* hinweisen. *A. titanum* steht z.Z. in einer informellen Gruppe („Titanum-Gruppe“ HETTERSCHIED in Vorbereitung) mit einer Anzahl von Arten zusammen: *A. gigas* Teijsm. & Binn. (= *A. brooksii* Alderw.), *A. decus-silvae* Backer & Alderw., *A. hewittii* Alderw., *A. lambii* Mayo & Widjaja, *A. borneensis* (Engl.) Engl. & Gehrm., *A. annulifer* Hett., *A. discophorus* Backer & Alderw., *A. variabilis* Engl.; möglicherweise gehören auch *A. sagittarius* Steenis, *A. galbra* F. M. Bail und *A. spectabilis* (Miq.) Engl. in diese Verwandtschaft.

Literatur

- BLUME, C. L. (1825): *Amorphophallus* en *Tacca phalliphera*. Rumph. Bataafsche Courant: 23; BLUME, C.L. (1937): *Amorphophallus*. Rumphia 1: 138-149; BOGNER, J. (1976): Eine neue *Thomsonia*-Art (*Araceae*) aus Thailand. Plant. Syst. Evol. 125 (1): 15-20; BOGNER, J. et al. (1985): New species and changing concepts in *Amorphophallus*. Ardeana 8 (1): 15-25; DECAISNE, J. (1834): Herbarii Timorensis Descriptio. Nouv. Ann. Mus. Paris. ser. 3, vol.3; ENGLER, A. (1889): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Sylabus 2: 590-599; ENGLER, A. (1911): *Araceae-Lasioideae*. Das Pflanzenr. IV, 23C (Heft 48). Leipzig; GRAYUM, M. H. (1990): Evolution and Phylogeny of the *Araceae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 77: 628-697; HAY, A. & D. J. MABBERLEY (1991): Transference of funktion and the origin of aroids; their significance in early angiosperm evolution. Bot. Jahrb. Syst. 113 (2/3): 339-428; HETTERSCHIED, W.L.A. & S. ITTENBACH (1996): Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! Aroideana 19: 7-131; ITTENBACH, S. (1997): Revision der afrikanischen Arten der Gattung *Amorphophallus*. Dissertation, 64-73. Bonn; MAYO, S., BOGNER, J. & P. BOYCE (1995): The Acolytes of the *Araceae*. In: Curtis's Botanical Magazin 12 (3): 153-168. Blackwell Publishers, For The Royal Botanic Gardens, Kew; NICOLSON, D. H. (1967): Selection of lectotype species for genera of the family *Araceae*. Taxon 16: 514-519; NICOLSON, D. H. (1977a): (429) Proposal to change the typification of 723 *Amorphophallus* nom. cons. (*Araceae*). Taxon 26 (2,3): 337-338; NICOLSON, D.H. (1977b): Nomina Conservanda Proposita. Taxon 26 (2/3): 338-339; NICOLSON, D. H. et al. (1984): Proposal to amend 723 *Amorphophallus*, add *Thomsonia*, nom. rej. prop. (*Araceae*). Taxon 33: 740; SCHOTT, H. W. (1832): *Araceae*. In: SCHOTT, H.W. & S.F.L. ENDLICHER: Meletemata Botanica: 16-22. Vindobonae - Typis Caroli Gerold; SCHOTT, H. W. (1855): Pflanzenskizzen. Oesterr. Bot. Wochenbl. 5: 17-20; SCHOTT,

H. W. (1857): Aroideen-Skizzen. Oesterr. Bot. Wochenbl. 7: 389-390; **VAN RHEEDE TOT DRAKENSTEIN** (1692): Hortus Malabaricus 2: 37, t.19; **WALLICH, N.** (1930): Pl. As. rar. 1: 83, t. 99.

4 Biogeography

WILBERT HETTERSCHIED AND STEPHAN ITTENBACH

4.1 Biogeography of the Genus *Amorphophallus*

Amorphophallus is a genus of about 170 species, occurring throughout the Old World tropics. Western Africa is the westernmost border [*A. doryphorus* Ridl., *A. aphyllus* (Hook.) Hutch.] whereas the easternmost border lies in Polynesia. However, this eastern boundary is formed by the occurrence of *A. paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson, a species that has a long history of cultivation in Asia and there is considerable doubt that its present distribution mirrors its natural distribution. Disregarding *A. paeoniifolius*, the eastern border of *Amorphophallus* is the line Japan-Philippines-Taiwan-New Guinea-N.E. Australia, formed respectively by *A. kiusianus* (Makino) Makino (Japan, Taiwan), several species of the Philippines and *A. galbra* F.M. Bail (New Guinea, Australia). Within the west and east boundary, species of *Amorphophallus* are found throughout the tropical and some subtropical zones.

Within this generic distribution, *Amorphophallus* species show a very high degree of endemism. Only three species have a wider geographical range. *A. paeoniifolius* is found from Madagascar eastward into Polynesia (but see above), *A. muelleri* Bl. is found from Central Thailand, southward through Sumatra, Java to the Lesser Sunda Islands and *A. abyssinicus* (Rich.) N.E. Br. has a fairly large distribution in Africa. All other species show much more local distributions. Part of this may be the effect of sampling but recent active collecting largely confirms the restricted geographical range of the majority of species. Some of the species distributional patterns form a dense mosaic and suggest that the genus is at least in some areas actively speciating. This is supported by the fact that closely related species are very often found in neighbouring areas. This pattern seems to result in seven large areas of closely related species in the distribution of the genus.

These are :

1. Africa
2. Madagascar
3. South and Central India
4. North India-Myanmar(Burma), North Thailand, South and Southeast China, Laos, North Vietnam
5. Central Thailand-Cambodia, South and Central Vietnam, East China (mainland), Taiwan, Japan
6. Malaysia, Sumatra, Java, Borneo, Lesser Sunda, Islands New Guinea, North Australia
7. Borneo, Sulawesi, Philippines.

Borneo seems to be an area of overlap in this scheme.

4.2 Biogeography of *Amorphophallus titanum*

The species group containing *A. titanum* including also *A. hewittii* Alderw., *A. lambii* Mayo & Widjaja, *A. borneensis* (Engl.) Engl. & Gehrm., *A. gigas* Teijsm. & Binn., *A. decus-silvae* Backer & Alderw., *A. discophorus* Backer & Alderw. and *A. annulifer* Hett. is found entirely in area 6 of the above scheme.

A. titanum is growing throughout the Barisan Mountain Range, running along the western coast of Sumatra, although no certain reports are known from the Aceh province in the north. It is mostly found near or on the western slopes of the range, e.g. Bengkoeloe (on the Bukit Kaba, 1200 m), Kerinci, Palembang, Aur (Bukit Ngalau Sariboe), Ophir district (Gunung Pasaman), Taloe, Bukittingi, Ayer Mantjoer, Kajutanam, Boea.

Literatur

HETTERSCHIED, W.L.A. & S. ITTENBACH (1996): Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! *Aroideana* 19: 7-131; ITTENBACH, S. (1997): Revision der afrikanischen Arten der Gattung *Amorphophallus*. Dissertation: 64-73. Bonn.

5 Morphologie

5.1 Gattungsübersicht

STEPHAN ITTENBACH

Die Gattung *Amorphophallus* besteht aus terrestrischen, acaulescenten Kräutern, die als Überdauerungsorgane eine aus dem Stamm gebildete Knolle besitzen (Rhizom-Geophyten). In der Regel treibt im Wechsel eine Infloreszenz oder ein Laubblatt aus. Die Pflanzen weisen eine virtuelle sympodiale Verzweigung auf, wobei die Vorjahresknolle häufig noch sichtbar ist (ITTENBACH 1997).

Die typischen Strukturen der Gattung werden im folgenden gesondert behandelt.

5.1.1 Knolle

Alle Arten aus der Gattung *Amorphophallus* bilden als Überdauerungsorgane längliche (horizontal oder vertikal wachsend), rundliche, elliptische oder discusförmige Achsenkörper aus. Die knollentragenden Araceen besitzen in der Regel Überdauerungsorgane die vom Achsenkörper gebildet werden, als Ausnahme sind hier die Pflanzen der afrikanischen Gattung *Stylochaeton* zu erwähnen, deren Knollen durch anschwellende und fleischig werdende Wurzeln gebildet werden (BOWN 1988). Dies sind Seitenwurzeln, die sich als zäpfchenförmigen Gebilde weiträumig im Erdreich verteilen und offensichtlich nur Wasserspeicherfunktion besitzen.

An der Knolle werden häufig rundliche Tochterknollen oder längliche Ausläufer gebildet. Die Tochterknollen entwickeln sich häufig nicht weiter, solange die Mutterknolle wächst. Erst wenn diese zerstört wird oder aus Altersgründen zerfällt, wachsen die Tochterknollen aus. An der apikalen Seite der Knolle befindet sich eine Vertiefung, in der der Vegetationspunkt sitzt. Nach einer Ruheperiode von bis zu sechs Monaten werden Wurzeln gebildet

und es treibt in der Regel zunächst der Blütenstand aus. Nachdem er seine Aufgabe erfüllt hat und schon einen großen Teil der gespeicherten Nährstoffvorräte verbraucht hat, treibt normalerweise wieder ein Blatt aus. Die durch Assimilation gewonnenen Stoffe bilden eine neue Knolle, diese befindet sich über dem Rest der alten Knolle. Die Reste der Knolle des Vorjahres können außen im unteren oder seitlichen Bereich der neuen Knolle gefunden werden. Damit durch diesen Vorgang die Knolle nicht zu nah an die Oberfläche gerückt wird, sorgen kontraktile Wurzeln für das Herabziehen der neuen Knolle in die optimale Tiefe. Die Knollen können in Größe und Form sehr unterschiedlich sein, so sind die Knollen von *A. barthlottii* Ittenbach & Lobin aus dem Grenzgebiet von Liberia und der Elfenbeinküste und von *A. angulatus* Hett. & A. Vogel aus Malaysia (Sarawak) nur 2-3 cm im Durchmesser, *A. gigas* Teijsm. & Binn. und *A. titanum* sind hingegen in der Lage Knollen von über 75 kg zu bilden.

5.1.2 Blatt

Die Entwicklung des Laubblattes ist innerhalb der Familie der Araceen einmalig. Dabei ist der Blattgrund kegelförmig und bildet drei kleine Höcker aus, wobei die beiden äußeren Höcker frühzeitig mit einer asymmetrischen Teilung beginnen, der mittlere Höcker gibt hingegen erst später sein einheitliches Wachstum auf und bildet beidseitig Segmente aus. Die asymmetrische Verzweigung der beiden Seitenabschnitte geht bei weiterem Wachstum verloren und es werden nur noch Äste (Fiedern höherer Ordnung) ausgebildet. Die Stiele der entstehenden Blattsegmente (Fiederblättchen) bilden sich erst, wenn ihr interkalares Wachstum beginnt. Bei weiterem Wachstum der Blattspreite werden von den Teilabschnitten der Spreite immer wieder Fiedern höherer Ordnung abgegliedert, so daß eine reich verzweigte Spreite entsteht. Die Fiedern werden durch Laminarstreifen verbunden und können von unterschiedlicher Größe sein. Die Nervatur beginnt mit dem Durchziehen der drei Hauptabschnitte, die bei weiterem Wachstum durch parallel laufende Längsnerven ergänzt werden. Die Längsnerven verzweigen sich reichhaltig und laufen in alle Abschnitte des Blattes hinein (ERTEL 1932). Das Laubblatt ist schon komplett gefiedert, während es noch von den Cataphyllen (siehe unten) umschlossen ist und alle Hauptsegmente stehen aufrecht, vertikal in der Knospe. Die Fiederblättchen sind unabhängig voneinander zur Achse hin eingerollt.

Bei der Keimung sind grundsätzlich das Primärblatt und die Folgeblätter zu unterscheiden. Das Primärblatt ist noch ungeteilt und pfeilförmig und weist somit noch nicht die typische Gestalt des *Amorphophallus*-Blattes auf (ENGLER 1911, ERTEL 1932).

Das adulte Laubblatt steht in der Regel allein, aufrecht und wird an der Basis von 1 bis 4 Cataphyllen (Niederblätter) umgeben, wobei eine distiche oder spirodistische Blattstellung vorliegt. Als Cataphylle werden einfache, parallelnervige, länglich-elliptische und grundständige Blätter bezeichnet, die das eigentliche Blatt während der Entwicklung schützend umhüllen, bis das Blatt den letzten Wachstumsschub erhält. Sie bleiben meist noch einige Zeit an der Basis erhalten, verwelken aber dann später. Der Blattstiel (Petiolus) trägt eine Spreite, die schirmförmig ausgebreitet und stark geteilt ist. Das Laubblatt stellt ein Fiederblatt mit ternater Grundform dar, mit zwei asymmetrischen Seitenabschnitten und einem ebenfalls stark asymmetrischen, also pseudodichotom verzweigten Endabschnitt (TROLL 1939). Die Spreite weist demnach primär eine Dreiteilung auf, die aber durch weitere Unterabschnitte (bis 4 je nach Größe) optisch nicht sofort erkennbar ist. Jeder Abschnitt bildet Segmente (Fiedern höherer Ordnung oder Fiederblättchen) aus, die von unterschiedlicher Größe und Form sein können. Die Fiederblättchen laufen oft an der Rhachis herunter, können aber auch ovale Blättchen bilden. Der Petiolus ist glatt, rauh oder deutlich strukturiert und zeichnet sich durch eine meist grünliche Grundfarbe mit einer andersfarbigen Sprenkelung bzw. Marmorierung aus.

Die andersfarbigen Flecken des Petiolus werden bei asiatischen Arten von BARTHOLOTT (1992) als Flechtenimitationen angesehen, die vor größeren Tieren schützen sollen. Die Flechtenimitate sollen dem Tier eine ausdauernde, holzige Stammstruktur vortäuschen, die nicht essbar ist und bei Kollision Schmerzen bereitet. Einige asiatische Arten bilden diese Flecken sogar als dreidimensionale Gebilde aus. *A. gigas* Teijsm. Binn. scheint diese Mimikry besonders perfektioniert zu haben, in den Verzweigungsachsen von den beiden Seitenabschnitten und dem Endabschnitt sieht man eine bläulich-grüne Färbung die sich nach unten verjüngt und einem Blaualgen-Überzug zum verwechseln ähnlich sieht.

Die Größe des Petiolus ist von Art zu Art sehr unterschiedlich, aber im Gegensatz zum Pedunkulus immer auffällig. *A. gigas* bildet Blätter die über 3,5 m hoch werden, *A. angolensis* ssp. *maculatus* N.E.Br. (BOGNER 1976, ITTENBACH 1997) und *A. stuhlmannii* (Engl.) N.E.Br. können Blätter von 2-2,5 m und mehr ausbilden. *A. maximus* (Engl.) N.E.Br. besitzt insofern einen interessanten Petiolus, als er bei jungen Pflanzen weiße Haare auf seinem Stiel ausbildet, bei alten Pflanzen wird dieser Flaum nicht mehr gebildet (ITTENBACH 1997). Demgegenüber ist das Blatt von *A. aphyllus* (Hook.) Hutch. recht klein. Mit einer Länge des Petiolus von etwa 30-70 cm und seinen lanzettlichen Fiederblättchen, ist es sehr charakteristisch. Im allgemeinen ist es aber sehr schwer, nur anhand des Blattes eine Art zu erkennen.

5.1.3 Infloreszenz

Die Infloreszenz wird aus einem Infloreszenzstiel (Pedunkulus), der Blütenstandsachse (Spadix) und einem meist gefärbten Hochblatt (Spatha) gebildet. Über die Entstehung der reproduktiven Strukturen bei den Araceen sind die Meinungen im Laufe der Zeit ähnlich geblieben. Die traditionelle Ansicht erklärt, daß der Spadix und die Spatha ein Produkt der Verschmelzung von Trauben sind, mit einer Kondensation der Infloreszenzachse, wobei die interfloralen Brakteen verloren wurden und nur das der untersten Blüte sich zu der heutigen Spatha vergrößerte (GRAYUM 1990). Wahrscheinlich ist die Spatha eher ein modifiziertes Laubblatt (Hochblatt) (HAY & MABBERLEY 1991), da man alle Übergänge finden kann und es in einigen Fällen wieder assimiliert und Laubblattstruktur annimmt. Dies beobachtete bereits ENGLER (1884): "Diese *Hydrosme* [*Amorphophallus teuszii*] ist eine der schönsten und interessantesten Arten, interessant namentlich durch die dreizipflige Spatha, welche uns zeigt, daß der obere Theil der Spatha dem Laminartheil der Laubblätter, der untere röhrlige Theil dem Vaginaltheil der Laubblätter äquivalent ist." Die Erkenntnis wurde durch eine weitere Beobachtung von ENGLER unterstützt, welche wohl nur unter längerer Kultur einer Pflanze zu machen ist. Er schrieb (1899): "... welche früher eine 3lappige Spatha entwickelt hatten, eine ganz normal gefärbte aber 7lappige Spatha hervorbrachte, so daß also die Spatha in ihrer Gestalt sich immer mehr der eines Laubblattes nähert."

Die Spatha ist also ein modifiziertes Laubblatt (Hochblatt) und ist schützend um den sich entwickelnden Spadix gerollt. Später übernimmt sie die Aufgaben der fehlenden Blütenblätter und sorgt für die optische Anlockung der Bestäuber. Die Attraktion für die Bestäuber ist aber nie isoliert vom Spadix zu sehen, da sie nur in Kombination genügend effektiv wirken. Die Spathen sind immer mehr oder weniger eingerollt und im basalen Teil geschlossen. Sie können bei *A. titanum* über 2 m hoch werden, oder wie bei *A. gracilior* Hutch., *A. angulatus* Hett. & Vogel und *A. pusillus* Hett. & Serebryanyi 3-7 cm messen, dazwischen sind alle Größen vorhanden. Die Basis der Innenseite der Spatha ist nicht nur in ihrer Färbung sehr unterschiedlich, auch bezüglich ihrer Skulpturierung sind die Arten unterschiedlich ausgestattet. Die Innenseite kann makroskopisch glatt erscheinen oder u.a. Warzen, Rippen und haarförmige Emergenzen ausbilden. Für die Bestimmung der einzelnen Arten sind sie oft ein brauchbares Hilfsmittel. Die Spatha sitzt meist auf einem mehr oder weniger langen Pedunkulus oberhalb der Erdoberfläche, als Ausnahme findet man bei dem nur ca. 5 cm großen *A. pusillus* - aus Vietnam - einen komplett unterirdischen Pedunkulus, so daß der kesselförmige Teil der Spatha teilweise unterhalb der Erdoberfläche ist (HETTERSCHEID & ITTENBACH 1996, ITTENBACH 1997).

Ebenso vielseitig wie die Spatha ist der Spadix, eine mehr oder weniger aufrechte zylindrische oder konische Struktur. Er kann sehr klein sein oder eine Länge von mehr als einem Meter erreichen. Der Blütenstand ist ein Kolben mit nackten, vorblattlosen Blüten. Die Blüten der *Amorphophallus*-Arten sind schraubig angeordnet. Die Blüten stehen in der Regel dicht gedrängt, was im Bereich der männlichen Blüten oft eine klare Zuordnung der Staubblätter zu einzelnen Blüten erschwert. Der Spadix wird vom Infloreszenzstiel deutlich durch den Ansatz der Spatha getrennt. Er ist in drei klar voneinander getrennten Zonen aufgeteilt, dem karpellaten Achsenabschnitt, dem staminierten Achsenabschnitt und dem Appendix, einem sterilen zylindrischen Achsenabschnitt. Diese drei Teile können nun direkt aneinander grenzen oder durch eine sterile Zone (selten durch Staminodien) getrennt sein. Der Appendix, dessen Funktion als Osmophor von besonderer blütenbiologischer Bedeutung ist, ist in seiner morphologischen Gestalt sehr variabel. Er kann klein gestaucht und fast kugelig bis hin zu lang konisch oder keulig sein, sogar hängende Formen werden ausgebildet. Der Appendix ist nicht immer isodiametrisch, so bildet z.B. *A. annulifer* Hett. - aus Indonesien (Java) - basal eine kragenförmige Verdickung aus. Die Appendixoberfläche kann $\pm$ glatt sein, oder ist mit deutlichen Skulpturierungen besetzt. Man findet u.a. stark ausgeprägte Runzeln, Warzen oder Falten. So haben z.B. *A. lewalli* Malaisse & Bamps (endemisch in Burundi) deutliche Tuberkeln und *A. hirtus* N.E.Br. (endemisch auf Taiwan) einen komplett behaarten Appendix (HETTERSCHEID & ITTENBACH 1996, ITTENBACH 1997).

5.1.4 Blüten

Die Blüten der Gattung *Amorphophallus* sind immer eingeschlechtlich und perigonlos. Sie sind immer in klar abgegrenzten Bereichen an der Infloreszenzachse vereint. Die karpellaten im basalen Bereich des Spadix, die staminierten im darüberliegenden Bereich. Die karpellaten Blüten sind insofern einfach zu interpretieren, da sie bei einigen Exemplaren nicht unmittelbar aneinandergrenzen und durch ihre Anordnung in Schrägzeilen deutlich erkennen lassen, daß zu einer Blüte nur ein Fruchtknoten gehört. Die äußere Form der karpellaten Blüten kann sehr charakteristisch sein, so kommen u.a. rundliche, längliche, kubische Fruchtknotenformen mit ungelappten, höckrigen, oder deutlich verlängerten Narbenlappen vor. Ein Griffel ist bei einigen Arten typisch, bei anderen ist er bis zur Unkenntlichkeit reduziert. Der Griffel kann unterschiedlich orientiert sein, ebenso ist er in Form und Größe sehr vielfältig. Die Oberflächen der Fruchtknoten sind bei den von mir untersuchten Arten immer mit dicken Cuticularfalten versehen. Die Falten können über stark gewölbte oder flache periklinale Außenwände der Epidermis laufen. Ist ein

Griffel deutlich sichtbar, kommen die erhöhten periklinen Außenwände auch dort vor und verlaufen in geraden Reihen aufwärts. Die Fruchtknoten sind unikarpellat oder synkarp und oberständig, sie werden aus 1 bis 4 Karpellen gebildet. Sie sind 1- bis 4fächrig und selten pseudomonomer und immer mit einer basalen meist anatropen Samenanlage gefüllt. Die staminierten Blüten stehen in dichten Paketen zusammen, wobei 1-6(-8) Staubblätter zu einer Blüte gehören können. Die Möglichkeiten mit morphologischen Mitteln die Abgrenzung der Blüten zu ermitteln, ist bei vielen Arten begrenzt. BOECKER et al. (in diesem Band) nennen für *A. titanum* folgende Abgrenzungskriterien: "Benachbarte Staubgefäße sind innerhalb einer Blüte bis zur Basis getrennt oder in der basalen Region des Filaments bis zu einem Millimeter hoch verwachsen. Zwischen Staubfäden benachbarter Blüten hingegen befindet sich eine unterschiedlich breite freie Zone von Achsengewebe, kenntlich an den mit Papillen versehenen Epidermiszellen." Als Ausnahme innerhalb der afrikanischen Arten sei auf *A. laxiflorus* N.E.Br. hingewiesen, der einen lockeren staminierten Blütenstandsabschnitt besitzen kann und wie bei vielen asiatischen Arten deutlich abgegrenzte Staubblattgruppen besitzt.

Die Staubblätter sind klein, besitzen entweder ein mäßig langes oder kurzes Filament, so daß bei einigen Arten die Antheren scheinbar direkt auf der Achse sitzen. Die Filamente können miteinander verwachsen oder frei sein. Jede Anthere besitzt zwei Theken die wiederum zwei Pollensäcke besitzen. In den meisten Fällen entleert jede Theka ihre Pollen durch eine gemeinsame apikale oder laterale Pore. Die Poren sind dann länglich, schlitzförmig, oval oder rundlich und es ist nur eine Pore pro Theka sichtbar. In wenigen Fällen entleeren die Pollensäcke ihre Pollen durch eine eigene Pore, so daß die Theka zwei runde Poren besitzt [z.B. *A. dracontoides* (Engl.) N.E. Br.].

Staminodien und Pistillodien sind in der Familie der Araceen häufig, die bekanntesten sind die Reusenhaare der Gattung *Arum* (BOYCE 1993). Solche Strukturen findet man bei der Gattung *Amorphophallus* nicht. Wenn Staminodien vorhanden sind, sind sie meist im Übergangsbereich vom staminierten Achsenabschnitt zum Appendix zu finden, oder selten zwischen dem staminierten und karpellaten Bereich. Sie können aber auch die Oberfläche des gesamten Appendix charakteristisch prägen. *A. dracontoides* - aus Westafrika - ist z.B. über die gesamte Appendixoberfläche mit länglichen kurzen Erhöhungen versehen, die man als Staminodien deutet (HETTERSCHEID & ITTENBACH 1996, ITTENBACH 1997).

5.1.5 Fruchtstand, Frucht und Samen

Der Pedunkulus von sitzenden oder kurz gestielten Arten verlängert sich bei der Samenreife deutlich, in einigen Fällen um das vielfache seiner ursprünglichen Länge. Der Fruchtstand ist zylindrisch, konisch oder oval bis rundlich. Häufig bleibt die Spatha lange erhalten und hängt am Fruchtstandstiel herunter.

Die meist 1 bis 4 Samen enthaltende Frucht ist eine Beere und diese stehen in der Regel dicht gedrängt beieinander. Die Beeren sind fleischig und etwas schleimig, sie können rötlich, orange, selten blau [z.B. *A. henryi* N.E. Br. und *A. kiusianus* (Makino) Makino aus Taiwan] und weiß (z.B. *A. parvulus* Gagnep.) sein. Der Samen besitzt kein Endosperm und eine mehr oder weniger grünliche bis braune und glatte Samenschale. Die Samenschale ist kollabiert, zusammengepreßt und leicht gerbstoffhaltig. Eine Unterscheidung von äußerem und innerem Integument ist nicht möglich. Der Embryo ist in den äußeren Schichten stärkehaltig und aleuronhaltig, in seiner Gesamtheit ist er durchsetzt mit Rhaphiden (SEUBERT 1992). Wenn die ersten Wurzeln entwickelt sind, bleibt der angeschwollene Embryo in der Samenschale. Das ändert sich auch nicht, wenn der Primärsproß austreibt (ENGLER 1911).

Literatur

- BARTHOLOTT, W. (1992): Mimikry: Nachahmung und Täuschung im Pflanzenreich. Bonner Universitäts Blätter: 52 & 54; BOYCE, P. (1993): The Genus *Arum*. A Kew Magazine Monograph, London; BOGNER, J. (1976): *Amorphophallus maculatus* N.E.Br. Palmengarten 40 (3): 83-86; BOGNER, J., MAYO, S. & M. SIVADASAN (1985): New species and changing concepts in *Amorphophallus*. Aroideana 8 (1): 15-25; BOWN, D. (1988): Aroids, plants of the *Arum* Family. Timber Press; ENGLER, A. (1884): *Hydrosme teuszii* Engl. Gartenfl. 33: 2-3; ENGLER, A. (1899): *Araceae* Afrikanae II. Bot. Jahrb. Syst. 26: 417-427; ENGLER, A. (1911): *Araceae-Lasioideae*. Das Pflanzenr. IV, 23C (Heft 48). Leipzig; ERTEL, P.O. (1932): Vergleichende Untersuchung über die Entwicklung der Nervatur der Araceen. Flora 126: 115-248; GRAYUM, M. H. (1990): Evolution and Phylogeny of the *Araceae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 77: 628-697; HAY, A. & D. J. MABBERLEY (1991): Transference of funktion and the origin of aroids; their significance in early angiosperm evolution. Bot. Jahrb. Syst. 113 (2/3): 339-428; HETTERSCHEID, W.L.A. & S. ITTENBACH (1996): Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! Aroideana 19: 7-131; ITTENBACH, S. (1997): Revision der afrikanischen Arten der Gattung *Amorphophallus*: 9-26. Diss. Bonn; ITTENBACH, S. & W. LOBIN (1997): Notes on the genus *Amorphophallus* (*Araceae*)-6. Six new species and two new subspecies from Afrika. Willdenowia 27: 147- 160; TROLL, W. (1939): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin.

5.2 *Amorphophallus titanum*

WILBERT HETTERSCHIED

Relative to all other *Araceae* and, for that matter to most other herbaceous plants, *A. titanum* is very variable concerning the dimensions in many parts of its morphology. The tuber may weight up to ca. 75 kg, having of its diameter of up to 60 cm. As in many other *Amorphophallus* species, the tuber is depressed globose but it develops no annual offset-tubers. Division of the tuber in two or more parts only follows when the main continuation shoot fails to develop or is damaged. Lateral buds may then start developing new shoots, later separating into independent plants. The leaf has the usual morphology of *Amorphophallus*-species, consisting of a vertical petiole (in this species reaching up to 4-5 m) and a highly dissected lamina (ITTENBACH 1997, this volume). The petiole is smooth, green or dark green with numerous, rounded or elliptic pale green, darker green centred spots. The lamina may reach a diameter of some 5 metres. The individual leaflets are elongate elliptic, up to 40 cm long, acuminate and rather leathery. The leaf may stand for 12 to 18 months. During this period an entirely new tuber is being formed, which, in favourable conditions, may be twice to three times the weight of the previous tuber. From a certain age onwards, the plant may start developing inflorescences. The smallest inflorescence ever recorded developed on a tuber of only 9 kg weight.

The inflorescence has a peduncel up to 70 cm long. The spathe is campanulate and may reach a length of up to 160 cm. The base is strongly convolute and on the outside green with a few whitish spots, inside dark maroon with a pale yellowish zone at the top. The limb is spreading, outside maroonish with strongly prominent veins, inside dark maroon. The margin is lobate and plicate. The spadix protrudes far beyond the spathe and may reach up to 3 m in length. The female zone is cylindric and up to 50 cm long; the male zone is strongly obconic, up to 35 cm long, its upper part roofed against the strongly expanded base of the appendix. The appendix is long conical, pale dirty whitish or with a brownish violet hue, the surface minutely rugose and with several, longitudinal shallow fold. The pistils are laxely disposed. The ovaries are ovate or conic, ca. 6 mm in diam., whitish at the base, rest dark

purple; the stigmas are small, ca. 2-3 mm in diam., depressed globose, greyish brown or purple, minutely verrucate. The male flowers consist of 3 to 7 stamens, the latter 4-5 mm long, of which the filaments are 2-3 mm long and basally to nearly entirely connate. The anthers are 2 mm long, truncate and with two apical, elongate pores. Pollen is inaperturate, rounded and with a smooth exine (Borsch & Wolters, this volume).

After fertilisation, the peduncle lengthens up to 150 cm. The infructescence may be more than 50 cm long, carrying several hundreds of berries. The remains of the spathe and appendix are entirely shed. The berries ripen simultaneously and are reddish during ripening turning into fiery red when mature. They are ca. 4 cm long and usually contain two seeds.

5.3 Maße und Gewichtswerte

MAXIMILIAN BOECKER

Die allgemeinen Merkmale sind bereits in den Kapiteln zur Gattungs- und Artbeschreibung (ITTENBACH & HETTERSCHEID in diesem Band) genannt worden. Im folgenden wird nur über die Eigenschaften von zwei Bonner Exemplaren berichtet, von denen eines 1987 geblüht hat.

5.3.1 Knolle

Es wurden zwei Knollen untersucht. Die eine (A) hatte drei Monate vor der Messung, die im Juli 1987 vorgenommen wurde, den von uns untersuchten Blütenstand hervorgebracht. Ihre Höhe betrug 16,5, der Umfang 97 und der Durchmesser 31 cm. Aus einer zweiten Knolle (B) war einige Monate vor der im Januar 1988 durchgeführten Messung ein Laubblatt hervorgegangen (Abb. 2). Höhe, Umfang und Durchmesser betrugen hier 18, 155 und 50 cm. Bei dieser zweiten Knolle konnte auch das Gewicht (31 kg) und - nach einer leicht abgewandelten Formel zur Kugelschichtberechnung - das Volumen ermittelt werden (25 l). Hieraus ließ sich das spezifische Gewicht von 1,24 errechnen. Es liegt etwas höher als der von der Kartoffelknolle bekannte Wert von 1,1.

Die Knolle stellt also ein etwas abgeflachtes Gebilde dar. Im Umriß ist sie $\pm$ rund. Ihre Seitenflächen sind gewölbt; daher hat sie ihren größten Durchmesser auf halber Höhe. Oberseits befindet sich in der Mitte eine Grube mit ebenfalls rundlichem Umriß, die bei Knolle B einen Durchmesser von 17,5 cm und eine Tiefe von etwa 8 cm besitzt. Hier befinden sich neben dem Sproßscheiden auch die Wurzelanlagen. Die Unterseite der Knolle ist nicht ganz flach, vielmehr ist ein zentraler Bereich, dessen Durchmesser etwa halb so groß ist wie der Gesamtdurchmesser, ungefähr 4 cm hoch nach unten vorgewölbt.

Das Gewicht von *A.-titanum* - Knollen kann stark variieren. Die in der Tabelle von IDRIS (1974) in GANDAWIJAJA et al. (1983) aufgeführten Knollen mit einem ähnlichen Gewicht wie bei unserem Exemplar haben auch etwa

denselben Durchmesser. Lediglich bei der Höhe der Knollen gibt es deutliche Differenzen.



Abb. 1: Blütenstand von *A. titanum* vor dem Aufblühen. Die Spatha und das oberste und zugleich größte Niederblatt hüllen den unteren Teil des Spadix mit den Blüten ein. Aufnahme vom 27.4.1987 (W. BARTHOLOTT).

Fast alle in der Tabelle genannten Knollen, bei denen Gewicht, Durchmesser und Höhe zugleich angegeben wurden (12 Exemplare), darunter auch wesentlich leichtere als Knolle B, sind höher als unser Exemplar.

5.3.2 Blütenstandsachse

Eine Vorstellung von Aussehen und Proportionen des Blütenstandes vor der Öffnung und nach dem erneuten Schließen der Spatha vermitteln drei Fotos (Abb. 1 - 3).

Gesamtlänge (über der Erde des Kulturgefäßes)	161 cm
Länge des Appendix	120 cm
Durchmesser des Appendix an der Basis	15 cm
Höhe des männlichen Teils	6 cm
Höhe des weiblichen Teils	9,5 cm
Länge des Stiels (Abstand zwischen Unterrand des Spathaansatzes und Erde des Kulturgefäßes)	23,5 cm
Gesamtgewicht (inklusive Spatha und obere Stielhälfte)	3.000 g
Volumen des Appendix	ca. 9.800 cm ³
Oberfläche des Appendix	ca. 3.700 cm ²
Gewicht des Appendix	ca. 980 g

Tab. 1: Übersicht über wichtige Maße und Gewichtswerte des Blütenstandes von *A. titanum*.

Tabelle 1 gibt Aufschluß über wichtige Maße und Gewichtswerte des ausgewachsenen Blütenstandes. Ordnet man den Blütenstand hinsichtlich seiner Dimensionen in die Reihe bisher beschriebener Exemplare ein, so kann man ihn als mittelgroß bezeichnen. Das größte aus Gewächshäusern bekannte Exemplar blühte 1985 im Frankfurter Palmengarten. Es war - ab Knolle gemessen - 2,70 m hoch (SCHOSER 1985). Ein weiteres von Wageningen 1932 (nach KOERNICKE 1938) steht diesem mit 2,67 m kaum nach. Zwei weitere Exemplare (Wageningen 1935 und New York 1937) waren um 2,50 m hoch (nach KOERNICKE 1938 bzw. CAMP 1937). In ihrer Heimat und im Freiland scheinen Blütenstände von *A. titanum* bisweilen noch größer zu werden: KOERNICKE (1938) zeigt die Fotografie eines Blütenstandes, dessen Höhe er auf etwa 3,30 m schätzt. In der Tabelle von GANDAWIJAJA et al. (1983) werden für drei Exemplare Längen von etwas über zwei Meter und für wieder drei weitere solche von 1,64 - 1,81 m angegeben. Sechs Blütenstände waren nur zwischen 1,05 und 1,42 m hoch, zwei sollen sogar nur 93 bzw. 84 cm hoch geworden sein.

Da manche Details wie Oberflächenbeschaffenheit und Färbung aus unseren Abbildungen und Tabellen nicht hervorgehen, sollen hier noch einige ergänzende Angaben folgen.

Die schlanke Kegelform des Appendix zeigt einen nicht ganz einheitlichen Umriss: Durch verschiedenartige Eindellungen und Längsfurchen (Abb. 2) bzw. Vorwölbungen, die man auch bei den meisten in der Literatur abgebildeten Appendices sieht, entspricht sein Querschnittsbild nicht der zu erwartenden Kreisform, sondern ist ziemlich unregelmäßig (BOECKER, in diesem Band). Dies



Abb. 2: Blütenstand von *A. titanum* nach der Blüte. Die Spatha hat sich wieder geschlossen. Rechts daneben im Hintergrund das Laubblatt einer zweiten Pflanze. Aufnahme vom 28.4.1987 (W. BARTHLOTT).

führt dazu, daß der Appendix bei einer Betrachtung von verschiedenen Seiten unterschiedlich breit und spitz aussieht. Eine wesentlich geringere Dimension als die genannten Unregelmäßigkeiten, wenn auch noch im makroskopischen Bereich, haben Höcker oder Warzen, die die gesamte Oberfläche des Appendix kennzeichnen. Sie sind durchschnittlich etwas über 1 mm lang und $\frac{3}{4}$ mm breit, dabei manchmal mit der Längsachse parallel zu der des Appendix orientiert. Als durchschnittliche Höhe wurden knapp 0,2 mm ermittelt.

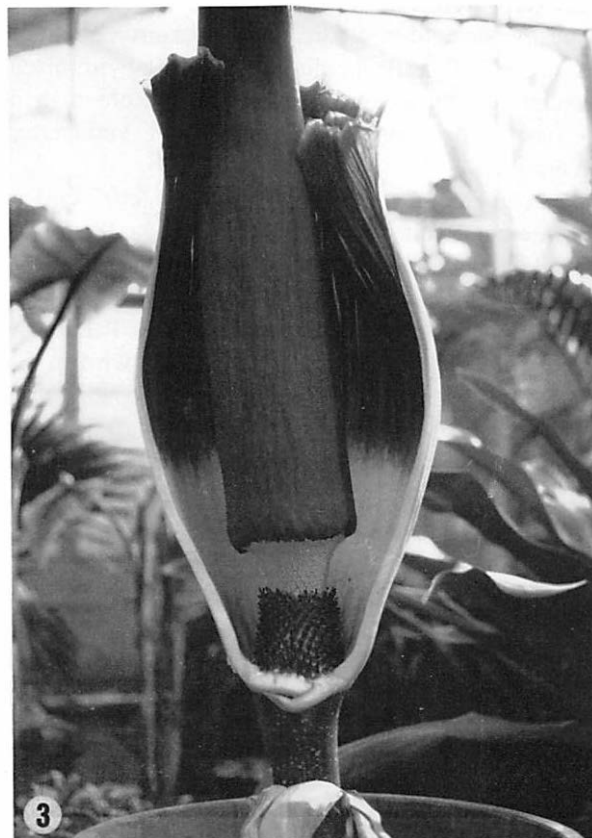


Abb. 3: Blütenstand von *A. titanum* nach der Blüte. Ein Teil der Spatha ist entfernt worden. Am Grund des Pedunculus sind die Reste der abgewelkten Niederblätter zu sehen. Aufnahme vom 28.4.1987 (W. BARTHOLOTT).

Um eine Vorstellung über die Oberflächenbeschaffenheit der Appendices auch anderer Vertreter der Gattung *Amorphophallus* zu gewinnen, wurden vier Arten, die in den Monaten Januar bis März 1988 in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens der Universität Bonn zur Blüte kamen, zum Vergleich herangezogen. Es sind dies die beiden westafrikanischen Arten *A. aphyllus* (Hook.) Hutch. und *A. eichleri* (Engl.) Hook. sowie die ostasiatischen Arten *A. rivieri* Jurien und *A. variabilis* Bl..

Bei diesen Arten ist die Appendix-Oberfläche ebenfalls stark gefurcht (*A. rivieri*) oder höckerig-runzelig (*A. eichleri*). *A. variabilis* besitzt große in Längsrichtung gestreckte und zusätzlich mit Höckern versehene Erhebungen. Bei *A. aphyllus* sieht die Oberfläche durch Furchen labyrinthisch-runzelig aus. Wie Wandquerschnitte zeigen, kommen hier auch Röhren in der peripheren Rinde vor, gewissermaßen ins Innere der Wand verlagerte, nach außen abgeschlossene Furchen.

Der Appendix zeigt im Spitzenbereich (die obersten 7 cm) eine gelbgrüne Färbung und ist in einem weiteren Abschnitt von etwa 28 cm oliv gefärbt. Der überwiegende Teil jedoch ist rötlich- bis violettbraun. In der Literatur wird demgegenüber fast nur gelb als Appendixfarbe genannt (BOGNER 1981, SCHOSER 1985: Farbige Titelbild der Zeitschrift "Der Palmengarten" 49, Heft 2). In der Zusammenstellung GANDAWIJAJAS (1983) wird in 7 von 10 Fällen gelb angegeben, je einmal gelbrot, gelborange und schmutzigrün. Nur in einem Fall (ein Exemplar, das 1979 in Bogor / Java geblüht hat) werden "purpurbraun" und "rötlichbraun" genannt, was etwa dem Farbton des Appendix unserer Pflanze entspricht.

5.3.3 Niederblätter und Spatha

An der Blütenstandsachse befinden sich unten vier Niederblätter (Cataphylle), von denen das oberste schließlich den jungen Blütenstand samt der Spatha bis ungefähr zur Hälfte einhüllt (Abb. 1). Weiter oberhalb folgt als auffälligstes Blattorgan die Spatha. Sie hüllt anfänglich mit dem unteren bauchigen Teil die Blütenregion und einen Teil des sterilen Endabschnitts der Achse, des Appendix, ein, dem sie eng anliegt. Später löst sie sich von diesem und breitet sich mehr oder weniger aus. Von nun an sind die Niederblätter abgewelkt und hängen schlaff herunter (Abb. 3). Die Spatha ist unten auf 1/3 bis 2/5 ihrer Länge glatt, von hier ab bis zum Rand aber auffällig plisséartig längsgefaltet. Einige Angaben zu ihren Proportionen enthält Tabelle 2.

Die grünen Niederblätter besitzen ähnlich wie der Stiel des Blütenstandes - des Achsenabschnitts unterhalb des Spathaansatzes - helle Flecken. Während die Außenseite der Spatha mehr oder weniger gelblich aussieht, präsentiert sich

das Innere auffallend dunkel purpurrot mit einem Samtschimmer. Die rote Farbe reicht innen bis etwa zum Ansatz der Längsfalten. Weiter unten ist der Spatha-Trichter wieder gelblich gefärbt. Die Grenze der dunkelroten Färbung und auch der Falten liegt ein Stück über der Basis des Appendix (Abb. 2, 3). Die Spatha- Außenseite ist im obersten Bereich und in den Rillen ebenfalls rot.

Durchmesser am oberen Rand zur Zeit der maximalen Öffnungsweite	128,4 cm
Gesamthöhe	78,5 cm
Höhe der Randlappen	ca. 3,0 cm
Abstand zwischen zwei Randlappen	4,2 cm bis 9,0 cm
Wanddicke an der Basis	2,0 cm
Wanddicke 10 cm oberhalb der Basis	1,5 cm
Wanddicke 20 cm oberhalb der Basis	1,2 cm
Wanddicke 30 cm oberhalb der Basis	1,1 cm
Wanddicke 40 cm oberhalb der Basis	1,0 cm

Tab. 2: Einige Angaben zu den Dimensionen der Spatha von *A. titanium*.

	Blatt- stielstück A	Blattstielstück B (oberer Teil von A)	Blattstielstück C (unterer Teil von A)
Länge (cm)	145	9,00	8,00
Durchmesser (cm)	10,0 (oben) 14,5 (Mitte) 15,5 (unten)	ca. 10,30	ca. 14,50
Absolutes Gewicht (g)	4.400	200,00	343,00
Volumen (cm ³)	18.767,8	742,60	1.321,00
Spezifisches Gewicht (g/ cm ³)	0,23	0,27	0,26
Absolutes Gewicht der Rinde	-	136,00	197,50
Volumen der Rinde	-	163,70	209,60
Spezifisches Gewicht der Rinde	-	0,83	0,94
Absolutes Gewicht des Marks	-	64,00	145,50
Volumen des Marks	-	578,90	1.111,40
Spezifisches Gewicht des Marks	-	0,11	0,13

Tab. 3: Maße und Gewichtswerte des Blattstiels von *A. titanium*.

5.3.4 Laubblatt

Das von Knolle B hervorgebrachte Laubblatt, konnte in Teilen vermessen und gewogen werden. Hieraus wurde das ungefähre Gesamtgewicht errechnet. Das Blatt wog demnach 16,5-19,5 kg, wobei 11,5-12,5 kg auf den Stiel und 5-7 kg auf die Blattspreite entfielen. Der Blattstiel war 265 cm lang, sein größter Durchmesser (an der Stielbasis) betrug 19,2 cm, sein geringster (8 cm unterhalb der Aufteilung in die Spreitenäste) 9,5 cm. Angaben speziell zum Blattstiel anhand von unterschiedlich großen Stielstücken sind in Tabelle 3 enthalten. Ihnen liegt ein mittleres Stielstück von 145 cm Länge zugrunde.

Zur Anatomie des Blattstiels haben BREDEMANN & MEYER (1931/32) Angaben gemacht: Die im peripheren Parenchym besonders häufigen jeweils mit einem Kollenchymstrang kombinierten Leitbündel und das als "Schwammgewebe" bezeichnete zentrale Aerenchym erlauben - ähnlich wie im Stiel des Blütenstandes unterhalb der Spatha (BOECKER in diesem Band, ITTENBACH & BOECKER 1997) - eine Gliederung in eine solide Rindenzone und einen lockeren Markbereich. Die solide Rinde ist nach eigenen Untersuchungen 4 - 6 mm dick. In Tabelle 6 werden für das oben genannte Blattstielstück bzw. zwei kleinere Abschnitte Maße und Volumina sowie absolute und spezifische Gewichte genannt, wobei die Gewichtswerte für "Rinde" und "Mark" getrennt angeführt werden. Hierzu wurde die äußere 6 mm dicke Zone mit einem Messer möglichst gleichmäßig abgeschält und vom Restkörper getrennt. Die Volumina wurden nach Kreiskegelstumpf- und Kreiszylinderformel ermittelt.

Der ungewöhnlich große Blattstiel hat demnach wegen des hohen Anteils an lockerem Mark ein spezifisches Gewicht von 0,23 - 0,27.

5.3.5 Diskussion

Nach den Wägungen an Knolle und Laubblatt scheint ein Blatt gewichtsmäßig einem Drittel bis der Hälfte einer Knolle zu entsprechen (auch nach den Angaben zu den Knollengewichten bei GANDAWIJAJA et al. 1983; Angaben zu Blattgewichten scheinen in der Literatur zu fehlen.). Die Blattbildung ist also ein recht aufwendiger Vorgang, wohingegen die Bildung eines Blütenstandes vom Materialaufwand her - auch wenn man vielleicht von einem höheren Stärkegehalt ausgehen kann - wesentlich geringer einzuschätzen ist. Andererseits trägt ein Blatt durch seine viele Monate andauernde Bildung von Assimilaten, die wohl größtenteils der Knolle zugeleitet oder nach HETTERSCHIED (in diesem Band) zur Bildung einer neuen Knolle verwendet werden, erheblich zu deren Gewichtszunahme bei, während man beim Blütenstand eher einen zusätzlichen Verbrauch von Assimilaten erwarten kann, insbesondere auch dann, wenn Früchte angesetzt und zur Reife gebracht

werden. WINKLER (1931) stellte bei zwei mittelgroßen Knollen jeweils nach dem Abstoßen der Blätter eine Zunahme von 5 bzw. 6,6 kg gegenüber dem Gewicht vor der Blattbildung fest. Demnach mußte das jeweilige Blatt zu einer deutlichen Gewichtszunahme beigetragen haben. Demgegenüber verlor die Knolle, die 1889 in Kew und damit erstmals in Europa einen Blütenstand hervorbrachte, nach dessen Absterben 3 - 4 kg an Gewicht (ANONYMOUS 1890 nach WINKLER 1931 und GANDAWIJAJA et al. 1983).

5.3.6 Zusammenfassung

Es werden Maße und Gewichtswerte von zwei Knollen und einem Laubblatt von *Amorphophallus titanum* angegeben. Ebenso werden Angaben zur Größe, zum Gewicht und zu den Proportionen des Blütenstandes und hierbei besonders zur Oberflächenbeschaffenheit - verglichen mit der von vier anderen *Amorphophallus* - Arten - und zur Färbung des Appendix und der Spatha gemacht.

Das im Bonner Botanischen Garten zur Blüte gekommene Exemplar von *A. titanum* ist im Vergleich mit anderen als mittelgroß einzustufen.

Das spezifische Gewicht einer Knolle ist mit 1,24 etwas höher als der von Kartoffelknollen bekannte Wert (1,1). Demgegenüber ist das spezifische Gewicht des Blattstiels auf Grund des hohen Anteils an aerenchymartigem Mark relativ gering (0,23 - 0,27).

Die Bildung eines Blütenstandes erfordert zwar im Vergleich mit der eines Blattes wenig Material, schwächt aber die Knolle durch Gewichtsverlust stärker, während ein Blatt durch seine mehrere Monate andauernde Assimilations-Tätigkeit zu einer positiven Gewichtsbilanz führt.

5.3.6.1 Summary

Dimensions, volume and weight of two tubers, a leaf and the inflorescence of *Amorphophallus titanum* are presented. In the inflorescence particularly the condition of the surface - compared with four other species of *Amorphophallus* - and the colour of the appendix and the spathe are described.

In comparison with other specimens the plant which flowered in the Botanical Garden of Bonn has to be considered as medium-sized.

With 1,24 the specific gravity of a tuber is somewhat higher than the value known from potato tubers (1,1). Contrarily the specific gravity of the petiole is relatively low (0,23 - 0,27) because of the big part of aerenchyma-like tissue in the center.

The development of an inflorescence needs less material than that of a leaf, but after producing an inflorescence the tuber gets weaker by weight-loss, whereas a leaf causes a positive weight balance because of its assimilatory activity which lasts several months.

Literatur

- ANONYMOUS (1890): *Amorphophallus titanum*. Gard. Chron. 3 (7): 330; BOGNER, J. (1981): *Amorphophallus titanum* (Becc.) Becc. ex Arcangeli. Aroideana 4 (2): 43 - 53; BREDEMANN, G. & H. MEYER (1931/32): Über die Blattstielfasern von *Amorphophallus titanum* Becc. Faserforschung 9: 285 - 291; CAMP W. H. (1937): Notes on the physiology and morphology of *Amorphophallus titanum*. J. N. Y. Bot. Gard. 38: 181 - 185; GANDAWIJAJA, D., IDRIS, R., NASUTION, R., NYMAN, L. P. & ARDITTI, J. (1983): *Amorphophallus titanum* (Becc.): A Historical Review and some Recent Observations. Ann. Bot. 51 (3): 269 - 278; IDRIS, S. (1974): *Amorphophallus titanum* Becc. (Bunga bangkai). Bull. Kebun Raya 1: 7 - 10; ITTENBACH, S. & M. BOECKER (1997): Untersuchungen zur Anatomie der Infloreszenzachse afrikanischer *Amorphophallus*-Arten (Monocotyledoneae, Araceae). Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 385-406; KOERNICKE, M. (1938): *Amorphophallus titanum* Becc. Rep. Spec. Nov. Regn. Veget. (Hrsg. F. Fedde) 101 B. Beihefte. Berlin; SCHOSER, G. (1985): Die "Riesenblüte" einer Titanenwurz blüht im Frankfurter Palmengarten. Der Palmengarten 49 (2): 72; WINKLER, H. (1931): Einige Bemerkungen über Mangrove-Pflanzen und den *Amorphophallus titanum* im Hamburger Botanischen Garten. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 49 (2): 87 - 102.

6 Florale Morphologie und Anatomie

6.1 Anatomie der Blütenstandsachse

MAXIMILIAN BOECKER

Inhaltsverzeichnis

6.1.1 Einleitung.....	38
6.1.2 Untersuchungsmethode.....	38
6.1.3 Ergebnisse.....	40
Übersicht.....	40
Der Aufbau im Einzelnen.....	41
Epidermis.....	41
Parenchym und Aerenchym.....	45
Festigungsgewebe.....	48
Leitgewebe.....	50
Inhaltsstoffe.....	53
Anthocyan.....	53
Besondere Inhaltsstoffe.....	55
Stärke.....	56
Sekrete.....	57
Calciumoxalat.....	57
Gerbstoffe.....	58
6.1.4 Diskussion.....	60
6.1.5 Zusammenfassung.....	64
6.1.6 Summary.....	65
6.1.7 Danksagung.....	67
Literatur.....	67

6.1.1 Einleitung

Zur Anatomie der Blütenstandsachse von *Amorphophallus titanum* lagen bisher nur einige spärliche und ungenaue Angaben vor. Im folgenden werden die eigenen Befunde an der 1987 im Botanischen Garten Bonn blühenden Pflanze dargestellt und diese mit Untersuchungen an vier weiteren Arten verglichen, die in den Monaten Januar bis März 1988 in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens zur Blüte kamen. Es sind dies die beiden westafrikanischen *A. aphyllus* (Hook.) Hutch. und *A. eichleri* (Engl.) Hook., sowie die ostasiatischen Arten *A. rivieri* Jurien und *A. variabilis* Bl. Die Blütenstände befanden sich bei der Untersuchung in einem unterschiedlichen Entwicklungszustand: Bei *A. aphyllus* war die Spatha noch geschlossen, bei *A. rivieri* und *A. variabilis* hingegen war sie maximal geöffnet, und der Blütenstand war auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung. *A. eichleri* schließlich war in einem mit *A. titanum* zum Zeitpunkt der Fixierung vergleichbaren Zustand: Nach mehrtägigem Blühen hatte sich die Spatha wieder halb geschlossen.

6.1.2 Untersuchungsmethode

Für die Interpretation des inneren Baus und des Auftretens von Inhaltsstoffen ist es wichtig zu wissen, in welchem Entwicklungszustand sich der Blütenstand befand als er abgeschnitten wurde: Nachdem sich die Spatha am Morgen des 28.4.1987 letztmalig leicht entfaltet hatte, begann sie sich am Nachmittag wieder zu schließen. Am Abend dieses Tages wurde der Blütenstand dann abgeschnitten und weiterverarbeitet.

Zur Untersuchung diente somit frishtotes, vorübergehend tiefgefrorenes oder fixiertes Material. Handschnitte wurden mit verschiedenen Reagentien geprüft: Zum Nachweis von Lignin wurden Phloroglucin-HCl und Anilinsulfat, zum Nachweis von Cutin und Suberin Sudanglycerin verwendet. Stärke wurde mit Lugolscher Lösung (Jodjodkali), Gerbstoffe mit FeCl₃-Lösung nachgewiesen, Calciumoxalat mit 10%-HCl-Lösung geprüft. Die Aufhellung von Proben geschah mit Chloralhydrat. Schließlich wurde FPA- und FAA - fixiertes Material über Alkoholstufen in Paraffin eingebettet, mit dem Mikrotom 5 -15 µm dick geschnitten, mit Astrablau und Safranin angefärbt und in Corbit-Balsam eingebettet.

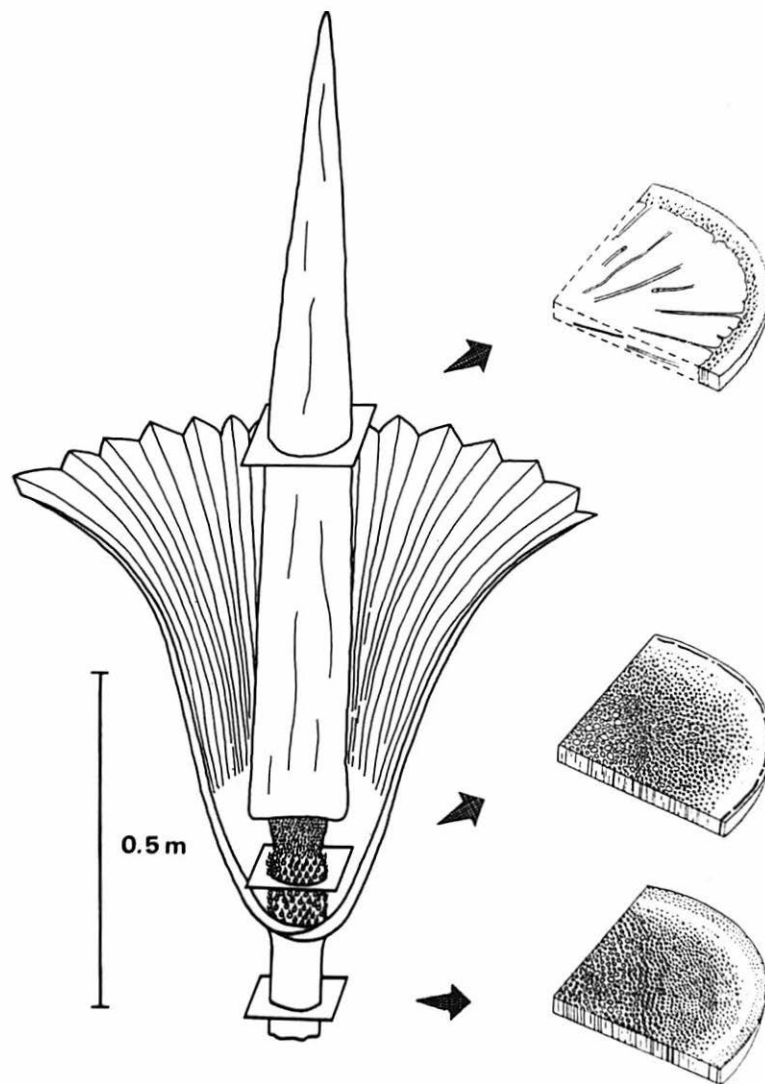


Abb. 1: Übersicht über den Blütenstand von *A. titanum* mit schematischen Ausschnittvergrößerungen in drei verschiedenen Querschnittsebenen der Achse (bei der mittleren sind die Blüten weggelassen).

6.1.3 Ergebnisse

Übersicht

Abbildung 1 zeigt aus dem Blütenstand von *A. titanum* die Lage von drei verschiedenen Querschnittsebenen der Achse, und zwar im Bereich unterhalb der Spatha, in der Region der weiblichen Blüten und im Appendix. Auf der linken Seite ist zu der zugehörigen Schnittebene jeweils ein stark schematisierter vergrößerter Ausschnitt - als Sektor aus einer Scheibe - dargestellt.

Demnach ist die Achse im Bereich des Sockels und der weiblichen Blüten solide, im Appendix jedoch hohl. Das Zentrum der unteren Achsenteile besteht aus einem aerenchymartigen Gewebe; seine großen Interzellularkanäle ($\pm$ als Kreise dargestellt) werden zur Peripherie des Sprosses hin enger. Hier findet sich schließlich Parenchym mit relativ kleinen Interzellularen (im Schemabild weiß gelassene Zone). In der Peripherie - dicht unter der Epidermis - befindet sich kollenchymatisches Festigungsgewebe, im basalen Achsenbereich als Schicht aus zahlreichen in Parenchym eingebetteten längsverlaufenden Strängen, in der Blütenregion jedoch als eine Lage längs und zugleich tangential orientierter unterbrochener Platten. Im Appendix fehlt Kollenchym. Seine Wand besteht ausschließlich aus Parenchym und Aerenchym mit nach innen zunehmend größeren Interzellularkanälen. Der zentrale Hohlraum wird locker von feinen Gewebefäden durchzogen (Abb. 2).

Abbildung 3 zeigt weitere schematische Ausschnittvergrößerungen, wobei rechteckige Bezirke aus dem peripheren Achsenbereich ausgewählt werden. Sie geben zusätzliche Informationen über den generellen Aufbau der Achse und werden dabei durch die mikroskopischen Ausschnittbilder (Abb. 4-7) ergänzt.

Das Grundgewebe ist von zahlreichen Leitbündeln durchzogen, die im basalen Achsenbereich überwiegend in Längsrichtung (axial), weiter oben aber auch schräg oder waagrecht verlaufen, und zwar in radialer und tangentialer Richtung. Die peripheren Kollenchymstränge der Achse unterhalb des Spatha-Ansatzes treten praktisch ausschließlich kombiniert mit einem längsverlaufenden Leitbündel auf. Die Kollenchymplatten des Blütenbereichs sind hingegen von Leitbündeln unabhängig. In der Wand des Appendix fällt die besonders scharfe Grenze zwischen dem relativ dichten peripheren Parenchym und dem weiter innen liegenden mit großen Interzellularkanälen versehenen Aerenchym auf. Die Oberfläche der Wand ist unregelmäßig höckerig, und im Parenchym dicht darunter finden sich gegenüber dem umliegenden Gewebe veränderte Zellbereiche. Das Aerenchym mit seinen großen Interzellularkanälen ist schon im peripheren Bereich zerrissen.

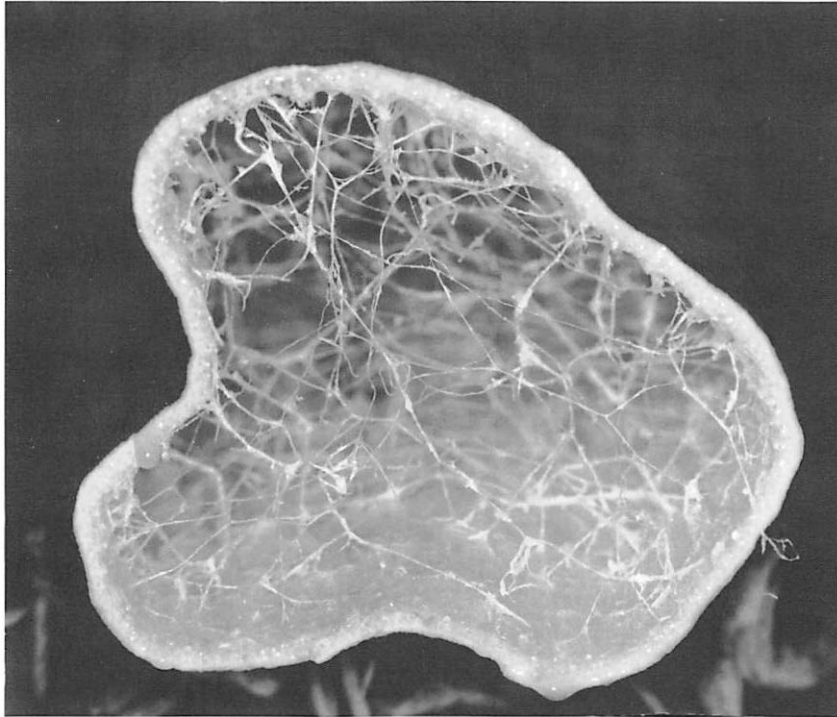


Abb. 2: Querschnitt durch den Appendix mit Gewebefäden, die den zentralen Hohlraum durchziehen.

Foto: W. BARTHOLOTT.

Der Aufbau im Einzelnen

Epidermis

Die einschichtige Epidermis weist in den einzelnen Achsenabschnitten eine unterschiedliche Größe, Form und Ausrichtung ihrer Zellen auf. Dies geht z. B. deutlich aus Abbildung 8 hervor. NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF (Tab. 3, in diesem Band) geben die Anzahl der Epidermiszellen des Appendix mit 2003/mm² und deren durchschnittliche Größe mit 499 µm² an. Die Zellen können ferner unterschiedlich hoch sein, doch fehlen auffallend schmale wie auch besonders flache Zellen.

Die Epidermiszellen der Achse im Bereich der weiblichen und der männlichen Blüten sind zudem durch den Besitz von kegelförmigen Papillen gekennzeichnet.

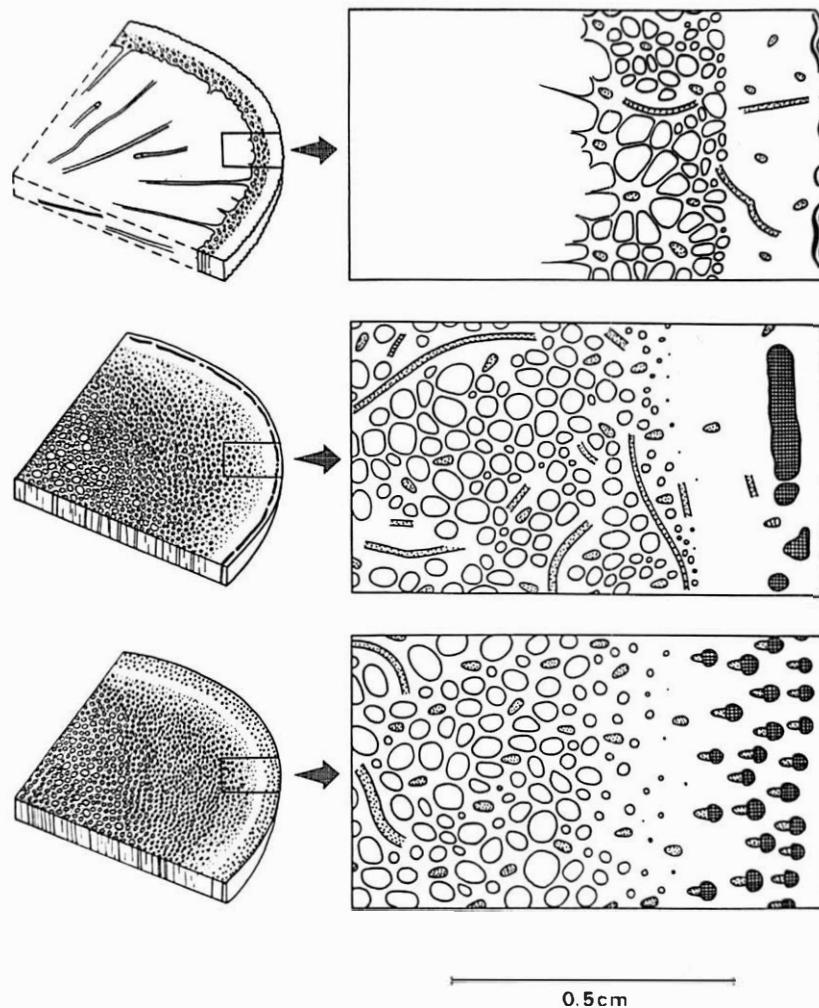


Abb. 3: Schematische Ausschnittvergrößerungen aus dem peripheren Bereich der auch in Abb. 1 dargestellten Ausschnitte. Kariert: Kollenchym, punktiert: Leitbündel, näherungsweise als Kreise oder Ellipsen dargestellte weiße Bezirke: Interzellularkanäle, ohne Umgrenzung: Parenchym ohne oder mit kleinen Interzellularen, schwarz (dicht unterhalb der Epidermis): Vermutlich mechanisch verändertes Parenchym.

Die Höhe dieser Papillen erreicht nicht die der Griffelepidermiszellen (siehe BOECKER, WOLTER & NAPP-ZINN, in diesem Band). Auch die Epidermis des Stieles im Bereich bis zu 5 cm unter dem Spatha-Ansatz weist (relativ niedrige) Papillen auf. An allen anderen Stellen der Achse sind die Epidermisaußenwände nur schwach gewölbt. Gegenüber den antiklinen und - meist weniger auffällig - gegenüber den inneren periklinen Wänden sind die Epidermisaußenwände oft deutlich aber nicht übermäßig verdickt.

Im Gegensatz zu *A. titanum* weisen die Epidermiszellen der Achse im Blütenbereich bei *A. aphyllus*, *A. eichleri* und *A. rivieri* keine deutlichen Papillen auf. Andererseits wurden im mittleren Teil des Blütenstandsstiels von *A. rivieri* ebenfalls Oberflächenzellen mit zwar niedrigen aber doch deutlichen Papillen gefunden.

Während überall im Bereich des Stieles und der Blüten eine 2,4 bis 3,6 μm dicke Cuticula auftritt, ist dies beim Appendix nicht überall der Fall: Hier ist die Cuticula über weite Bereiche sehr dünn, wirkt zerrissen und tritt dann in Form kleiner Schollen oder Kappen auf oder sie ist gar nicht nachweisbar. Zur Cuticular-Struktur siehe NEINHUIS & WOLTER (in diesem Band).

Spaltöffnungen sind in diesem Band bei NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF und bei NEINHUIS & WOLTER abgebildet. Abbildung 9 zeigt verschiedene Spaltöffnungen des Appendix in Aufsicht; sie unterscheiden sich durch unterschiedliche Form und Anzahl der Neben- und der Kranzzellen. Als Länge der Schließzellen auf dem Appendix nennen NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF 33,6 μm . Erwartungsgemäß ist die Spaltöffnungsichte bei der Achsenepidermis gering. In der Epidermis zwischen den weiblichen Blüten und in der sehr spärlich entwickelten Epidermisfläche zwischen den männlichen Blüten wurden keine Stomata gefunden. Auf dem Appendix jedoch fanden wir Werte von 3,1 Spaltöffnungen pro mm^2 im unteren Drittel, 2,2/ mm^2 an der Grenze zwischen mittlerem und oberem Drittel sowie 4,7/ mm^2 dicht unter der Spitze (6,5 cm). Etwas höhere Werte ergaben Auszählungen im Sockelbereich der Achse: Jeweils 7/ mm^2 ungefähr 7 und 11 cm unter dem Spatha-Ansatz. Von den anderen *Amorphophallus*-Arten habe ich nur einen Vergleichswert: 5,7/ mm^2 auf dem Appendix von *A. eichleri*.

In der Achsenepidermis unterhalb der Spatha sind die Stomata relativ regelmäßig angeordnet, mit dem Spalt parallel oder etwas schief zum Längsverlauf der Sproßachse und damit senkrecht zu den in Querrichtung gestreckten Epidermiszellen (!). Nur sehr selten sind die Spaltöffnungen hier (fast) quer orientiert. Auf dem Appendix sind die Spaltöffnungen etwas ungleichmäßiger ausgerichtet, doch überwiegen auch hier parallel oder schief zur Längsachse des Appendix orientierte Stomata, und quer ausgerichtete treten relativ selten auf (Abb. 9).

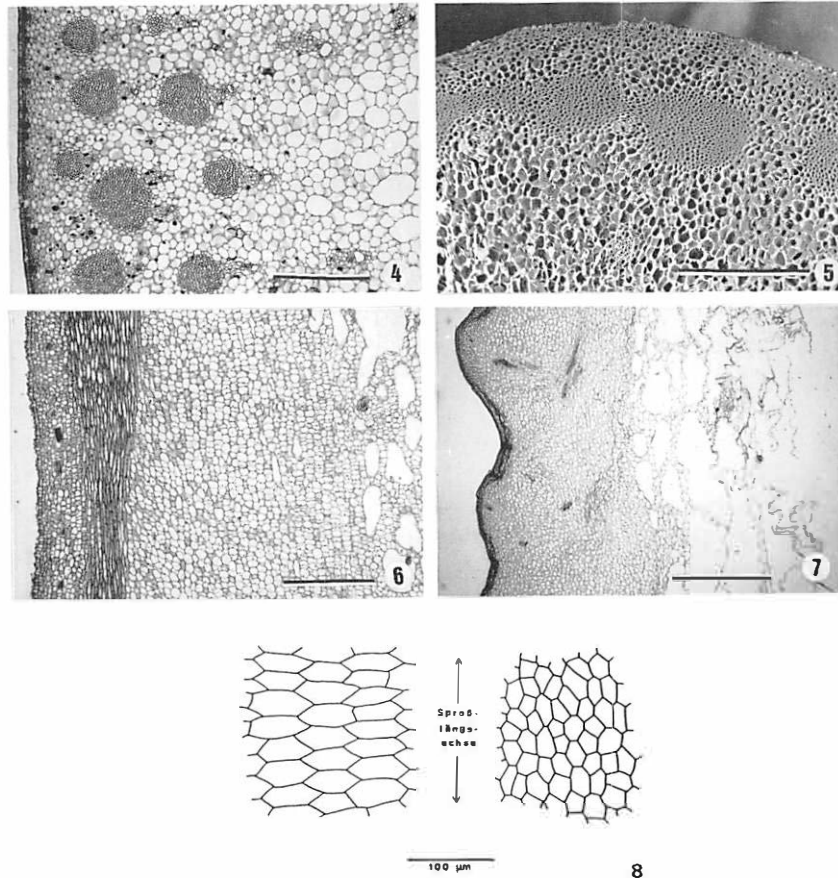


Abb. 4-8: **Abb. 4**, Querschnitt durch den peripheren Bereich der Blütenstandsachse unterhalb des Spatha-Ansatzes. Die Kollenchymstränge liegen in radialer Richtung in zwei bis drei Reihen hintereinander und sind jeweils mit einem (in einem Falle zwei) Leitbündel kombiniert. Maßstab: 1 mm. **Abb. 5**, Querschnitt durch den peripheren Bereich der Blütenstandsachse in Höhe der weiblichen Blüten. Das Kollenchym liegt als unterbrochener und unterschiedlich breiter Ring vor. Maßstab: 1 mm. REM-Foto: M. WOLTER. **Abb. 6**, Längsschnitt durch den peripheren Bereich der Achse in Höhe der weiblichen Blüten. Kollenchym wie in Abb. 5. Die Epidermiszellen weisen Papillen auf. Man beachte den Größenunterschied zwischen den Zellen des außen und des innen liegenden Parenchyms. Maßstab: 1 mm. **Abb. 7**, Querschnitt durch die Wand im mittleren Teil des Appendix. Man beachte die Zone anomalen Gewebes unterhalb der Epidermis, den teilweise radialen oder tangentialen Verlauf der Leitbündel und die scharfe Grenze zwischen Parenchym und Aerenchym. Maßstab: 1 mm. **Abb. 8**, Ausschnitte aus der Epidermis der Blütenstandsachse in Aufsicht: Links Pedunculus unterhalb des Spathaansatzes, rechts Appendix.

Nach BUTTERFASS (1987) ist eine wenn auch nur gelegentliche Orientierung (des Spalts) von Spaltöffnungen quer zur Achse oder Blattrippe bei Arten aus ca. 45 Spermatophyten-Familien bekannt. Araceen werden dabei nicht erwähnt.

Eine auch von STEFAN VOGEL (brieflich) an unserem Frischmaterial beobachtete Erscheinung ist das Auftreten unregelmäßiger und unterschiedlich langer Spalten in der Epidermis des Appendix, die offenbar benachbarte Zellen in den radialen Wänden voneinander trennen und weder zum Zerreißen der Zellen selbst führen noch in subepidermales Parenchym hinabreichen. Sie sind vielleicht als Folge von Spannungen an der Oberfläche des Appendix zu deuten, die mit dem raschen Wachstum dieses Achsenbereichs einhergehen.

Parenchym und Aerenchym

Beide Grundgewebstypen sollen hier unterschieden werden. Sie sind im allgemeinen räumlich voneinander getrennt und das als Aerenchym bezeichnete Gewebe weist Ähnlichkeit mit den Aerenchymen der Sproßachsen oder Blattstiele submerser Pflanzen auf. Wir sind uns aber bewußt, daß sich das Aerenchym vom Parenchym nur durch seine im allgemeinen größeren Zellen und die auffallend großen oft nur durch eine Zelllage voneinander getrennten Interzellularkanäle unterscheidet. Mit gleicher Berechtigung hätte man auch von "solidem" und mehr aufgelockertem Parenchym sprechen können. SCHULTE (1969) bezeichnet das zentrale Achsengewebe im Appendix von *Arum maculatum* ebenfalls als Aerenchym, weist aber darauf hin, daß die Einzelzellen von Form und Inhalt und von der Beschaffenheit der Zellwände her parenchymatischer Natur sind.

Bei *A. titanum* tritt Parenchym im peripheren Achsenbereich auf als relativ kleinzelliges dichtschießendes Gewebe aus $\pm$ isodiametrischen Zellen und kleinen Interzellularen. Das Aerenchym liegt demgegenüber weiter innen. Im Appendix sind beide Gewebe besonders scharf voneinander getrennt (Abb. 3, 7 und 17), sonst aber durch Übergänge verbunden. Daß auch innerhalb des Parenchyms noch Unterschiede in den Zellgrößen auftreten, zeigen die Abbildungen 4 und besonders 6: Dicht unter der Epidermis treten kleinere, weiter nach innen größere Zellen auf.

Im basalen Achsenbereich wie auch in der Blütenregion ist das Parenchym auf eine Zone von 1,8 bis 3 mm Tiefe - im Bereich der männlichen Blüten stellenweise nur 0,8 mm - beschränkt, dann folgt allmählich mit den ersten deutlich weiteren Interzellularkanälen das Aerenchym des Marks.

Das Parenchym besitzt oft charakteristische im Umriß $\pm$ abgerundete Interzellularen und Zellen, deren gemeinsame Wandteile deutlich abgegrenzt sind. Solche gemeinsamen Wände sind dünner und daher heller als die an Interzellularen angrenzenden dickeren und daher relativ dunkel erscheinenden

Wandbereiche; am deutlichsten sind diese Eigenschaften im Parenchym des Sockels der Blütenstandsachse, vor allem aber in den Filamenten der Staubgefäße (BOECKER, WOLTER & NAPP-ZINN in diesem Band). Sie finden sich hier und da auch im Parenchym der anderen *Amorphophallus*-Arten.

Im Inneren des Aerenchyms des Sockels treten Interzellularkanäle mit bis zu 1,3 mm Durchmesser, im Blütenbereich sogar bis zu 2 mm Durchmesser auf. Diese Luftkanäle oder Lakunen können durch 1- bis 2schichtige Zellflächen (Septen) voneinander getrennt sein, die aus z. T. sehr regelmäßig angeordneten Reihen 6- bis 8eckiger Zellen aufgebaut sind. In axialer Richtung können die Interzellularen bis etwa 9 mm lang werden; hierbei werden sie durch horizontal-radial verlaufende 1- bis 3zellschichtige Diaphragmen begrenzt (D in Abb. 16). In diesen quer verlaufenden Zellflächen findet man auch kleine im Umriß dreieckige Interzellularen, die den Längssepten fehlen.

Die Vergleichsarten zeigen teilweise ebenfalls eine Gliederung in Parenchym und Aerenchym. Im Stiel des Blütenstandes ist der Übergang zwischen beiden bei *A. aphyllus* ein allmählicher; dies gilt ebenfalls für die Achse im Bereich der weiblichen Blüten und hier auch für *A. rivieri*. In Höhe der männlichen Blüten hingegen ist bei *A. aphyllus* der Übergang vom Parenchym zum Aerenchym ziemlich abrupt, während andererseits bei *A. eichleri* hier nicht einmal eine deutliche Gliederung in beide Typen festgestellt werden konnte. Die Dicke des Parenchyms im männlichen Achsenteil ist bei *A. aphyllus* mit stellenweise 0,6 und bei *A. rivieri* mit 0,4 mm geringer als bei *A. titanum*. Geringer sind auch die Maximaldurchmesser der Interzellularkanäle bei *A. aphyllus*: Im Blütenstandsstiel sind es 0,5, in Höhe der weiblichen Blüten 0,3 mm.

Während so der Sockel des Blütenstandes und die Achse in der Blütenregion aus ± solidem Gewebe besteht, stellt der Appendix selbst einen Hohlkörper dar, dessen Wandung überwiegend nur wenige Millimeter dick ist. Im Übergangsbereich der soliden Achse zum hohlen Appendix beträgt die Wandstärke noch maximal 17 mm; sie verringert sich dann rasch und erreicht bei 1/3 der Appendixlänge einen Wert von etwa 6 und nach 3/5 einen Wert von etwa 4 mm (Abb. 10). Die Appendixwand besteht außer der Epidermis und den Leitbündeln nur aus den beiden hier scharf voneinander getrennten Gewebetypen. Das relativ solide Parenchym hat jedoch nur eine Dicke von 1,6-1,9 mm; lediglich im basalen Teil des Appendix sowie andererseits im Spitzenbereich wurden geringfügig höhere Werte, nämlich 2,0 bis 2,4 mm gemessen (Abb. 10). CAMP (1937) gibt 2 bis 2,5 mm als Dicke der kompakten Rinde, also des Parenchyms, an. Das heißt aber, daß der überwiegende Teil der Wand, gerade auch im basalen Bereich, aus Aerenchym besteht.

Eine Eigentümlichkeit des Parenchyms des Appendix ist eine Zone von Zellen, die unter der Epidermis anschließen und recht undurchsichtig bzw. bei angefärbtem Material dunkel erscheinen (Abb. 3, 7). Sie umfassen einen unterschiedlich dicken, oft unterbrochenen Wandbereich. Auch treten sie nur

stellenweise in der Appendixwand auf. Die Wände dieser Parenchymzellen erscheinen dünn und teilweise verbogen. Diese Zellen treten auch bei tiefgefrorenem Material auf, können also kein durch präparative Behandlung hervorgerufenen Artefakt sein. Möglicherweise stellen sie mechanisch deformierte, ± zerdrückte Zellen dar.

Der innere Bereich der Appendixwand wird von Aerenchym eingenommen. Seine Interzellularkanäle werden zur Innenseite der Wand hin größer. Sie öffnen sich schließlich zum zentralen Hohlraum hin und bilden eine unscharfe Grenze aus zerrissenen und gedehnten Gewebeteilen, die als Reste der die Interzellularkanäle voneinander trennenden Zellflächen anzusehen sind (Abb. 3 und 7). Die Innenseite der Appendixwand erscheint in Aufsicht oft glänzend, wohl als Folge der Verdehnung der Wände der Interzellularkanäle. Ähnliches wurde bei *A. variabilis* beobachtet.

Die den Hohlraum selbst locker durchziehenden Gewebestränge (Abb. 2) enthalten außer Resten von solcherart veränderten Parenchymzellen bzw. deren Wänden auch jeweils ein Leitbündel. Den Innenraum des Appendix mitsamt der Gewebestränge kann man auch als einen Teil des Aerenchyms auffassen.

Prinzipiell ist die Wand des Appendix der untersuchten Vergleichsarten ähnlich wie bei *A. titanum* aufgebaut. In der nur ca. 1 mm dicken Wand von *A. eichleri* ist der Übergang vom Parenchym zum Aerenchym besonders abrupt; ebenso scharf sind die beiden Gewebe bei *A. variabilis* abgegrenzt, allmählich und daher undeutlich hingegen bei *A. rivieri*.

Der Appendix von *A. aphyllus* war als einziger der untersuchten *Amorphophallus*-Arten innen gänzlich mit zusammenhängendem Aerenchym erfüllt, wohl ein Zeichen seiner noch nicht abgeschlossenen Entwicklung. Fotos von Längsschnitten durch andere Appendices von *A. aphyllus* in einem fortgeschrittenen Entwicklungszustand zeigen, daß später auch hier - wie bei den anderen Arten - das Innere von einzelnen Gewebefäden durchzogen wird. Bei *A. rivieri* finden sich übrigens nur sehr wenige solcher Stränge an der Peripherie des inneren Hohlraumes.

Im Parenchym von *A. eichleri* kommen chloroplastenhaltige Zellgruppen vor; bei *A. aphyllus* ist es sogar eine ganze chloroplastenführende Zellschicht.

Die Wanddicke, insbesondere das Verhältnis von Parenchym zu Aerenchym sowie der Hohlraumanteil - der bei gleicher Wanddicke bei voluminöseren Appendices entsprechend größer ist - sind entscheidend für das Gesamtgewicht und besonders das spezifische Gewicht der Appendices. In Tabelle 1 (S. 59) sind die entsprechenden Werte für die 5 *Amorphophallus*-Arten aufgelistet, wobei das spezifische Gewicht für den gesamten Appendix und auch allein für seine Wand angeführt wird. Während hierbei das Gewicht des Appendix von *A. titanum* indirekt aus Wägungen an tiefgefrorenen und fixierten Wandstücken stammt, wurden die Appendices bei den vier anderen Arten jeweils als Frischmaterial und als ganzes gewogen.

Zum Vergleich werden zwei Pilzarten aus der Klasse der Basidiomycetes und der Ordnung der Phallales herangezogen, mit Fruchtkörpern, die - bei grundsätzlich anderer Anatomie - einen sehr stark mit Luftkammern versehenen Stiel besitzen: Bei einem kleinen Exemplar der "Stinkmorchel" (*Phallus impudicus* L.) ermittelten wir ein spezifisches Gewicht des Fruchtkörpers von mindestens 0,46. Sechs Tage zuvor hatten wir bei demselben Exemplar im Zustand des "Hexeneies" noch ein spezifisches Gewicht von 0,94 errechnet. Bei einem Stück nur vom Stiel des Fruchtkörpers einer "Hundsrute" [*Mutinus caninus* (Huds.) Fr.] erhielten wir hingegen ein spezifisches Gewicht von 0,15. Diese und die in Tabelle 1 zusammengestellten Werte werden später diskutiert.

Festigungsgewebe

Nach ENGLER (1911) kommen bei manchen *Amorphophallus*-Arten Sklerenchymfasern vor, während andere Kollenchym als Festigungsgewebe aufweisen. *A. titanum* gehört der zweiten Gruppe an; er besitzt - zumindest in Blütenstand und Blattstiel - ausschließlich Ecken- und Plattenkollenchym. In der Blütenstandsachse ist es auf die Blütenregion selbst und den basalwärts folgenden Achsenabschnitt beschränkt und kommt hier nur in der Peripherie des Sprosses vor.

Die zahlreichen längsverlaufenden Einzelstränge des basalen Achsenbereichs grenzen jeweils unmittelbar oder nur durch eine Schicht parenchymatischer Zellen getrennt an die Phloem-nahe Stärkekappe eines Leitbündels. Die äußersten Stränge sind durch eine 6-10 Parenchymzellen dicke Schicht von der Epidermis getrennt (Abb. 4).

Die Dicke der Kollenchymstrang-führenden Schicht ist weitgehend identisch mit der des Parenchyms. 11 cm unterhalb der Spatha beträgt sie etwa 2,4 mm; sie verringert sich bis dicht unter den Spathaansatz auf etwa 1,8 mm. Gleichzeitig wird die Zahl der Stränge weniger: Sind es unten hinter einem 1 mm breiten Randbereich des Querschnitts noch 4-5, die in zerstreuter Anordnung teils neben-, teils hintereinanderliegen, so verringert sich diese Zahl über Zwischenstufen bis dicht unter dem Spathaansatz auf etwa 2. Der Durchmesser der Stränge scheint sich dabei nicht wesentlich zu verändern. Im Spathaansatz selbst wurde nur eine Reihe peripher nebeneinanderliegender und etwas größerer Kollenchymstränge mit nach innen angrenzenden Leitbündeln gefunden (siehe auch NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF, in diesem Band). Zum Teil waren die Kollenchymstränge hier auch weiter von den Leitbündeln entfernt, oder sie besaßen gar kein zugehöriges Bündel. Ein Teil der Kollenchymstränge scheint demnach $\pm$ blind zu enden bzw. zu beginnen; einige ziehen in die Spatha. Fusionen bzw. Gabelungen von Strängen wurden nicht eindeutig festgestellt und dürften demnach zumindest seltener sein. Den mit zwei

Leitbündeln kombinierten Kollenchymstrang in Abb. 4 könnte man in diesem Sinne deuten.

Das in der Region der Blüten im peripheren Achsenbereich auftretende Kollenchym ist ebenfalls in das Parenchym eingebettet. Es kommt in einer einzigen Schicht bzw. einem Ring vor, der in radialer Richtung unterschiedlich dick und in tangentialer öfter unterbrochen sein kann (Abb. 5). Räumlich gesehen stellt das Kollenchym hier also einen Hohlzylinder mit unterschiedlicher Wanddicke und mit Lücken dar. Es kann teilweise auch direkt unter der Epidermis liegen. Mit dem leitbündelbegleitenden Kollenchym des basalen Achsenbereichs steht es offenbar nicht in Verbindung.

Bei den anderen vier *Amorphophallus*-Arten tritt ebenso wie bei *A. titanum* im Stielabschnitt unterhalb der Spatha Kollenchym, und zwar grundsätzlich in Strängen auf. Während aber bei *A. titanum* auch in radialer Richtung mehrere Stränge hintereinanderliegen (Abb. 3, 4), ist es bei den anderen nur eine einzige dicht unter der Epidermis befindliche Lage von Kollenchymsträngen, die mit denen von *A. titanum* in der Größe ungefähr vergleichbar sind. Bei *A. variabilis* sind diese fast immer, bei *A. aphyllus* und *A. rivieri* meistens mit einem Leitbündel kombiniert. Bei *A. eichleri* macht das Kollenchym mehr den Eindruck einer unterbrochenen Schicht. Hier sind die einzelnen Gruppen in der Regel nicht mit Leitbündeln kombiniert.

Parallelen zeigen die Verhältnisse im Stiel des Laubblattes (BOECKER, in diesem Band). BREDEMANN & MEYER (1931/32) fanden hier zahlreiche peripher gehäufte und mit Leitbündeln kombinierte Kollenchymstränge, die auch in radialer Richtung zu mehreren hintereinander auftraten. Die hiermit verglichenen Arten *A. bulbifer* und *A. rivieri* besaßen jedoch ebenfalls nur eine Reihe peripherer Stränge.

Im Bereich der weiblichen Blüten kommt Kollenchym wie bei *A. titanum* als unterbrochenes Band auch bei *A. aphyllus*, *A. rivieri* und *A. variabilis* vor. Während dieses Band bei *A. rivieri* fast bündelartig aufgelöst ist, ist es bei *A. aphyllus* nur dort unterbrochen, wo ein Leitbündel in einen Fruchtknoten zieht. *A. eichleri* hat nur wenig Kollenchym in der weiblichen Zone; bei allen beschränkt es sich auf einen Bereich bis etwa 500 µm unter der Epidermis. Alle vier Arten besitzen nur wenig bis gar kein Kollenchym im Achsenabschnitt der männlichen Blüten. Grundsätzlich fehlt es schließlich bei allen im Appendix, bis auf eine Ausnahme. Bei *A. canaliculatus* Ittenbach, Hett. & Lobin wurde Kollenchym im Appendix nachgewiesen (ITTENBACH & BOECKER 1997).

Leitgewebe

Der Gefäßteil des einfach kollateralen geschlossenen Leitbündels (Abb. 11, 12) besitzt einige wenige Protoxylemelemente mit ziemlich schmalen ring- oder schraubenförmigen Verdickungsleisten. Anscheinend sind sie noch funktionstüchtig. Es folgen 1 bis 2 relativ weite und auffällige Gefäße des Metaxylems mit dünnen spangenartigen leiterförmig angeordneten Wandverdickungen. Diese manchmal gegabelten Verdickungsleisten sind oft unvollständig ausgebildet und besitzen dann zugespitzte Enden. Die großen Tracheen sind lückenlos von einer Lage Xylemparenchymzellen umgeben, die in Längsrichtung der Leitungsbahnen gestreckt sind. 1 bis 3 andere englumigere Metaxylem-Elemente besitzen kräftigere und dichter aufeinanderfolgende ringförmige Wandverdickungen. Sie schließen sich meist unmittelbar in Richtung auf den Siebteil hin an. In allen Fällen, in denen eine Anfärbung mit Phloroglucin-HCl oder Anilinsulfat versucht wurde, fiel die Reaktion nur schwach aus. Der Verholungsgrad war also gering.

Im Phloem, das meist einen größeren Zellkomplex umfaßt als das Xylem, kann man außer wenigen Parenchymzellen Siebröhren mit Siebplatten (selten mit anfärbbarer Kalloseauflage) und Geleitzellen unterscheiden (Abb. 12).

Eine 1 bis 2(-3) Zellschichten dicke $\pm$ halbkreisförmige Zone dicht mit Stärke erfüllter Zellen umgibt kappenförmig das Phloem (Abb. 15). Meist ist sie durch nur eine Lage stärkefreier Parenchymzellen vom Phloem getrennt. Eine ähnliche Stärkekappe fanden wir auch bei den anderen Arten.

Sklerenchymatische Zellelemente fehlen auch in den Leitbündeln. Auf die vor allem beiderseits vom Phloem auftretenden Sekretzellen soll später eingegangen werden.

Der Leitbündelbau stimmt damit im wesentlichen (Stärkekappe, Anordnung des Proto- und Verteilung des Metaxylems, Fehlen von Netz- und Tüpfelgefäßen) mit dem von *Arum maculatum* L. überein (SCHULTE 1969), doch treten die wasserleitenden Elemente bei *A. titanum* anscheinend in etwas geringerer Zahl auf.

Markständige Leitbündel sind oft größer als periphere. Im Spathaansatz treten noch größere Leitbündel auf, die eine mehrere Zellschichten dicke Stärkekappe besitzen.

Leitbündel kommen im Blütenbereich der Achse und weiter unterhalb gehäuft in der Peripherie als im Zentrum vor. Das gilt vor allem dort, wo mit Kollenchymsträngen kombinierte Bündel auftreten. Im basalen Achsenbereich kommen auf 1 mm² der inneren Querschnittsfläche etwa 0,5 Leitbündel; im randlichen Bereich sind es 1/mm² und mehr.

In der Peripherie, aber auch noch weit nach innen, sind die Bündel überwiegend axial orientiert. Im Ansatzbereich der Spatha ziehen die meisten

Nerven im Bogen in den oberen Achsenbereich hinein, wobei sie sich unregelmäßig aufzweigen; nur einige randliche ziehen in die Spatha.

Im Blütenbereich treten Leitbündel erst zentripetal vom Kollenchymring auf; die axiale Ausrichtung der Bündel ist hier undeutlicher. Außer solchen, die im Achsenquerschnitt quer getroffen werden, gibt es auch reichlich schräg angeschnittene oder im Längsverlauf getroffene und manchmal verzweigte Bündel. Sie weisen darauf hin, daß Leitungsbahnen hier auch in die Organe auf der Oberseite, nämlich die Blüten ziehen.

Wie zahlreich senkrecht zur Organoberfläche orientierte Leitbündel in der männlichen Zone dicht unter der Epidermis vorkommen, folgt schon aus der Tatsache, daß jede Anthere durch 20 und mehr Leitbündel versorgt wird (BOECKER, WOLTER & NAPP-ZINN, in diesem Band).

Abb. 13 zeigt einen Längsschnitt durch die Achse in Höhe der weiblichen Blüten mit einer Verbindung zwischen einem längs und einem quer orientierten Bündel.

Ziemlich unregelmäßig ist der Leitbündelverlauf aber auch in der Appendixwand. Hier ziehen z.B. von randlichen längsverlaufenden Leitbündeln aus kurze und dünne Bündel im Bogen in Richtung Sproßperipherie, vor allem zu den Höckern der Außenseite. In Flächenschnitten dicht unterhalb dieser Höcker wurde fast regelmäßig unter jedem einzelnen ein Leitbündel quer getroffen. Hier treten aber auch schon längs orientierte auf, die die Bündel unter den einzelnen Höckern miteinander verbinden, so daß anscheinend dicht unter der Organoberfläche eine Art Netzwerk von Bündeln vorliegt.

Ähnlich wie bei *A. titanum* kommen auch bei den anderen *Amorphophallus*-Arten senkrecht und schräg zur Längsachse des Blütenstandes verlaufende Bündel überall in der Peripherie im Bereich der Blüten und im Appendix vor. Zumindest im Aerenchym des basalen Achsenabschnitts verlaufen die Leitbündel hingegen fast alle parallel zur Längsachse. Bei *A. rivieri* wurden hier Werte von 2,7 Bündeln pro mm² gefunden, also wesentlich mehr als bei *A. titanum*. Auffallend ist auch *A. aphyllus*, wo die im peripheren Bereich des Appendix ausschließlich radial verlaufenden Leitbündel ähnlich wie bei *A. titanum* jeweils in die vorspringenden Höcker der Oberfläche ziehen.

Die mehrere Zentimeter langen Fäden, die den Innenraum des Appendix durchziehen, enthalten ein einzelnes Leitbündel (Abb. 14). Es ist in normale Zellen des Aerenchyms eingebettet (3 bis 4 Schichten), die nach außen in die schon beschriebenen Zellreste übergehen. Dem Anschein nach sind die Leitbündel selbst noch funktionstüchtig. Sie besitzen gelegentlich noch eine intakte Stärkekappe (bei *A. variabilis* regelmäßig).

Auch bei den anderen *Amorphophallus*-Arten enthalten die den Innenraum des Appendix durchziehenden Gewebefäden ein Leitbündel; bei *A. eichleri* können bis zu 4 Leitbündel in einem derartigen Strang vorkommen. Auch Verzweigungen treten auf.

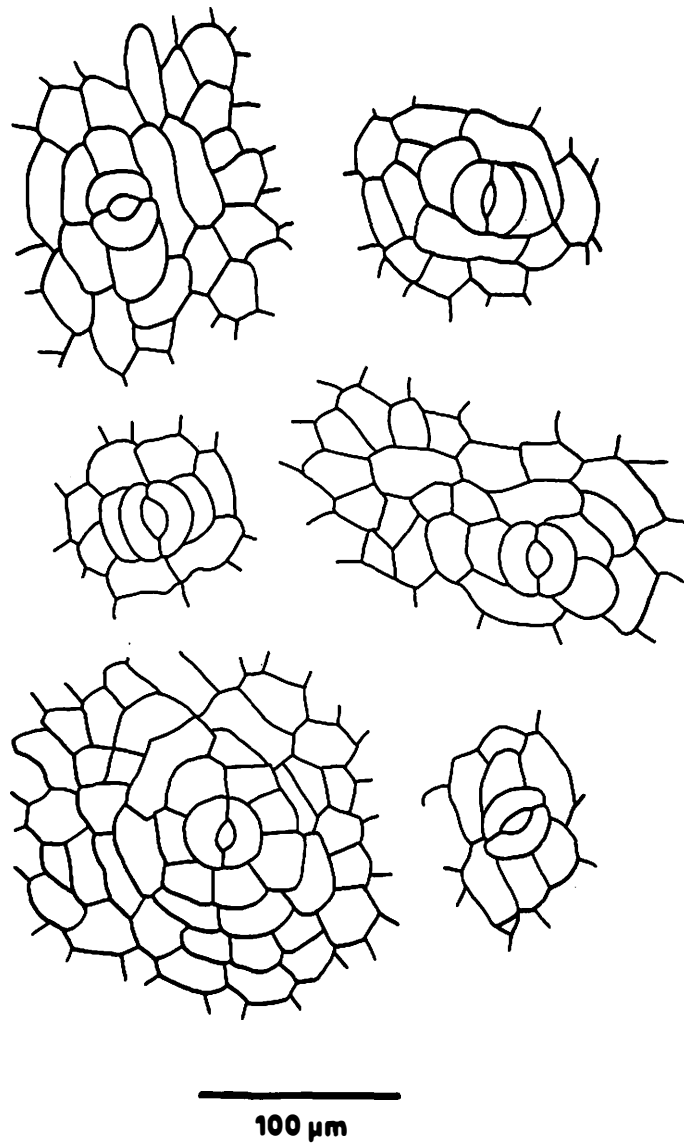


Abb. 9: Aufsicht auf verschiedene Spaltöffnungen in der Epidermis des Appendix. Dessen Längsausrichtung entspricht der der Zeichnung. Die Stomata unterscheiden sich durch unterschiedliche Form und Anzahl der Neben- und der Kranzzellen sowie teilweise durch unterschiedliche Ausrichtung ihres Spaltes. Die Spaltöffnung oben links ist nahezu quer zur Längsrichtung des Appendix orientiert. Zeichnung: R. SCHEFERHOFF.

Inhaltsstoffe

Anthocyan

Wie die Untersuchung des Frischmaterials gezeigt hat, beruht die partielle Violettfärbung des Appendix fast ausschließlich auf dem Anthocyangehalt der Epidermis und der ersten subepidermalen Zellschicht. Dabei ist letztere gleichmäßiger und intensiver gefärbt als die Epidermis selbst, die zudem auch ziemlich farblose Zellen enthält. Selten trifft man noch in der dritten und vierten Zellschicht von außen einzelne Zellen mit intensiver Färbung an. Ferner kommen gelegentlich zerstreut einzelne schwächer gefärbte Parenchymzellen bis zu einem Abstand von etwa 1/3 mm von der Epidermis vor.

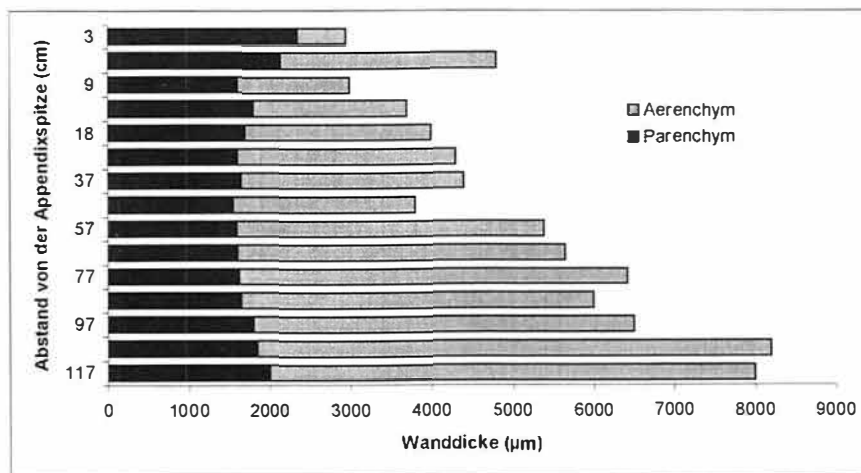


Abb. 10: Übersicht über die Verteilung von Parenchym und Aerenchym in der Appendixwand.

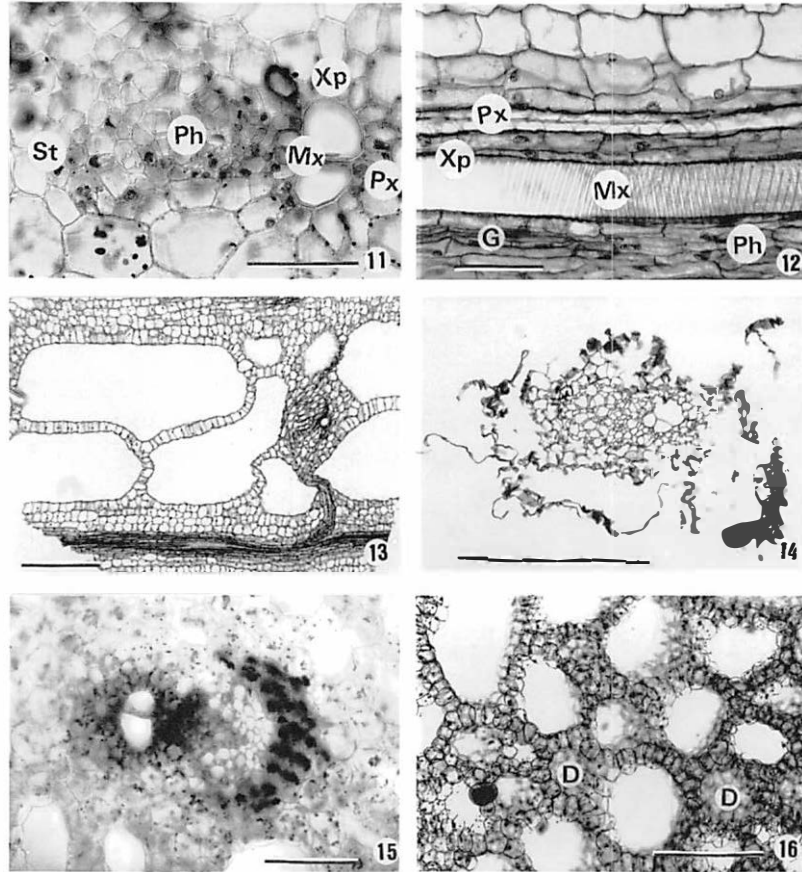


Abb. 11-16: **Abb. 11**, Blütenstandsachse in Höhe der männlichen Blüten: Querschnitt durch ein Leitbündel. Ph: Phloem, Px: Protoxylem, Mx: Metaxylem, St: Stärkescheide (hier mit wenig Inhalt), Xp: Xylemparenchym. Maßstab: 200 μm . **Abb. 12**, Blütenstandsachse in Höhe der weiblichen Blüten: Längsschnitt durch ein Leitbündel. G: Geleitzellen, Mx: Metaxylem, Ph: Phloem (Siebröhre), Px: Protoxylem, Xp: Xylemparenchym. Maßstab: 100 μm . **Abb. 13**, Blütenstandsachse in Höhe der weiblichen Blüten: Ausschnitt aus dem Aerenchym mit Interzellularkanälen und Verbindung zwischen einem längs- und einem quer- (radial oder tangential) verlaufenden Leitbündel. Maßstab: 500 μm . **Abb. 14**, Querschnitt durch einen das Innere des Appendix durchziehenden Gewebefaden. Im Zentrum Leitbündel, außen $\pm$ zerrissenes parenchymatisches Gewebe. Maßstab: 500 μm . **Abb. 15**, Leitbündel aus dem Sockelbereich der Blütenstandsachse (Pedunculus) mit Stärkescheide sowie Stärkeeinschlüssen im Bereich des Xylemparenchyms und der großen Parenchymzellen in der Nachbarschaft des Bündels. Maßstab: 300 μm . **Abb. 16**, Sproßquerschnitt im Bereich der weiblichen Blüten: Ausschnitt aus dem Aerenchym mit reichlich Stärkeeinschlüssen. D: Diaphragma (einzellschichtige Querwand, die längsverlaufenden Interzellularkanal unterteilt). Maßstab: 500 μm .

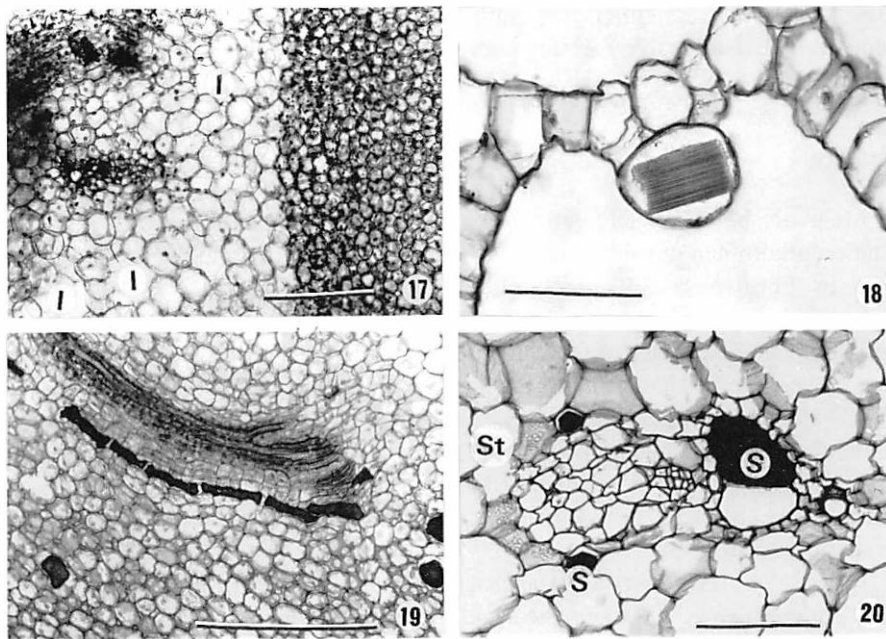


Abb. 17-20: **Abb. 17**, Querschnitt durch den Appendix wenige Zentimeter oberhalb der Region der männlichen Blüten. Man beachte den scharfen Übergang zwischen dem peripheren Parenchym (hier mit sehr viel Stärke) und dem weiter innen folgenden Aerenchym. l: Interzellularkanäle. Maßstab: 500 μm . **Abb. 18**, Sproßquerschnitt im Bereich der weiblichen Blüten: Ca-Oxalat-Rhaphidenbündel-Idioblast am Rande eines Interzellularkanals im Aerenchym. Maßstab: 100 μm . **Abb. 19**, Längsschnitt durch den Sproß im Bereich der weiblichen Blüten (Rinde): Sekretzelle oder Sekretzellenreihe neben einem Leitbündel. Maßstab: 300 μm . **Abb. 20**, Querschnitt durch ein Leitbündel im mittleren Teil des Blütenstandsstiels (Pedunculus). S: Sekreterfülltes Gefäß bzw. Sekretzellen(reihen), St: Stärkescheide. Maßstab: 200 μm .

Besondere Inhaltsstoffe

Bei den vier anderen *Amorphophallus*-Arten sind ebenfalls Epidermis und erste subepidermale Schicht die Hauptorte des Anthocyan-Vorkommens. Die

Verteilung ist ganz ähnlich bei *A. eichleri* (Appendix) und bei *A. rivieri* (Stielbereich). Im Appendix von *A. rivieri* und von *A. variabilis* kommen neben einer gleichmäßig hellviolett gefärbten Epidermis einzelne oder in Gruppen auftretende besonders intensiv gefärbte Zellen in der ersten subepidermalen Schicht vor, die bei *A. variabilis* die Ursache für die rote Fleckung des Appendix sind. Bei dieser Art wurden im Stiel auch stark anthocyanhaltige Parenchymzellen unmittelbar um einige Kollenchymstränge herum gefunden. Bei *A. aphyllus* schließlich tritt Anthocyan fast nur in der Epidermis auf, hier eine besonders intensive Färbung hervorruhend (Appendix fast schwarz).

Stärke

Mehr als bei allen anderen Merkmalen muß man daran denken, daß das Stärkevorkommen nur den Zustand zur Zeit der Fixierung widerspiegelt. Stärke tritt in Form von 2-9 µm großen Körnchen (Amyloplasten) auf, die - lichtmikroskopisch - einen unregelmäßigen Umriß besitzen und aus wenigen größeren Untereinheiten aufgebaut sind. Charakteristisch ist ihr Auftreten in der aus parenchymatischen Zellen bestehenden Bündelkappe. Hier variiert die Zahl der Stärkekörner allerdings stark. Insbesondere im Appendix gibt es neben Bündelkappen mit reichlich Stärke (Abb. 15) solche mit wenigen und auch nur in einzelnen Zellen vorkommenden Amyloplasten (Abb. 11). In einer Probe etwa 9 cm unterhalb der Appendixspitze traten auch Leitbündel völlig ohne erkennbare Stärke auf.

Im basalen Teil der Blütenstandsachse - also unter dem Spathaansatz - ist das Vorkommen von Stärke nahezu auf die Bündelkappen beschränkt.

In der Region der weiblichen Blüten tritt sie hingegen recht zahlreich auch in normalen Parenchymzellen auf. Im Parenchym und in dem innen an den Kollenchymring angrenzenden Aerenchym wurde sie reichlich gefunden (Abb. 16), bei einigen Proben auch in sämtlichen nach innen folgenden Markzellen.

Im Bereich der männlichen Blüten ist die Stärke wieder ungleichmäßiger verteilt und insgesamt weniger häufig. Teilweise auf die Bündelkappen beschränkt, tritt sie aber an anderen Stellen hier und da auch in den normalen Parenchym- und Aerenchymzellen auf, sogar im gesamten Markbereich. Ein Schnitt in der Übergangsregion der männlichen Blüten zum Appendix zeigte einen 400-600 µm breiten Streifen des Parenchyms im Grenzbereich zum Aerenchym mit reichlich Stärkeeinschlüssen. Diese treten in besonders großer Zahl in Basis und Wand der Filamente vieler Staubgefäße auf (siehe BOECKER, WOLTER & NAPP-ZINN, in diesem Band).

Der Appendix selbst zeigt folgendes Bild der Stärkeverteilung: Außer in den Bündelkappen gibt es auch Stärke in den Zellen im grenznahen Bereich von Parenchym zu Aerenchym, und zwar in unterbrochener bis 300 µm dicker Zone

(Proben 30 cm unter Appendixspitze wie auch 9 cm oberhalb vom männlichen Teil, Abb. 17). Eine solche stärkehaltige Zone fehlt hingegen in Proben 20, 18, 9 und 3 cm unter der Spitze. Ebenfalls 3 cm unter der Spitze, zwar auf gleicher Höhe, aber doch an anderer Stelle des Hohlzylinders fanden wir Stärke überraschenderweise fast überall im äußeren Parenchym und auch weiter innen. Ferner kommen kleinere zerstreute Gruppen von Zellen mit nicht sehr reichlichen Stärkeeinschlüssen in verschiedenen Proben aus der Appendixwand vor, so auch 20 und 9 cm unter der Spitze. Schließlich seien noch merkwürdige "Stärkezellnester" angeführt: Inmitten einer Umgebung von stärkefrei erscheinenden Parenchymzellen sind einige stärkereiche Zellen dicht rings um einen Idioblasten mit einem Ca-Oxalat-Rhaphidenbündel gruppiert (in der peripheren Rinde von Proben 30, 18 und 3 cm unter der Appendixspitze).

Im Vergleich mit den anderen *Amorphophallus*-Arten zeigt das Gewebe von *A. titanum* insgesamt deutlich weniger Stärke. Ganz besonders gilt dies für den Appendix. Bei den anderen ist die Stärke auch viel gleichmäßiger verteilt. Lediglich im Stiel des Blütenstandes tritt bei *A. rivieri* und besonders bei *A. variabilis* deutlich weniger Stärke auf als bei den beiden anderen Arten und in den oberen Teilen der Blütenstandsachse.

Bei den vier Vergleichsarten fanden wir ferner überwiegend größere Stärkekörner, die größten bei *A. eichleri* (bis 18 μm). Bei *A. variabilis* treten bis zu 16 μm große auf; bei *A. aphyllus* sind 14 μm die Maximalgröße. Lediglich *A. rivieri* hat nur bis 11 μm große Amyloplasten. Bei allen sind sie unregelmäßig geformt und aus Untereinheiten aufgebaut, die bei *A. variabilis* kleiner als bei den anderen sind.

Wenn auch die Stärkemenge sicher vom Alter des Blütenstandes abhängt, so war doch bei *A. eichleri* trotz ähnlichen Entwicklungszustandes der Stärkegehalt aller Teile viel höher als bei *A. titanum*. Es sei dahingestellt, inwieweit die unterschiedliche Größe der Stärkekörner für die einzelnen Arten spezifisch ist oder vom Abbauzustand abhängt.

Sekrete

Calciumoxalat

In den meisten Teilen der Blütenstandsachse sind Sekretzellen häufige und auffallende Erscheinungen. Hierbei sind Calciumoxalat enthaltende Zellen besonders leicht anzusprechen. Am häufigsten sind solche mit Rhaphidenbündeln. Die rundlichen bis ellipsoidischen Idioblasten fallen im kleinzelligen Parenchym der Rinde durch ihre Größe auf, im Markbereich

hingegen dadurch, daß sie oft in das Lumen der Interzellularkanäle hineinragen (Abb. 16 und 18). Wesentlich seltener, aber auch unauffälliger, sind Zellen mit Calciumoxalat-Drusen. Sie wurden im leitbündelbegleitenden Parenchym der den Hohlraum des Appendix durchziehenden Gewebefäden gefunden, manchmal in Längsreihen angeordnet. Andere Calciumoxalat-Kristallbildungen (z. B. Einzelkristalle) fanden wir nicht, sie kommen aber nach NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF (in diesem Band) in der Spatha vor.

Calciumoxalat-Rhaphidenbündel-Idioblasten sind als besonders häufige Sekretzellen bei Araceen allgemein und auch bei *Amorphophallus* bekannt (SOLEREDER & MEYER 1933). Bei allen vier vergleichsweise untersuchten Arten treten sie auf, wenn auch je nach Art und nach Region der Blütenstandsachse verschieden häufig. Drusen fanden wir auch im Appendix von *A. variabilis*, zum Teil in leitbündelbegleitender Reihe in den den zentralen Hohlraum durchziehenden Gewebefäden. BREDEMANN & MEYER (1931/32) fanden neben Rhaphidenbündeln und Drusen auch Kristallsand und Kleinkristalle im Blattstiel von *A. titanum*.

Gerbstoffe

Auffällige Zellelemente sind die meist parallel mit den Leitbündeln, und zwar rechts und links vom Phloem verlaufenden Sekretzellenreihen (im Sinne von SOLEREDER & MEYER 1933, von anderen Autoren - so auch ENGLER 1911, 1920 - "gerade Milchsaftschläuche" genannt). Es sind langgestreckte oft unterbrochene Elemente. Die Einzelzellen bilden seitlich $\pm$ abgerundete kurze Fortsätze in Richtung auf die benachbarten Zellen des Grundgewebes hin. Sie sind unverzweigt, und ihr Inhalt ist klar und gelbbraun gefärbt oder - seltener - weist körnige Struktur auf (Abb. 19 und 20). Neben leitbündelbegleitenden treten hier und da auch isolierte schlauchförmige Zellen gleichen Inhalts, noch häufiger aber auch $\pm$ isodiametrische im Parenchym und Aerenchym auf (z. B. in Abb. 19 unten und links oben). Manchmal fehlen die Sekretzellen am Leitbündel (Abb. 11); anscheinend sind sie auch in axialer Richtung hin und wieder streckenweise unterbrochen.

Im Sockelbereich der Blütenstandsachse treten schließlich Leitbündel auf, deren großes Gefäß über einen sehr langen Bereich in axialer Richtung mit ebenfalls klarem oder körnigem Inhalt erfüllt ist, also wohl in diesem Zustand als Sekretzellengang oder Sekretkanal fungiert. Ähnliches kommt gelegentlich auch beim Protoxylem und bei den kleineren Metaxylem-Elementen vor (Abb. 20). Körnchenförmige Strukturen treten vor allem bei isodiametrischen Zellen auf und sind dann innerhalb der Zelle dicht unter der Wand lokalisiert. Diese Zellen sind z.T. sehr dunkel gefärbt, so daß man den Inhalt kaum erkennen kann. Beim Zerdrücken der Zelle wird zunächst der Inhalt als Ganzes frei -

eventuell von einer zusätzlichen dicken Wand (Suberin?) umhüllt - , der sich nur mit noch höherem mechanischem Aufwand weiter aufteilen läßt. Auch das Vorkommen von relativ wenigen abgerundeten, größeren und dann stärker lichtbrechenden Körpern im Zellinneren wurde beobachtet.

In allen diesen Fällen - sowohl den Sekretzellenreihen als auch den Einzelzellen - erbrachte Eisen-(III)-Chlorid durch Schwarzfärbung den Nachweis, daß es sich um Gerbstoffe oder nah verwandte Produkte handelt.

Isodiametrische Sekretzellen (Calciumoxalat, Gerbstoffe) wurden besonders häufig im basalen Bereich der Blütenstandsachse (Abb. 4) und in der Region der Blüten gefunden und zwar vor allem im subepidermalen Parenchym (Siehe auch BOECKER, WOLTER & NAPP-ZINN, in diesem Band). Eine Aufsicht auf die Sproßoberfläche 11 cm unter dem Spathaansatz zeigte 31 Idioblasten pro mm², eine andere im Bereich zwischen den weiblichen Blüten 60 pro mm², wobei allerdings aus etwas tieferen Lagen durchscheinende mitgezählt wurden.

Vor allem im Stiel der Blütenstände von *A. aphyllus*, *A. eichleri* und *A. variabilis* kommen leitbündelbegleitende Sekretzellen (-reihen) vor, bei *A. variabilis* auch sekretgefüllte große Gefäße im Xylem. *A. eichleri* besitzt isodiametrische Sekretzellen.

	<i>A. titanum</i>	<i>A. eichleri</i>	<i>A. rivieri</i>	<i>A. variabilis</i>	<i>A. aphyllus</i>
Länge cm	120	19,8	30,2	60	6,9
Größter Durchmesser (cm)	15	5,4	3,5	3,5	3,2
Absolutes Gewicht (g)	ca. 980	20,3	35,8	92	19,1
Volumen (cm ³)	9.801,8	158,5	160,9	293,4	35,9
Oberfläche (cm ²)	3.641,7	176,6	219,6	439,7	54,5
Spezif. Gewicht (g/ cm ³)	ca. 0,1	0,13	0,22	0,31	0,53
Wanddicke (cm)	ca. 0,5	ca. 0,15	ca. 0,35	ca. 0,4	-
Absolut. Gewicht der Wand (g)	ca. 980	20,3	35,8	92	-
Volumen der Wand (cm ³)	ca. 1.820	26,5	79,9	175,9	-
Spezif. Gewicht der Wand (g/ cm ³)	ca. 0,54	ca. 0,77	ca. 0,47	ca. 0,52	-

Tab. 1: Maße und Gewichtswerte des Appendix von *A. titanum* im Vergleich mit den Appendices von vier anderen *Amorphophallus*- Arten.

6.1.4 Diskussion

Im Mittelpunkt der folgenden Betrachtungen soll der im Hinblick auf Anatomie und Funktion besonders bemerkenswerte Appendix stehen.

Der Appendix der Araceen wird meist als ein ursprünglich mit männlichen Blüten versehener Endabschnitt der Blütenstandsachse gedeutet, der steril geworden ist. Hierfür spricht, daß bei manchen Araceen Übergangsformen zwischen den normalen männlichen Blüten des fertilen Abschnitts und der höckrigen Struktur der Appendixoberfläche auftreten, so auch bei *A. rivieri* (ENGLER 1884) und *A. oncophyllus* Prain (van der PIJL 1937). Aus der Abbildung DE WITS (o. J.) glaubt man solche Strukturen im basalen Abschnitt des Appendix auch bei *A. titanum* zu erkennen, während die normalen millimetergroßen Oberflächenerhebungen wesentlich kleiner sind.

Nach ENGLER (1884, S. 183/184) gehen die äußeren Zellschichten des Araceen - Appendix überhaupt aus Blütenanlagen hervor, "an denen die männlichen Sexualblätter nicht zur Entwicklung gekommen sind".

Für die Deutung des Appendix als steril gewordener Achsenabschnitt spricht auch der Verlauf der Leitbündel, die bei *A. titanum* in der Appendixwand vielfach senkrecht zur Organoberfläche verlaufen. Unter den Vergleichsarten war dies besonders deutlich bei *A. aphyllus*. Solche peripheren Bündel scheinen sich nach den Untersuchungen von UHLARZ (1986) an *Pinellia tripartita* (Bl.) Schott unabhängig von den zentralen (Stamm-)Leitbündeln und ontogenetisch später als diese zu entwickeln. Man könnte daran denken, daß die ursprünglich blütenversorgenden Leitbündel nach Reduktion der Blüten erhalten geblieben sind. Sie können inzwischen Aufgaben im Rahmen der neuen Funktion des Appendix als Osmophor ausüben (s.u.). Freilich handelt es sich bei diesen Leitbündeln nur noch um einen Rest der ursprünglich reichen peripheren Nervatur. In Flächenschnitten aus dem subepidermalen Bereich der Appendixwand fanden wir wesentlich weniger quer getroffene Leitbündel als an entsprechender Stelle in der Achsenregion der männlichen Blüten.

Wenn man davon ausgeht, daß die Befunde von UHLARZ an *Pinellia* mehr oder weniger auch für andere Araceen zutreffen, so könnte man gerade wegen der Unabhängigkeit dieser peripheren Leitbündel von den Stammleitbündeln und der später erfolgenden Entwicklung solche Leitbündel auch bei *Amorphophallus* als Neubildungen deuten, die mit den besonderen Aufgaben des Appendix als Osmophor (s.u.) entwickelt worden sind.

VOGEL (1962) betrachtet den Appendix in erster Linie von seiner funktionellen Seite und sieht ihn als eine einzige große Duftdrüse an (bei *A. titanum* die größte überhaupt). Dabei vergleicht er die dünne kompakte Rinde (unser Parenchym) der Appendixwand von *A. titanum* mit dem subepidermalen "gelben Gewebe" von *Arum*; beiden spricht er den Charakter von Drüsen zu. In der Tat haben beide gemeinsam, daß sie aus $\pm$ isodiametrischen, dünnwandigen,

chlorophyllosen und zeitweise stärkeführenden Zellen bestehen, zwischen denen ein umfangreiches schlauchförmiges Interzellularsystem ausgebildet ist. Die Interzellularen besitzen bei *A. titanum* im Querschnitt denselben rundlichen Umriss mit nach außen gewölbten Seiten wie sie die Abbildung 13, S. 643 von *Arum* bei VOGEL (1962) zeigt.

Die Leitbündel könnten gleichzeitig der raschen Zuleitung der für die Duftstoffsynthese notwendigen Grundbausteine wie auch des für die Transpiration notwendigen Wassers dienen. Letzteres ist bei der besonders großen Organoberfläche sicher bedeutend, wenn eine, vielleicht auch nur geringfügige, zusätzliche Erwärmung der Appendixwand auftritt. Nach VOGEL (1962) verdampfen bei *Arum maculatum* die Duftstoffe bei höheren Temperaturen schneller, zum anderen werden bei der Transpiration Duftstoffe mitgerissen.

Der Vergleich mit den anderen *Amorphophallus*-Arten hat gezeigt, daß im Hinblick auf die untersuchten anatomischen Merkmale nur wenige wesentliche Unterschiede bestehen. Bei *A. titanum* sind es die Papillen auf den Epidermiszellen des Achsenabschnitts zwischen den weiblichen und den männlichen Blüten sowie die nicht nur in einer einzigen subepidermalen Lage, sondern in radialer Richtung zu mehreren auftretenden Kollenchymstränge, die diese Art von den anderen unterscheidet. Letzteres kann man als Folge der größeren Dimension des Blütenstandes und seines höheren Gewichts - vor allem auch im Hinblick auf den späteren Fruchtstand - deuten.

Auf eine weitere wichtige Besonderheit, die Stärkearmut der Blütenstandsachse im Vergleich mit den anderen Arten, wurde schon hingewiesen. Sie läßt vermuten, daß unser Exemplar zum Zeitpunkt der Fixierung völlig abgeblüht war. Es ist aber merkwürdig, daß die Blütenstandsachse von *A. eichleri* nach mehrtägigem Blühen und nachfolgendem Schließen der Spatha noch relativ viel mehr Stärke enthielt als *A. titanum* nach kürzerer Blühdauer. Auch gibt die geringe Öffnungsweite der Spatha zu denken. Andere Exemplare zeigten eine viel weiter ausgebreitete Spatha (Abbildungen bei BECCARI 1889, HOOKER 1891, WINKLER 1931, KOERNICKE 1937, 1938, EVERETT 1937 und BOGNER 1981). Auch war die Geruchserzeugung des Appendix relativ schwach im Vergleich mit verschiedenen anderen kultivierten Exemplaren. Man könnte folgern, daß nur wenig auf den vorhandenen Stärkevorrat zurückgegriffen wurde. Da aber kaum Stärke vorhanden war, war deren Menge vielleicht von vornherein nur gering bemessen, und die Entwicklung des Blütenstandes nahm womöglich in der letzten Phase einen atypischen Verlauf.

Als Zeichen fortgeschrittenen Alters könnte man vielleicht die zerdrückt wirkenden Parenchymzellen in der Peripherie des Appendix und die oberflächlichen Risse in seiner Epidermis deuten. Dies könnte aber auch ein Ergebnis von Spannungen sein, die mit der raschen Oberflächenvergrößerung

des Appendix während seines Wachstums einhergingen. Freilich müssen diese wohl zunächst nicht zu einem vorzeitigen Turgorverlust führen, der ein Abknicken des Appendix zur Folge hätte, wie es normalerweise bald nach dem Blühen vorkommt. Es gibt ferner in der Literatur mindestens zwei auch durch Abbildungen belegte Beispiele, bei denen Appendices über mehrere Dezimeter hinweg völlig aufgerissen waren und damit einen Blick in das Innere des Kolbens erlaubten, ohne deshalb vorzeitig umzukippen (Bogor/Java: DAKKUS 1924, REIJNVAAN 1924 und CHEVALIER 1931; New York: CAMP 1937, EVERETT 1937).

Im folgenden möchten wir den Appendix von *A. titanum* hinsichtlich seiner Maße, Volumen- und Gewichtswerte mit den anderen vier Arten vergleichen. Wie schon angedeutet, ist für das spezifische Gewicht des Appendix außer dem Hohlraumanteil die Dicke der Wand und ihre Anatomie entscheidend. So hat *A. variabilis* bei ähnlicher Wanddicke wie *A. titanum* auf Grund seines geringeren Volumens ein deutlich höheres spezifisches Gewicht. *A. eichleri* weist - obwohl wesentlich kleiner - ein mit *A. titanum* ungefähr übereinstimmendes spezifisches Gewicht auf. Man kann daraus schließen, daß die Appendixwand von *A. eichleri* deutlich dünner oder daß sie noch weniger kompakt ist als bei *A. titanum*. Eine Berechnung des spezifischen Gewichtes nur der Wand führte dann zum höchsten Wert der untersuchten Arten, sicher weil hier die Wand fast nur aus Parenchym besteht. Die anatomische Untersuchung zeigt, daß die geringe Dicke der Wand - fast überall gleichmäßig nur 1,5 mm - die entscheidende Ursache für das geringe spezifische Gewicht des ganzen Appendix ist. *A. aphyllus* schließlich hat wegen seiner geringen Größe und des noch markhaltigen Inneren von den fünf Arten den höchsten Wert. Der Appendix von *A. titanum* besitzt deshalb von allen untersuchten Arten das geringste spezifische Gewicht, weil er wegen seiner Größe und seines Durchmessers den größten Hohlraumanteil aufweist, ohne daß seine Wand sehr viel dicker oder kompakter wäre als bei den anderen Arten.

Der Wert von nahezu 0,1 g/cm³ als spezifisches Gewicht des gesamten Appendix entspricht dem Wert für das lockerzellige und mit bis zu 3 mm weiten Interzellular-Kanälen versehene aerenchymatische Mark des Blattstiels (BOECKER, in diesem Band). Er entspricht ferner den spezifischen Gewichten von Papier oder von Heu. Wir haben also einen Körper von extremer Leichtbauweise vor uns. Bei vergleichbaren Ausmaßen dürfte es nur wenige Pflanzenorgane mit ähnlich niedrigen Gewichtswerten geben. Ein als sehr leicht bekannter Teil eines Organismus, der stark mit Luftkammern versehene Stiel des Bauchpilzes *Mutinus caninus*, entspricht mit seinem spezifischen Gewicht ungefähr dem des Appendix von *A. titanum*. Freilich dient dieser Vergleich nur der Veranschaulichung; in Wirklichkeit lassen sich beide Organe wegen ihrer völlig unterschiedlichen Größe und Anatomie etwa im Hinblick auf ihre Stabilität nicht miteinander vergleichen.

Bei den Ausmaßen und dem Gewicht des Blütenstandes und insbesondere des Appendix von *A. titanum* stößt man von selbst auf die Frage nach der Beziehung zwischen innerem Bau und Stabilität. Dabei ist folgendes zu bedenken: Die Anforderungen an die Tragfähigkeit der Blütenstandsachse nehmen von der Basis zur Spitze hin ab. Die basalen Teile müssen daher am stabilsten sein, tragen sie doch die Last der oberen Achsenabschnitte mit der relativ schweren Spatha, den Blüten und dem Appendix. Darüber hinaus bleiben sie am Standort im Freien auch nach Abwelken des Appendix und der Region der männlichen Blüten erhalten und müssen dann den weiblichen Abschnitt mit den heranreifenden Früchten tragen. An die mittleren Abschnitte werden entsprechend geringere Anforderungen gestellt, und der Appendix muß sich gewissermaßen "nur noch selber tragen".

Die anatomischen Gegebenheiten entsprechen den an die verschiedenen Achsenabschnitte gestellten Anforderungen: Im basalen Teil der Achse befinden sich sehr viele Leitbündel, von denen die äußeren in mehreren Reihen von einem Kollenchymstrang als Verstärkung begleitet werden. In der Region der Blüten tritt das Kollenchym nur noch in oft unterbrochener und ungleichmäßiger Schicht unabhängig von den Leitbündeln auf, während es im Appendix schließlich gänzlich fehlt. Ferner wird in den unteren Abschnitten die Stabilität der Achse durch das das Zentrum gänzlich ausfüllende Aerenchym unterstützt, während es im hohlen Appendix in dieser Form nicht vorkommt bzw. auf eine sehr schmale Zone zentripetal vom randlichen Parenchym beschränkt ist.

Freilich sollte man die anatomischen Voraussetzungen für die Stabilität auch der unteren Achsenteile nicht zu hoch einschätzen: Sklerenchym fehlt gänzlich, und das Kollenchym ist selbst im basalen Teil auf eine Zone beschränkt, die mit etwa 2,5 mm Dicke nur den 15. Teil des Achsenradius ausmacht und dabei auch nur teilweise wirklich aus Kollenchym besteht. Schließlich weist das Leitbündelxylem nur eine geringe Anzahl an leitenden Elementen auf, die zudem überwiegend wenig verstärkte, nur mit einfachen spangen-, ring- oder schraubenförmigen Verdickungen versehene Sekundärwände und einen geringen Verholungsgrad besitzen. Der Appendix selbst wird wohl im wesentlichen durch die Turgeszenz seines Wandgewebes im wahren Sinne des Wortes "aufrechterhalten". Nach HEJNOWICZ (in diesem Band) ist dabei selbst die schmale aerenchymatische Gewebezone, die nach innen an den zentralen Hohlraum angrenzt, unverzichtbar.

6.1.5 Zusammenfassung

Epidermis: Im Gegensatz zu vier Vergleichsarten der Gattung besitzen die Epidermiszellen der Achse im Bereich der Blüten kegelförmige Papillen. Die sonst überall gut ausgebildete Cuticula ist auf dem Appendix zum Teil nur schwach entwickelt. Spaltöffnungen treten auf der Blütenstandsachse nur in geringer Anzahl auf; sie sind vereinzelt auch quer zur Längsachse des Blütenstandes orientiert. Die Epidermis des Appendix zeigt unregelmäßige Spalten, die radiale Wände $\pm$ auftrennen, aber nicht ins subepidermale Gewebe hinabreichen.

Grundgewebe: Es treten Parenchym und Aerenchym auf. Im Appendix sind beide besonders scharf voneinander getrennt. Seine Wand ist durchschnittlich 5 mm dick, wovon knapp 2 mm von Parenchym eingenommen werden. Während die übrigen Teile der Achse im Zentrum mit "normalem" Aerenchym erfüllt sind, besitzt der Appendix hier einen Hohlraum, der von feinen Gewebefäden durchzogen wird. Diese bestehen aus einem Leitbündel, das in parenchymatische, außen zerrissene Zellen eingebettet ist.

Festigungsgewebe: Der Blütenstand wie auch der Blattstiel enthalten als Festigungsgewebe ausschließlich Kollenchym. Im Blütenstand tritt es im peripheren Bereich des Stieles und der Blütenregion auf, fehlt jedoch im Appendix. Im Blütenstandsstiel ist es mit Leitbündeln kombiniert; in Höhe der Blüten kommt es als im Querschnitt unterbrochener Ring vor.

Leitgewebe: Die einfach kollateralen geschlossenen Leitbündel haben ein Xylem mit relativ wenigen Elementen, deren Wandverdickungen nur schwach verholzt sind. Die Leitbündel besitzen eine Stärkekappe über bzw. seitlich vom Phloem. Während die Leitbündel im Stiel des Blütenstandes überwiegend axial orientiert sind, kommen im Blütenbereich und im Appendix auch viele radial verlaufende vor.

Inhaltsstoffe: Epidermis und subepidermale Zellschicht sind in erster Linie für die durch Anthocyane braunrote bis violette Färbung des Appendix verantwortlich. Außer dem fast regelmäßigen Auftreten in der Bündelkappe kommt Stärke nach Menge und Verteilung nur sehr ungleichmäßig vor. Insgesamt wies der Blütenstand - ohne Spatha - zum Zeitpunkt der Fixierung relativ viel weniger Stärke auf als bei vier anderen *Amorphophallus*-Arten, die auch größere Stärkekörner besaßen. Idioblasten mit Calciumoxalat in Form von Raphidenbündeln sind in Blütenstand und Blatt sehr häufig. Auf beiden Seiten des Leitbündelphloems treten regelmäßig dem Längsverlauf des Bündels folgende Reihen gestreckter Sekretzellen auf. Häufig sind auch isodiametrische Sekretzellen und - im Stiel des Blütenstandes - als Sekretzellengang oder - behälter benutzte Leitelemente des Xylems. Alle diese Sekrete geben mit FeCl_3 -Lösung Gerbstoff-Reaktion.

Entwicklungszustand: Der im Vergleich mit den anderen Arten sehr viel geringere Stärkegehalt kann als Zeichen für einen anomalen Verlauf der letzten Phase der Blütenstandsentwicklung gedeutet werden. Die anatomischen Merkmale lassen sich jedoch nicht eindeutig als Zeichen frühzeitiger Alterung des Appendix interpretieren.

Funktion: Die Ansichten ENGLERS über den Appendix der Araceen als steril gewordener Achsenabschnitt und die von VOGEL über die Funktion des Appendix als Osmophor werden erörtert und in Bezug auf *A. titanum* diskutiert.

Gewicht und Stabilität: Die Verteilung der Festigungselemente in den verschiedenen Regionen der Achse entspricht den jeweiligen Anforderungen an die Stabilität, auch wenn die Festigungselemente relativ schwach entwickelt und in ihrem Auftreten beschränkt sind. Der Appendix von *A. titanum* hat ein spezifisches Gewicht von 0,1, was dem von Papier oder Heu entspricht. Der niedrige Wert resultiert daraus, daß *A. titanum* im Vergleich mit drei anderen Arten bei etwa gleicher Wanddicke und ähnlichem Wandbau wegen seiner Größe und seines Durchmessers den höchsten Hohlraumanteil besitzt. Der Appendix wird in erster Linie durch Turgeszenz aufrechterhalten.

6.1.6 Summary

Epidermis: In contrast to four species compared, which also belong to the genus *Amorphophallus* the eidermal cells of the axis of *A. titanum* have conical papillae in the area of the flowers. The cuticula, which is well developed otherwise, is poorly developed on the appendix. There is only a small number of stomata on the stem which occasionally are oriented diagonally to the longitudinal axis of the inflorescence. The epidermis of the appendix shows irregular cracks, which separate radial cell-walls but do not reach down to the subepidermal tissue.

Basic tissue: Parenchyma and aerenchyma are present in the appendix they are very clearly separated from each other. Its wall is 5 mm thick on average, almost 2 mm of which are occupied by the parenchyma. Whereas the other parts of the axis are filled with "normal" aerenchyma in the center, the appendix has a hollow space there, which is passed through by fine tissue threads. Each thread consists of a vascular bundle imbeded in parenchymatous cells which are thorn on the outside of the thread.

Supporting tissue: The inflorescence as well as the petiole exclusively contain collenchyma as supporting tissue. In the inflorescence it occurs in the peripheral region of the stem-basis and the flower-region but is missing in the appendix. In the stem-basis it is combined with vascular bundles whereas in flower-region it forms a broken peripheral ring as shown in cross- section.

Conducting tissue: The unicollateral closed vascular bundles have a xylem with relatively few elements, the wall-thickenings of which are only slightly lignified. The vascular bundles have a cap of amyloplast-containing parenchymatous cells above or by the side of the phloem. Whereas the vascular bundles in the base of the inflorescence are mainly oriented in an axial way, those of the flower area and in the appendix are often running radially.

Cell-contents: Epidermis and subepidermal cell-layer containing anthocyan are mainly responsible for the brown-red to purple colour of the appendix.

Despite the almost regular appearance of starch in the cap near the phloem it is irregularly spread out in various amounts. Altogether, at the time of fixation, the inflorescence (without the spathe) contained less starch than in four other species of *Amorphophallus* which also had bigger starch grains.

Idioblasts with calcium-oxalate in the form of raphide- bundles frequently occur in the inflorescence and in the leaf. On both sides of the phloem of the vascular bundles rows of elongated secretory cells occur regularly which attend the bundles in longitudinal direction. Isodiametric secretory cells and - in the basal part of the inflorescence - conducting elements of the xylem used as secretory ducts or secretory cavities are often found. With FeCl_3 -solution all these secretions show tannin-reaction.

Function: ENGLERS opinion about the appendix of the *Araceae* as part of the axis which became sterile and VOGELS opinion on the function of the appendix as "osmophore" will be discussed in general as well as in respect of *A. titanum*.

Developmental stage: The relatively low starch content may be interpreted as indication for an abnormal course of the last phase of development of the inflorescence. However the anatomic characteristics cannot be interpreted definitely as a sign of the appendix' early ageing.

Weight and stability: The appendix of *A. titanum* has a specific gravity of about 0,1, corresponding to the gravity of hay or paper. This low value results from the fact that, compared to three other species of *Amorphophallus* with similar thickness and construction of the wall, *A. titanum* has - due to its weight and diameter - the most voluminous hollow space. The distribution of the mechanical tissue in the different regions of the axis corresponds to the respective demands on stability, although supporting elements are relatively weakly developed and limited in number. The appendix itself is mainly kept upright on account of its turgescence.

6.1.7 Danksagung

Herr Prof. Dr. W. BARTHLOTT gab mir die Möglichkeit, die Untersuchung durchzuführen und hat sie mit Hinweisen und Anregungen unterstützt. Frau R. PRETSCHER half bei der Herstellung der Dauerpräparate und der Anfertigung der Fotos, Herr Dr. W. LOBIN durch seine freundliche Einführung in die Textverarbeitung am Computer. Frau R. SCHEFERHOFF aus der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. K. NAPP-ZINN / Köln zeichnete die Spaltöffnungen der Abb. 9. Allen genannten Damen und Herrn sei für ihre bereitwillige Unterstützung herzlich gedankt.

Literatur

- BECCARI, O. (1889): Fioritura dell' *Amorphophallus titanum*. Bull. R. Soc. Toscanaortic. 2 (4): 250-253; BOGNER, J. (1981): *Amorphophallus titanum* (Becc.) Becc. ex Arcangeli. Aroideana 4 (2): 43-53; BRDEMANN, G. & H. MEYER (1931/32): Über die Blattstiel Fasern von *Amorphophallus titanum* Becc. Faserforschung 9: 285-291.; BUTTERFASS, TH. (1987): The Transverse Orientation of Stomata. The Botanical Review 53: 415-441; CAMP, W. H. (1937): Notes on the physiology and morphology of *Amorphophallus titanum*. J. N. Y. Bot. Gard. 38: 181-185; CHEVALIER, A. (1931): Les *Amorphophallus* et leurs usages. Rev. Bot. Appl. et d'Agric. Trop. 11: 809-816; DAKKUS, P. (1924): *Amorphophallus titanum* Beccari. Gard. Chron. 76: 202-203; ENGLER, A. (1884): Beiträge zur Kenntnis der *Araceae*. V. 12 Über den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blütenmorphologie derselben. Bot. Jahrb. Syst. 5: 141-188 & 287-336; ENGLER, A. (1911): Das Pflanzenreich. IV 23 C (Heft 48). *Araceae-Lasioideae*. Leipzig; ENGLER, A. (1920): Das Pflanzenreich. Bd. 23 A (Heft 74). Pars generalis et Index familiae generalis. Leipzig; EVERETT, TH. (1937): The cultivation and development of *Amorphophallus titanum*. J. N. Y. Bot. Gard. 38: 181-185; HOOKER, J. D. (1881): *Amorphophallus titanum*. CURTIS' Bot. Mag. 3 (47): 7153-7155; ITTENBACH, S. & M. BOECKER (1997): Untersuchungen zur Anatomie der Infloreszenzachse afrikanischer *Amorphophallus*-Arten (Monocotyledonae, *Araceae*). Bot. Jahrb. Syst. in Druck; KOERNICKE, M. (1937): Über den Bonner *Amorphophallus titanum* Becc. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55 (8): 427-436; KOERNICKE, M. (1938): *Amorphophallus titanum* Becc. Rep. Spec. Nov. Regn. Veget. (Hrsg. F. FEDDE) 101 B, Beihefte. Berlin; NAPP-ZINN, K. & R. SCHEFERHOFF (1990): Anatomische Untersuchung der Spatha. In: BARTHLOTT, W. & LOBIN W.: *Amorphophallus titanum*. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 99; PIJL, L. VAN DER (1937): Biological and physiological observations on the inflorescence of *Amorphophallus*. Rec. Trav. Bot. Néer. 34: 157-167; REIJNVAAN, C. (1924): *Amorphophallus titanum* Becc.: De Tropische Natuur 13: 122-127; SCHULTE, H. (1969): Der Infloreszenzkolben von *Arum maculatum*. Ein Beitrag zur Histologie. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 82: 643-650; SOLEREDER, H. & F. J. MEYER (1933): Systematische Anatomie der Monokotylen, Heft III. Berlin; UHLARZ, H. (1986): Zum Problem des "blattlosen Sprosses": Morphologie und Anatomie der Infloreszenz von *Pinellia tripartita* (Blume) Schott (*Araceae*, Aroideae). Beitr. Biol. Pflanzen 61: 241-282; VOGEL, S. (1962): Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, Abhandl. math. nat. Kl.: 601-763; WINKLER, H. (1931): Einige Bemerkungen über Mangrove-Pflanzen und den *Amorphophallus titanum* im Hamburger Botanischen Garten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 49 (2): 87-102; WIT, H. C. D. de (o. J.): Knaurs Pflanzenreich in Farben, Bd. 2: Höhere Pflanzen II. Zürich.

6.2 Biomechanics of the appendix: mechanical importance of aerenchyma

ZYGMUNT HEJNOWICZ

The appendix, the sterile part of the spadix, seems to function in *Amorphophallus* as a giant osmophore (VOGEL 1962; GANDAWIJAJA et al. 1983; BOECKER, this volume). For an efficient osmophoric function a large outer surface, formed at a relatively low biological cost, is required. This requirement had to be fulfilled in evolution within the basic plan of the spadix axis, which is a cylinder of compact tissues filled with aerenchyma. Vascular bundles are dispersed throughout the cross-sectional surface, i.e. they occur both in the peripheral compact tissue and in the core aerenchyma. The large surface and the low biological cost of the appendix were achieved by: (i) enlarging the diameter of the cylinder, (ii) making the layer of compact tissue (parenchyma and epidermis) thinner, and (iii) limiting the aerenchyma to a layer lining the compact parenchyma. Thus, the appendix became a hollow, slightly tapered cylinder with a high ratio of diameter to wall thickness. It attained extreme dimensions in *A. titanum*, becoming a curious biomechanical structure - the object of the present study.

The construction of the appendix realizes the principle of location of material elements as far as possible from the axis (the hollow cylinder) to get the highest possible surface of the organ from a particular amount of the material. Enlarging the diameter, besides enlarging the surface, increases certain mechanical stabilities, namely those against bending and torsion. However, mechanical advantages gained by enlarging the diameter can only be utilized up to the point at which the appendix is endangered by local buckling (formation of a kink). The limitations due to local buckling and the role of the aerenchyma in protecting the appendix against buckling are the main topics of this study.

As is usual in biomechanics (FUNG 1981), a study in this field should contain: 1. morphological (anatomical) analysis to specify the configuration of the object; 2. determination of the mechanical properties of the tissues; 3. the governing equations and their solutions; 4. testing and exploring the solutions.

The morphological and anatomical data pertaining to the appendix of *A. titanum*, abbreviated to AX, are taken from the literature, mostly from the study of BOECKER (this volume). My own examination of sections from the spadix of *A. titanum*, fresh and fixed in ethanol, and from fresh appendices of other species have added to a better understanding of the subject. Since no data about the mechanical properties of the tissues in the AX were available, tensiometric measurements were done on the compact parenchyma and the aerenchyma of the AX.

6.2.1 Short description of the appendix of *A. titanum*

The AX is a huge, but very lightweight tapering columnar structure (BOECKER, this volume).

The tissue wall of the AX is of fairly uniform thickness (1.5 to 2 mm) and consist of compact parenchyma lining one-layered outer epidermis. Inside this is a layer of aerenchyma the thickness of which increases basipetally from 1 mm at top of the AX to 6 mm at the base. The compact parenchyma is composed of typical thin-walled, short parenchymatic cells with small intercellular spaces. Epidermal cells are similar to those of the parenchyma. The aerenchyma is composed of longitudinal (radial and tangential) and transverse diaphragms built of isodiametric, thin-walled, turgid cells. Small longitudinal bundles are embedded in the compact parenchyma, somewhat larger bundles occur in the aerenchyma. The bundles are not accompanied by any mechanically stronger tissue, in contrast to those in the peripheral part of the remainder of the spadix, which have strands composed of unlignified fibers. The mechanical stability of the AX is based solely on the turgid, thin-walled cells. Only the external wall of the epidermal cells is slightly thickened and richer in cellulose, as indicated by birefringence of sections. The surface covered by the epidermis is papillate - a feature associated with the glandular character of the peripheral part of the AX.

6.2.2 Moduli of elasticity

As already mentioned, in the AX there is no tissue which could function mechanically independently of turgor. The elastic property of a turgid tissue cannot be described by any constant value (known as Young's modulus in the case of solids or sclerenchymatous tissues). This is why the term *tissue composite modulus* is used in the case of a turgid tissue in contrast to Young's modulus of a typical solid (NIKLAS 1989). The tissue composite modulus depends especially on turgor pressure (NILSSON et al. 1958; NIKLAS 1989; NIKLAS & O'ROURKE 1987).

The tissue composite moduli have been measured for the compact, peripheral parenchyma and for the aerenchyma of the AX from a plant which flowered in the Botanical Garden in Leiden. A fragment of the AX was cut during the final stage of flowering, stored in wet filter paper and investigated the next day. The cells during measurements were fully turgid. The compact peripheral parenchyma was tested in both longitudinal and transverse-tangential directions under tensile stress. The aerenchyma lining the compact parenchyma was tested in the longitudinal direction under compressive stress. The measurements were performed by means of the tensiometer described elsewhere (HEJNOWICZ & SIEVERS 1995). The modulus for the compact parenchyma in the longitudinal direction amounted to $7.9 \cdot 10^6 \text{ N} \cdot \text{m}^{-2}$ (Abb. 1); the modulus in the transverse-tangential direction was similar, i.e. the parenchyma is isotropic. The modulus in the longitudinal direction for the aerenchyma amounted to $7.8 \cdot 10^5 \text{ N} \cdot \text{m}^{-2}$ (Abb. 2), i.e. it was 10 times lower than that of the compact parenchyma (all moduli were calculated per cross-sectional area through the tissue including air spaces). The modulus of the aerenchyma turned out to be extremely sensitive to turgor; even a weak reduction of the turgor strongly lowered the tissue composite modulus.

6.2.3 Some definitions

The term buckling is used in mechanics to denote instabilities caused by excessive compressive stresses (WAINWRIGHT 1976; NIKLAS 1992).

Local buckling is a defined deformation of tubular structures manifested by a kink in the wall. Such a deformation is irreversible and therefore catastrophic. It occurs long before critical compressive stresses (manifested by crushing) are reached. Two kinds of force can cause local buckling: axial compressive force acting along the structure (Abb. 3 A), and transverse force bringing about the bending moment in the structure (Abb. 3 D). The former causes a local buckling (Abb. 3 C) principally in an unbent structure, the latter causes buckling as a result of excessive bending. SPATZ et al. (1990) showed that a slender hollow stem under a bending moment is not only bent, but its cross-section is also deformed. Upon bending, the concave and convex walls of a hollow stem become displaced towards the neutral "plane", i.e. the circular cross-section changes to an elliptical one, with the long axis in the neutral plane (Abb. 3 D). Such a cross-sectional deformation lowers the longitudinal strain on the convex side; however, bringing the wall material closer to the neutral layer lowers its effectiveness in counteracting the bending moment. The deformation of a tube which starts with the ovaling of the cross-sectional shape, and eventually shows a concave side, is known as Brazier buckling (NIKLAS 1992).

There is a type of buckling in a columnar structure, known as Euler buckling, which manifests itself as a sudden change from a straight to a bent state and occurs when an axial compressive force that is centrally applied to one end surpasses a critical value (Abb. 3 B). It should be pointed that in Euler buckling the bending is brought about (suddenly) by the compressive force though initially the force exerts zero bending moment on the column. Euler buckling is reversible; the structure recovers from bending when the force decreases below the critical value. This type of buckling occurs in a column which supports a weight significantly larger than the weight of the column itself; thus Euler buckling is not relevant to the AX.

In the case of the AX in its normal vertical position, the axial forces are mainly its own weight and the dynamic force imposed by rain. The bending moment is mainly imposed by wind.

6.2.4 Local buckling due to axial force

The critical stress, $\sigma_{cr,l}$, for local buckling caused by an axial force, in the case of a hollow cylinder composed of uniform material is approximated by

$$\sigma_{cr,l} = \frac{j \cdot E \cdot t}{D} \quad (1)$$

(WAINWRIGHT et al., 1976), where: E = modulus of elasticity (tissue composite modulus in the case of the AX), t = thickness of the wall (Abb. 3), j = experimental factor, $0.5 < j < 0.8$, D = outer diameter.

As mentioned, there are two components in the AX wall. The large difference in the moduli for the compact parenchyma and the aerenchyma makes it clear that it is the former which mainly transmits the longitudinal compressive and tensile stresses in the AX wall. The aerenchyma is much less effective in this respect. It is difficult to derive an analytical expression for local buckling in a case such as the AX, when the wall of a hollow cylinder is composed of two materials. Thus, we can only use Eq. (1) for the compact tissue alone to check whether this tissue provides enough stability to counteract the local buckling. If we put into Eq.(1) $E = 7.9 \cdot 10^6 \text{ N}\cdot\text{m}^{-2}$, $t = 1.9 \text{ mm}$ and $D = 150 \text{ mm}$ we obtain for the critical stress, $\sigma_{cr,l}$, a value of 5 to $8 \cdot 10^4 \text{ N}\cdot\text{m}^{-2}$.

Let us now consider what is the value of the compressive stress that the AX wall may experience at its base. The weight of the AX amounts to $0.98 \text{ kg} \approx 10 \text{ N}$. In a composite structure like that of the AX (compact parenchyma and aerenchyma) the normal stresses are transmitted through the components in proportion to the products of their fractional cross-sectional area and moduli of elasticity. The fractions are approx. 0.23 for the compact parenchyma with $E = 4 \cdot 10^6 \text{ N}\cdot\text{m}^{-2}$ and 0.77 for the aerenchyma with E 10 times lower. This means that

77% of the compressive force acting in the AX is transmitted through the compact peripheral parenchyma. The cross-sectional area of this tissue is $94 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2$ at the basis of the AX. The compressive stress due to the weight of the AX is thus approx. 10^4 Nm^{-2} ($0.77 \cdot 10 \text{ N} ; 94 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2$). Assuming that the dynamic longitudinal force imposed on the AX by rain may be 0.02 N (the weight of 2 g) per 1 cm^2 of the surface, the axial compressive stress within the compact tissue of the AX may amount to $6 \cdot 10^4 \text{ N m}^{-2}$. We have not considered as yet the compressive stress which may occur in the AX due to bending occurring in a weak wind, so in reality the compressive stress which may occur in the AX at its base may be even larger than the indicated value. However, the value due to axial forces is already in the range of the critical stress, $\sigma_{cr,1}$. This indicates that if the peripheral compact parenchyma alone were effective in protecting against local buckling, the AX would be unstable. The compact peripheral parenchyma does not suffice to provide enough strength for the AX. Consequently, we must infer that the layer of aerenchyma cooperates with the compact parenchyma in stabilizing the AX against local buckling. This inference is in agreement with the basipetal increase of aerenchyma thickness in the AX; if the aerenchyma plays a mechanical role in the AX its thickness should increase basipetally as axial load increases in this direction.

6.2.5 Stresses and local buckling due to bending moment

Let us consider now the compressive stresses which may appear in the AX when a bending moment is applied. The moment results from the action of a transverse force. The deformation caused by such a force is bending. It is described by curvature, $1/R = \frac{M}{E \cdot I}$

$$\frac{1}{R} = \frac{M}{E \cdot I} \quad (2)$$

where: R = radius of curvature, M = bending moment, I = the second moment of inertia of the cross-sectional area about the axis y in the neutral layer and perpendicular to the longitudinal axis (Abb. 4a). The value of I for a structure depends solely on its cross-sectional geometry;

$$I = \int x^2 dA \quad (3)$$

where dA is an element of the cross-sectional area A at x . For the cross section in the form of a circular ring with outer and inner radii r_o and r_i , respectively, the accurate value of I is: $I = \frac{\pi(r_o^4 - r_i^4)}{4}$

$$(4)$$

When the thickness, t , is small in comparison to r_o , i.e.,

$t = r_o - r_i \ll r_o$, there is no great loss of accuracy if Eq. 4 is written in a simpler form:

$$I = \frac{\pi D^3 \cdot t}{8} \quad (5)$$

$$8$$

where D is the mean diameter, $D = 2 \cdot r_o - t$ (Abb. 4b). The area, A , of a thin-walled tube is approximately, $A = \pi \cdot D \cdot t$ so that

$$I = \frac{A \cdot D^2}{8} \quad (6)$$

(the last equation shows that for a series of tubes of equal area and hence equal weight, the second moment of inertia increases as D^2).

Maximal compressive stress, $\sigma_{\max}$, caused by bending occurs at the periphery of the AX and is given by:

$$\sigma_{\max} = \frac{E \cdot r_o}{R} \approx \frac{E}{2 \cdot R} \quad (7)$$

which combined with Eq. (3) and (6) gives

$$\sigma_{\max} = \frac{D^2 \cdot M}{2 \cdot I} = \frac{4 \cdot M}{A \cdot D} \quad (8).$$

It is easy to calculate that even a very weak moment will result in a relatively high (in comparison to the previously estimated value of $\sigma_{\text{crit},1}$) compressive stress on the concave side, e.g., 1 N·m gives a stress of approx. $30 \cdot 10^3$ N·m⁻². When this is added to the stress caused by the axial forces, our argument that the compact peripheral parenchyma does not suffice to stabilize the AX becomes very strong.

It is seen from Eq. (8) that for a particular bending moment, M , and an area, A , the maximal stress decreases with the diameter of the tube. Thus, enlargement of diameter stabilizes the tube against bending. However, as already indicated, such a stabilization can be utilized only up to the point when the bent tube buckles. With regard to the AX, we can consider the enlargement of D as an increment of resistance to bending, but the stronger the wind the smaller the diameter of the AX must be to avoid buckling.

A reasonable formula for critical bending moment, in the case of hollow stems with primary tissues only, is given by NIKLAS (1992):

$$M_{\text{cr}} = 1.035 \cdot E \cdot t^2 \cdot r_o \quad (9).$$

Applying this formula to the AX and considering only the compact peripheral parenchyma, i.e. $t = 1.9$ mm, we obtain for the critical bending moment approx. 1 N·m. Such a value will be obtained at the base of the AX if a transverse force equal to the weight of approx. 0.2 kg is applied to the center of gravity of the AX. Surely, this is not a high value, and even a weak wind may cause a higher bending moment. Thus, the assumption that only the compact parenchyma stabilizes the AX leads to a value of critical bending moment which is too low to render the assumption realistic. No doubt a higher critical bending must characterize the AX and this is possible only if the aerenchyma participates in reinforcing the AX against the local buckling caused by bending.

Equation (9) shows that the wall thickness of a tubular organ is very influential in terms of the critical bending moment; t is quadratic. It is reasonable

to think that the aerenchyma is effective in increasing M_{cr} by adding just to t . In this respect consideration of the wall of the AX as a composite material may be illuminating. If we apply the Voigt model (NIKLAS 1992) to the estimation of the modulus of the composite material, E_{com} , we have

$$E_{com} = E_{par} \cdot k_p + E_{aer} \cdot k_a \quad (10)$$

where E_{par} and E_{aer} are the moduli of the parenchyma and the aerenchyma respectively, and k_p and k_a are the cross-sectional area fractions of the parenchyma and the aerenchyma; $k_p = 1/4$,

$k_a = 3/4$. We thus obtain $E_{com} = 2.6 \cdot 10^6 \text{ N} \cdot \text{m}^{-2}$.

Introducing this value into Eq. (9) together with $t = 8 \text{ mm}$, which is the thickness of the wall (compact parenchyma and aerenchyma) at the base of the AX, we obtain a critical bending moment of $12.9 \text{ N} \cdot \text{m}$, i.e., one order higher than the critical bending moment for the compact parenchyma only. Probably, Eq. (9) does not apply strictly for a tube made of a composite material; nevertheless, it indicates how the aerenchyma may stabilize the AX against local buckling on bending. Even $12.5 \text{ N} \cdot \text{m}$ is a rather low critical bending moment in the case of such a big structure as the AX which has a cross-sectional axial area of 0.12 m^2 (as the area perpendicular to the wind). Consequently, the AX cannot function in an environment where it would be in danger of a stronger wind. Indeed, the ecological conditions in which *A. titatum* grows - at ground level in sunlit areas of the jungle (WINKLER 1931) - exclude strong wind. It should also be taken into account that the AX is supported by the spathe tightly adhering to the lower half of the AX before anthesis (WINKLER 1931), and only slightly opened during anthesis. The direct action of wind and bending of the AX are thus limited by the spathe. Nevertheless, a weak wind could affect the biomechanical evolution of the AX.

As already indicated (Abb. 3 D), the bending moment imposed on a hollow cylinder leads to the cross-sectional ovaling which decreases the stiffness of the cylinder and leads eventually to local buckling of its wall on the concave side. The ovaling indicates involvement of transverse stresses, so the modulus of elasticity for the stress in the transverse direction becomes important (SPECK et al. 1990). The deformation of the cross-section from a circle to an ellipse intensifies as the ratio of the moduli of elasticity in the longitudinal and transverse directions, E_{long}/E_{trans} increases. Plant stems are typically characterized by $E_{long} \gg E_{trans}$, which is logical because the cells in tissues fulfilling the main mechanical function are elongated axially. In the AX, the cells of the compact parenchyma, as well as those of the aerenchyma, are isodiametric (the expansion of cells during AX development proceeds in both longitudinal and transverse directions). We would therefore expect the moduli in the longitudinal and transverse-tangential directions to be similar. Indeed, this expectation is supported by the measurements of moduli in the two directions for

the AX. Thus, though the moduli in the AX are probably much lower than in a typical plant stem which possesses collenchyma or fibers, the deformation of the circular cross-section to an ellipse by the bending moment may be low in the AX.

6.2.6 Need for the appendix to be vertical

Another source of bending moment in a hollow cylinder stem may be the gravity force when the stem deviates from the vertical. Because the AX is a long structure the bending moment originating in this way may attain a destructive value. To avoid this the AX should be strictly vertical. The following facts should be emphasized in this connection. In the lower (fertile) part of the spadix and in the stem beneath it there are numerous vascular bundles embedded in the outer parenchyma and in the diaphragms of the aerenchyma. Each vertical bundle has on its centrifugal side a strand of parenchymatic cells containing amyloplasts (BOECKER, this volume). These amyloplasts are sedimentable, as indicated by their position in fixed material (Abb. 5), and proved experimentally for *A. rivieri*. Thus, we may assume that the amyloplast function as statoliths, and the strands of amyloplasts-containing cells accompanying vertical bundles represent the statenchyma. An interesting fact is that amyloplasts in the statenchyma are maintained while amyloplasts in other parenchymatic cells are mobilized and disappear on anthesis (BUCHEN, this volume). Presumably, the cells (strands) containing the statoliths (statocytes, statenchyma) are involved in the control of the vertical orientation of the spadix.

The mature AX itself is devoid of statenchyma except in the basal region just above the male flowers. The AX is probably unable to react gravitropically by itself when its orientation is changed. However, it may undergo a correcting orientational movement due to the gravitropic response of the stem beneath.

6.2.7 Need for turgor pressure for stability of the appendix

In every plant tissue composed of turgid cells the tissue composite moduli fall when the turgor pressure is lowered (NILSSON 1958; NIKLAS 1988). Probably the most drastic dependence of stiffness on turgor occurs in the case of the diaphragm aerenchyma. Without full turgor, the aerenchyma becomes flacid, because the thin diaphragms buckle easily under compressive stress. This drastically sharpens the dependence of the stability of the AX on turgor. After anthesis the AX collapses under its own weight, probably due to lowering of turgor in the senescing cells. This collapsing is a favourable biological event freeing the spadix from the AX which is no longer needed. A biomechanically

elaborated analogy is provided by leaves of chive which buckle when the tissue dehydrates (NIKLAS & O'ROURKE 1987).

6.2.8 The functional significance of aerenchyma

According to classical concepts, aerenchyma in plants is considered to be that part of the aerating system which functions in transport or as a reservoir of oxygen. Indeed, aerenchyma is a striking characteristic of plants of wet habitats where availability of oxygen in submersed organs is limited. WILLIAMS & BARBER (1961) presented difficulties regarding this concept. The big air-chambers in such plants are separated by systems of small pores which are rate-limiting for diffusion, so that the air chambers characteristic of the aerenchyma are unnecessarily large. A small increase in pore size would be vastly more effective in raising transport efficiency than a large increase in chamber size. The reservoir concept also poses difficulties in connection with: (i) the common occurrence of aerenchyma in aerial leaves, and (ii) ability of most plant tissues to survive a modest period of anaerobiosis without harm. WILLIAMS & BARBER (1961) proposed that the primary function of aerenchyma was the provision of mechanical strength in anchoring organs of the submerged system. The aerenchyma is the main tissue in these organs which, although compressible, can easily penetrate mud. Thanks to a low proportion of cell volume to the organ volume, the oxygen requirement in the voluminous anchoring organs is considerably reduced. WILLIAMS & BARBER (1961) pointed to the honeycomb properties of the aerenchyma, providing strength with little bulk. However, they did not consider the significance of these properties with reference to the ability of free-standing organs to resist buckling.

The multipurpose character of aerenchyma, including support, was inherent in many descriptions of this tissue, including the first comprehensive study of diaphragms in aquatic monocotyledons by DUVAL-JOUVE (1873); however, the transport and storage of oxygen were always emphasized as its main functions. KAUL (1971, 1972), in the most-detailed modern anatomical studies of aerenchyma, valued as "most cogent" the view of WILLIAMS & BARBER (1961) that the main function of aerenchyma composed of diaphragms is mechanical stabilization; however he did not develop this concept further. As far as the author is aware, the mechanical importance of the diaphragm aerenchyma has not yet been proven by biomechanical methods. The AX has provided a unique opportunity for proof of the mechanical importance of the aerenchyma, because the ratio of the diameter to the thickness of the compact tissue in the AX wall approaches the critical value with respect to local buckling. Failing to consider the aerenchyma when calculating the critical parameters for the AX clearly leads to unrealistic values, indicating that the aerenchyma must be taken into account.

Engineering studies on the elastic buckling of a cylindrical shell with a compliant core have shown that a foam core stabilizes local buckling of the shell due to axial load or bending moment (KARAM & GIBSON 1994).

Not every aerenchyma tissue shares the honeycomb properties; this is true in the case of aerenchyma composed of diaphragms, but only when the cells are in full turgor. Until now the diaphragm-type of aerenchyma has not been clearly delineated as a type of tissue distinct from other tissues with large air-spaces (stellate or spongy aerenchyma). However, in view of the honeycomb properties, the diaphragm aerenchyma should be distinguished as *asui generis* tissue.

The diaphragm aerenchyma lining the wall of a hollow cylinder, or filling it, appears to be the lightest element of the mechanical system involved in stability against local buckling. It can, however, function mechanically only when the cells are in full turgor, otherwise the diaphragms buckle under a very weak stress and cannot transmit stress. Thus, the strategy to use aerenchyma as a mechanical element to stabilize an organ against local buckling can be effective only in plants which always have enough water. This is proposed as the main point in the explanation at why diaphragm aerenchyma tissue is a striking characteristic of plants of wet habitats (aquatic, marsh). However, because in such habitats there is, or may be, an inadequate supply of oxygen to the submerged or underground organs, the same observation gave rise to hypotheses that the aerenchyma function primarily in air transport and as an air reservoir.

In the case of the AX, the primary function of the aerenchyma is to provide resistance to local buckling, as indicated by this study. To determine whether this is true with respect to stems and leaves of plants containing the diaphragm aerenchyma in general needs further studies. SPATZ et al. (1993) described a device to measure the relationship between curvature and bending moments in tubular stems. This device, if used to investigate stems or tubular leaves with diaphragm aerenchyma, before and after mechanical removal of the aerenchyma, may allow proof of the hypothesis presented here.

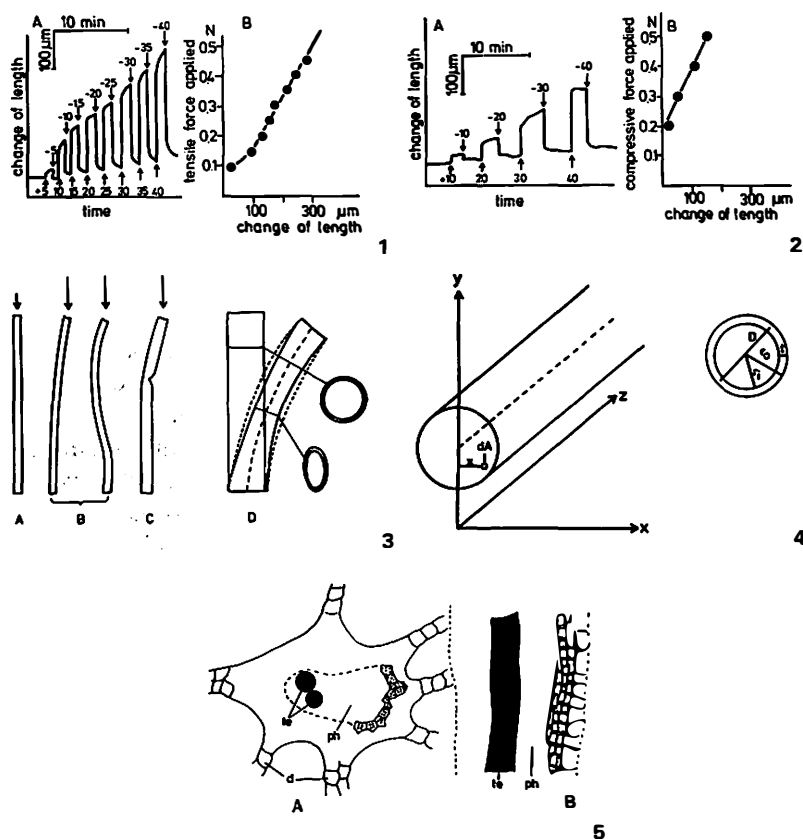


Abb. 1-5: **Abb. 1**, A representative tensiogram for a strip of the compact, peripheral parenchyma (18 mm long, 4.0 mm² cross-sectional area) from the appendix of *A. titanum* under tensile stress. **A**, a series of cycles with increasing load. Arrows indicate instants of load changing, with the values indicated (in grams, 1 g $\approx 10^{-2}$ N). Initial load 1 g. **B**, plot of the extension against the tensile force applied. **Abb. 2**, A representative tensiogram for a block of the aerenchyma of *A. titanum* (10 mm long, 30 mm² cross-sectional area) under compressive stress. **A**, a series of cycles with increasing compressive load. Arrows indicate instants of load changing, with values indicated (in grams, 1 g $\approx 10^{-2}$ N). Initial load 10 g. **B**, plot of shrinkage against the compressive force applied. **Abb. 3**, Schemata pertaining to buckling. **A**, a cylinder under compression below a critical value for Euler buckling (the upward-pointing arrow representing the compressive forces acting on the lower end of the cylinder is not shown); **B**, initial curvature when the critical value for Euler buckling is surpassed; **C**, local buckling; **D**, deformation of the circular cross-section accompanying the bending of a hollow cylinder. The length of the compressed wall on the concave side is shorter than initially in an unbent state but is longer than it would be without the deformation of the cross-section. **Abb. 4**, Schemata pertaining to calculation of the second moments of inertia of cross sectional areas for circular cylinders. dA, area element; D, diameter; r_o and r_i, external and internal radii. **Abb. 5**, Schematic representation of the statenchyma containing amyloplasts, indicated by dots, in the lower portion of the spadix. **A**, transverse cross-sectional view; **B**, longitudinal view; d, diaphragms; ph, phloem; te, tracheary elements.

6.2.9 Summary

The mechanical behavior of the appendix in the spadix of *Amorphophallus titanum* (AX) has been studied with regard to axial forces arising from its own weight and rain-imposed dynamical load, and bending moments due to the wind. There are two layers in the tissue wall of the AX: the compact peripheral parenchyma and the aerenchyma composed of longitudinal and transverse diaphragms. The tissue composite moduli for the two layers were determined. A simple calculation shows that, due to a very high ratio of the AX diameter (D) to the thickness (t) of the compact parenchyma, the parenchyma alone does not suffice to provide enough strength to counteract local buckling. However, when the aerenchyma is taken into consideration the necessary strength is obtained. Thus the extreme D/t ratio of the AX has made possible a quantitative proof that the diaphragm aerenchyma in a hollow cylinder fulfills a mechanical function; it is this tissue which stiffens the cylinder against local buckling. Since the tissue composite modulus of the aerenchyma depends strongly on turgor, the evolutionary strategy to use this tissue as a mechanical element to stabilize an organ against buckling could be effective only in plants that always have a ready access to water. This may be the main reason that aerenchyma tissue is a striking characteristic of plants of wet habitats. The AX is not adapted to bending moments; therefore, it must be kept strictly vertical. In this connection the occurrence of statenchyma in the spadix beneath the AX is noteworthy.

Literature

- DUVAL-JOUE, J. (1873): Diaphragmes vasculifères des Monocotyledones aquatiques. Mem. Acad. Sci. Lett. Montpellier 8: 157-176; FUNG, Y.C. (1981): Biomechanics. Springer-Verlag, New York, 424 pp; GANDAWIJAJA, D., IDRIS, R., NSUTION, R., NYMAN, L.P. & J. ARDITTI (1983): *Amorphophallus titanum* Becc.: A historical review and some recent observations. Ann. Bot. 51: 269-278; HEJNOWICZ, Z. & A. SIEVERS (1995): Tissue stresses in organs of herbaceous plants. IV. Elastic properties of the tissues of sunflower hypocotyl and calculation of tissue stresses. J. Exp. Bot. (in press). KARAM, G.N. & J. GIBSON (1994): Biomimicking of plant stems. In: Plant biomechanics, 97-98, Montpellier, France. KAUL, R.B. (1971): Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. Amer. J. Bot. 58: 808-816; KAUL, R.B. (1972): Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. Amer. J. Bot. 59: 270-278; NIKLAS, K.J. (1988): Dependency of the tensile modulus on transverse dimensions, water potential, and cell number of pith parenchyma. Amer. J. Bot. 75: 1286-1292. NIKLAS, K.J. (1989): Mechanical behavior of plant tissues as inferred from the theory of pressurized cellular solids. Amer. J. Bot. 76: 929-937; NIKLAS, K.J. (1992): Plant biomechanics an engineering approach to plant form and function. The Univ. Chicago Press, Chicago and London, 607 pp; NIKLAS, K.J. & T.D. O'ROURKE (1987): Flexural rigidity of chive and its response to water potential. Amer. J. Bot. 74: 1033-1044; NILSSON, S.B., HERTZ, S.H. & S. FALK (1958): On the relation between turgor pressure and tissue rigidity. II. Theoretical calculations on model systems. Physiol. Plant. (Copenhagen) 11: 818-837; SPECK, TH., SPATZ, H.CHR. & D. VOGELLEHNER (1990): Contributions to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind-forces. Botanica Acta 103: 111-122; SPATZ, H.CHR., SPECK, T. & D. VOGELLEHNER (1990): Contributions to the

biomechanics of plants. II. Stability against local buckling in hollow plant stems. *Botanica Acta* **103**: 123-130; SPATZ, H. CHR., BOOMGAARDEN, CH. & TH. SPECK (1993): Contribution to the biomechanics of plants. III. Experimental and theoretical studies of local buckling. *Botanical Acta* **106**: 254-264; VOGEL, S. (1962): Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. *Akad. Wiss. u. Lit. Mainz. Abhandl. math. nat. Kl.*: 601-763; WAINWRIGHT, S.A., BIGGS, W.D., CURREY, J.D. & J.M. GOSLINE (1976): *Mechanical design in organisms*. Arnold, London: 4223 pp; WILLIAMS, W.T. & D.A. BARBER (1961): The functional significance of aerenchyma in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **15**: 132-144; WINKLER, H. (1931): Einige Bemerkungen über Mangrove-Pflanzen und den *Amorphophallus titanum* im Hamburger Botanischen Garten. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **49**: 87-102.

6.3 Anatomische Untersuchung der Spatha

KLAUS NAPP-ZINN UND ROSEMARIE SCHEFERHOFF

Über die Spatha von *Amorphophallus titanum* scheint in anatomischer Hinsicht noch nichts bekannt zu sein. Sie teilt damit offenbar das Schicksal vieler Hochblätter im allgemeinen und das der Spathae der meisten Araceen im besonderen: Die zahllosen Studien zur Systematischen Pflanzenanatomie konzentrierten sich seit den Anfängen dieser Forschungsrichtung auf die Laubblätter und ließen die Hypsophylle in der Regel außer Betracht. Im Falle der Araceen galt das selbst für solche Spathae, die als korollinische Hochblätter nicht nur potentielle Bestäuber anlocken, sondern auch die Aufmerksamkeit der Blütenökologen seit langem hätten auf sich lenken sollen. Umgekehrt scheinen letztere diese Organe gewöhnlich eher den Morphologen und Anatomen "überlassen" zu haben mit dem Erfolg, daß praktisch niemand von ihrem Bau gründlicher Notiz genommen hat. Eine Ausnahme macht KNOLL (1913: *Arum*). Einen Überblick über einen großen Teil der wenigen weiteren Mitteilungen zur Anatomie von Araceen-Spathae haben wir bereits bei früherer Gelegenheit gegeben (NAPP-ZINN 1974). Der damaligen Aufzählung sind Hinweise auf die Dissertation von FRICKE [1926: *Anthurium grusonii* und *Spathicarpa sagittifolia* Schott), die unveröffentlichte Staatsexamensarbeit von FREITAG (1983: 3 *Anthurium*-Arten, *Aglaonema pictum* (Roxb.) Kunth und *Caladium bicolor* (Ait.) Vent.] sowie eine Studie von WEIDNER und NAPP-ZINN (1985) über das nachträgliche Ergrünen der Spatha von *Spathiphyllum wallisii* Regel anzufügen. Ebenso wenig wie bei *Amorphophallus titanum* scheint man bis jetzt bei irgendeiner anderen *Amorphophallus*-Art die Spatha anatomisch untersucht zu haben.

Nur wenig besser steht es um die Anatomie der Laubblätter dieser Gattung. Die ältere Literatur haben DALITZSCH (1886) sowie SOLEREDER und MEYER (1928) großenteils referiert. Die wichtigsten bisherigen blattanatomischen Untersuchungen an *Amorphophallus*-Arten scheinen diejenigen von DALITZSCH (1886) bei *A. rivieri* und *A. bulbifer*, L. MÜLLER (1919) bei *A. rivieri*, SOLEREDER und MEYER (1928) bei *A. variabilis*, BREDEMANN und H. MEYER (1932) bei *A. titanum*, MASHIMA (1965) bei *A. rivieri* sowie PANT und KIDWAI

(1966) *A. "companulatus"* (richtig: *A. campanulatus*) zu sein. Bei der einzigen dieser Arbeiten, die sich auf *A. titanum* bezieht (BREDEMANN & MEYER 1932), handelt es sich um die Leit- und Festigungsgewebe des Blattstiels. Bei allen übrigen stehen die Epidermis und ihre Sonderbildungen, d.h. die Cuticula und vor allem die Spaltöffnungsapparate, im Vordergrund (bei MÜLLER speziell die Wasserspalten an den Fiederspitzen); auf Elemente des Chlorenchyms, zum Teil auch des übrigen Mesophylls, gehen DALITZSCH (1886), SOLEREDER & MEYER (1928) sowie PANT & KIDWAI (1966) ein. Auf die Beobachtungen dieser Autoren werden wir, soweit erforderlich, in der Diskussion zurückkommen.

Die Struktur der - laut GANDAWIJAJA et al. (1983: Fig. 3) immerhin auch bis etwa 60 cm langen - Niederblätter von *A. titanum* oder auch derjenigen anderer *Amorphophallus*-Arten scheint wiederum noch gänzlich unerforscht.

Angesichts dieser Umstände nahmen wir gerne die Gelegenheit wahr, Material desjenigen Exemplars von *A. titanum* zu bearbeiten, das im April 1987 im Bonner Botanischen Garten zur Blüte gelangt war.

Von der Spatha wurden kurz nach der Anthese ein etwa 5 cm breiter Längsstreifen (von der Insertionsstelle bis zum distalen Rand) in Formalin-Eisessig-Äthanol (FAA) und submedianen Ausschnitte in unterschiedlichen Abständen von der Insertionsstelle (meist von 10 zu 10 cm) in 70prozentigem Äthanol fixiert. Zu Vergleichszwecken wurden auch Proben eines Laubblattes (von einem vegetativen Trieb), eines Niederblattes und des Spadix konserviert, ferner männliche und weibliche Blüten. Handschnitte wurden unter Verwendung eines Zeiss-Zeichenspiegels gezeichnet. Wie üblich wurde Lignin mittels Phloroglucin/HCl und Stärke mittels Jod-Kaliumjodid-Lösung nachgewiesen. Angaben über die Anzahl der Epidermiszellen und der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit sowie über die hieraus resultierenden Stomata-Indices basieren gewöhnlich auf der Auswertung von 0,4 mm² der Epidermis an der betreffenden Stelle.

6.3.1 Die Struktur der Spatha

A. Morphologische Vorbemerkung

In unserem Falle war die Spatha 65 cm lang, mit dieser Länge steht sie im „unteren“ Teil des von GANDAWIJAJA et al. (1983: Tab. 2) angedeuteten Variationsbereiches. Nur eine der dort erwähnten Spathae (46 cm) war kürzer. Die zwölf anderen, für welche Längenangaben vorliegen, maßen bis zu 127 cm.

B. Anatomischer Überblick

In diesem Abschnitt stellen wir zunächst diejenigen anatomischen Befunde zusammen, die für die Spatha im ganzen gelten. Die Unterschiede zwischen proximalem und distalen Spathaabschnitt werden in den beiden nachfolgenden Abschnitten dargelegt.

Die Epidermiszellen beider Abschnitte weisen annähernd gerade bis schwach gebuchtete antikline Wände auf. Sie sind - selbst über Leitbündeln - nicht in so deutlichen Längsreihen angeordnet, wie man sie bei im wesentlichen basiplasten Monocotylen-Blättern erwarten sollte. Das dürfte zum einen mit der Netznervatur zusammenhängen, zum anderen aber auch damit, daß noch in der Endphase des mitotischen Dilatationswachstums neue antikline Zellwände in der Längsrichtung des Organs "eingezogen" werden; vielfach kann man deshalb - zumal im distalen Teil der Spatha - ganze Reihen von Epidermiszellen erkennen, die quer zur Längsrichtung verlaufen (Abb. 1,2 I). Auch die lange Achse der meisten Epidermiszellen steht senkrecht zur Medianebene der Spatha, was darauf schließen läßt, daß im Endabschnitt der Dilatation, die schließlich zu einer wenigstens unvollständigen Entfaltung der Spatha führt, auch die Streckung der Epidermiszellen vorzugsweise in der Querrichtung erfolgt. - Viele Epidermiszellen, besonders an der Unterseite, enthalten kleine würfel- oder quaderförmige Kristalle (Abb. 2 I). - Nach Interzellularen zwischen gewöhnlichen Epidermiszellen (vgl. KNOLL 1923 und NAPP-ZINN 1973: S. 318 f.) haben wir vergeblich gesucht.

Die oberseitige Cuticula erscheint glatt, wogegen die unterseitige auffällig gerieft ist. Die Riefen verlaufen teils in der Längsrichtung der Spatha und teils in der Hauptstreckungsrichtung der Epidermiszellen; die Riefen auf Nebenzellen laufen oft auf die Schließzellen zu, oft verlaufen sie hier auch schräg, sozusagen entsprechend der Diagonale in einem Parallelogramm, das sich aus den zuvor erwähnten Richtungen ergibt, von scheinbaren Unregelmäßigkeiten einmal abgesehen (Abb. 2 II).

Die ganze Spatha kann man als praktisch hypostomatisch bezeichnen. Einzelne Spaltöffnungen kommen aber auch in allen Bereichen der Oberseite vor (Tab. 1), und zwar immer in Verbindung mit einer subepidermalen Zelle, welche eine Calciumoxalat-Druse enthält (Abb. 3), aber bei weitem nicht jede oberseitige subepidermale Drusenzelle ist mit einem Stoma assoziiert. Möglicherweise handelt es sich bei diesen oberseitigen Spaltöffnungen um stomatäre Hydathoden oder um Duftspalten (vgl. KNOLL 1923).

Abstand von der Insertionsstelle (cm)	Vorkommen oberseitiger Stomatazellen	unterseitige Stomata	Länge d.Schließzellen (μm ; n=10)	ungefähre Zahl d.Chloroplasten pro Schließzellenpaar
distaler Rand		43,9	0,0002	37
60	1 pro 9 mm ²	51,3		36
40	2 pro 8 mm ²		0,03	
30	3 pro 21 mm ²			34
20	2 pro 2,5 mm ²	47,8	0,0002	
10	1 pro 5 mm ²		0,0009	
4	1 pro 4 mm ²	41,6		36
0,5 ("basal")	3 pro 12 mm ²			

Tab. 1: Spaltöffnungen der Spatha von *A. titanum*: Vorkommen, Länge der Schließzellen, Anzahl der Chloroplasten. P-Werte nach PÄTAU (1943)

Die Dichte der Spaltöffnungen kommt erst in den beiden nachfolgenden Abschnitten zur Sprache, da die beiden Blatteile in dieser Hinsicht auffällig differieren.

Dagegen lassen die Längenunterschiede der Schließzellen keine Beziehung zur Gliederung der Spatha in zwei Hauptteile erkennen. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die an vier Stellen der Spatha ermittelte durchschnittliche Größe der unterseitigen Schließzellen von der Basis bis etwa 60 cm distal der Insertionsstelle zunimmt, um schließlich am äußersten Rand wieder auf ähnliche Werte wie an der Basis zurückzufallen. Die maßgeblichen Differenzen sind mit P-Werten $<0,0027$ gut gesichert (Tab. 1). Solche Unterschiede legen den Gedanken an unterschiedliche Posoploidiestufen nahe; die Anzahl der Chloroplasten pro Schließzelle (ohnehin infolge Überlagerung von Plastiden oft nicht mit absoluter Sicherheit festzustellen) liegt aber durchweg bei etwa 18 und bietet somit keine Stütze für eine solche Vermutung. - An der Oberseite waren die Stomata zu wenig zahlreich, als daß entsprechende Ermittlungen sich gelohnt hätten.

Die Spalten stehen überwiegend in der Längsrichtung des Organs (Abb. 4 I rechts, III rechts, V links, VI), außergewöhnlich häufig aber auch schräg und vereinzelt quer (Abb. 4 I-V). Die Schließzellenpaare werden in der Regel von vier Zellen umgeben. Zwei davon stellen laterale Nebenzellen dar; bei den zwei anderen bleibe dahingestellt, ob es sich um polare Neben- oder Nachbarzellen handelt. Mithin sind die meisten Spaltöffnungsapparate dem tetra- oder dem pseudoparazytischen Typ, d.h. dem Commelinaceen- oder dem Gramineentyp, zuzurechnen (Abb. 4 I rechts, III rechts). Besonders bei den spärlichen oberseitigen Stomata begegnet man vielen Abweichungen von der Vierzahl der umgebenden Zellen. Meistens treten dann an einem oder beiden Polen anstelle einer einzigen Neben- oder Nachbarzelle deren zwei in Erscheinung; ihre Berührungsfläche fällt oft nahezu in die Verlängerung derjenigen der beiden Schließzellen (Abb. 3 IV). Auch laterale Neben- oder Nachbarzellen werden

nicht selten durch eine später eingezogene Wand aufgespalten, welche parallel (Abb. 4 II-IV, VI) oder senkrecht zur peripheren antiklinen Wand der benachbarten Schließzelle stehen kann. In komplizierteren Fällen teilen sich die das Schließzellenpaar umgebenden Zellen mehrmals und in höchst unregelmäßiger Weise auf. Ein Hinweis auf Abb. 4 V mag umständliche Beschreibungen ersparen.

Viele große Lakunen, die durch oft nur einzellschichtige Septen voneinander getrennt sind, durchsetzen das Mesophyll der Spatha wie Gasblasen einen Schaum (Abb. 5), d.h. sie reihen sich nicht wie die durch Diaphragmen getrennten Glieder eines längeren Interzellularganges aneinander. Einem typischen Palisadengewebe sind wir nicht begegnet, vielmehr trägt der größte Teil des Mesophylls den Charakter eines Schwammparenchyms, dessen im Querschnitt überwiegend elliptische Zellen - hierin ähnlich den Epidermiszellen - vielfach quer zur Längsrichtung des Organs gestreckt sind. - Das Mesophyll weist Calciumoxalat-Idioblasten in ansehnlicher Zahl auf; die größeren unter ihnen enthalten normalerweise im adaxialen Gewebe eine Druse, jene im abaxialen hingegen ein Rhaphidenbündel (Abb. 5). Besonders in der Nachbarschaft von Leitbündeln wird das Mesophyll von vielen Exkretidioblasten mit goldbraunem Inhalt durchzogen, wie sie schon bei ENGLER (1884) eine große Rolle gespielt haben.

Verholzt sind allein die Gefäße der relativ schwach entwickelten Leitbündel, die bis in die subapikale Region der Spatha in mehreren Ebenen angeordnet sind. Die kräftigsten verlaufen gewöhnlich etwa in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite (Abb. 6). Vielfach sind Xylem und Phloem durch eine oder mehrere Lagen von Parenchymzellen getrennt, die im zweiten Fall im Querschnitt durch die Spatha in antiklinen Reihen erscheinen können, wie sie aus der Tätigkeit eines Cambium hervorzugehen pflegen [Über cambiumartige Erscheinungen bei Monocotylen-Leitbündeln (NAPP-ZINN 1973) Abb. 7]. Mit ihrer "Wespentaille" erinnern viele Leitbündel an diejenigen von Zingiberales (NAPP-ZINN & FRANZ 1986 und die dort zitierte ältere Literatur), doch lassen sie deren sklerenchymatische Beläge vermissen.

Auch sonst sind typische Festigungsgewebe in der *Amorphophallus*-Spatha nur spärlich vorhanden. Am ehesten findet man Kollenchymstränge zwischen stärkeren abaxialen Leitbündeln und der Epidermis der Außenseite. Offensichtlich reicht die Zeit nicht, in der kurzen Spanne zwischen dem Ende des Längenwachstums und dem Kollaps von Kolben und Spatha ein sklerenchymatisches Festigungsgewebe auszubilden. Mithin ist davon auszugehen, daß die Spatha allein aufgrund der Turgeszenz ihrer Zellen so lange der Schwerkraft trotzt. Es mag sein, daß sich unter diesem Aspekt der Lakunenreichtum des Mesophylls als vorteilhaft erweist ("Leichtbauweise").

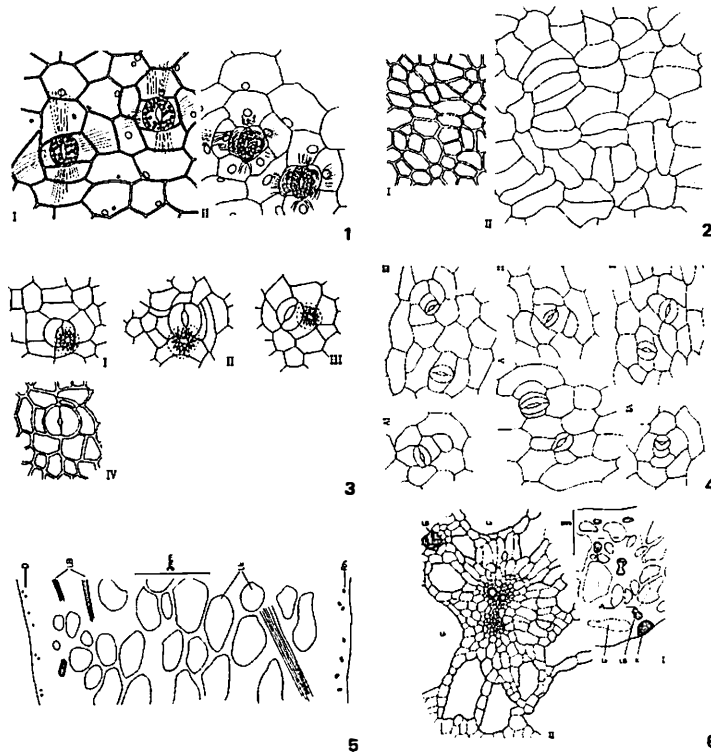


Abb. 1-6: **Abb. 1**, *Amorphophallus titanum*. Ausschnitte aus Flächenansichten der oberseitigen Spatha-Epidermis (I basal, II nahe dem distalen Rand). Hier und bei späteren Epidermis-Ausschnitten sind die Teilfiguren so orientiert, daß ihr distaler Rand nach oben weist. Vergr. 256 x. **Abb. 2**, Ausschnitte aus Flächenansichten der unterseitigen Spatha-Epidermis (I proximal, II distal). Vergr. 256 x. **Abb. 3**, Spaltöffnungsapparate an der Oberseite der Spatha. In I-III sind die subepidermalen Drüsen-Idioblasten eingezeichnet; in IV sind die Zellwände entsprechend ihrer tatsächlichen Dicke wiedergegeben (I-III basal, IV 10 cm oberhalb der Insertionsstelle). Vergr. 256 x. **Abb. 4**, Spatha-Unterseite. Abnormitäten der Stomata und der Spaltöffnungsapparate: quer- (I, IV) und schrägstehende Stomata (II, III, V) sowie symmetrische Schließzellen (VI). In I ein tetrazytischer Spaltöffnungsapparat und ein weiterer mit zwei polaren Nebenzellen am rechten Pol; in II ein Spaltöffnungsapparat vom "V-Typ" nach Mashima (1965), in III-VI einseitige Entwicklung überzähliger Neben- bzw. Kranzzellen (I 4 cm, V 40 cm, die übrigen 30 cm oberhalb der Insertionsstelle). Vergr. 256 x. **Abb. 5**, Teil eines Längsschnittes durch die Spatha, etwa 10 cm oberhalb der Insertionsstelle. D Drüsen, LB Leitbündel, Lk Lakunen, Rh Raphiden (rechts der proximale, links der distale Rand des Ausschnittes). Vergr. 20 x. **Abb. 6**, Teile eines Querschnitts durch die Spatha, 60 cm oberhalb der Insertionsstelle. I Übersicht, II der in I gekennzeichnete Ausschnitt (A) bei stärkerer Vergrößerung. K Kollenchymstrang, LB Leitbündel, Lk Lakune. Vergr. I 20 x, II 65 x.

Den Abbau der anfangs so reichlich vorhandenen Stärke zu osmotisch wirksamen Zuckern kann man gleichfalls in diesem Sinne verstehen. Eine andere Hauptaufgabe der großen Interzellularen ist in der Durchlüftung des Organs zu sehen. Angesichts des Mangels an oberseitigen Spaltöffnungen erhält die Wegsamkeit des Mesophylls besonderes Gewicht.

C. Der proximale Abschnitt

Sieht man von den vorstehend skizzierten Grundzügen ab, so unterscheiden sich die beiden Abschnitte der Spatha doch hinsichtlich aller Gewebe, im einzelnen also bezüglich der Epidermen, vornehmlich der inneren, im Hinblick auf Größe, Gestaltung und Farbstoffgehalt der Zellen, ebenso bezüglich der Spaltöffnungsichte, der Mächtigkeit des Mesophylls sowie der Anordnung und Stärke der Leitbündel und der Kollenchymstränge.

Was zunächst die Epidermen anlangt, so sind im proximalen Abschnitt die Zellen der abaxialen mit durchschnittlich etwa $2130 \mu\text{m}^2$ Flächeninhalt etwa 3,5 mal so groß wie die adaxialen mit etwa $625 \mu\text{m}^2$ (Tab. 2). Die Besonderheit der letzteren besteht darin, daß jede Zelle zu einem einzelligen Haar ausgewachsen ist, dessen freier, papillöser Abschnitt die dazwischenliegenden Partien der Epidermis um einige μm überragt (Abb. 8 I-III). Diese papillöse oberseitige Epidermis des Basalabschnitts ist anthocyan frei, was ENGLER (1911) entgangen zu sein scheint.

Abstand von der Insertionsstelle (cm)	<u>Oberseite</u>		<u>Unterseite</u>		Stomata pro mm^2	Stomata Index
	Epider- miszellen pro mm^2	Zell- größe (μm^2)	Epider- miszellen pro mm^2	Zell- größe (μm^2)		
distaler Rand	346	2888	278	3556	3,75	1,33
60	334	2996	273	3604	5	1,80
50	453	2210	270	3604	7,5	2,70
40	350	2857	289	3347	10	3,35
30	349	2867	374	2591	12,5	3,24
26	1394	718	449	2089	30	6,27
20	1568	638	393	2410	22,5	5,42
10	1849	541	493	1966	16,25	3,21
4	1665	601	469	2046	20	4,09

Tab. 2: Einige quantitative Angaben über die Epidermen der Spatha von *A. titanum*. Zu Grunde liegen stets Auszählungen an je zwei Probenflächen von $0,2 \text{ mm}^2$, insgesamt also je $0,4 \text{ mm}^2$.

Die Dichte der unterseitigen Spaltöffnungen erreicht Werte bis zu 30 pro mm^2 ; in Verbindung mit dem relativ großen Flächeninhalt der Epidermiszellen ergeben sich Index-Werte bis >6 (Tab. 2). Nur etwa 25-35 % der Stomata

weichen um >30 Grad von der Längsrichtung des Organs bzw. der Hauptleitbündel ab, die meisten stehen schräg oder quer zu diesen.

Nahe der Insertionsstelle ist die Spatha etwa 20 mm dick, wovon natürlich der größte Teil auf das Mesophyll entfällt. Spitzenwärts wird sie kontinuierlich dünner, bis sie in der Übergangsregion zum distalen Abschnitt kaum noch 10 mm² in der Dicke mißt. Dementsprechend vermindern sich die Anzahlen der Zellenlagen sowie der (im Querschnitt) übereinanderliegenden Leitbündel und Lakunen. Kollenchymstränge gibt es nicht nur in Verbindung mit epidermisnahen unterseitigen Leitbündeln, sondern auch unabhängig von solchen. Sie setzen sich, im Querschnitt betrachtet, vielfach aus >100 Zellen zusammen und sind noch durch etwa 5 bis 6 Lagen voluminöser Parenchymzellen von der abaxialen Epidermis getrennt (Abb. 7I, 9 I).

D. Der distale Abschnitt

In einer schmalen Zone, zwischen dem 26. und dem 30 Zentimeter, von der Insertionsstelle an gerechnet, vollzieht sich in der Struktur der Spatha ein tiefgreifender Wechsel, der praktisch alle Gewebe erfaßt, die einen abrupt, die anderen eher allmählich.

Besonders augenfällig sind die plötzlichen Veränderungen bei der Epidermis samt ihren Sonderbildungen, den Papillen und Spaltöffnungen. Als erstes sei auf die Vergrößerung der Epidermiszellen hingewiesen: Der Flächeninhalt der abaxialen steigt auf reichlich das Anderthalbfache, nämlich auf durchschnittlich etwa 3500 μm^2 , derjenige der adaxialen dagegen auf das Vier- bis Fünffache, nämlich im Mittel auf knapp 2800 μm^2 . Sie sind damit zwar immer noch kleiner als die abaxialen, aber absolut und relativ in sehr viel geringerem Maße. Zugleich verschwinden fast schlagartig die einzelligen Haare oder Papillen (Abb. 8 IV, V); statt dessen füllen sich nun die Vakuolen der Epidermiszellen - und auch der Zellen der ersten subepidermalen Lage - mit Anthocyan, dem die distale Innenseite der Spatha ihre dunkelpurpurne Färbung verdankt.

Zugleich sinkt die Zahl der Spaltöffnungen pro mm²: zunächst in der Übergangsregion von 30 auf 12,5 und dann kontinuierlich weiter bis auf 3,75. Daß der Stomata-Index trotzdem nur auf Werte dicht über 3, also auf die Hälfte, und dann weiter auf 1,3 absinkt, hat wiederum mit den größeren Epidermiszellen zu tun. Die Mehrzahl der Spalten ist nun parallel zur Längsrichtung der Spatha und ihrer Hauptleitbündel ausgerichtet.

Die Mächtigkeit des Mesophylls nimmt spitzenwärts weiter ab; 60 cm über der Insertionsstelle beträgt sie nur noch 3 mm. Noch in den letzten Zentimetern vor dem Rande treten die kräftigeren Nerven mit z.B. 0,6 mm Dicke (Abb. 9 II), gegenüber den Interkostalfeldern (0,3 mm) deutlich hervor. Am äußersten Rande, wo das Mesophyll zweizellschichtig auskeilt (Abb. 10 II), mißt dieses

allein nur noch 50 µm in der Dicke. Entsprechend gehen Anzahl und Volumen der Lakunen zurück (vgl. Abb.5 und 10 I).

Ebenso werden Leit- und Festigungsgewebe gegenüber dem Basalteil der Spatha zunehmend reduziert: Nur noch die kräftigsten unter den ohnehin schlanker und weniger zahlreich gewordenen Leitbündeln werden in einem gewissen Abstand von abaxialen Kollenchymsträngen begleitet. Diese setzen sich (im Querschnitt gesehen) nur noch aus zwei Dutzend und weniger Kollenchymzellen zusammen und werden nicht mehr allseitig von Parenchym umgeben, sondern berühren die abaxiale Epidermis unmittelbar (Abb. 9 II).

6.3.2 Besprechung der Ergebnisse

Die vorstehend skizzierten Befunde sind nunmehr in einen weiteren Rahmen zu stellen, denn nur so kann sich zeigen, was die Spatha von *Amorphophallus titanum* mit anderen Blattorganen derselben Species, mit den Spathae anderer Araceen sowie mit vergleichbaren Hochblättern anderer Blütenpflanzen gemein hat und was sie von diesen unterscheidet, was - mit anderen Worten ihre Besonderheit ausmacht. Es liegt auf der Hand, daß dieser Vergleich sich auf wenige Punkte beschränken muß, soll er sich nicht im Uferlosen verlieren.

A. Vergleich mit anderen Organen

Da die übrigen Organe von höchst unterschiedlicher Natur sind, hat sich der Vergleich i.w. auf die Epidermen zu beschränken, umso mehr, als die in dieser Hinsicht interessantesten Organe, die der Spatha an derselben Achse vorausgehenden Niederblätter, zur Zeit der Probenentnahme bereits ihre Turgeszenz eingebüßt hatten, ein Zeichen der beginnenden Verwesung.

Tatsächlich sind diese Niederblätter unter allen *Amorphophallus*-Organen diejenigen mit den weitaus größten Epidermiszellen auf Ober- und Unterseite (Tab. 3), aber im Gegensatz zur Spatha weist die oberseitige Epidermis des Niederblattes - ebenso wie übrigens auch die der Laubblattfieder - größere Zellen als die unterseitige und entsprechend weniger pro Flächeneinheit auf (Abb. 11 I, II). Größenordnungsmäßig stimmen die Epidermiszellen des distalen Spathateiles mit denen der Laubblätter überein. Hinsichtlich der Sinuosität nehmen die Epidermiszellen der Spatha eine Mittelstellung ein: Die der Cataphylle sind fast gerade und die der Laubblattfiedern "puzzle"-artig geformt (Abb. 11 III, IV). Ein auffälliger Unterschied zwischen Laubblatt einerseits sowie Cataphyll und Spatha andererseits besteht weiter hinsichtlich der Riefung der Cuticula, die sich allein beim Laubblatt auf die Nebenzellen der Stomata beschränkt (Abb. 11 IV), was übrigens auch schon DALITZSCH (1886:

Fig. 1) bei *A. rivieri* festgestellt hatte. Bemerkenswert ist aber auch die Ähnlichkeit, welche die oberseitige Epidermis des proximalen Spathaabschnittes mit der Epidermis des sterilen Kolbenteiles verbindet. Beider Zellen gehören zu den kleinsten Epidermiszellen von *A. titanum* und tragen ebenso wie die Griffelepidermis Papillen (bzw. stellen einzellige Haare dar), was vor allem unter ökologischen Gesichtspunkten von Interesse sein mag.

Organ	Epidermiszellen pro mm ²	Zellgröße µm ²	Stomata pro mm ²	Stomata- index	Länge d. unters. Schließ- zellen (µm)	Zahl der Chloroplasten pro Schließ- zellenpaar
Spatha distal						
OS	372	2800	<0,2			
US	296	3500	7,75	2,5	47,6	37
Spatha proximal						
OS	1620	625	<0,8			
US	450	2130	22,2	4,7	44,7	35
Niederblatt						
OS	115	8696	2,5	2,1		
US	196	5031	7,1	3,5	48,3	32
Laubblattfieder						
OS	300	3333	0	-		
US	331	2730	35	9,6	48,1	28
Gynoeceum						
Griffel	949	1054	0	-		
Fruchtknoten (außen)	781	1280	0	-		
Staubblatt						
Anthere	1348	742	0 ^a	-		
Filament	1221	799	30	2,4	35,2	32
Kolben (steriler Abschnitt)	2003	499	<1		33,6	?

OS = Oberseite, US = Unterseite

a = Auf drei Antherenflächen von insgesamt 6,24 mm² hat M. BOECKER 108 Spaltöffnungen gezählt (entsprechend 17,3 Stomata pro mm²).

Tab. 3: Die Epidermen verschiedener Organe von *A. titanum* im Vergleich. Bei der Spatha handelt es sich jeweils um Gesamtmittel aus je 5 (distal) oder 4 (proximal) Mittelwerten der Tabelle 2. Beim Niederblatt wurden im Hinblick auf die Stomata beiderseits je 1,4 mm² ausgewertet, sonst 0,4 mm² (zweimal 0,2 oder viermal 0,1 mm²). Die Schließzell-Längen stellen Mittelwerte aus je 10 Einzelmessungen dar, bei der Spatha Gesamtmittel aus je 2 Mittelwerten der dem zwar sehr spaltöffnungsarmen, aber schließlich doch hypoamphistomatischen Cataphyll und der streng hypostomatischen Laubblattfieder ein.

Indessen gleicht paradoxerweise die Dichte der unterseitigen Spaltöffnungen beim proximalen Spathabereich derjenigen beim Laubblatt und beim Filament, die des distalen Spathateiles aber der des Niederblattes (Tab. 3). Ähnliches gilt für die Stomata-Indices. Die Schließzell-Längen liegen bei den drei

"vegetativen" Blättern in derselben Größenordnung, beim Staubblatt und beim Kolben sind sie erheblich geringer. Eigentümlich ist wiederum eine strukturelle Verwandtschaft zwischen der adaxialen Seite des proximalen Spathaabschnitt und der Epidermis des Kolbens: Beide weisen einen ähnlich hohen Prozentsatz schräg und quer stehender Stomata auf.

Im Gesamtaufbau des Mesophylls gleicht der proximale Spathateil dem Niederblatt, der distale Spathaabschnitt aber der Laubblattfieder, sieht man einmal ab von dem einzellschichtigen oberseitigen Palisadengewebe des Laubblattes: Die beiden ersteren sind in ähnlichem Maße lakunös und beide nur spärlich mit Festigungsgewebe ausgestattet, nämlich von wenigen, aber ansehnlichen Kollenchymsträngen, die sowohl von den zugehörigen Leitbündeln als auch von der abaxialen Epidermis durch mehrere Lagen von Parenchymzellen getrennt sind (Abb. 12 I). Die Leitbündel selbst liegen wie die Lakunen in mehreren Ebenen. Demgegenüber treten in der Fiederspreite - ähnlich wie im distalen Spathabereich - die großen Lakunen zurück, die Leitbündel liegen in einer Ebene, und nur die stärksten unter ihnen, z.B. jene, die zu dritt in einer etwa 450 µm dicken Fiederrippe verlaufen, werden von sehr viel schwächeren, ebenfalls unverholzten Kollenchymsträngen begleitet, welche die Epidermis berühren (Abb. 12 II). Die Vermutung liegt nahe, daß diese anatomischen Ähnlichkeiten Hinweise auf Homologiebeziehungen im morphologischen Sinne geben könnten (vgl. NAPP-ZINN 1956: S. 110 f., 1974: S. 1058 ff.).

B. Vergleich mit den Spathae anderer Araceen

Schon ENGLER (1884: S.152-154) hat die Spathae vieler Araceen morphologisch durchmustert und nach dem Maße abnehmender gestaltlicher Laubblatt-Ähnlichkeit (ohne Rücksicht auf ihre Färbung!!) fünf "Stufen" zugeordnet. Die bislang von den verschiedensten Autoren anatomisch untersuchten Spathae gehören, soweit wir sehen, sämtlich den "Stufen" an:

1 z.B. *Acorus gramineus*: VAN TIEGHEM 1866,

2 und 3 *Spathicarpa sagittifolia*: FRICKE 1926; *Anthurium*-Arten

4 GOEBEL 1922, FRICKE 1926, MAERCKER 1965, SAVCENKO & MANJA 1970, FREITAG 1983; *Spathiphyllum*-Arten: VAN TIEGHEM 1866, GÜRTLER 1905, GOEBEL 1922, PALANDRI 1967, WEIDNER et al. 1985; *Aglaonema*-Arten: SAVCENKO & MANJA 1970, FREITAG 1983 sowie

5 *Arum*: KNOLL 1913; *Philodendron*-Arten: ENGLER & KRAUSE 1912 POHL 1931 a,b; *Cryptocoryne*: VOGEL 1962; *Caladium bicolor*: FREITAG.

Die Spathae dieser letzten (5) "Stufe" charakterisiert ENGLER (l.c.) folgendermaßen: "Die Spatha ist hochblattartig, grün, farblos oder bunt, in der

Jugend fest anliegend und an ein oder zwei Stellen stark eingeschnürt, so daß ein Röhrentheil und ein Fahnentheil sich unterscheiden lassen."

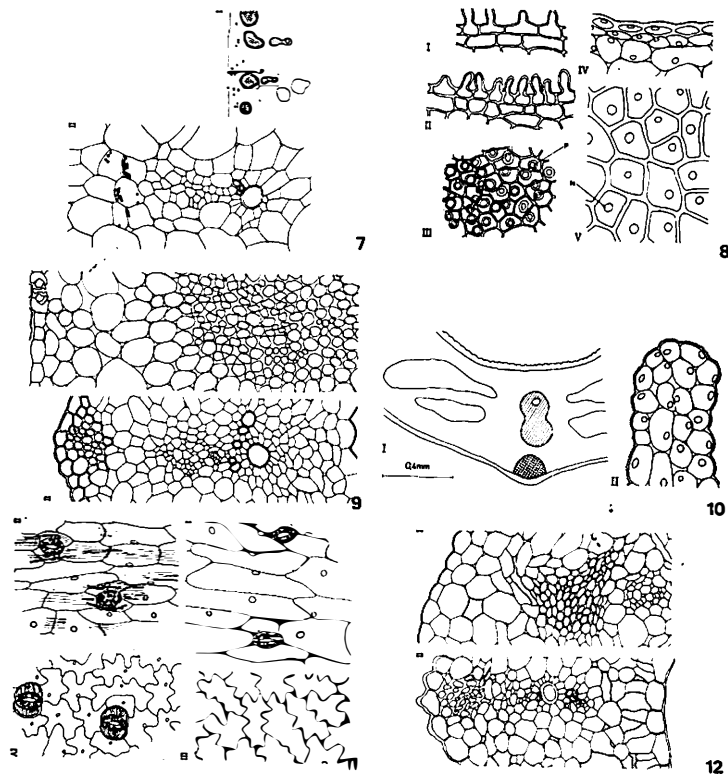


Abb. 7-12: **Abb. 7**, Teile eines Querschnitts durch die Spatha nahe der Basis. I Übersicht, II der in I gekennzeichnete Ausschnitt B bei stärkerer Vergrößerung. A Amyloplasten, sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 5 und 6. Vergr. I 20 x, II 256 x. **Abb. 8**, Die oberseitige Epidermis des proximalen (I-III) und des distalen Spathateiles im Querschnitt (I, II, IV) und in Flächenansicht (III, V). N Zellkern, P Papille in Flächenansicht (I 26 cm, II, III 4 cm, IV, V 30 cm oberhalb der Insertionsstelle). Vergr. 256 x. **Abb. 9**, Kollenchymstränge in Querschnitten durch den proximalen Teil der Spatha (I, entsprechend Ausschnitt C in Abb. 7 I) und nahe ihrem distalen Rand (II). Vergr. 256 x. **Abb. 10**, Der distale Rand der Spatha. I Querschnitt unmittelbar unterhalb des Randes mit Leitbündeln in einer und Lakunen in 1-2 Ebenen. II Längsschnitt durch den äußersten Rand; die Riefung der unterseitigen Cuticula (rechts) greift hier auf die oberseitige (links) über. Vergr. I 65 x. **Abb. 11**: Epidermis-Ausschnitte von der Ober- (I) und der Unterseite eines Niederblattes (II) sowie von der Ober- (III) und der Unterseite einer Laubblattfieder (IV). Vergr. 256 x. **Abb. 12**, Kollenchymstränge in Querschnitten durch ein Niederblatt (I) und durch eine Laubblattfieder (II). Vergr. 256 x.

Mit *A. titanum* haben wir anscheinend erstmals ein Objekt histologisch bearbeitet, dessen Gattung ENGLER (der damals *A. titanum* vielleicht noch nicht gekannt haben wird) der "4 Stufe" zugeordnet hatte. Die Spatha ist hier "hochblattartig grün, farblos oder bunt, sie umhüllt den Kolben in der Jugend fest und liegt auch später dem untersten Theil der Inflorescenz mehr an, als dem oberen" (ENGLER l.c.). Mithin sollte der Unterschied zwischen proximalem und distalem Teil der Spatha allein in der unterschiedlichen Einhüllung des Kolbens bestehen. Tatsächlich läßt aber schon Englers oben zitierte Diagnose erkennen, daß dieser Autor sich auch über die äußerliche Zweiteilung der Spatha von *A. titanum* im klaren war: Nur die beiden distalen Drittel bezeichnet er als dicht längs gekräuselt.

Unsere anatomische Untersuchung hat nun gezeigt, daß dieser äußerlich erkennbaren Gliederung auch eine strukturelle entspricht. Damit rückt *A. titanum* aber in die Nähe der "5 Stufe", als deren Repräsentanten wir das von FREITAG (1983) erforschte *Caladium bicolor* (Ait) Vent. heranziehen: Tubus und Lamina der Spatha unterscheiden sich auch hier in vielen Punkten (Papillosität der Oberseite, Leitbündel in mehreren oder in einer Ebene, Lamina praktisch astomatisch usw.). Die kleinsten (bzw. pro Flächeneinheit zahlreichsten) Epidermiszellen findet man hier aber im Übergangsbereich zwischen Tubus und Lamina, die Werte für die Anzahl der Epidermiszellen pro mm² liegen jedoch alle zwischen 1050 und 2100, also weit höher als bei den meisten Flächen der *A.-titanum*-Spatha. Sieht man bei letzterer von der Oberseite des Basalteils ab, so sind ihre Epidermiszellen größer als bei allen übrigen bis jetzt unter diesem Gesichtspunkt ausgewerteten Araceen-Spathae.

Bezüglich der Verteilung der Stomata an Ober- und Unterseite von Spatha sowie Scheide und Spreite des Laubblattes verhalten sich kaum zwei Araceen gleich. Mit den Befunden von FREITAG (1983) lassen sich die unseren nur sehr eingeschränkt vergleichen, da wir anstelle der Laubblattscheide nur ein Niederblatt und auch dieses nur unvollständig untersuchen konnten. Mit einer Spaltöffnungsichte bis zu 30 pro mm² übertrifft jedenfalls die *A. titanum*-Spatha abermals alle bisher erforschten Spathae, und mit ihrer praktischen Hypostomatie steht sie den entsprechenden Organen von *Caladium bicolor* und *Aglaonema pictum* nahe. - Die einzige Aracee, für deren Spatha Stomata-Indices >2,3 ermittelt wurden, war bislang *Anthurium scolopendrium* (Hamilt.) Qunt. mit Werten bis 3,08 (FREITAG 1983). Mit einem Durchschnittswert von 4,7 für die Unterseite des Basalabschnitts und Einzelwerten bis zu 6,27 (26 cm über der Basis) hält *A. titanum* einen weiteren "Rekord" auch in dieser Hinsicht, der zweifellos in Verbindung mit der ungewöhnlichen Dicke der *A. titanum*-Spatha im Basalbereich und den dadurch implizierten Problemen des Gasaustausches gesehen werden muß.

Damit kommen wir zum Mesophyll. Dieses ist bei den Spathae der Araceen im allgemeinen locker gebaut, wodurch die Spaltöffnungsarmut in puncto

Wegsamkeit bis zu einem gewissen Grade kompensiert wird. Daß Leitbündel in der Blattachse (Vagina, Petiolus und Mittelrippe) in mehreren Ebenen liegen, ist bei Laubblättern gang und gäbe. Bei der Spatha ist dies jedoch nur selten der Fall, wofür abermals *Caladium bicolor* als Beispiel dienen mag. Obwohl ja Spathae gemeinhin sehr viel dünner sind als jene von *A. titanum*, fehlt doch Sklerenchym, besonders in Gestalt von Leitbündelbelägen, in den von FREITAG (1983) untersuchten Fällen so gut wie nie, wogegen FRICKE (1926) den Spathae der beiden von ihm bearbeiteten Araceen Sklerenchym gänzlich abspricht. In dieser Beziehung können wir *Anthurium xanthostachyum* an die Seite von *A. titanum* stellen.

C. Vergleich mit anderen Hochblättern

Zu einem Vergleich mit entsprechenden Hochblättern bei Angehörigen anderer Familien laden besonders Hypsophylle ähnlicher Größenordnung ein, wie sie vor allem von verschiedenen Musaceen s.l. bekannt sind, etwa von *Ravenala madagascariensis* J. F. Gmel. (die gegenwärtig untersucht wird) und von *Heliconia pendula* Wawra (syn. *H. revoluta*, NAPP-ZINN & FRANZ 1980, 1986). In beiden Fällen sind sie dem Blattgrund des Laubblattes homolog und erreichen Längen von mehreren Dezimetern.

Beim Vergleich von Laub- und Hochblättern von Pflanzenarten aus verschiedenen Familien erkennt man rasch, daß Hochblätter im allgemeinen eher den Laubblättern (bzw. bestimmten Laubblattabschnitten) von Pflanzen derselben Gattung oder Familie gleichen als den Hypsophyllen anderer Familien. Umsomehr überrascht bei unserem Vergleich, etwa mit *Heliconia pendula*, eine Reihe von Punkten, in denen zwischen den Hochblättern beider Arten Übereinstimmung herrscht. Das gilt zunächst z.B. für die Stomata, insofern als in beiden Fällen viele Spalte nicht wie üblich längs, sondern schräg oder quer orientiert sind - und ebenfalls in beiden Fällen in großer Zahl nahezu gleichartige Abweichungen vom Typus des tetrazytischen Spaltöffnungsapparates auftreten. Wenn man nur lange genug sucht, findet man solche Spaltöffnungsanomalien natürlich auch bei Laubblättern, wie z.B. die Durchmusterung von etwa 30 000 Araceen-Stomata durch MASHIMA (1965) lehrt. Weiter liegen in den Hypsophyllen beider Arten die Leitbündel - wenigstens basal - in mehreren Ebenen. Der Hauptunterschied manifestiert sich in den Festigungsgeweben: reichliches verholztes Sklerenchym bei den zwei Musaceen s.l., in Gestalt sowohl von Leitbündelbelägen als auch von selbständigen Sklerenchymsträngen, spärliches Kollenchym hingegen bei *A. titanum*. Eine Gemeinsamkeit besteht aber wieder darin, daß bei *H. revoluta* wie bei *A. titanum* die Stränge des Festigungsgewebes an der äußersten Hochblattbasis durch mehrere Lagen von Parenchymzellen von der

unterseitigen Epidermis getrennt sind und sich dieser erst weiter distal nähern (l.c. 1986: Fig. 6).

In vielen anderen Fällen tritt überhaupt erst in den Hochblättern Sklerenchym in Form von Strängen auf, die den Laubblättern fehlen, so bei den sehr viel kleineren Hypsophyllen von *Calendula officinalis* L. und *Dimorphotheca ecklonis* DC (NAPP-ZINN 1956: Fig. 30, 31), von *Aphelandra chamissoniana* Nees, *A. flava* Nees und *Acanthus balcanicus* Heywood & I. Richardson (NAPP-ZINN & HEINS 1979: Fig. 6, 9 und 2). Gewiß handelt es sich bei diesen fünf Beispielen um Dicotyle mit wahrscheinlich laminalen Hochblättern; aber gerade angesichts solcher sehr viel kleinerer und dennoch durch Sklerenchym gefestigter Hochblätter wird die Sonderstellung der so viel größeren, aber sklerenchymfreien Spatha von *A. titanum* von neuem deutlich.

6.3.3 Zusammenfassung

Die etwa 65 cm lange, tütenförmige Spatha setzt sich aus zwei schon makroskopisch leicht unterscheidbaren Abschnitten zusammen, von denen der eine nahezu die proximale Hälfte ausmacht und der andere etwas mehr als die distale Hälfte.

Die Epidermiszellen beider Teile weisen annähernd gerade bis schwach gebuchtete antikline Wände auf; sie sind nicht in so deutlichen Längsreihen angeordnet, wie man sie bei i.w. basioplasten Monocotylen-Blättern erwarten sollte. Die meisten sind quer zur Längsrichtung des Organs gestreckt. Die ganze Spatha kann praktisch als hypostomatisch gelten. Einzelne Stomata, vielleicht Wasser- oder Duftspalten, kommen aber auch in allen Bereichen der Oberseite vor. Das Mesophyll stellt ein außerordentlich lakunöses, stärkereiches Parenchym mit großenteils einzellschichtigen Septen dar, das neben Rhaphidenbündeln und Drusen auch kleine Einzelkristalle enthält. Das Xylem der Leitbündel (die mit ihrer "Wespentaille" oft an die der *Zingiberales* erinnern, aber ein besonderes Festigungsgewebe vermissen lassen) ist nur schwach entwickelt.

Der proximale Teil der Spatha ist bis 20 mm dick und makroskopisch relativ glatt. Seine oberseitigen Epidermiszellen nehmen im Mittel eine Fläche von 625 μm^2 ein; sie weisen je eine Vorstülpung nach Art einer Papille oder eines einzelligen Haares auf. Die unterseitigen Epidermiszellen messen durchschnittlich 2100 μm^2 , sind also in der Fläche etwa 3,5mal so groß. Die Dichte der (unterseitigen) Spaltöffnungen erreicht 30 pro mm^2 und der Stomata-Index Werte bis über 6. Die Spatha von *A. titanum* übertrifft damit die Spathae aller anderen bislang unter diesem Gesichtspunkt ausgewerteten Araceen. Die Leitbündel liegen in verschiedenen Ebenen. Im abaxialen Mesophyll in der

Längsrichtung ansehnlicher Kollenchymstränge, die von der unterseitigen Epidermis durch einige Lagen von Parenchymzellen getrennt sind.

In einem Abstand von 26-30 cm distal der Insertionsstelle erfolgt der Übergang zum distalen Teil ziemlich abrupt. Die Dicke nimmt drastisch ab - bis auf 3 mm 5 cm unterhalb des distalen Randes, 0,3 mm in unmittelbarer Randnähe und 0,1 mm am Rande selbst. Zugleich erscheint die distale Partie grob gewellt; die Wellentäler verlaufen in der Längsrichtung. Die oberseitigen Epidermiszellen erreichen durchschnittlich knapp 2800 μm^2 , also die 4- bis 5fache Fläche derer im Basalbereich; ihre Außenwand wölbt sich nicht nennenswert vor. Sie und die Zellen der ersten subepidermalen Lage führen Anthocyan, worauf die dunkelpurpurne Färbung der Spathainnenseite im distalen Bereich beruht. Die unterseitigen Epidermiszellen nehmen sehr viel weniger an Fläche zu, nämlich auf etwa 3500 μm^2 . Die Stomatadichte sinkt spitzwärts kontinuierlich auf Werte < 4 pro mm^2 ab, während der Index auf Werte zwischen 3,4 und 1,3 zurückgeht. Die Leitbündel liegen nun praktisch in einer Ebene; die kräftigsten werden abaxial von schwachen Kollenchymsträngen begleitet, welche die unterseitige Epidermis berühren.

Der Vergleich dieser Befunde mit solchen an anderen *Amorphophallus*-Organen, an Spathae anderer Araceen und schließlich an Hypsophyllen einiger anderer Pflanzenfamilien läßt die Einzigartigkeit der *Amorphophallus*-Spatha - auch in anatomischer Hinsicht - deutlich hervortreten.

6.3.4 Summary

Comparative anatomical investigations in the spathe of *Amorphophallus titanum*.

The bell- or paper bag-like spathe of the specimen of *A. titanum* flowering at Bonn in April 1987 measures about 65 cm in length. It is composed of two parts which are easily distinguished even by the naked eye: one of them corresponds to almost the proximal half and the other one to more than the distal half of the spathe.

The anticlinal walls of the epidermis cells of both parts are straight or only slightly sinuous. These cells are not arranged in regular longitudinal rows as might be expected in basiplast monocotyledonous leaves. Most of them have their longest axes in transverse position. The entire spathe may be regarded as hypostomatous although there are single stomates, possibly secreting water and/or odorous substances, in all regions of its adaxial side (Tab. 1). Each of the adaxial stomates is accompanied by a druse idioblast in the hypodermis. The mesophyll chiefly consists of a large celled, temporarily starch rich parenchyma with numerous big intercellular spaces which may be separated by only one-layered septa. Many cells contain raphide bundles, druses or simple crystals.

The vascular bundles resemble those of Zingiberales due to their "wasp's waist", but lack particular strengthening tissues. Also the xylem is rather poorly developed.

The proximal part of the spathe is up to 20 mm thick and macroscopically almost smooth. Its abaxial epidermal cells cover an average area of $625 \mu\text{m}^2$ each, and each of them develops a papilla-like or even hair-like protrusion. The abaxial epidermal cells are much larger ($2100 \mu\text{m}^2$ on an average). The frequency of abaxial stomates reaches 30 per mm^2 (Tab. 2), and the stomatal index transgresses 6. These values exceed the highest ones hitherto known from araceous spathes. The vascular bundles run in several different plains. In the abaxial mesophyll some collenchymatous strands occur which are separated from the lower epidermis by several layers of parenchymatous cells.

In the region between 26 and 30 cm above the level of insertion the structure of the spathe changes abruptly and acquires the characters specific of the distal part that is coarsely undulated. Its thickness is continuously reduced until 0,1 mm at the margin proper. The upper epidermal cells measure about $2800 \mu\text{m}^2$ in area each, i.e. four or five times as much as those of the proximal part. Their outer walls are smooth, and their vacuoles - like those of the cells of the first subepidermal layer - contain anthocyanins to which the dark purple colour is due. The cells of the lower epidermis increase up to an average of $3500 \mu\text{m}^2$, while stomatal frequencies decrease until <4 per mm^2 and stomatal indices until 1.3. The vascular bundles are arranged here nearly in only one plain; the stronger ones are accompanied by thin collenchymatous strands now touching at the lower epidermis.

These observations are compared with those made with other organs of the same species (Tab. 3), with the spathes of other *Araceae*, and finally with hypsophylls of several other plant families. In this way the uniqueness of the spathe of *A. titanum* is demonstrated anew, this time from an anatomical view point.

Literatur

- BREDEMANN, G. & H. MEYER (1932): Über die Blattstielfasern von *Amorphophallus titanum* Becc. Faserforsch. 9: 285-291; DALITZSCH, M. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. Bot. Cbl. 25: 153-156, 184-187, 217-219, 249-253, 280-285, 312-318, 343-349; ENGLER, A. (1884): Beiträge zur Kenntnis der *Araceae*. V. 12. Über den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blütenmorphologie derselben. Bot. Jahrb. Syst. 5: 141 bis 188, 287-336; ENGLER, A. (1911): Das Pflanzenreich. IV. 23C (Heft 48). *Araceae* - *Lasioideae*. Leipzig: Engelmann; ENGLER, A. & K. KRAUSE (1912): Das Pflanzenreich. IV. 23D (Heft 55). *Araceae* - *Philodendroideae* - *Philodendreae*. Allgemeiner Teil. *Homalomininae* und *Schismatoglottidinae* von A. Engler. Leipzig: Engelmann; FREITAG, D. (1983): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hoch- und Laubblättern von Araceen. Staatsexamensarbeit Köln; FRICKE, G. (1926): Über die Beziehungen der Hochblätter zu den Laubblättern und Blüten. Planta 2: 249-294; GANDAWIJAJA, D., S. IDRIS, R. NASUTION, L.P. NYMAN & J. ARDITTI (1983): *Amorphophallus titanum* Becc.: a

historical review and some recent observations. *Ann. of Bot.*, N.S., 51: 269-278; GOEBEL, K. (1922): Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. *Bot. Abh.* 1, Jena: G. Fischer; GÜRTLER, F. (1905): Über interzelluläre Haarbildungen, insbesondere über die sogenannten inneren Haare der Nymphaeaceen und Menyanthoideen. *Diss.* Berlin; KNOLL, F. (1913): Neue Untersuchungen über die Epidermis pflanzlicher Kesselfallen. *Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien* 63: 74-77; KNOLL, F. (1923): Über die Lückenepidermis der *Arum-Spatha*. *Österr. bot. Z.* 72: 246-254; MAERCKER, U. (1965): Über das Vorkommen von Stomata in der Epidermis bunter Perianthblätter. *Z. Pflanzenphysiol.* 53: 422-428; MASHIMA, M. (1965): Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf of *Araceae*. *Mem. Fac. liberal Arts a. Educ. Shiga Univ., nat. Sci.*, 15: 1-14. (Jap. m. engl. Zf.); MÜLLER, L. (1919): Über Hydathoden bei Araceen. - *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.*, 128 I: 665-692; NAPP-ZINN, K. (1956): Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Involucral- und Spreublätter der Compositen. *Bot. Stud.* 6 - VEB G. Fischer, Jena; NAPP-ZINN, K. (1973): Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes. *Handbuch der Pflanzenanatomie* 8 2A. 1. Lieferung. Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart; NAPP-ZINN, K. (1974): Dto. 2. Lieferung. *Ibidem*; NAPP-ZINN, K. & A. FRANZ (1980): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an petaloiden Hochblättern von *Heliconia revoluta* (Griggs) Standley. *Flora* 170: 565-569; NAPP-ZINN, K. & A. FRANZ (1986): Estudios anatomicos comparativos sobre nomofilos y bracteas petaloides de algunas Heliconiaceas de Rancho Grande. In: O. HUBER (ed.): *La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional "Henri Pittier"*: 253-288. - Caracas: Fondo Editorial Acta Cientifica Venezolana; NAPP-ZINN, K. & W. HEINS (1979): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an petaloiden Hochblättern. II. Acanthaceen. - *Trop. subtrop. Pflanzenwelt* 26. Mainz: Akad. Wiss. Lit; PALANDRI, M. (1967): Modificazioni ultrastrutturali presentate dai plastidi della spata nel corso dell'inverdimento in *Spathiphyllum wallisii* Regel. *Caryologia* 20: 273-285; PÄTAU, K. (1943): Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.* 63: 152-168; PLANT, D.D. & P.F. KIDWAI (1966): Structure of leaves and stomatal ontogeny in some Pandanales and Spathiflorae. *Senckenbergiana biol.* 47: 309-333; POHL, F. (1931a): Anatomische und ökologische Untersuchungen am Blütenstande von *Philodendron selloum* Schott, mit besonderer Berücksichtigung der Harzkanäle und der Beschaffenheit der Pollenkittstoffe. *Planta* 15: 506-529; POHL, F. (1931b): Das Bewegungsgewebe in der Spatha von *Philodendron selloum* Schott. *Planta* 15: 530-539; SAVCENKO, M.I. & E.N. MANJA (1970): Comparative anatomical studies on the spathe and the rachis in certain Araceae. *Bot. Z.* 55: 406-421. (Russ. m. engl. Zf.); SOLEREDER, H. & F.J. MEYER (1928): Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Heft III. Principes - Synanthae - Spathiflorae. Gebr. Borntraeger, Berlin; TIEGHEM, PH. VAN (1866): Recherches sur la structure des Aroidees. *Ann. Sci. nat.*, 5 Ser., Bot., 6: 72-210; VOGEL, S. (1962): Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl.*, 1962: 599-763 (10. Abh.); WEIDNER, M., A. FRANZ & K. NAPP-ZINN (1985): Plastid ultrastructure and photosynthesis in greening petaloid hypsophylls. *Planta* 163: 164-174.

6.4 Morphologische und anatomische Untersuchung der Blüten

MAXIMILIAN BOECKER, MARTIN WOLTER UND KLAUS NAPP-ZINN

Eine erste Abbildung weiblicher Blüten von *Amorphophallus titanum* stammt von BECCARI (1878), dem Entdecker der Pflanze. Die 13 Jahre später erschienene Farbtafel HOOKERS (1891) in Curtis Botanical Magazine enthält eine Darstellung von Einzelblüten sowie von Quer- und Längsschnitten durch einen zweifächrigen Fruchtknoten und von Samenanlagen. Als Vorlage hat hier offenbar das 1889 in Kew zur Blüte gekommene Exemplar gedient. ENGLER (1911) zeigt darüber hinaus schwach vergrößerte, schematische und nicht-zelluläre Bilder von Querschnitten durch einen dreifächrigen Fruchtknoten und eine Anthere.

Verschiedene spätere Arbeiten haben über diese Abbildungen hinaus zusätzliche Informationen zum Blütenbau geliefert; vor allem zu nennen ist die Untersuchung der Pollen von STOUT (1937). Eine gute moderne Farbfotografie mit einem Ausschnitt aus der Blütenregion findet sich bei BOWN (1988).

Bisher fehlte es an einer genaueren anatomischen Bearbeitung. Die vorliegende Darstellung versucht diese Lücke zu schließen, wenn auch manche Detailfrage noch nicht beantwortet werden kann.

6.4.1 Methoden

In FAA fixierte Blüten wurden teils an Handschnitten untersucht, wobei verschiedene Reagenzien zum Nachweis bestimmter Inhaltsstoffe eingesetzt wurden, teils nach Entwässerung und Einbettung in Paraffin mit dem Mikrotom geschnitten und mit Safranin und Astrablau gefärbt. Die Organoberflächen wurden nach Critical-Point-Trocknung mit Gold bedampft und mit einem Cambridge S 200 Raster-Elektronenmikroskop untersucht.

6.4.2 Weibliche Blüten

6.4.2.1 Definition, Anordnung und Anzahl

Im Gegensatz zur männlichen Blütenzone hat es bei der weiblichen nie Unklarheiten über die Abgrenzung der Blüte gegeben. Sie besteht aus einem einzigen Stempel.

Die Blüten sind in deutlichen Schrägzeilen, d. h. schraubig, angeordnet, wobei man mindestens zwei einander überkreuzende rechts- bzw. linksschräge Zeilen von Blüten voneinander unterscheiden kann (Abb. 1 und 2). Das ist auch schon aus Abbildungen früherer Arbeiten zu erkennen, sofern sie einen genügenden Ausschnitt aus der Region der weiblichen Blüten zeigen. Aus den Abb. 1 und 2 kann man sogar bis zu vier Schrägzeilen ablesen, und zwar jeweils eine flache und eine steile linksschräge und zwei entsprechende rechtsschräge Zeilen. Bei der besonders regelmäßigen Anordnung der weiblichen Blüten in der Abbildung KOERNICKES (1937, 1938) lassen sich ebenfalls etwa vier verschiedene Schrägzeilen erkennen.

Bei unserem Exemplar traten je nach Zeilenrichtung Unterschiede im Abstand der Zeilen bzw. der Einzelblüten auf: Innerhalb der rechtsschrägen Zeilen betrug der Abstand vom Mittelpunkt einer Blüte zum Mittelpunkt der nächsten 8-11 mm, innerhalb der linksschrägen waren es bis zu 13 mm. EVERETT (1938) nennt als allgemeinen Wert 12,5 mm.

Nach WIDJAJA (1982) entspricht die Anzahl der links- und rechtsschrägen Zeilen in der Region der weiblichen Blüten bei *Amorphophallus titanum*, wie auch bei drei anderen Arten der Gattung, nicht den Zahlen der FIBONACCI-Reihe. Innerhalb dieser Reihe (1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 ...) stellt jede Zahl die Summe der beiden vorausgehenden dar. Bei einigen *Anthurium*-Arten z. B. betragen die Zahlen 8 und 13, bei dem einzigen untersuchten Exemplar von *A. titanum* 18 und 28. Abweichungen von der FIBONACCI-Reihe bedeuten, daß solche Pflanzen im Hinblick auf die Blütenstellung weniger gut angepaßt sind.

Die Gesamtzahl der weiblichen Blüten ist natürlich wiederum stark von der Größe des Blütenstandes und dem damit verfügbaren Platz abhängig. Sie betrug bei unserem Exemplar etwa 200. WIDJAJA (1982) nennt 469, CAMP (1937) etwa 700.

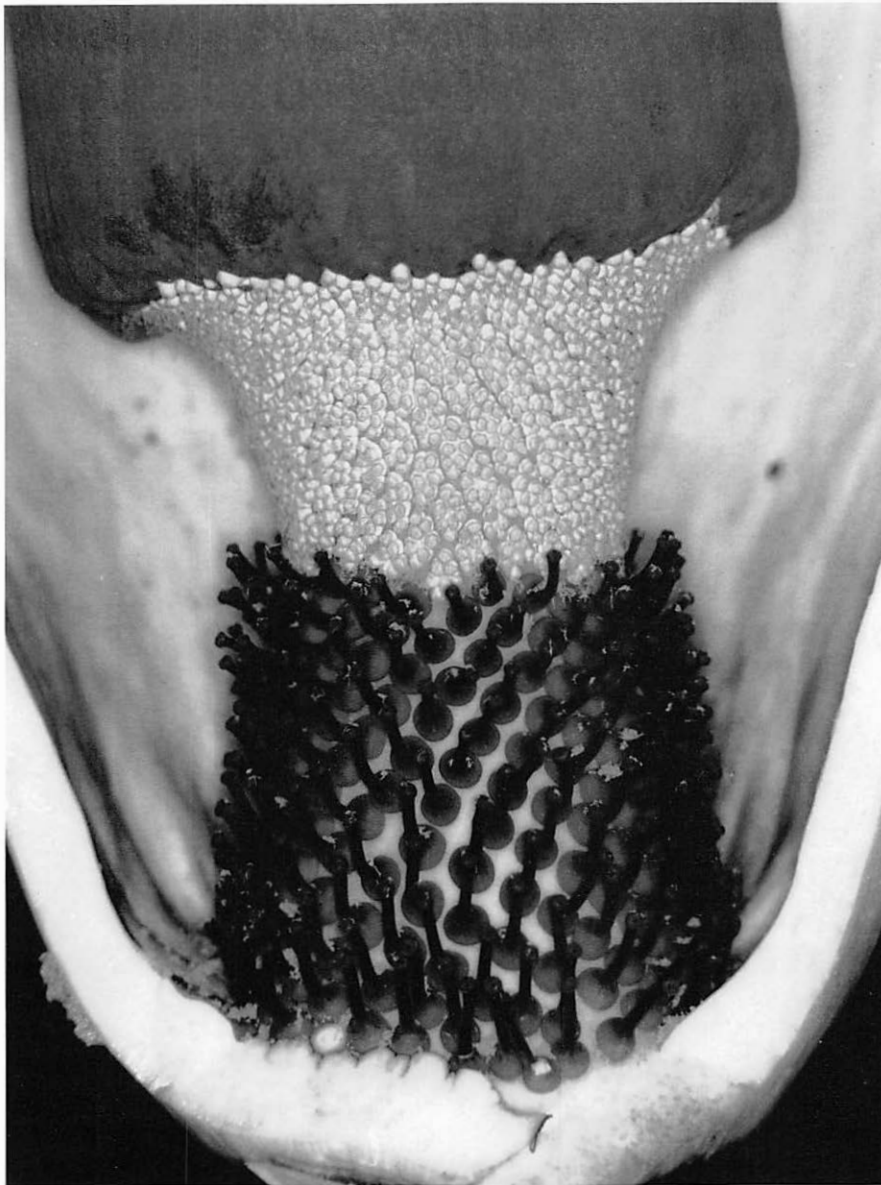


Abb. 1: Blick auf die männlichen und weiblichen Blüten nach teilweiser Entfernung der Spatha. Sie sind in Schrägzeilen angeordnet. Aufnahme vom 28.4.1987 (W. Barthlott).

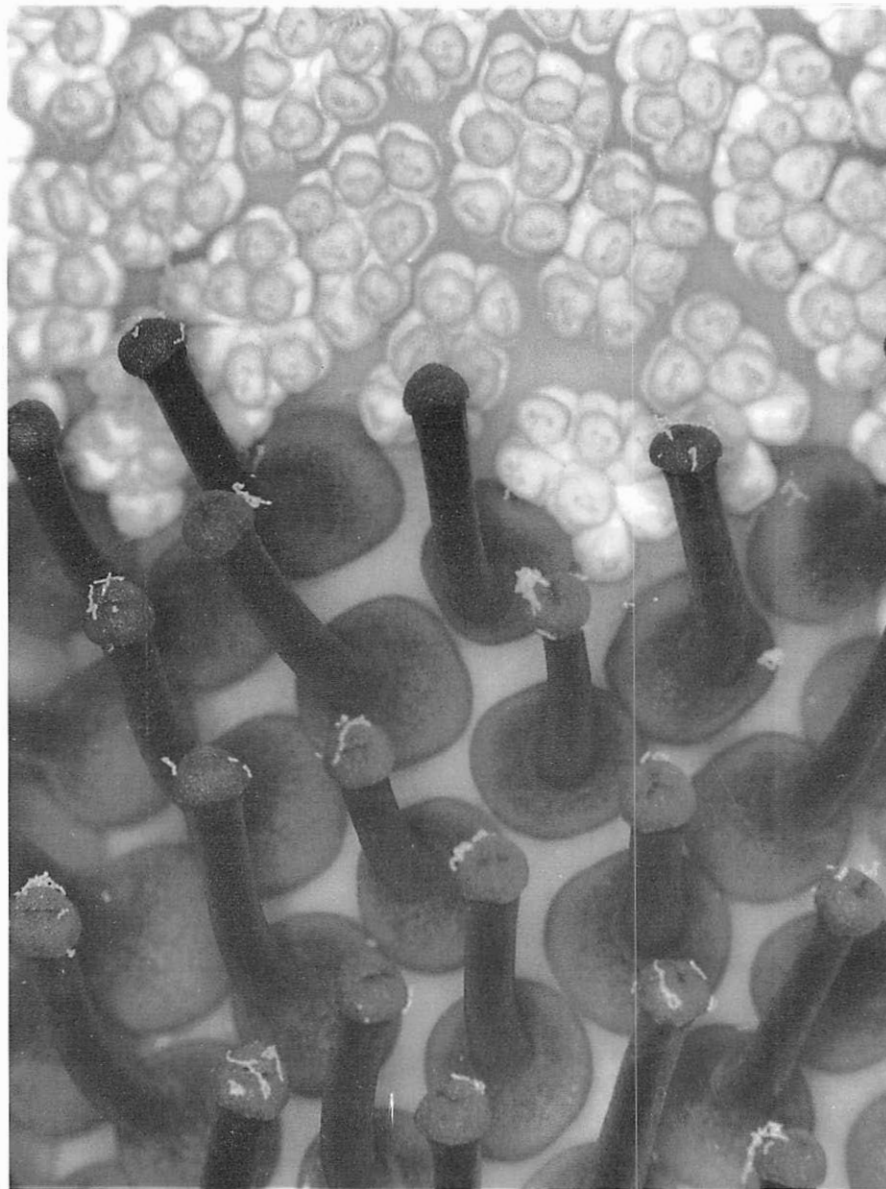


Abb. 2: Detail aus Abb. 1. Deutlich erkennbar sind Gruppen von 6 bis 8 Antheren. Eine Blütenhülle fehlt. Makrofoto (W. Barthlott).

6.4.2.2 Morphologie

Da zumindest in dem von uns untersuchten Zustand weder Trag- noch Perianthblätter vorhanden waren, umfaßt die Beschreibung der weiblichen Blüte nur die des Stempels.

EVERETT (1938) hat das Aussehen der weiblichen Blüte von *A. titanum* treffend mit einem "kleinen Kleiderhaken" verglichen: Dem rundlichen Fruchtknoten sitzt ein längerer, kräftiger Griffel auf, der mit einer etwas verbreiterten Narbe abschließt. Der Griffel soll sich nach JESWIET (in KOERNICKE 1938) erst nach dem Öffnen der Spatha nach oben krümmen, so daß die Narben mit ihrer Fläche ebenfalls mehr nach oben weisen (Abb. 1 und 2).

Fruchtknoten und Griffel sind mehr oder weniger samtig purpurn gefärbt; der Fruchtknoten ist etwas heller, der Griffel dunkler. Die Narbe sieht gelbgrünlich bis bräunlich aus.

Die Gesamtlänge des Stempels beträgt 21-23 mm, der Durchmesser des Fruchtknotens 8-9 mm bei einer um 1-1,5 mm geringeren Höhe. Der Griffel ist mit Einschluß der Narbe ungefähr 15 mm lang. Für den Griffeldurchmesser fanden wir Werte von 2-2,5 mm, für die Breite der Narbe 3-3,5 mm. CAMP (1937) beziffert die Länge des Griffels mit 18-22 mm. ENGLERS (1911) Werte (5 mm für die Fruchtknotenhöhe und 10-12 mm für den Griffel) liegen jedoch wie bei den Staubblättern deutlich unter unseren Werten.

Der Fruchtknoten ist an der Basis leicht abgeschrägt. Dem entspricht eine seichte, schüsselförmige Vertiefung der Blütenstandsachse, an deren Grund der Stempel mit einem nur 2-3 mm großen elliptischen Insertionsbereich eingefügt ist.

Betrachtet man die Oberfläche der leicht gewölbten Narben, so kann man bei einigen eine seichte Vertiefung in Form eines dreistrahligen Sterns, bei den meisten eine einfache geradlinige Einbuchtung erkennen, was man als Andeutung einer drei- bzw. zweilappigen Narbe interpretieren kann. Von 84 Narben waren 71 (84,5%) zweilappig, der Rest dreilappig. Da die Zahl der Fruchtknotenfächer in der Literatur (BECCARI 1878b, HOOKER 1891, ENGLER 1911, KOERNICKE 1938) mit zwei bis drei angegeben wird, liegt es nahe, das mit der Narbenform in Verbindung zu bringen. Von fünf untersuchten Fruchtknoten hatten vier zwei Fächer und einer drei. Ferner zeigten vier Stempel mit besonders deutlicher Narbenform, und zwar je zwei mit zwei und zwei mit drei Wülsten, im Fruchtknotenquerschnitt eindeutig den Zusammenhang mit der Zahl der Fächer. Zwei- und dreifächrige Fruchtknoten kommen also im Verhältnis von etwa 4:1 vor.

Wie schon aus den Abbildungen von HOOKER und ENGLER ersichtlich ist, enthält jedes Fach eine einzelne anatrophe Samenanlage, die der Septenwand bzw. dem Winkel zwischen den Septen dicht über der Basis des Faches angeheftet ist.

6.4.2.3 Anatomie

6.4.2.3.1 Epidermis und Narbenpapillen

Im untersten Teil des Fruchtknotens, der der schüsselförmigen Vertiefung der Achse aufliegt, finden sich papillenlose Epidermiszellen, die deutlich kleiner und weniger hyalin sind als die des oberen Fruchtknotenbereichs, ihnen aber in Umriß und Anordnung ähneln.

Der freie Teil des Fruchtknotens besitzt mit großen Papillen versehene Epidermiszellen, die in Längsketten angeordnet sind: Buchten zwischen Zellen bzw. Papillen, die in Längsrichtung des Fruchtknotens hintereinander liegen, sind seichter als die zwischen nebeneinanderliegenden Zellen. Die Länge und Geradlinigkeit der Reihen ist jedoch etwas geringer als im Bereich des Griffels (siehe dort). Die Zellen selbst haben einen fünf- bis siebeneckigen Umriß, meist mit einer längeren und einer schmaleren Seite, und sind dann quer zur Längsrichtung des Fruchtknotens und damit auch der Papillenreihen orientiert (Abb. 3). Im Mittel entfallen etwa 780 solcher Epidermiszellen auf den Quadratmillimeter, ihr durchschnittlicher Flächeninhalt beträgt ca. $1280 \mu\text{m}^2$. Durch die auffälligen Papillen sind die Zellen im Mittel deutlich höher als lang (Länge im Mittel von 10 Zellen $52 \mu\text{m}$, Höhe $68 \mu\text{m}$). Die Papillenhöhe (gemessen von der Spitze bis zur Bucht zwischen zwei in Querrichtung benachbarten Zellen) macht mit knapp $18 \mu\text{m}$ etwa ein Viertel der Gesamthöhe der Zellen aus. Das Zellumen ragt in die Papille hinein. Im Spitzenbereich ist die Außenwand der Zelle verdickt, die Cuticula besitzt kräftige, charakteristisch angeordnete Leisten (Abb. 3).

Die Epidermis des Griffels ist noch auffälliger. Die Papillenreihen sind länger und geradliniger, die Papillen selbst höher. Der "Fußteil" der Epidermiszellen ist von ähnlicher Größe wie beim Fruchtknoten, und zwar ermittelten wir etwa 950 Zellen pro mm^2 mit einem mittleren Flächeninhalt von $1050 \mu\text{m}^2$. Bei ähnlicher Form und Anordnung wie auf dem Fruchtknoten sind die Epidermiszellen des Griffels deutlich höher, wobei die Papillen fast die Hälfte der Gesamthöhe ausmachen (im Durchschnitt 38 von $81 \mu\text{m}$). Insgesamt wirken die Zellen dadurch spitzer und schlankkegeliger, mit steileren Papillenseitenflächen als bei den Epidermiszellen des Fruchtknotens. Die kräftige Cuticula besitzt deutliche Leisten (Abb. 4). Struktur und Anordnung der Epidermispapillen bewirken eine gute Gangbarkeit für Insekten, die auf den Blüten umherkrabbeln. Dicht unterhalb der Narbe befindet sich ein schmaler Bereich von nahezu papillenlosen Epidermiszellen.

Spaltöffnungen fehlen anscheinend vollkommen: Weder auf dem Griffel noch auf dem Fruchtknoten wurde in je zwei Flächen von je $0,2 \text{ mm}^2$ (mit

insgesamt 379,5 bzw. 312,5 gewöhnlichen Epidermiszellen) auch nur ein einziges Stoma entdeckt.

Die Narbe selbst trägt eine große Anzahl sehr dichtstehender, haarförmig Bildungen, die als Narbenpapillen bezeichnet werden (Abb. 5). Sie stellen Epidermiszellen der Narbe dar, die anscheinend fadenförmig auswachsen. Bei durchschnittlich 10 µm Durchmesser sind sie an der Basis und oft auch an der Spitze etwas breiter und bis zu 280 µm lang. Neben einzelligen treten durch Querwandbildung auch zwei- bis dreizellige Narbenpapillen auf (Abb. 6).

Die Oberfläche der Narbe ist zur Zeit der Empfängnis durch große Mengen Sekret feucht, wie allgemein bei den Araceen (BOGNER 1987). Das Sekret hüllt die Narbenpapillen ein, so daß nur hier und da einzelne hervorschauen (Abb. 7).

6.4.2.3.2 Parenchym von Fruchtknoten und Griffel

Das Grundgewebe des Fruchtknotens gliedert sich in einen relativ deutlich abgesetzten, etwa 0,5 mm dicken peripheren Bereich kleiner, dünnwandiger und inhaltsreicher Parenchymzellen und den Großteil des inneren Gewebes, das aus dickwandigen, insgesamt heller erscheinenden Zellen besteht. Im Griffel gibt es keine deutliche Grenze zwischen den größeren Parenchymzellen, die den meisten Raum einnehmen, und den etwas kleineren in der Peripherie. Im basalen Teil des Fruchtknotens sind die Zellen allgemein kleiner, ebenso auch in Nachbarschaft der Fruchtknotenfächer und des Griffelkanals.

In der ersten subepidermalen Zellenlage (analog den Sekretzellenreihen S.8 unten!) des Fruchtknotens und des Griffels befinden sich sehr reichlich Zellen, deren braunroter Inhalt sich mit FeCl₃-Lösung schwarz anfärben läßt. Sie enthalten Gerbstoffe bzw. Gerbstoffderivate. Die Zellen selbst sind abgerundet bis eckig und meist etwas größer als die normalen Zellen des peripheren Parenchyms. In Aufsicht auf die erste subepidermale Schicht stellen sie ein unregelmäßiges Muster verzweigter bzw. miteinander verbundener Linien und Flecken dar (Abb. 8). Diese Zellen sind im Griffelbereich auffälliger als im Fruchtknoten. In tieferen Gewebsschichten des Fruchtknotens kommen solche Gerbstoffzellen nur vereinzelt vor, während sie im Griffel auch hier etwas häufiger sind. Die beschriebene samtig purpurne Färbung von Fruchtknoten und Griffel kommt in erster Linie durch die gerbstoffführenden Zellen im Verein mit der lichtstreuenden Wirkung der Epidermispapillen zustande.

Im peripheren Bereich des Griffels und besonders im äußeren, dünnwandigen und kleinzelligen Parenchym des Fruchtknotens treten besonders reichlich Idioblasten mit Calciumoxalat-Raphidenbündeln auf. Sie kommen, ebenso wie gerbstoffführende Zellen, im Androeceum und Gynoeceum verschiedener Araceen vor, von ihren Vegetationsorganen ganz zu schweigen (EYDE et al. 1967).

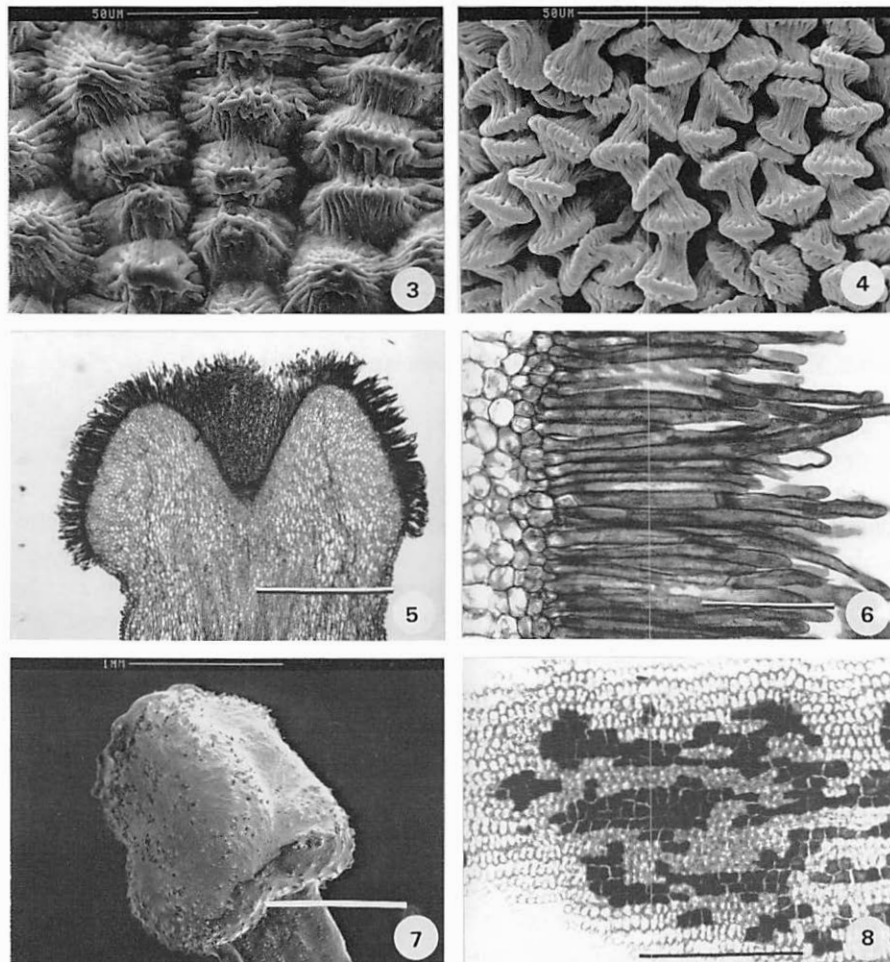


Abb. 3-8: **Abb. 3**, Aufsicht auf die Cuticularfalten der Epidermis des Fruchtknotens. Die Zellen stehen in parallelen Reihen. REM; Balken 50 μm . **Abb. 4**, Aufsicht auf die Epidermis des Griffels. Zusammen mit den auffälligen Cuticularfalten bilden die Papillen eine gut gangbare Oberfläche für bestäubende Käferarten. REM; Balken 50 μm . **Abb. 5**, Längsschnitt durch die eingebuchtete Narbenregion des Griffels. LM; Balken 1 mm. **Abb. 6**, Ein- bis dreizellige hohe Narbenpapillen. LM; Balken 100 μm . **Abb. 7**, Zur Zeit der Blüte ist die Narbe von *Amorphophallus titanum* durch große Mengen an ausgeschiedenen Sekreten klebrig und damit fähig, den Pollen aufzunehmen. REM; Balken 1 mm. **Abb. 8**, Gerbstoffführende Zellen in der subepidermalen Schicht des Fruchtknotens bilden ein unregelmäßiges Netz. LM; Balken 500 μm .

Gegen die Fruchtknotenfächer ist das Parenchym der Wände und Septen durch eine einzelne Lage ziemlich regelmäßiger, d. h. gleichhoher, im Schnitt quadratischer bis schmalrechteckiger Epidermiszellen abgegrenzt.

Allgemein weisen die Stempel wenig Stärke auf. Eventuell ist die Stärke zu diesem Zeitpunkt bereits verbraucht und so nicht mehr nachweisbar. Recht dünn, aber ziemlich gleichmäßig verteilt, sind Stärkekörner im peripheren Bereich des Fruchtknotens und dort im mittleren und unteren Teil zu finden, vor allem zur Basis und Ansatzstelle hin. In den Septen wurde keine Stärke gefunden. Im Griffel tritt Stärke in geringer Menge im Parenchym außerhalb des Leitbündelringes auf und kommt innerhalb des Ringes nur hin und wieder in der Nähe des Griffelkanals vor. Stärke ist allgemein in der Umgebung der Leitbündel etwas häufiger zu finden. Die typischen Stärkebündelkappen, wie sie in der Sprossachse und der Spatha auftreten, fehlen aber anscheinend den Leitbündeln des Stempels.

6.4.2.3.3 Leitgewebe

Die Leitbündel besitzen im Vergleich mit denen der Blütenstandsachse oft etwas mehr Xylemelemente. Es fehlen außer den Stärkebündelkappen auch die seitlichen Sekretzellenreihen. Parallel zur Ansatzfläche des Stempels geführte Schnitte zeigen, daß eine Vielzahl von Leitbündeln - ungefähr 30 - in den Fruchtknoten eintritt. Auf halber Höhe des Fruchtknotens hat die Zahl der Bündel noch zugenommen, es treten zahlreiche Verzweigungen auf. Die Bündel sind hier auf die Fruchtknotenwände beschränkt. In der äußeren Zone kleiner Parenchymzellen gibt es keine oder nur wenige, ebensowenig auch um die Fächer herum. In den Septen oberhalb der Ansatzstelle der Samenanlagen treten gar keine Bündel auf. Unter den in Längsrichtung verlaufenden Leitbündeln kommt es auch zu Anastomosen, indem einzelne Bündel im Bogen zu einem parallel verlaufenden ziehen und mit ihm verschmelzen, worauf dieses allein weiterzieht.

Die Bündel vereinigen sich beim Übergang in den Griffel zu einem Ring (Abb. 9), dessen Einzelbündel seitlich mehr oder weniger fusionieren. Der Leitbündelring durchzieht den gesamten Griffel, die Anzahl von Xylemelementen ist stark erhöht: Auf einem Querschnitt im mittleren Griffelbereich wurden 265 Einzelelemente (überwiegend mit ringförmigen Wandverstärkungen) gezählt. Das Phloem ist relativ schwach entwickelt.

In der Narbenregion fächern die Bündel etwas nach außen auf, indem sie auch in die seitlichen Bereiche der gewölbten Narbe ziehen. Die Leitelemente sind relativ kurz und breit, oft sehen sie wie hin- und hergebogen aus. Sie enden blind in einem Abstand von der Narbenepidermis.

Von unten nach oben aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Fruchtknoten zeigen, daß die Innervierung der Samenanlage von einer kleineren Gruppe im Zentrum des Fruchtknotens gelegener Leitbündel ausgeht; sie vereinigen sich zu einem einzelnen Strang, der dann in den Funiculus eintritt und ihn durchzieht. Im Zentrum des Leitbündelstrangs liegen anfänglich außer zahlreichen Parenchymzellen etwa 20 Xylemelemente, Siebröhren scheinen hier und da an der Peripherie aufzutreten. Die Zahl der Leitelemente nimmt kontinuierlich ab, je mehr man sich der Chalaza nähert. Schließlich findet man anstelle eines Leitbündels nur noch eine Gruppe von kleinen Parenchymzellen, deren Kern fast ihr ganzes Lumen ausfüllt.

FRENCH (1986a) fand zwei Typen der Innervierung der Samenanlagen in der Gattung *Amorphophallus*: Entweder kommt nur ein Procambiumstrang bzw. ein einzelnes unverzweigtes Bündel vor oder mehrere unverzweigte. Unter den untersuchten 22 *Amorphophallus*-Arten fehlt *A. titanum*. Anscheinend gehört er zum ersten Typ, aber mit der Besonderheit, daß das Bündel schon ein Verschmelzungsprodukt von mehreren kleinen Bündeln darstellt.

6.4.2.3.4 Fruchtknotenfächer und Samenanlagen

Im Vergleich mit den mächtig entwickelten Septen und Fruchtknotenwänden sind die Fächer sehr eng und schmal. Die Abbildung HOOKERS (1891) entspricht dem eher als die ENGLERS (1911). Unsere Messungen ergaben nicht mehr als 1,7 mm Breite und 1,1 mm Tiefe. Dort wo sich die samt Schleimkappe (s. u.) maximal 5 mm lange Samenanlage befindet, nimmt sie den größten Teil des Innenraumes ein.

Der Griffel wird der Länge nach von einem Kanal durchzogen, der in die trichterförmige Vertiefung der Narbe mündet (Abb. 5). Er teilt sich am anderen Ende in zwei oder drei kurze Quergänge auf, die eine Verbindung zum jeweiligen Fruchtknotenfach darstellen. In einem Fall mündete der Quergang etwa zwischen dem ersten und dem zweiten Fünftel der Gesamthöhe der Samenanlage - von unten gerechnet - in das Fach.

Auf demjenigen Abschnitt der Fruchtknotenwand, den man als Placenta bezeichnen kann, findet sich ein merkwürdiges, besonders intensiv blau angefärbtes Material, das den Eindruck einer schaumigen, nicht zellulären Substanz erweckt, auf anderen Präparaten aber mehr wie ein durch mechanische Einflüsse verändertes Gewebe wirkt. Teilweise lassen sich darin - in Vergleich mit den normalen Kernen im eigentlichen Placentagewebe - langgestreckte bzw. auseinandergezogene Zellkerne erkennen. Dieses Material findet sich auf der Placenta besonders reichlich unterhalb des Ansatzes der Samenanlage, dann rechts und links von ihr und schließlich noch oberhalb in einer begrenzten Zone. Der Griffelkanal zeigt im Bereich seiner Einmündung in das Frucht-

knotenfach, wie auch an verschiedenen anderen Stellen, im Inneren dieselben Strukturen. Manche Schnitte lassen hier jedoch auch keulenförmig gestreckte Zellen erkennen, die in das Lumen hineinragen und zur Narbe hin eventuell durch Übergänge mit den Narbenpapillen verbunden sind, die in das Lumen des Griffelkanals ein Stück weit hinabziehen.

Unter dem merkwürdig veränderten Gewebe haben wir vielleicht das zu verstehen, was FRENCH (1987) als "placental trichomes" bei sehr vielen Araceen beschrieben hat, so auch bei allen 22 *Amorphophallus*-Arten (ohne *A. titanum*). Die Gestalt der haarförmigen Bildungen ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Bei *A. bulbifer* (Roxb.) Bl. wird von einer "sonderbaren pseudo-parenchymatischen Masse teilweise miteinander verschmolzener Haare" gesprochen. Anscheinend liegt bei *Amorphophallus titanum* ähnliches vor.

Eine wichtige Aufgabe der Haare soll nach FRENCH (1987), der hierbei auch auf die Auffassungen früherer Autoren zurückgreift, die Schleimproduktion sein. Der Schleim dient als unterstützendes Medium für das Wachstum des Pollenschlauchs vom Griffelkanal zur Mikropyle. In der Tat findet sich Schleim in großer Menge in den Fruchtknotenhöhlungen, und zwar in Form von nicht zellulärer, amorpher, rot angefärbter Substanz. Er liegt dem Gewebe auf, aus dem er möglicherweise hervorgeht, umgibt stellenweise die Samenanlage und befindet sich besonders reichlich im oberen Teil des Fruchtknotenfaches über der Samenanlage. Wenn man eine Samenanlage aus ihrem Fach herauszieht, so stellt der Schleim zumindest beim fixierten Material eine farblose bis milchig-trübe, gallertige Masse dar, die die Samenanlage fast gänzlich einhüllt (Abb. 10).

EYDE et al. (1967) war der schleimige Inhalt des Araceen -Ovars als ein für die ganze Familie besonders bezeichnendes Merkmal aufgefallen. Er soll in den meisten Fällen von der Auflösung bzw. Zerstörung von Gewebe, unter anderem auch der Placentaregion, herrühren. POHL (1931) fand solchen Schleim bei *Philodendron selloum* K. Koch, BARABÉ & CHRÉTIEN (1985) bei *Monstera deliciosa* Liebm.

Abbildungen von Samenanlagen haben bereits HOOKER (1891) und ENGLER (1911) vorgelegt. Die anatrophe, kurz gestielte Samenanlage weist zwei Integumente auf. Beide sind sehr dick, das äußere ragt über das innere weit hinaus (Abb. 11). Demgegenüber sind Nucellus (einzellschichtig?) und Embryosack recht unauffällig. Die Samenanlage zeigt im Querschnitt am Rand verschiedene Einkerbungen und Erhebungen, die in Aufsicht als Riefen und Wülste in Erscheinung treten. Die Epidermis der Samenanlage besteht zumindest teilweise aus regelmäßigen, radial gestreckten Zellen.

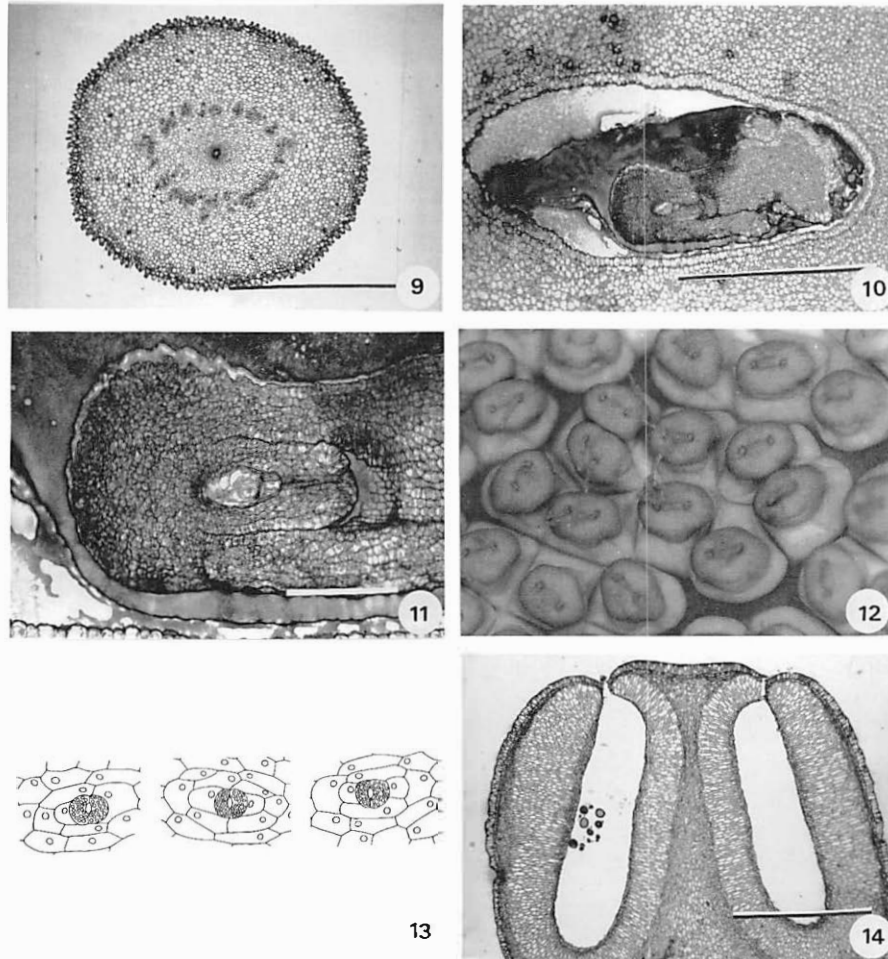


Abb. 9-14: **Abb. 9**, Querschnitt durch den Griffel mit kreisförmig angeordneten Leitbündeln. LM; Balken 1 mm. **Abb. 10**, Fruchtknotenfach mit Samenanlage und Schleimkappe. LM; Balken 1 mm. **Abb. 11**, Detail aus Abb. 10. Zu erkennen sind die Integumente und der Embryosack. LM; Balken 200 μ m. **Abb. 12**, Eine Gruppe von Staubblättern. Aus den zwei Pori einer Anthere werden Pollen"schnüre" ausgepreßt. Makrofoto. **Abb. 13**, Aufsicht auf drei Spaltöffnungen aus der Epidermis des Filaments. Schließzellenpaare breiter als lang, polare Neben- und Kranzzellen in Querrichtung gestreckt. **Abb. 14**, Längsschnitt durch eine Anthere. Besonders gut zu erkennen sind die beiden Pori, das mehrschichtige Endothecium und einige Pollenkörner. LM; Balken 1 mm.

6.4.3 Männliche Blüten

6.4.3.1 Definition, Anordnung und Anzahl

Bei den meisten Abbildungen aus der Region der männlichen Blüten kann man nach Aufsicht auf die zahlreichen Stamina zunächst nicht entscheiden, ob ein Stamen einer einzelnen Blüte entspricht oder nur einen Teil darstellt (Abb. bei HOOKER 1891, ENGLER 1911 und BOWN 1988). Dennoch gibt ENGLER (1920: S. 33) als Formeln männlicher Blüten diverser *Amorphophallus*-Arten $A \cdot 2-4$ bzw. $A^3 + A^3$, an.

Um so deutlicher zeigen die Bilder KOERNICKE's (1937, 1938), daß mehrere Staubblätter zu einer Gruppe vereinigt sind; auch die Abbildung in DE WIT (o. J.) und unsere eigenen (Abb. 1, 2 und 12) lassen dies gut erkennen. Bei KOERNICKE sind es jeweils 5 - 8, im Mittel 6,2 Staubblätter, die eine Gruppe bilden. Ungefähr die gleichen Werte kann man auch dem Foto DE WIT's entnehmen. Wir selbst fanden bei 24 Gruppen einen höheren Durchschnittswert, und zwar 7,6. Es handelt sich bei den Staubblattgruppen wohl jeweils um die Einzelblüten. Sie sind ungefähr so groß wie die weiblichen Blüten und ebenfalls in Schrägzeilen angeordnet. Aus der Abbildung KOERNICKE's und unserer eigenen (Abb. 1) gewinnt man den Eindruck, daß die jeweils in einer Schrägzeile angeordneten männlichen Blüten wenigstens teilweise in Verlängerung einer Schrägzeile aus weiblichen Blüten stehen. ENGLER (1884, Tafel I, Fig. 1 und 2) hatte Entsprechendes bereits bei *A. rivieri* Durieu ex Carrier gefunden. Schließlich erlauben morphologische Merkmale die Abgrenzung einer Blüte: Benachbarte Staubfäden sind innerhalb einer Blüte bis zur Basis getrennt oder in der basalen Region bis zu einem Millimeter hoch verwachsen. Zwischen Filamenten benachbarter Blüten hingegen befindet sich eine unterschiedlich breite freie Zone von Achsengewebe, kenntlich an den mit Papillen versehenen Epidermiszellen. Die Frage nach der morphologischen Natur der Staubblattgruppen wird später nochmals ausführlich diskutiert.

KOERNICKE hat um die Anordnung der männlichen Blüten in Schrägzeilen und die Zusammensetzung aus mehreren Stamina gewußt, aber darauf hingewiesen, daß dies nur bei sehr großen Blütenständen deutlich wird, bei denen genügend Verteilungsfläche vorhanden ist. Weil mehrfach einzelne Staubblätter mit Blüten gleichgesetzt wurden, gibt es sehr divergierende Angaben über ihre Gesamtzahl. Bei unserem Exemplar betrug sie etwa 330, nach GANDAWIJAJA et al. (1983) liegen die Werte zwischen 469 und 4800. Die erste Zahl ist aber unzutreffend, da sich die von den Autoren übernommenen Angaben von WIDJAJA (1982) auf die weiblichen Blüten beziehen. Andererseits lassen die Schilderungen von CAMP (1937) und EVERETT (1938) vermuten, daß

bei dem New Yorker Exemplar Staubblätter mit Blüten gleichgesetzt wurden. Daher lagen dort statt 4800 nur etwa 800 männliche Blüten vor.

6.4.3.2 Morphologie

Die Form der männlichen Blüten ist unregelmäßig dreieckig, rautenförmig oder rechteckig. Von KOERNICKE (1937, 1938) wird die Rautenform betont, die auf seiner Abbildung, auf der von DE WIT (o. J.) wie auch bei unserem Exemplar zu erkennen ist (Abb. 1).

Hinsichtlich der Anordnung der Stamina innerhalb der Einzelblüten konnten wir zu keinem eindeutigen Ergebnis kommen. Bei den in Abb. 2 gut erkennbaren männlichen Blüten steht vielleicht am häufigsten die Verbindungslinie zwischen den zwei Theken einer Anthere senkrecht auf einer Linie, die durch den gedachten Mittelpunkt der Blüte führt.

Tragblätter konnten ebenso wenig gefunden werden wie Perianthblätter, was nicht ausschließt, daß Rudimente in der frühen Blütenentwicklung auftreten.

Eine Untersuchung und Beschreibung der männlichen Blüten muß sich also in erster Linie den Staubblättern zuwenden. Wie Abb. 12 zeigt, unterliegt deren Größe und Umriß erheblichen Schwankungen. Die Einzelstamina sind 4-4,5 mm hoch, 3,5-4 mm breit und 2,5-3,5 mm dick. Auf dem kurzen und gedrungenen, ungefähr 2 mm langen Filament befindet sich die durch eine leichte Anschwellung abgesetzte Anthere.

Unsere Angaben widersprechen denen von ENGLER (1911), der nur 2 mm als Stamenlänge angibt. Sie stimmen aber gut mit den Maßangaben CAMPS (1937) überein, der schon auf die Unterschiede zu den Angaben ENGLERS hingewiesen hat. Die relative Größe und Form von Filament und Anthere ist wohl nicht immer ganz einheitlich bzw. verändert sich durch Fixierung und Konservierung. Die in Abb. 12 dargestellten männlichen Blüten (sie haben bereits die Pollen entleert, sind aber nicht fixiert) besitzen ein breites, deutlich über die Kontur der Antheren seitlich hinausragendes Filament, wie wir es an den fixierten Proben nicht mehr finden konnten. Die Abbildung einzelner Staubblätter durch HOOKER (1891) zeigt keine äußerlich abgesetzten Antheren, aber ein Filament mit leicht verbreiteter Basis. ENGLER (1911) stellt ein Staubblatt mit stark abgesetzter Anthere dar, die - von oben betrachtet - das Filament gänzlich verdecken mußte.

Jede der gelblichen Antheren besteht aus zwei Theken, die sich wiederum aus je zwei Pollensäcken zusammensetzen. Die vier Pollensäcke sind ungefähr gleich groß. Bei manchen Antheren sind die beiden Theken an einer Seite einander genähert. Jede Theka entleert ihre beiden Pollensäcke durch einen gemeinsamen länglichen Porus oder Spalt, so daß bei Aufsicht auf die Oberfläche einer entleerten Anthere zwei Spalte sichtbar sind (Abb. 12). HOOKER

(1891) war diese Tatsache offenbar bereits bekannt, PURKINJE (1830) kannte sie schon von anderen Araceen. Die Entleerung je zweier Pollensäcke einer Theka durch eine gemeinsame Öffnung ist in dieser Familie sogar die Regel (BOGNER 1987). Oft hat man den Eindruck, daß beide Pori durch eine Art Mittellinie verbunden sind (Abb. 12). Diese stellt aber nur eine leichte Depression dar und keinen Schlitz. Zweimal wurde nur ein einziger, etwas längerer und im Bogen von einer Theka zur anderen ziehender Porus gefunden.

6.4.3.3 Anatomie

6.4.3.3.1 Epidermis

Die Epidermiszellen des Filaments sind im Umriß oft rundlich-vieleckig, häufig aber auch gestreckt-sechseckig und dann mit ihrer Längsachse quer zu derjenigen des Filaments orientiert. In Schnitten durch die Wand des Filaments haben die Epidermiszellen meist einen quadratischen bis rechteckigen Umriß, sie sind also überwiegend so hoch wie breit oder höher als breit. Die Cuticula weist Wülste auf, die quer zur Längsachse des Filaments verlaufen.

Auffallend ist das gehäufte Auftreten von Spaltöffnungen im Filamentbereich. Auf drei Probestflächen zweier Stamina von 2,6, 1,9 und 1,8 mm² fanden wir Werte von 39, 34 und 35 Spaltöffnungen, was 15,3, 17,6 und 19,9 Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter entspricht. Vier andere Probestflächen von je 0,1 mm² Größe erbrachten mit jeweils 2, 2,5, 3 und 4,5 Spaltöffnungen sogar einen durchschnittlichen Wert von 30 pro mm². Die Werte sind erheblich höher als die auf der Blütenstandsachse ermittelten und entsprechen etwa denen der Spatha (NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF in diesem Band). Die Spaltöffnungen sind längs-, d.h. mit dem Spalt parallel zur Längsachse des Filaments, oder leicht schief orientiert.

Die Stomata der Staubfäden unterscheiden sich von denen der meisten übrigen *Amorphophallus*-Organe dadurch, daß die Schließzellenpaare breiter als lang und vor allem die polaren Neben- und Kranzzellen in auffälliger Weise quer zur Längsrichtung des Stamen gestreckt sind (Abb. 13).

Das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Antheren stellt nichts Außergewöhnliches, sondern eher den Normalfall dar. Auch unter den von CHESTER (1897) aufgeführten Objekten befinden sich schon einige Araceen, aber noch keine *Amorphophallus*-Arten.

Sind die Epidermiszellen des Filaments oft in Querrichtung des Organs gestreckt, so sind die der Anthere im Umriß stets polygonal bis rundlich. Sie sind ferner deutlich höher als breit (Abb. 14) und auch wesentlich höher als die

der Filamentepidermis. Die Epidermiszellen besitzen einen durchschnittlichen Flächeninhalt von $819 \mu\text{m}^2$ (Filament) bzw. $742 \mu\text{m}^2$ (Anthere). Sie sind damit nur wenig größer als jene der adaxialen Seite der Spathabasis (NAPP-ZINN & SCHEFERHOFF, Tab. 2, in diesem Band), aber deutlich kleiner als diejenigen der Karpelle. Die Cuticula ist hier glatt bis unregelmäßig warzig.

6.4.3.3.2 Parenchym von Filament und Konnektiv

Das Grundgewebe von Filament und Konnektiv besteht aus isodiametrischen Zellen, die sich durch Inhaltsreichtum und geringere Größe vom Parenchym der Sproßachse abheben.

Bei allen Zellen, besonders aber im subepidermalen Bereich, fallen deutlich abgegrenzte, im Querschnitt abgerundete Interzellularen auf; die gemeinsamen Wandflächen benachbarter Zellen sind dünner und besonders deutlich abgesetzt. Man kann vielleicht von einer Art Sternparenchym mit verkürzten Zellarmen sprechen (Abb. 15). Eine ähnliche Ausbildung des Parenchyms kommt auch in der Achse, insbesondere im Rindenparenchym des Appendix, vor, tritt aber im Filament der Staubblätter am auffälligsten in Erscheinung.

Ebenfalls bemerkenswert ist der hohe Stärkegehalt des Filamentparenchyms, besonders der peripheren Bereiche. Ähnliches fanden wir bei *Amorphophallus rivieri* und *A. aphyllus* (Hook.) Hutch. Nennenswerte Stärkemengen sah POHL (1931) auch in den Basen der Stamina von *Philodendron selloum*. Bei *A. titanum* wäre zu überprüfen, ob die hohen Stärkemengen, die auffallenden Interzellularen und die große Anzahl von Stomata in den Filamenten nicht in besonderer Beziehung zur Wärmeproduktion der Staubblätter stehen. Nach LEICK (1915) kommt eine deutliche Wärmeproduktion auch im Antherenbereich mancher Araceen (*Arum*-Typ) vor. VAN DER PIJL (1937) fand bei *A. titanum* selbst einen deutlichen Temperaturanstieg der männlichen Blüten bis zum Zeitpunkt der Pollenabgabe.

Der hohe Stärkegehalt wäre geeignet, eine Wärmeproduktion zu unterhalten. Bei *Philodendron selloum* sind es Lipide, deren Metabolisierung die Hitze im Antherenbereich liefern (WALKER et al. 1983). Bei *Philodendron bipinnatifidum* Endl. wird dagegen die Hitze durch entkoppelte Oxidation von Stärke gewonnen (NAGY et al. 1972). Im allgemeinen wird die Wärmebildung als Anlockungsmittel für Insekten angesehen, wobei die Hitze nur zur Verbreitung von Geruchsstoffen unbekannter Natur dient (CAMP 1937). Vielleicht besteht ein Zusammenhang mit der Duftstoffbildung, die bei Araceen oft mit dem Hell-Dunkel-Wechsel einhergeht, zumindest bei *Amorphophallus titanum* aber autonom ist (VAN DER PIJL 1937). Denkbar wäre auch, daß die Wärmeproduktion im Zusammenhang mit dem Auspressen des Pollens aus den Antheren, die ein mächtiges, mehrschichtiges Endothecium besitzen, steht.

In allen Teilen von Filament und Konnektiv treten Idioblasten mit Calciumoxalat-Rhaphidenbündeln und mit Gerbstoffen auf.

6.4.3.3 Leitgewebe

Die Staubblätter werden durch zahlreiche Leitbündel versorgt; sie sind kollateral und weisen seitlich die von der Sproßachse her bekannten Sekretzellen auf. Sie entbehren anscheinend der Stärke-Bündelkappen (Abb. 16 II).

Querschnitte im Ansatzbereich der Stamina zeigen zwanzig und mehr überwiegend quer getroffene Bündel. In Höhe der Antherenbasis werden noch 10 bis 13 Bündel gefunden; sie verlaufen überwiegend schräg oder im Bogen, auch Verzweigungen treten auf. Noch weiter oberhalb - im Querschnitt durch alle vier Pollensäcke und das Konnektiv - trifft man immer noch vier bis acht quer getroffene Leitbündel an (Abb. 16 I).

FRENCH (1986b) hat darauf hingewiesen, daß die ältere Auffassung, bei fast allen Angiospermen würden die Stamina durch ein bis drei Leitbündel versorgt, zumindest für die Araceen nicht zutrifft. Er hat den Leitbündelverlauf bei aufgehellten Staubblättern von 350 Araceen-Arten aus 100 Gattungen erforscht, darunter auch 13 *Amorphophallus*-Arten, aber nicht *A. titanum*. Seinen Angaben über die Befunde an fünf Arten ist zu entnehmen, daß bei zwei Species ein einziges Bündel in das Staubblatt eintritt und sich weiter distal eventuell aufspaltet, während die Stamina der drei anderen von einer Mehrzahl von Leitbündeln (z. B. sechs oder mehr) innerviert werden, und diesem zweiten Typus folgt eben auch *A. titanum*. Die verschiedenen Möglichkeiten sind einer der Gründe, weshalb FRENCH die Gattung *Amorphophallus* als komplex und variabel und ihre systematische Stellung als unsicher betrachtet. Die Bedeutung der Innervierungstypen für die Beurteilung der Stamina als Einzelorgane bzw. als Synandrien wird später diskutiert.

6.4.3.4 Antherenwand

Zwischen Epidermis und Endothecium befindet sich eine sieben bis zehn Zellen dicke Lage kleiner, in Längsrichtung der Antherenachse etwas gestreckter parenchymatischer Zellen. Sie gehen zum Filament und zum Konnektiv hin allmählich in das Grundgewebe dieser Stamenteile über. RICHTER (1929) bildet eine solche, allerdings schmalere Zellschicht von *A. rex* Prain ab.

Weiter nach innen schließt sich nun ein vier- bis sechs-, im Durchschnitt fünfschichtiges Endothecium an. Seine Zellen sind überwiegend senkrecht zur

Organoberfläche gestreckt (Abb. 14 und 17), aber unterschiedlich lang. Zwischen den Zellen treten kleine, aber deutliche Interzellularen auf.

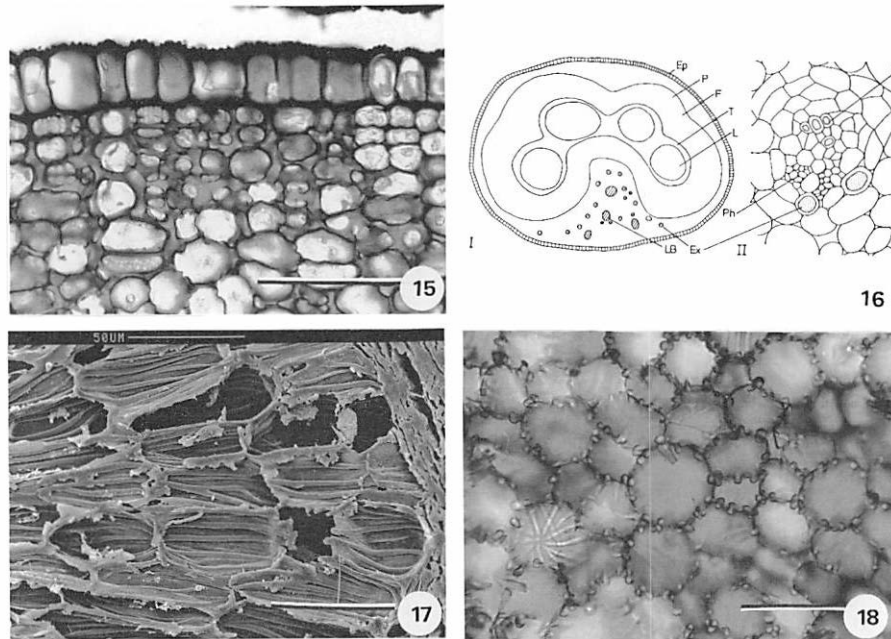


Abb. 15-18: Abb. 15, Ausschnitt aus einem Querschnitt durch den peripheren Wandbereich des Filaments. Das subepidermale Gewebe zeigt Merkmale eines Sternparenchyms. LM; Balken 100 μm . Abb. 16, I Querschnitt durch eine Anthere. II Querschnitt durch eines der Leitbündel aus Fig. 16. Ep Epidermis, P Parenchym, F Faserschicht, T Tapetum, L Loculus, LB Leitbündel, Ex Exkretzellen, Ph Phloem, X Xylem. Abb. 17, Ausschnitt aus einem Radialschnitt durch die Faserschicht einer Anthere. Das Endothecium besteht aus längsgestreckten Zellen, die durch mehrere Zellwandspangen versteift sind. REM; Balken 50 μm . Abb. 18, Tangential angeschnittene Endotheciumzellen; die Leisten benachbarter Zellen grenzen oft aneinander. LM; Balken 50 μm .

Die antiklinen Wände sind durch zahlreiche Verdickungsleisten verstärkt, die ebenfalls gerade oder etwas schief und parallel zueinander, oft über die Zellgrenzen hinweg in radialer Richtung ziehen, dabei sich öfter gabelnd bzw. anastomosierend (Abb. 17). Wie Abbildung 18 zeigt, werden bei gemeinsamen Längswänden an den korrespondierenden Stellen überwiegend beidseitig Verdickungsleisten ausgebildet. In den periklinen Wänden sind die Leisten wenig auffällig. Sie sind hier nicht stärker miteinander verbunden als in den Radialwänden.

RICHTER (1929) hat darauf aufmerksam gemacht, daß das Auftreten nur von Radialleisten im Endothecium und der Wegfall der Querverdickungen zu einem einfachen Zusammenziehen der Antherenwände führt. Spannungsunterschiede, wie sie bei Antheren auftreten, deren Endothecien die bekannten U-förmigen Verdickungen aufweisen - und zwar mit der Öffnung des U nach außen - fallen hier weg. Bei *A. rex* sollen zwar U-förmige Verdickungen vorkommen, aber invers, d. h. mit der Öffnung nach innen hin, orientiert sein. Dies soll gleichfalls nur zum Zusammenziehen der Pollensackwände ohne Aufreißen und auffällige Formveränderung führen und das Auspressen der Pollenmasse aus den Pori fördern. Auch GOEBEL (1933: S. 1981) betrachtet die inverse Orientierung der U-förmig verdickten Endotheciumwände als Ursache für eine sich auf der Innenseite stärker als auf der Außenseite verkürzende Antherenwand und damit ein Auspressen des Pollens. *Amorphophallus titanum* besitzt ebenfalls Verdickungen in den periklinen Wänden, auch wenn keine geschlossene Platte und nur sehr selten eine Sternfigur auftritt (Abb. 18). Wir konnten aber nicht entscheiden, ob die Leisten dabei mehr in der äußeren oder der inneren periklinen Wand oder auf beiden zugleich auftreten.

An das Endothecium schließen sich nach innen drei- bis fünf Lagen kleiner isodiametrischer Parenchymzellen als Zwischenschicht an. Die innersten sind meist in perikliner Richtung stark gestreckt bzw. abgeflacht. RICHTER (1929) bildet eine solche Zwischenschicht auch bei *A. rex* ab. Reste des Tapetums sind kaum erkennbar. Nach Richter lösen sich bei *Zantedeschia* und nach PACINI und JUNIPER (1983) bei *Arum italicum* Mill. die Zellwände des Periplasmodialtapetums schon während der Reifeteilungen auf, die zur Bildung der Pollenkörner führen. Vermutlich sind die Verhältnisse bei *Amorphophallus titanum* ähnlich.

Die den beiden Pollensäcken einer Theka gemeinsame Wand besteht aus ganz ähnlichen Zellen wie die Zwischenschicht und ist im unteren Bereich etwa drei- bis viermal so dick. Nach oben wird sie immer schmaler, stellt schließlich noch eine dünne Haut dar und verschwindet dann ganz, so daß hier die Loculi beider Pollensäcke einer Theka in Verbindung stehen. Dies ist aber nur ganz

oben der Fall; eine Situation, wie sie der Abbildung ENGLERS (1911) zugrunde liegt (zwei völlig ungeteilte Thekenräume), konnten wir nicht beobachten.

Zum jeweiligen Porus hin verschmälern sich insbesondere die subepidermale Parenchymschicht und das Endothecium deutlich, so daß die lokale Auflösung oder ein Zerreißen der Epidermis und von wenig Parenchym genügt, um den Porus zu schaffen (Abb. 14). Seine Bildung ist also durch die Struktur der Pollensackwände schon weitgehend vorgegeben. Ähnliches zeigt die Abbildung von *A. variabilis* in FRENCH (1985). Daß der Ausführgang nicht von vornherein angelegt ist, sondern erst kurz vor der Reife durch Zellauflösung entsteht, wie es RICHTER (1929) für *Zantedeschia* angibt, trifft also für *Amorphophallus titanum* und wohl auch für *A. variabilis* nicht zu.

6.4.4 Diskussion

Abschließend möchten wir auf drei Punkte zurückkommen, die im vorausgehenden entweder noch nicht ausreichend oder überhaupt noch nicht erörtert worden sind. Der erste betrifft die weibliche, die beiden anderen die männliche Blüte.

Zunächst wollen wir die anscheinend vollständige Astomatie der weiblichen Blüten ansprechen¹. Was die funktionale Seite des Fehlens von Stomata betrifft, so ist eine weitgehende Hemmung des Gasaustausches zu vermuten, die natürlich noch experimentell zu verifizieren bliebe. Am ehesten käme bei hinreichender Porosität die Narbe samt anschließendem Griffelkanal für den Gasaustausch in Betracht. Es ist aber kaum zu erwarten, daß die Karpelle durch eigene Photosynthese nennenswert zum "grain filling" beitragen (was angesichts des zeitweiligen Stärkereichtums des Kolbens auch nicht nötig sein dürfte). In kausaler Hinsicht ist daran zu erinnern, daß die Hemmung der Spaltöffnungsentwicklung oft Ausdruck eines hohen Wuchsstoffgehaltes des betreffenden Organs sein kann (LAIBACH & KRIBBEN 1951, LAIBACH 1952); auch durch äußerliche Applikation von Wuchsstoffpräparaten hat man die Bildung von Stomata hemmen bzw. hinauszögern können (Beispiele: NAPP-ZINN 1988).

Wenn wir uns im Abschnitt 6.4.3 in dem Sinne geäußert haben, daß sich die männliche Blüte aus einer Mehrzahl von Staubblättern (in unseren Fall aus durchschnittlich 7,6) zusammensetze, dann sind wir uns bewußt, damit ein "heißes Eisen" angefaßt zu haben: Gibt es bei bestimmten Araceen unzweifelhaft pleionandrische Blüten, so gibt es doch bei anderen ebenso

¹ Es ist erstaunlich, wie wenig exakte Angaben über die Verbreitung von Spaltöffnungen auf Fruchtblättern man in der einschlägigen Literatur vorfindet.

unzweifelhaft monandrische und "dazwischen" ein Übergangsfeld von Gattungen, Sektionen, ja selbst Arten innerhalb der verschiedensten Tribus, die einmal in dem einen, ein andermal in dem anderen Sinne gedeutet worden sind, und zu letzteren gehört offensichtlich *Amorphophallus titanum*. Tatsächlich handelt es sich hier um ein Problem, das schon VAN TIEGHEM (1866) - vor nahezu 125 Jahren! - aufgegriffen hatte und das bis zur Gegenwart (FRENCH 1986b) von seiner Aktualität nicht das Geringste eingebüßt hat. In der ersten Hälfte dieses Zeitraums haben vor allem VAN TIEGHEM und ENGLER zur Kenntnis der Fakten beigetragen; aber während VAN TIEGHEM auch auf ENGLERS Argumentation eingeht, zitiert dieser zwar VAN TIEGHEMS Arbeiten, setzt sich aber, soweit wir feststellen können, nicht mit ihnen auseinander.

Zunächst schildert VAN TIEGHEM (1866) die "Antheren" von *Alocasia odora* (Lood.) Spach und *A. metallica* L. Sie umfassen je zehn Theken (in je zwei Lokulamente untergliedert), was man im Sinne einer Homologie mit fünf Stamina verstehen kann. ENGLER (1884) setzt sich sodann vor allem mit Ansichten von HANSTEIN und NÄGELI auseinander und geht in diesem Zusammenhang - anscheinend als erster - auf eine *Amorphophallus*-Art, nämlich *A. rivieri* (unter der Bezeichnung *Hydrosme rivieri*), ein, von der er sagt, sie verhalte sich ähnlich wie *Homalomena rubescens* (Roxb.) Kunth, deren männliche Blüten sich aus zwei, drei, vier oder fünf Stamina zusammensetzen. Kurz darauf heißt es (l.c. S. 168): "Mehr als 6 Staubblätter werden nur in sehr wenigen Fällen angetroffen, nämlich bei *Typhonodorum*." Abermals wenig später spricht ENGLER in Bezug auf *A. rivieri* in einer Weise, die weitgehend mit unserer Darstellung der Verhältnisse bei *A. titanum* übereinstimmt: "Die Staubblätter treten bei Abort des Gynoeceums zusammen in einen Kreis. Nicht selten ist noch der Raum sichtbar, wo das Gynoeceum gestanden haben würde (untere männliche Blüten von *Hydrosme Rivieri* ...) ..." Der von VAN TIEGHEM (s.o.) geschilderte Fall von *Alocasia* stellt in ENGLERS Klassifikation (l.c.) schon eine spätere Stufe der "Progression der Staubblätter" dar: "Die einen Kreis bildenden Staubblätter vereinigen sich ihrer ganzen Länge nach zu einem Synandrium." Dieser auf Synandrie zurückgehenden Monandrie stellt ENGLER (l.c.) die auf Abblast der übrigen Stamina beruhende Monandrie von *Biarum* und *Arisarum* gegenüber. - Bei der anschließenden detaillierten Besprechung der Lasioideae geht ENGLER (1884) von neuem auf *Hydrosme (Amorphophallus) rivieri* ein und benutzt (wie wir es oben getan haben) die schraubige Anordnung der weiblichen und männlichen Blüten bei der Beurteilung der Frage, was zu einer Blüte gehört: "Während auf den ersten Blick ... die Staubblätter der männlichen Inflorescenz ganz regellos zusammengedrängt erscheinen, lässt die genauere Untersuchung, namentlich an der Grenze der männlichen und der weiblichen Inflorescenz, sodann auch an der Grenze der männlichen Inflorescenz und der phallusartigen Appendix jeden Zweifel darüber schwinden, daß dieses Staubblattgewirr aus vielen gleichmäßig angeordneten

Blüten besteht." Auch von der rhomboidalen Grundform der "Sohle" der *A. rivieri*-Blüten, unabhängig von ihrem Geschlecht, ist hier bereits (1884, Fig. 1 und 2) die Rede. Hinzu kommt noch das gelegentliche Auftreten gemischtgeschlechtiger Blüten im Übergangsbereich zwischen der weiblichen und der männlichen Zone des Kolbens (die wir bei *A. titanum* allerdings nicht gefunden haben).

Mit diesen Hinweisen auf die Befunde an den männlichen Blüten von *A. rivieri* könnten wir die Besprechung von ENGLERS Abhandlung von 1884 abbrechen, hätten nicht Ausführungen über die Staubblätter diverser Aroideen in derselben Arbeit (1884) später Anlaß zu einer neuen Wende der Problematik gegeben. U. a. heißt es hier: "Schwierig sind die Verhältnisse bei *Arum maculatum* und Verwandten. Die Staubblätter erscheinen hier ungeordnet; es ist wenigstens auf den ersten Blick nicht recht einzusehen, was zu einer Blüte gehört"; nachfolgend ist - unter Hinweis auf Fig. 35 - von ein bis vier Staubblättern pro Blüte die Rede. Hieran knüpft nun VAN TIEGHEM (1907) an, wenn er - anscheinend als erster - versucht, die Zugehörigkeit von Stamina zu einer männlichen *Arum*-Blüte an Hand des Leitbündelverlaufes zu klären. Bei einer Serie von Querschnitten durch die Basis des Staubblattes von *Arum maculatum* und das darunter liegende Achsengewebe entdeckte er in dem dicken Parenchym zwischen den zwei Paar Pollensäcken vier Leitbündel, darunter zwei mediane, von denen spitzwärts zunächst das äußere verschwand, gefolgt von den beiden seitlichen; allein das innere mediane erreichte die Spitze der Anthere. Nun pflegen Staubblätter gewöhnlich nur ein Leitbündel zu enthalten, und so betrachtet VAN TIEGHEM dieses letztere als das "eigentliche" Leitbündel ("faisceau constitutif propre") des Stamen, das äußere mediane Bündel als den Medianus der (hier stets abortierten) Braktee und die beiden seitlichen als die Leitbündel zweier weiterer (ebenfalls frühzeitig abortierender) Staubblätter eines dreizähligen Wirtels: "Contrairement à l'opinion de M. Engler, chaque étamine est donc ici une fleur mâle tout entière"! Auf ähnliche Weise entlarvt VAN TIEGHEM (l. c.) die angeblich monandrische *Aglaonema*-Blüte als in Wirklichkeit diandrisch; auch hier handelt es sich mithin um einen Fall von Synandrie oder, wie VAN TIEGHEM es nennt, Gamostemonie.

Nun hatte VAN TIEGHEM sich bei diesen Untersuchungen ausdrücklich auf Araceen mit monogynen weiblichen Blüten beschränkt; das hinderte spätere Autoren ² aber keineswegs daran, gleichartige Studien auf pleiogyne Araceen auszudehnen. Als ein Beispiel aus neuerer Zeit nennen wir die Arbeit von EYDE

² Wir versagen es uns, auf ENGLER's systematische Darstellungen (1911, 1920) an dieser Stelle nochmals einzugehen, da sie zur Frage nach dem Leitbündelverlauf in Araceen-Staubblättern nichts Neues beitrugen und bei den meisten *Amorphophallus*-Arten, auch bei *A. titanum*, der Frage nach der Anzahl der Stamina pro Blüte aus dem Wege gehen.

et al. (1967). Sie untersuchten an Schnittserien u. a. den Leitbündelverlauf in Blüten von 23 Arten der *Araceae*, darunter vier Lasioideen aus drei Gattungen, aber keine *Amorphophallus*-Art. In bezug auf Tepalen und Stamina äußern sie (l. c.) zusammenfassend: "Where the appendages are distinct, each contains one vascular bundle, but where connation occurs, the vascular bundles do not necessarily correspond in number and position to the component units." Danach wäre ein Stamen, das mehrere Leitbündel enthält, als mehreren Staubblättern homolog zu betrachten, und auch die Stamina von *Amorphophallus titanum* wären demnach als Synandrien anzusehen. Was sich auf den ersten Blick als eine männliche Blüte mit der ungewöhnlich hohen Durchschnittszahl von 7,6 Staubblättern darbietet, die unter den Araceen nur von *Dracontium gigas* (Seem.) Engl. (mit drei Wirteln von je drei Stamina) übertroffen zu werden scheint (ENGLER 1920), - das wäre dann nicht als einzelne Blüte, sondern als Partialinfloreszenz zu verstehen, und so würde auch plausibel, wieso man der "blütenartigen" Anordnung der Stamina nur so unregelmäßig begegnet.

Die durch FRENCH's Untersuchungen (1986b) dokumentierte Heterogenität in der Innervierung der Stamina von 13 *Amorphophallus*-Arten (*A. titanum* ist nicht darunter) gibt natürlich zu denken: Einerseits wäre zu prüfen, in welcher Beziehung die Nervaturtypen zur Gliederung der umfangreichen Gattung in Sektionen stehen. Andererseits könnte sie aber auch vor einer Überschätzung der Aussagekraft der Leitbündelversorgung der Staubblätter warnen. Schließlich ist in den letzten Jahrzehnten mehr als einmal die Bedeutung des Leitbündelverlaufes im Hinblick auf die Klärung morphologischer, taxonomischer und phylogenetischer Fragen überbewertet worden (NAPP-ZINN 1974).

Auch der dritte Punkt unserer Diskussion, die Frage nach dem Entleerungsmechanismus der *Amorphophallus*-Stamina, knüpft an die Publikation von VAN TIEGHEM aus dem Jahre 1866 an. Kurz zuvor hatte CHATIN (1866) zwei Familien entdeckt, bei denen die Theken den Pollen durch subapikale Poren entlassen: die Ericaceen und die Melastomataceen. Diese beiden Familien lassen die "faser"artigen Verstärkungen, wie sie uns von den Zellwänden des Exotheciums longizider Pollensäcke geläufig sind, vermissen, sie sind somit für die Freisetzung des Pollens entbehrlich, und CHATIN glaubte, davon die Regel ableiten zu können: "les anthères qui s'ouvrent par des pores terminaux sont privées de cellules fibreuses". Dem tritt nun VAN TIEGHEM (1866) entgegen, und zwar zunächst mit dem Hinweis auf Beobachtungen von PURKINJE (1830), der bereits bei den poriziden Antheren von *Zantedeschia aethiopica* (L.) Spreng (syn. *Richardia africana* Kunth) und *Arum fornicatum* Faserzellen entdeckt hatte. VAN TIEGHEM geht nun bei einer ganzen Reihe von Araceen der Ausbildung der „Faserschicht“ nach und findet sie überall wohlentwickelt, ganz gleich, ob die Dehiscenz der Theken apikal erfolgt (*Zantedeschia*, *Aglaonema* u.a.), ob es sich um Übergangsformen wie *Arum* und

Dracunculus handelt oder ob sich die Pollensäcke an Quer- (*Arisarum*) oder Längsstreifen öffnen (*Calla*, *Anthurium* u. a.). Andererseits fehlen bei *Solanum* die "Faserzellen" fast ganz und bei *Lycopersicon* vollkommen; im ersten Fall handelt es sich um apikale, im zweiten um longitudinale Dehiscenz, mit anderen Worten: VAN TIEGHEM findet keine Beziehung zwischen dem Fehlen oder Vorhandensein der "Faserschicht" auf der einen Seite und den verschiedenen Öffnungsmodi der Pollensäcke auf der anderen. Zu demselben Resultat gelangen neuerdings auch GERENDAY & FRENCH (1988), die - offensichtlich in Unkenntnis der Arbeiten von PURKINJE, CHATIN und VAN TIEGHEM sowie eines großen Teiles der späteren einschlägigen Literatur - noch einmal Vertreter von elf "poriziden Monocotylenfamilien" untersuchten und allein bei zwei derselben (näherhin bei *Mayaca fluviatilis* Aubl. und vier von sechs bearbeiteten *Dichorisandra*-Arten) keine „endothelial thickenings“ haben finden können. Dementsprechend hypothetisch fallen die Antworten auf die Fragen nach den wirksamen Mechanismen aus. Nehmen wir einen Fall wie *Zantedeschia*, bei der die Lokulamente bis dicht unterhalb ihrer gemeinsamen Öffnung rundum mit einer ordentlichen „Faserschicht“ ausgekleidet sind. Sie müßte bei der Reifung schon schrumpfen, sollte sie dafür verantwortlich sein, daß der Pollen wurst- oder fadenförmig hinausgepreßt wird. Bleibt ihr Volumen aber konstant, so eignet sich zur Erklärung vielleicht eine von VAN TIEGHEM eher beiläufig (S. 183, Anm. 2) mitgeteilte Beobachtung: In Staubblatt-Lokulamenten von *Arum "vulgare"* und *Richardia*, die den Pollen eigentlich schon entlassen hatten, fand er häufig eine große Zahl von Pollenschläuchen, die aus zurückgebliebenen Pollenkörnern hervorgegangen waren. Man könnte sich vorstellen, daß die übrigen Pollenkörner durch die austreibenden Pollenschläuche hinausgepreßt worden sind.

Angesichts der ungewöhnlich großen Zahl von Zellenlagen, aus denen sich das Endothecium von *Amorphophallus titanum* zusammensetzt, nämlich bis zu sechs, ist anzunehmen, daß die Antherenwand ziemlich steif bleibt. Der Entleerungsmechanismus wäre deshalb noch zu prüfen. Größere Mengen zurückgebliebener Pollenkörner fanden wir in den entleerten Pollensäcken jedenfalls nicht und solche mit Pollenschläuchen schon gar nicht. Tatsächlich scheint noch bei keiner anderen Araceen-Art eine höhere Anzahl von Endotheciumschichten gefunden worden zu sein. JOHRI et al. (1992) behandeln dieses Thema in ihrer handbuchartigen Darstellung wohl in Hinblick auf andere Familien, nicht aber in Bezug auf die Araceen. In dem einleitenden allgemeinen Teil ihres Werkes heißt es hierzu lediglich: „Occasionally, the endothecium becomes biseriate. It is five or six layers thick in *Nicotiana tabacum*... and *Voacanga foetida*...“ (l.c., S.6 und die dort zitierten indischen Originaluntersuchungen). Nach der Abbildung RICHTER's (1929) hat *A. rex* immerhin ein vier- bis fünfschichtiges Endothecium. Soweit die nur schwach vergrößerten Mikrofotografien von EYDE et al. (1967) überhaupt Einzelheiten

erkennen lassen, handelt es sich dort offenbar immer nur um einzellschichtige Endothecien. Bei seinen Endothecium-Studien hat sich FRENCH (1985), was Querschnitte durch Antheren betrifft, auf eine geringe Zahl von Arten beschränkt und die Beschaffenheit des Endotheciums in erster Linie auf Grund der Wandverstärkungen einzelner Zellen in Mazerationspräparaten sowie an Hand von Flächenansichten beurteilt. Für fünf *Amorphophallus*-Arten (ohne *A. rex* und *A. titanum*) gibt er ein bis drei Endotheciumschichten an und beschreibt ähnliche Wandverdickungen, wie wir sie bei *A. titanum* gefunden haben.

6.4.5 Zusammenfassung

Die Blüten von *Amorphophallus titanum* wurden licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht.

Der fertile Abschnitt des Kolbens unseres Exemplars von *A. titanum* setzt sich aus einem unten liegenden Ring von etwa 200 weiblichen und einem darüber angeordneten Bereich mit ungefähr 330 männlichen Blüten zusammen, die jeweils in mehreren Schrägzeilen angeordnet sind. Blütenhüllen sind weder bei weiblichen noch bei männlichen Blüten festzustellen.

Die weiblichen Blüten bestehen aus einem halbkugeligen Fruchtknoten von ungefähr 1 cm Durchmesser, dem ein etwa 1,5 cm langer Griffel mit kopfig verdickter Narbe aufsitzt.

Die Epidermis von Fruchtknoten und Griffel ist mit sehr starken und auffälligen Cuticularfalten und Papillen versehen. Die in der Mitte vertiefte Narbe ist zum Zeitpunkt der Empfängnis durch große Mengen an Sekret feucht; die belegungsfähigen Zellen stellen lange Papillen dar. Um den Griffelkanal liegt eine hohe Anzahl von Leitbündeln. In der Fruchtknotenwand befinden sich zahlreiche Idioblasten mit Ca-Oxalat-Rhaphidenbündeln sowie gerbstoffführende Zellen. Der Fruchtknoten besteht aus zwei oder drei Fächern mit je einer Samenanlage, die anatrop gebaut ist und zwei Integumente besitzt. Vor der Mikropyle befinden sich größere Mengen einer schleimartigen Substanz.

Als männliche Blüte wird eine Gruppe von meist sechs bis acht Staubblättern betrachtet, jedes mit einem kurzen und breiten Filament, das mit einer leichten Anschwellung in die zwei Theken mit vier Pollensäcken übergeht. Das Filament enthält mehrere Leitbündel. Die Bewertung von Stamina als Synandrien und damit von Staubblattgruppen als Partialinfloreszenzen wird diskutiert.

Von je zwei Pollensäcken wird der Pollen in Form von Schnüren durch eine gemeinsame Öffnung ausgepreßt und gelangt auf die darunterliegenden Narben. Die Pollen"schnüre" bestehen aus reichlich vorhandenem Pollenkitt, in den Monaden sowie sterile, acetolyseresistente Pollenkörner eingebettet sind. Eine

Beziehung zwischen dem mehrschichtigen Endothecium und einem aktiv erfolgenden Auspreßvorgang bei der Öffnung der Antheren bleibt ungewiß.

Spaltöffnungen fehlen auf Fruchtknoten und Griffel vollständig, treten jedoch auf den Filamenten der Stamina gehäuft auf.

6.4.6 Summary

Morphological and anatomical investigations on the flowers of *Amorphophallus titanum*.

The flowers of *A. titanum* were investigated by light- and scanning electron microscopy.

The fertile segment of the spadix of our specimen consists of a lower zone of approximately 200 female flowers and a more distally located ring of nearly 330 male flowers, forming several oblique lines. There is no perianth visible in the adult stage.

The female flowers are composed of a hemispheric ovary, approximately 1 cm in diameter and a 1,5 cm long style with a thickened stigma. The epidermal cells of ovary and style possess strong and eminent cuticular foldings and papillae. The stigma is wetted by a large amount of secretion during the receptive phase; the receptive cells are long papillae. The stylar channel is surrounded by a high number of vascular bundles. There are numerous idioblasts containing calcium oxalate raphides, and tannin cells. The ovary consists of two or three compartments containing one anatropous ovule with two integuments in each. There is a slimy mass before the micropylar opening.

A group of mostly six to eight stamens is regarded as a male flower. The short and broad filament turns with a slight swelling into the two lobes with four pollen sacs. The filament contains several vascular bundles. The interpretation of stamens as synandria (and therefore of anther groups as partial inflorescences) is discussed.

The pollen cords are pressed out by the two pollen sacs of a lobe through a common opening and are deposited onto the stigmas. They consist of a large amount of pollenkitt, embedded monads and sterile pollen grains resistant to acetolysis. A relation between the multilayered endothecium and an active pressing out of the pollen cords during the opening of the anthers still remains uncertain.

Stomata are completely lacking on ovary and style but are frequent on the filaments of the stamens.

Literatur

- BARABÉ, D. & L., CHRÉTIEN (1985): Floral anatomy of *Monstera deliciosa* (Araceae). Canad. J. Bot. 63: 1423-1428; BECCARI, O. (1878): Untitled Note. Bull. R. Soc. Toscanaortic. 3: 271; BOGNER, J. (1987): Morphological variation in Aroids. Aroideana 10: 4-16; BOWN, D. (1988): Aroids. Plants of the Arum family. London, Century; CAMP, W. H. (1937): Notes on the physiology and morphology of *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 190-197; CHATIN, A. (1866): Localisation des cellules fibreuses dans quelques anthères; absence de ces cellules dans les anthères d'un grand nombre de plantes. C. R. Acad. Sci. (Paris) 62: 172-176; CHESTER, G. D. (1897): Bau und Function der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 15: 420-431; ENGLER, A. (1884): Beiträge zur Kenntniss der Araceae. V. 12. Über den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blütenmorphologie derselben. Bot. Jahrb. Syst. 5: 141-188; 287-336; ENGLER, A. (1911): Das Pflanzenreich. IV. 23 C (Heft 48). Araceae-Lasioideae. Engelmann, Leipzig; ENGLER, A. (1920): Das Pflanzenreich. IV. 23 A (Heft 74). Araceae - Pars generalis et Index familiae generalis. Engelmann, Leipzig; EVERETT, T. H. (1937): The cultivation and development of *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 181-185; EYDE, R. H., NICOLSON, D. H. & P. SHERWIN (1967): A survey of floral anatomy in Araceae. Amer. J. Bot. 54: 478-497; FRENCH, J. C. (1985): Patterns of endothelial wall thickening in Araceae: Subfamilies Calloideae, Lasioideae, and Philodendroideae. Bot. Gaz. 146: 521-533; French, J. C. (1986a): Ovular vasculature in Araceae. Bot. Gaz. 147: 478-495; French, J. C. (1986b): Patterns of stamen vasculature in the Araceae. Amer. J. Bot. 73: 434-449; French, J. C. (1987): Structure of ovular and placental trichomes of Araceae. Bot. Gaz. 148: 198-208; GANDAWIJAJA, D., IDRIS, S., NASUTION, R., NYMAN, L. P. & J. ARDITTI (1983): *Amorphophallus titanum* Becc.: a historical review and some recent observations. Ann. Bot. 51: 269-278; GERENDAY, A. & J. C. FRENCH (1988): Endothelial thickenings in anthers of porate monocotyledons. Amer. J. Bot. 75: 22-25; GOEBEL, K. (1933): Organographie der Pflanzen. III. Teil Samenpflanzen. 3. Aufl., Jena, Gustav Fischer; GRAYUM, M. H. (1986): Correlations between pollination biology and pollen morphology in the Araceae, with some implications for angiosperm evolution. In: S. Blackmore & I. K. Ferguson (Eds.): Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser. 12: 313-327; HOOKER, J. D. (1891): *Amorphophallus titanum*. Curti's Bot. Mag. 3 (47): 7153-7155; JOHRI, B. M., AMBEGAOKAR, K. B. & P. S. SRIVASTAVA (1992): Comparative Embryology of Angiosperms. Springer, Berlin, Heidelberg, New York; Koernicke, M. (1937): Über den Bonner *Amorphophallus titanum* Becc. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55: 427-436; Koernicke, M. (1938): *Amorphophallus titanum* Becc. Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. 101: 180-206; LAIBACH, F. (1952): Wuchsstoff und Blütenbildung. Beitr. Biol. Pfl. 29: 129-141; LAIBACH, F. & F. J. KRIBBEN (1951): Die Bedeutung des Wuchsstoffs für die Bildung und Geschlechtsbestimmung der Blüten. Beitr. Biol. Pfl. 28: 131-144; LEICK, E. (1915): Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Bedeutung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 33: 518-536; NAGY, K. A., ODELL, K. D. & R. S. SEYMOUR (1972): Temperature regulation by the inflorescence of *Philodendron*. Science 178: 1195-1197; NAPP-ZINN, K. (1974): Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes. 2. Lieferung.- In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart; NAPP-ZINN, K. (1988): Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. 2. Lieferung. In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart; PACINI, E. & B. E. JUNIPER (1983): The ultrastructure of the formation and development of the amoeboid tapetum in *Arum italicum* Miller. Protoplasma 117: 116-129; PIJL, L. VAN DER (1937): Biological and physiological observations on the inflorescence of *Amorphophallus*. Rec. Trav. Bot. Neerl. 34: 157-167; POHL, F. (1931): Anatomische und ökologische Untersuchungen am Blütenstande von *Philodendron selloum* Schott, mit besonderer Berücksichtigung der Harzkanäle und der Beschaffenheit der Pollenkittstoffe. Planta 15: 506-529; PURKINJE, J. E. (1830): De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis. Commentatio phytotomica. Vratislaviae, Gruesonil; RICHTER, S. (1929): Über den Öffnungsmechanismus der Antheren bei einigen Vertretern der Angiospermen. Planta 8: 154-184; STOUT, A. B. (1937): Some observations of flower behaviour in *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 197-200; TIEGHEM, PH. VAN (1866): Recherches sur la structure des Aroïdées. Ann. Sci. nat. 5e Sér., Bot. 6: 72-210; TIEGHEM, PH. VAN (1907): Remarques sur l'organisation florale et la structure de l'ovule des Aracées.- Ann. Sci. nat., 9e

Sér., Bot. 5: 312-320; WALKER, D. B., STERNBERG, L. & M. J. DE NIRO (1983): Direct respiration of lipids during heat production in the inflorescence of *Philodendron selloum*. Science 220: 419-421; WALKER, J. W. (1976): Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. In: I. K. Ferguson & J. Muller (Eds.): Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser. 1: 251-308; WIDJAJA, E. A. (1982): Floral spirals in *Amorphophallus* spp. not conforming with Fibonacci numbers. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 79: 458-460; WIT, H. C. D. DE (o. J.): Knaurs Pflanzenreich in Farben, Bd. 2, Höhere Pflanzen II.- Zürich; ZAVADA, M. S. (1983): Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. Bot. Rev. 49: 331-379.

6.5 Mikromorphologie des Blütenstandes

CHRISTOPH NEINHUIS UND MARTIN WOLTER

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen der Mikromorphologie pflanzlicher Organe stellen heute eine wichtige Informationsquelle für taxonomische und funktionelle Fragestellungen dar (Übersicht bei BARTHLOTT & EHLE 1977, BARTHLOTT 1990), so daß sie auch in die Untersuchungen von *Amorphophallus titanum* einbezogen wurden.

Neben der Anatomie des Blütenstandes wird die Mikromorphologie der Blüten in einem anderen Kapitel dieses Bandes behandelt (BOECKER et al.). In diesem Kapitel wird die Mikromorphologie der Spatha und des Appendix im Vergleich zu vier anderen Arten vorgestellt. Beide Strukturen stehen im Dienst der Bestäubungsbiologie und somit sind Mikrostrukturen zu erwarten, wie sie auch von Blüten bekannt sind. Hierzu gehören papillöse Epidermiszellen mit Cuticularfalten, charakteristisch für Petalen (BRINGMANN & KÜHN 1955, BAAGØE 1977, BARTHLOTT 1980), oder wachsige bzw. ölige Überzüge, Charakteristika für Araceen-Kesselfallenblüten (KNOLL 1926).

Neben der hier erstmals vorgenommenen Beschreibung der Mikromorphologie des Blütenstandes von *A. titanum* wurden vier weitere Arten vergleichend untersucht, da eine diesbezügliche Untersuchung bisher nicht vorliegt. Lediglich ITTENBACH (1993) hat in seiner Untersuchung der afrikanischen *Amorphophallus*-Arten die Mikromorphologie mitberücksichtigt.

6.5.1 Material und Methoden

Die Blütenstände der untersuchten Pflanzen (*Amorphophallus eichleri*, *A. aphyllus*, *A. variabilis*, *A. rivieri*) stammen wie *A. titanum* aus der Sammlung des Botanischen Gartens Bonn.

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen (REM) wurde entweder Frischmaterial oder in 70%igem FAA (70 %iges Ethanol, Formalin, Essigsäure, 90:5:5) fixiertes Material verwendet. Die Untersuchung auf Epicuticularwachse fand an luftgetrocknetem, alle anderen an Luft - oder

critical-point getrocknetem Material statt. Die Proben wurden mit doppelseitigem Klebeband auf Aluminiumteller befestigt, mit Leitsilber (Demetron, Hanau) umrandet und in einem Sputter Coater (Balzers Union SCD 040) mit Gold bedampft (ca. 25 nm). Die Untersuchung wurde mit einem Cambridge Stereoscan 200 durchgeführt.

6.5.2 Ergebnisse

6.5.2.1 Appendix

Die Epidermis des Appendix von *A. titanum* ist auf seiner gesamten Länge einheitlich gestaltet. Sie besteht aus isodiametrischen leicht gewölbten Zellen, die dicht mit epicuticularen Wachsen bedeckt sind. Zwischen die Epidermiszellen eingestreut finden sich zahlreiche Spaltöffnungen; sie sind frei von Wachsen. Bei den Wachsen handelt es sich um unregelmäßig angeordnete Schuppen (Abb. 1,2).

Lediglich an der Basis des Appendix, im Übergang zu den männlichen Blüten, finden sich einige besondere Strukturen. Während der größte Teil des Appendix mehr oder weniger glatt ist, finden sich in dieser Zone mehrzellige warzige oder papillöse Strukturen, die auf ihrer Spitze teilweise Spaltöffnungen tragen und wachsfrei sind, bzw. von einem Sekret überzogen erscheinen.

Die Appendices der anderen Arten sind, mit Ausnahme von *A. aphyllus*, ebenfalls stark bewachst. *A. aphyllus* trägt nur eine geringe Wachsauflage aus kleinen Schuppen und die Epidermiszellen haben nur schwach gewölbte Periklinalwände.

Bei den drei anderen Arten sind die Epidermiszellen stark gewölbt, die Mikromorphologie der Wachse ist jedoch sehr heterogen. Bei *A. rivieri* handelt es sich ebenfalls um Schuppen, doch sind ihre Ränder stark zerschlitzt, so daß sie wie aus parallel aneinandergereihten Stäbchen zusammengesetzt erscheinen (Abb. 3).

Bei *A. variabilis* finden sich neben Schuppen dünne filamentartige Wachskristalle. Die Wachse von *A. eichleri* weichen stark von denen der anderen Arten ab, denn es handelt sich um recht große Röhren, zwischen denen sich stäbchen- bzw. filamentförmige Kristalle befinden (Abb.4). Bei allen vier Arten sind die Spaltöffnungen auf dem Appendix wachsfrei.

6.5.2.2 Spatha

Grundsätzlich lassen sich bei der Spatha von allen untersuchten Arten Blattober- und -unterseite - bzw. Innen- und Außenseite - deutlich voneinander unterscheiden, wobei die Unterschiede an der Basis der Spatha deutlicher zu Tage treten als am Blattrand. Die Außenseite der Spatha von *A. titanum* ist durchgängig durch zahlreiche Spaltöffnungen und relativ schwach gewölbte Epidermiszellen gekennzeichnet, die eine ausgeprägte Cuticularfaltung aufweisen (Abb. 5). Bei *A. aphyllus* sind die Zellen zusätzlich mit einer unregelmäßig dichten Schicht epicuticularer Wachskristalle bedeckt (Abb. 6).

Die Oberseite der Spatha von *A. titanum* weist in der Regel etwas stärker gewölbte Periklinalwände und eine feinere Cuticularfaltung auf (Abb. 7). Es lassen sich jedoch Unterschiede zwischen den einzelnen Arten feststellen. So sind die Epidermiszellen der Spathaoberseite bei *A. aphyllus* durchweg gleich gestaltet (Abb. 8), während sie an der Spathabasis bei *A. variabilis* einen nahezu quadratischen Umriß und eine Differenzierung in der Cuticularfaltung zwischen Zentralfeld und Antiklinalfeld aufweisen (Abb. 9), gegenüber den isodiametrischen Zellen zum Spatharand hin. An der Spathabasis von *A. rivieri* sind vielzellige tuberculate Auswüchse zu finden (Abb. 10).

A. titanum und *A. eichleri* sind durch den Besitz von Epidermispapillen auf der Spathaoberseite charakterisiert. Bei *A. titanum* sind sie haarförmig verlängert und werden durch den zentralen Teil der Periklinalwände gebildet (tabularkonvexe Zellwände). Sie sind auf den Bereich der Spathabasis beschränkt und ihre Oberfläche ist völlig glatt (Abb. 11).

Bei *A. eichleri* besteht die gesamte Epidermis der Spathaoberseite aus papillösen Zellen, deren Cuticula zusätzlich stark gefaltet ist (Abb. 12). Die Höhe der Papillen nimmt vom Spatharand zur Basis hin zu und erreicht dort etwa 15 µm, während die Papillen von *A. titanum* etwa 30 µm Höhe erreichen.

6.5.3 Diskussion

Die vergleichende rasterelektronenmikroskopische Untersuchung der fünf *Amorphophallus*-Arten hat z.T. deutliche Unterschiede in der Mikromorphologie aufgezeigt, doch sind die generellen Merkmale weitgehend identisch. Die Interpretation der Ergebnisse wird hier mit gewisser Vorsicht vorgenommen, da zum einen nur fünf der etwa 170 Arten (mündl. Mitteilung ITTENBACH) untersucht wurden und zum zweiten immer berücksichtigt werden muß, daß die Ausprägung einzelner Strukturen innerhalb einer Art variieren kann, was aufgrund des wenigen Materials ebenfalls nicht erschöpfend berücksichtigt werden konnte.

6.5.3.1 Appendix

Der Appendix aller untersuchten *Amorphophallus*-Arten unterscheidet sich von den anderen Infloreszenzteilen durch die stark ausgeprägte Schicht epicuticularer Wachse [bei dem von ITTENBACH (1993) untersuchten Material handelte es sich ausschließlich um fixierte Infloreszenzen, so daß keine zuverlässigen Aussagen über das Vorkommen von Wachsen möglich waren]. Sie verursacht zum einen den matten Glanz, übernimmt aber wohl auch einige Funktionen bei der Bestäubung. Wie schon frühere Autoren bemerkten, verursachen wachsig oder ölige Überzüge auf Blüten bzw. Infloreszenzen, daß Insekten sich nicht halten können und herunterfallen (KNOLL 1914, CAMMERLOHER 1931, STORK 1980). Ob diese Eigenschaft die wichtigste Funktion der Wachse darstellt, sei dahingestellt, denn bei den Blütenständen von *Amorphophallus*-Arten handelt es sich in der Regel nicht um Kesselfallen im engeren Sinne.

Eine weitere wichtige Eigenschaft von Wachsen ist, daß sie die Benetzbarkeit eines Organs herabsetzen (HOLLOWAY 1969, RENTSCHLER 1971), was vor allem für Laubblätter ausgesprochen wichtig ist. Besonders Blattunterseiten weisen oft eine ausgeprägte Wachsschicht auf (s.u.), was mit dem Gasaustausch in Verbindung steht, denn die Diffusion von CO₂ wird durch einen Wasserfilm über den Stomata um etwa den Faktor zehntausend herabgesetzt (DARWIN 1886, SMITH & MCCLEAN 1989). Diese Funktion könnte, mit umgekehrtem Vorzeichen auch für die Wachse des Appendix zutreffen, denn in seinem Inneren werden gasförmige Geruchsstoffe gebildet, die durch die zahlreich vorhandenen Spaltöffnungen nach außen gelangen müssen. Zudem betreibt das Osmophor einen ausgeprägten Gaswechsel, da sehr viel Sauerstoff für die Erwärmung über die Umgebungstemperatur benötigt wird.

Die unterschiedliche Mikromorphologie der Wachse spielt in diesem Zusammenhang keine Rolle, da die Benetzbarkeit eines Organs von ihrer Ausgestaltung unabhängig ist. Möglicherweise liegt hier ein Merkmal vor, daß, bei einer vollständigen Bearbeitung der Gattung, Bedeutung für die Systematik erlangt, wie es für andere Gruppen bereits nachgewiesen wurde (BARTHLOTT & FRÖLICH 1983, BARTHLOTT & WOLLENWEBER 1981).

6.5.3.2 Spatha

Die Mikromorphologie der Spatha zeigt im wesentlichen die gleichen Strukturen wie sie auch von Blüten bekannt sind (BRINGMANN & KÜHN 1955, BAAGØE 1977, BARTHLOTT 1980). Die Epidermiszellen weisen durchweg eine gefaltete Cuticula auf, die zumindest für die Blüten eine wichtige Rolle bei der

Bestäubung übernehmen kann, da sie zum einen für bestimmte Glanzeffekte verantwortlich ist, andererseits die Farbsättigung beeinflusst (KUGLER 1970).

Besonders auffallend ist hier die Struktur der Spatha von *A. eichleri*, die sich auch bei *A. lewallii* Malaisse & Bamps, *A. gomboczianus* Pic. Serm. und *A. johnsonii* N.E.Br. findet (ITTENBACH 1993).

Zusätzlich ist bekannt, daß zumindest Honigbienen in der Lage sind die Textur von Blütenblättern zu erkennen, was dazu dienen könnte, Blüten mit unterschiedlichen Cuticularfaltungen zu unterscheiden, oder die Orientierung innerhalb der Blüte zu erleichtern (KEVAN & LANE 1985). Ob das auch auf die Bestäuber von *Amorphophallus*-Arten zutrifft, muß zur Zeit Spekulation bleiben, denn zum einen ist die Blütenbiologie weitgehend unbekannt, zum zweiten weiß man von den wenigen nachgewiesenen Bestäubern (Schmeißfliegen, verschiedene Käfergruppen) nicht, ob sie in der Lage sind, derartige Strukturen wahrzunehmen.

Die etwas stärkere Cuticularfaltung und teilweise Bewachung der Spathaaußenseite könnte wiederum im Zusammenhang mit dem Gasaustausch gesehen werden, denn hier finden sich zahlreiche Spaltöffnungen, für die das oben bereits für den Appendix angeführten Argument ebenfalls gilt.

Die Bedeutung der haarförmig verlängerten Epidermispapillen an der Innenseite der Spathabasis von *A. titanum* ist ebenfalls unklar. Möglicherweise stehen sie im Zusammenhang mit der Blütenbiologie, indem sie das Entweichen der Bestäuber erschweren. Ähnliche Strukturen finden sich auch bei dem afrikanischen Artenkomplex um *A. johnsonii*, doch sind bei diesen Arten die Haare wesentlich länger und durch eine ausgeprägte Mikrostrukturierung charakterisiert (ITTENBACH 1993).

Zur Klärung der Funktion der komplizierten Mikrostrukturierung bedarf es einer breiter angelegten Untersuchung der Gattung, vor allem aber sind Feldstudien zur Blütenbiologie erforderlich, ohne die die oben ausgeführten Erklärungen Spekulation bleiben müssen.

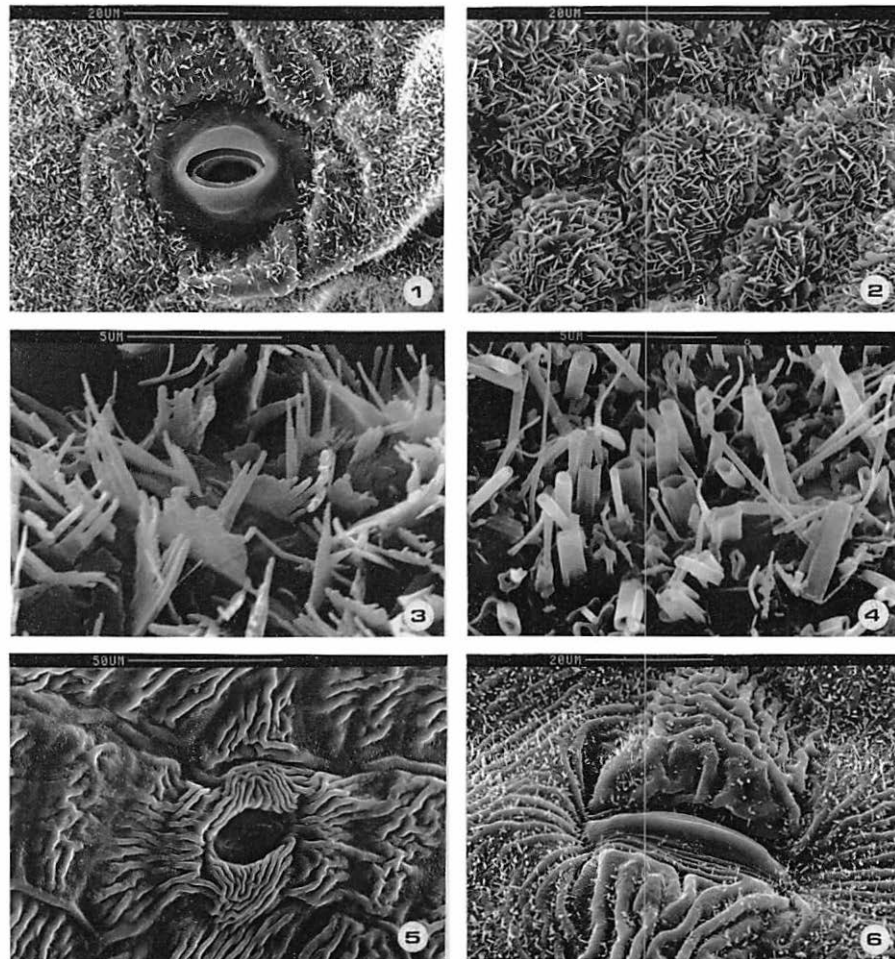


Abb. 1-6: **Abb. 1**, Epidermisoberfläche des Appendix von *A. titanum*, mit einem dichten Belag schuppenförmiger Wachse, wobei die Spaltöffnungen ausgespart sind. **Abb. 2**, Epidermis des Appendix von *A. titanum*. Die isodiametrischen Zellen sind durch konvexe äußere Zellwände und einen dichten Belag unregelmäßig angeordneter Wachsschuppen charakterisiert. **Abb. 3**, Epidermis des Appendix von *A. rivieri*, mit stark zerschlitzten Wachsschuppen. **Abb. 4**, Epidermis des Appendix von *A. eichleri*, mit röhrenförmigen Wachsen zwischen denen sich stäbchen- und filamentförmige Kristalloide befinden. **Abb. 5**, Außenseite der Spatha von *A. titanum*, mit einer ausgeprägten Cuticularfaltung. **Abb. 6**, Außenseite der Spatha von *A. aphyllus*, mit einer ausgeprägten Cuticularfaltung und einem lockeren Belag von Schuppen.

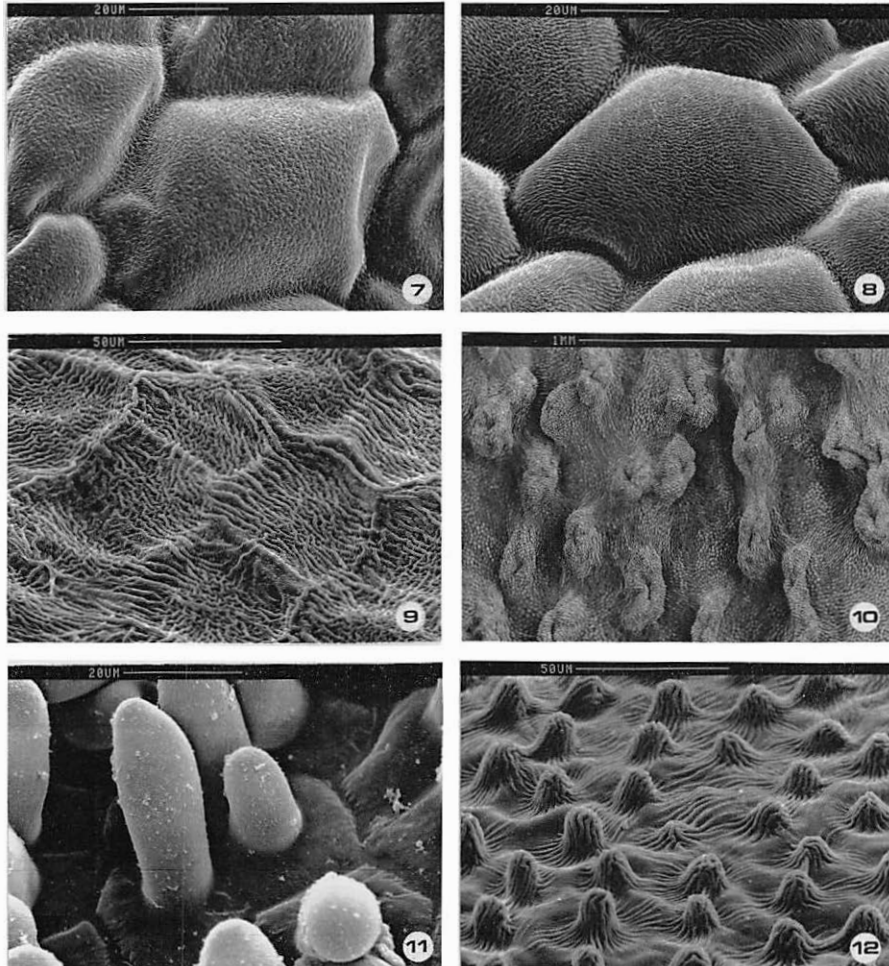


Abb. 7-12: Abb. 7, Spathaoberseite von *A. titanum*, mit gewölbten Periklinalwänden und einer feinen Cuticularfaltung. Abb. 8, Spathaoberseite von *A. aphyllus*, mit isodiametrischen Zellen und einer ausgeprägten Cuticularfaltung. Abb. 9, Basis der Spathainnenseite von *A. variabilis*. Die Epidermiszellen haben einen annähernd quadratischen Umriss und weisen eine Differenzierung in der Cuticularfaltung zwischen Zentralfeld und Antiklinalfeld auf. Abb. 10, Basis der Spathainnenseite von *A. rivieri*, mit vielzelligen tuberculaten Auswüchsen. Abb. 11, Basis der Spathainnenseite von *A. titanum*, mit tabularkonvexen Epidermiszellen ohne Cuticularfaltung. Abb. 12, Oberseite der Spatha von *A. eichleri*, mit papillösen Zellen und stark gefalteter Cuticula.

Literatur

- BAAG^oE, J. (1977): Microcharacters in the ligules of the Compositae. In V. H. Heywood J.B. Harborne & B.L. Turner (Eds.), The biology and chemistry of the Compositae (pp. 119-139). Academic Press, London; BARTHLOTT, W. (1980): Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (*Scrophulariaceae*). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 93: 379-390; BARTHLOTT, W. (1990): Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. In D. Claugher (Eds.), Scanning electron microscopy in taxonomy and functional morphology (pp. 69-94). Clarendon Press, Oxford; BARTHLOTT, W. & N. EHLER (1977): Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermisoberflächen von Spermatophyten. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 19: 367-467; BARTHLOTT, W. & D. FRÖLICH (1983): Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticularer Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. Pl. Syst. Evol. 142: 171-185; BARTHLOTT, W. & E. WOLLENWEBER (1981): Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. Tropische und subtropische Pflanzenwelt 32; BRINGMANN, G. & R. KÜHN (1955): Elektronenmikroskopische Befunde zur Morphologie der Cuticula von Blüten gärtnerischer und landwirtschaftlicher Nutzpflanzen. Z. Naturforsch. 10b: 47-58; DARWIN, F. (1886): On the relation between the "bloom" on leaves and the distribution of stomata. Journal of the Linnean Society (Botany) 22: 99-116; HOLLOWAY, P.J. (1969): The effects of superficial wax on leaf wettability. Annals of Applied Biology 63: 145-153; ITTENBACH, S. (1993): Taxonomie, Anatomie und Morphologie der afrikanischen Arten aus der Gattung *Amorphophallus* Blume ex Decaisne nom. cons. Diplomarbeit, Bonn; KEVAN, P.G. & M.A. LANE (1985): Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 4750-4752; KNOLL, F. (1914): Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen. J. wiss. Bot. 54: 448-498; KUGLER, H. (1970): Blütenökologie, 2. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart; RENTSCHLER, I. (1971): Die Wasserbenetzbarkeit von Blattoberflächen und ihre submikroskopische Wachsstruktur. Planta (Berl.), 96: 119-135; SMITH, W.K. & T.M. MCCLEAN (1989): Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. American Journal of Botany 76: 465-469. STORK, N.E. (1980): Role of waxblooms in preventing attachment to brassicas by the mustard beetle, *Phaedon cochleariae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 28: 100-107.

6.6 Pollenmorphologie

THOMAS BORSCH UND MARTIN WOLTER

Die Pollenmorphologie liefert bei vielen Angiospermen wichtige Hinweise über ihre systematische Position. So gehören Pollenmerkmale seit den umfassenden Arbeiten von WODEHOUSE (1935) und ERDTMAN (1952) zu den standardmäßig erfaßten Daten bei Forschungen zur Systematik. Pollenkörner beinhalten die Mikrogametophyten der Samenpflanzen und müssen für den Transport der Erbsubstanz geeignet sein: Dazu gehören ein Schutz vor zu starker Austrocknung, und vor schädlicher UV-Strahlung. Außerdem müssen Pollenkörner so konstruiert sein, daß gewisse mechanisch-funktionelle Notwendigkeiten erfüllt werden, wie ein Haften der Körner untereinander oder am Bestäuber, oder daß günstige flugmechanische Eigenschaften erreicht werden (CRANE 1986). Für bestimmte Arten oder Verwandtschaftskreise charakteristische Merkmale finden sich nicht nur in der äußeren Morphologie der Pollenkörner, sondern auch in der Ultrastruktur der Pollenwand und im Protoplasten.

Der Pollen von *Amorphophallus titanum* weist eine Reihe von Besonderheiten auf: er wird in langen Schnüren aus bestimmten Pori herausgepreßt. Die Pollenschnüre werden bis zu 1 cm lang, trocknen rasch aus und zerbrechen in Stücke, was bereits von STOUT (1937) beschrieben wurde. Sie bestehen aus einem Gemisch großer, fertiler und deutlich kleinerer steriler Körner, die alle durch große Mengen an Pollenkitt zusammengehalten werden.

Trotz dieser Eigentümlichkeiten war über den Pollen von *Amorphophallus titanum* bisher nur wenig bekannt. Die Angaben von STOUT (1937) beschränken sich auf eine Beschreibung von Merkmalen, die im Lichtmikroskop zu sehen sind. GRAYUM (1992) zeigt im Rahmen der vergleichenden Analyse der externen Pollen-Ultrastruktur der Araceen rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen eines fertilen Pollenkorns und seiner Exine.

Frischer Pollen stand durch das mehrmalige Blühen von *Amorphophallus titanum* im Botanischen Garten Bonn in ausreichender Menge zur Verfügung. Mittels unterschiedlicher Präparationstechniken und des kombinierten Einsatzes von Rasterelektronen- und Transmissionselektronenmikroskopie wird im

folgenden versucht, eine genaue Analyse der Pollenmorphologie und -ultrastruktur vorzunehmen und, soweit möglich, Homologieverhältnisse zu klären. Durch den Vergleich des Einflusses verschiedener Präparationstechniken sind interessante Aussagen möglich. So wurde auch die Acetolyse im Sinne von HESSE & WAHA (1989) als Werkzeug zur differenzierten Analyse der Pollenwand eingesetzt.

6.6.1 Material und Methoden

Pollen wurde während der Blüte von *Amorphophallus titanum* 1987 und 1996 im Botanischen Garten Bonn entnommen. Die Proben für die TEM-Untersuchungen stammen von 1987 und für die REM-Untersuchungen von 1987 und 1996.

Für die Rasterelektronenmikroskopie (REM) wurde in getrennten Ansätzen lufttrockener, frischer und in FAA fixierter oder acetolysierter Pollen verwendet. Fixierter oder acetolysierter Pollen wurde über eine Ethanolreihe entwässert und mit Ethanol/CO₂ über den Kritischen Punkt (cp) getrocknet. Acetolysiert wurde für 2 Minuten nach der von ERDTMAN (1960) beschriebenen Methode. Alle Proben wurden in einem Sputter Coater (Balzers Union SCD 040, Balzers GmbH, Wiesbaden) für 30 Sekunden bei 65 mA mit Gold (ca. 25 nm) besputtert und in einem Cambridge S 200 Rasterelektronenmikroskop untersucht, das mit einer LaB₆-Kathode für Hochauflösung ausgerüstet war. Für die Transmissions-elektronenmikroskopie (TEM) wurde frischer Pollen für 2 h in 1% OsO₄ in Phosphatpuffer fixiert, in ERL (Spurr's Medium) eingebettet, mit einem Glasmesser geschnitten und in einem Siemens Elmiskop EM 101 untersucht. Auf eine Nachkontrastierung wurde verzichtet. Größenmessungen und die Bestimmung des Verhältnisses beider Pollentypen zueinander wurden lichtmikroskopisch (LM) an Glycerinpräparaten nach einer Standardzeit von 24 h vorgenommen.

6.6.2 Ergebnisse

Lichtmikroskopisch erhobene Daten: Polleneinheit: Monade. Die Pollengröße und das Verhältnis fertiler zu sterilen Körnern wurde 1996 in einer Infloreszenz an drei verschiedenen Blüten bestimmt, die zu unterschiedlichen Zeiten Pollen abgaben. Extremwerte und ein Mittelwert (n=20) sind genannt. 9.5. 20.20 Uhr: fertile Körner (74-)81(-90) µm, 62 %, sterile Körner (21-)23(-24) µm, 38 %. 10.5. 8.45 Uhr: fertile Körner (66-)81(-94) µm, 64 %, sterile Körner (20-)22(-24) µm, 36 %. 10.5. 20.40 Uhr: fertile Körner (74-)82(-94) µm, 61 %, sterile Körner (20-)23(-25) µm, 39 %.

Die REM-Untersuchungen fertiler Pollenkörner ergaben nach verschiedenen Präparationstechniken:

A (luftgetrocknet, nicht acetolysiert). Pollenform: sphäroidal. Exine: von einer dicken Schicht Pollenkitt bedeckt, dessen Oberfläche glatt ist. Abb. 1 zeigt fertile und sterile Pollenkörner nach Lufttrocknung eines Pollenfadens. Der geordnete Verband der sterilen und fertilen Körner ist aufgebrochen, sie kleben $\pm$ unregelmäßig zusammen.

B (FAA-fixiert und anschließend cp-getrocknet): Pollenform: sphäroidal. Exine: auf der gesamten Oberfläche gleichmäßig ausgebildet; Perforationen und Lumina unterschiedlicher Größe sind vorhanden, die aber nur leicht eingetieft sind (Abb. 4,5).

C (acetolysiert und anschließend cp-getrocknet): Pollenform: sphäroidal. Exine: auf der Oberfläche einzelner Körner wechseln annähernd psilate mit punktaten und reticulaten Bereichen. Die Skulpturierung ist scharf, aber von sehr geringer Tiefe. Einzelne Körner sind überwiegend psilat, andere überwiegend retikulat (Abb. 6-8).

D (acetolysiert und anschließend luftgetrocknet): Pollenform: annähernd sphäroidal, die Pollenwand zeigt 6 bis 8 deutliche Eintiefungen. Exine: wie bei C; die Oberfläche zeigt aber zusätzlich eine leichte und unregelmäßige Wellung (Abb. 9).

Die TEM-Aufnahmen zeigen im Querschnitt ein fertiles Pollenkorn, an dem zwei weitere sterile kleben (Abb. 2). Das fertile Korn besitzt drei deutlich voneinander getrennte, homogene Wandschichten. Die äußere ist mäßig elektronendicht und schwankt von 0,7-1,9 μm Dicke. Darunter liegt eine elektronendichte, gleichmäßig 0,5 μm dicke Schicht. Es folgt eine wenig elektronendichte, $\pm$ gleichmäßig 2,5 μm dicke, zum Zellinneren hin unebene Schicht. Abb. 3 zeigt einen Ausschnitt der Pollenwand des fertilen Korns. Die sterilen Körner weisen nur die beiden äußeren Schichten auf; die elektronendichte zweite Schicht ist $\pm$ gleichmäßig 1,0 μm dick.

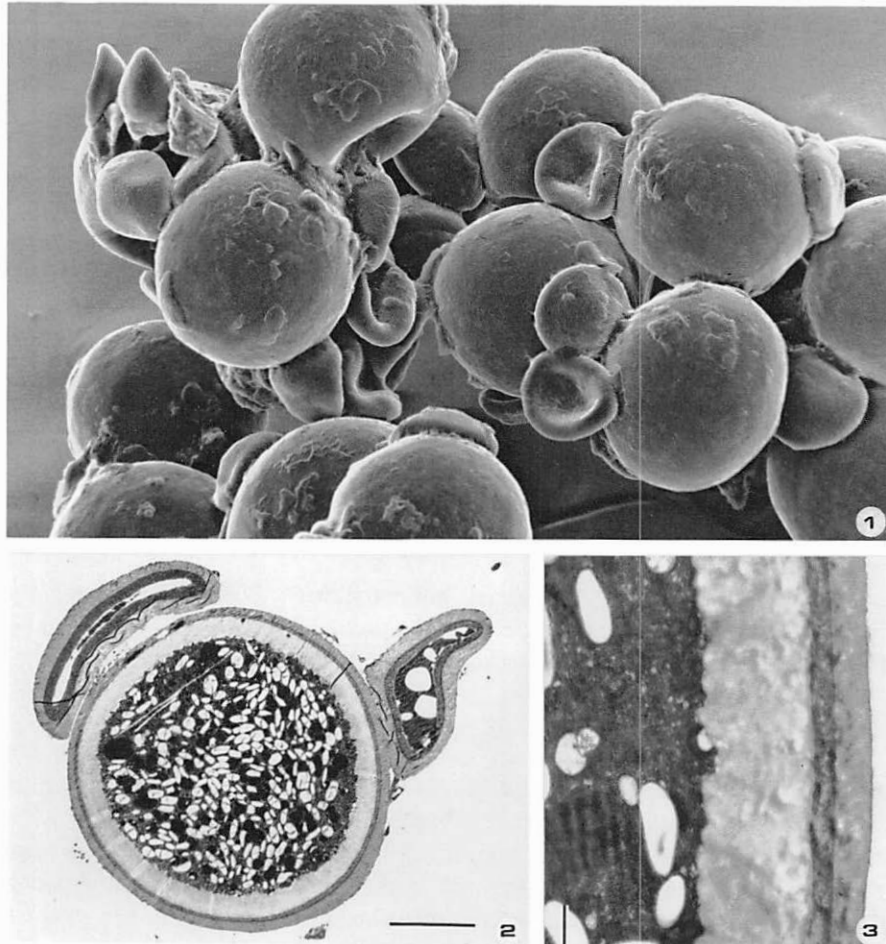


Abb. 1-3: Abb. 1, Lufttrockener Pollen (REM). Neben großen, sphäroidalen fertilen Pollenkörnern sind zahlreiche kleine, teilweise kollabierte sterile Körner vorhanden. Die Exine ist von Pollenkitt bedeckt; die Oberfläche weist keine Skulpturierung auf. Maßstab 100 μm . Abb. 2, Schnitt (TEM) durch ein fertiles und zwei anhaftende sterile Pollenkörner. Maßstab 10 μm . Abb. 3, Schnitt (TEM) durch die Wand eines fertilen Pollenkorns. P Pollenkitt, E Ektexine, I Intine. Maßstab 2 μm .

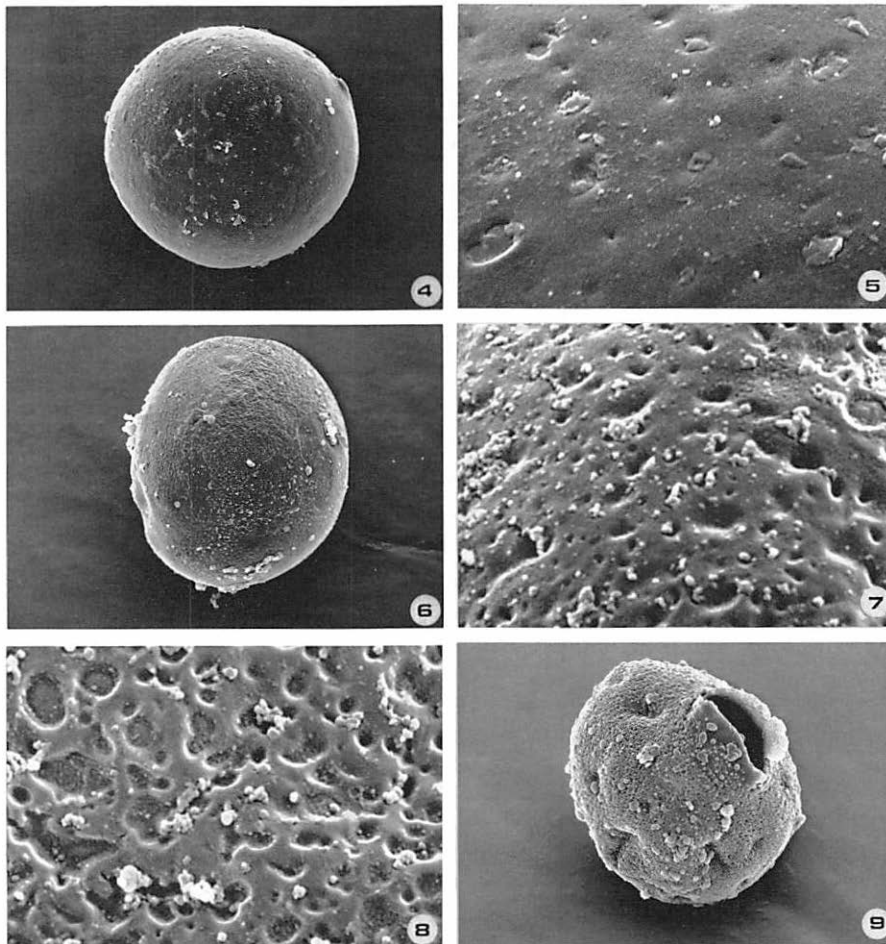


Abb. 4-9: **Abb. 4**, Fertiles Pollenkorn (REM), in FAA fixiert und anschließend cp-getrocknet. **Abb. 5**, Aufsicht auf die Exine (REM) eines fertilen Pollenkorns, in FAA fixiert und anschließend cp-getrocknet. **Abb. 6**, Fertiles Pollenkorn (REM), acetolysiert und anschließend cp-getrocknet. **Abb. 7**, Aufsicht auf die Exine (REM) eines fertilen Pollenkorns, acetolysiert und anschließend cp-getrocknet. Die Skulpturierung ist retikulat. **Abb. 8**, Aufsicht auf die Exine (REM) eines fertilen Pollenkorns, acetolysiert und anschließend cp-getrocknet. Die Skulpturierung ist punktat bis foveolat. Abb. 7 und 8 zeigen Details von Pollenkörnern aus derselben Infloreszenz. **Abb. 9**, Fertiles Pollenkorn (REM), acetolysiert und anschließend luftgetrocknet. An mehreren Stellen ist die Pollenwand eingedrückt, an einer Stelle ist sie aufgebrochen. Maßstab bei ganzen Pollenkörnern 10 μm , bei Exinedetails 2 μm .

6.6.3 Diskussion

Bei Araceen ist aperturater Pollen (monosulcat, zonat, diaperturat, forat) ursprünglich, was aufgrund von in- und outgroup-Untersuchungen sowie fossilen Belegmaterials gut gesichert ist (GRAYUM 1992). Allerdings hat nur eine geringe Zahl der heute lebenden Taxa noch aperturaten Pollen. Inaperturater Pollen, der in der Familie heute am weitesten verbreitet ist, scheint fast immer von monosulcatem Pollen abgeleitet zu sein, und mag als "effektives Ende" einer evolutiven Entwicklungsreihe angesehen werden. *A. titanum* hat nach Angaben von GRAYUM (1992), wie auch die übrigen *Amorphophallus*-Arten, inaperturaten Pollen.

Bei den lufttrockenen und cp-getrockneten Pollenkörnern sind äußerlich keine Aperturmerkmale zu finden (Abb. 1,4,6). Auffallend sind jedoch eingedrückte oder aufgebrochene Stellen, die mit Regelmäßigkeit bei acetolysierten und anschließend luftgetrockneten Pollenkörnern zu finden sind. Die Acetolyse zerstört alle Teile der Pollenwand, die nicht aus vollständig auspolymerisiertem Sporopollenin bestehen (HESSE & WAHA 1989), so auch die Intine. Denkbar ist, daß in der Ektexine Schwachstellen vorhanden sind, die sich bei fehlendem Halt durch die Intine leicht durch die Oberflächenkräfte des verdunstenden Wassers nach innen eindrücken oder an denen die Ektexine sogar bricht (Abb. 9). Daß es sich nicht um einen Schrumpfungsartefakt durch die Acetolyse handelt, zeigt der Vergleich mit Körnern, die nach der Acetolyse cp-getrocknet wurden und denen diese Verformungen fehlen (Abb. 6). Erstaunlicherweise zeigen die TEMs keine Inhomogenitäten oder dünnere Schichten in bestimmten Bereichen der Pollenwand. Auf welchem Wege die beobachteten regelmäßigen Verformungen zustandekommen, bedarf weiterer Untersuchungen. Solche regelmäßigen Verformungen sind aber nur zu erklären, indem bestimmte Wandbereiche in ihren mechanischen Eigenschaften abweichen. Diese können auch für die Aufkeimung des Pollenschlauches relevant sein; möglicherweise ist der Pollen nicht omni-porot, sondern funktionell pan-porot. Bei *Polyalthia* (*Annonaceae*) zeigen WAHA & HESSE (1988), daß frische, äußerlich inaperturat erscheinende Pollenkörner klar umgrenzte Keimzonen haben. Dort sind die Keimzonen aber durch Verdünnungen der Intine bedingt.

Die TEM-Aufnahmen (Abb. 2,3) zeigen bei fertilem Pollen drei deutlich voneinander getrennte, aber in sich homogene Wandschichten. Die äußere hat eine stark schwankende Dicke und ist nach außen recht unregelmäßig abgegrenzt. Da für die TEM-Untersuchungen frische Pollenkörner direkt in wäßriger Lösung mit OsO₄ fixiert wurden, kann keine Substanz abgelöst worden sein. Bei der äußeren Schicht handelt es sich um Pollenkitt. Bei Araceen wurde Pollenkitt von HESSE (1980) bei *Arum maculatum* L. und *Lysichiton americanum* Hult. et St. John untersucht. Bei beiden ist er

inhomogen und offensichtlich von dem homogenen Pollenkitt bei *Amorphophallus titanum* verschieden. Ein Unterschied liegt nahe, da die Funktion des Pollenkitts bei *Amorphophallus*, bei dem er Pollenkörner zu langen Schnüren verkittet, verschieden ist von *Arum* oder *Lysichiton*, wo eher klebrige Einzelkörner auftreten (HESSE 1980).

Darunter kommt eine deutlich elektronendichtere, homogene Schicht, die überall gleichmäßig etwa 0,5 µm dick ist. Anschließend folgt eine mehrfach dickere, wenig elektronendichte Schicht, die als Intine zu verstehen ist. Solche dicken Intinen sind typisch für abgeleiteten Monokotylen-Pollen, bei dem die aus Sporopollenin bestehende Exine stark reduziert ist (ZAVADA 1983). Alle Daten weisen darauf hin, daß bei *Amorphophallus titanum* keine Endexine vorhanden ist. Soweit dies nach den spärlichen bisher vorliegenden TEM-Untersuchungen von Araceen-Pollen zu schließen ist, scheint die Endexine in dieser Familie in der Regel zu fehlen (ZAVADA 1983, GRAYUM 1992). Dies trifft wohl auch ganz allgemein für Monokotyle zu (Zavada 1983). Nur bei *Cyrtosperma* (VAN CAMPO & LUGARDON 1973) und bei *Spatiphyllum* (TREVISAN 1980, LUGARDON et al. 1988) wurde eine Endexine nachgewiesen. Die entsprechenden TEM-Aufnahmen zeigen bei diesen Taxa eine deutlich abgesetzte Schicht von lockerer oder schwammiger Struktur, die bei *Amorphophallus* fehlt. Folglich liegt es nahe, die elektronendichte, homogene Schicht in der Pollenwand von *A. titanum* als Ektexine anzusprechen.

Auf der Außenseite ist die dünne Ektexine deutlich punktata-foveolat oder reticulat, wie REM-Aufnahmen (Abb. 6-9) zeigen. Die cp-getrockneten, nicht acetolysierten Körner haben ein ähnliches, aber schwächer ausgeprägtes Relief. Durch das organische Lösungsmittel Ethanol wurde bei ihrer Präparation ein Großteil des Pollenkitts weggelöst. Da die Skulpturierung der acetolysierten Körner noch stärker ausgeprägt ist, müssen noch Substanzen vorhanden sein, die zwar in Alkohol unlöslich sind, aber kein auspolymerisiertes Sporopollenin darstellen. GRAYUM (1992) hat unbehandelten Pollen ebenfalls cp-getrocknet, und bezeichnet die Exine von *A. titanum* als schwach punktata-foveolat.

Zur Interpretation der homogenen Ektexinestruktur kommen drei verschiedene Ansätze in Frage. Erstens: Das Tectum und die Columellae bzw. Granulae gingen während der phylogenetischen Entwicklung verloren. Die retikulate bzw. punktate Oberfläche (Abb. 7,8) ist dann als Skulpturierung der Fußschicht oder als fusionierte basale Teile von Columellae bzw. Granulae zu erklären. Beides ist ontogenetisch und besonders im Zusammenhang mit dem Differenzierungsmuster der externen Exinestruktur in der Gattung *Amorphophallus* schwer vorstellbar. *Amorphophallus* ist hinsichtlich der externen Ultrastruktur der Exine die heterogenste Gattung der Familie (GRAYUM 1992). Andere Arten haben deutlich stärker skulpturierte Exinen (striat, striato-reticulat, fossulat, verrucatus, spinos). Pollentypen ohne Tectum, die freie Columellae oder Granulae besitzen, kommen bei Araceen überhaupt

nicht vor. Es finden sich daher auch keine Argumente, eine starke Reduktion zu tectatam Pollen (WALKER 1976) bei *A. titanum* anzunehmen. Demgegenüber sind bei verschiedenen Araceen sehr niedrige Columellae oder eine sehr dünne granuläre Schicht vorhanden. Zweitens: Das Interstitium, der Raum zwischen der Basisschicht der Ektexine und dem Tectum (WALKER & WALKER 1981), ging im Laufe der Evolution verloren. Dies paßt gut in das Variationsmuster des Pollens bei Araceen. Nach GRAYUM (1992) ist tectat, foveolat bis reticulater Pollen mit einem deutlichen columellären oder granulären Interstitium am ursprünglichsten. LUGARDON et al. (1988) zeigen TEM-Aufnahmen von striatem Pollen von *Spatiphyllum blandum* Schott, bei dem das Interstitium im Vergleich zu Basisschicht und Tectum eine sehr geringe Mächtigkeit hat. Ein weiterer Evolutionsschritt, der zum völligen Verlust des Interstitiums bei anderen Taxa geführt hat, ist einfach vorstellbar. Pollen von *Amorphophallus titanum* ist somit plausibel als non-interstitiat zu interpretieren. GRAYUM (1992) vermutete bereits ein Vorkommen non-interstitiater Exine bei Araceen, es waren dafür aber bisher keine Beispiele bekannt.

Der obere skulpturierte Bereich der Ektexine bei *Amorphophallus* ist dem Tectum homolog. REM-Aufnahmen von GRAYUM (1992) einiger weiterer *Amorphophallus*-Arten zeigen deutlich stärkere Skulpturierungen, die aber alle einer soliden Schicht aufzusitzen scheinen. Es ist möglich, daß der Pollen bei *Amorphophallus* grundsätzlich non-interstitiat ist; weitere TEM-Untersuchungen und ontogenetische Analysen müssen dies bestätigen. Das von GRAYUM (1992) vorgeschlagene Schema der Pollenevolution bei der Gattung *Amorphophallus* geht von einem striat-retikulaten oder striaten als ursprünglichem Typ aus, von dem die anderen Pollentypen durch Fusion von Ektexineelementen bis hin zum fast psilaten Pollen von *A. titanum* abgeleitet sind. Dies paßt gut in das Konzept eines non-interstitiatischen Pollens. Ähnliche evolutionäre Trends zur Veränderung der Tectumbedeckungen sind bei anderen Angiospermengruppen mit tectatam Pollen ebenfalls häufig anzutreffen.

Drittens: Pollen von *A. titanum* mit seiner dünnen, homogenen Exine als atectat im Sinne von WALKER & DOYLE (1975) zu verstehen, scheidet aufgrund der Verhältnisse bei Araceen aus. Die Exine von *Amorphophallus* ist keine undifferenzierte Exine einer ursprünglichen Angiosperme, sondern innerhalb der Familie abgeleitet.

Der Pollen von *Amorphophallus titanum* besteht aus einem Gemisch fertiler und steriler Körner, die sich morphologisch und ultrastrukturell deutlich unterscheiden. Solche kleinen, sterilen Körner kommen nach GRAYUM (1992) außerdem bei *A. prainii* Hook. f., *A. lambii* Mayo & Widjaja, *A. kerrii* N.E.Br. und *A. putii* Gagnep. vor. Dabei handelt es sich durchweg um Arten mit größeren Infloreszenzen (ITTENBACH 1997, pers. Mitt.). Interessanterweise ist steriler Pollen der beiden letztgenannten Arten psilat, wobei die fertilen Körner striat sind (GRAYUM 1992). Der Anteil der sterilen Körner an der Gesamtzahl

der Pollenkörner schwankt offensichtlich je nach Individuum. STOUT (1937) gibt 88 % sterile Körner an, bei dem Bonner Exemplar, das 1996 blühte, wurden ca. 40 % sterile Körner beobachtet. Die Größe der fertilen Körner ist offenbar je nach Individuum etwas verschieden: das Bonner Exemplar zeigt einen Mittelwert von ca. 82 μm , das New Yorker Exemplar, das 1937 blühte, von ca. 130 μm (STOUT 1937).

In der Wandstratifikation (vgl. Abb. 2) unterscheiden sich fertile Körner ebenfalls deutlich von sterilen. Die Ektexine der sterilen Körner hat etwa die doppelte Dicke der Ektexine von fertilen Körnern, und bei den sterilen Körnern fehlt die Intine. Über die Gründe, die zur Entstehung solch unterschiedlicher Pollenkörner am selben Sporophyten führen, können derzeit nur Vermutungen angestellt werden. Möglich ist, daß im Tetradenstadium bereits die Entwicklung eines Teils der Zellen eingestellt wird, oder daß eine ungleiche Teilung stattfindet, die in einem Teil kleinerer Pollenkörner resultiert. Ein sehr ähnliches Phänomen tritt bei einer anderen Monokotyle, bei *Tripogandra* (*Commelinaceae*) auf. Hier werden von demselben Individuum ebenfalls zwei verschiedene Pollentypen gebildet. Der eine ist sphäroidal und fertil, der andere länglich und steril (MATTSSON 1976). In der Ontogenie treten Unterschiede zwischen beiden Typen Ende des Tetradenstadiums auf. Interessanterweise wird bei den sterilen Körnern nur eine Intineschicht ausgebildet; bei den fertilen sind es zwei (MATTSSON 1976). Es sind daher ähnliche Mechanismen bei *Amorphophallus* und bei *Tripogandra* zu vermuten, die zu einem Pollen-Dimorphismus führen.

STOUT (1937) schlägt vor, daß die Funktion des in Massen produzierten sterilen Pollens bei *A. titanum* in einer Art „Bindeglied“ besteht, um die großen, fertilen Pollenkörner in einer Kette anzuordnen. GRAYUM (1992) hält eine Funktion als günstige Belohnung für den Bestäuber möglich, da es für die Pflanze vorteilhaft sein könnte, sterilen „Futterpollen“ mit geringen Mengen an Stickstoffbestandteilen anzubieten. Diese Interpretation erscheint jedoch fraglich, weil ein Blütenbesucher dazu zwischen unterschiedlichen Pollentypen differenzieren müßte. Es ist eher anzunehmen, daß die gesamte, verklebte Pollenschnur „gefressen“ wird. Eine Funktion als „Futterpollen“ wurde von MATTSON (1976) auch für den sterilen Pollen von *Tripogandra* postuliert. Bei *Tripogandra* wird der sterile Pollen jedoch separat, in einem äußeren Kreis von Staubblättern angeboten. Eine andere Erklärung für den Pollendimorphismus bei *A. titanum* könnte aber auch in einem Defekt begründet sein, der dazu führt, daß sich nicht alle Körner entwickeln können. Eine besondere Funktion wäre in diesem Fall nicht vorhanden. Neben der oben bereits genannten Ontogenie sind weitere Kenntnisse zum Verhalten der Bestäuber bei *Amorphophallus* sowie zu den Reproduktionssystemen bei den *A. titanum* nahestehenden Arten nötig, um mögliche Selektionsfaktoren einschätzen und den Pollen-Dimorphismus besser verstehen zu können.

6.6.4 Zusammenfassung

Amorphophallus titanum hat einen stark abgeleiteten, typischen Monokotylenpollen, mit sehr dicker und gleichmäßiger Intine und fehlender Endexine. Bei der Ektexine ist mit großer Wahrscheinlichkeit das Interstitium verlorengegangen. Es handelt sich um einen non-interstitiatischen Pollen. Die externe Ultrastruktur schwankt von punktat bis reticulat, auch innerhalb eines Individuums. Acetolysierte und anschließend luftgetrockneter fertiler Pollen von *A. titanum* weist in regelmäßiger Weise verformte Bereiche auf, die vermuten lassen, daß der Pollen nur scheinbar inaperturat, funktionell aber pantoporat ist.

Der Pollen ist dimorph, und besteht zu 20-60 % aus großen, 82-130 µm großen fertilen und zu 40-80 % aus kleinen, 22 µm großen sterilen Körnern, denen eine Intine fehlt. Ein Pollendimorphismus bei einer anderen Monokotyle (*Tripogandra*, *Commelinaceae*) zeigt einige Übereinstimmungen und legen auch bei *A. titanum* eine ähnliche Differenzierung der ontogenetischen Entwicklung des Pollens während des Tetradenstadiums nahe. Für die funktionellen Hintergründe, die zur Ausbildung des Pollendimorphismus bei *A. titanum* geführt haben, gibt es gegenwärtig zwei Hypothesen: 1. Die kleinen, sterilen Pollenkörner bilden eine Art „Bindeglied“, um die großen, fertilen Pollenkörner besser in einer Pollenschnur anzuordnen. 2. Die sterilen Pollenkörner werden als „billiger Futterpollen“ für Bestäuber angeboten. Die erste Hypothese erscheint zwar gegenwärtig plausibler, doch sind weitere Untersuchungen zur Klärung des Phänomens nötig.

6.6.5 Summary

Amorphophallus titanum has a derived type of pollen that is typical of monocotyledons, and which is characterized by a very thick intine and the lack of an endexine. There is evidence that an interstitium was lost during evolution, resulting in non-interstitiate pollen. The external ultrastructure varies from punctate to reticulate, also within the same individual. Azetolyzed and in the following air-dried fertile grains show a regular pattern of deformations which may be connected with the grains being functionally pantroporate rather than inaperturate.

Pollen in *A. titanum* is dimorphic, and consists to 20-60 % of large (82-130 µm in diameter) and fertile and to 40-80 % of small (22 µm in diameter) sterile grains which lack an intine. There are similarities to a pollen dimorphism occurring in another monocot (*Tripogandra*, *Commelinaceae*). Data available from the latter plant suggest a differentiation of the ontogenetic development of pollen grains during the tetrad stage. There are currently two hypotheses about

functional aspects of the observed pollen dimorphism that may have led to its evolution: 1. The small, sterile grains act as „connections“ for a better arrangement of the large, fertile grains into a chain. 2. The sterile, small grains are produced as a cheap reward for pollinators. To the current stage of knowledge the first hypothesis seems to be plausible, although further studies are necessary to elucidate the phenomenon.

Literatur

- CRANE, P.R. (1986): Form and function in wind dispersed pollen. In: BLACKMORE, S. & FERGUSON, I.K. (Eds.), *Pollen and Spores: Form and Function*. Linn. Soc. Symp. Ser. 12: 313-327; ERDTMAN, G. (1952): *Pollen Morphology and Plant Taxonomy* (Reprint 1986). E.J. Brill, Leiden. ERDTMAN, G. (1960): The acetolysis method. *Svensk. Bot. Tidskr.* 54: 561-564; GRAYUM, M.H. (1986): Correlations between pollination biology and pollen morphology in the *Araceae*, with some implications for angiosperm evolution. In: BLACKMORE, S. & FERGUSON, I.K. (Eds.), *Pollen and Spores: Form and Function*. Linn. Soc. Symp. Ser. 12: 313-327; GRAYUM, M.H. (1992): Comparative external pollen ultrastructure of the *Araceae* and putatively related taxa. *Monogr. Syst. Bot.* 43: 1-167; HESSE, M. (1980): Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der *Alismataceae*, *Liliaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae* und *Araceae*. *Pl. Syst. Evol.* 134: 229-267; HESSE, M. & M. WAHA, (1989): A new look at the acetolysis method. *Pl. Syst. Evol.* 163: 147-152; LUGARDON, B., LOBREAU-CALLEN, D. & A. LE THOMAS (1988): Structures Polliniques chez les *Araceae* - I, Tribu des Spathiphyllaeae. *J. Palynol.* 23-24: 51-57; STOUT, A.B. (1937): Some observations on flower behaviour in *Amorphophallus titanum*. *J. New York Bot. Gard.* 38: 177-200; THANIKAIMONI, G. (1969): Esquisse palynologique des Aracées. *Inst. Franc. Pondichéry, Trav. Sect. Sci. Tech.* 5 (5): 1-31; VAN CAMPO, M. & B. LUGARDON (1973): Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. *Pollen et Spores* 15 (2): 171-187; TREVISAN, L. (1980): Ultrastructural notes and considerations on *Ephedrepites*, *Eucommiidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of southern Tuscany (Italy). *Pollen et Spores* 22 (1): 85-132; WAHA, M. & M. HESSE (1988): Aperture types within *Sapranthus* and *Polyalthia* (*Annonaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 161: 135-146; WALKER, J.W. (1976): Evolutionary significance of the exine in pollen of primitive angiosperms. In: FERGUSON, I.K. & MULLER, J. (Eds.), *The Evolutionary Significance of the Exine*. Linn. Soc. Symp. Ser. 1: 251-308; WALKER, J.W. & J.A. DOYLE (1975): The bases of angiosperm phylogeny: palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 664-723; WALKER, J.W. & A.G. WALKER (1981): Comparative pollen morphology of the Madagascan genera of *Myristicaceae* (*Maloutchia*, *Brochneura*, *Haematodendron*). *Grana* 20: 1-17; WODEHOUSE, R.P. (1935): *Pollen Grains*. McGraw-Hill, New York; ZAVADA, M.S. (1983): Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *Bot. Rev.* 49: 331-379.

7 Florale Ökophysiologie

7.1 Wachstum und Temperatur

STEPHAN ITTENBACH, WOLFRAM LOBIN, MICHAEL NEUMANN,
STEFAN POREMBSKI UND MARTIN WOLTER

Seitdem 1889 erstmals im Botanischen Garten von Kew das Aufblühen von *A. titanum* beobachtet werden konnte (BECCARI 1889), gab es Versuche, das Wachstumsverhalten dieser außergewöhnlichen Art auch quantitativ zu erfassen. Dazu gehörten die regelmäßigen Messungen der Länge der wachsenden Knospen (REIJNVAAN 1924, WOODWARD 1937, EVERETT 1937, KOERNICKE 1938), der Spathalängen und des Spathadurchmessers, hierüber gibt die umfangreiche Literaturzusammenfassung von GANDAWIJAJA et al. (1983) Auskunft.

In der vorliegenden Arbeit werden die Resultate der am Bonner Exemplar im April 1987 (POREMBSKI & WOLTER) und an den Exemplaren im Februar bis Mai 1996 (ITTENBACH, LOBIN & NEUMANN) kontinuierlich durchgeführten Längenmessungen des Blütenstandes sowie der parallel dazu erfolgten Messung der Temperatur im Infloreszenzbereich vorgestellt und im Zusammenhang mit Literaturdaten diskutiert.

7.1.1 Material und Methoden

Die Messungen erfolgten an den im Mangrovenhaus des Bonner Botanischen Gartens kultivierten Exemplaren von *A. titanum*. Diese Pflanzen wurden während der Entwicklung des Blütenstandes regelmäßig gewässert und gedüngt.

1987 wurde im Abstand von drei Stunden, beginnend am 20.4.1987 um 6 Uhr morgens, mit Hilfe eines Metermaßes eine Messung der Länge und des Umfangs (an der dicksten Stelle) der wachsenden Infloreszenz durchgeführt. Darüber hinaus wurde der Umfang des Spadix an der dicksten Stelle

(Durchmesser) und, unmittelbar vor dem Aufblühen, auch der Abstand des Spadix zur Spatha gemessen. Parallel wurde eine kontinuierliche Temperaturmessung mittels Thermoelementen, die mit einem Schreiber verbunden waren, durchgeführt. Die Thermoelemente waren an verschiedenen Punkten in der Infloreszenz angebracht bzw. zur Messung der Raumtemperatur an einer abgeschatteten Stelle im Gewächshaus platziert.

1996 bildeten zwei Exemplare eine Infloreszenz aus. Bei beiden Exemplaren begannen die Messungen als die Knospe die Oberflächen durchdrangen. Bei Exemplar I wurde vom 09.02. bis zum 25.02. einmal täglich und ab dem 26.02. im Abstand von zwei Stunden gemessen. Zum Zeitpunkt der Spathaöffnung wurde der apikale Durchmesser der Spatha alle 10 Minuten gemessen. Bei Exemplar II wurde vom 02.05. bis zum 16.05. alle 4 bis 6 Stunden gemessen ab dem 17.05. tagsüber alle 2 Stunden. Die Messungen wurden mit Hilfe eines Metermaßes durchgeführt, wobei folgende Meßwerte aufgenommen wurden: Absolutlänge der Knospe (später der Infloreszenz), Umfang der Knospe (später der Spatha) an der breitesten Stelle, Länge der Spatha und Länge des Spadix.

7.1.2 Ergebnisse der Messungen

1987 begannen die Längen- und Temperaturmessungen von *A. titanum* am 20. April, bei einer Gesamthöhe der Infloreszenz von etwa 120 cm.

Während des Untersuchungszeitraums betrug die Lufttemperatur minimal 22, maximal 31,5 °C.

Die Temperaturmessungen im Inneren des Kolbens konnten aufgrund technischer Schwierigkeiten nur an wenigen Meßpunkten ausgewertet werden. Außerdem konnten die Thermoelemente in der nur ca. 3 mm dicken Wandschicht des Kolbens nicht sicher platziert werden. Dennoch ließ sich auf dem Höhepunkt der Anthese eine gegenüber der Umgebung um ca. 5 °C erhöhte Temperatur messen.

1996 begann die Messung bei Exemplar I am 15. April mit einer Höhe von 40 cm, bei Exemplar II am 02. Mai mit einer Höhe von 4 cm.

Tab. 1: Maximale Längen von vier im Botanischen Garten Bonn zur Blüte gelangten *Amorphophallus titanum*-Pflanzen. Über das Blühereignis 1940 liegen leider keine Aufzeichnungen vor.

1937	1987	1996 (Pflanze 1)	1996 (Pflanze 2)
181 cm	161 cm	233 cm	167 cm

Der Vergleich der Wachstumskurven der Bonner Exemplare mit zwei weiteren *A. titanum*-Pflanzen aus dem Hamburger Botanischen Garten des Jahres 1930 (Abb. 1, Daten aus KOERNICKE 1938) zeigt, daß der mittlere Zuwachs und die Gesamtlänge der Bonner Pflanze von 1987 gegenüber der anderen Individuen zurückbleibt und die Exemplare von 1996 die Zuwachsraten von 1930 bestätigen. Das Bonner Exemplar von 1987 wies einen durchschnittlichen Zuwachs von ca. 7 cm pro Tag auf, die Bonner Exemplare von 1996 weisen zum vergleichbaren Zeitpunkt einen durchschnittlichen Zuwachs von 12 cm (Exemplar I) und 9,55 cm (Exemplar II) pro Tag auf, mit maximalen Zuwachsraten von 19 cm und 12 cm am Tag. Die Hamburger Pflanzen erreichten zeitweise einen täglichen Zuwachs von knapp 20 cm pro Tag.

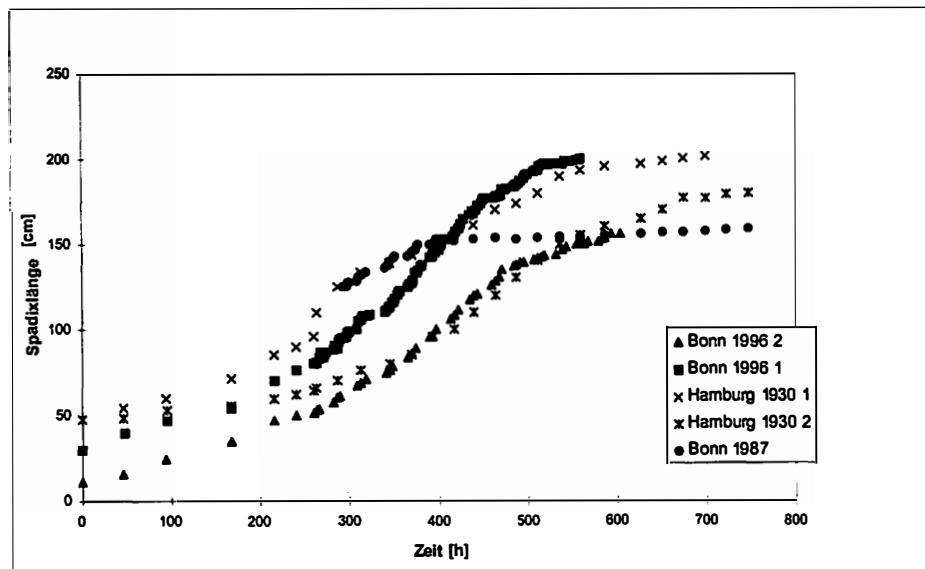


Abb. 1: Wachstumskurven von Infloreszenzen einiger Exemplare von *Amorphophallus titanum*.

7.1.3 Allgemeine Beobachtungen während der Infloreszenz-Entwicklungen und während der Blühphasen an den Exemplaren von 1987 und 1996

Die Knospe bleibt lange von den Hüllblättern umschlossen, das äußere Hüllblatt (Cataphylle, Niederblatt) fällt 4 bis 7 Tage vor dem Erblühen, das Innerste erst 2-4 Tage vor der Spathaentfaltung.

Die erste Duftproduktion beginnt bereits am Morgen des Vortages des Erblühens. 1996 konnte eine übel riechende Flüssigkeit beobachtet werden, diese wurde nicht wie allgemein erwartet am Appendix produziert, sondern im basalen Bereich des Spadix. Diese Flüssigkeit floß durch die Überlappungszone der Spatha hindurch und an dem Pedunkulus herunter. Die Produktion der Flüssigkeit war von kurzer Dauer (ca. 20 min.) und wiederholte sich bis zur Entfaltung der Spatha periodisch alle 4 bis 6 Stunden. Der Appendix strömte zu diesem Zeitpunkt bei beiden Exemplaren von 1996 keinen Geruch aus. Am Morgen vor dem Erblühen wurde die Entfaltung der Spatha von einem an Aas bzw. an Ammoniak erinnernden Geruch begleitet. Als Ausnahme stellte sich das Exemplar I von 1996 heraus, bei diesem Exemplar war weder eine Wärmeproduktion noch eine Produktion des typischen Aasgeruchs am Appendix festzustellen. 1987 war der Geruch zeitweise so intensiv, daß selbst in der Kleidung noch längere Zeit Spuren haften blieben.

Am frühen Nachmittag konnten 1987 Schmeißfliegen beobachtet werden, die durch den aasartigen Geruch der "Ekelblume" angelockt wurden. Nachdem diese den Blütenstand umkreist hatten, landeten sie auf der Innenseite der Spatha, um kurz danach in die Tiefe des von der Spatha gebildeten Bechers vorzudringen.

Die maximale Entfaltung der Spatha war abends je Exemplar zwischen 18 (1996) und 20 Uhr (1987) erreicht, wobei der Abstand zum Kolben zwischen 65 (1996) und 35 (1987) cm betrug. Kurz danach begann sich 1987 die Spatha wieder zu schließen. 1996 blieb die Spatha von Exemplar I in der ersten Nacht unverändert geöffnet und die karpellaten Blüten waren empfängnisbereit, die Spatha von Exemplar II schloß sich in der ersten Nacht, wobei hier am Abend bestäubt wurde. Das für *A. titanum* charakteristische Einfalten der Spatha bis fast zum Umklappen trat 1987 nicht auf.

Spektakulär ist die Geschwindigkeit der Spathaentfaltung, die am 08.05.1996 zum erstemal dokumentiert werden konnte (Abb. 2). Die Spatha vergrößerte während ihrer Entfaltung ihren apikalen Durchmesser von 28 auf 133 cm, dies innerhalb von nur 5 Stunden.

1987 war während der ersten Nacht nach der Spathaöffnung der unangenehme Geruch zwar die meiste Zeit vorhanden, jedoch nicht in durchdringend penetranter Form. 1996 war bei Exemplar II ein deutlich periodisches Auftreten der Duftproduktion feststellbar gewesen.

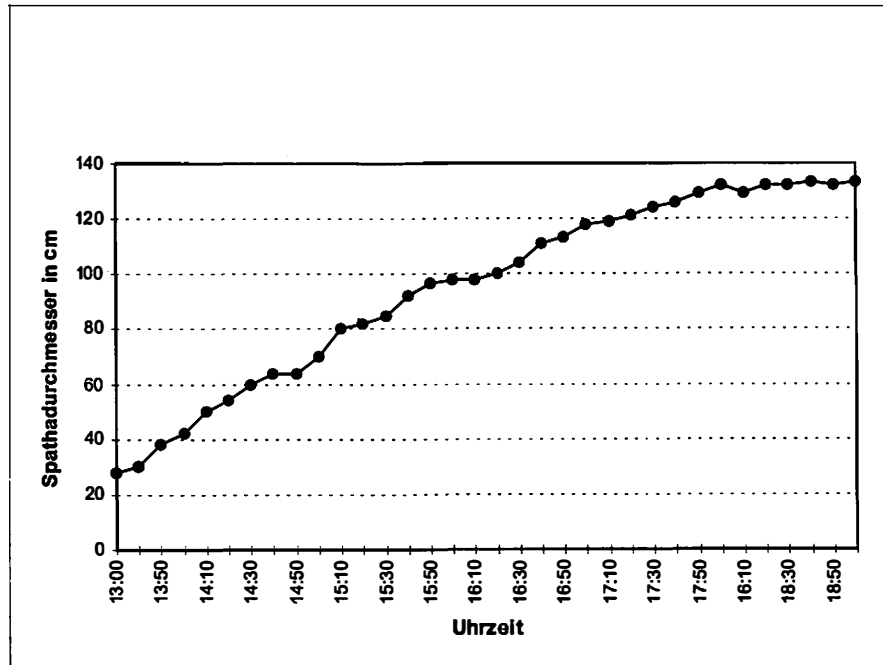


Abb. 2: Der zeitliche Verlauf der Spathaentfaltung an Exemplar I gemessen am 08.05.1996.

Am Morgen des folgenden Tages war der Geruch nur schwach wahrnehmbar, es traten aber wiederum in unregelmäßigen Abständen Intensitätsschwankungen auf. Die Spatha öffnete sich 1987 erneut gegen 9.30 Uhr mit einem maximalen Abstand vom Kolben von 24 cm. Am Grunde der Spatha war 1987 eine größere Menge des von den Staubgefäßen ausgepreßten Pollens sichtbar. Von den Antherenöffnungen hingen die intensiv gelbgefärbten Pollenschnüre herab, die aus Pollenkörnern und großen Mengen Pollenkitts bestehen, teilweise lagen sie auch als Knäuel auf den Narben. Der genaue Zeitpunkt der Freisetzung des Pollens war 1987 auf Grund der eng anliegenden Spatha nicht sicher bestimmbar. Das feucht glänzende Narbensekret war erstmals erkennbar, nachdem sich die Spatha am zweiten Tag der Blüte geöffnet hatte. Da *A. titanum* proterogyn ist, müssen die karpellaten Blüten aber 1987 schon länger empfängnisbereit gewesen sein. 1987 wurde am 28.4. um 18.00 Uhr der Blütenstand zwecks weiterer Untersuchungen abgeschnitten.

1996 wurde der Pollen am zweiten Tag um 18 Uhr ausgeschüttet, erst in der darauffolgenden Nacht schloß sich die Spatha teilweise. Exemplar I verrottete in den nächsten Tagen langsam und aus der bestäubten Infloreszenz von Exemplar II entwickelte sich ein prächtiger Fruchtstand.

7.1.3.1 Phänologie von 1987

Datum	Uhrzeit	Beobachtung
20.04.	6.00 Uhr	Beginn der Messungen
27.04.	10.15Uhr	erstes Auftreten von Geruch
27.04.	10.40Uhr	Infloreszenz erreicht max. Höhe (1,61m), Spatha entfernt sich vom Kolben, schwacher Geruch
27.04.	16.00Uhr	schwacher Geruch
27.04.	20.00Uhr	maximale Entfaltung der Spatha intensiver Geruch, Temperatur am Kolben 31°C (5° > Umgebung)
27.04.	20.30Uhr	Spatha schließt sich Nachts, Freisetzung des Pollens (genauer Zeitpunkt unbekannt)
28.04.	7.00Uhr	schwacher Geruch Spatha beginnt sich zu entfalten
28.04.	9.30Uhr	maximale Entfaltung der Spatha Auftreten von Narbensekret, etwas stärkerer Geruch
28.04.	18.00 Uhr	Infloreszenz wird abgeschnitten

7.1.3.2 Phänologie von Exemplar I von 1996

Datum	Uhrzeit	Beobachtung
15.04.	10.00 Uhr	Beginn der Messung (40 cm hoch)
06.05.	22.00 Uhr	erstes Auftreten von Geruch
07.05.	16.40 Uhr	erneutes Auftreten des Geruchs, Flüssigkeitsabsonderung des basalen Bereiches des Spadix, diese läuft am Pedunkulus herab.
08.05.	13.00 Uhr	Infloreszenz erreicht max. Höhe (2,33 m), Spatha entfernt sich vom Appendix
08.05.	13-14 Uhr	deutliche Geruchsentwicklung
08.05.	14-17 Uhr	periodische Geruchsbildung, ca. alle 20 min.
08.05.	17-22 Uhr	Geruchsentwicklung konstant
08.05.	18.30 Uhr	maximale Entfaltung der Spatha (Ø 132-136 cm)
08.05.	22.00 Uhr	periodische Geruchsentwicklung, karpellate Blüten empfängnisbereit
09.05.	18.00 Uhr	Pollen wird ausgeschüttet
09.05.	22.15 Uhr	Spatha schließt sich und bleibt so

7.1.4 Diskussion

Daß die Längenzunahme der Infloreszenz vermutlich vorwiegend während der Lichtperiode stattfindet, wird hier vermutet, dies ist bei den Messungen von 1987 deutlicher sichtbar als bei denen von 1996. In den Dunkelphasen, in denen, abgesehen vom gelegentlichen Anschalten der Gewächshausbeleuchtung, kein Licht auf die Pflanze einwirkte, konnte 1987 nur ein geringer bzw. kein Zuwachs beobachtet werden, 1996 konnte dies nur tendenziös bestätigt werden.

Der tägliche Zuwachs lag bei den Bonner Exemplaren bei 7 cm (1987) und 12 cm (1996 Exemplar I) und 9,5 cm (1996 Exemplar II) pro Tag. Für die Pflanze in Kew (1889) wird ein Zuwachs von 7,5 cm angegeben. Nach weiteren Quellen (REINVAAN 1924, WOODWARD 1937, EVERETT 1937, KOERNICKE 1938, BOGNER 1981) liegen die Zuwächse kurz vor der Anthese stehender Infloreszenzen von *A. titanum* bei 4 bis 20 cm pro Tag.

Wegen der vergleichsweise großen zeitlichen Abstände während der Messungen in anderen Botanischen Gärten kann kein direkter Vergleich mit den anderen Blühereignissen von *A. titanum* angestellt werden. Die hier vorgelegten Messungen von 1996 sind demnach die präzisen Werte für Wachstumsverhalten der Infloreszenz.

Die Höhe des Blütenstandes von *A. titanum* reicht von 0,84 m (KOERNICKE 1938) bis zu 5 m, gemessen an Exemplaren auf Sumatra (nach FORBES 1885). Wahrscheinlich lag hierbei eine Verwechslung mit anderen *Amorphophallus*-Arten [*A. decus-sylvae* oder *A. gigas* (syn. *A. brooksii*)] vor.

Zumindest in Kultur scheint die Blüte von *A. titanum* nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden zu sein (WINKLER 1931). Die Bonner Exemplare blühten im April und Mai, während die beiden Hamburger Pflanzen im Juni und November zur Blüte kamen. Nach GANDAWIJAJA et al. (1983) konnten Blüten im Januar, April, Juni, August, November und Oktober verzeichnet werden, so daß davon auszugehen ist, daß *A. titanum* zumindestens in der Kultur zu jeder Jahreszeit zur Blüte gelangen kann. Die Blühdauer liegt zwischen 10 und 80 Stunden (WINKLER 1931), sie kann aber auch bis zu fünf Tagen erreichen (IDRIS 1974). In der Heimat von *A. titanum* (Sumatra) ist die Blüte bei warmem Wetter nach vier Stunden beendet, sie kann aber auf bis zu zwei Tage ausgedehnt werden, wobei die Entfaltung zu jeder Tageszeit beginnen kann. Die Vollblüte wird aber immer in der Nacht erreicht (KOERNICKE 1938).

Nach KOERNICKE (1938) wird der Beginn der weiblichen Blühphase durch das Feuchtwerden der Narben angezeigt. Die Narben selbst sollen sich erst nach dem Öffnen der Spatha mit dem Griffel nach oben krümmen. Erst nach Abtrocknen der Narben öffnen sich die Antheren und pressen den Pollen hervor. Da normalerweise eine Keimung des eigenen Pollens auf der Narbe unterbleibt, der Pollen aber nicht in seiner Gesamtheit steril ist und auf Agar mit

Zuckerzusatz sogar erfolgreich keimt (STOUT 1937), wird dieses Verhalten als typisch für ein selbststeriles Bestäubungssystem angesehen. In der Literatur (GANDAWIJAJA 1983 et al.) wird *A. titanum* als proterogyn bezeichnet. Mit dieser Angabe stimmen die 1987 am Bonner Exemplar gemachten Beobachtungen nicht überein, da hier zuerst der Pollen entlassen wurde, bevor ein Feuchtwerden der Narben beobachtet werden konnte. 1996 zeigten beide Bonner Exemplare ein deutliches proterogynes Verhalten und bestätigen wiederum die Aussagen von GANDAWIJAJA et al. (1983).

Eine erste Erwähnung, daß es bei der Blüte der Araceen zur Freisetzung von Wärme kommt, findet sich bei LAMARCK (1778, 1789). LEICK (1915) unterscheidet vier Formen von Erwärmungstypen bei Araceen. Die Wärmeproduktion ist oft auf bestimmte Regionen des Kolbens beschränkt, wobei häufig eine Rhythmik zu beobachten ist. Bei der Gattung *Philodendron* ist die Wärmeproduktion auf die Zone der Antheren konzentriert und tritt erst auf, wenn diese sich öffnen und den Pollen entlassen.

DAKKUS (1924) konnte unter Gewächshausbedingungen an *A. titanum* eine Obertemperatur von 4 °C feststellen. Dagegen bezweifeln GANDAWIJAJA et al. (1983) unter Berufung auf SCHROTTKY (1910), POHL (1932), MEEUSE (1959, 1975, 1978), daß es zu einer Wärmefreisetzung im Bereich des Blütenstandes kommt. Bei den Messungen von 1987 und 1996 (Exemplar II) in Bonn konnte im Bereich des Kolbens aber wiederum Wärmefreisetzung festgestellt werden, die zu einer Temperaturerhöhung um etwa 5 °C führt. Möglicherweise kann es in der Kultur zu Abweichungen vom normalen Blühverhalten und damit verbunden auch zu einem Ausfall der Wärmeproduktion kommen. Dies untermauert das Fehlen einer Wärmeproduktion bei dem Bonner Exemplar I von 1996.

Im allgemeinen wird Thermogenese innerhalb eines Blütenstandes als Lockmittel für spezifische Bestäuber angesehen, wobei die erhöhte Temperatur vor allem zur Verbreitung der Geruchsstoffe dient (KNOLL 1926, CAMP 1937, GOTTSBERGER 1986). Ein weiterer Zusammenhang besteht mit der Bildung der Duftstoffe, die bei Araceen oft mit dem Tag-Nacht-Wechsel einhergeht, zumindest bei *A. titanum* aber autonom ist (VAN DER PIJL 1937).

Für *Philodendron selloum* ist eine wesentliche Beteiligung von Lipiden bei der Wärmeproduktion während der Anthese nachgewiesen (WALKER et al. 1983, GOTTSBERGER 1986). Die anatomischen Untersuchungen an *A. titanum* durch BOECKER et al. (in diesem Heft) haben gezeigt, daß im gesamten Blütenstand ein auffällig hoher Stärkegehalt im Filamentparenchym auftritt, während Lipide nur eine geringe Rolle spielen.

Der Geruch von *A. titanum* kann so penetrant werden, das Gärtner nach dem Gießen der Pflanze die Kleidung wechseln mußten (KOERNICKE 1938). Je nach Exemplar kann die Geruchsentwicklung aber auch fast völlig unterbleiben (WINKLER 1931). Ebenso wie anderen Autoren (REIJNVAAN 1924, KOERNICKE

1938) fiel in Bonn 1987 und 1996 die rhythmische Veränderung der Geruchsintensität während der Anthese auf. Die Geruchsstoffe bestehen möglicherweise aus Amino-Aldehyden und aus ungesättigten aliphatischen Verbindungen (CAMP 1937).

Der Geruch sowie die trüben Farben der Infloreszenz ziehen auf Sumatra verschiedene Käferarten an (*Diamesus osculans* Vigors, Silphidae; *Creophilus villipennis* Kraatz, Staphylinidae; VAN DER PIJL 1937). Obwohl exakte Beobachtungen in der Heimat von *A. titanum* fehlen, gilt es doch als wahrscheinlich, daß diese Käfer die Bestäuber darstellen (VAN DER PIJL 1937, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Auch Bienen wurden am Standort beobachtet (HETTERSCHEID 1996), wobei nicht geklärt ist, ob es sich hier nicht um einen zufälligen Besuch handelte. Möglicherweise kann die große Pollenproduktion mit einem hohen Anteil steriler Pollen als Anpassung an eine Bestäubung durch Käfer verstanden werden. Bis auf die Wärmeproduktion, die aber eher der Verbreitung der Geruchsstoffe dient, sind neben dem Pollen keine weiteren Belohnungen für die potentiellen Bestäuber von *A. titanum* bekannt. Ob der Pollen von den blütenbesuchenden Käfern genutzt wird, ist nicht bekannt. Bienen werden ihn zumindestens zufällig als Nahrungsquelle nutzen.

Gelegentlich werden auch Dungfliegen der Gattung *Lucilia* beobachtet, die wahrscheinlich aber keine Bestäuber sind (IDRIS 1974).

Die auffällige Gestalt und der Geruch des Blütenstandes von *A. titanum* deuten auf das Vorliegen eines Aasfliegenblumensyndroms hin. Es handelt sich bei der Infloreszenz um eine Aasattrappe, die dem potentiellen Bestäuber (Fliegen, Käfer) einen Eiablageplatz vortäuscht. Täuschblumen derartiger Größe sind in den Regenwäldern von Sumatra auch durch verschiedene Arten der Gattung *Rafflesia* (*Rafflesiaceae*) vertreten.

Als Kuriosum sei auf SCHOSER (1985) hingewiesen, der ohne Quellenangabe berichtet, daß die großen Becher - gebildet durch die entfaltete Spatha - während der Regenzeit mit Wasser volllaufen können, das gerne von Elefanten ausgetrunken wird. So könnte es sich bei *A. titanum* um einen Fall handeln, bei dem Elefanten als Bestäuber in Frage kommen.

7.1.5 Zusammenfassung

Vor Beginn und während der Blütezeit von drei Exemplaren von *A. titanum* im Botanischen Garten Bonn wurden Länge und Umfang von Spatha und Spadix in regelmäßigen Abständen gemessen. Parallel dazu wurde die Lufttemperatur im Gewächshaus sowie die Temperatur im Inneren des Spadix aufgezeichnet. Anhand der aufgenommenen Daten läßt sich ein vermutlich beschleunigtes Wachstum der Infloreszenz während der Lichtphase und ein

Stillstand in der Dunkelphase erkennen. Die gewonnenen Daten wurden mit Literaturdaten verglichen.

Das Aufblühen wurde von einem aasartigen Geruch begleitet, der während der gesamten Blühphase wahrzunehmen war. In unregelmäßigen Zeitabständen traten Schwankungen der Geruchsintensität auf. Während der Anthese wurde bei zwei Exemplaren eine Erwärmung der Infloreszenz registriert. In bemerkenswerter Analogie zum Verhalten vieler Einzelblüten öffnete sich die Spatha am Tage (maximale Öffnung am Nachmittag) und schloß sich in der Nacht. In der ersten Nacht der Blühphase wurde Pollen aus den Antheren freigesetzt. Die Spatha entfaltete sich am nächsten Tag erneut, wenn sie sich geschlossen hatte, jedoch nicht so weit wie zuvor. Ein auf den Narben sichtbares Sekret kennzeichnet die weibliche Phase.

Merkmale des Blütenstandes, wie trübe Färbung und Aasgeruch, deuten darauf hin, daß es sich um eine Aasattrappe handelt, die Blütenbesuchern (z.B. Käfer) einen Eiablageplatz vortäuscht.

7.1.6 Summary

Before and during anthesis of three specimen of *A. titanum* cultivated in the Botanical Garden of Bonn University length and diameter of spathe and spadix were measured at regular intervals. Temperature in the greenhouse and in the spadix were recorded simultaneously. The results indicate accelerated growth of the inflorescence perhaps during the daytime but a standstill at night. The results are compared with data obtained from literature.

The anthesis was accompanied by a nauseating smell which was perceivable continuously with oscillating intensity. In this period an increase in temperature of the inflorescence was measured. In remarkable analogy to individual flowers the spathe opened at day (maximum of opening in the afternoon) and closed at night. In the first night of anthesis pollen was shed. In the next morning the spathe opened again but to a lesser degree. Being in the female state now the stigmas were covered by a secrete.

Characters of the inflorescence e.g. dull colour and nauseating smell indicate that the inflorescence is deceiving flower visitors (e.g. beetles) by mimicking an oviposition place.

Danksagung

Für die Unterstützung während der durchgeführten Arbeiten sei den Mitarbeitern des Botanischen Gartens der Universität Bonn herzlich gedankt.

Für die kritische Durchsicht eines Teils des Manuskripts gilt unser Dank Dr. BARBARA DITSCH und Dr. CHRISTIAN WESTERKAMP.

Literatur

- BECCARI, O. (1889): Fioritura dell' *Amorphophallus titanum*. Bull. R. Soc. Toscanaortic 2: 250-253; BOGNER, J. (1981): *Amorphophallus titanum* (Becc.) Becc. ex Arcangeli. Aroideana 4: 43-53; CAMP, W. H. (1937): Notes on the physiology and morphology of *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 190-197; DAKKUS, P. (1924): *Amorphophallus titanum* Beccari. Gard. Chron. 76: 301-304. EVERETT, T. H. (1937): The cultivation and development of *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 181-185; FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL (1979): The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford; FORBES, H. (1885): Natural lists wanderings in the Eastern Archipelago. Harper & Brothers, New York; GANDAWIJAJA, D., IDRIS, S., NASUTION, R., NYMAN, C. P. & J. ARDITTI (1983): *Amorphophallus titanum* Becc.: a historical review and some recent observations. Ann. Bot. 51: 269-278; GOTTSBERGER, G. (1986): Wärmeentwicklung von Philodendron-Blüten. Naturw. Rundschau 39: 350-351; IDRIS, S. (1974): *Amorphophallus titanum* Becc. (Bunga bangkai). Bulletin Kebun Raya 1: 7-10; KNOLL, F. (1926): Insekten und Blumen. Band 12 der Abh. d. Zool.-Bot. Ges., Wien; KOERNICKE, M. (1937): Über den Bonner *Amorphophallus titanum* Becc. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55: 427-436; KOERNICKE, M. (1938): *Amorphophallus titanum* Becc. Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. 101: 180-206; KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. Gustav Fischer, Stuttgart; LAMARCK, J. B. DE (1778): Flore française, 3: 538; LAMARCK, J. B. DE (1789): Encyclopédie méthodique. Botanique, 3: Paris, 9; LEICK, E. (1915): Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Bedeutung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 33: 518-536; MEEUSE, B. J. D. (1959): Beetles as pollinators. Biologist 42: 22-32; MEEUSE, B. (1975): Thermogenic respiration in Aroids. Ann. Rev. Plant Physiol. 26: 117-126; MEEUSE, B. J. D. (1978): The physiology of some sapromyophilous flowers. In: The Pollination of Flowers by Insects, A. J. RICHARDS (Ed.), Linn. Soc. Symp. Ser. 6: 97-104. Academic Press, London; POHL, F. (1932): Anatomische und Ökologische Untersuchungen am Blütenstande von *Philodendron selloum* Schott., mit besonderer Berücksichtigung der Harzkanäle und der Beschaffenheit der Pollenkittstoffe. Planta 15: 506-529; REIJNVAAN, C. (1924): *Amorphophallus titanum* Becc. De Tropische Natuur 13: 122-127; SCHOSER, G. (1985): Die Riesenblüten einer Titanenwurz blüht im Frankfurter Palmengarten. Der Palmengarten 2: 72; SCHROTTKY, C. (1910): Die Befruchtung von *Philodendron* und *Caladium* durch einen Käfer (*Erioscelis emarginata* Mann.). Z. Wiss. Insektenbiol. 6: 67-68; STOUT, A. B. (1937): Some observations of flower behaviour in *Amorphallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 197-200; PIJL, L. VAN DER (1937): Biological and physiological observations on the inflorescence of *Amorphophallus*. Rec. Trav. Bot. Neerl. 34: 157-167; WALKER, D. B.; STERNBERG, L. & M. J. DE NIRO (1983): Direct respiration of lipids during heat production in the inflorescence of *Philodendron selloum*. Science 220: 419-421; WINKLER, H. (1931): Einige Bemerkungen über Mangrovepflanzen und den *Amorphophallus titanum* im Hamburger Botanischen Garten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 49: 87-102; WOODWARD, C. H. (1937): The largest flower in the world. J. New York Bot. Gard. 38: 177-181.

7.2 Gaswechsel sowie Verteilung von Kohlenhydraten und Mineralstoffen

HELMUT BAUMANN, MORITZ KNOCH UND GEORG NOGA

Über den Mechanismus der Erwärmung des Blütenstandes von Aronstabgewächsen sind in jüngster Zeit einige Untersuchungen angestellt worden (MEEUSE 1975, TANG 1987, RASKIN 1987). Eine von der Größe und Stoffwechselleistung besonders eindrucksvolle Art stellt *A. titanum* dar. Experimentelle Untersuchungen zum Gaswechsel der Blütenorgane dieser Pflanzenart sind bislang jedoch noch nicht durchgeführt worden. Dies liegt im wesentlichen darin begründet, daß in den vergangenen dreißig Jahren außerhalb des Ursprungsgebietes nur wenige Exemplare dieser Art zur Blüte gelangt sind, so im April 1987 im Botanischen Garten der Universität Bonn.

Das Blühereignis 1987 bot die Gelegenheit, eine Bestimmung des Bruttogaswechsels vorzunehmen. Darüber hinaus wurden vor dem Verwelken des Blütenstandes aus dem Bereich des Appendix und der Spatha Proben zur Bestimmung der Kohlenhydrat- und Mineralstoffzusammensetzung entnommen.

Die Untersuchungen sollen einen Beitrag zur Kenntnis des Energieumsatzes sowie der Kohlenhydrat- und Mineralstoffverteilung des Blütenorgans von *A. titanum* leisten.

7.2.1 Material und Methoden

7.2.1.1 Gaswechsellmessung

Durch Einschließen des gesamten oberirdischen Teiles der blühenden Pflanze (Stiel, Appendix und Spatha) in eine Folienküvette aus 0,5 mm PE-Folie (Abb. 1) wurde die Kohlendioxid-Abgabe durch Konzentrationsmessung mit Hilfe eines tragbaren Infrarot-Gasanalytators (Model LCA 2, ADC Co. Ltd., Hoddes-



Abb. 1: Gaswechselformung am entfalten Blütenstand von *Amorphophallus titanum*.

don, England) im geschlossenen System bestimmt (LEUSCHNER 1970). Zum Konzentrationsausgleich innerhalb des von der Folie eingeschlossenen Volumens von 747 l wurde ein Ventilator mit einer Luftleistung von ca. $60 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$ innerhalb der Folienumhüllung betrieben. Nach Anstieg der CO_2 -Konzentration um ca. 500 vpm wurde die Folienkuvette gelüftet und der Versuch wiederholt. Die oberirdischen Blütenorgane waren für die Dauer von 21 bzw. 28 min. in die Kuvette eingeschlossen.

7.2.1.2 Kohlenhydratbestimmung

Für die Bestimmung der Kohlenhydratzusammensetzung und -verteilung im Blütenorgan von *A. titanum* wurden 24 Stunden nach voller Entfaltung des Blütenstandes aus dem apikalen (Segment I), mittleren (Segment II) und basalen Bereich (Segment III) des Appendix Proben entnommen. Die Spatha mit einer Gesamtlänge von 75,5 cm wurde in 7 gleichlange, longitudinale Abschnitte à 10,8 cm zerlegt, wobei den einzelnen Segmenten von der Hüllblattspitze bis zur Basis fortlaufend die Ziffern I bis VII zugeordnet wurden.

Nach Frischgewichtsbestimmung und Gefriertrocknung wurde das Probenmaterial fein zermahlen und sorgfältig durchmischt. Die Bestimmung der Gehalte an Glukose, Fructose, Saccharose und Stärke erfolgte nach den Methoden der enzymatischen Lebensmittelanalytik (BERGMEYER 1977, BOEHRINGER 1985).

7.2.1.3 Mineralstoffbestimmung

Die Mineralstoffanalysen erfolgten aus dem gefriergetrockneten und gemahlten Probenmaterial. Der Gesamtstickstoffgehalt wurde nach einem modifizierten Kjeldahl-Verfahren bestimmt, bei dem die Proben mit konz. Schwefelsäure nach Zusatz eines Selen-Reaktionsgemisches für 2 Stunden bei 400°C aufgeschlossen wurden. Dabei werden der organische und anorganische Stickstoff zu Ammonium reduziert. Die Messung des Gesamtstickstoffes wurde photometrisch mit Hilfe eines Autoanalyzer-Systems (Fa. Skalar Analytic, Erkelenz) vorgenommen, wie von VEDDER (1989) näher beschrieben.

Die Bestimmung von P, K, Ca und Mg erfolgte nach Perchlor- und Salpetersäureaufschluß des Probenmaterials bei 200°C. Der Phosphorgehalt wurde kolorimetrisch erfaßt (Skalar-Autoanalyzer). Die Konzentrationen an K, Ca und Mg wurden mittels eines Atomabsorptions- und Emissions-spektralphotometers (Fa. Perkin Elmer, Überlingen) ermittelt (VEDDER 1989).

7.2.2 Ergebnisse

Gaswechsel:

Die Messungen der CO₂-Konzentrationen im Zeitverlauf zeigten einen linearen Anstieg der CO₂-Abgabe bei den in der Folienkuvette eingeschlossenen Blütenorganen. Dies konnte durch Wiederholung der Messung nach zwischenzeitlicher Belüftung der Kuvette reproduziert werden. Die geringfügigen Unterschiede im Niveau der Meßwerte sind mit großer

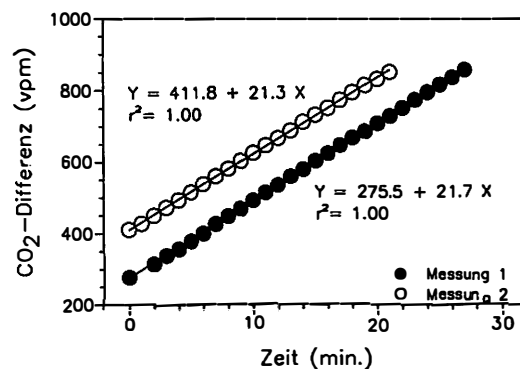


Abb. 2: CO₂-Abgabe des in eine Folienkuvette eingeschlossenen oberirdischen Blütenteiles (Appendix und Spatha) von *Amorphophallus titanum* zum Zeitpunkt der vollständigen Entfaltung.

Wahrscheinlichkeit auf eine nicht vollständige Entfernung des angereicherten CO₂ aus der vorausgegangenen Analysenreihe zurückzuführen.

Aus den in Abb. 2 dargestellten Konzentrationsanstiegen ergibt sich mit dem umschlossenen Küvettenvolumen und der zum Zeitpunkt der Messung herrschenden mittleren Gastemperatur von 30°C eine Netto-CO₂-Abgabe der oberirdischen Pflanzenteile von

$$VCO_2 = V \, dcCO_2/dt = 0,268 \, \text{ml s}^{-1} = 0,476 \, \text{mg s}^{-1}$$

mit V = Küvettenvolumen (747 l)

$$dc/dt = \text{Konz.-änderungsgeschwindigkeit (21,5 vpm min}^{-1}\text{)}$$

Kohlenhydratgehalte des Appendix:

Die Monosaccharide Glucose und Fructose traten im basalen und mittleren Teil des Spadix im Vergleich zum apikalen Sektor in deutlich höherer Konzentration auf (Abb. 3). So dominierte im mittleren und basalen Segment die Fruktose mit Konzentrationen von 13,4 bzw. 12,0 %, gefolgt von der Glukose mit Werten von 7,2 bzw. 7,0 %. Im apikalen Gewebeteil dagegen überwog die Saccharose mit einem Anteil von annähernd 9 % der Trockenmasse und übertraf damit die Gehalte an Fruktose (7,7 %) und Glukose (3,7 %). Im mittleren und basalen Segment erreichte die Saccharose lediglich Konzentrationen von 1,4 bzw. 3,5 %. Die Stärkegehalte variierten zwischen 0,3 % und 1,1 %, wobei die höchste Konzentration im unteren Drittel des Appendix zu verzeichnen war.

Kohlenhydratgehalte der Spatha:

Die Kohlenhydratzusammensetzung in den verschiedenen, gleichlangen Sektoren der Spatha ist in Tab. 1 wiedergegeben. Die Fruktose- und Glukosekonzentrationen in den einzelnen Hüllblattabschnitten unterschieden sich nur geringfügig. Sie lagen für die Glukose mit Ausnahme des apikalen Segmentes (16,12 %) zwischen 20,21 und 22,55 % und für die Fruktose bei etwa 16,5 % der Trockensubstanz, wobei nennenswerte Abweichungen von diesem Durchschnittswert lediglich im Spitzensegment (15,57 %) und im basalen Abschnitt (14,65 %) festzustellen waren.

Bei den Anteilen der Saccharosegehalte war ein deutlicher Gradient von der Hüllblattspitze zur Blattbasis zu verzeichnen. Die Stärkekonzentrationen lagen mit Werten unterhalb 0,5 % relativ niedrig. Die geringste Konzentration trat im mittleren Segment (IV) auf und stieg sowohl in akropetaler als auch in basipetaler Richtung geringfügig an.

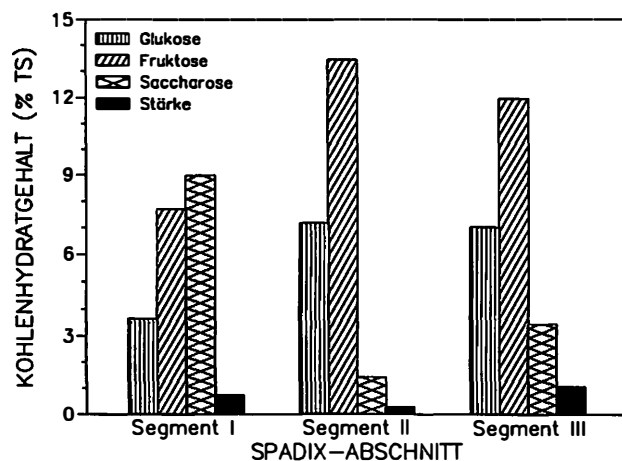


Abb. 3: Kohlenhydratgehalte in Prozent der Trockensubstanz (% TS) im apikalen, medianen bzw. basalen Spadixabschnitt (Segment I, II bzw. III) von *Amorphophallus titanum*.

Segment	Kohlenhydratgehalt (% der TS)			
	Glukose	Fruktose	Saccharose	Stärke
I	16,12	15,57	2,45	0,43
II	20,21	16,53	2,17	0,26
III	20,61	16,89	2,46	0,23
IV	22,16	16,34	1,13	0,22
V	22,55	16,30	0,83	0,28
VI	20,89	16,55	0,85	0,37
VII	21,21	14,65	0,49	0,30

Tab. 1: Kohlenhydratgehalt in Prozent der Trockensubstanz (% TS) der Spatha von *Amorphophallus titanum*.

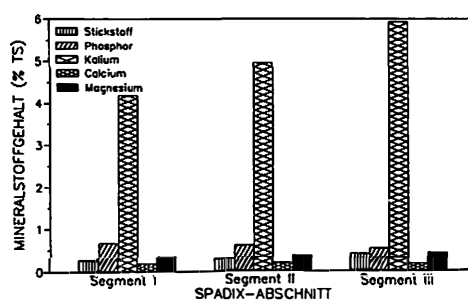


Abb. 4: Mineralstoffgehalte in Prozent der Trockensubstanz (% TS) im apikalen, medianen bzw. basalen Spadixabschnitt (Segment I, II bzw. III) von *Amorphophallus titanum*.

Segment	Mineralstoffgehalt (% der TS)				
	N	P	K	Ca	Mg
I	0,31	0,44	3,19	0,58	0,19
II	0,24	0,38	3,33	0,50	0,26
III	0,22	0,37	3,36	0,47	0,26
IV	0,19	0,40	4,20	0,40	0,24
V	0,16	0,42	4,77	0,36	0,24
VI	0,17	0,43	4,80	0,46	0,28
VII	0,18	0,43	5,25	0,69	0,30

Tab. 2: Mineralstoffgehalt in Prozent der Trockensubstanz (% TS) der Spatha von *Amorphophallus titanum*.

Mineralstoffgehalte des Appendix:

Die Mineralstoffgehalte entsprechend ihrer prozentualen Anteile in den untersuchten drei Sektoren des Spadix sind in Abb. 4 dargestellt. Auffallend hoch sind die K-Konzentrationen, die zwischen 5,9 und 4,2 % der Trockensubstanz liegen und von der Basis des Appendix zur Spitze des Blütenorgans deutlich abnehmen. Gleichfalls sinkende Tendenz vom basalen zum apikalen Spadixabschnitt zeigen die prozentualen Magnesium- und Stickstoffgehalte, allerdings auf signifikant niedrigerem Niveau. Einem gegenläufigen Trend folgen die Phosphorkonzentrationen, die in akropetaler Richtung von 0,57 % über 0,63 % auf 0,68 % der Trockenmasse ansteigen.

Mit im Durchschnitt 0,19 % der Trockensubstanz erweisen sich die Calcium-Gehalte in den drei untersuchten Spadixsektoren als verhältnismäßig niedrig.

7.2.3 Diskussion

Die Respirationsmessungen waren sehr gut reproduzierbar. Konzentrationsunterschiede innerhalb der Folienküvette konnten durch die interne Luftumwälzung minimiert werden. Der Einfluß des abgesaugten Meßgasvolumens und Diffusionsverluste waren vernachlässigbar, wie die nur geringe Abweichung von der Regressionsgeraden bei höheren Konzentrationen zeigt. Die gemessene Netto-CO₂-Abgabe von 0,476 mg s⁻¹ erscheint daher relativ genau.

Verwendet man für die Veratmung von Kohlenhydraten die in der Literatur angegebenen Konstanten (DAVIS 1980), so ergibt sich aus den erzielten Respirationsmeßdaten eine Wärmeleistung des Pflanzengewebes von

$$Q = 0,476 \text{ mg CO}_2 \text{ s}^{-1} \cdot 2,95 \text{ J (mg CO}_2\text{)}^{-1} = 1,40 \text{ W}$$

Der Gewinn an chemischer Energie in Form von ATP (NEUMÜLLER 1972) beträgt dann:

$$E = 0,476 \text{ mg CO}_2 \text{ s}^{-1} \cdot 2 \text{ J (mg CO}_2\text{)}^{-1} = 0,95 \text{ W}$$

Dieser Anteil könnte ebenfalls durch parallele Stoffwechselvorgänge als Wärme freigesetzt werden.

Eine Abschätzung des Energieumsatzes des Appendix muß neben der gemessenen Netto-CO₂-Abgabe die photosynthetische Refixierung von CO₂ durch die ebenfalls eingeschlossene Spatha berücksichtigen. Experimente an Spatha-Segmenten (Daten nicht dargestellt) und Vergleiche mit Blättern anderer Pflanzen ergeben für den Appendix folgende Abschätzungen:

CO ₂ -Umsatz	0,52 bis 0,62 mg s ⁻¹
Wärmeentwicklung	2,5 bis 3,0 W
Temperaturerhöhung	5,7 bis 6,8°C

mit einer Appendixoberfläche von 0,22 m² und einem angenommenen Wärmeübergangskoeffizienten von 2 W m⁻² K⁻¹.

Die Stoffwechselaktivität von 7 W (kg TS)⁻¹ (Appendix = 355 g TS, BOECKER) ist - bezogen auf die Trockensubstanz - bei *A. titanum* wenig größer als bei Blütenorganen anderer Pflanzenarten. Für Irisblüten wurde bei einer Temperatur von 30°C eine Wärmeabgabe von 343 mW kg⁻¹ gemessen (RUDOLPH 1977), entsprechend 5,7 W (kg TS)⁻¹ bei 6% TS. Bei *A. titanum* ergeben sich jedoch - bezogen auf die wärmeabgebende Oberfläche - höhere Temperaturdifferenzen zur Umgebung wegen der höheren TS-Konzentrationen.

Als Substrat für die intensive Atmung und Erwärmung des Appendix von *Arum* und anderen Araceen dienen vorwiegend Kohlenhydrate, wie schon seit längerem bekannt ist (FISCHER 1960, FISCHER et al. 1972). Daneben werden auch verschiedene Komponenten des Proteinstoffwechsel hinsichtlich ihrer Bedeutung als Atmungssubstrat diskutiert (VAN HERK 1937, FISCHER et al. 1972).

Die Mobilisierung der benötigten hohen Energiemengen dürfte zum einen aus den in der Knolle in Form von Stärke eingelagerten Assimilaten, zum anderen aber aus der Spatha erfolgen, die durch ihre aktuelle Photosynthese zur Bereitstellung von leicht verfügbaren Assimilaten beiträgt.

Den bedeutendsten Transportmetaboliten stellt in den meisten Pflanzen die Saccharose dar (GIAQUINTA 1980), die sowohl im Appendix als auch im Hüllblatt von *A. titanum* in nennenswerten Mengen vorkommt. Die höchsten Konzentrationen dieses Disaccharids waren sowohl beim Spadix als auch bei der Spatha in der Spitze nachzuweisen; weit geringere traten im mittleren Bereich auf, was im Falle des Appendix als Hinweis auf eine schnelle Mobilisierung der Assimilate zu werten wäre. Dafür würden auch die vergleichsweise geringen Stärkegehalte in diesem Blütenabschnitt sprechen. Die Verwendung von Saccharose im Stoffwechsel der assimilatverbrauchenden Organe setzt aber den Abbau in Glukose und Fruktose voraus.

Neben ihrer Funktion als Energielieferanten kommt diesen Kohlenhydraten auf Grund ihrer osmotischen Wirksamkeit (KAYS 1991) auch ein Beitrag zur strukturellen Stabilisierung der voluminösen Blütenorgane zu.

Unter den Mineralstoffen treten mengenmäßig die hohen P- und K-Werte besonders in Erscheinung. Phosphor dient als Baustein essentieller Zellbestandteile wie der Phosphoproteide und Phospholipoide und wird für die Synthese der energiereichen Phosphate ADP und ATP benötigt. Neben seinem Einfluß auf das vegetative Wachstum der Pflanzen ist Phosphor vor allem für die reproduktive Entwicklung der Pflanzen von besonderer Bedeutung (BERGMANN 1988).

An der Bildung energiereicher Phosphate ist Kalium beteiligt, das auch in die Energiefreisetzung aus Kohlenhydraten für den Betriebsstoffwechsel eingreift. Die beim Appendix nachgewiesenen K-Werte von bis zu 6% lassen auf eine hohe Aktivität des Gewebes schließen. Nach MENGEL & HAEDER (1977) ist dem Kalium allgemein eine bedeutende Rolle hinsichtlich des Stofftransportes im Phloem zuzuschreiben. Daneben kommt diesem Element als wichtigstem Osmotikum der Zellen eine regulatorische Funktion bei der Aufrechterhaltung des Turgordruckes der Zellen zu (BERGMEYER 1988).

Eine exakte Interpretation sowohl der Lokalisation als auch der prozentualen Verteilung von Kohlenhydraten und Mineralstoffen im Blütengewebe von *A. titanum* im Hinblick auf deren Bedeutung für die Stoffwechselaktivität stellt sich jedoch bei einer statischen Betrachtungsweise (lediglich ein Meßzeitpunkt) sehr schwierig dar. Die in der vorliegenden Arbeit im Stadium der vollen Blütenentfaltung erhobenen Daten sind daher als Grundlage für künftige, detailliertere Untersuchungen zu verstehen, bei denen auch die Entwicklung der Blüte Berücksichtigung finden könnte. Nicht destruktive Messungen im Zeitablauf würden zudem die Möglichkeit bieten, den Zeitpunkt der maximalen Stoffwechselaktivität zu bestimmen.

7.2.4 Zusammenfassung

Die kurze Blütephase von *Amorphophallus titanum* ist durch eine intensive Atmungstätigkeit gekennzeichnet. Dies konnte durch Messung der CO₂-Abgabe im Stadium der vollen Blütenentfaltung bestätigt werden. Dazu wurde das gesamte oberirdische Blütenorgan in eine Folienküvette eingeschlossen und aus dem linearen Anstieg der CO₂-Konzentration die respiratorische Aktivität bestimmt. Die Netto-CO₂-Abgabe betrug 0,476 mg s⁻¹. Unter Berücksichtigung der Refixierung von CO₂ in der miteingeschlossenen Spatha wurde die Temperaturerhöhung des Appendix auf ca. 6,5°C abgeschätzt.

Nach Abschluß der Respirationmessungen wurden sowohl der Appendix als auch die Spatha in einzelne Segmente aufgeteilt und deren Kohlenhydrat- und Mineralstoffgehalt bestimmt. Von den untersuchten Kohlenhydraten Glukose, Fruktose, Saccharose und Stärke dominierten Glukose und Fruktose, wobei im Spadix die Fruktose und in der Spatha die Glukose vorherrschte. Unter den Mineralstoffen stellte in beiden Blütenteilen Kalium mit Werten zwischen 3 und 6 % der Trockensubstanz den Hauptvertreter dar. Die übrigen analysierten Elemente wie N, P, Ca und Mg traten in Konzentrationen von deutlich unter 1 % der Trockenmasse auf. Sowohl bei den Kohlenhydraten als auch bei den Mineralstoffen waren charakteristische Unterschiede hinsichtlich der Verteilung in den einzelnen Gewebesegmenten des Blütenorganes zu verzeichnen.

7.2.5 Summary

The short period of flowering of *Amorphophallus titanum* is characterized by a high respiratory activity. This was shown by measurements of CO₂ evolution at the stage of full bloom in the Botanical Garden of Bonn University. The above ground parts (appendix and spathe) of flower organs were enclosed in a cuvette made of polyethylene film and the increase in CO₂ concentration was monitored by infrared-gas analysis. CO₂ concentration increased linearly with time and the net CO₂ production was 0.476 mg s⁻¹. When accounting for the CO₂ refixation by the spathe, the theoretical increase of temperature due to respiration was estimated to be 6.5°C above ambient temperature.

Following respiration measurements, the quantitative distribution of carbohydrates and mineral elements in spathe and appendix was determined. Dominating carbohydrates were glucose and fructose in the appendix and spathe, respectively. Glucose content of the appendix increased from 16.1 % of dry matter at the apex to 22.6 % in the median portion and then decreased again towards the base (21.2 %). Saccharose contents consistently decreased towards the base, suggesting that the lower portion of the appendix was particularly important in maintaining the high respiration activity in the spathe. In the

spathe, the fructose content reached a maximum in the median portion and decreased towards apex and base of the appendix.

Of the mineral elements, potassium was predominant and ranged from 3 % to 6 % of dry matter in both flower organs. N, P, Ca and Mg occurred in concentrations well below 1 % of dry matter. Between the various segments of flower tissue, characteristic differences became apparent, where the distribution of carbohydrates and mineral elements was concerned.

Our study suggests that non-destructive respiration measurements may also be a useful tool in determining the metabolic activity of *A. titanum* as a function of time.

Literatur

- BERGMANN, W. (1988): Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Gustav Fischer Verlag Jena; BERGMAYER, H.U. Hrsg. (1977): Grundlagen der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie Weinheim, New York; BOECKER, M. (1996): in diesem Heft; BOEHRINGER (1985): Methoden der enzymatischen Lebensmittelanalytik. Fa. Boehringer, Mannheim; DAVIS, D.D. Hrsg. (1980): Biochemistry of Plants - A Comprehensive Treatise; 2, Metabolism and Respiration. Academic Press, New York, 687pp FISCHER, H. (1960): Atmung von Blüten und Blütenständen. Handbuch Pflanzenphysiol. 12 (2): 521-535. Springer-Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg; FISCHER, H., SPECHT-JÜRGENSEN, I. & G. FLECK-GERNDT (1972): Zum Stickstoffhaushalt des Appendix von *Arum maculatum* L. Beitr. Biol. Pflanzen 48: 243-253; GIAQUINTA, R.T. (1980): Translocation of sucrose and oligosaccharides. In: PREISS, J. (ed.): The Biochemistry of Plants 3: 271-320. Carbohydrates: Structure and function. Academic Press London; KAYS, S.J. (1991): Postharvest Physiology of Perishable Plant Products. Van Nostrand Reinhold. New York: 423-430; LEUSCHNER, D. (1970): Zeitverhalten von Gaskonzentrationen in Pflanzenküvetten. Archiv Gartenbau 18: 201-204; MEEUSE, B.J.D. (1975): Thermogenic respiration in aroids. Ann. Rev. Plant Physiol. 26: 117-126; MENGLE, K. & H.E. HAEDER (1977): Effect of potassium supply on the rate of phloem sap exudation and the composition of phloem sap of *Rizinus communis*. Plant Physiol. 59: 282-284; NEUMÜLLER, O.A. Hrsg. (1972): Römpps Chemie Lexikon Atmungskette. 7. Aufl. Franck'sche Verlagshandlung, Stuttgart; RASKIN, I.E.A. (1987): Salicylic acid: A natural inducer of heat production in *Arum* lilies. Science 237: 1601-1602; RUDOLPH, J.W. (1977): Measuring heat production of produce under normal and CA-storage conditions with an adiabatic calorimeter. Lebensm.-Wiss. u. Technol. 10: 153-158; TANG, W. (1987): Heat production in Cycad cones. Bot.Gaz. 148: 165-174; VAN HERK, A.W.K. (1937): Die chemischen Vorgänge im *Sauromatum*-Kolben. Rec. trav. bot. néerl. 34: 69-156; VEDDER, H.-M. (1989): Nährstoffaufnahme, Nährstoffverteilung und Nährstoffbedarf bei Sauerkirschen. Diss. Univ. Bonn.

7.3 Ultrastructure of the spadix-appendix cells during anthesis

BRIGITTE BUCHEN

Interest in arum lilies has stimulated studies on the anatomy and morphology of their inflorescences (for references, see BOECKER, this volume), on pollination and pollinators (VOGEL 1962, 1983; MOODIE 1976; UEMURA et al. 1993), as well as on their characteristic thermogenic respiration (SKUBATZ et al. 1990a, b; reviews MEEUSE 1975, LANCE et al. 1985, WAGNER & KRAB 1995 and references therein). The cyanide-insensitive pathway of respiration is considered to be activated during flowering and to be responsible for the rapid generation of the transient heat used for the secretion and volatilisation of pollinator-attracting substances (MEEUSE 1975; MEEUSE & RASKIN 1988; see, however, WAGNER & KRAB 1995). These substances consist of ammonia and amines and often lipophilic terpenes (SMITH & MEEUSE 1966; SMITH 1980). In the *Araceae*, the specific polyprenol spadicol and other terpenoids have been identified (THRELFALL 1980; SKUBATZ et al. 1995). The malodorous substances are synthesized and secreted from the cells of the spadix appendix. Thus, the appendix is a specialized floral tissue similar to osmophores of other plant species (ARCANGELI 1883; VOGEL 1962, 1983; STERN et al. 1987).

Only a few cytological studies on aracean species concern the structural changes during the development of the appendix (BERGER & SCHNEFF 1970; SKUBATZ et al. 1993). Chromoplasts and their carotenoids have been studied in *Arum* and *Typhonium* appendices (SCHNEFF & CZYGAN 1966), as has the mode of secretion of the odorous oil in *Typhonium* (SCHNEFF 1965). Recently, sesquiterpenes as major volatile compounds of the *Sauromatum* thermogenic appendix have been identified and their mode of secretion has been followed on the ultrastructural level (Skubatz et al. 1995). During spadix development of *Arum maculatum* the ultrastructure of isolated mitochondria correlated with physiological activities has also been studied (CHAUVEAU & TUQUET 1985).

The flowering of *Amorphophallus titanum*, which is an infrequent event in cultured plants, offered the opportunity to investigate for the first time the ultrastructural changes of the appendix cells during anthesis, starting with the day when the spathe has opened.

7.3.1 Material and methods

During anthesis, small pieces were cut from the spadix appendix of *Amorphophallus titanum* at distances of 20 - 30 cm from the tip and from the base (Fig. 1). The first sample (denoted stage 1 in this study) was taken at 4.15 p.m. when the inflorescence had reached its final length, emitted a bad smell and the spathe had opened to some extent but not yet completely (maximal opening occurred 4 h later; see BOECKER, this volume). The second sample was taken 6 h later at 10.30 p.m. (in retrospective denoted also developmental stage 1) when the spathe had closed a little for the night. The pollen was released during this night. The third sample (denoted stage 2) was prepared the next day at 9.30 a.m. (i.e. 17 h after the first sampling), and the last one (stage 3) at 7 p.m. (i.e. 27 h after the first sample was taken. [For time periods of flower development and anthesis see ITTENBACH et al., this volume.] The tissue slices were fixed in 3% glutaraldehyde in 0.1 M Sørensen phosphate buffer, pH 6.9, for 2 h at room temperature, post-fixed in 2% OsO₄ in phosphate buffer for 5 h at room temperature, dehydrated through an acetone-series and embedded in epoxy resin (ERL). Semithin sections were used for light microscopy and histochemical identification of starch by staining with iodine-potassium iodide (I/KI) solution. Ultrathin sections were stained with uranyl acetate and lead citrate before observation in an electron microscope (Siemens 101).

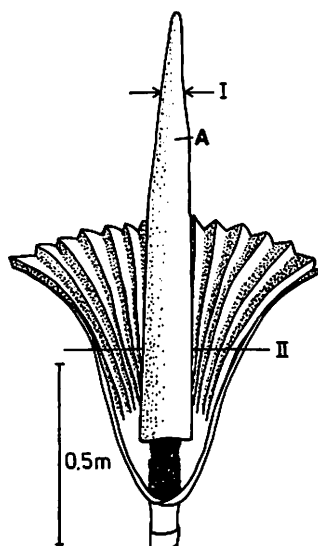


Fig. 1: Schematic drawing of the *A. titanum* inflorescence. Indicated are the apical (I) and basal (II) sites of the spadix appendix from which the samples were taken.

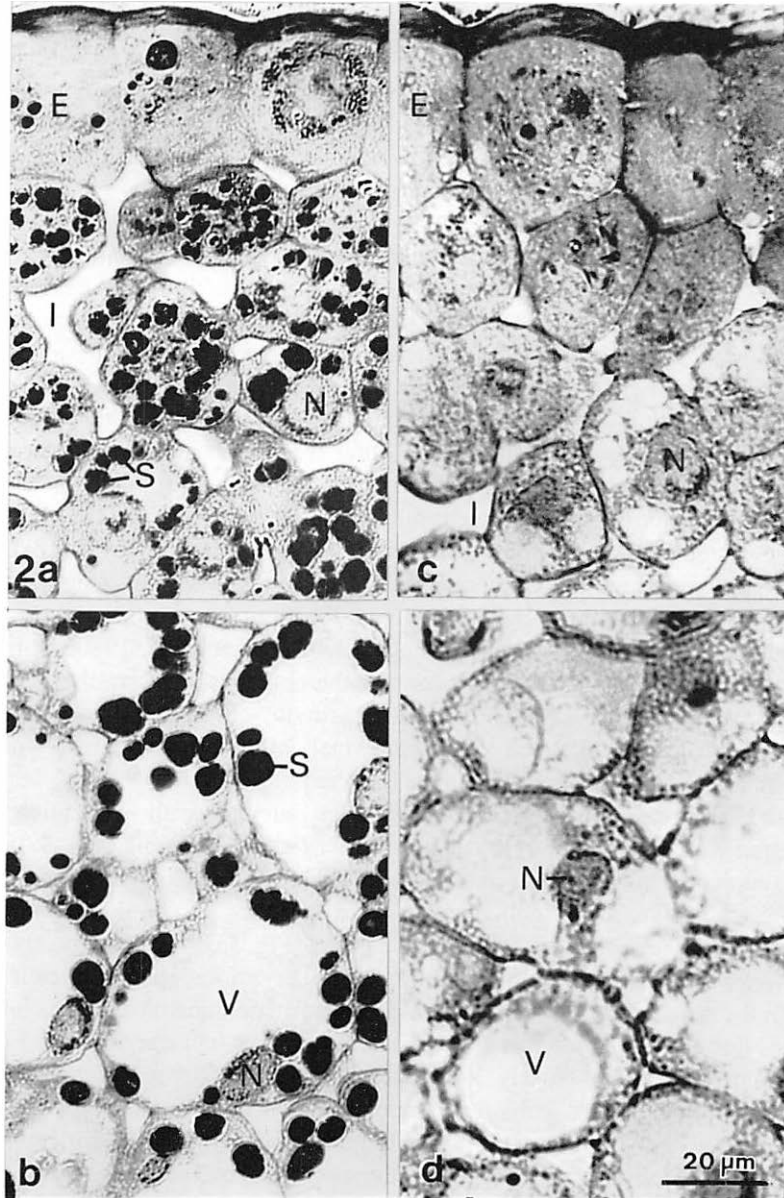


Fig. 2: Light-microscopical images of cross-sections through the outer (a, c) and inner (b, d) appendix tissues of *A. titanum* at the beginning (stage 1: a, b) and at the end of anthesis (stage 3: c, d). Starch is stained by I/KI. E epidermis; I intercellular space; N nucleus; S starch in "amylo"-chromoplasts; V vacuole.

7.3.2 Results

In principle, tissues taken at the same time but at the different locations on the appendix (apical and basal regions, Fig. 1) did not differ substantially in cellular organization, cell form and cell ultrastructure. The development of cells in the more-basal region of the appendix seemed to precede that of the more-apical cells slightly, especially with respect to vacuolization.

Stage 1. This stage encloses a 6-h period at the onset of anthesis. The appendix consisted of the epidermis, the outer mesophyll tissue comprising about six cell layers (about 0.2 mm thick), and the inner mesophyll tissue (about 1.2 mm thick) with well-developed intercellular spaces. The central part of the appendix was an aerenchyma-like tissue. Files of degenerating or degenerated cells crossed through the large intercellular spaces (see BOECKER, this volume). In this study, only the epidermal cells, outer mesophyll and peripheral inner mesophyll cells have been ultrastructurally investigated.

In the light microscope, prominent nuclei could be seen in all cells (Fig. 2a, b). Whereas only small vacuoles occurred in the outer mesophyll (Fig. 2a), the cells of the inner mesophyll contained large central vacuoles (Fig. 2b). A striking feature of the mesophyll cells at both locations on the appendix was the high number of chromoplasts (terminology after SCHNEPF 1965, 1980; SCHNEPF and CZYGAN 1966) and the starch content therein, as shown by the positive staining reaction with I/KI (Fig. 2a, c). The „amylo“-chromoplasts were nearly completely filled with starch. The epidermal cells, however, had smaller chromoplasts with lower starch contents (Fig. 2a).

On the electron-microscopical level, the thick outer cell wall with cuticle and sculptured wax layer covering the epidermis was clearly visible (Fig. 3a). The radial epidermal walls were narrow and crossed by plasmodesmata. The ribosome-rich cytoplasm contained a high number of mitochondria and numerous ER cisternae often arranged in parallel (Fig. 3a). The ER, mostly rER cisternae, was preferentially located in the periphery of the epidermal cells just beneath the plasma membrane; this could be clearly demonstrated on tangential sections through the epidermis (Fig. 3b). Lipid bodies and microbodies of the peroxisome-type were closely associated with ER cisternae (Fig. 3d). The plasma membrane was convoluted and partially more intensively stained. Direct fusion and luminal continuity of the ER with the plasma membrane, however, were not observed (Fig. 3d). Dictyosomes were only rarely seen. The variable-form chromoplasts with poorly developed endomembranes contained starch grains and numerous plastoglobuli (Fig. 3a, c).

Clusters of small vesicles containing osmiophilic material were found in the epidermal cells, preferentially in the centre or near the inner tangential wall (Fig. 3a, c). The dark globules of a more or less distinct size (approx. 0.4-0.5

μm in diameter) yet without a sharp outline did not completely fill the vesicles. Often, two globules of nearly the same diameter were located in the vesicles (Fig. 3c). In most cases the globules were partially in direct contact with the membrane or connected by thread-like structures to the membrane (Fig. 3c, d). This was indicated on transverse (Fig. 3a) as well as on tangential sections through the epidermal cells (Fig. 3c). The ontogeny of the compartment and the vesicle membrane surrounding the osmiophilic particles could not be followed in this study. The electron-density of the particles after OsO_4 fixation indicated that these inclusions might either contain phenolics (tannins) or other compounds of the heterogenous group of terpenes.

The cell walls of the mesophyll cells were crossed by numerous plasmodesmata and the walls bordering the intercellular spaces were thicker than the other cell wall regions (Fig. 4a; see also BOECKER, this volume). The ultrastructure of both the outer (Fig. 4a) and peripheral inner mesophyll cells (Fig. 4b) differed from that of epidermal cells (cf. Fig. 3a, c). From the outer to the inner mesophyll cells the size of the vacuolar system gradually increased from several smaller vacuoles to a large central vacuole (compare Fig. 4a & b). Like epidermal cells, the mesophyll cells were rich in mitochondria with well-developed cristae (Fig. 4a). In the hypodermal layer, only a few small vacuoles with electron-dense globules characteristic for epidermal cells were found, however, often larger vacuoles with darkly stained material (Fig. 5a). The ER system was not as highly developed as in the epidermal cells (compare Figs. 4a with Figs. 3b & d). In the mesophyll cells, chromoplasts with prominent starch grains occupied most of the cytoplasm (Fig. 4a, b, 5a). It was nearly impossible to cut ultrathin sections without producing folds overlaying the starch grains (see Fig. 4a, b). Compared with the chromoplasts in the epidermis, the mesophyll chromoplasts were more spherical in shape due to the starch grains, however, irregularly formed protrusions of stromal areas were obvious. Such amoeboid outlines are typical for proplastids and chromoplasts. Only a few internal membranes could be discerned (Fig. 5a-c). Plastoglobuli were often concentrated in regularly arranged arrays or clusters (Fig. 5b).

In the chromoplast-stroma and often parallel to the envelope or the starch grains, strongly electron-opaque, filamentous-tubulous and/or membranous areas were visible, especially in the hypodermal cells (Fig. 5b, c). Even at higher magnifications, the fine structure underlying these areas was difficult to analyze as they were so electron-dense. These areas consisted of parallel arrays of appressed tubules (Fig. 5a, c) similar as described for tubulous-membranous-type chromoplasts by SITTE et al. (1980) in their classification of these organelles. Sometimes the darkly stained tubules extended into the stroma and were connected to stromal membranes (Fig. 5c). The intensive electron-density of the membranes might be indicative of an accumulation of

osmiophilic material, for example lipidic substances, as is the case in floral chromoplasts from various plants (SITTE et al. 1980).

Stage 2. In the time period of 6 to 17 h after the first stage analyzed, the ultrastructure had changed remarkably. Only mesophyll cells could be studied because the epidermal cells were in part mechanically destroyed during preparation or the ultrastructure poorly preserved. The cytoplasm contained numerous, large mitochondria, and the vacuolization of cells had progressed. The most pronounced changes had occurred in the chromoplasts (Fig. 6a, b), which varied in shape, having more-amoeboid outlines, and were depleted of starch. Only seldom a small starch grain could be found. Concomitant with starch degradation, new internal plastidal membranes had developed (Fig. 6a, b). In the hypodermal cells, concentric membranes, often parallel to the envelope, were present and the electron-dense filamentous tubules were still visible (Fig. 6a). In the chromoplasts of the mesophyll cells, aggregates of anastomosing short tubules had formed which were connected to stromal thylakoids (Fig. 6b). Such aggregates of tubules could not be observed in the hypodermal cells. In chromoplasts of all cells, however, numerous plastoglobuli in various configurations were found (Fig. 6a, b).

Stage 3. For the final stage studied, samples were taken 27 h after the first stage (Fig. 7a-e). Histochemically, no starch could be detected in either epidermal or mesophyll cells (Fig. 2c, d). The vacuolization of the mesophyll cells had increased (Fig. 2c, d).

The epidermal cells still showed numerous mitochondria and an extensive ER system (Fig. 7a). Large lipid bodies and peroxisomes of different sizes were in close contact with ER cisternae. Occasionally, microtubules as elements of the cytoskeleton could be discerned (Fig. 7a). Only a few small vacuoles were found; however, a central vacuole had not developed. The vesicles with osmiophilic globules, abundant during stage 1, had nearly completely disappeared. The chromoplasts now contained many and larger plastoglobuli compared with former stages, and only short endomembranes. Anticlinal cell walls were sometimes broken so that the integrity of individual epidermal cells was lost.

Whereas in the outer mesophyll cells several vacuoles of different sizes occurred (Fig. 7b), the inner mesophyll cells had developed a central vacuole (Fig. 7c) and often the tonoplast had already degraded. Both outer and inner mesophyll cells contained still many mitochondria and chromoplasts of different shapes and sizes but without starch (Fig. 7b, c). Non-hydrolyzed starch remained only in the vascular-bundle sheets (see HEJNOWICZ, this volume). The stroma of the chromoplasts was relatively homogeneous in electron density and

contained numerous plastoglobuli (Fig. 7d, e). Peroxisomes associated with the ER were found (Fig. 7d).

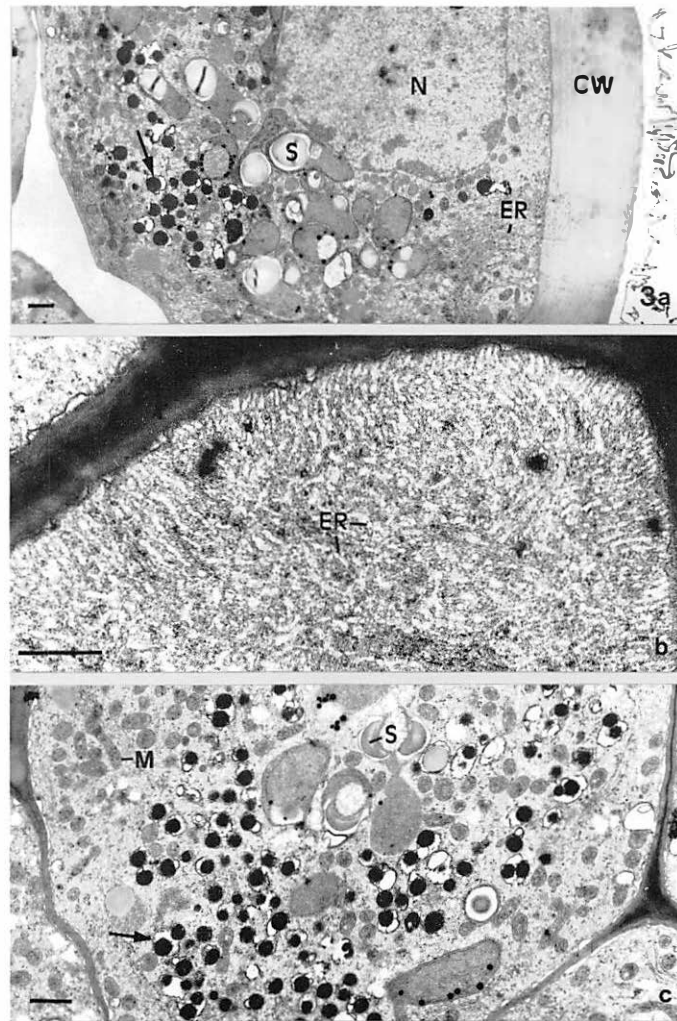


Fig. 3, a-c: Transmission electron micrographs of epidermal cells of the apical region of the *A. titanum* appendix at developmental stage 1. (a) Epidermal cell with prominent nucleus (N), chromoplasts with starch (S), ER cisternae (ER), and vesicles (arrow) with electron-dense globules. CW cell wall. (b) Tangential section through the outermost part of an epidermal cell with abundant ER cisternae beneath the plasma membrane. (c) Tangential section through the inner part of an epidermal cell with numerous small vesicles containing electron-dense globules (arrow), mitochondria, and chromoplasts with starch.



Fig. 3, d: Epidermal cell of the basal region at the end of developmental stage 1, 6 h after the first sample was taken. Peripheral ER cisternae beneath the plasma membrane are associated with lipid bodies (L) and peroxisomes (PE). Arrow vesicles with electron-dense particles.

The differences in the rapid development of the chromoplasts during anthesis could be followed in the different tissues (Fig. 7a, d, e). The chromoplasts of the epidermal cells were relatively small, and in relation to chromoplast size the plastoglobuli were prominent and the internal membranes minimally developed (Fig. 7a). The hypodermal cells were characterized by large, variable-form chromoplasts (Fig. 7d). Dark areas of filamentous tubules reminiscent of the electron-dense areas in chromoplasts found in stages 1 and 2 were present (see Fig. 5b & c, 6a). When these bundles were sectioned transverse to their longitudinal axis, the tubular nature became evident (Fig. 7d). Many plastoglobuli, smaller in diameter than those of the epidermal cells, were visible (Fig. 7d). The chromoplasts of the mesophyll cells were also of variable form; however, they contained enlarged internal membranes and the aggregates of anastomosing tubules described for stage 2 (Fig. 7e). Thus, the development of chromoplasts was tissue-specific, and after the hydrolyzation of starch the structural changes of the chromoplasts and the cellular transformations were different in the different cell layers.

7.3.3 Discussion

The ultrastructural development of cells of the spadix appendix of *A. titanum* during anthesis has been followed for the first time. As *A. titanum* flowers very seldom and is thus an exclusive event, studies were limited. It was not possible to investigate all tissues of the appendix of this flower. In addition, the sampling times during anthesis were chosen by chance and with a view to avoid damaging the flower before the end of anthesis. Thus, there are many interesting questions open and need to be answered in future studies.

During the developmental period studied here there was a drastic reduction in the starch content of the chromoplasts (compare Figs. 4 & 5 with 6 & 7). This occurred when the spathe opened and at which time a weak odor was detectable (see ITTENBACH et al., this volume). A rapid depletion of starch has also been documented for *Arum maculatum* and *Sauromatum* (BERGER & SCHNEPF 1970; SKUBATZ et al. 1993). This phenomenon has often been discussed in relation to thermogenesis (LEICK 1915; JAMES & BEEVERS 1950; MEEUSE 1975; LANCE et al. 1985; WAGNER and KRAB 1995). In the course of 12 h, between 40-75% of the dry weight - mostly based on the high mass of starch - is dissimilated in the spadix of *Arum maculatum* (LEICK 1915; AP REES et al. 1977). Male cones of some cycad species also exhibit drastically reduced starch deposits during heat-producing stage (TANG 1987). Peroxisomes found in spadix cells of araceen (SKUBATZ et al. 1993) as well as in *A. titanum* might also contribute to the metabolic events needed during thermogenesis.

Salicylic acid has been reported to be a trigger for heat production in the appendix of *Sauromatum*, however the mechanism is still unknown (RASKIN et al. 1990; SKUBATZ et al. 1991). In *A. titanum*, a rise in temperature of 5°C above the room temperature has been measured near the appendix (see ITTENBACH et al., this volume). Considering the length of the appendix and the size of the whole flower, this temperature increase is considerable. The temperature then slowly declines and the starch content is depleted within 8.5 h after the maximal temperature has been measured. This pattern fits in the range of data obtained with other thermogenic flowers that show different and species-specific patterns of thermogenesis (LEICK 1915; MEEUSE 1975; SKUBATZ et al. 1990a, b).

The cyanide-resistant alternative respiration (LANCE et al. 1985) operates as a non-phosphorylating, heat-producing pathway (ELTHON & MCINTOSH 1987; WAGNER and KRAB 1995). The alternative pathway is closely associated with the inner mitochondrial membrane (LANCE et al. 1985), and is usually switched on at the beginning of thermogenesis (ELTHON & MCINTOSH 1987; SKUBATZ et al. 1990a, 1993). The number and size of mitochondria per cell increase during the development of the appendix in *Arum maculatum* (BERGER & SCHNEPF 1970; CHAUVEAU & TUQUET 1985). In the *Sauromatum* appendix shortly before and during the day of inflorescence opening, mitochondria undergoing division are found (SKUBATZ et al. 1993). In addition, *Arum* mitochondria contain more alternative oxidase on protein basis than mitochondria of nonthermogenic tissues (HOEFNAGEL & WISKIRCH 1996). A high number of mitochondria with well-developed cristae is also characteristic for all the developmental stages studied here (Fig. 4 & 5, 7). Thus, the organelles responsible for an alternative respiration and the metabolic events during thermogenesis in the *Araceae* are present in *A. titanum* as well.

The increase in temperature facilitating the vaporization of volatile substances is correlated with an increase in an often unpleasant odor during anthesis of *Arum* lilies (VOGEL 1962; SMITH & MEEUSE 1966; SKUBATZ et al. 1995). The distinct odor of the *A. titanum* spadix coincides with the first and second developmental stage analyzed in this study. The investigation of mitochondria in different *Araceae* including *Amorphophallus campanulatus* Decne (non Roxb.) indicates that glutamate and proline might be respiratory substrates for the mitochondria and that the activity of the mitochondria in oxidizing these substrates increases during anthesis (SKUBATZ et al. 1989). Thus, ammonia as a product of the oxidative activity of mitochondria might be used as a nitrogen source for the volatile amines (SKUBATZ et al. 1989). Similar or identical mechanisms might occur in *A. titanum*; however, this has not been studied in this species.

Vesicles containing electron-dense, osmiophilic globules are characteristic of the epidermal cells during developmental stage 1 (Fig. 3a, c, d). The chemical nature of the substances could not be analyzed with the methods used here. The electron-dense particles disappear during the short time of development. Similar structures are seen in *Sauromatum* sub-epidermal cells one day before inflorescence opening (see Fig. 5B, SKUBATZ et al. 1993). Recently, it has been clearly documented that such osmiophilic globules are stored in pocket-like structures of the rER in *Sauromatum* (SKUBATZ et al. 1995). They disappear during the day of inflorescence opening. The chemical analysis of tissue extracts and volatiles has identified mainly sesquiterpenes whereas phenolic compounds such as tannins are not found. Based on this correlation it has been concluded that the osmiophilic compounds within the ER pockets are terpenes (SKUBATZ et al. 1995). In *A. titanum*, the osmiophilic nature of the globules, their localization in a membrane-bound compartment and their disappearance during anthesis points to similarities with *Sauromatum*. However, in *A. titanum* neither the question on the nature of the electron-dense globules or the origin and ontogeny of the vesicles (ER or vacuoles) can be answered at the moment.

The osmophore is responsible for synthesis and emission of the odor. Some features of *A. titanum* cells are common to those of orchidacean osmophore cells (PRIDGEON & STERN 1983, 1985; STERN et al. 1987). The tissue and cell organization of *Restrepia* osmophores is strikingly similar to that of the appendix of *A. titanum*, with abundant ER, numerous mitochondria, few dictyosomes, plastids with few thylakoids but many plastoglobuli, and increasing starch content from epidermis to inner tissue (PRIDGEON & STERN 1983). That epidermal and mesophyll cells of the *A. titanum* appendix are involved in the synthesis of lipophilic substances can be deduced from the increase in number and size of lipid bodies in the cytoplasm and from the increased number of plastoglobuli in the chromoplasts during anthesis (see below). Large lipid bodies and a conspicuous ER system are obvious especially in the epidermal cells. In *Typhonium*, lipid bodies occur between the plasma membrane and the outer epidermal cell wall just during the period of odor emission; however, this is not the case in *Arum maculatum* (SCHNEPF 1965) and also not in *A. titanum*. The synthesis and the transport of lipophilic substances has been attributed to the ER (FAHN 1988; PRIDGEON & STERN 1983). With regard to the extrusion mechanism, the data favour of an eccrine mechanism as is reported for *Stanhopea* (STERN et al. 1987). Often, the plasma membrane of the epidermal and mesophyll cells of *A. titanum* was more electron-dense than other cell membranes. An asymmetry in staining behaviour of the plasma membrane has also been reported for lipid-secreting spore cells and has been attributed to an eccrine secretion mechanism of the lipophilic substances (BUCHEN & SIEVERS 1981). Direct fusion of the abundant ER membranes with

the plasma membrane has not yet been observed in *A. titanum*, thus the available data are not alike the findings in *Sauromatum* where a direct fusion between ER and plasma membrane has been impressively documented by SKUBATZ et al. (1995). Yet a more intensive and detailed study is needed to clarify the extrusion mechanism.

Following stage 2, when starch has been degraded, the chromoplasts of the hypodermal layer show strongly contrasting internal tubules and membranes (Fig. 6a). In *Sauromatum* mesophyll chromoplasts at the end of anthesis, also bundles of tubuli occur (BERGER and SCHNEPF 1970). The intensive membrane staining as well as the accumulation of plastoglobuli indicate an involvement of the chromoplasts in the synthesis of lipids. The carotenoid level in *Typhonium* and *Arum* is inversely related to the number of tubular structures in the chromoplasts (SCHNEPF & CZYGAN 1966). Plastoglobuli contain carotenoids, mainly neutral lipids (CAMARA et al. 1995), and the chromoplast tubules are shown to be constructed by apolar carotenoids and structural proteins (SITTE et al. 1980; SITTE 1981; EMTER et al. 1990; CAMARA et al. 1995). According to the classification of chromoplasts in relation to the pigment-bearing structures, the chromoplasts in the epidermal cells of *A. titanum* resemble the globulous type (Fig. 7a), in the hypodermal layer the tubulous-membraneous type (Fig. 7d), and in the mesophyll cells the reticulo-tubulous type (Fig. 7e; SITTE et al. 1980). These differences reflect the tissue-specific development of the chromoplasts in the appendix of this outstanding *Amorphophallus* flower. All developmental changes occurred within the short phase of about 17 h which is characterized by the degradation of starch, the production of heat and emission of floral scent.

7.3.4 Summary

Ultrastructural changes in the epidermal, subepidermal and mesophyll cells of the spadix appendix of *Amorphophallus titanum* have been studied during anthesis. The organization and ultrastructure of the cells are consistent with the osmophoric function of the appendix. During inflorescence opening, the epidermal cells exhibit a highly developed ER system, numerous mitochondria and clusters of small vesicles containing osmiophilic globules. The chromoplasts in the epidermal, hypodermal and mesophyll cells differ in form, starch content, number and size of plastoglobuli and in their development during the day of anthesis. The massive starch content of the plastids degrades within 6 to 17 h after opening of the spathe; simultaneously lipophilic substances accumulate. The chromoplasts differentially develop to the globulous type in the epidermis, to the tubulous-membraneous type in the hypodermis and to the reticulo-tubulous type in the mesophyll.

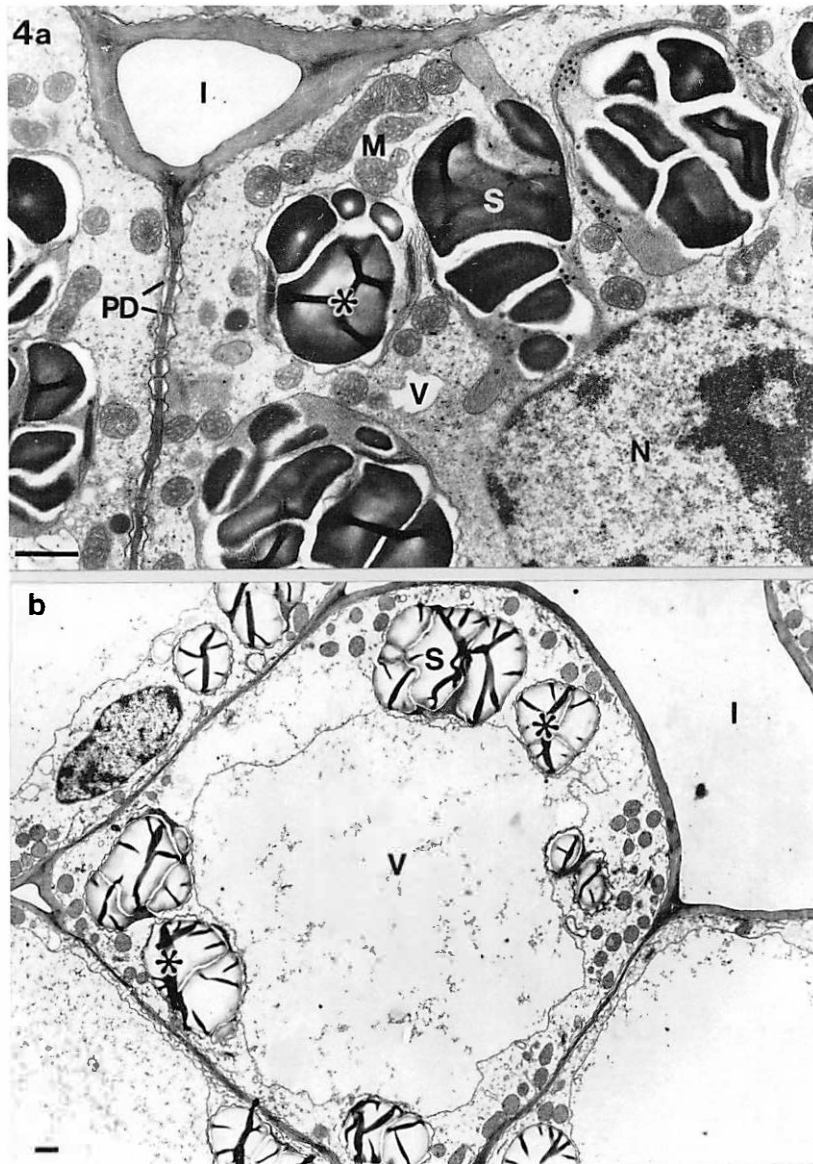


Fig. 4: Transmission electron micrographs of cells of the apical (a) and basal (b) region of the *A. titanum* appendix at developmental stage 1. (a) Outer and (b) inner mesophyll cell with numerous mitochondria (M) and chloroplasts filled with starch (S). Plasmodesmata (PD) cross the cell walls. I intercellular space; N nucleus; V vacuole. Asterisks indicate folds overlaying the starch grains due to preparation artifacts.

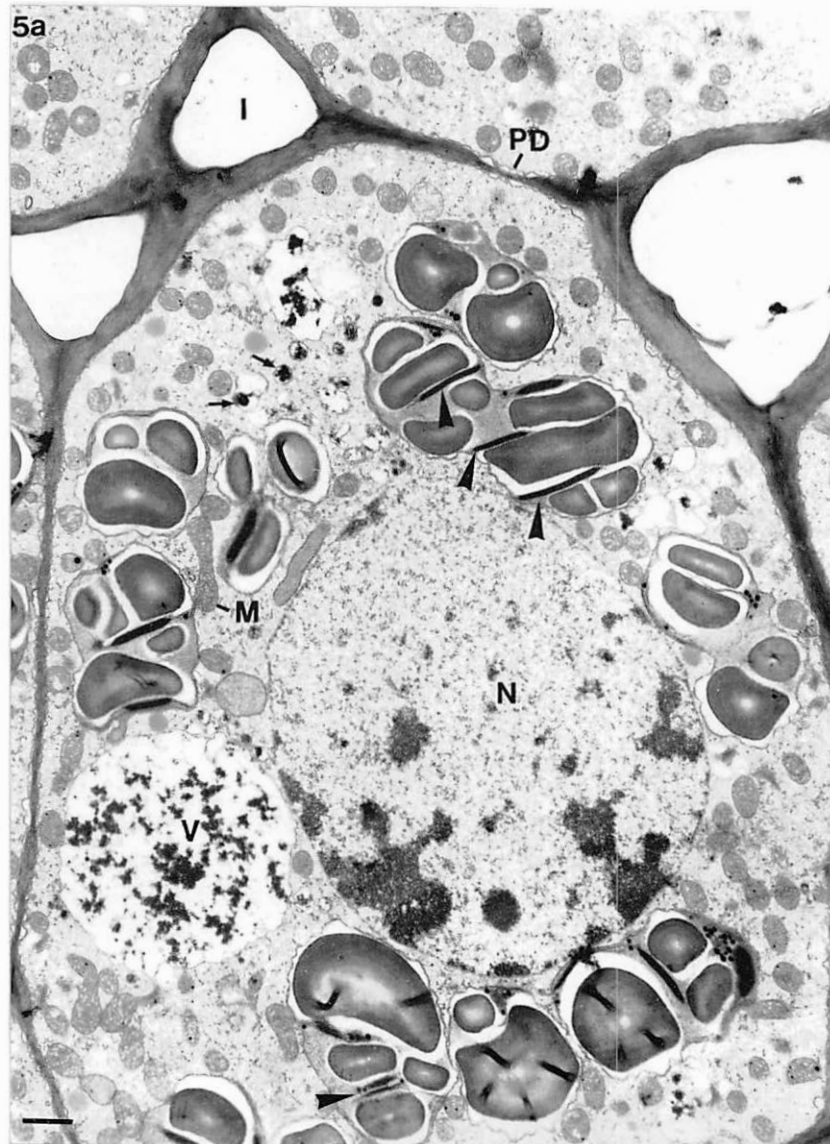


Fig. 5. a: Transmission electron micrographs of cells of the apical region of the *A. titanum* appendix at developmental stage 1. (a) In the hypodermal cells, some small vesicles with electron-dense globules (arrow), larger vacuoles with dark particles (V) and chromoplasts with heavily stained, elongated areas (arrowheads) are shown. The cell walls facing the intercellular spaces (I) are thicker than other wall areas. M mitochondrion; N nucleus; PD plasmodesmata.

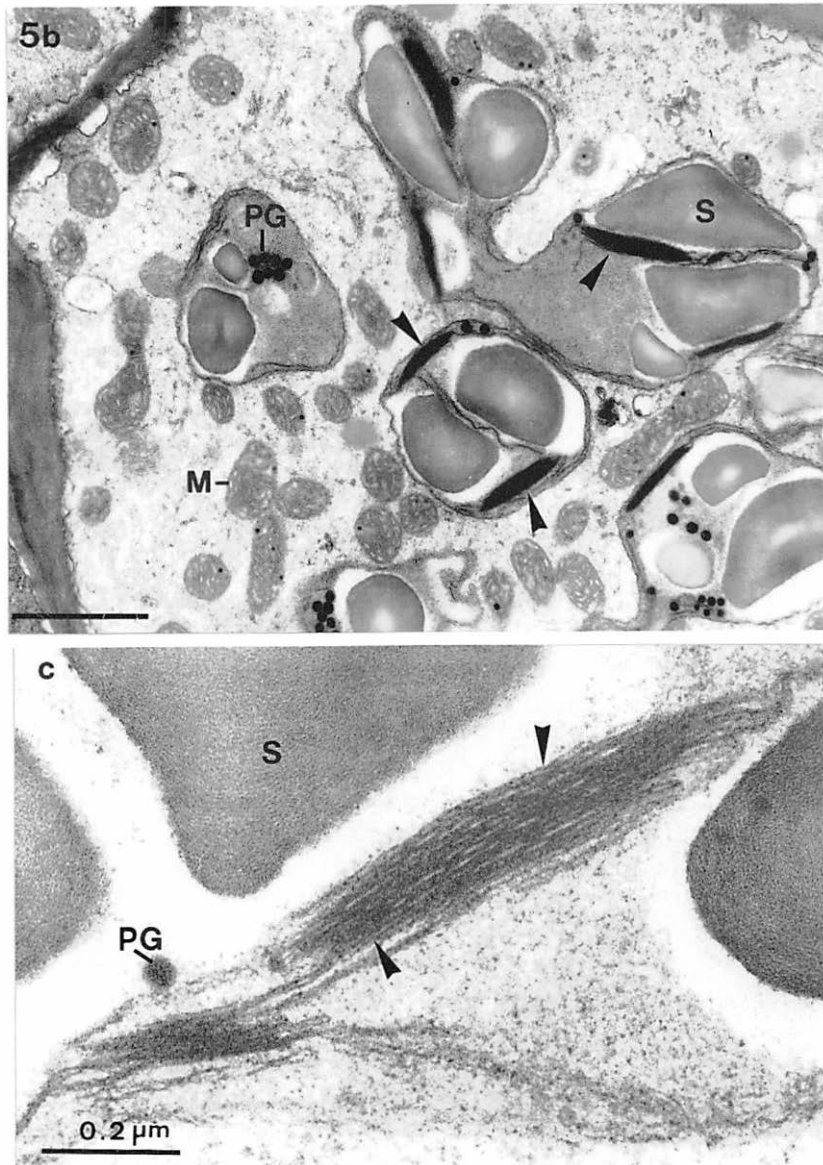


Fig. 5, b-c: Transmission electron micrographs of cells of the apical region of the *A. titatum* appendix at developmental stage 1. (b) Details of chromoplasts with few endomembranes and strongly stained filamentous-tubulous areas (arrowheads). PG plastoglobuli; S starch. (c) Higher magnification of the darkly stained appressed tubules (arrowheads) in the chromoplast stroma. The tubules are connected to stromathylakoids.

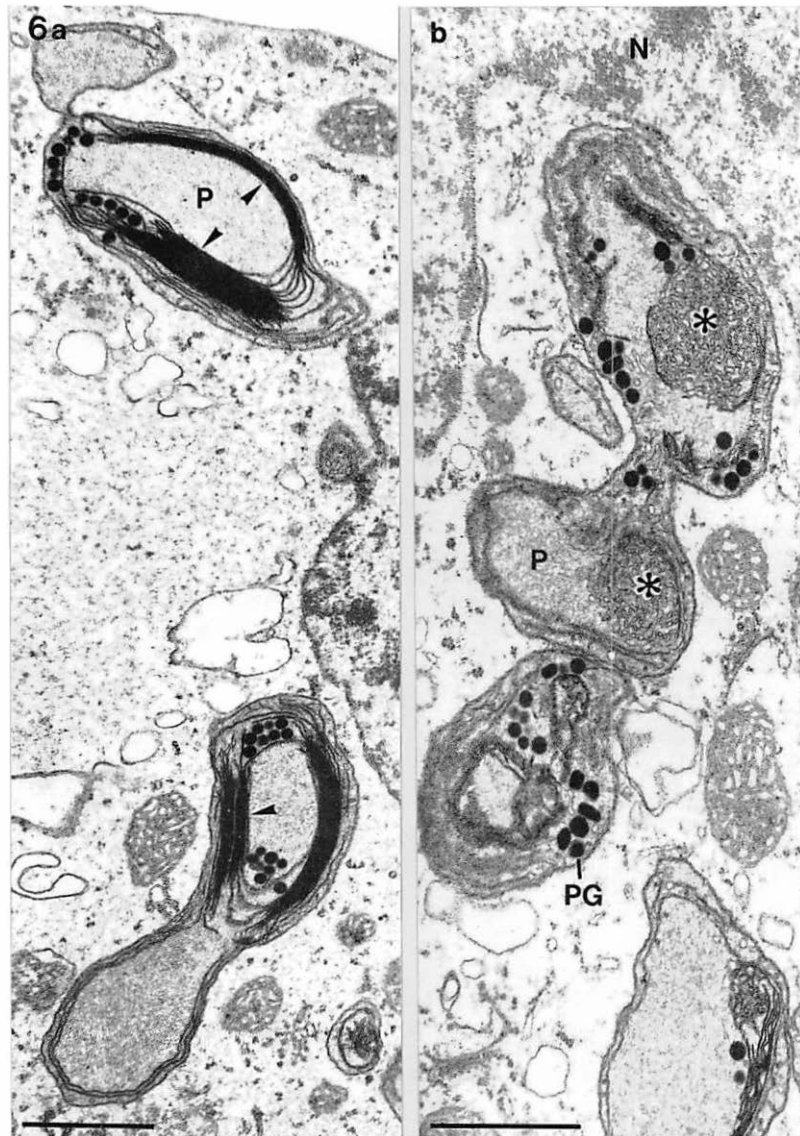


Fig. 6: Cells of the basal region of the *A. titanum* appendix at developmental stage 3, 17 h after the first sample was taken. Part of a hypodermal (a) and a mesophyll cell (b) with starch-less chromoplasts (P) containing a high number of plastoglobuli (PG). Electron-dense concentric membranes, often parallel and near to the plastid envelope, and appressed filamentous tubules (arrowheads; a), as well as aggregates of membranes and tubules (b, arrows) are shown.

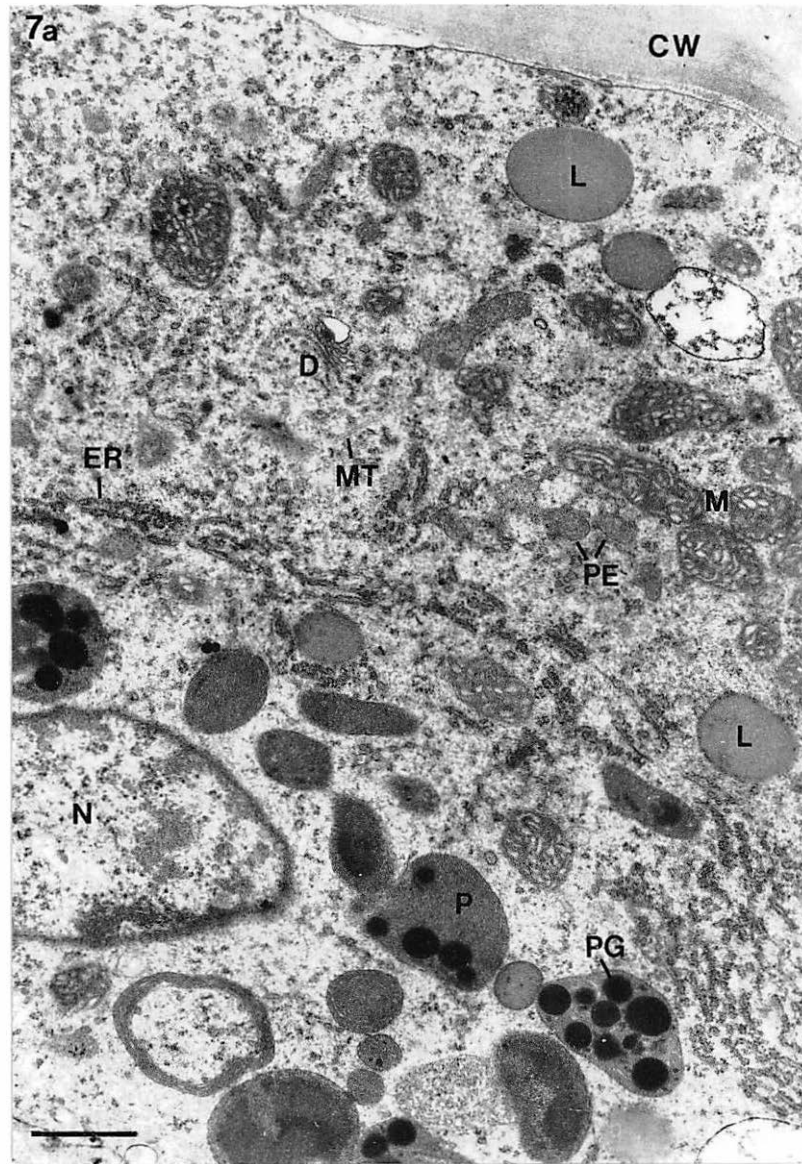


Fig. 7, a: Cells of the basal (a, d, e) and apical (b, c) regions of the *A. titanum* appendix at developmental stage 3, 27 h after the first sample was taken. (a) Epidermal cell with ER cisternae often associated with lipid bodies (L) and peroxisomes (PE). Chromoplasts with poorly developed endomembranes contain large plastoglobuli (PG). CW cell wall; MT microtubule; N nucleus.

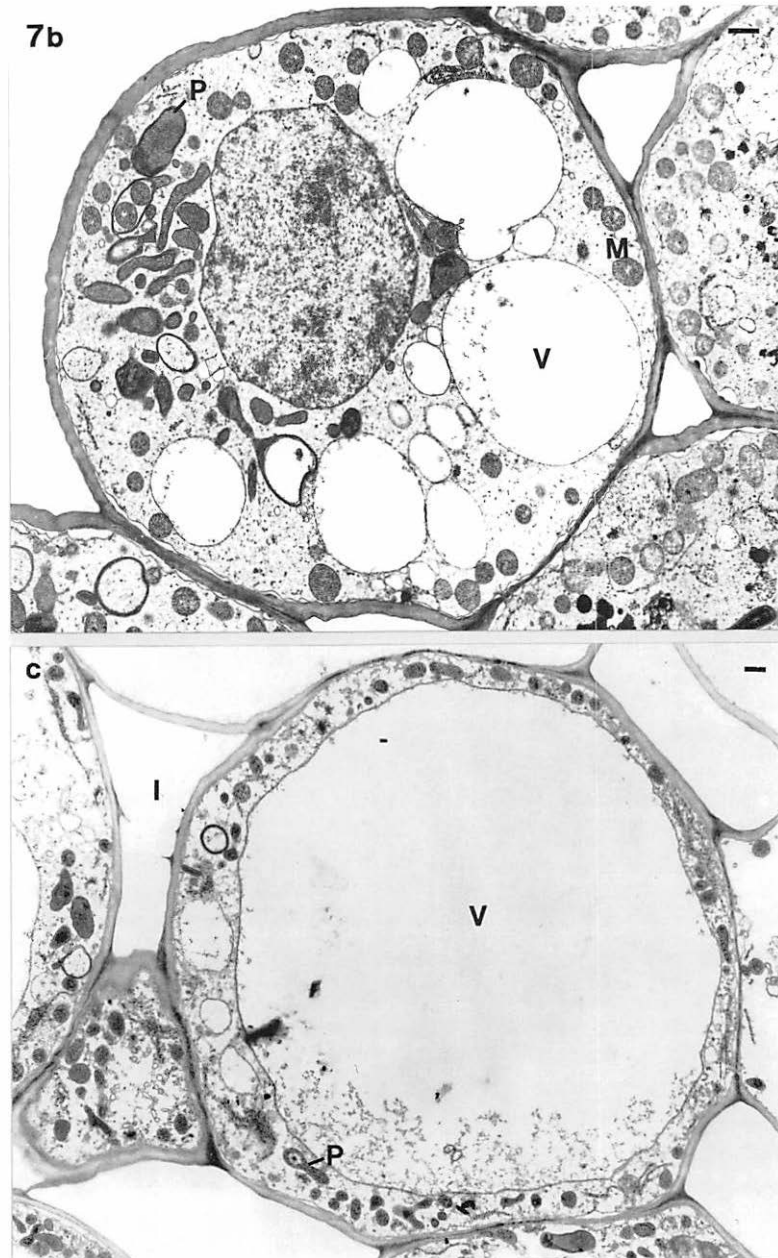


Fig. 7, b-c: (b) Outer and (c) inner mesophyll cells with mitochondria (M), chromoplasts (P) without starch and either several vacuoles of different sizes or a central vacuole (V). I intercellular space.

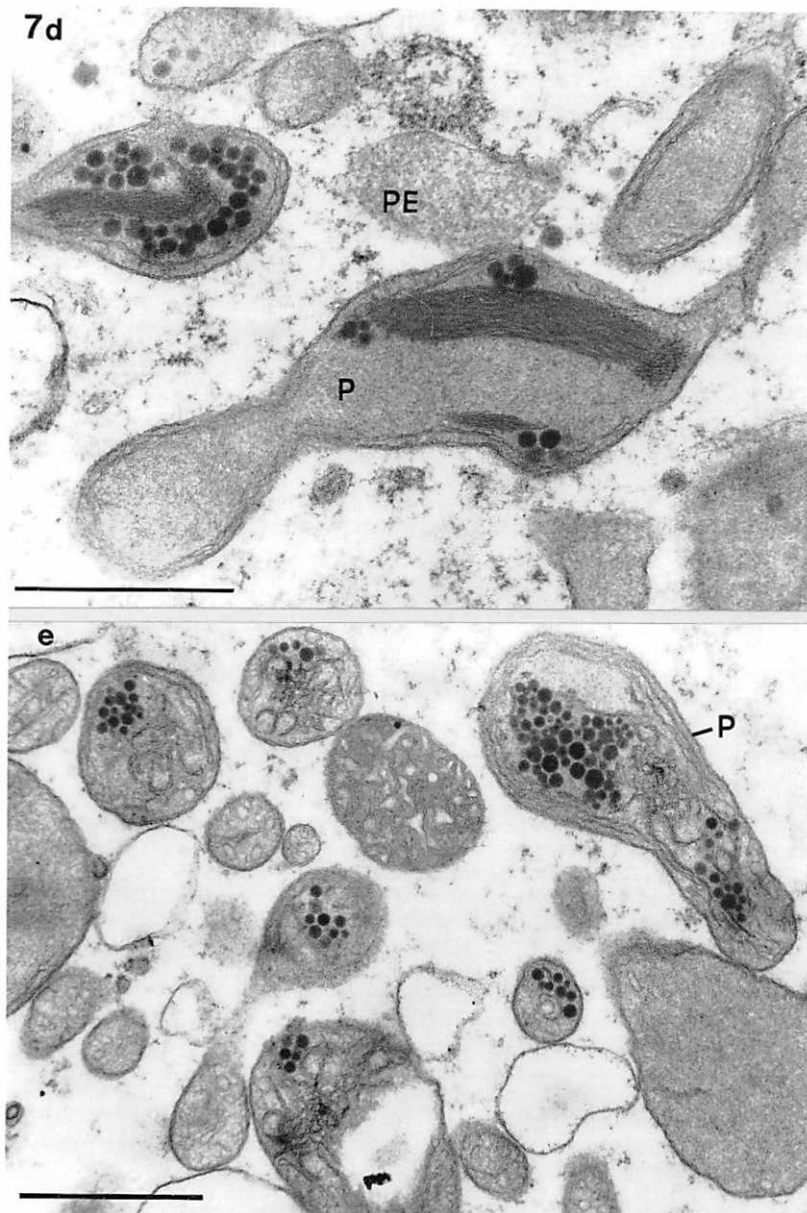


Fig. 7, d-e: (d) Hypodermal and (e) mesophyll cells with chromoplasts containing numerous plastoglobuli. The internal organization of the chromoplasts (P) of the two cell types is different, either resembling the tubulous-membranous (d) or the reticulo-tubulous chromoplast type (e).

The critical reading by Professor A. SIEVERS (Botanisches Institut, Universität Bonn) is gratefully acknowledged. I thank Dr. SANDRA K. HILLMAN (Department of Botany, University of Glasgow, UK) for competent improving of text and language. ANDREA KOLLEK is thanked for her perfect technical help.

Literature

- AP REES, T., WRIGHT, B.W. & A.W. FULLER (1977): Measurements of starch breakdown as estimates of glycolysis during thermogenesis by the spadix of *Arum maculatum* L. *Planta* 134: 53-56; BERGER, C. & E. SCHNEPF (1970): Entwicklung und Altern der Spadix-Appendices von *Sauromatum guttatum* Schott und *Arum maculatum* L. *Protoplasma* 69: 237-251; BUCHEN, B. & A. SIEVERS (1981): Sporogenesis and pollen grain formation. In: KIERMAYER, O. (ed.) Cytomorphogenesis in plants. *Cell Biology Monographs* 8: 349-376. Springer, Wien New York; CAMARA, B., HUGUENEY, P., BOUVIER, F., KUNTZ, M. & R. MONÉGER (1995): Biochemistry and molecular bioogy of chromoplast development. *Int. Rev. Cytol.* 163: 175-247; CHAUVEAU, M. & C. TUQUET (1985): Changes in structure and activities of *Arum maculatum* mitochondria during spadix development. *Biol. Cell.* 53: 51-60; ELTHON, T.E. & L. MCINTOSH (1987): Identification of the alternative terminal oxidase of higher plant mitochondria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 8399-8403; EMTER, O., FALK, H. & P. SITTE (1990) Specific carotenoids and proteins as prerequisites for chromoplast tubule formation. *Protoplasma* 157: 128-135; FAHN, A. (1988): Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol.* 108: 229-257; HOFNAGEL, M.C., & J.T. WISKIRCH (1996) Alternative oxidase activity and the ubiquinone redox level in soybean cotyledon and *Arum* spadix mitochondria during NADH and succinate oxidation. *Plant Physiol.* 110: 1329-1335; JAMES, W.O. & H. BEEVERS (1950): The respiration of *Arum* spadix. A rapid respiration, resistant to cyanide. *New Phytol.* 49: 353-374; LANCE, C., CHAUVEAU, M. & P. DIZENGREMEL (1985): The cyanide-resistant pathway of plant mitochondria. In: DOUCE, R. & D.A. DAY (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, N.S. 18: Higher plant cell respiration: 202-247., Springer, Berlin; LEICK, E. (1915): Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 33: 518-536; MEEUSE, B.J.D. (1975): Thermogenic respiration in Aroids. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26: 117-126; MOODIE, G.E.E. (1976): Heat production and pollination in Araceae. *Can. J. Bot.* 54: 545-546; MUELLER, W.C. & C.H. BECKMAN (1976): Ultrastructure and development of phenolic-storing cells in cotton roots. *Can. J. Bot.* 54: 2074-2082; PRIDGEON, A.M. & W.L. STERN (1983): Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 70: 1233-1243; PRIDGEON, A.M. & W.L. STERN (1985): Osmophores of *Scaphosepalum* (Orchidaceae). *Bot. Gaz.* 146: 115-123; RASKIN, I., SKUBATZ, H., TANG, W. & B.J.D. MEEUSE (1990): Salicylic acid levels in thermogenic and non-thermogenic plants. *Ann. Bot.* 66: 369-373; SCHNEPF, E. (1965): Morphologie der Duftölausscheidung bei *Typhonium divaricatum* (Araceae). *Planta* 66: 374-376; SCHNEPF, E. (1980) Types of plastids: Their development and interconversions. In: REINERT, J. (ed.) *Results and Problems in Cell Differentiation* 10, Chloroplasts: 1-27, Springer, Berlin; SCHNEPF, E. & F.C. CZYGAN (1966): Feinbau und Carotinoide von Chromoplasten im Spadix-Appendix von *Typhonium* und *Arum*. *Z. Pflanzenphysiol.* 54: 345-355; SITTE, P. (1981): Role of lipid self-assembly in subcellular morphogenesis. In: KIERMAYER, O. (ed.) *Cytomorphogenesis in plants: Cell Biology Monographs* 8: 401-421. Springer, Wien New York; SITTE, P., FALK, H. & B. LIEDVOGEL (1980): Chromoplasts. In: CZYGAN, F.-C. (ed.) *Pigments in plants*, 2nd edn.: 117-148. Fischer, Stuttgart; SKUBATZ, H., MEEUSE, B.J.D. & A.J. BENDICH (1989): Oxidation of proline and glutamate by mitochondria of the inflorescence of voodoo lily (*Sauromatum guttatum*). *Plant Physiol.* 91: 530-535; SKUBATZ, H., NELSON, T.A., DONG, A.M., MEEUSE, B.J.D. & A.J. BENDICH (1990a): Infrared thermography of *Arum* lily inflorescences. *Planta* 182: 432-436; SKUBATZ, H., WILLIAMSON, P.S., SCHNEIDER, E.L., & B.J.D. MEEUSE (1990b) Cyanide-insensitive respiration in thermogenic flowers of *Victoria* and *Nelumbo*. *J. Exp. Bot.* 41: 1335-1339; SKUBATZ, H., NELSON, T.A., MEEUSE, B.J.D., & A.J. BENDICH (1991) Heat production in the voodoo lily (*Sauromatum guttatum*) as monitored by infrared thermography. *Plant Physiol.* 95: 1084-1088; SKUBATZ, H., KUNKEL, D.D. &

B.J.D. MEEUSE (1993) Ultrastructural changes in the appendix of the *Suaromatum guttatum* inflorescence during anthesis. *Sex Plant Reprod* 6: 153-170; **SKUBATZ, H., KUNKEL, D.D., PATT, J.M., HOWALD, W.N., HARTMAN, T.G. & B.J.D. MEEUSE** (1995) Pathway of terpene excretion by the appendix of *Suaromatum guttatum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 10084-10088; **SMITH, B.N. & B.J.D. MEEUSE** (1966): Production of volatile amines and skatole at anthesis in some *Arum* lily species. *Plant Physiol.* 41: 343-347; **SMITH, T.A.** (1980): Plant amines. In: **BELL, E.A. & B.V. CARLWOOD** (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, N.S. 8, Secondary plant products: 433-460. Springer, Berlin; **STERN, W.L., CURRY, K.J. & A.M. PRIDGEON** (1987): Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 74: 1323-1331; **TANG, W.** (1987) Heat production in cycad cones. *Bot. Gaz.* 148: 165-174; **THRELFALL, D.R.** (1980) Polyisoprenoids. In: **BELL, E.A., CARLWOOD, B.V.** (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, N.S. 8, Secondary plant products: 288-308 pp. Springer, Berlin; **UEMURA, S., OHKAWARA, K., KUDO, G., WADA, N. & S. HIGASHI** (1993): Heat-production and cross-pollination of the asian shunk cabbage *Symplocarpus renifolius* (Araceae). *Am. J. Bot.* 80: 635-640; **VOGEL, S.** (1962) Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math. Nat. Kl. Nr. 10*: 601-763; **VOGEL, S.** (1983) Ecophysiology of zoophilic pollination. In: **LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B. & H. ZIEGLER** (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, N.S. 12C, Physiological plant ecology III: 559-624. Springer, Berlin; **WAGNER, A.M. & K. KRAB** (1995) The alternative respiration pathway in plants: Role and regulation. *Physiol. Plant.* 95: 318-325.

7.4 Vergleichende Untersuchungen der Atmungskette isolierter Mitochondrien des Spadix tropischer Araceen: *Amorphophallus titanum* ein Sonderfall?

KLAUS BRINKMANN, MATTHIAS DÜCHTING UND MONIKA HENKER

7.4.1 Einführung und Fragestellung

Die auffällige Thermogenese der Araceen wird der thermogenen Aktivität der alternativen, CN⁻-resistenten Elektronenkette der Mitochondrien zugeschrieben (MEEUSE 1975), obwohl auch erhöhte Atmungsraten des CN-sensitiven Weges sowie die bei Stärkeabbau involvierte Glycolyse beträchtliche Wärme bilden können. Besonders untersucht wurden bisher *Arum maculatum* L., *Sauromatum guttatum* (Wall.) Schott und *Symplocarpus foetidus* (L.) Nutt., Arten der gemäßigten Breiten.

Der alternative "thermogene" Elektronenweg ist nicht auf das spezifisch thermogene Gewebe der Araceen beschränkt, er ist auch für Stärkespeicherorgane (besonders nach Temperaturstreß) und für die klimakterische Atmung von Blüten charakteristisch, außerdem kann er durch Wundeffekte oder Organalterung in vielen Pflanzen aktiviert werden (LATIES 1982). Die Thermogenese ist keine besondere, regulative Leistung der Mitochondrien, sondern beruht auf einer durch Ausstattung bedingten Entkopplung der beteiligten Mitochondrien von der oxidativen Phosphorylierung. Die zeitliche Steuerung der Thermogenese wird dadurch erreicht, daß im Spadix der Stärkeabbau und die Glycolyse durch ein Salycylat-Signal ausgelöst werden; die eigentliche Thermogenese erfolgt anschließend durch Oxidation in konstitutionell „alternativen“ Mitochondrien (RASKIN 1987).

Da der Erfolg der Thermogenese, die gezielte Verdunstung von Stoffen zur Anlockung von Bestäubern, einen starken Temperaturgradienten zur Umgebungstemperatur voraussetzt, könnte das Prinzip der wärmegezielten Verdunstung bei tropischen Araceen an zu hohen Temperaturanforderungen

scheitern, z.B. an Grenzen der Temperaturempfindlichkeit der beteiligten Strukturen stoßen.

Den Anlaß zu dieser Untersuchung gab uns die Blüte des Bonner *Amorphophallus titanum* vom Mai 1987. Nachdem wir im Spadix dieser Art nach dem Blütenklimakterium überraschenderweise noch Mitochondrien fanden, die keinen alternativen Elektronenweg besitzen, dehnten wir die Untersuchung auf drei weitere tropische *Amorphophallus*-Arten aus, deren Blüten uns 1990 in der Bonner Sammlung zur Verfügung standen.

7.4.2 *Amorphophallus titanum*

Zur Verfügung stand uns nur ein kleines ca. 50 cm² großes Stück der Spadixwand aus der Zone 46 cm über dem Blütenansatz. Die Ernte erfolgte mit Beginn der Blütenwelke. Die Mitochondrien wurden nach mechanischem Aufbruch isoliert und nach differentieller Zentrifugation als gewaschene Rohfraktion ohne weitere Gradientenreinigung im Test eingesetzt.

Isolierverfahren: Mörsern der auf 4°C gekühlten, in kleine Stücke geschnittenen Gewebe in 20 ml eiskaltem Puffer: 300 mM Mannit, 50 mM HEPES, 2 mM EDTA, 1 mM MgCl₂, 4 mM Cystein, 0,5% PVP, 1 mg/ml Rinder Serum Albumin (BSA Fraktion V), pH 7,5. Der PVP-Anteil diente dem Schutz vor Phenolen. Zentrifugieren 5 min 1000 g; Überstand 10 min bei 12000 g; Sediment 2 * waschen in je 50 ml Waschpuffer (300 mM Mannit, 1 mM EDTA, 1 mg/ml BSA, 1 mM MgCl₂, 10 mM KH₂PO₄, pH 7,2). Aufnehmen der letzten Sedimente in 2 ml Waschpuffer; Proteinbestimmung nach LOWRY; es standen 48 mg Protein zur Verfügung.

Die geringe Ausbeute reichte nur für wenige Testläufe. Abb. 1 zeigt drei Originalläufe der Atmung isolierter Mitochondrien bei *Amorphophallus titanum* bei 20°C, die Tabelle 1 gibt die Atmungsraten für ein Substratgemisch von Glutamat und Malat (5 mM) bei 20, 30, und 39°C ohne und mit Entkoppler CCCP. Die Läufe A und B demonstrieren die für Mitochondrien aus höheren Pflanzen typische Veratmung von externem NADH. Diese Atmung schließt den Rotenon-sensitiven Komplex I der Elektronenkette aus, läuft jedoch noch über den Antimycin-A sensitiven Complex III der Cytochrome vom b-Typ (Lauf A). Diese Atmung ist 100%(!)CN-sensitiv (Lauf B). Der Lauf C zeigt, daß die Veratmung des Matrix-pools von NADH (gebildet durch die Dehydrierung von Malat unter Abfangen des entstehenden Oxalazetats durch Transaminierung mit Hilfe von Glutamat) durch den Protonengradienten limitiert ist, denn diese Atmungsrate läßt sich durch den Entkoppler CCCP noch um den Faktor 1,7 beschleunigen. Der Weg der Veratmung des Matrix NADH ist zu ca. 50% Rotenon sensitiv, eine Rate, die für Mitochondrien aus höheren Pflanzen ebenfalls typisch ist (MARX & BRINKMANN 1978).

Substrate und Entkoppler	20°C	30°C	39°C
7,5 mM Malat 7,5 mM Glutamat	1,98	6,61	5,68
1 mM CCCP	3,32	8,21	5,86
RC (CCCP)	1,68	1,24	-
Q ₁₀ gekoppelt : 3,33			
Q ₁₀ entkoppelt: 2,47			

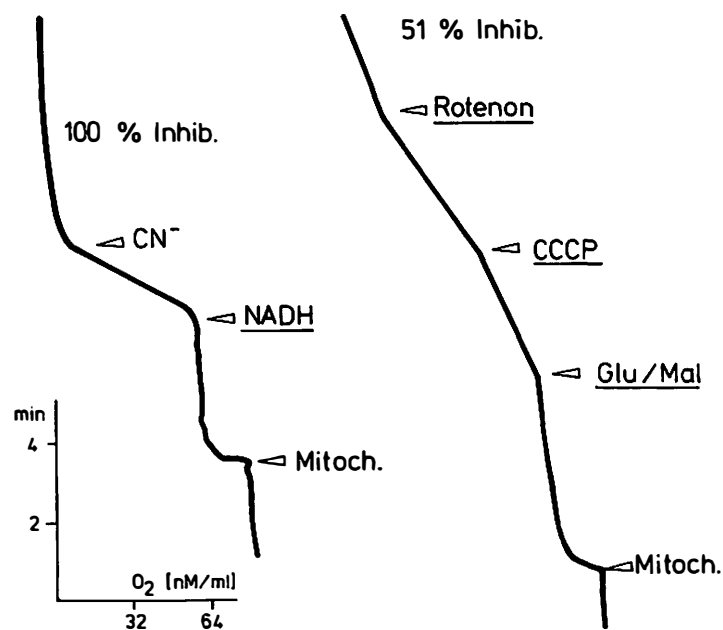
Tab. 1: Atmungsraten (nM/mg prot *min) isolierter Mitochondrien von *Amorphophallus titanum*.

Abb. 1: Sauerstoffpolarographische Originalaufzeichnungen der Atmung isolierter Mitochondrien aus dem Spadix von *Amorphophallus titanum*. Küvetten-Volumen: 0,71 ml; Konzentration an Mitochondrienprotein final 3,38 mg Protein/ml; Temperatur 20°C; Endkonzentration der Substrate bzw. Gifte: Glutamat 15 mM, Malat 7,5 mM, NADH 0,6 mM, Rotenon 20 mM, Antimycin A 10 mM, KCN 5 mM, CCCP 1 mM. Reaktionspuffer: 300 mM Mannit, 10 mM KCl, 10 mM KH₂PO₄, 5 mM MgCl₂; pH 7,2.

Die für pflanzliche Mitochondrien im üblichen Rahmen liegende Atmungskontrolle von 1,7 sowie die volle CN-Sensitivität machen klar, daß diese Mitochondrien von *Amorphophallus* keinen alternativen Elektronenweg besitzen. Hierin weichen sie grundsätzlich von den bisher untersuchten Araceen ab. Es ist zu vermuten, daß das untersuchte Gewebe zum Zeitpunkt der Ernte d.h. mit Welkebeginn noch eine oxidative Phosphorylierung betrieb und daß die Mitochondrien nicht wesentlich an einer Thermogenese beteiligt war.

7.4.3 *A. aphyllus*, *A. borneensis* und *A. maximus*

Um zu prüfen, ob die ungewöhnlichen Eigenschaften der Spadix-mitochondrien von *Amorphophallus titanum* auch für andere tropische *Amorphophallus*-Arten zutreffen, wurden Mitochondrien aus den Spadices von *A. aphyllus* (Hook.) Hutch., *A. borneensis* (Engl.) Engl. & Gehrm. und *A. maximus* (Engl.) N.E.Br. isoliert und auf die alternative Oxidase getestet. Von diesen Arten standen uns im Sommer 1990 einige blühende Exemplare aus der Sammlung des Bonner Botanischen Gartens zur Verfügung. Zum Zeitpunkt der maximalen Duftentfaltung (jeweils am frühen Abend) wurde der gesamte Spadix aufgearbeitet.

Im Unterschied zur Isolierung bei *A. titanum* erfolgte der mechanische Aufbruch statt mit einem Mörser im gekühlten Homogenisator (Bühler-Homogenisator mit 50 ml Glaskolben; per 5g Frischgewicht 15 ml Isolationspuffer, 2 sec Homogenisieren, Filtrieren des Homogenisats durch Miracloth mit 8 Lagen Mul, Zentrifugierschritte wie bei *A. titanum*).

Die von Einzelpflanzen ausgegangenen Präparationen ergaben nur jeweils 10 - 30 mg Mitochondrienprotein, so daß die Untersuchungen auch hier auf wenige Testläufe beschränkt waren.

In allen Präparationen fanden wir ausschließlich Mitochondrien mit alternativem Elektronenweg, der durch den künstlichen Entkoppler CCCP nicht mehr zu stimulieren war. Abbildung 2 zeigt als Beispiel einen Lauf mit Mitochondrien aus *A. aphyllus*; Tabelle 2 fasst die erzielten Hemmprozente zusammen, von *A. borneensis* stand nur sehr wenig Material zur Verfügung. Einheitlich war die Malatatmung in allen drei Arten voll SHAM-hemmbar. Andere, hier nicht gezeigte Läufe bestätigten dieses Bild: z.B. volle SHAM-sensitivität auch bei Veratmung von externem NADH. Diese Resultate belegen, daß die mitochondriale Atmung in den Spadices der drei Arten zum Zeitpunkt der Ernte über den alternativen Elektronenweg, d.h. thermogen erfolgte.

Substrate	Malat/Glutamat			NADH	
Inhibitor	SHAM	ROT	Anti-A	SHAM	Anti-A
<i>A. aphyllus</i>	94	3	75	93	68
<i>A. maximus</i>	100	3	30	91	
<i>A. borneensis</i>	100		49		

Tab. 2: % Hemmung der Atmungsrate isolierter Mitochondrien aus den drei *Amorphophallus*-Arten mit den Substraten Malat/Glutamat (5/5mM) oder externes NADH (0,6 mM) nach Zugabe verschiedener Inhibitoren (Reaktionsmedium und Inhibitorkonzentrationen siehe Legende Abb. 1, Temperatur 20°C).

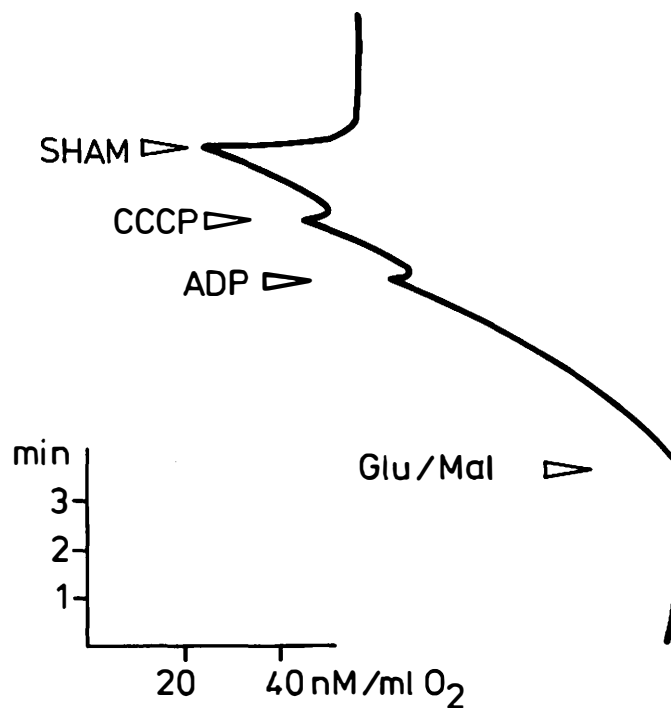


Abb. 2: Sauerstoffpolarographische Originalaufzeichnung der Atmung isolierter Mitochondrien des Spadix von *Amorphophallus aphyllus* bei 20°C. Gefäß und verwendete Konzentrationen siehe Abb. 1. Mitochondrienprotein 3,6 mg / ml.

7.4.4 Zusammenfassung und Diskussion

Die vergleichende Untersuchung isolierter Mitochondrien aus den Spadices von vier tropischen Araceen hat ergeben, daß drei von ihnen (*Amorphophallus aphyllus*, *A. maximus*, *A. borneensis*) zum Zeitpunkt der vollen Blütenreife Mitochondrien besitzen, die ausschließlich mit dem alternativen, SHAM-sensitiven Elektronenweg ausgestattet sind, d.h. thermogen atmen. Diese Ausstattung stimmt mit derjenigen aus Araceen gemäßigter Breiten überein (MEEUSE 1975).

Hiervon abweichend sind die Mitochondrien aus dem Riesenspadix von *A. titanum* auch noch nach dem Klimaxstadium der Blüte 100% mit dem CN-sensitiven, phosphorylierenden Elektronenweg ausgestattet. Die Mitochondrienatmung konnte mit Hilfe des Entkopplers CCCP noch auf das Niveau der state 3 Atmung beschleunigt werden. Zur Deutung der abweichenden Ergebnisse von *A. titanum* bestehen folgende Möglichkeiten:

1. Der Bonner *Amorphophallus titanum* hatte nicht sein normales Blütenklimakterium durchlaufen. Dies könnte der Fall gewesen sein, da die Blütenentwicklung nicht den Verlauf nahm, wie er für zwei Exemplare 1930 in Hamburg beschrieben wurde (ITTENBACH et al., in diesem Band).
2. Der Spadix hatte die Thermogenese durchlaufen, aber nicht in dem untersuchten Teil. Dies ist unwahrscheinlich, da die Probe etwa 45 cm über dem Blütenansatz entnommen wurde.
3. Die Mitochondrien kehrten nach einem thermogenen Klimaxstadium nicht in einen „gekoppelten“ Zustand mit kontrollierter ATP-Synthese zurück. Die ist außerordentlich unwahrscheinlich, da der alternative Weg der Araceen-Spadix konstitutionell entkoppelt ist (MEEUSE 1975), und weil selbst in Geweben mit beiden Elektronenwegen der Spielraum für eine Mischung beider Wege (über den Redoxzustand des Ulichimons) eng begrenzt ist (HOEFNAGEL & WISKICH 1996).
4. Diese Art durchläuft obligat keine Thermogenese.

Tatsächlich ist der gemessene Temperaturverlauf mit Werten zwischen ca. 26 und 31°C in einem sommerlichen Mangrovenhaus nicht sehr überzeugend (ITTENBACH et al., in diesem Band). Für die 4°C Option spricht auch, daß der Flächen/Biomasse Index für den Riesenspadix extrem groß ist, und daß das Gewebe in seiner Leichtbauweise möglicherweise nicht fähig ist, einen für die Erwärmung der Oberfläche notwendigen Temperaturgradienten aufrecht zu halten. Es ist damit zu rechnen, daß - wenn überhaupt - ein anderer Weg der synchronisierten Duftstoffverdampfung beschritten wird. Beispielsweise könnten aus nicht flüchtigen Vorstufen im Blütenklimakterium gezielt Produkte gebildet und aktiv sezerniert werden, die bei einer Umgebungstemperatur von

26-28°C schon flüchtig sind. Der Energieaufwand müßte mit Hilfe gekoppelter (!) Mitochondrien aus dem Stoffwechsel kommen und wäre zudem, des gezielteren Einsatzes wegen, geringer als derjenige, der notwendig ist, um über die sehr großen Spadixflächen deutlich höhere Temperaturen zu erzeugen. Auch die aktive Sezernierung (SKUBATZ et al. 1995) würde chemische Energie, nicht Wärme erfordern.

Gegen die 4. Option spricht zunächst, daß die Spadixzellen vor dem Klimaxstadium reich gefüllte Stärkespeicher besaßen, die zum Zeitpunkt zu dem auch die Mitochondrien isoliert wurden, entleert waren (BUCHEN, in diesem Band). Wir müssen daraus schließen, daß es einen kurzen starken Abbau von Stärke gegeben hat. Die Frage ist, zu welchem Ausmaß dieser oxidative Abbau mit der Phosphorylierung gekoppelt war. Berücksichtigt man den Einfluß der Temperatur aus Tabelle 1, so besteht die Möglichkeit, daß durch den Abbau der Stärke bei Umgebungstemperaturen von 24-26°C eine stark stimulierte Atmung schon aus rein thermodynamischen Gründen die Gewebetemperatur noch einige Grade erhöht.

Da der RC mit steigender Temperatur abnimmt, würde diese Erwärmung - gewissermaßen autokatalytisch - weitere Wärme erzeugend wirken, bis der Substratvorrat verbraucht ist, ohne daß die obligat alternative Oxidase notwendig ist. Wenn hierbei keine Grenztemperaturen überschritten werden, ist es möglich, daß die Mitochondrien wieder in den ursprünglichen, potentiell gekoppelten Zustand zurückkehren. Das vorgeschlagene Modell würde alle am Bonner Exemplar 1990 gemessenen Daten und Beobachtungen zusammenfassend deuten. Wie dem auch sei: wir haben in den isolierten Mitochondrien keine Hinweise gefunden, daß *Amorphophallus titanum* die alternative Oxidase besitzt.

Dieses Modell steht im Einklang mit dem histologisch belegten Abbau der Stärkespeicher (BUCHEN, in diesem Band).

7.4.5 Summary

Comparative investigation of the electron chain in isolated spadix-mitochondria of tropical *Araceae*: *Amorphophallus titanum* an exceptional case?

Mitochondria were isolated from the spadix of four tropical Aroids (*Amorphophallus titanum*, *A. aphyllus*, *A. maximus* and *A. borneensis*) and tested for the alternative electronpath responsible for thermogenesis. Whereas the three minor species *A. aphyllus*, *A. maximus* and *A. borneensis* revealed fully uncoupled SHAM-sensitive electronpaths, as known from Aroids of the temperate zones, mitochondria from *A. titanum* (late climax state) did not show any indication of an alternative respiration (fully CN-sensitive; the artificial

protonophore CCCP stimulated up to the state-3 level of respiration). The exceptional case of *A. titanum* is interpreted in terms of an appropriate strategy for highly enlarged spadices in tropic areas: instead of heating more than 1 squaremeter of the spadix surface sufficiently enough above the background temperature of 26° C, a timed synthesis and excretion of the exudates appears to be the more economic way to synchronize the attraction of insects. These steps demand for ATP and coupled mitochondria rather than for heat.

Literatur

DÜCHTING, M. (1990): Vergleichende Untersuchungen der Atmung borealer und tropischer Arten. Diplomarbeit, Fach Biologie, Bonn 1990; HOEFNAGEL, M.H.N. & J.T. WISKICH (1996): Alternative Oxidase Activity and the Ubiquinone redox level in soybean cotyledon and *Arum* spadix mitochondria during NADH and Succinate oxidation. *Plant Physiol.* **110**: 1329-1335; LATIES, G.G. (1982): Die Cyanide - resistent, alternative path in higher plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol* **33**: 519-555; MARX, R. & K. BRINKMANN (1978): Characteristics of rotenone-insensitive oxidation of matrix-NADH by broad bean mitochondria. *Planta* **192**: 83-90; MEEUSE, B.J.D. (1975): Thermogenic Respiration in Arids. *Ann.Rev. Plant Physiol* **26**: 117-126; RASKIN, I. et al. (1987): Salicylic acid: A natural inducer of heat production in *Arum* lilies. *Science* **237** (4822): 1601-1602; SKUBATZ, H. et al. (1995): Pathway of excretion by the appendix of *Sauromatum guttatum*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **92**: 10084-10088; WAGNER, A. M. & K. KRAB (1995): The alternative respiration pathway in plants, role and regulation. *Physiologia Plantarum* **95**: 318-325.

8 Ecology and reproductive biology

WILBERT HETTERSCHIED

8.1 Habitat and life strategy

Amorphophallus titanum is reported from 0-1200 m, occasionally on sandy soils but seems to prefer humic soils. It is growing in more open places of young secondary forest but occasionally also in very shaded conditions in primary forest, where it flowers less regularly. It is found on hillsides and in flat country but also near riverbanks. *A. titanum* grows in single individuals or in small groups. It is observed that in groups, all stages of development of individual plants may be found at the same time, suggesting that the growth-cycle of *A. titanum* is not influenced by seasonality, contrary to most of its congeners.

8.2 Pollination

The study of pollination in *Amorphophallus* is still in its initial stage and, so far, the only reliable observations in the literature on *A. titanum* are those by VAN DER PIJL (1937). He reported a sylphid beetle *Diamesus osculans* and a staphylinid beetle *Creophilus villipennis* in the inflorescence. Recently two expeditions (a Dutch/English/American one and an Italian one) to Sumatra have focused on the pollination and distribution. The results of the first expedition have been documented by the BBC and have already been broadcasted in England. It shows how tiny sweat bees (identification as yet unknown) do the job. I suggest that the pollen-loaded bees enter on the first day of flowering to effectively pollinate the plant. Then the bees disappear, to reappear the next day when pollen is discharged from the male flowers and collected by the bees. The spathe thus doesn't function as a trap, which would be very difficult anyway because it opens very wide and doesn't seem to have any trapping mechanism.

VAN DER PIJL's observations of other insects being attracted by flowering *A. titanum* need not be seen as in conflict with these data since in e.g. *A. gigas* more than ten different insects were caught by the author. It may very well be that the stench produced by *A. titanum* attracts different effective pollinators in different areas.

8.3 Dispersal

During the same expedition, the only data from literature on the distribution of *A. titanum* seeds (EVERETT 1955) by hornbill birds (*Buceros* spp.) could be confirmed through careful investigation of stories by Batak people living near a large, multi square km population. Verification with an ornithologist provided circumstantial evidence that there are no birds on Sumatra large enough to effectively swallow the 4-6 cm large seeds of *A. titanum* than hornbills. The results of the Italian expedition remain unknown in this aspect.

Literature

EVERETT, T.H. (1955): Journ. N.Y. Bot. Gard. 5: 126; HETTERSCHEID, W.L.A. & S. ITTENBACH (1996): Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! Aroidiana 19: 7-131; PIJL, L. VAN DER (1937): Biological and physiological observation on the inflorescence of *Amorphophallus*. Rec. Trav. Bot. Néerl. 34: 157-167.

9 *Amorphophallus titanum* in cultivation

9.1 Cultivation

WILBERT HETTERSCHIED, MANFRED KOENEN, WOLFRAM LOBIN,
STEPHAN ITTENBACH AND MICHAEL NEUMANN

9.1.1 History

Specific data on the cultivation of *Amorphophallus titanum* are rarely found in scientific literature. Only very recently has more interest been devoted to this topic (e.g. HETTERSCHIED 1996).

Cultivation according to JESWIET in Wageningen, 1935:

The tuber was placed in a wooden tub containing the following soil mixture: equal parts of loam, leaf mould, cow manure and small amounts of broken limestone. During the growth phase, the soil was covered with a layer of manure mash every five days and watered twice daily. It was not watered during dormancy and the container was sealed with a glass cover. During this period, growing point was checked regularly. The temperature in the greenhouse fluctuated between 21°C and 26°C.

Cultivation according to KOERNICKE in Bonn, 1937:

The tubers were placed in the furnace cellar without soil on a dry bed of peat until budding was obvious. They were then planted in a wooden tub of garden soil, enriched with leaf litter and cow manure. At first, it was watered sparingly;

later, according to need, more generously. During the entire growth phase no noteworthy amounts of liquid manure fertilizer were added. The tubs, which were placed in a dry area in the mangrove house, dried out completely during dormancy, during which time the bulbs were not removed. The soil was first replaced after the dormant phase, when the new shoots had reached 20 cm.

Cultivation according to EVERETT in New York, 1937:

Immediate upon receipt, the tuber was planted in a large tub and placed in the banana house. After four months, the tub was transferred to a not so sunny spot a few centimeters above the surface of the water in the tropical water lily house. During the few weeks of dormancy, the bulb remained in the dry tub until the new shoot appeared. Then only a portion of the soil at the top of the tub was replaced with a rich topdressing. During the growth phase it was generously watered. The soil consisted of good loam which was enriched with cow manure and bone meal. The tuber rested on a layer of pure sand and was covered with a 5-8 cm thick layer of soil.

Cultivation according to BOGNER in Munich, 1981:

During dormancy, the tubers remained in a furnace room, planted in soil in a tub. They were kept dry. During the growth phase, they were generously watered and fertilized with mineral or organic manure. The soil consisted of a mixture of leaf mould, loamy earth, peat and rotted cow manure. The temperature was kept at 20°C minimum.

The cultivation reports coincide in the following points:

1. The tubers were kept in the warmest locality.
2. During growth phase, they were generously fertilized (except in Bonn) and watered. Cow manure, the most common fertilizer at the time, was used in each case.
3. The tubers remained in the soil during dormancy but were they kept dry in order to more or less duplicate the year-round humid conditions in their natural habitat. Only in Bonn were they kept in the furnace cellar without soil.

9.1.2 Recent cultivation experience in Leiden, Hilversum and Bonn

A. titanum is best planted in a heavy, loam- and nutrient-rich soil. Additional fertilizer can be used regularly, especially high-phosphate fertilizers may speed up the development of the tuber. The plant should be placed in light conditions where by occasional direct sunlight is tolerated, though not for a longer period. The nighttime temperature is preferably around 20°C and during daytime the temperature can rise up to 25°C or more. Humidity should be at least around 70 %. The plant should be kept moist but not soaked, and excess water must be able to drain away. A healthy plant may stay in leaf for some 12 to 18 months; during this time the new tuber should at least build up to twice the weight of the foregoing tuber. When the plant reaches dormancy, the leaflets turn yellowish and furrows develop in the petiole. The petiole will then become softer and nod over. At this stage, it is best to cut off some 10 cm above the tuber and the tuber should be lifted from the soil. After lifting, the tuber must be washed of soil remains and inspected for soft spots. When soft spots are found, they should be cut out deeply enough to reach healthy tissue (see below). The scar must dry for one day and then it should be sealed with a sticky fungicide. It is often impossible to accurately hinder further rotting. When the remains of the petiole become soft and wet they should be removed. The drying tuber must be stored in a warm, humid place on a soft substrate to prevent the base of the tuber from being crushed under its own weight.

The tuber will automatically start growing again after 3 to 6 months and the developing bud will push itself through the dry outer cataphylls. The tuber must now be replanted in new soil. The new container must have a diameter of twice that of the tuber and the tuber must be potted halfway down the length of the container. It would be better to put the tuber in open ground.

When a tuber has flowered, it is best left in the pot and the remains of the peduncle should be removed as well as possible. Most plants are known to have died after flowering. This is due to the tuber being weakened by loss of energy during flowering. Eventual weak spots may now easily start rotting further. Lifting the tuber after flowering entails the risk of negatively influencing the plant's ability to start growing again. Apparently after leaf-development is regrowth much easier. The pot with the resting tuber should not be watered again until regrowth is visible. This may take several months or more than a year.

In case the main replacement shoot fails to develop, several accessory buds from the sides of the tuber may start developing leaves and will yield a number of new tubers, whereas the original main tuber will disappear or remain in part. It probably will not regenerate.

As the species seems to be difficult in cultivation, and due also to plant conservation several attempts at multiplying *A. titanum* have been made. A

normal vegetative propagation is not possible as no offset tubers, as found in many other species, are produced. It could multiply itself as described above through the development of leaves from accessory buds. In nature this process occurs spontaneously when the plant has reached maximum dimensions.

One interesting method is the propagation through tissue-culture, as has been done with parts of the leaf (KOHLENBACH p. 205 in this volume).

A generative propagation through seeds in cultivation is also difficult, as the plants are protogynous, and thus the stigmas on the same plant will not be receptive anymore during male anthesis. Thus for successful pollination to occur in cultivation, two different flowering plants are needed. To our knowledge a fructification has been reported only three times from Botanic Gardens: in 1937 in Bonn (only sterile berries, KOERNICKE 1938: photo Tab. 28), 1992 in the Palmengarten (DÖPFNER & DORSCHT 1993: 141, photo) and again in Bonn (Fig. 1). The following observations refer to the 1996 Bonn plant.



Fig. 1: Inflorescence developed from the second flower-event of *Amorphophallus titanum* in the Botanic Garden Bonn, five month after successful hand-pollination. Photo September 1996 (W.BARTHOLOTT).

On May 8th plant 1 and on May 30th 1996 plant 2 flowered. When plant 2 had developed its inflorescence, at the same time one specimen in the Palmengarten also produced an inflorescence. Frozen pollen from plant 1 and fresh pollen from the Palmengarten plant were used for hand pollination on May 30th at 8:30 pm, the first day the inflorescence was open. While the inflorescence of plant 1 remained open three days, the one of plant 2 closed at the first night after it was pollinated. We assume this to be the result of the successful pollination. The inflorescence of plant 2 rotted as quickly as the one in plant 1, but the peduncle started slowly to grow in length (11 cm during anthesis, 54,5 cm at the end of the growth). In the following weeks, the berries developed steadily until they reached their final size of (2,9)3,7-4,5(4,9) cm length, (5,6)7,8-8,9(10,3) cm circumference and a weight of 11-15(24) g at the end of September (23.09.1996, Fig. 1). They were bright red and a total of 450 berries were counted. The berries were regularly inspected for indication of softness and ripeness, and on December 12th the first berries were harvested. The fruit pulp was removed and in the majority (66%) they contained two seeds (ca. 3,5 cm long). These were immediately planted in 9 cm Ø claypots and were placed on top of a mixture of 80 parts normal soil, 10 parts pumice and 10 parts sand, covered with sand. The thickness of this sandlayer seems to be of little importance for the germination: those seeds covered with a rather thick layer of sand germinated later than those with a rather thin layer, but seeds not covered at all did not germinate at all. They were watered regularly each day and after 8 weeks the first seeds germinated. During pollination, the inflorescence was divided into different zones according to the origin of the pollen (plant 1 or Palmengarten plant) and according to the way in which the pollen were stored (deep frozen, frozen in a normal refrigerator, stored dry at normal room temperature). The seeds had been marked according to their origin. No relation between the origin and percentage of germination could be detected, until now (May 1997) 97 % of the seeds have germinated.

Berries were distributed to the Palmengarten (50, total of 86 seeds), and the Botanic Gardens of Berlin (10 berries), Kuming (6 berries), Leiden (70 berries), Munich (48 berries) Mainz (10 berries), Nanking (6 berries) and the Royal Botanic Gardens Kew (8 berries).

Diseases

The above-ground parts of *Amorphophallus* species are rarely under serious pest-attack. For *A. titanum* no such pest has yet been observed, though it may be assumed that shield insects will infect a leaf.

The tuber may suffer some more possible diseases. Infections with nematodes (*Medlidogyne incocnita*, syn. *M. javanica*, det. DR. THOMAS, Bonn)

are the main, serious threat. Such infections become visible when a fresh tuber is lifted and semiglobose elevations are found that seem to be unassociated with accessory buds. When these are cut, the tissue inside shows a more watery content and differs in colour (usually pale greyish) from the surrounding healthy tissue. In a later stage, the elevations rot away, leaving a crater-like scar, from which the infection spreads or from which other, secondary pests may enter the tuber. When a nematode infection is not spotted and the tuber replanted, the new tuber will be heavily infected and may already be partly rotting. When discovered in time, the elevations must be cut out and the tuber then soaked in a solution with a nematicide. Scars must then be treated with a fungicide. A heavily damaged, rotting tuber may be cleaned as much as possible from all sick tissue and treated as above. There is always a chance that an accessory bud will develop into a new plant, provided there are some left. If this happens, the soil must be soaked regularly with a nematicide and the new tuber must be thoroughly inspected for infection.

Tropical nematodes of the genus *Medlidogyne* are most readily associated with tubers of *A. titanum* at natural growing sites. Here the populations of the nematodes are kept in balance through their natural enemies. As *Medlidogyne* spp. are present in nearly all warm greenhouses in Botanic Gardens, but their natural enemies are missing, they are really a major threat to many plants in cultivation. The giant tubers of *A. titanum* are ideal for these nematodes. They live in the intercellular parts - outside of conducting bundles - and it is therefore almost impossible to kill an infection with insecticides. Most likely, infections with nematodes of the genus *Medlidogyne* are responsible for most of the failures in the cultivation of *A. titanum*.

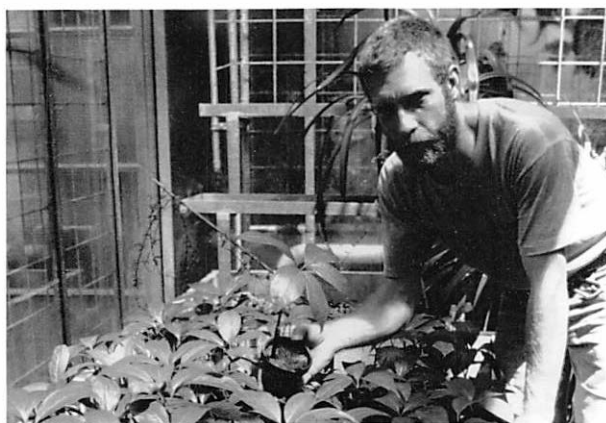


Fig. 2: Six month old seedlings of *Amorphophallus titanum* in the Botanic Garden Bonn with their cultivateur Michael Neumann. Photo: June 1997 (W. BARTHLOTT).

9.1.3 Flowering events in greenhouses around the world

1889	Royal Botanic Gardens Kew/ England
1894	Land's Plantentuin Buitenzorg (Kebun Raya Bogor/Java)
1901	Royal Botanic Gardens Kew/ England
1924	Land's Plantentuin Buitenzorg (Kebun Raya Bogor/Java)
1926	Royal Botanic Gardens Kew/England
1929	Royal Botanic Gardens Kew/England
1929	Botanical Garden Hamburg/Germany
1930	Botanical Garden Hamburg/Germany
1932	Botanical Garden Wageningen/The Netherlands: biggest inflorescence (2,67 m high and 1,5 m broad) observed in cultivation
1934	Land's Plantentuin Buitenzorg (Kebun Raya Bogor/Java)
1935	Botanical Garden Wageningen/The Netherlands
1936	Botanical Garden Bern/Switzerland
1937	New York Botanical Gardens (Bronx)/USA
1937	Botanical Garden Bonn/Germany (21.03.-05.04.1937: tube imported by Prof. Koernicke in 1934 from Sumatra)
1939	New York Botanical Gardens (Bronx)/USA
1939	Botanical Garden Berlin-Dahlem/Germany
1940	Botanical Garden Bonn/Germany
1956	Botanical Garden Leiden/The Netherlands
1980	Botanical Garden Munich/Germany
1985	Palmengarten Frankfurt/Germany
1987	Botanical Garden Bonn/Germany (27.-28.04.1987)
1994	Botanical Garden Mainz/Germany
1994	Palmengarten Frankfurt/Germany
1995	Botanical Garden Leiden/The Netherlands
1996	Palmengarten Frankfurt/Germany
1996	Botanical Garden Bonn/Germany (08.05.-11.05. and 30.05.-02.06.1996)
1998	Botanical Garden Bonn/Germany (01.05.-03.05.1998)

Since 1987, there have been several occurrences of flowering in e.g. Leiden, Palmengarten Frankfurt, Mainz. The Palmengarten in Frankfurt imported a number of tubers (ca. 15) in 1991, from which regular flowering spectacles have occurred since 1992.

As one can see from the still relatively rare occasions of flowering, the *A. titanum* has been and remains a rarity in Botanical Gardens. This is due, as indicated in the foregoing, to the difficulties encountered in cultivation and to

the fact that there are no known reproductive methods which can be applied. The collecting of plants in the wild is problematic.

For this reason, reproduction experiments are increasingly important. Only in this way can these extremely attractive plants secure their continued presence in Botanical Gardens. At the same time, they can thus be preserved from extinction despite the destruction of their natural habitats.

Literature

- CHITTENDEN, F. J. (ed.) Dictionary of Gardening. 1 (A-Co)(Oxford): 100-101; DÖRFNER, W. & E. DORSCHT (1993): Jahresbericht 1992. Palmengarten 1993 (3): 133-143; EVERETT, T. H. (1937). The cultivation and development of *Amorphophallus titanum*. J.N.Y. Bot. Gard. 38: 181-185; EVERETT, T. H. (1938): Eine Titanenwurz blüht auf. Gartenschönheit 19: 47-50; HETTERSCHEID, W. L. A. (1995): Sumatran *Amorphophallus* adventures: 20 August - 1 September 1993. Aroideana, 17: 61-77; HETTERSCHEID, W.L.A. & S. ITTENBACH (1996): Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! Aroideana 19: 7-131; ITTENBACH, S. & W. LOBIN (1996): Die Titanenwurz im Botanischen Garten Bonn 1996. Botanischer Garten der Universität Bonn, Informationen 2: 1-4; KOENEN, M. & G. P. (1988): *Amorphophallus titanum* - der stinkende Riese aus Sumatra. Gb + Gw 7: 284-285; KOERNICKE, M. (1937): Über den Bonner *Amorphophallus titanum* Becc. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 55 (8): 427-437; KOERNICKE, M. (1938): *Amorphophallus titanum* Becc. Report. spec. nov. regni veget. Beihefte 51B: 180-206; SCHOSER, G. (1985): Die „Riesenblüte“ einer Titanenwurz blüht im Frankfurter Palmengarten. Palmengarten 2: 72; STOUT, A. B. (1937): Some observations of flower behaviour in *Amorphophallus titanum*. J.N.Y. Bot. Gard. 38: 197-200.

9.2 Vegetative Vermehrung durch Gewebekultur

HANS WILLY KOHLENBACH

Als 1985 im Palmengarten der Stadt Frankfurt am Main aus einer aus Sumatra erhaltenen Knolle von 56 kg eine 2,70 m hohe Infloreszenz aufblühte (SCHOSER 1985) und eine zweite importierte Knolle ein 3,50 m hohes Blatt entwickelte, entstand der Plan, zu versuchen, diese Pflanze mit Hilfe von Gewebekulturtechniken vegetativ zu vermehren. Ausgegangen werden sollte dabei von Blattmaterial, um die wertvollen Knollen, die nach Verletzung leicht zu Fäulnis und zum Verrotten neigen, nicht zu gefährden.

Diese Aufgabe wurde im Rahmen einer Diplomarbeit Frau CHRISTIANE BECHT gestellt. Sie konnte mit freundlicher Genehmigung des Palmengartens Material des 1985 entwickelten großen, sowie eines etwas kleineren Blattes benutzen, welches letzteres 1986 aus der Knolle hervorwuchs, die 1985 die große Infloreszenz gebildet hatte. Innerhalb eines Jahres gelang es Frau BECHT unter meiner Anleitung, aus kleinen Blattstücken in einer in vitro Kultur Kallusgewebe mit Wurzeln (Abb.1) und solches mit kleinen Sproßanlagen (Abb.2) heranzuziehen. Dieses Material wurde dann mit ausgewählten Medien von meiner technischen Assistentin, Frau RENATE KAPPEL, weiterkultiviert. Aus den Sproßanlagen entwickelten sich kleine Pflanzen (Abb.3), die aus der Sterilkultur in Erde und ins Gewächshaus übertragen werden konnten (Abb.4). Ihre gärtnerische Betreuung übernahm Herr VON WALDENFELS (KOHLENBACH & BECHT 1988).

9.2.1 Methodik

Sterilkultur

Die Rippen von Fiederblättern der Pflanzen wurden in 1-1,5 cm lange Stücke geschnitten, wobei an beiden Seiten der Rippen ein Streifen Blattspreite verblieb. Das Fiederblatt mußte vorher, da es von einer mit Keimen behafteten Pflanze stammte, oberflächensterilisiert werden. Da dies schonend zu

geschehen hatte, mußte ein größerer Anteil an kontaminierten Explantaten (etwa 75 %) hingenommen werden. Die Explantate wurden zunächst auf mit Agar verfestigten Nährmedien, später dann in Nährlösung kultiviert. Da nur wenige nicht kontaminierte Explantate übrig blieben und die in vivo Blätter nicht stärker in Anspruch genommen werden konnten, wurde eine größere Anzahl verschiedener Phytohormonkombinationen, für die jeweils nur wenige Explantate zur Verfügung standen, eingesetzt, um auf jeden Fall ein Sproßregenerat zu erhalten. Es zeigte sich, daß die an den Explantaten entstandenen primären Kalli auf sehr unterschiedliche Hormonkombinationen mit Sproßregeneraten reagierten. Im folgenden soll für eine der regenerierten Pflanzen (17/IV) die Behandlung, die zu ihrer Entstehung führte, vorgestellt werden:

Explantat	auf mN	D	20,0 Kin/0,5 2,4-D	25.10.1985
Transfer	auf mN	D	20,0 Kin/0,5 2,4-D	28.12.1985
Transfer	auf mN	L	ohne Hormone	08.04.1986
junger Sproß				05.01.1987
Transfer	in N	L	ohne Hormone	14.01.1987
Transfer	in rN	L	ohne Hormone	29.01.1987
Pflanze, 11 cm, gut entwickelte Wurzel				25.02.1987
ins Gewächshaus				02.03.1987

Es bedeuten: N Medium von Nitsch (1969); mN modifiziertes Nitsch-Medium mit 200 mg/l Ammoniumnitrat, 100 mg/l Ascorbinsäure, 500 mg/l Caseinhydrolysat und 15 % coconut water; rN nur Makro- und Mikroelemente von N; D Dunkelheit; L Licht-Dunkel Wechsel 16:8 h bei bis zu 3000 lux; Kin Kinetin (Furfurylaminopurin); 2,4-D 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure.

Einige der jungen regenerierten Pflanzen der Sterilkultur wurden für die Gewinnung neuer Explantate genutzt. Blattstiele und die jeweils fünf Mittelrippen der noch nicht weiter unterteilten Fiederblätter (wiederum mitsamt einem Streifen Blattspreite) wurden in Stücke von 1-1,5 cm zerlegt. Eine Oberflächensterilisierung war hier natürlich nicht notwendig. Besonders gut entwickelten sich Sproßanlagen bei der Verwendung von Blattstielexplantaten. Eine erfolgreiche Medienabfolge ist die folgende:

- 1) auf mN mit 0,5 mg/l Kinetin 2,5 mg/l 2,4-D
- 2) auf mN mit 2,5 mg/l Kinetin 0,5 mg/l 2,4-D
- 3) in mN mit 0,2 mg/l Benzylaminopurin
- 4) in rN

Die Basalmedien enthielten 100 mg/l Inosit, aber kein coconut water. Die Sproßanlagen entstanden auf 2).

Von der Sterilkultur zur Gewächshauskultur

Für den Übergang von der Sterilkultur in die Topfkultur des Gewächshauses mußten die regenerierten Pflanzen an die unsterilen Bedingungen des Gewächshauses und die dort im Vergleich zum verschlossenen Kulturgefäß geringere Luftfeuchte angepaßt werden. Dies geschah durch die Ersetzung des organische Bestandteile enthaltenen Kulturmediums durch eine reine anorganische Nährlösung (rN), mit der ein Gemisch von Torf und Vermiculit (1:1) in einem Tontopf getränkt wurde. Der Tontopf mit dem Pflänzchen stand in einem mit einer Alufolie abgedeckten Becherglas. In dieser Folie wurden nach und nach Löcher angebracht. Im Gewächshaus verblieb die junge Pflanze dann noch einige Zeit unter einem umgestülptem Becherglas. Mehr als 90 % der in Sterilkultur entstandenen Sprosse konnten so in eine normale gärtnerische Kultur übernommen werden. Die regenerierten Pflänzchen waren dann für einen solchen Transfer geeignet, wenn sich die Blattspreite des ersten Blattes entfaltet hatte.

Im weiteren Verlauf der Kultur wurden die entstandenen Knollen nicht, wie dies bei *A. konjac* K. Koch üblich ist, nach dem Einziehen des Blattes der Erde entnommen und für eine Ruheperiode trocken gelagert, sondern ständig in feuchter Erde belassen. Beim Umtopfen ist zu berücksichtigen, daß die neu sich bildende Knolle wesentlich größer wird als die vorhergegangene.

9.2.2 Ergebnisse der Versuche zur Regeneration von Pflanzen

Es wurden 33 Pflanzen für eine Weiterkultur im Gewächshaus aus Blattexplantaten herangezogen. Sie gehen auf zwei unterschiedliche Herkünfte zurück. Wenn bei den Explantaten mit Sproßanlagen kleinere Anlagen abgetrennt und isoliert behandelt worden wären, anstatt sie gemeinsam mit einer stärker entwickelten Sproßanlage zu transferieren, hätte man sicher mehr Pflanzen erhalten können. Eine Subkultivierung der primären Kalli hätte wohl ebenfalls die Ausbeute steigern können. Unter den 33 Pflanzen hatten sich 1990, drei Jahre nach ihrer Übertragung ins Gewächshaus, fünf Pflanzen so stark entwickelt, die Blattstiellängen bewegten sich zwischen 111 und 165 cm, daß für die zu erwartenden neuen Blätter die Gewächshäuser des Botanischen Garten Frankfurt zu niedrig erschienen. Sie wurden daher 1990/91 anderen Gärten anvertraut. 1992 wurden weitere Pflanzen abgegeben. Zur Zeit befinden sich Pflanzen in den Botanischen Gärten zu Amsterdam, Bonn, Heidelberg, Leiden, Mainz, Marburg, München, St. Louis und Wien, sowie im Palmengarten der Stadt Frankfurt und in einer privaten botanischen Sammlung bei München.

Anfang Mai 1994 entwickelte eine der beiden in die Obhut von Herrn Dr. HECKER vom Botanischen Garten der Universität Mainz gegebenen Pflanzen aus einer 20,5 kg schweren Knolle eine prachtvolle Infloreszenz von etwa 2 m Höhe, 8 ½ Jahre nach Beginn des Regenerationsexperimentes. 10 Jahre nach dem Regenerationsexperiment entwickelte sich im Mai 1996 eine weitere Infloreszenz, diesmal im Botanischen Garten Bonn. Diese Infloreszenz entwickelte sich aus einer 35 kg schweren Knolle und erreichte eine Höhe von 2,32 m.

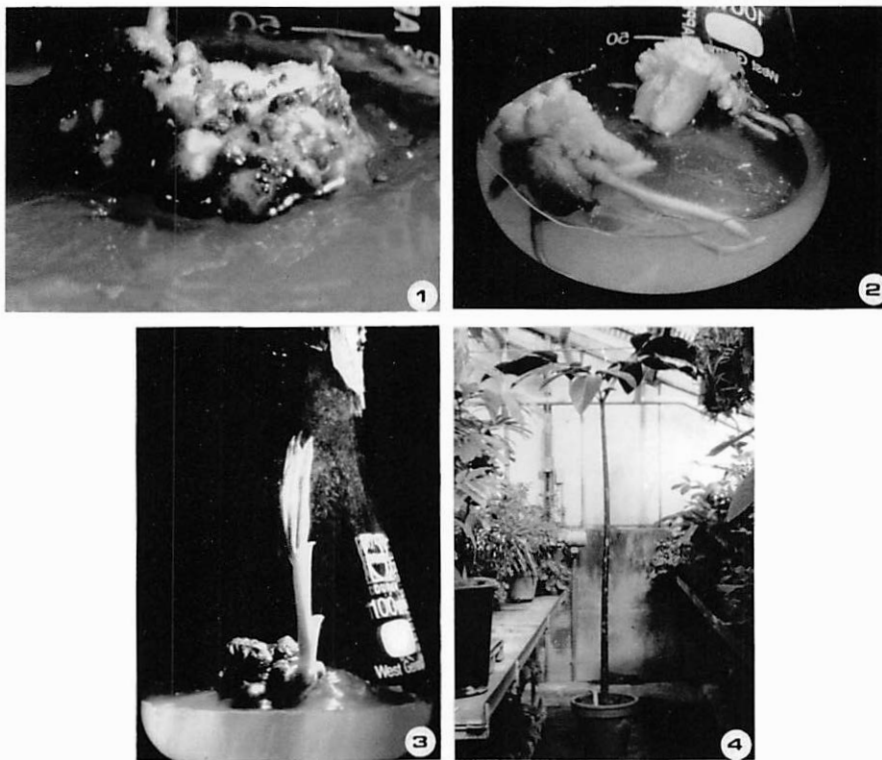


Abb. 1-4: Abb. 1, Blattexplantate mit Kallus und Wurzel. Abb. 2, Kallus mit Sproßanlagen. Abb. 3, Junger Sproß aus schwärzlich verfärbtem Kallus mit einem Laubblatt, dessen Spreite noch nicht entfaltet ist. Abb. 4, Regenerierte Pflanze im Gewächshaus.

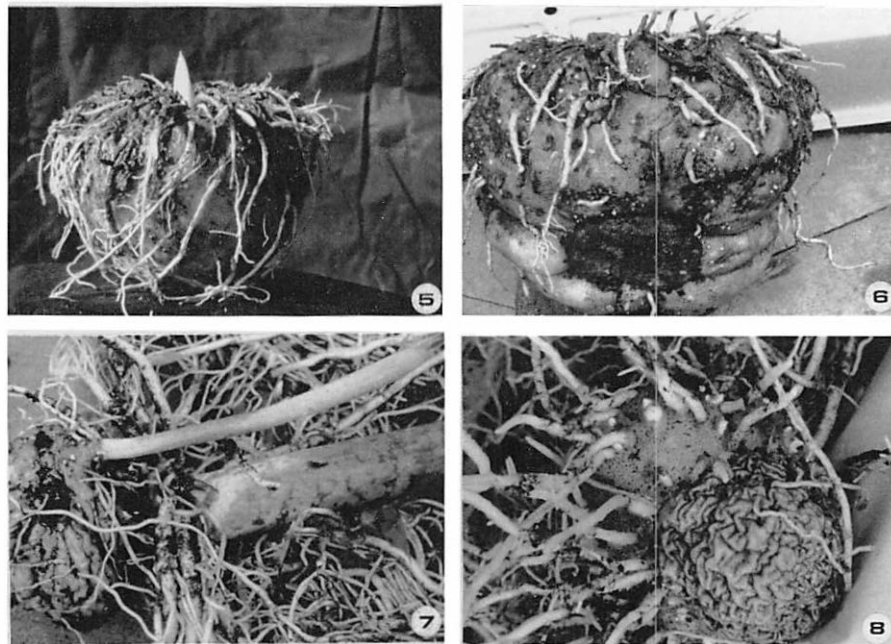


Abb. 5-8: **Abb. 5**, Knolle mit zentralem Trieb; Gewicht der Knolle 81 lg; Durchmesser der Knolle 14 cm; diese Knolle entwickelte ein Blatt mit einem Blattstiel von 144 cm. **Abb. 6**, Knolle (von 17/IV) mit schwärzlichem Rest der vorangegangenen Knolle; Gewicht der Knolle 2,65 kg; Durchmesser der Knolle: 16,5 cm; diese Knolle entwickelte ein Blatt mit einem Blattstiel von 200 cm. **Abb. 7**, Knolle mit einem zusätzlichen seitlichen Trieb. **Abb. 8**, Alte schrumpfende und darüber eine sich neu bildende Knolle.

9.2.3 Beobachtungen an den regenerierten Pflanzen

Entsteht ein zentraler Sproß mit seinem Blatt als einziger oder zumindest als dominierender Trieb, geht die Größenzunahme der Pflanzen zügig voran. Dies bedeutete für die Blattstiele der ersten vier Blattgenerationen etwa eine Verdoppelung ihrer Länge und für die Knollen eine Gewichtszunahme rund um das Dreifache je Generation. Die ab 1991/92 folgenden Blätter erreichten dann aber nur sehr viel geringere Zuwachswerte. Der Blattstiel von 17/IV (die Pflanze befindet sich seit Ende 1990 im Botanischen Garten Bonn) wurde 200 cm hoch und die im Zusammenhang mit diesem Blatt gebildete Knolle wog 10 kg. Das Lebensalter der Blätter lag zwischen 9 und 18 Monaten.

Bilden sich neben einem zentralen Sproß (Abb.5) zusätzlich kleinere seitliche Triebe im apikalen Bereich der Knolle aus, ist das Wachstum des zentralen Triebes gehemmt. Jeder der seitlich entstehenden Sprosse bildet an seiner Basis eine kleine Knolle aus, die mit der zentralen Hauptknolle mehr oder weniger fest verwachsen ist. In einem Falle, in dem die kleine Knolle eines zusätzlichen Blattes noch einen losen Kontakt mit der Hauptknolle hatte (Abb.7), wurde sie zusammen mit ihrem Blatt abgetrennt und als selbstständige Pflanze weiter kultiviert, so daß also eine Vermehrung über eine Art von Ableger auch bei *A. titanum* grundsätzlich möglich ist. Es ist jetzt, da ausreichendes Material für Experimente dieser Art zur Verfügung steht, daran zu denken, Seitensprosse enthaltende Knollenexplantate als konventionell zu kultivierende Stecklinge oder als Meristemexplantate in einer in vitro Kultur zur Entwicklung von Pflanzen zu benutzen.

Was die Knollen anlangt, so ist es nach BOWN (1988) noch offen, ob ein und dieselbe Knolle von Jahr zu Jahr an Größe zunimmt, oder ob mit jedem Blatt eine neue Knolle gebildet wird, wenngleich BOGNER bereits 1981 die letztere Alternative vertrat. Untersucht man bei den regenerierten Pflanzen ihre unterirdischen Teile bald nach Austrieb und Entfaltung eines neuen Blattes und nicht erst am Ende der Vegetationsperiode nach Einziehen des Blattes, so erkennt man, daß das neue Blatt die am Ende der Vegetationsperiode des vorangegangenen Blattes vorhandene Knolle aufzehrt und verbraucht und daß eine neue, sich während der neuen Vegetationsperiode aufbauende Knolle im Entstehen ist (Abb.8). Die *A.-titanum*-Knolle ist also im Sinne von TROLL (1954) eine Wechselknolle, die aber anders als die von *Ranunculus bulbosus* L. von Generation zu Generation größer wird, bis schließlich 50 kg und mehr schwere Knollen innerhalb der Lebenszeit eines Blattes aufgebaut werden. Es ist offensichtlich eine Form des Monokotylendickenwachstum, die in unseren Lehrbüchern nicht vorkommt. Abb. 6 zeigt eine Knolle, bei der die schwärzlichen Reste der vorangegangenen Knolle erkennbar sind.

Zusammenfassend sei gesagt, daß *A. titanum* durch eine in vitro Kultur, wie möglicherweise auch durch eine konventionelle Aufzucht von Sproßanlagen und eine Kombination beider Verfahren zu vermehren ist, so daß größere Bestände in den Botanischen Gärten aufgebaut werden können und dann stoffwechsel- und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen dieser in vielerlei Hinsicht bemerkenswerten Pflanze zur Verfügung stünden. Außerdem wäre dies auch ein Beitrag zur Erhaltung einer gefährdeten Art.

9.3 Zusammenfassung

A. titanum wurde unter Verwendung von Blattmaterial vegetativ vermehrt. Es war dies möglich durch Einsatz von Gewebekulturtechniken. Ausgangsmaterial der Regenerationsexperimente waren Explantate von Fiederblättern zweier großer Laubblätter. Kulturmedien mit dem Zusatz von Wirkstoffen der pflanzlichen Entwicklung ließen an diesen Explantaten Kallusgewebe, Wurzeln und schließlich auch Sproßanlagen entstehen. Diese entwickelten sich zu bewurzelten kleinen Pflanzen, die aus der Sterilkultur in eine normale Gewächshauskultur übertragen werden konnten. Anfang Mai 1994, 8 ½ Jahre nach Entnahme des Explantates, brachte eine der in vitro regenerierten Pflanzen eine stattliche Infloreszenz hervor.

9.4 Summary

A. titanum was propagated vegetatively using leaf material. This was possible by in vitro techniques. The experimentes for regeneration were started with explants of leaflets of two greater leaves. With culture media containing regulators of plant growth and development calluses, root and eventually shoot primordia could be obtained. The latter developed to small rooted plantlets which could be transfered from sterile culture to normal greenhouse conditions. In the beginning of May 1994, 8 ½ years after the start of the regeneration experiment, one of the vegetatively propagated, in vitro regenerated plants, formed a splendid inflorescence of about 2 m in height.

Literatur

- BOGNER, J. (1981): *Amorphophallus titanum* (Becc.) Becc. ex Arcangeli. Aroideana, 4 (3): 43-53; BOWN, D. (1988): Aroids. Plants of the *Arum* family. Timber Press Portland, Oregon; KOHLENBACH, H.W. & CH. BECHT (1988): In vitro propagation of *Amorphophallus titanum* Becc. and *Amorphophallus rivieri* Durieu. Acta Horticulturae 226: 65-72; SCHOSER, G. (1985): Die "Riesenblüte" einer Titanenwurz blüht im Frankfurter Palmengarten. Der Palmengarten 49 (2): 72; TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

10 Aspects of conservation

WILBERT HETTERSCHIED

Amorphophallus titanum is locally abundant on Sumatra and may be found in populations of several tens of individuals. On a larger scale, several hundred plants may be found in areas of several square kilometres. But the distribution is patchy and over large areas not one single specimen may be found. Only few areas lining the Barisan range have been investigated for the presence of *A. titanum*. The populations always contain much more seedlings and immature specimens than mature ones. Reports are known of large amounts ("truck loads") of tubers of *A. titanum* being transported to Japan and Korea, collected by underpaid locals. Needless to say, the search is for the largest specimens, yielding most material for the least effort. This means that mature specimens will soon be overcollected in populations and when immaturing specimens are collected next, no plants will reach flowering size and so the population will soon diminish and disappear, the more so since *A. titanum* does not multiply vegetatively, despite wrong reports in literature to the contrary (see under cultivation).

Another threat may be the destruction of relatively "undisturbed" secondary forest. *A. titanum* is mostly found in secondary forest with occasional old forest giants and young trees forming a loose canopy, as may be found in old colonial plantations. The enormous attention focused on the conservation of virginal primary forest may lead to an underestimation of the importance of secondary forest for biodiversity in general.

A third threat would be the disappearance of the species' pollinator and distributor. Sweat bees are probably not easy to expel from the forests but the giant Hornbills may be much more vulnerable in the face of trophy hunting and habitat destruction.

In the face of this, *A. titanum* certainly qualifies for adding to the CITES appendix II.

The question may rise whether botanical gardens can contribute to the conservation of a species as *A. titanum*. A positive role of botanical gardens in conservation of plant species in general can only be reached when their

infrastructure allows for the establishment of an artificial population of a species, covering as large a portion as possible of its genomic diversity. If not, the value of such a collection is limited in terms of conservation. In the case of *A. titanum*, genomic diversity seems quite limited. Throughout its range the species is astoundingly homogeneous in morphology, both in vegetative and generative parts. This may mirror a rather strongly constrained genome and could therefore lead to a successful conservation by establishing populations in botanical gardens. Artificial fertilisation is easy and this may continue the diversity in such circumstances.

A second role for botanical gardens would be to show to the public the astounding aspects of the biology of this vegetable dinosaur and so create a positive general attitude towards the costly conservation of this species and of plants in general.

Literature

HETTERSCHIED, W.L.A. & G.J.C.M. v. VLIET (1996): *Amorphophallus* giant from the forest. CITES/C&M 2 (4): 86-96.

11 Literatur (Gesamtverzeichnis)

- ANONYMUS (1890): *Amorphophallus titanum*. Gard. Chron. 3 (7): 330.
- AP REES, T., WRIGHT, B.W. & A.W FULLER (1977): Measurements of starch breakdown as estimates of glycolysis during thermogenesis by the spadix of *Arum maculatum* L. Planta 134: 53-56.
- BAAGOE, J. (1977): Microcharacters in the ligules of the Compositae. In: V. H. HEYWOOD J.B. HARBORNE & B.L. TURNER (Eds.), The biology and chemistry of the Compositae: 119-139. Academic Press, London.
- BALL, R. (1995): Der Botanische Garten der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz. Palmengarten 59 (1): 56-60.
- BARABÉ, D. & L. CHRÉTIEN (1985): Floral anatomy of *Monstera deliciosa* (Araceae). Canad. J. Bot. 63: 1423-1428.
- BARTHOLOTT, W. (1980): Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 93: 379-390.
- BARTHOLOTT, W. (1990): Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. In: D. CLAUGHER (Eds.), Scanning electron microscopy in taxonomy and functional morphology: 69-94. Clarendon Press, Oxford.
- BARTHOLOTT, W. (1992): Mimikry: Nachahmung und Täuschung im Pflanzenreich. Bonner Universitäts Blätter: 52 & 54.
- BARTHOLOTT, W. & N. EHLER (1977): Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermisoberflächen von Spermatophyten. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 19: 367-467.
- BARTHOLOTT, W. & D. FRÖLICH (1983): Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticularer Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. Pl. Syst. Evol. 142: 171-185.
- BARTHOLOTT, W. & E. WOLLENWEBER (1981): Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. Tropische und subtropische Pflanzenwelt 32.
- BECCARI, O. (1878): Untitled Note. Bull. R. Soc. Toscanaortic. 3: 271.
- BECCARI, O. (1889): Fioritura dell' *Amorphophallus titanum*. Bull. R. Soc. Toscanaortic. 2 (4): 250-253.
- BERGER, C. & E. SCHNEPF (1970): Entwicklung und Altern der Spadix-Appendices von *Sauromatum guttatum* Schott und *Arum maculatum* L. Protoplasma 69: 237-251.
- BERGMANN, W. (1988): Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Gustav Fischer Verlag, Jena

- BERGMEYER, H.U.** Hrsg. (1977): Grundlagen der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie. Weinheim, New York.
- BLUME, C.L.** (1825): *Amorphophallus* en *Tacca phaliphera*. Rumph. Bataafsche Courant: 23.
- BLUME, C.L.** (1937): *Amorphophallus*. Rumphia 1: 138-149.
- BOEHRINGER** (1985): Methoden der enzymatischen Lebensmittelanalytik. Fa. Boehringer, Mannheim.
- BOGNER, J.** (1976): *Amorphophallus maculatus* N.E.Br. Palmengarten 40 (3): 83-86.
- BOGNER, J.** (1976): Eine neue *Thomsonia*-Art (*Araceae*) aus Thailand. Plant. Syst. Evol. 125 (1): 15-20.
- BOGNER, J.** (1981): *Amorphophallus titanum* (Becc.) Becc. ex Arcangeli. Aroideana 4 (2): 43-53.
- BOGNER, J.** (1987): Morphological variation in Aroids. Aroideana 10: 4-16.
- BOGNER, J., MAYO, S. & M. SIVADASAN** (1985): New species and changing concepts in *Amorphophallus*. Aroideana 8 (1): 15-25.
- BOWN, D.** (1988): Aroids. Plants of the *Arum* family. Timber Press Portland, Oregon.
- BOYCE, P.** (1993): The Genus *Arum*. A Kew Magazine Monograph, London.
- BREDEMANN, G. & H. MEYER** (1931/32): Über die Blattstiel Fasern von *Amorphophallus titanum* Becc. Faserforschung 9: 285-291.
- BRINGMANN, G. & R. KÜHN** (1955): Elektronenmikroskopische Befunde zur Morphologie der Cuticula von Blüten gärtnerischer und landwirtschaftlicher Nutzpflanzen. Z. Naturforschg. 10 b: 47-58.
- BUCHEN, B. & A. SIEVERS** (1981): Sporogenesis and pollen grain formation. In: KIERMAYER, O. (ed.) Cytomorphogenesis in plants. Cell Biology Monographs 8: 349-376. Springer, Wien New York.
- BUTTERFASS, Th.** (1987): The Transverse Orientation of Stomata. The Botanical Review 53: 415-441.
- CAMP, W. H.** (1937): Notes on the physiology and morphology of *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 190-197 & 181-185.
- CHATIN, A.** (1866): Localisation des cellules fibreuses dans quelques anthères; absence de ces cellules dans les anthères d'un grand nombre de plantes. C. R. Acad. Sci. 62: 172-176. Paris.
- CHAUVEAU, M. & C. TUQUET** (1985): Changes in structure and activities of *Arum maculatum* mitochondria during spadix development. Biol. Cell. 53: 51-60.
- CHESTER, G. D.** (1897): Bau und Function der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 15: 420-431.
- CHEVALIER, A.** (1931): Les *Amorphophallus* et leurs usages. Rev. Bot. Appl. et d'Agric. Trop. 11: 809-816.
- CRANE, P.R.** (1986): Form and function in wind dispersed pollen. In: BLACKMORE, S. & FERGUSON, I.K. (Eds.), Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser. 12: 313-327.
- DAKKUS, P.** (1924): *Amorphophallus titanum* Beccari. Gard. Chron. 76: 202-203.
- DALITZSCH, M.** (1886): Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. Bot. Cbl. 25: 153-156, 184-187, 217-219, 249-253, 280-285, 312-318 & 343-349.
- DARWIN, F.** (1886): On the relation between the "bloom" on leaves and the distribution of stomata. Journal of the Linnean Society (Botany) 22: 99-116.

- DAVIS, D.D. Hrsg. (1980): Biochemistry of Plants. A Comprehensive Treatise 2, Metabolism and Respiration: 687pp. Academic Press, New York.
- DECAISNE, J. (1834): Herbarii Timorensis Descriptio. Nouv. Ann. Mus. Paris ser. 3, vol. 3.
- DÖRFNER W. & E. DORSCHET (1993): Jahresbericht 1992. Palmengarten 1993 (3): 133-143.
- DÜCHTING, M. (1990): Vergleichende Untersuchungen der Atmung borealer und tropischer Arten. Diplomarbeit Univ. Bonn 1990.
- DUVAL-JOUE, J. (1873) Diaphragmes vasculifères des Monocotyledones aquatiques. Mem. Acad. Sci. Lett. Montpellier 8: 157-176.
- ELTHON, T.E. & L. MCINTOSH (1987): Identification of the alternative terminal oxidase of higher plant mitochondria. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 84: 8399-8403.
- ENGLER, A. (1884): Beiträge zur Kenntniss der *Araceae*. V. 12. Über den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blütenmorphologie derselben. Bot. Jahrb. Syst. 5: 141-188 & 287-336.
- ENGLER, A. (1884): *Hydrosme teuszii* Engl. Gartenfl. 33: 2-3.
- ENGLER, A. (1889): Die natürliche Pflanzenfamilie. Syllabus 2: 590-599.
- ENGLER, A. (1899): *Araceae* Afrikanae II. Bot. Jahrb. Syst. 26: 417-427.
- ENGLER, A. (1911): Das Pflanzenreich. IV. 23 C (Heft 48). *Araceae-Lasioideae*. Leipzig, Engelmann.
- ENGLER, A. (1920): Das Pflanzenreich. Bd. 23 A (Heft 74). Pars generalis et Index familiae generalis. Leipzig, Engelmann.
- ENGLER, A. & K. KRAUSE (1912): Das Pflanzenreich. IV. 23D (Heft 55). *Araceae - Philodendroideae - Philodendreae*. Allgemeiner Teil. *Homalomininae* und *Schismatoglottidinae* von A. Engler. Leipzig: Engelmann.
- ERDTMAN, G. (1952): Pollen Morphology and Plant Taxonomy (Reprint 1986). E.J. Brill, Leiden.
- ERDTMAN, G. (1960): The acetolysis method. Svensk. Bot. Tidskr. 54: 561-564.
- ERTEL, P.O. (1932): Vergleichende Untersuchung über die Entwicklung der Nervatur der Araceen. Flora 126: 115-248
- EVERETT, T.H. (1937): The cultivation and development of *Amorphophallus titanum*. Journ. N. Y. Bot. Gard. 38: 181-185.
- EVERETT, T.H. (1938): Eine Titanenwurz blüht auf. Gartenschönheiten 19: 47-40.
- EVERETT, T.H. (1955): Journ. N.Y. Bot. Gard. 5: 126.
- EYDE, R.H., NICOLSON, D. H. & P. SHERWIN (1967): A survey of floral anatomy in *Araceae*. Amer. J. Bot. 54: 478-497.
- FAHN, A. (1979): Secretory tissues in plants. Academic Press, London.
- FAHN, A. (1988): Secretory tissues in vascular plants. New Phytol. 108: 229-257.
- FISCHER, H. (1960): Atmung von Blüten und Blütenständen. Handbuch Pflanzenphysiol. 12 (2): 521-535. Springer-Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- FISCHER, H., SPECHT-JÜRGENSEN, I. & G. FLECK-GERNDT (1972): Zum Stickstoffhaushalt des Appendix von *Arum maculatum* L. Beitr. Biol. Pflanzen 48: 243-253.
- FREITAG, D. (1983): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hoch- und Laubblättern von Araceen. Staatsexamensarbeit Köln.

- FRENCH, J. C.** (1985): Patterns of endothelial wall thickening in *Araceae*: Subfamilies *Calloideae*, *Lasioideae*, and *Philodendroideae*. Bot. Gaz. 146: 521-533.
- FRENCH, J. C.** (1986a): Ovular vasculature in *Araceae*. Bot. Gaz. 147: 478-495.
- FRENCH, J. C.** (1986b): Patterns of stamen vasculature in the *Araceae*. Amer. J. Bot. 73: 434-449.
- FRENCH, J. C.** (1987): Structure of ovular and placental trichomes of *Araceae*. Bot. Gaz. 148: 198-208.
- FRICKE, G.** (1926): Über die Beziehungen der Hochblätter zu den Laubblättern und Blüten. Planta 2: 9-294.
- FUNG, Y.C.** (1981): Biomechanics. Springer-Verlag, New York, 424 pp.
- GANDAWIJAJA, D., IDRIS, R., NSUTION, R., NYMAN, L.P. & J. ARDITTI** (1983): *Amorphophallus titanum* Becc.: A historical review and some recent observations. Ann. Bot. 51: 269-278.
- GERENDAY, A. & J.C. FRENCH** (1988): Endothelial thickenings in anthers of porate monocotyledons. Amer. J. Bot. 75: 22-25.
- GIAQUINTA, R.T.** (1980): Translocation of sucrose and oligosaccharides. In: PREISS, J. (ed.): The Biochemistry of Plants 3: Carbohydrates: Structure and function, 271-320. Academic Press, London.
- GOEBEL, K.** (1922): Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh. 1: Jena. G. Fischer.
- GOEBEL, K.** (1933): Organographie der Pflanzen. III. Teil Samenpflanzen.- 3. Aufl., Jena, Gustav Fischer.
- GRAYUM, M.H.** (1986): Correlations between pollination biology and pollen morphology in the *Araceae*, with some implications for angiosperm evolution. - In: BLACKMORE, S. & I.K. FERGUSON (Eds.), Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser. 12: 313-327.
- GRAYUM, M.H.** (1990): Evolution and Phylogeny of the *Araceae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 77: 628-697.
- GRAYUM, M.H.** (1992): Comparative External Pollen Ultrastructure of the *Araceae* and Putatively Related Taxa. - Monogr. Syst. Bot. 43: 1-167.
- GÜRTLER, F.** (1905): Über interzelluläre Haarbildungen, insbesondere über die sogenannten inneren Haare der Nymphaeaceen und Menyanthoideen. Diss. Univ. Berlin.
- HARBORNE, J. B.** (1980): Plant phenolics. In: Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. 8: Secondary plant products, 329-402.
- HARTMANN, T., ILERT, H.I. & M. STEINER** (1972): Aldehydaminierung, der bevorzugte Biosyntheseweg für primäre, aliphatische Monoamine in Blütenpflanzen. Z. Pflanzenphysiol. 68: 11-18.
- HAY, A. & D. J. MABBERLEY** (1991): Transference of funktion and the origin of aroids; their significance in early angiosperm evolution. Bot. Jahrb. Syst. 113 (2/3): 339-428.
- HEGNAUER, R.** (1963): Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 2: Monocotyledoneae. Birkhäuser, Basel.
- HEJNOWICZ, Z. & A. SIEVERS** (1995): Tissue stresses in organs of herbaceous plants. IV. Elastic properties of the tissues of sunflower hypocotyl and calculation of tissue stresses. J. Exp. Bot. (in press).
- HESSE, M.** (1980): Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der *Alismataceae*, *Liliaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae* und *Araceae*. - Pl. Syst. Evol. 134: 229-267.

- HESSE, M. & M. WAHA (1989): A new look at the acetolysis method. - Pl. Syst. Evol. 163: 147-152.
- HETTERSCHIED, W.L.A. (1995). Sumatran *Amorphophallus* adventures: 20 August - 1 September 1993. Aroideana: 17: 61-77.
- HETTERSCHIED, W.L.A. & G.J.C.M. v. VLIET (1996): *Amorphophallus* giant from the forest. CITES/C&M 2 (4): 86-96.
- HETTERSCHIED, W.L.A. & S. ITTENBACH (1996): Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! Aroidiana 19: 7-131.
- HOEFNAGEL, M.H.N. & J.T. WISKICH (1996): Alternative Oxidase Activity and the Uliquinone redox level in soybean cotyledon and *Arum* spadix mitochondria during NADH and Succinate oxidation. Plant Physiol. 110: 1329-1335.
- HOLLOWAY, P.J. (1969): The effects of superficial wax on leaf wettability. Annals of Applied Biology 63: 145-153.
- HOOKE, J.D. (1881): *Amorphophallus titanum*. Curtis' Bot. Mag. 3 (47): 7153-7155.
- IDRIS, S. (1974): *Amorphophallus titanum* Becc. (Bunga bangkai). Bull. Kebun Raya 1: 7-10.
- ITTENBACH, S. (1993): Taxonomie, Anatomie und Morphologie der afrikanischen Arten aus der Gattung *Amorphophallus* Blume ex Decaisne nom. cons. Diplomarbeit Univ. Bonn.
- ITTENBACH, S. (1997): Revision der afrikanischen Arten der Gattung *Amorphophallus* (Araceae). Diss. Univ. Bonn.
- ITTENBACH, S. & M. BOECKER (1997): Untersuchungen zur Anatomie der Infloreszenzachse afrikanischer *Amorphophallus* Arten (*Monocotyledoneae*, *Araceae*). Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 385-406.
- ITTENBACH, S. & W. LOBIN (1996): Die Titanenwurz im Botanischen Garten Bonn 1996. Botanischer Garten der Universität Bonn, Informationen 2: 1-4.
- ITTENBACH, S. & W. LOBIN (1997): Notes on the genus *Amorphophallus* (Araceae) - 6. Six new species and two new subspecies from Africa. Willdenowia 27: 147-160.
- JAMES, W.O. & H. BEEVERS (1950): The respiration of *Arum* spadix. A rapid respiration, resistant to cyanide. New Phytol. 49: 353-374.
- JOHRI, B.M., AMBEGAOKAR, K.B. & P.S. SRIVASTAVA (1992): Comparative Embryology of Angiosperms. Springer Berlin, Heidelberg, New York.
- KARAM, G.N. & L.J. GIBSON (1994): Biomimicking of plant stems. In: Plant biomechanics: 97-98. Montpellier, France.
- KAUL, R.B. (1971): Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. Amer. J. Bot. 58: 808-816.
- KAUL, R.B. (1972): Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. Amer. J. Bot. 59: 270-278.
- KAYS, S.J. (1991): Postharvest Physiology of Perishable Plant Products. Van Nostrand Reinhold: 423-430. New York.
- KEVAN, P.G. & M.A. LANE (1985): Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. Proc. Natl. Acad. Sci. 82: 4750-4752. USA.
- KNOLL, F. (1913): Neue Untersuchungen über die Epidermis pflanzlicher Kesselfallen. Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien 63: 74-77.
- KNOLL, F. (1914): Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen. J. wiss. Bot. 54: 448-498.
- KNOLL, F. (1923): Über die Lückenepidermis der *Arum*-Spatha. Österr. bot. Z. 72: 246-254.

- KOENEN, M. & G.P. (1988): *Amorphophallus titanum* - der stinkende Riese aus Sumatra. Gb + Gw. 7: 284-285.
- KOERNICKE, M. (1937): Über den Bonner *Amorphophallus titanum* Becc. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55 (8): 427-436.
- KOERNICKE, M. (1938): *Amorphophallus titanum* Becc. Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. 101 B: 180-206. Beihefte. Berlin.
- KOHLNBACH, H.W. & CH. BECHT (1988): In: vitro propagation of *Amorphophallus titanum* Becc. and *Amorphophallus rivieri* Durieu, Acta Horticulturae 226: 65-72.
- KUGLER, H. (1970): Blütenökologie, 2. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart.
- LAIBACH, F. & F.J. KRIBBEN (1951): Die Bedeutung des Wuchsstoffs für die Bildung und Geschlechtsbestimmung der Blüten.- Beitr. Biol. Pfl. 28: 131-144.
- LAIBACH, F. (1952): Wuchsstoff und Blütenbildung.- Beitr. Biol. Pfl. 29: 129-141.
- LAMBERS, H. (1985): Respiration in intact plants and tissues: Its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. In: DOUCE, R. & D.A. DAY (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology, N.S., 18: Higher plant cell respiration: 418-473. Springer, Berlin.
- LANCE, C., CHAUVEAU, M. & P. DIZENGREMEL (1985): The cyanide-resistant pathway of plant mitochondria. In: DOUCE, R. & D.A. DAY (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology, N.S., 18: Higher plant cell respiration: 202-247. Springer, Berlin.
- LATIES, G.G. (1982): Die Cyanide - resistent, alternative path in higher plant respiration. Ann. Rev. Plant Physiol 33: 519-555 (1982).
- LEICK, E. (1915): Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Bedeutung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 33: 518-536.
- LEUSCHNER, D. (1970): Zeitverhalten von Gaskonzentrationen. Beitr. Biol. Pflanzen 48: 243-253.
- LUGARDON, B., LOBREAU-CALLEN, D. & A. LE THOMAS (1988): Structures Polliniques chez les *Araceae* - I, Tribu des Spathiphyllae. J. Palynol. 23-24: 51-57.
- MAERCKER, U. (1965): Über das Vorkommen von Stomata in der Epidermis bunter Perianthblätter. Z. Pflanzenphysiol. 53: 422-428.
- MARX, R. & K. BRINKMANN (1978): Characteristics of rotenone-insensitive oxidation of matrix-NADH by broad bean mitochondria. Planta 192: 83-90.
- MASHIMA, M. (1965): Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf of *Araceae*. Mem. Fac. liberal Arts a. Educ. Shiga Univ., nat. Sci. 15: 1-14. (Jap. m. engl. Zf.).
- MAYO, S., BOGNER, J. & P. BOYCE (1995): The Acolytes of the *Araceae*. In CURTIS's Botanical Magazin 12 (3): 153-168. Kew.
- MEEUSE, B.J.D. (1975): Thermogenic Respiration in Aroids. Ann.Rev. Plant Physiol 26: 117-126.
- MENGEL, K. & H.E. HAEDER (1977): Effect of potassium supply on the rate of phloem sap exudation and the composition of phloem sap of *Rizinus communis*. Plant Physiol 59: 282-284.
- MOODIE, G.E.E. (1976): Heat production and pollination in *Araceae*. Can J. Bot. 54: 545-546.
- MUELLER, W.C. & C.H. BECKMAN (1976): Ultrastructure and development of phenolic-storing cells in cotton roots. Can. J. Bot. 54: 2074-2082.
- MÜLLER, L. (1919): Über Hydathoden bei Araceen. SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 128 I: 665-692.

- NAGY, K.A., ODELL, K.D. & R.S. SEYMOUR (1972): Temperature regulation by the inflorescence of *Philodendron*. *Science* 178: 1195-1197.
- NAPP-ZINN, K. (1956): Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Involucral- und Spreublätter der Compositen. Bot. Stud. 6. VEB G. Fischer, Jena.
- NAPP-ZINN, K. (1973): Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes. Handbuch der Pflanzenanatomie 8 2A. 1. Lieferung. Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart.
- NAPP-ZINN, K. (1974): Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes. 2. Lieferung. In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- NAPP-ZINN, K. (1988): Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. 2. Lieferung. In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- NAPP-ZINN, K., & A. FRANZ (1980): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an petaloiden Hochblättern von *Heliconia revoluta* (Griggs) Standley. *Flora* 170: 565-569.
- NAPP-ZINN, K., & A. FRANZ (1986): Estudios anatomicos comparativos sobre nomofilos y bracteas petaloides de algunas Heliconiaceas de Rancho Grande. In: O. Huber (ed.): *La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional "Henri Pittier"*: 253-288. Fondo Editorial Acta Cientifica Venezolana, Caracas.
- NAPP-ZINN, K., & W. HEINS (1979): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an petaloiden Hochblättern. II. Acanthaceen. *Trop. sub trop. Pflanzenwelt* 26. Akad. Wiss. Lit, Mainz.
- NEUMÜLLER, O.A. Hrsg. (1972): Römppps Chemie Lexikon Atmungskette. 7. Aufl. Franck'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- NICOLSEN, D.H. (1967): Selection of lectotype species for genera of the family *Araceae*. *Taxon* 16: 514-519.
- NICOLSEN, D.H. (1977a): (429) Proposal to change the typification of 723 *Amorphophallus* nom. cons. (*Araceae*). *Taxon* 26 (2,3): 337-338.
- NICOLSON, D.H. (1977b): Nomina Conservanda Propisita. *Taxon* 26 (2,3): 338-339.
- NICOLSEN, D.H., BOGNER, J., MAYO, S., & M. SIVADASAN (1984) Proposal to amend 723 *Amorphophallus*, add *Thomsonia* nom. rej. prop. (*Araceae*). *Taxon* 33: 740.
- NIKLAS, K.J. (1988): Dependency of the tensile modulus on transverse dimensions, water potential, and cell number of pith parenchyma. *Amer.J.Bot.* 75: 1286-1292.
- NIKLAS, K.J. (1989): Mechanical behavior of plant tissues as inferred from the theory of pressurized cellular solids. *Amer. J. Bot.* 76: 929-937.
- NIKLAS, K.J. (1992): *Plant Biomechanics An Engineering Approach to Plant Form and Function*. The Univ. Chicago Press, Chicago and London, 607 ff.
- NIKLAS, K.J. & T.D. O'ROURKE (1987): Flexural rigidity of chive and its response to water potential. *Amer. J. Bot.* 74: 1033-1044.
- NILSSON, S.B., HERTZ, S.H. & S. FALK (1958): on the relation between turgor pressure and tissue rigidity. II. Theoretical calculations on model systems. *Physiol. Plant.* 11: 818-837.
- PACINI, E. & B.E. JUNIPER (1983): The ultrastructure of the formation and development of the amoeboid tapetum in *Arum italicum* Miller. *Protoplasma* 117: 116-129.

- PALANDRI, M. (1967): Modificazioni ultrastrutturali presentate dai plastidi della spatula nel corso dell'inverdimento in *Spathiphyllum wallisii* Regel. *Caryologia* 20: 273-285.
- PÄTAU, K. (1943): Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.* 63: 152-168.
- PIJL, L. VAN DER (1937): Biological and physiological observations on the inflorescence of *Amorphophallus*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 34: 157-167.
- PLANT, D.D., & P.F. KIDWAI (1966): Structure of leaves and stomatal ontogeny in some Pandanales and Spathiflorae. *Senckenbergiana biol.* 47: 309-333.
- POHL, F. (1931): Anatomische und ökologische Untersuchungen am Blütenstande von *Philodendron sellowii* Schott, mit besonderer Berücksichtigung der Harzkanäle und der Beschaffenheit der Pollenkittstoffe. *Planta* 15: 506-529.
- PRIDGEON, A.M. & W.L. STERN (1983): Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 70: 1233-1243.
- PRIDGEON, A.M. & W.L. STERN (1985): Osmophores of *Scaphosepalum* (Orchidaceae). *Bot. Gaz.* 146: 115-123.
- PURKINJE, J.E. (1830): De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis. *Commentatio phytotomica*. Gruesonil, Vratislaviae.
- RASKIN, I. et al. (1987): Salicylic acid: A natural inducer of heat production in *Arum* lilies. *Science* 237 (4822): 1601-1602.
- RASKIN, I., SKUBATZ, H., TANG, W. & B.J.D. MEEUSE (1990): Salicylic acid levels in thermogenic and non-thermogenic plants. *Ann. Bot.* 66: 369-373.
- REIJNVAAN, C. (1924): *Amorphophallus titanum* Becc. *De Tropische Natuur* 13: 122-127.
- RENTSCHLER, I. (1971): Die Wasserbenetzbarkeit von Blattoberflächen und ihre submikroskopische Wachstumsstruktur. *Planta* 96: 119-135.
- RICHTER, S. (1929): Über den Öffnungsmechanismus der Antheren bei einigen Vertretern der Angiospermen. *Planta* 8: 154-184.
- RUDOLPHIJ, J.W. (1977): Measuring heat production of produce under normal and CA-storage conditions with an adiabatic calorimeter. *Lebensm. Wiss. u. Technol.* 10: 153-158.
- SAVCENKO, M.I., & E.N. MANJA (1970): Comparative anatomical studies on the spathe and the rachis in certain *Araceae*. *Bot. Z.* 55: 406-421. (Russ. m. engl. Zf.).
- SCHNEPF, E. (1965): Morphologie der Duftölausscheidung bei *Typhonium divaricatum* (Araceae). *Planta* 66: 374-376.
- SCHNEPF, E. (1969): Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. *Protoplasmatologia* 8 (8). Springer, Wien New York.
- SCHNEPF, E. & F.C. CZYGAN (1966): Feinbau und Carotinoide von Chromoplasten im Spadix-Appendix von *Typhonium* und *Arum*. *Z. Pflanzenphysiol.* 54: 345-355.
- SCHOSER, G. (1985): Die "Riesenblüte" einer Titanenwurz blüht im Frankfurter Palmengarten. *Der Palmengarten* 49 (2): 72.
- SCHOTT, H.W. (1832): *Araceae*. In: SCHOTT, H.W. & S.F.L. ENDLICHER: *Meletemata Botanica*: 16-22. Vindobonae - Typis Caroli Gerold.
- SCHOTT, H.W. (1855): Pflanzenskizzen. *Oesterr. Bot. Wochenbl.* 5: 17-20.
- SCHOTT, H.W. (1857): Aroideen-Skizzen. *Oesterr. Bot. Wochenbl.* 7: 389-390.

- SCHULTE, H. (1969): Der Infloreszenzkolben von *Arum maculatum*. Ein Beitrag zur Histologie. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 82: 643-650.
- SITTE, P. (1981): Role of lipid self-assembly in subcellular morphogenesis. In: Cytomorphogenesis in plants, 401-421, KIERMAYER, O. (ed.), Cell Biology Monographs 8: Springer, Wien New York.
- SITTE, P., FALK, H. & B. LIEDVOGEL (1980): Chromoplasts. In: CZYGAN, F.-C. (ed.) Pigments in plants, 2nd edn.: 117-148. Fischer, Stuttgart.
- SKUBATZ, H., MEEUSE, B.J.D. & A.J. BENDICH (1989): Oxidation of proline and glutamate by mitochondria of the inflorescence of voodoo lily (*Sauromatum guttatum*). Plant Physiol. 91: 530-535.
- SKUBATZ, H., NELSON, T.A., DONG, A.M., MEEUSE, B.J.D. & A.J. BENDICH (1990): Infrared thermography of *Arum* lily inflorescences. Planta 182: 432-436.
- SKUBATZ, H. et al. (1995): Pathway of excretion by the appendix of *Sauromatum guttatum*. Proc. Nat. Acad. Sci. 92: 10084-10088.
- SMITH: B.N. & B.J.D. MEEUSE (1966): Production of volatile amines and skatole at anthesis in some *Arum* lily species. Plant Physiol. 41: 343-347.
- SMITH, T.A. (1980): Plant Amines. In: BELL, E.A. & B.V. CARLWOOD (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology N.S., 8: Secondary plant products: 433-460. Springer, Berlin.
- SMITH, W.K. & T.M. MCCLEAN (1989): Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. American Journal of Botany 76: 465-469.
- SOLEREDER, H., & F.J. MEYER (1928): Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Heft 3 Principes - Synanthae - Spathiflorae. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- SPATZ, H-CHR., BOOMGAARDEN, CH. & TH. SPECK (1993): Contribution to the biomechanics of plants. III. Experimental and theoretical studies of local buckling. Botanical Acta 106: 254-264.
- SPATZ, H.CHR., SPECK, T. & D. VOGELLEHNER (1990): Contributions to the biomechanics of plants. II. Stability against local buckling in hollow plant stems. Botanica Acta 103: 123-130.
- SPECK, TH., SPATZ, H.CHR. & D. VOGELLEHNER (1990): Contributions to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind-forces. Botanica Acta 103: 111-122.
- STERN, W.L., CURRY, K.J. & A.M. PRIDGEON (1987): Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae). Am. J. Bot. 74: 1323-1331.
- STITT, M. & M. STEUP (1985): Starch and sucrose degradation. In: DOUCE, R. & D.A. DAY (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology, N.S.: 18: Higher plant cell respiration: 347-390. Springer, Berlin.
- STORK, N.E. (1980): Role of waxblooms in preventing attachment to brassicas by the mustard beetle, *Phaedon cochleariae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 28: 100-107.
- STOUT, A.B. (1937): Some observations on flower behaviour in *Amorphophallus titanum*. J. New York Bot. Gard. 38: 177-200.
- TANG, W. (1987): Heat production in Cycad cones. Bot. Gaz. 148: 165-174.
- THANIKAIMONI, G. (1969): Esquisse palynologique des Aracées. - Inst. Franc. Pondichéry, Trav. Sect. Sci. Tech. 5 (5): 1-31.
- THRELFALL, D.R. (1980) Polyisoprenoids. In: Bell, E.A., Carlwood, B.V. (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology, N.S., vol. 8: Secondary plant products: 288-308. Springer, Berlin.

- TIEGHEM, PH. VAN (1866): Recherches sur la structure des Aroidees. Ann. Sci. nat. Bot. 6 (5): 72-210.
- TIEGHEM, PH. VAN (1907): Remarques sur l'organisation florale et la structure de l'ovule des Aracées.- Ann. Sci. nat. Bot. 5 (9): 312-320.
- TREVISAN, L. (1980): Ultrastructural notes and considerations on *Ephedrepites*, *Eucommioidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of southern Tuscany (Italy). Pollen et Spores 22 (1): 85-132.
- TROLL, W. (1939): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin.
- TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- UEMURA, S., OHKAWARA, K., KUDO, G., WADA, N. & S. HIGASHI (1993): Heat-production and cross-pollination of the asian shunk cabbage *Symplocarpus renifolius* (Araceae). Amer. J. Bot. 80: 635-640.
- UHLARZ, H. (1986): Zum Problem des "blattlosen Sprosses": Morphologie und Anatomie der Infloreszenz von *Pinellia tripartita* (Blume) Schott (Araceae, Aroideae). Beitr. Biol. Pflanzen 61: 241-282.
- VAN CAMPO, M. & B. LUGARDON (1973): Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. Pollen et Spores 15 (2): 171-187.
- VAN HERK, A.W.K. (1937): Die chemischen Vorgänge im *Sauromatum*-Kolben. Rec. trav. bot. néerl. 34: 69-156.
- VAN RHEEDE TOT DRACKENSTEIN (1692): Hortus Malabaricus 2: 37, t.19.
- VEDDER, H.M. (1989): Nährstoffaufnahme, Nährstoffverteilung und Nährstoffbedarf bei Sauerkirschen. Diss. Univ. Bonn.
- VOGEL, S. (1962): Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz Abhandl. math.-nat. Kl.: 601-763.
- VOGEL, S. (1983) Ecophysiology of zoophilic pollination. In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B. & H. ZIEGLER (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology, N.S., 12C: Physiological plant ecology III: 559-624. Springer, Berlin.
- WAGNER, A. M. & K. KRAB (1995): The alternative respiration pathway in plants, role and regulation. Physiologia Plantarum 95: 318-325.
- WAHA, M. & M. HESSE (1988): Aperture types within *Sapranthus* and *Polyalthia* (Annonaceae). Pl. Syst. Evol. 161: 135-146.
- WAINWRIGHT, S.A., BIGGS, W.D., CURREY, J.D. & J.M. GOSLINE (1976): Mechanical design in organisms. Arnold, London.
- WALKER, D.B.; STERNBERG, L. & M. J. DE NIRO (1983): Direct respiration of lipids during heat production in the inflorescence of *Philodendron selloum*. Science 220: 419-421.
- WALKER, J.W. (1976): Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. In: I. K. FERGUSON & J. MULLER (Eds.) Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser. 1: 251-308.
- WALKER, J.W. & J.A. DOYLE (1975): The bases of angiosperm phylogeny: palynology. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 664-723.

- WALKER, J.W. & A.G. WALKER** (1981): Comparative pollen morphology of the Madagascan genera of *Myristicaceae* (*Maloutchia*, *Brochneura*, *Haematodendron*). Grana 20: 1-17.
- WALLICH, N.** (1930): Pl. As. rar. 1: 83, t. 99.
- WEIDNER, M., A. FRANZ & K. NAPP-ZINN** (1985): Plastid ultrastructure and photosynthesis in greening petaloid hypsophylls. Planta 163: 164-174.
- WIDJAJA, E.A.** (1982): Floral spirals in *Amorphophallus* spp. not conforming with Fibonacci numbers. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 79: 458-460.
- WILLIAMS, W.T. & D.A. BARBER** (1961): The functional significance of aerenchyma in plants. Symp. Soc. Exp. Biol. 15: 132-144.
- WINKLER, H.** (1931): Einige Bemerkungen über Mangrove-Pflanzen und den *Amorphophallus titanum* im Hamburger Botanischen Garten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 49: 87-102.
- WIT, H. C. D. de** (o. J.): Knaurs Pflanzenreich in Farben, Bd. 2, Höhere Pflanzen II.- Zürich.
- WODEHOUSE, R.P.** (1935): Pollen Grains. McGraw-Hill, New York.
- ZAVADA, M.S.** (1983): Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. Bot. Rev. 49: 331-379.

12 Anschriften der Autoren

Prof. Dr. W. Barthlott
Dr. M. Boecker
Dipl.-Biol. T. Borsch
Dr. W. Lobin
Dr. C. Neinhuis
M. Neumann
Dr. S. Porembski
Botanisches Institut und Botanischer Garten
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Meckenheimer Allee 170
D-53115 Bonn

Dr. H. Baumann
Institut für Obst- und Gemüsebau
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Auf dem Hügel 6
D-53121 Bonn

Prof. Dr. K. Brinkmann
Dipl.-Biol. M. Dücking
Dipl.-Biol. M. Henker
Botanisches Institut der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
Bonn
Kirschallee 1
D-53115 Bonn

Dr. B. Buchen
Prof. Dr. Z. Hejnowicz
Botanisches Institut der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
Bonn
Venusbergweg 22
D-53115 Bonn

W.L.A. Hetterscheid
Vaste Keurings Commissie
Linnaeuslaan
NL-1431 JV Aalsmeer

Dr. S. Ittenbach
Bungartstraße 12
D-53111 Bonn

Prof. Dr. M. Knoche
Martin-Luther-Universität Wittenberg
Institut für Acker- und Pflanzenbau
(Obst- und Gemüsebau)
D-06099 Halle/Saale

M. Koenen
Nachtigallenweg 66
D-53115 Bonn

Prof. Dr. H. W. Kohlenbach
Feldbergstr. 46
D-60323 Frankfurt

Prof. Dr. K. Napp-Zinn †
Dr. R. Scheferhoff
Botanisches Institut
Gyrhofstr. 15
D-50931 Köln

Prof. Dr. G. Noga
Institut für Obst- und Gemüsebau
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Auf dem Hügel 6
D-53121 Bonn

Dr. M. Wolter
Friedrichstr. 18
D-97082 Würzburg

1988

64. EIVIRA GROSS, Bromelienstudien. IV. Zur Morphologie der Bromeliaceen-Samen unter Berücksichtigung systematisch-taxonomischer Aspekte. 215 Seiten mit 30 Tafeln und 7 Tabellen, DM 78,-
65. WERNER RAUH unter Mitarbeit von EIVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (20. Mitteilung). 75 Seiten mit 45 Abb. in 85 Teilbildern, DM 32,-
66. WERNER RAUH unter Mitarbeit von EIVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (Register zu 1. bis 20. Mitteilung). 19 Seiten, DM 10,80.

1989

67. JAN MÜLLER (†), MAJA SCHÜLLER, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 60, 98, 98ter, 111, 120, 182, 182 bis, 183, 189, Addenda. 225 Seiten mit 124 Tafeln, DM 84,-
68. FOCKO WEBERLING und UDO HERKOMMER, Untersuchungen zur Infloreszenzmorphologie der Thymelaeaceen. 124 Seiten mit 62 Abb., DM 48,-
69. KLAUS NAPP-ZINN, ZHANG XIN-YING und KURT HANGST, Beiträge zur systematischen Anatomie der Asteraceae-Anthemideae: Anthemideen aus der Volksrepublik China. 48 Seiten mit 8 Abb. und 4 Tab., DM 26,-
70. IRMGARD JÄGER-ZURN, Zur Kenntnis von *Crassula Pageae* Tölken (Syn. *Pagella Archeri* Schönl.) 72 Seiten mit 28 Abb. in 176 Teilbildern, DM 30,-
71. HANS-JÜRGEN STECK und FOCKO WEBERLING, Infloreszenzuntersuchungen an Apocynaceae. 62 Seiten mit 19 Abb., DM 28,60
72. HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 1 bis 16, Pteridophyta, Generalindex. 103 Seiten mit 49 Tafeln, DM 46,-

1990

73. STEFAN VOGEL, Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Dritte Folge. Momordica, Thladiantha und die Ctenoplectridae. 186 Seiten mit 42 Abb. und 10 Tab., DM 64,-
74. HERMANN LÖRCHER, Achsenverdickung und Sproßanatomie bei Valerianaceae. 121 Seiten mit 45 Abb. und 6 Tab., DM 48,-
75. WERNER RAUH und EIVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (21. Mitteilung). 48 Seiten mit 23 Abb. in 45 Teilbildern, DM 26,-
76. HENNING KUNZE, Morphology and Evolution of the Corona in Asclepiadaceae and Related Families. 51 Seiten mit 22 Abb. in 165 Teilbildern, DM 30,-

1991

77. ALBRECHT ZIBURSKI, Dissemination, Keimung und Etablierung einiger Baumarten der Überschwemmungswälder Amazoniens. 96 Seiten, DM 44,-
78. HERBERT STRAKA, Palynologia Madagassica et Mascarenica, 2ème partie – Teil 2, Échantillons de surface – Oberflächenproben. 43 Seiten, DM 26,-
79. WERNER RAUH und EIVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (22. Mitteilung). 31 Seiten mit 16 Abb. in 30 Teilbildern, DM 19,80

1992

80. IRMGARD JÄGER-ZURN, Morphologie der Podostemaceae II. *Indolisticha Ramosissima* (Wight) Van Royen (*Trisichoideae*). 48 Seiten mit 26 Abb. in 161 Teilbildern, DM 26,-
81. EBERHARD FISCHER, Systematik der afrikanischen Linderniaceae (*Scrophulariaceae*). 365 Seiten mit 161 Abb., DM 98,-
82. TERESA AMALIA KRAUS, Untersuchungen zur Infloreszenz-Morphologie der Leguminosae-Mimosoideae. 64 Seiten mit 22 Abb. in 95 Teilbildern, DM 32,-

1993

83. GÜNTER GERLACH und RAINER SCHILI, Die Gattung *Coryanthes* Hook. (*Orchidaceae*). Eine monographische Bearbeitung unter besonderer Berücksichtigung der Blütenduftstoffe. 205 Seiten mit 120 Abb. in 208 Teilbildern, DM 78,-
84. MARA TISSOT und FOCKO WEBERLING, Infloreszenzuntersuchungen an Leguminosae-Caesalpinioideae. 59 Seiten mit 17 Abb. in 58 Teilbildern, DM 29,-
85. WERNER RAUH, Neue Asclepiadaceen aus Madagaskar. 41 Seiten mit 26 Abb. in 69 Teilbildern, DM 28,-
86. NADJA BILDINGER und WILHELM BARTHOLOTT, Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten. I. Monocotyledoneae. 122 Seiten mit 16 Abb. in 80 Teilbildern, DM 48,-
87. BARBARA BURR und WILHELM BARTHOLOTT, Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten II. Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae, Rosidae. 193 Seiten mit 16 Abb. in 92 Teilbildern, DM 78,-

1994

88. FRIEDRICH DITSCH und WILHELM BARTHOLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Dilleniales, Lecythidales, Malvales und Theales. 74 Seiten mit 56 Abb., DM 38,-
89. INGEBOURG THEISEN und WILHELM BARTHOLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Gentianales, Rubiales, Dipsacales und Calycerales. 62 Seiten mit 42 Abb., DM 34,-
90. SABINE HENNIG, WILHELM BARTHOLOTT, IRIS MIUSEL und INGEBOURG THEISEN, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Magnoliidae, Ranunculidae und Hamamelididae. 60 Seiten mit 32 Abb., DM 34,-

1995

91. JASON R. GRANT, Bromeliensstudien. The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus. 57 Seiten mit 10 Abb. und 1 Karte, DM 34,-
92. IRMGARD JÄGER-ZÜRN, Morphologie der Podostemaceae III. *Dalzellia Ceylanica* (Gard.) Wight (Tristichaceae). 77 Seiten mit 38 Abb. in 142 Teilbildern. DM 42,-
93. BARBARA BURR, DOROTHEE ROSEN und WILHELM BARTHOLOTT, Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten III. Dilleniidae und Asteridae s. l. 185 Seiten mit 17 Abb. in 98 Teilbildern, DM 78,-

1996

94. WERNER RAUH und KLAUS VON BISMARCK, Bromeliensstudien. Über präkolumbische Darstellungen von Bromelien in Peru. 46 Seiten mit 35 Abbildungen in 50 Teilbildern, DM 32,-

1997

95. EIMIRA GROSS, Bromeliensstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern. (23. Mitteilung). 41 Seiten mit 15 Abbildungen in 32 Teilbildern, DM 29,-
96. HILTRUD WILHELM und WILHELM BARTHOLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Gymnospermen. 49 Seiten mit 25 Abbildungen. DM 32,-
97. FRIEDRICH DITSCH und WILHELM BARTHOLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und das System der Dilleniidae und Rosidae. 248 Seiten mit 54 Abbildungen, DM 88,-
98. PETER LASSNIG, Verzweigungsmuster und Rankenbau der Cucurbitaceae. 156 Seiten mit 65 Abbildungen, DM 56,-

1998

99. WILHELM BARTHOLOTT und WOLFRAM LOBIN (Hrsg.), *Amorphophallus titanum*. 226 Seiten mit 105 Abbildungen und 12 Tabellen, DM 84,-