

Systematische Holzanatomie einiger Rubiaceen

Von

JIFKE KOEK-NOORMAN

Instituut voor Systematische Plantkunde, Rijksuniversiteit Utrecht

(Vorgetragen in Strasbourg am 9. März 1977. Sektion Morphologie)

Comparative wood anatomy in the Rubiaceae

The anatomy of the secondary xylem of the Rubiaceae confirms the relationship between genera and tribes as delimited and arranged by recent authors (BREMELAMP, VERDCOURT). Two character complexes can be distinguished, the distribution of which is in accordance with the classification of the genera and tribes and to a certain degree of subfamilies as well. Exceptions to this rule occur, but mostly in genera of an uncertain taxonomic position. *Henriquezia* is an example. *Cinchona*, by some taxonomists considered to be congeneric with *Ladenbergia*, differs in its wood anatomy from that genus and from the other Cinchoneae. *Rubia fruticosa* and other woody members of the chiefly herbaceous tribe Rubieae deviate so strongly in their xylem structure from the other Rubiaceae that an excentric position in the family is suggested.

In der sehr großen Familie der Rubiaceae kommt, neben einer Anzahl von Merkmalen, die allen Vertretern gemeinsam sind, und die sie von anderen Pflanzenfamilien unterscheiden, eine Reihe von unterschiedlichen Merkmalen vor, deren Kenntnis und Verbreitung über die Familie zugenommen hat. Dieses hat eine wichtige Rolle gespielt bei den Klassifizierungen, die von BREMELAMP (1966) und VERDCOURT (1958) vorgeschlagen wurden.

Ihre Anschauungen sind teils verschieden, teils stimmen sie überein und weichen ab von älteren Einteilungen. So ist die Teilung der Familie in zwei Hauptgruppen, wie sie von SCHUMANN in ENGLER und PRANTLS „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ (1897) vertreten wird, gegenüberzustellen den Klassifizierungen von VERDCOURT und BREMELAMP, die drei und acht Unterfamilien aufstellen, wobei Triben und Genera einander gegenüber beträchtlich verschoben sind (vgl. Zusammenstellung bei KOEK-NOORMAN 1969b).

Wenn wir nun die Struktur des sekundären Xylems der holzigen Rubiaceae betrachten, dann zeigt es sich, daß in großen Zügen die neueren Ansichten über die Klassifizierung bestätigt werden. Obwohl die Familie holzanatomisch ziemlich gleichartig ist, kann man zwei Merkmalkomplexe unterscheiden:

Einerseits die Kombination von Fasertracheiden, vorwiegend apotrachealem Parenchym (spärlich diffus bis kurzgebändert), von vereinzelt liegenden oder in kurzen Reihen angeordneten Gefäßen und schmalen Strahlen mit langen einreihigen Randzonen (Abb. 1, 2, 3, 4).

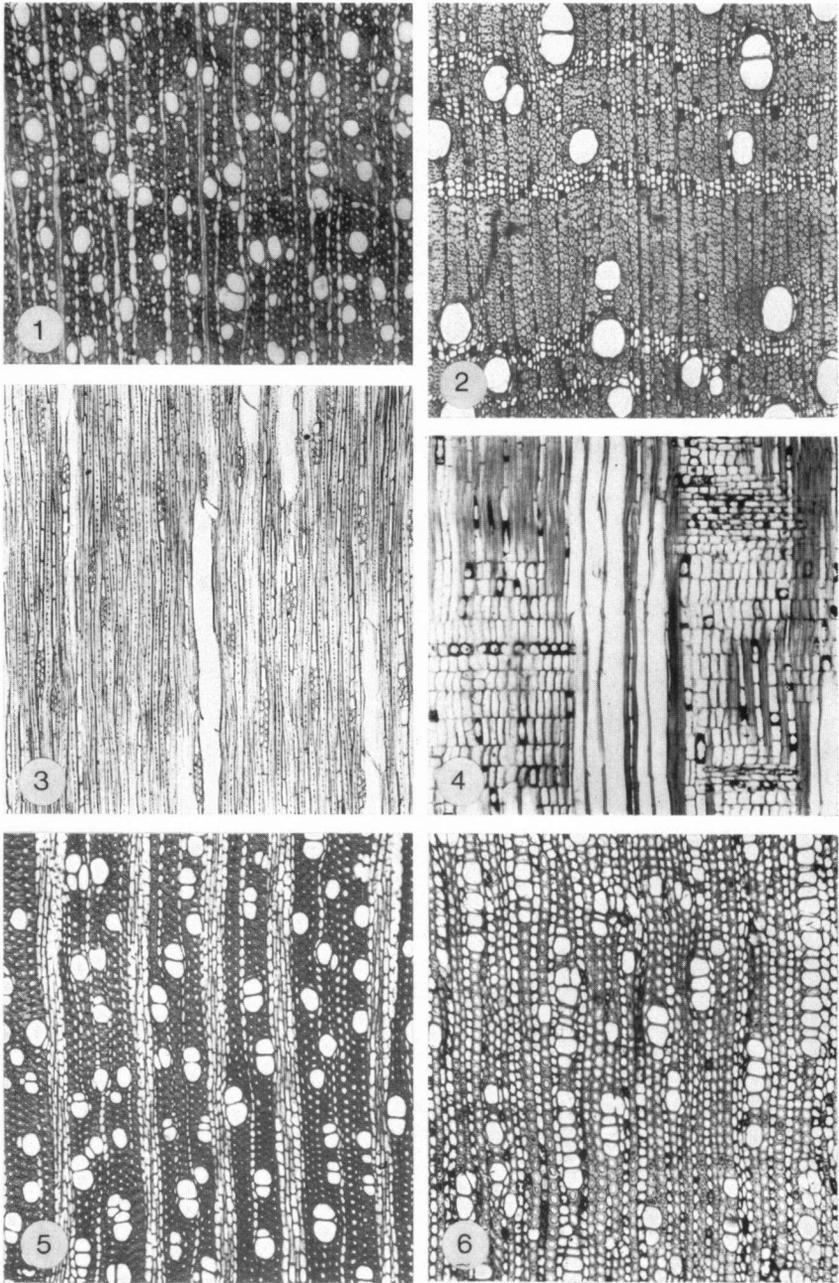


Abb. 1. *Rondeletia arborescens* Griseb. (Uw 14856). Querschnitt, $\times 50$. • Abb. 2. *Duroia sprucei* Rusby (Uw 243). Querschnitt, $\times 50$. • Abb. 3. *Isertia longifolia* K. Schum. (Uw 9042). Tangentialschnitt, $\times 50$. • Abb. 4. *Amajoua guianensis* Aubl. (Uw 2970). Radialschnitt, $\times 125$. • Abb. 5. *Coussarea surinamensis* Brem. (Uw 280). Querschnitt, $\times 50$. • Abb. 6. *Mapouria opaca* Brem. (Uw 1962). Querschnitt, $\times 50$.

Andererseits finden wir bei den Rubiaceen einen Merkmalkomplex, gekennzeichnet durch Libriformfasern, Abwesenheit von Parenchym oder spärlich vorhandenes paratracheales Parenchym, breitere Strahlen mit relativ mehr aufrechten und quadratischen Zellen, und in längeren radialen Reihen angeordnete Gefäße (Abb. 5, 6, 7, 8).

Obgleich nicht bei allen untersuchten Arten diese Merkmale vorhanden sind, könnten doch die meisten der untersuchten Rubiaceenhölzer in die eine oder die andere Gruppe eingeordnet werden.

Tabelle 1

Vorkommen von Fasertracheiden und Libriformfasern in den untersuchten Gattungen der Rubiaceae. Unterfamilien und Triben sind gemäß der Übersicht über die Familie von BREMEKAMP (1966) aufgeführt. Weitere detaillierte Informationen über das untersuchte Material sind am Schluß der Arbeiten KOEK-NOORMAN (1969b, 1970, 1972, 1974, 1976) aufgeführt

		Zahl der untersuchten Gattungen mit	
		Fasertracheiden	Libriformfasern
Cinchonoideae	Cinchoneae	5	12
	Naucleae (einschließlich Mitragyneae)	± 6	
	Condamineae	3	5
	Rondeletieae	5	3
	Mussaendeae	± 5	
Urophyllloideae	Urophylleae	± 4	
	Simireae		1
Gleasonioideae	Gleasonieae	1	
Guettardoideae	Guettardeae		± 2
Ixoroideae	Coptosapelteae (<i>Coptosapelta</i> , <i>Corynanthe</i> , <i>Crossopteryx</i> , <i>Hymenodictyon</i>)	4	
	Acranthereae		1
	Gardenieae	± 16	(1)
	Ixoreae	± 7	
	Vanguerieae	± 4	
	Retiniphyllae	1	
Rubioidae	Hediotydeae (<i>Mycetia</i> , <i>Myrioneuron</i>)	1	
	Schradereae	1	
	Hamelieae		1
	Spermacoaceae	3	
	Anthospermeae	3	1
	Rubieae	4	
	Psychotrieae		± 9
	Gaertnereae	2	
	Coussarceae		2
	Morindeae		1
Craterispermeae		2	
Hillioideae	Hillieae		1

Innerhalb einer Gattung kommt entweder der eine oder der andere Typus vor. Dies trifft auch für viele Triben zu, wie diese umgrenzt werden nach BREMEKAMP oder VERDCOURT, und es gilt sogar mehr oder weniger für einige Unterfamilien. So findet sich z. B. unter den holzigen Rubioideae überwiegend der Typus mit Librifasern, innerhalb der Ixoroideae sensu BREMEKAMP ausschließlich der Typus mit Fasertracheiden. In Tabelle 1 ist eine Übersicht über die bis jetzt bekannte Verbreitung der beiden Typen innerhalb der Rubiaceen dargestellt.

Bei einigen Triben ist es aber schwieriger, das Xylem dem einen oder dem anderen Typus zuzuordnen. So kommen zum Beispiel bei den Cinchoneen beide Typen vor. Dieser Tribus umfaßt etwa 30 Genera, von denen 15 untersucht wurden. Von diesen besitzen fünf, darunter *Ladenbergia* und *Remijia*, Fasertracheiden, kombiniert mit den anderen oben genannten Merkmalen.

Diese zwei Genera werden für eng verwandt mit *Cinchona* gehalten, von einigen sogar damit kombiniert. Man würde also auch in *Cinchona* Fasertracheiden erwarten. In der spärlichen Literatur über die Holzstruktur von *Cinchona*-Arten finden wir in der Tat Fasertracheiden erwähnt. Die Untersuchung von den in Utrecht vorhandenen Holzmustern von *Cinchona* zeigte aber, daß in keinem der fünf repräsentierten Arten die Rede ist von deutlichen Fasertracheiden (KOEK-NOORMAN 1974). In allen Proben kommen gekammerte neben ungeteilten Fasern vor. Die Tüpfel zeigen kleine undeutliche Höfe, so daß die Fasern intermediär genannt werden können zwischen typischen Fasertracheiden und Librifasern, wie diese andererseits in den Rubiaceae angetroffen werden. Diese intermediäre Stellung trifft auch zu für andere Merkmale von *Cinchona*, wie Computer-Analysen der Holzstruktur der Vertreter der Cinchoneae bestätigen (KOEK-NOORMAN 1974).

Diese Befunde sind ein guter Grund für Taxonomen, um die Beziehungen zwischen *Cinchona* und den übrigen Cinchoneae noch einmal zu betrachten.

Ein anderes Beispiel einer Gattung mit abweichender Holzstruktur ist *Henriquezia*. BREMEKAMP (1957) begründete eine neue Familie, die Henriqueziaceae, in der Nähe der Tubiflorae, in denen er die zwei Genera *Henriquezia* und *Platycarpum* stellte. BREMEKAMP (1952) war zunächst der Meinung, daß auch *Gleasonia*, eine andere Gattung der Rubiaceen, genügend mit diesen beiden übereinstimmte, um sie ebenfalls zu den Henriqueziaceen rechnen zu können. Aber schließlich fand BREMEKAMP die Ähnlichkeit zu oberflächlich und behielt daher *Gleasonia* aufgrund einer großen Anzahl taxonomischer Merkmale innerhalb der Rubiaceae, wenn auch isoliert in einer eigenen Unterfamilie.

Unter Berücksichtigung der holzanatomischen Befunde kann eine ähnliche Argumentation befolgt werden. Betrachten wir, in welcher Hinsicht das Holz von *Henriquezia* abweicht von den Rubiaceen, dann finden wir, daß die Gefäße größer sind als bei den meisten Rubiaceen und umgeben von paratrachealem, aliformen bis manchmal confluentem Parenchym (Abb. 9). Nach unseren Beobachtungen kommt eine derartige Verbreitung des Längsparenchyms innerhalb der Rubiaceen überhaupt nicht vor. Die Strahlen sind ausschließlich einreihig, mit einem stark heterozellulären Aufbau: abwechselnd Reihen von liegenden und aufrechten Zellen (Abb. 10). Innerhalb der Rubiaceen kommen andere Holzarten mit ausschließlich einreihigen Strahlen vor, welche dann aber in einer ganz anderen Weise aufgebaut sind wie Abbildung 4 zeigt. Die Holzstruktur der zwei untersuchten Arten von *Platycarpum* (*P. orinocense* und *P. surinamense*) weicht kaum von derjenigen bei *Henriquezia* ab; *Henriquezia*

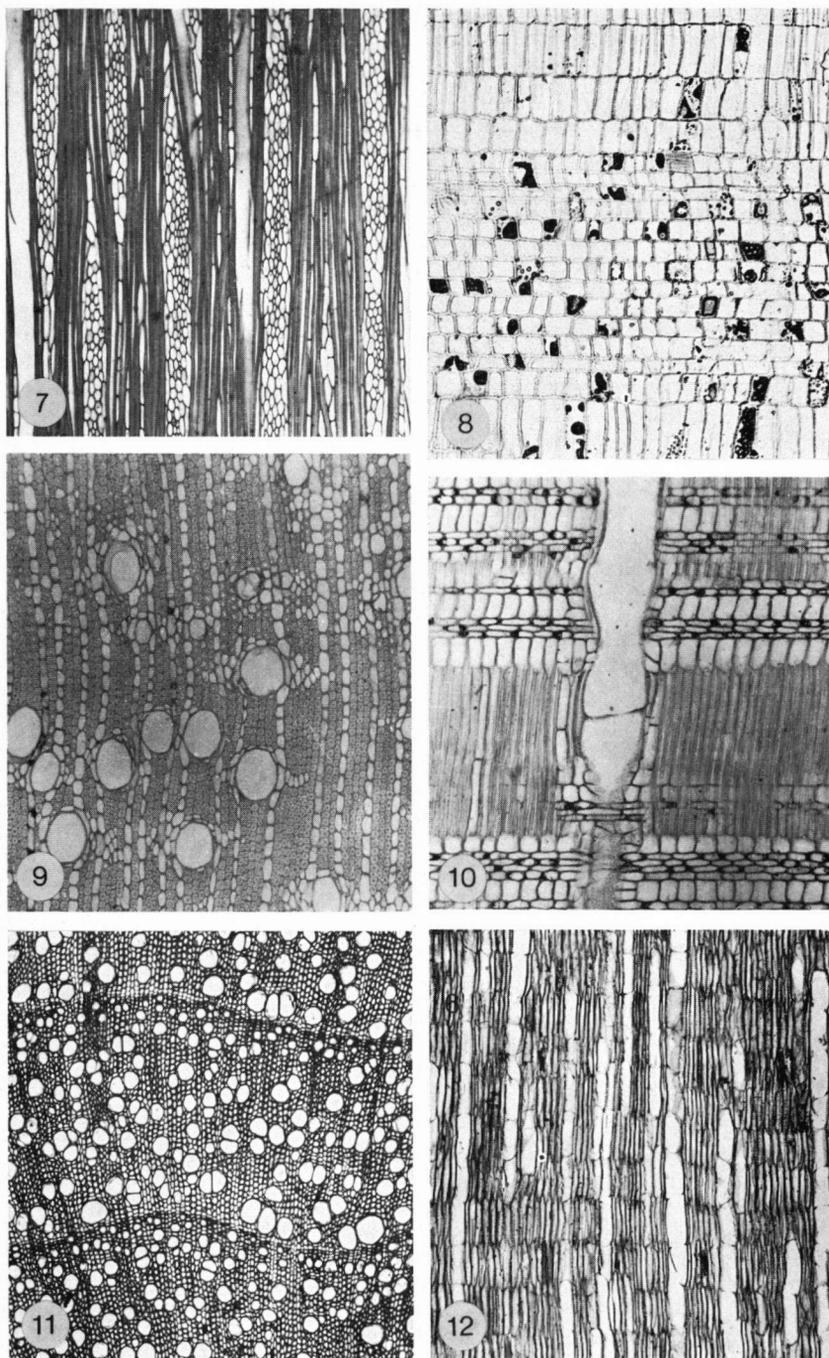


Abb. 7. *Coussarea surinamensis* Brem. (Uw 280). Tangentialschnitt, $\times 50$. • Abb. 8. *Mapouria fockeana* (Miq.) Brem. (Uw 3823). Radialschnitt, $\times 125$. • Abb. 9. *Henriquezia jenmani* K. Schum. (Uw 1082). Querschnitt, $\times 50$. • Abb. 10. *Henriquezia jenmani* K. Schum. (Uw 1082). Radialschnitt, $\times 50$. • Abb. 11. *Rubia fruticosa* Ait. (Uw 20252). Querschnitt, $\times 50$. • Abb. 12. *Rubia fruticosa* Ait. (Uw 20252). Radialschnitt, $\times 50$.

und *Platycarpum* sind daher ohne Zweifel eng verwandt und unterscheiden sich bedeutend von den übrigen Rubiaceen.

Die Gattung *Gleasonia* gleicht auf den ersten Blick den beiden anderen, die einreihigen Strahlen aber ähneln in ihrer Struktur mehr den einreihigen Strahlen, wie sie meistens bei den Rubiaceen vorkommen und die Gefäße werden nur sporadisch begleitet von paratrachealen Parenchymsträngen (KOEK-NOORMAN 1974). Also wird die Meinung BREMEKAMPS, daß *Gleasonia* doch in die Rubiaceen gestellt werden sollte, *Henriquezia* und *Platycarpum* dagegen nicht, durch die holzanatomischen Befunde unterstützt. Deshalb ist die Erhaltung der beiden letztgenannten Genera in der Familie Rubiaceae (z. B. STEYERMARK 1974) nicht richtig.

Was nun die Frage angeht, ob die Henriqueziaceen tatsächlich zu den Tubiflorae zu stellen sind oder nicht, so muß die Antwort offen bleiben. Literaturangaben geben keine Hinweise über Taxa innerhalb der Tubiflorae mit einer ähnlichen übereinstimmenden Xylemstruktur. Die Xylemmerkmale, wodurch *Henriquezia* und *Platycarpum* gekennzeichnet werden, kommen wohl hier und da bei den Contortae vor, aber nicht in denselben Kombinationen.

Ein drittes Beispiel eines Taxons mit abweichender Holzstruktur ist *Rubia*. Die meisten Rubieae sind Kräuter, bei denen aber oft an der Basis der Stengel einiges sekundäres Xylem gebildet wird. Das größte Holzmuster, worüber wir verfügen, ist ein Blöckchen von *Rubia fruticosa*, mit einem Durchmesser von 2,5 cm (Abb. 11).

Die Unterschiede in der Holzstruktur im Vergleich mit anderen holzigen und strauchartigen Rubiaceen sind sehr deutlich: besonders auffällig ist das Fehlen von Strahlen. Das einzige parenchymatische Gewebe im sekundären Xylem ist das axiale Parenchym (Abb. 12). Ein weiterer Unterschied sind die sehr kurzen Gefäßglieder, Parenchymstränge und Fasern (Mittelwerte 295 μm , 270 μm , 400 μm).

Das ist an sich schon eindrucksvoll. Dazu kommt dann noch ein dritter Unterschied: Wenn man bei einer willkürlichen holzigen Pflanze die Länge der axialen Elemente mißt vom primären Xylem nach außen, dann sieht man am Übergang vom primären zum sekundären Xylem eine starke Verkürzung der Gefäße und Fasern, und nachher eine langsamere aber unbestreitbare Verlängerung. Dieses Phänomen ist von vielen Forschern bei ganz verschiedenen Taxa nachgewiesen worden, und man darf wohl annehmen, daß dieses das normale Verhalten ist bei holzigen Dicotylen. Das gilt auch für Rubiaceen, wie Abbildung 13 zeigt bei *Diodia brasiliensis*, einem kleinen Strauch der überwiegend krautigen Spermaceen.

Bei *Rubia fruticosa* aber kommt ein Längerwerden der axialen Elemente nach der Rinde zu kaum vor, auch die plötzliche Verkürzung wird nicht gefunden.

Es würde zu weit führen, hier die in der Literatur geführten Diskussionen über die Ursachen einer so flachen Kurve und über das Fehlen eines solchen Knicks aufzugreifen. Derartige Befunde sind übrigens auch bei anderen Familien gelegentlich festgestellt worden (vgl. z. B. KOEK-NOORMAN 1976). Eine so abweichende Holzstruktur, deren Ursache in einer abweichenden Kambiumaktivität gesucht werden muß, darf nicht übersehen werden, wenn man sich Gedanken über die Stellung von *Rubia* innerhalb der Familie macht. Der Tribus sollte auf jeden Fall eine marginale Position erhalten.

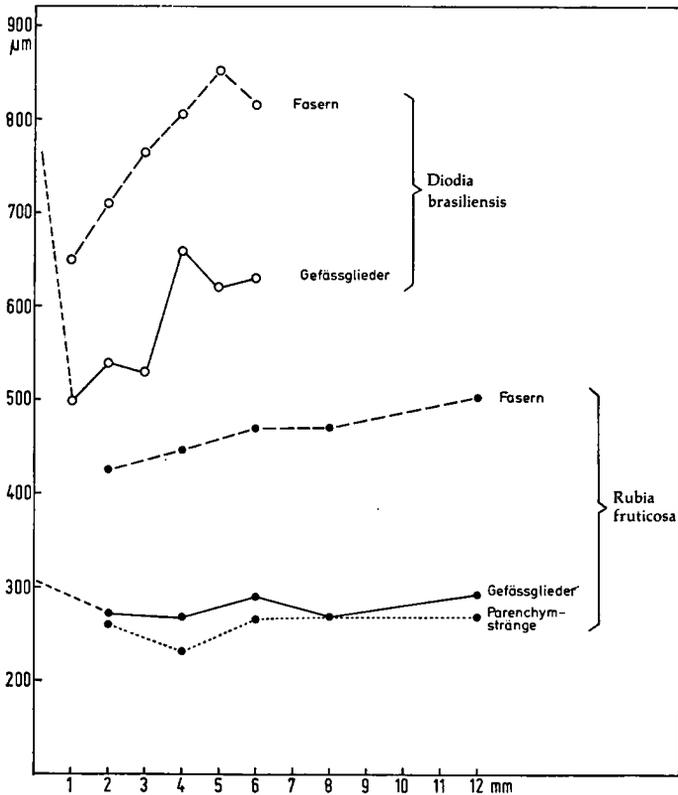


Abb. 13. Länge der axialen Elemente von *Diodia brasiliensis* und *Rubia fruticosa* in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen, wofür der Abstand (in mm) vom Mark zur Peripherie ein Maß ist. Die Längen sind Mittelwerte von mindestens 15 Messungen, ausgenommen diejenigen der Gefäßglieder im primären Xylem, welche auf zehn Messungen beruhen (nach J. KOEK-NOORMAN 1976).

Allerdings bilden die Merkmale des sekundären Holzes nur einen Teil der Merkmale, die den Taxonomen zur Verfügung stehen. Die anatomischen Befunde der Gattungen *Cinchona*, *Henriquezia* und *Rubia* illustrieren, daß die Holzanatomie einen wichtigen Beitrag liefern kann bei Fragen der systematischen Einteilung.

Zusammenfassung

Im allgemeinen sind zwei Merkmalkomplexe charakteristisch im Holz der Rubiaceen, wobei eine gute Übereinstimmung zutrifft mit Genera, Triben und sogar Unterfamilien, wie diese nach Ansichten neuerer Autoren (BREMEKAMP, VERDCOURT) aufgrund morphologischer Merkmale umgrenzt werden. Bei Ausnahmen handelt es sich fast immer um Gattungen, deren systematische Stellung unklar ist, wie z. B. *Henriquezia*. Auch *Cinchona*, von vielen Autoren als gattungsgleich mit *Ladenbergia* betrachtet, unterscheidet sich nach holzanatomischen Merkmalen von dieser Gattung und nimmt aus diesen Gründen eine Sonderstellung innerhalb der Tribus Cinchoneae ein.

Rubia fruticosa sowie andere holzige Vertreter der vorwiegend krautigen Rubieae zeigen eine Struktur des Xylems, die so verschieden ist von denen der anderen Vertreter der Rubiaceen, daß eine Sonderstellung dieser Gruppe innerhalb der Familie vorgeschlagen wird.

Für ihre Bereitwilligkeit, die Korrektur der deutschen Fassung zu versorgen, möchte ich an dieser Stelle Herrn P. R. H. NOORMAN herzlich danken, besonders bin ich auch Herrn Dr. H. R. HÖSTER (Technische Universität Hannover) in dieser Hinsicht sowie für seine sorgfältige Beratung sehr großen Dank schuldig. Frau Dr. A. M. W. MENNEGA sei für die endgültige Fertigstellung des Manuskripts herzlichst gedankt. Bei der Fertigstellung der Abbildungen haben die Herren A. KUIPER und W. SCHEEPMAKER mir wertvolle Hilfe geleistet.

Literatur

- BREMEKAMP, C. E. B., 1952: The African species of *Oldenlandia* L. sensu Hiern. and K. Schum. Verh. Kon. Nederl. Acad. Wetensch., Sect. 2, 48, 4.
- , 1957: On the position of *Platycarpum* Humb. and Bonpl., *Henriquezia* Spruce ex Bth. and *Gleasonia* Standl. Acta Bot. Neerl. 6, 351—377.
- , 1966: Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the Rubiaceae. Acta Bot. Neerl. 15, 1—33.
- KOEK-NOORMAN, J., 1969a: A contribution to the wood anatomy of South American (chiefly Suriname) Rubiaceen. I. Acta Bot. Neerl. 18, 108—123.
- , 1969b: A contribution to the wood anatomy of South American (chiefly Suriname) Rubiaceen. II. Acta Bot. Neerl. 18, 377—395.
- , 1970: A contribution to the wood anatomy of the Cinchoneae, Coptosapelteae, and Naucleae (Rubiaceae). Acta Bot. Neerl. 19, 154—164.
- , 1972: The wood anatomy of Gardenieae, Ixoreae and Mussaendeae (Rubiaceae). Acta Bot. Neerl. 21, 301—320.
- , 1976: Juvenile characters in the wood of certain Rubiaceae with special reference to *Rubia fruticosa*. IAWA-Bull. 1976/3, 38—42.
- , and P. HOGEWEG, 1974: The wood anatomy of Vanguerieae, Cinchoneae, Condamineae, and Rondeletieae (Rubiaceae). Acta Bot. Neerl. 23, 627—653.
- SCHUMANN, K., 1897: In: A. ENGLER und K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien IV (4). Leipzig.
- STEYERMARK, J. A., 1974: Flora de Venezuela IX, 1, 17—18.
- VERDCOURT, PH. D., 1958: Remarks on the classification of the Rubiaceae. Bull. J. Bot. Brux. 28, 209—290.

Frau Dr. JIFKE KOEK-NOORMAN
 Instituut voor systematische plantkunde
 Heidelberglaan 2
 Utrecht 2506 (Nederland)