

## Ektodesmenstudien. V. Mitteilung: Über das Vorkommen ektodesmenartiger Strukturen in Innenwänden<sup>1</sup>

W. FRANKE

Institut für Landwirtschaftliche Botanik, Universität Bonn, Deutschland Bundesrepublik

Accepted 8 September 1969

### Zusammenfassung

In Innenwänden epidermaler und subepidermaler Zellen werden ektodesmenartige Strukturen dargestellt. Ihr Unterschied zu den Plasmodesmen und ihre Ähnlichkeit mit den Ektodesmen werden diskutiert unter Berücksichtigung der Nachweismethode, der Lokalisation, der Gestalt und Funktion.

### Einleitung

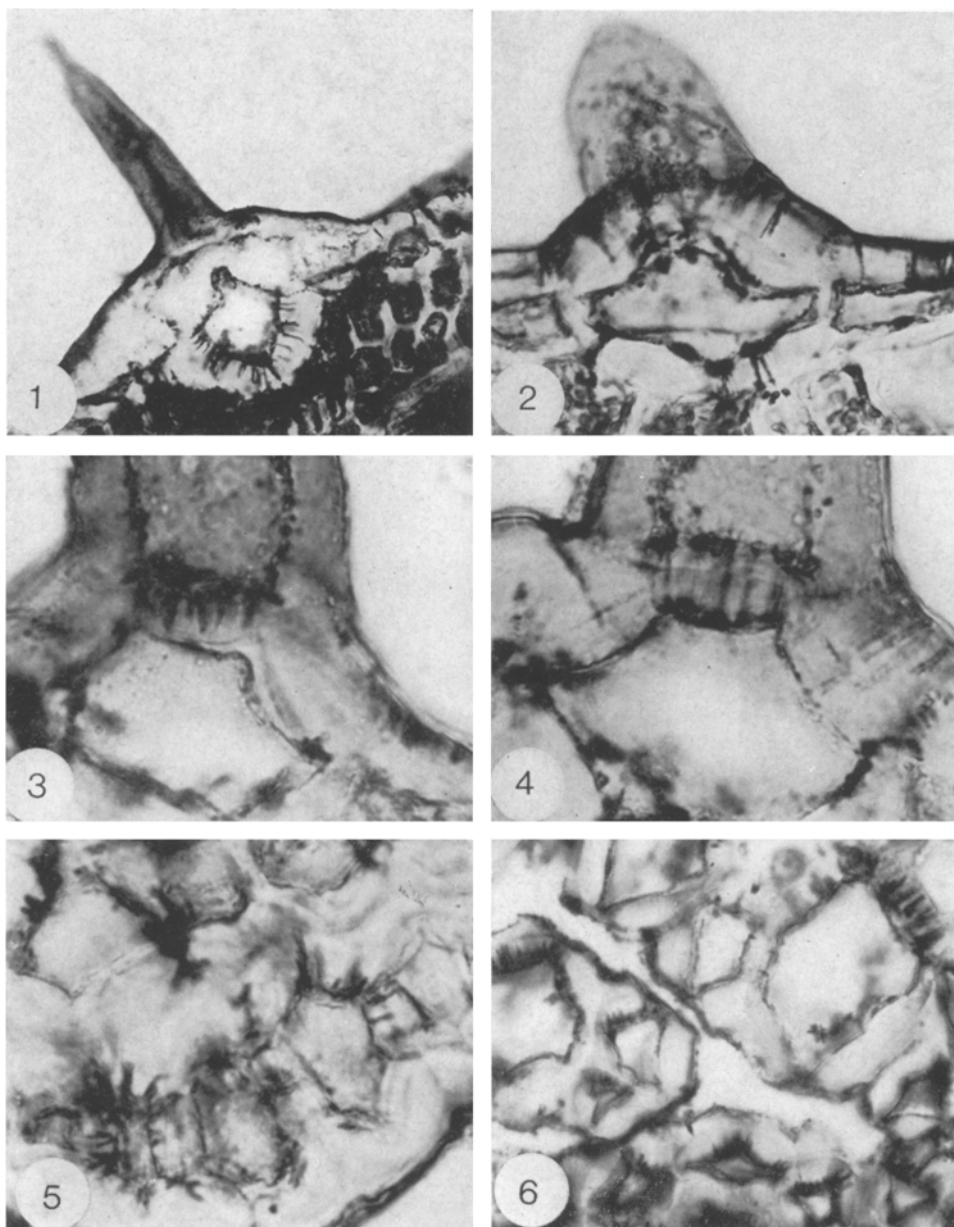
In seiner Veröffentlichung über "plasmodesmenartige Strukturen in Epidermisaussenwänden" hat Schumacher (1942) jene Gebilde beschrieben, die er anfangs Aussenwandplasmodesmen, später (Schumacher und Lambertz, 1956), Ektodesmen nannte. In beiden Bezeichnungen kommt als Eigenschaft dieser Ektodesmen ihre Lokalisation in den Epidermisaussenwänden zum Ausdruck. Sie unterscheiden sich dadurch von den Plasmodesmen, die als Plasmastränge benachbarte Protoplasten durch die Innenwände hindurch verbinden. Von diesen weichen die Ektodesmen weiterhin darin ab, dass mit spezifischen Nachweisverfahren, in erster Linie mit der Sublimatmethode (Schumacher, 1942; Lambertz, 1954; Schnepf, 1959), nur Ektodesmen, nicht aber Plasmodesmen sichtbar gemacht werden können, die ihrerseits besonderer Nachweismethoden bedürfen.

Das Kriterium der Lokalisation der Ektodesmen in Aussenwänden besitzt jedoch keine strenge Gültigkeit. Denn schon Schumacher (1942) konnte mit der Sublimatmethode auch in Innenwänden, die an einen Interzellularraum grenzen, ähnliche Strukturen wahrnehmen. Der Methode und der morphologischen Erscheinung nach handelte es sich dabei um Ektodesmen, da ja die Interzellularenwand wie die Epidermisaussenwand an einen luftgefüllten Raum grenzt und die Strukturen nicht mit dem Plasma einer benachbarten Zelle kommunizieren. Solche gegen Interzellularen gerichtete Ektodesmen wurden inzwischen bestätigt (Lambertz, 1954; Franke, 1965).

Weit verwirrender, wenn auch gar nicht so selten, sind freilich Fälle, in denen mit der Sublimatmethode ektodesmenartige Strukturen auch in Innenwänden zwischen zwei benachbarten Protoplasten dargestellt wurden (z.B. Schumacher, 1942, Abb. 7). Konsequenterweise könnten sie "Innenwandektodesmen" genannt werden, doch sollte dieser in sich widersprüchliche Terminus schon aus sprachlichen Gründen vermieden werden. Diese Innenwandstrukturen dürfen den Plasmodesmen nicht gleichgesetzt werden. Denn zwischen Plasmodesmen und Ektodesmen bestehen über die

<sup>1</sup> Frau Professor Dr. L. C. P. Kerling in Hochachtung gewidmet.

abweichende Lokalisation und über die divergierenden Nachweismethoden hinaus grundsätzliche Unterschiede. Elektronenmikroskopische Untersuchungen haben ergeben, dass Plasmodesmen von Plasmalemma umkleidete, die Zellwand durchdringende Plasmafäden sind, die neben Cytoplasma oft Teile des endoplasmatischen Reticulums enthalten. Ektodesmen dagegen haben bisher solche Struktureigenschaften nicht



erkennen lassen, sondern erscheinen als Bündel feiner interfibrillärer Fäden, die am Lumen der Epidermiszelle beginnen und an der Cuticula enden (Schnepf, 1959). Diese und weitere wichtige Befunde haben dazu geführt, die Ektodesmen als von den Plasmodesmen grundsätzlich verschiedene nichtplasmatische Gebilde der Zellwand zu betrachten (Franke, 1964).

Unter diesem Aspekt verliert natürlich das Kriterium der Lokalisation an Bedeutung, da demnach mit der Sublimatmethode sichtbar gemachte Wandstrukturen weder in Aussen- noch in Innenwänden plasmatische Gebilde sind. Dagegen ist die Lokalisation bezüglich der Funktion von Wichtigkeit, weil die Ektodesmen der Aussenwand mit dem Stoffaustausch der Blätter in Zusammenhang stehen (Franke, 1967). Die gleiche Funktion ist sehr wahrscheinlich von den Ektodesmen anzunehmen, die in Interzellularenwänden vorkommen (Franke, 1961). Bezüglich der ektodesmenartigen Strukturen der Innenwände sollen nun zunächst ein paar morphologische Angaben gebracht werden.

## Beobachtungen

Die Wahrnehmung solcher Strukturen erfolgte zufällig an Blättern verschiedener Arten und beruhte stets auf der Sublimatmethode (Schnepf, 1959).

1. Im Bereich der Haarzellen von Blättern von *Plantago major* finden sich häufig ektodesmenartige Strukturen in den Wänden zwischen den in die Epidermis eingesenkten Fusszellen der Kegelhaare und den darunter liegenden subepidermalen Zellen (Abb. 1). In den stark gequollenen Wänden entspringen die oft dicht gedrängten Strukturen am Lumen der Fusszelle, durchragen aber vielfach nicht die ganze Wand, sondern enden mitten in ihr. Das beruht jedoch nicht auf der Schnittführung, sondern die Gebilde sind in der Tat verkürzt. Auch in den Aussenwänden finden sich Ektodesmen von gleicher Gestalt und bekunden so nicht nur das gleichzeitige Vorkommen

Abb. 1–5. *Plantago major*, Laubblatt. 1: Kegelhaar, Fusszelle mit ektodesmenartigen Innenwandstrukturen (256 ×); 2: Kegelhaar, etwas schräg, Fusszelle mit Strukturen in Innen- und Aussenwand (720 ×); 3 und 4: Kegelhaare, ektodesmenartige Strukturen in den Wänden zwischen Fuss- und Basalzelle (720 ×); 5: Ektodesmenartige Innenwandstrukturen in Epidermisinnenwänden der Blattunterseite in einer vorspringenden Blattader (720 ×).

Abb. 6. *Taraxacum officinale*, Laubblatt: ektodesmenartige Innenwandstrukturen im subepidermalen Gewebe einer Blattader (400 ×); Gewebe beim Schneiden zerrissen.

Fig. 1–5. *Plantago major*, leaf. 1: Conical hair, basal cell with inner wall structures like ectodesmata (256 ×); 2: Conical hair, a bit transversal, basal cell with ectodesmata-like structures in the inner and outer wall (720 ×); 3 and 4: Conical hairs, ectodesmata-like structures in the walls between the basal and the first hair cell (720 ×); 5: Ectodesmata-like structures in the inner walls of epidermal cells of the lower leaf blade within a protruding leaf vein (720 ×).

Fig. 6. *Taraxacum officinale*, leaf: ectodesmata-like structures in inner walls of the sub-epidermal tissue within a leaf vein (400 ×); tissue torn during cutting.

Fig. 1–5. *Plantago major*, blad. 1: Kegelhaar, voetcel met ektodesmen-achtige structuren in de binnencelwand (256 ×); 2: Kegelhaar, enigszins transversaal, voetcel met structuren in de binnen- en buiten-celwand (720 ×); 3 en 4: Kegelharen, ektodesmen-achtige structuren in de wanden tussen voet- en basale cel (720 ×); 5: Ektodesmen-achtige structuren in de binnenwand van epidermiscellen in een uitstekende bladnerf aan de onderzijde van het blad (720 ×).

Fig. 6. *Taraxacum officinale*, blad: ektodesmen-achtige structuren in de binnencelwanden van het subepidermale weefsel in een bladnerf (400 ×); het weefsel is tijdens het snijden gescheurd.

Abb. 7–10. Aufsichten auf die Zwiebelchuppenepidermis von *Allium cepa* (325 ×). 7: Aufsicht auf die Aussenwände von drei auffallenden Zellen mit Ektodesmen; 8: Dieselben Zellen, Aufsicht auf die Innenwände mit ektodesmenartigen Strukturen; 9: Aufsicht auf die Aussenwand einer idioblastenartigen Zelle mit Ektodesmen; 10: Aufsicht auf die Innenwand derselben Zelle mit ektodesmenartigen Strukturen.

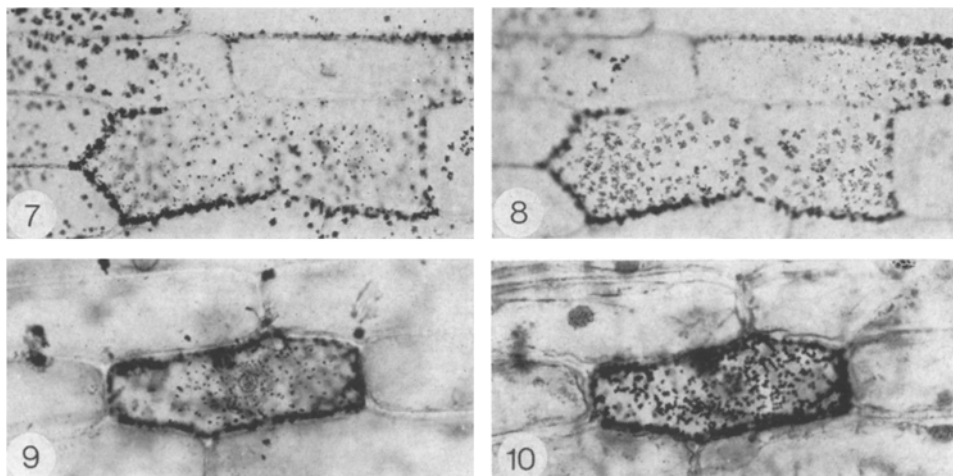


Fig. 7–10. Surface views of the epidermis of onion bulb scales of *Allium cepa* (325 ×); 7: Surface view of the outer walls of three extraordinary cells with ectodesmata; 8: The same cells, surface view of the inner walls with ectodesmata-like structures; 9: Surface view of the outer wall of one extraordinary cell with ectodesmata; 10: View of the inner wall of the same cell with ectodesmata-like structures.

Fig. 7–10. Bovenaanzicht van de epidermis van bolschubben van *Allium cepa* (325 ×); 7: Bovenaanzicht van de buitencelwand van drie opvallende cellen met ektodesmen; 8: Dezelfde cellen, bovenaanzicht van de binnencelwand met ektodesmen-achtige structuren; 9: Bovenaanzicht van de buitencelwand van een opvallende cel met ektodesmen; 10: Aanzicht van de binnencelwand van dezelfde cel met ektodesmen-achtige structuren.

sondern auch die Gleichartigkeit der Aussen- und Innenwandstrukturen (Abb. 2). Daneben treten ektodesmenartige Strukturen auch in den Wänden zwischen der Fusszelle und der untersten Zelle der zwei- oder dreizelligen Kegelhaare auf (Abb. 3). Hier durchragen sie teilweise die ganze Wand (Abb. 4), unterscheiden sich aber von Plasmodesmen auch durch ihre relativ grobe keil- oder bandförmige Gestalt.

2. Im Bereich der Blattadern lassen sich vorzugsweise auf der Blattunterseite fast regelmässig zahlreiche Ektodesmen in den Epidermisaussenwänden beobachten. Nicht selten treten aber auch ektodesmenartige Strukturen in den epidermalen Innenwänden und in den meist stark aufgequollenen Wänden des subepidermalen Kollenchyms auf. Da diese Wände nicht an Interzellularen grenzen, liegen hier eindeutig Innenwandstrukturen vor. Solche Beobachtungen wurden häufig bei Blättern von *Plantago major* (Abb. 5), von *Taraxacum officinale* (Abb. 6) und von *Sindalcea neomexicana* (Franke, 1965, Abb. 19), vereinzelt bei zahlreichen anderen Objekten gemacht.

3. Besonders auffällig sind Beobachtungen in Präparaten der Epidermis der Zwiebelchuppe von *Allium cepa*, der Laubblätter von *Zantedeschia aethiopica* und der Blütenblätter von *Dianthus caryophyllus*. Hier weisen nämlich in Aufsichten einzelne

Epidermiszellen oder Gruppen aus 2–3 Zellen neben eindeutigen Ektodesmen in den Aussenwänden, die vielfach entlang den antiklinalen Wänden gedrängt und in den Periklinen mehr zerstreut erkennbar sind (Abb. 7), auch in den Innenwänden zahlreiche Strukturen auf (Abb. 8). Diese sind entweder von fast sternförmiger Gestalt und erinnern an die pilzförmigen Ektodesmen (Franke, 1962) (Abb. 8) oder sehen wie Büschel krallenartig gekrümmter Finger aus, vor allem in Querschnitten (vergl. Franke, 1960, Abb. 16). In anderen Fällen erscheinen die Innenwandstrukturen in der Aufsicht punktförmig wie die Ektodesmen in Aussenwänden (Abb. 9 und 10). Im Querschnitt sind sie dann meist sehr kurz, d.h. sie durchragen nur einen Teil der Innenwand. Solche Einzelzellen fallen vor allem dann auf, wenn wie in Abb. 9 und 10 die angrenzenden Zellen sowohl Ektodesmen als auch ektodesmenartige Strukturen in den Innenwänden nahezu völlig vermissen lassen, während die idioblastenartigen Zellen durch besonderen Reichtum an Innen- und Aussenwandstrukturen ausgezeichnet sind.

## Diskussion

Die bisherige Bezeichnung derartiger Innenwandstrukturen als Innenwandplasmodesmen muss unter dem oben geschilderten Aspekt revidiert werden. Sie sind vielmehr als ektodesmenartig zu betrachten. Dafür spricht nicht nur der Umstand, dass sie nur mit der Sublimatmethode dargestellt werden, sondern auch die viel größere, von Plasmodesmen abweichende Gestalt sowie die Feststellung, dass sie vielfach wie die Ektodesmen die Wände nur teilweise durchragen. Allerdings scheint ihr Vorkommen in oberflächennahen Geweben bevorzugt zu sein. Im Gegensatz zu den verkürzten Ektodesmen der Aussenwände, die dann in der Regel der Cuticula ansitzen, beginnen die verkürzten ektodesmenartigen Strukturen der Innenwände unmittelbar am Lumen. In beiden Fällen beruht die Nachweisbarkeit der Strukturen auf Stoffen, die vom Protoplasten ausgeschieden werden. Im Falle der Ektodesmen in Aussenwänden kommen aber die verkürzten Strukturen durch einen transpirationsbedingten Konzentrierungseffekt zustande, der bei den Innenwandstrukturen entfällt (Franke, 1964).

Ob solche Innenstrukturen an einem Stofftransport durch Innenwände beteiligt sind, erscheint zweifelhaft, da in solchen Wänden normalerweise auch Plasmodesmen nachweisbar sind und mithin ein symplastischer Transport möglich ist. Vielleicht zeigen sie nur, dass ausser einer Ablagerung von Stoffen in den Vakuolen auch in interfibrilläre Hohlräume der Zellwände hinein Stoffe ausgeschieden werden können. Im Falle der idioblastenartigen Epidermiszellen drängt sich allerdings angesichts des reichen Vorkommens ektodesmenartiger Strukturen in ihren Aussen- und Innenwänden die Vorstellung einer speziellen Funktion auf, die aber noch einer näheren Untersuchung bedarf.

## Abstract

*Ectodesmata. V. Communication: Ectodesmata-like structures in inner cell walls*

In inner walls of epidermal and sub-epidermal cells ectodesmata-like structures are demonstrated. The difference of these structures in relation to plasmodesmata and their similarity with ectodesmata are discussed with regard to their detection, localization, morphology and function.

## Samenvatting

### *Ektodesmen. V. Mededeling: Ektodesmen-achtige structuren in de binnencelwanden*

Ektodesmen-achtige structuren konden worden aangetoond in de binnencelwanden van epidermiscellen en subepidermale cellen. Het verschil tussen deze structuren en plasmodesmen en de overeenkomst met ektodesmen wordt besproken wat betreft de wijzen waarop ze worden aangetoond, hun lokalisatie, uiterlijke verschijningsvorm en functie.

## Literatuur

- Franke, W., 1960. Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. I. Mitteilung: Beobachtungen an *Plantago major* L. *Planta* 55: 390–423.
- Franke, W., 1961. Ectodesmata and foliar absorption. *Am. J. Bot.* 48: 683–691.
- Franke, W., 1962. Ektodesmenstudien. I. Mitteilung: Über pilzförmig erscheinende Ektodesmen. *Planta* 59: 222–238.
- Franke, W., 1964. Ektodesmenstudien. III. Mitteilung: Zur Struktur der Ektodesmen. *Planta* 63: 279–300.
- Franke, W., 1965. The entry of solutes by means of ectodesmata. In J. Hascaylo (Editor). Absorption and translocation of organic substances in plants, VIIth An. Symp., Southern Section Am. Soc. Plant Physiologists, Atlanta, Bryan/Texas, pp. 95–111.
- Franke, W., 1967. Mechanisms of foliar penetration of solutions. *A. Rev. Pl. Physiol.* 18: 281–300.
- Lambertz, P., 1954. Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in Epidermisaussenwänden. *Planta* 44: 147–190.
- Schnepf, E., 1959. Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflussbarkeit durch stoffliche Faktoren. *Planta* 52: 644–708.
- Schumacher, W., 1942. Über plasmodesmenartige Strukturen in den Epidermisaussenwänden. *Jb. wiss. Bot.* 90: 530–545.
- Schumacher, W. & Lambertz, P., 1956. Über die Beziehungen zwischen der Stoffaufnahme und der Zahl der Plasmodesmen in den Aussenwänden. *Planta* 47: 47–52.