

# Barriere, Filter, Lebensraum – Aspekte der Biologie pflanzlicher Oberflächen

Markus Riederer

Die menschliche Haut ist ein essentielles Organ, welches das Körperinnere von der Umgebung abschirmt und gleichzeitig einen vielfältigen Austausch ermöglicht. Das ist Alltagswissen – und doch stellt sich für viele nicht die Frage, wie denn die Haut anderer Organismen, mit denen wir uns den Lebensraum teilen, aussieht, welche Funktionen sie hat und wie sie sich von der unsrigen unterscheidet. Pflanzen sind unter diesem Gesichtspunkt besonders interessante Organismen, denn auf sie wirken die Herausforderungen des Lebens an Land besonders intensiv ein. Die Pflanzen haben vor mehr als 400 Millionen Jahren das Wasser als Lebensraum verlassen und die Kontinente erobert. Der Vorteil, den sie daraus zogen, war die im Vergleich zu ihrem bisherigen, aquatischen Lebensraum deutlich bessere Verfügbarkeit von Kohlendioxid und Licht. Sie drangen mit immer größer werdenden oberirdischen Vegetationskörpern in den Luftraum ein und entwickelten Strukturen, die wir Blätter nennen: flächige Organe aus Photosynthesegewebe, die sorgfältig zum Licht hin ausgerichtet sind, um einen möglichst großen Anteil der Strahlungsenergie aufzufangen und in chemische Energie umzuwandeln. Dichte Pflanzenbestände, wie z. B. Wälder oder Getreidefelder, haben viele Stockwerke von Blattschichten übereinander, gerade so viele, dass auch die untersten noch genügend Licht erhalten. Würde man alle Blätter eines Baumes beim Laubfall im Herbst einsammeln und die Summe ihrer Oberflächen bestimmen, so würde das Ausmaß der Blattoberflächen in Pflanzenbeständen deutlich. Bezogen auf die Grundfläche, auf der ein Bestand stockt, können in mitteleuropäischen Buchenwäldern 12 mal größere Blattoberflächen gefunden werden. Der entsprechende Wert für Wiesen liegt bei etwa 8 Quadratmeter Blattoberfläche pro Quadratmeter Grundfläche.

Die Vegetation besitzt eine sehr große Oberfläche, mit der sie das Sonnenlicht einfängt und Gasaustausch betreibt und folgt damit dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung, nach dem auch die Lungen und Kiemen der Wirbeltiere ausgebildet sind. Das Ausmaß der Oberflächenvergrößerung der Vegetation ist erstaunlich: in der Bundesrepublik Deutschland mit einer Fläche von 377.000 Quadratkilometern haben die landwirtschaftlichen Kulturen eine Blattoberfläche von schätzungsweise 1,5 Millionen Quadratkilometern. Die gesamte Blattoberfläche der Wälder in Deutschland beträgt etwa 1,3 Millionen Quadratkilometer. Daraus wird ersichtlich, dass in Landökosystemen Blattoberflächen die flächenmäßig bedeutendste Grenzschicht zwischen der atmosphärischen Umwelt und der Biosphäre darstellen.

## Was sind pflanzliche Oberflächen?

Zweierlei Grundtypen von „Haut“ bedecken die oberirdischen Organe der Samenpflanzen (d. h. aller Pflanzen mit Ausnahme von Moosen, Farnen und Algen): entweder eine lebende Zellschicht (Epidermis; Abb. 1) mit einer aufgelagerten dünnen Membran (Kutikula) oder eine mehrschichtige Auflage von toten Korkzellen (Periderm; Abb. 2). Eine Epidermis mit Kutikula finden wir bei Laub- und

Blütenblättern, an jungen Stängeln und bei den meisten Früchten. Verallgemeinert gilt, dass grüne Pflanzenteile von einer Epidermis umschlossen werden. Der Prozess der Photosynthese in den grünen Teilen von Pflanzen kann nur dann ablaufen, wenn Licht, Wasser und Kohlendioxid zu den Assimilationsgeweben gelangen können. Dies wird dadurch gewährleistet, dass die Epidermis lichtdurchlässig ist und zudem regelbare Ventile (Spaltöffnungen) für den Gasaustausch besitzt.

Ursprünglich grüne Pflanzenteile, die mit fortschreitender Entwicklung andere Funktionen als die Photosynthese übernehmen, wachsen häufig in die Dicke, was zu einem Zerreißen der Epidermis führt. An ihre Stelle tritt nun als sogenanntes „sekundäres Abschlussgewebe“ das Periderm, das aus mehreren Schichten toter und mit Korksubstanz gefüllter Zellen besteht. Periderme sind meistens braun und kommen auf den Oberflächen von Stämmen und Ästen (Borke), von Wurzeln oder auch von unterirdischen Speicherorganen (z. B. Kartoffeln) vor. Das nach Verletzung stark in die Dicke wachsende Periderm der Korceiche wird geerntet und zu Flaschenkorken und Dämmstoffen verarbeitet.

Die pflanzliche Kutikula (Verkleinerungsform von lateinisch *cutis* = die Haut) stellt die unmittelbare Kontaktfläche zwischen den grünen Pflanzenteilen und der atmosphärischen Umwelt dar. Als eine



*Abb. 1  
Epidermis – Blatt-  
oberfläche einer  
Rapsplanze mit  
Tautropfen*

kontinuierliche Membran ist sie den äußeren Zellwänden der Epidermis aufgelagert und wird nur durch die winzigen Poren der Spaltöffnungen durchbrochen. Viele Pflanzenarten haben nur auf der Blattunterseite Spaltöffnungen, so dass die Kutikula der Blattoberseite ohne jegliche Poren ist. Mit biochemischen Methoden kann man bei vielen Pflanzenarten die Kutikula isolieren (Abb. 3). Man erhält dann eine Membran, die abhängig von der Pflanzenart und dem jeweiligen Organ zwischen einem Tausendstel und einem Zehntel Millimeter dick ist. Diese isolierten Kutikularmembranen können dazu verwendet werden, die chemische Zusammensetzung und die biologischen Funktionen dieser Struktur aufzuklären.

In ihrem grundlegenden Aufbau ähnelt die pflanzliche Kutikula sehr stark dem früher zu Verpackungszwecken verwendeten Wachspapier: eine Matrix imprägniert mit wachsähnlichen Stoffen, die dem Ganzen Barriereigenschaften verleihen. Bei der Kutikula tritt an die Stelle des Papiers eine Matrix aus Kutin. Dieser für Pflanzen charakteristische Stoff besteht aus langkettigen Fettsäuren, die über Hydroxylgruppen quervernetzt sind. Kutin ähnelt damit technischen Polyestern. Mit der Kutinmatrix sind kutikuläre Wachse assoziiert, die entweder in das Kutin eingebettet oder seiner äußeren Oberfläche als dünner Film aufgelagert sind. Zusätzlich gibt es in nicht wenigen Fällen Ausblühungen von Wachssubstanzen auf der Kutikulaoberfläche, die u. a. als Plättchen, Röhren, Bänder oder Stapel in Erscheinung treten.

In der chemischen Zusammensetzung und den physikalischen Eigenschaften haben pflanzliche Wach-

se viele Gemeinsamkeiten mit Bienenwachs, von dem sie letztlich auch ihren Namen ableiten. Beide Substanzen bestehen aus teilweise sehr langkettigen Kohlenwasserstoffen, deren Biosynthese von gewöhnlichen Fettsäuren ausgeht. Bei pflanzlichen Wachsen sind die meisten der Kohlenwasserstoffketten mit sauerstoffhaltigen Gruppen funktionalisiert, woraus sich dann u. a. langkettige Fettsäuren, Aldehyde, Ketone und Alkohole ergeben. Besonders charakteristisch für Wachse biologischen Ursprungs sind Ester, die durch die Verknüpfung langkettiger Alkohole und Fettsäuren entstehen. Ein einziges Molekül dieser Verbindungsklasse kann aus bis zu 68 Kohlenstoffatomen bestehen.

Die mikroskopische Untersuchung der pflanzlichen Kutikula geht bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts zurück. Damals gelang es Anton de Bary mit Hilfe des Lichtmikroskops, erste Eindrücke von der Gestalt der Wachsstrukturen auf pflanzlichen Oberflächen zu erlangen. Aber erst mit dem Rasterelektronenmikroskop erschloss sich die phantastische Formenvielfalt epikutikulärer Strukturen (Abb. 4). Die Transmissionselektronenmikroskopie pflanzlicher Kutikularmembranen erbrachte, trotz wesentlich höherer optischer Auflösung, vergleichsweise wenig spektakuläre Erkenntnisse, die sich im Wesentlichen auf die Verteilung und Schichtung der Kutinmatrix beschränkten.

### Kontrolle über den Austausch zwischen Pflanze und Umwelt

Die wichtigste Funktion der pflanzlichen Kutikula ist es, den Wasserverlust der Pflanze an die Atmo-

sphäre kontrollierbar zu machen. Wären die pflanzlichen Gewebe, die einen Wasseranteil von bis zu 95 Prozent haben, schutzlos der Verdunstung ausgeliefert, dann würden sie ihr Wasser viel schneller an die Umgebung verlieren, als es die Wurzeln aus dem Boden nachliefern können. Die Kutikula schließt die Pflanze aber nicht vollkommen von der Umwelt ab, da sie ja von den Poren der Spaltöffnungen durchbrochen ist. Je nach der Verfügbarkeit von Wasser und den Bedürfnissen der Photosynthese öffnet und schließt die Pflanze in einem aktiven, komplex geregelten Prozess die Poren der Stomata. Im Normalfall sind die Spaltöffnungen nachts und bei Wassermangel geschlossen und bei Belichtung und guter Wasserverfügbarkeit geöffnet.

Bei geschlossenen Spaltöffnungen hängt der Wasserverlust – und bei Wassermangel nicht selten sogar das Überleben der Pflanze – von der Durchlässigkeit der Kutikula für Wasser ab. Die Kutikula der Landpflanzen ist für Wasser eine bedeutende Barriere. Die Rate, mit der Pflanzen über die Kutikula Wasser an die Umgebung verlieren, ist sehr gering – für Maßstäbe des täglichen Lebens sogar praktisch gleich null. Vergleicht man die Wasserdurchlässigkeit der pflanzlichen Kutikula mit der von technischen Folien (z. B. aus Polyethylen) gleicher Dicke, dann stellt man fest, dass die Kutikulamembranen vieler Pflanzenarten die Barrierewirkung von Plastikmembranen erreichen oder sogar übertreffen. Blätter und Früchte sind demnach natürlicherweise in „Folien“ gehüllt, deren Eigenschaften denen vom Menschen geschaffener Verpackungsmaterialien gleich kommen.

Pflanzen leben nun in einer Vielzahl von Lebensräumen, die sich in der Verfügbarkeit von Wasser einerseits und den Faktoren, welche zum Verlust von Wasser führen (vor allem Feuchtigkeitsgehalt und Temperatur der Luft) andererseits, sehr stark unterscheiden. Die augenfälligen Unterschiede in den Lebensweisen und Wuchsformen etwa von Sumpfpflanzen und Wüstenpflanzen rühren zu einem guten Teil daher, dass die Evolution Anpassungen an die Wasserhältnisse der jeweiligen Standorte entstehen ließ. Neben einer Verbesserung der Wassergewinnung durch die Wurzeln ist unter trockenen Bedingungen die Einschränkung des Wasserverlusts über die oberirdischen Pflanzenteile, vor allem die Blätter, erforderlich. Die Pflanze hat mehrere Möglichkeiten, dies zu erreichen: sie kann die Zahl der Stomata verringern, die Effizienz des Spaltöffnungsschlusses optimieren oder sie kann die Barrierewirkung der Kutikula verstärken. Diese Strategien werden (meist gleichzeitig) verfolgt, was zur Entwicklung von Wüstenpflanzen geführt hat, die oft über Monate hinweg ohne Zufuhr von Wasser unter sehr feindlichen Bedingungen überleben können.

Pflanzen wachsen in einer Umwelt, die durch verschiedene Aktivitäten des Menschen beeinflusst ist. So verändern Abgase aus Haushalten, Verkehr und Industrie die chemische Zusammensetzung der Atmosphäre, mit der die Pflanzen über ihre Oberflä-

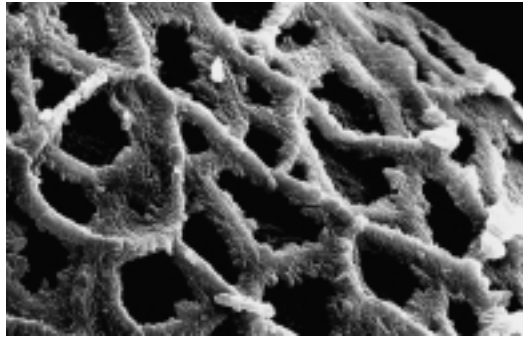
chen in Kontakt kommen. Neben den „klassischen“ Luftschadstoffen wie Schwefeldioxid und Stickoxiden gibt es eine große Anzahl von organischen Verbindungen, die in der Luft zwar in geringerer Konzentration vorkommen, die aber auf Organismen gleichwohl schädlich wirken können. Zusätzlich werden beim chemischen Pflanzenschutz in Landwirtschaft und Gartenbau Präparate verwendet, die ebenfalls organische Stoffe enthalten. Die Kutikula und das Periderm von Pflanzenoberflächen haben gewisse chemische Ähnlichkeiten mit diesen organischen Verbindungen, was dazu führt, dass sich die Moleküle in den Oberflächen der Pflanzen lösen und anreichern können. Gegenüber ihrer Konzentration im Regenwasser oder in der Atmosphäre können Stoffe wie Dioxine oder polychlorierte Biphenyle in der pflanzlichen Kutikula millionenfach akkumuliert werden.

Die Blätter eines Pflanzenbestandes wirken deshalb wie ein Filter, der fettlösliche organische Stoffe aus der Luft, dem Nebel oder dem Niederschlag auskämmt. Zu dieser Filterwirkung trägt natürlich auch die schon erwähnte große Blattoberfläche von Wäldern und landwirtschaftlichen Kulturen bei. Mit der Anreicherung der organischen Stoffe in den Pflanzenoberflächen sind diese zwar aus der Atmosphäre entfernt, aber sie sind dadurch noch lange nicht unschädlich gemacht. Vielmehr können sie nun Wirkungen in der Biosphäre verursachen, indem sie entweder ins Innere der Pflanze eindringen oder zusammen mit den pflanzlichen Geweben von Pflanzenfressern aufgenommen werden. Blattoberflächen sind demnach eine der wichtigsten Eintrittspforten für organische Umweltchemikalien in die Nahrungsnetze von Landökosystemen. Auch die menschliche Nahrung kann auf diese Weise direkt (im Fall von Früchten, Salaten, Gemüse) oder indirekt belastet werden. Eine indirekte Belastung kann beispielsweise dadurch entstehen, dass Kühe Gras fressen, an dessen Oberfläche sich organische Substanzen angereichert haben, und der Organismus der Kuh diese Substanzen dann ins Milchfett weitergibt.

*Abb. 2  
Periderm – Borke  
eines Eichenstamms*



Abb. 3  
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Innenseite einer isolierten Kutikula einer Tomatenfrucht  
(Foto: Schönherr)



Pflanzliche Oberflächen haben einen weiteren, angewandten Aspekt: viele der Pflanzenschutzmittel, welche die konventionelle Landwirtschaft einsetzt, werden auf die oberirdischen Pflanzenteile appliziert. Von der Oberfläche von Blättern, Früchten oder Stängeln werden sie dann ins Innere der Pflanze aufgenommen und gelangen so zu ihrem Wirkort. In anderen Fällen verbleiben die Pflanzenschutzmittel auf der Oberfläche, um dort pflanzenpathogene Pilze abzutöten. In beiden Fällen spielen die Wechselwirkungen zwischen dem Pflanzenschutzmittel und der Kutikula eine wesentliche Rolle, wenn es darum geht, wie viel des Präparats in welcher Zeitspanne an den Ort seiner biologischen Wirksamkeit gelangt. Müssen die Wirkstoffe ins Innere der Pflanze aufgenommen werden, dann stellt der Durchtritt durch die Kutikula denjenigen Schritt während der Aufnahme dar, der die Geschwindigkeit des gesamten Prozesses bestimmt. Im Gegensatz zu gasförmigen Stoffen wie Kohlendioxid und Wasserdampf stehen den Wirkstoffen von Pflanzenschutzmitteln die Spaltöffnungen nicht als Eintrittspforten in das Pflanzeninnere zur Verfügung. Es werden deshalb erhebliche Anstrengungen unternommen, um durch geeignete Zusatzstoffe das Aufnahmeverhalten von Pflanzenschutzmitteln über Blattoberflächen zu optimieren.

### Schutz gegen UV-Strahlung

Pflanzliche Oberflächen sind nicht nur Barrieren für den Austausch von Stoffen zwischen dem Pflanzeninneren und der Atmosphäre, sondern sie haben auch die Eigenschaften von optischen Filtern. Die wichtigste Funktion der Blätter ist es, Sonnenenergie für die Photosynthese zu absorbieren. Die Energie für diese Syntheseleistung bezieht die Pflanze aus der Absorption des sichtbaren Sonnenlichtes. Indem sich die photosynthetisch aktiven Pflanzenorgane der Sonne zuwenden, sind sie gleichzeitig dem kurzwelligen, ultravioletten (UV) Anteil der natürlichen Strahlung in besonderem Maße ausgesetzt. Die energiereiche ultraviolette Strahlung ist in der Lage, die Grundbausteine der Zelle (z. B. Lipide, Proteine und Nukleinsäuren) zu schädigen. Deshalb haben Pflanzen während ihrer Entwicklungsgeschichte Mechanismen zur selektiven Abschirmung ultravioletter Strahlung entwickelt.

In den Abschlussgeweben von Blättern werden zu diesem Zweck Pigmente eingelagert, welche den ultravioletten Anteil des Sonnenlichts sehr wirksam herausfiltern können, ohne den Durchtritt des für die Photosynthese wichtigen sichtbaren Lichts zu beeinträchtigen. Diese Pigmente aus den Stoffgruppen der Phenole und Flavonoide erscheinen deshalb auch für das menschliche Auge als farblos oder nur schwach gelblich. Im UV-Bereich sind sie allerdings hocheffiziente Filter. Die daraus resultierenden Abschwächungsfaktoren („Lichtschutzfaktoren“) im Bereich des kurzwelligen UV-B können für die Blattkutikula von Holzgewächsen Werte bis zu 200 erreichen. Aber auch kurzlebige Kulturpflanzen wie Lauch und Ackerbohne können mit den Schirmpigmenten in der Blattepidermis bis zu 95 Prozent der UV-Strahlung ausfiltern. Die Erforschung der UV-Schutzvorrichtungen von Pflanzen ist von aktueller Bedeutung, da die fortschreitende Verringerung der Ozonkonzentration in den höheren Schichten der Atmosphäre einen Anstieg der ultravioletten Strahlung erwarten lässt. Ein Verständnis der Schutzmechanismen gegen UV-Strahlung hilft, die Auswirkungen auf die Pflanze abzuschätzen, die von erhöhten UV-Intensitäten ausgehen können.

### Lebensraum für Organismen

Pflanzen sind nicht die einzigen Organismen in ihren Lebensräumen. Ihre Oberflächen sind deshalb nicht nur den physikalischen und chemischen Faktoren der atmosphärischen Umwelt ausgesetzt, sie sind auch Kontaktflächen, an denen häufig die erste Berührung zwischen Pflanzen und anderen Organismen stattfindet. Zum Beispiel können dies Insektenweibchen sein, die eine geeignete Wirtspflanze zur Eiablage suchen, oder Pilze und Bakterien, die auf oder von Pflanzen leben. Pflanzliche Oberflächen sind also Kontaktstellen und zugleich Lebensraum für andere Organismen.

Die Blattoberflächen im Freiland wachsender Pflanzen sind immer von Mikroorganismen besiedelt. Dies können für die (gesunde) Pflanze harmlose Oberflächenbewohner sein, viel wichtiger sind natürlich aber die pilzlichen und mikrobiellen Krankheitserreger. Sie landen als Sporen oder in Form anderer Verbreitungseinheiten auf der Pflanzenoberfläche und treffen dort mit der Kutikula bzw. deren oberster Wachsschicht zusammen. Die Fähigkeit, sich auf diesem Untergrund anzuheften und sich damit auf der Blattoberfläche zu etablieren, ist ein erster entscheidender Schritt der Besiedelung. Später kommt häufig, insbesondere bei phytopathogenen Pilzen, die Erkennung der chemischen Zusammensetzung der Wachsfläche und der Feinstruktur der Epidermis als Signal hinzu, das über Erfolg oder Nichterfolg einer Infektion des pflanzlichen Wirts entscheidet.

Und schließlich ist die Oberfläche von Pflanzen eine der wichtigsten Bühnen, auf denen sich das Le-



ben von vielen Insektenarten abspielt. Viele Insekten sind zur Ernährung und Fortpflanzung eng an Pflanzen gebunden. Ihr Überleben hängt oft davon ab, dass sie eine Pflanze, auf der sie gelandet sind, danach einteilen können, ob sie für ihre eigene Ernährung oder die ihres Nachwuchses geeignet ist oder nicht. Häufig sind es chemische Merkmale der unmittelbaren Pflanzenoberfläche (also der äußersten Wachsschicht der Kutikula), die als Schlüsselmerkmale von den Sinnesorganen der Insekten wahrgenommen werden und dann entsprechende Verhaltensweisen auslösen.

Pflanzenoberflächen können aber auch mechanische Barrieren aufweisen, die bestimmten Insekten die Fortbewegung erschweren oder unmöglich machen. So sind die Stängel vieler Pflanzenarten von einem dichten Wachstreif überzogen, von dem in einigen Fällen experimentell gezeigt werden konnte, dass er z. B. daran emporkletternde Ameisen abrutschen lässt. Im Falle einer tropischen Ameisenpflanze, die mit einer bestimmten Ameisenart in einer besonders engen symbiontischen Beziehung lebt, ließ sich sogar nachweisen, dass nur die assoziierte Ameisenart in der Lage ist, auf der bereiften Stängeloberfläche zu laufen. Konkurrierende Ameisenarten bleiben ausgesperrt, da sie ausgleiten.

Diese überblicksartige Darstellung hat dann ihr Ziel erreicht, wenn aus ihr klar geworden ist, dass die Oberflächen der Pflanzen mehr sind als eine beliebige Grenzschicht zwischen zwei Umweltmedien. An Pflanzenoberflächen kommt es zu einem intensiven Austausch zwischen der Biosphäre auf der ei-

nen und der Atmosphäre auf der anderen Seite. Das Überleben von Pflanzen an Land erfordert die Kontrolle über den Wasserverlust, welcher durch die Barrieren an pflanzlichen Oberflächen ermöglicht wird. Die Funktion der Kontrolle von Transportvorgängen muss integriert werden mit weiteren Aufgaben, wie etwa die des Schutzes der empfindlichen photosynthetisch aktiven Gewebe im Inneren vor dem Eindringen von UV-Strahlung. Pflanzenoberflächen können organische Substanzen aus der Umwelt akkumulieren und in die Nahrungsnetze der Ökosysteme weitergeben. Und sie entscheiden maßgeblich darüber, ob und wie schnell Pflanzenschutzmittel an ihren Wirkort gelangen können. Schließlich sind es die Oberflächen, mit denen die Pflanze in Kontakt zu ihrer belebten Umwelt tritt und an denen es sich häufig entscheidet, ob sich die Wechselwirkungen indifferent, zum gegenseitigen Nutzen oder zum Schaden der Pflanze entwickeln werden.

An dieser dünnen Grenzfläche stoßen aber auch wissenschaftliche Disziplinen auf einander. Konzepte und Methoden der Ökologie, der Physiologie, der Molekularbiologie sowie der physikalischen und der analytischen Chemie sind erforderlich, um ein umfassendes Bild der Vorgänge auf Pflanzenoberflächen zeichnen und diese Phänomene in einem integrativen Ansatz analysieren und erklären zu können.

#### *Anschrift des Verfassers:*

Prof. Dr. Markus Riederer  
Julius-von-Sachs-Institut für Biowissenschaften  
Universität Würzburg  
Julius-von-Sachs-Platz 3  
97082 Würzburg  
E-mail: riederer@botanik.uni-wuerzburg.de

#### *Literatur*

- Gerhard Kerstiens (Hrsg.), *Plant cuticles: an integrated functional approach* (Oxford 1996).
- Markus Riederer, Partitioning and transport of organic chemicals between the atmospheric environment and leaves. In: *Plant contamination. Modeling and simulation of organic chemical processes* (S. Trapp, J. C. McFarlane, Hrsg.), (Boca Raton 1995), S. 153-190.
- Markus Riederer, Lukas Schreiber, Waxes – the transport barriers of plant cuticles. In: *Waxes: chemistry, molecular biology and functions*, (R. J. Hamilton, Hrsg.), (West Ferry, Dundee 1995), S. 130-156.
- Jörg Schönherr, Markus Riederer, Foliar penetration and accumulation of organic chemicals in plant cuticles. *Review of Environmental Contamination and Toxicology* 108:1-70, 1989.
- Jörg Schönherr, Resistance of plant surfaces to water loss: Transport properties of cutin, suberin and associated lipids. In: *Physiological Plant Ecology* (O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler, Hrsg.), (Berlin, Heidelberg, New York 1982) S. 153-179.
- Zusätzliche Informationen, Abbildungen und Literaturhinweise unter [http://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/bericht/bot2/homepage\\_de.html](http://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/bericht/bot2/homepage_de.html) und <http://www.botanik.uni-wuerzburg.de/LEHR/index.html>

*Abb. 4*  
*Die ostasiatische Ameisenpflanze* *Macaranga pruinosa* (Foto: Federle) und Wachskristalle auf der Stängeloberfläche (Foto: Marktädter)