

## **Vorlesung**

### **Grundlagen der Morphologie und Anatomie der Pflanzen.**

#### **Empfohlene Literatur:**

**Sitte und andere: Strasburger Lehrbuch der Botanik. Spektrum Verlag in der jeweils aktuellen Auflage, 85€**

- 1. W. Nultsch: Allgemein Botanik. Thieme Verlag Taschenbuch**
- 2. P. Raven, R. Evert, S. Eichhorn: Biologie der Pflanzen. W. de Gruyter, 4. Aufl. 78€**
- 3. M. Nabors: Botanik. Pearson Studium. 70€**
- 4. U. Lüttge, M. Kluge, G. Bauer: Botanik. Wiley-VCH. 48€**
- 5. M. Nabors: Introduction to Botany. Addison Wesley 67,40€**
- 6. L. Graham, L. Timm, J. Graham,: Plant Biology. Benjamin Cummings. 38€**
- 7. P. Raven: Biology of plants. Palgrave. Mc Millan. 7th Ed.**

#### **Praktikum**

- 1. W. Nultsch: Mikroskopisch- Botanisches Praktikum. Thieme Taschenbuch**
- 2. G. Wanner: Mikroskopisch-Botanisches Praktikum. Thieme Taschenbuch**
- 3. W. Braune, A. Lemann, H. Taubert: Pflanzenanatomisches Praktikum, Spektrum Verlag, 33€**

# 1. Vorlesung: Die Zelle 1

## Die pflanzliche Zelle

Der Begriff „Zelle“ geht auf englischen Naturforscher Robert Hooke zurück, der mit einem einfachen selbst gebauten Mikroskop Pflanzen untersuchte und feststellte, dass Kork in kleine Kammern unterteilt war, die er „cellulae“ nannte, weil sie ihn an die Zellen der Mönche im Kloster erinnerten. Er publizierte diese Untersuchungen 1665 in seinem Buch „Micrographia“. Allgemein wurde der Aufbau aller Lebewesen aus Zellen erst 150 Jahre später erkannt. 1838 durch Matthias Schleiden für Pflanzen und ein Jahr später durch Theodor Schwann für die Tiere.

## Evolution der eukaryontischen Zelle: Endosymbiontentheorie

Frühe Evolution des Lebens im Meer, möglicherweise assoziiert mit Mineralen, die organische Moleküle binden können und erste Synthesereaktionen zu katalysieren vermochten.

Experimentell gelang der Nachweis, daß sich unter reduzierenden Bedingungen (CO<sub>2</sub>, Methan, Ammoniak) komplexe organische Moleküle aus einfachen Verbindungen unter geeigneten Umweltbedingungen („Ursuppe“) *de novo* bilden können (ATP, Aminosäuren, Lipide, Purin- und Pyrimidinbasen bis hin zur RNA, Polypeptide). Wichtig ist die Eigenschaft von Lipiden auf dem Wasser Doppelschichten und in Wasser Micellen zu bilden, mit einer Lipidmembran umgrenzte Tröpfchen.

Zunächst haben sich wohl einfache durch eine Membran umgrenzte Reaktionsräume und aus denen später Bakterien entwickelt; Prokaryonten ohne weitere interne, durch Membranen abgegrenzte Organellen. Die einzige Membran ist die Plasmamembran. Die DNA besteht aus einem Ring, liegt frei im Cytoplasma vor und besitzt nur eine Membrananheftungsstelle. Membranen sind enorm wichtig u.a. für die Abgrenzung interner Zellkompartimente, Kontrolle der Aufnahme und Abgabe von Stoffen, Zellkommunikation oder den Aufbau von elektrischen Potentialen.

Durch Phagocytose wurde von hypothetischen Ureukaryoten Procaryonten aufgenommen, die anschließend nicht verdaut wurden, sondern als interne Organellen weiterexistierten und für die Zelle wichtige Funktionen übernommen haben. Aus diesen sind Mitochondrien und Plastiden hervorgegangen. Weitere wichtige Kompartimente sind Kern, Vakuole, Golgiapparat, Dictyosomen, und endoplasmatisches Retikulum, die möglicherweise schon bei den Ureukaryoten vorhanden waren und auf Einstülpungen der Plasmamembran zurückzuführen sind.

Den Vorgang der Aufnahme von frei lebenden Organismen ohne sie zu verdauen, lässt sich auch bei heute lebenden Arten regelmäßig beobachten. Photosynthese betreibende Endosymbionten findet man z.B. in Seegurken. Die Endosymbiontentheorie ist durch derart viele Daten unterstützt, dass man ihr tatsächlich den Status einer Theorie zugestehen kann.

## Zellaufbau

**Zellwand:** Die Zellwand stellt eine Art formgebendes Exoskelett dar, das dem Turgordruck (5-10 bar) Widerstand leistet und so zur Stabilisierung einzelner Organe oder der ganzen Pflanze beiträgt. Sie ist normalerweise mit Wasser gesättigt, liegt also gequollen vor und besteht aus unterschiedlichen Polysacchariden. Die Zellwand wird von der Zelle von Außen nach Innen gebildet und stellt ein Verbundmaterial aus amorpher Grundsubstanz mit eingelagerten Fasern dar.

**Mittellamelle:** Sie geht aus der Zellplatte hervor, die unmittelbar nach der Zellteilung angelegt wird und enthält keine Fibrillen. Sie gehört gleichermaßen zu beiden

Tochterzellen und kann durch Enzyme (Pektinasen) leicht abgebaut werden. Dann zerfällt das Gewebe in Einzelzellen.

**Primäre Zellwand:** Die Primärwand besteht aus der Mittellamelle und den von beiden Tochterzellen aufgelagerten Wandsubstanzen, ist also dreischichtig. Die wichtigsten Wandsubstanzen sind Pektine und Hemicellulosen (Matrixsubstanzen), die vom Golgiapparat über die Dictyosomen sezerniert werden sowie Glycoproteine. Cellulose stellt demgegenüber nur einen geringen Anteil dar. Daher ist die Wand sehr flexibel und erlaubt eine erhebliche Größenzunahme. Die spätere Zunahme des Celluloseanteils stoppt das Wachstum.

**Plasmodesmen:** Bei Plasmodesmen handelt es sich um Aussparungen in der Zellwand, durch die benachbarte Zellen miteinander in Kontakt bleiben. Nicht nur das Cytoplasma steht so in Verbindung sondern auch das intrazelluläre Membransystem. So können sich Membranschläuche des endoplasmatischen Retikulums oder der Dictyosomen von einer Zelle zur nächsten durchziehen. Durch Enzyme kann auch später noch die Zellwand aufgelöst werden und so können sekundäre Plasmodesmen entstehen.

### Zellwandpolysaccharide

**Pektine:** eine Mischung von sauren, stark negativ geladenen Zuckermolekülen (Galacturonane, Rhamnogalacturonane) oder kurzkettigen Polysacchariden (Arabinane, Galactane, Arabinogalactane), die stark hydrophil und daher leicht wasserlöslich sind und ein extremes Quellungsvermögen aufweisen. Die einzelnen Moleküle werden durch zweiwertige Ionen ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) vernetzt und werden in Früchten teilweise in Massen gebildet (Pflanzenschleime).

**Hemicellulose:** weniger hydrophile, längerkettige Polysaccharide mit enormer Strukturdiversität. Im wesentlichen Glucane [ $\beta(1\rightarrow3$  und  $\beta(1\rightarrow4)$  verknüpfte Glucose)] und Xyloglucane [ $\beta(1\rightarrow4)$  verknüpfte Glucose mit meist  $\alpha(1\rightarrow6)$  gebunden Xyloseketten]. Sie hüllen Celluloseketten ein und erhöhen damit die mechanische Festigkeit der Zellwände. Oligosaccharide aus der Gruppe der Hemicellulosen spielen eine wichtige Rolle bei der Zellkommunikation (Rezeptor- und Erkennungsstrukturen) oder als Auslöser von Abwehrreaktionen beim Eindringen von Pathogenen.

**Glycoproteine:** Hauptproteine der Zellwand, mit hohem Anteil an hydroxyliertem Prolin. Der Polypeptidanteil stellt eine Stabstruktur von ca. 80nm dar, die von Arabinosid umgeben ist. Man nimmt an, dass sie der Zellwandversteifung dienen. Die Aminosäuresequenz des Polypeptids ist ähnlich dem des Kollagens der interzellulären Matrix bei Tieren.

**Cellulose:** das Zellwandgerüst bildende, langkettige, gerade Polysaccharide aus 2-15000 Glucoseeinheiten [ $\beta(1\rightarrow4)$  verknüpft]. Cellulose ist ein bandförmiges Molekül, da durch die Art der Verknüpfung die Monomere in einer Ebene liegen. Sie lagern sich durch Wasserstoffbrückenbildung eng aneinander und formen so Elementarfibrillen (ca. 3 nm dick), die sich wiederum zu Mikrofibrillen (5-30 nm dick, bis 8  $\mu\text{m}$  lang) zusammenlagern. Sie sind ebenfalls bandförmig und über weite Bereiche kristallgitterartig geordnet. Daher ist Cellulose nur begrenzt flexibel und bricht leicht. Auf der anderen Seite aber extrem reißfest mit etwa 80% der Reißfestigkeit von Stahl. In der Plasmamembran werden von rosettenförmigen Cellulosesynthase-Komplexen mehrere Celluloseketten gleichzeitig gebildet, die sofort zu Elementarfibrillen kristallisieren. Dickere Mikrofibrillen entstehen durch mehrere eng benachbarte Komplexe. Während die Synthese der Mikrofibrillen als geklärt gilt, besteht nach wie vor große Unsicherheit über die Art und Weise, wie die Orientierung der Fibrillen gesteuert wird. Trotz intensiver Untersuchungen gibt es bis heute keine allgemein akzeptierte Hypothese. Cellulose ist das häufigste organische Makromolekül, das in der Größenordnung von  $10^{11}$  Tonnen jährlich synthetisiert wird und stellt einen der wichtigsten pflanzlichen Rohstoffe dar.

## Zellwandinkrusten

Verkieselungen: Durch Einlagerung von Silizium (Kieselsäure) werden Zellwände sehr spröde und hart. Besonders Gräser weisen oft massive Kieselsäureeinlagerungen in den Epidemizellen auf, diese am Blattrand oft in Form von Zähnen ausgebildet und wie eine Säge wirkend. Innerhalb der Blattspreite finden sich dagegen sogenannte Kieselkurzzellen, die einen oder mehrere Kristalle enthalten. Weiter Beispiele sind Brennhare der Brennesseln (Urticaceae) oder der Blumennesseln (Loasaceae).

## 4. Vorlesung: Zelle 2

### Cytoskelett:

Es besteht aus zwei verschiedenen Elementen, Mikrotubuli, Aktinfilamente, die das Cytoplasma lokal versteifen können. Beide Systeme übernehmen weitere wichtige Aufgaben innerhalb der Zelle. So kann die Zellform durch die Filamente beeinflusst werden und sie sind für Bewegungsphänomene innerhalb der Zelle verantwortlich, z.B. Plasmaströmung, Vesikeltransport, Chromosomentrennung und sind notwendige Voraussetzung für die Endo- und Exocytose.

**Aktin:** stellt ein dünnes fadenartiges Molekül, aus globulären Monomeren dar. Aktinfilamente dienen als Anheftungspunkte für Myosin (eine ATPase), das unter ATP Verbrauch zu Konformationsänderungen fähig ist und sich so an einem Aktinfilament entlanghangelt (10 nm pro Bewegung). Es gleiten also beide Filamente aneinander vorbei: Gleitfasermodell.

**Mikrotubuli:** Grundeinheit ist ein Dimer aus  $\alpha$ - und  $\beta$ -Tubulin, die schraubig versetzt aneinandergereiht ein dünnes Röhrchen bilden. An Ihnen befinden sich kleine Motorproteine (Dynein oder Kinesine) die durch ATP Verbrauch ebenfalls Filamente aneinander vorbeigleiten lassen können.

### Zellinterne Kompartimente:

**Biomembranen:** Alle internen Kompartimente werden durch Biomembranen abgegrenzt, die aus einer Lipiddoppelschicht bestehen. Ihre hydrophilen Köpfchen weisen in Richtung des Cytoplasmas bzw. der Zellwand oder zum Innenraum von Vesikeln. Alle Membranen haben eine  $\pm$  reichhaltige Ausstattung mit Proteinen. Meist sind Innen- und Außenseite der Membranen stark unterschiedlich. Neben den peripheren Proteinen, die nur auf einer Seite der Membran sitzen (30-40%), durchqueren andere die Membran (integrale oder Transmembranproteine 60-70%). Zu den wichtigsten gehören Ionenpumpen oder z.B. Cellulosesynthasekomplexe. Die Proteine können sich in der Membran lateral durch Diffusion bewegen aber kaum von einer Seite auf die andere gelangen (Fluid-Mosaik-Modell).

Biomembranen sind selektiv permeabel, das heißt sie lassen Wasser praktisch ungehindert durch, gelöste Substanzen aber nicht. Auf diese Weise werden Stoffe angereichert und Membranpotentiale aufgebaut, die im Bereich der Durchschlagspannung der Lipiddoppelschicht liegen (100 mV oder  $100000 \text{ V cm}^{-1}$ ).

Das interne Membransystem ist ein Kontinuum und wird repräsentiert durch den Golgi-Apparat, der wiederum die Gesamtheit der Dictyosomen darstellt, das Endoplasmatische Retikulum und die Kernmembran. Das ER führt den Dictyosomen auf der cis-Seite Material in Form kleiner Vesikel (ER-Vesikel) zu. Auf der trans-Seite verlassen Golgi-Vesikel oder Lysosomen das Dictyosom. Dictyosomen bestehen aus 3-12 flachen Membranstapeln.

Das ER durchzieht die gesamte Zelle in Form dünner Schläuche (Zisternen) und geht nahtlos in die Kernmembran (Perinuklearzisterne) über. Seine Oberfläche ist teilweise dicht mit Ribosomen, den Proteinbiosynthesekomplexen, besetzt (raues ER), wenn nicht, dann spricht man vom glatten ER. Die Ribosomen können zu mehreren zusammentreten und werden dann als Polysomen bezeichnet.

### **Zellorganellen**

**Vakuole:** das größte Kompartiment der Zelle (90%), im Wesentlichen mit Wasser gefüllt und in der Regel ein saures Milieu (ca. pH 5). Die Vakuolenmembran heißt Tonoplast. Durch gelöste Substanzen strömt Wasser in die Vakuole und sorgt so für einen erhöhten Innendruck (Turgor, hypertonisch gegenüber dem Außenmedium). Das Wachstum einer Zelle nach der Teilung geht im Wesentlichen auf die Aufnahme von Wasser und die entsprechende Volumenzunahme zurück. Ist die Vakuole hypotonisch gegenüber dem Außenmedium strömt Wasser aus und es kommt zur Plasmolyse. Die Vakuole kann dabei erheblich schrumpfen. Je nach der Menge des ausgetretenen Wassers spricht man von Grenz- bis zur Krampfplasmolyse. Dabei löst sich die Plasmamembran von der Zellwand ab, bleibt aber an den Plasmodesmen durch dünne Plasmafäden mit ihr verbunden. Der Prozess ist vollständig reversibel. Die Vakuole speichert Substanzen wie z.B. wasserlösliche Farbstoffe (Anthocyane), Alkaloide oder Säuren (z.B. Malat) oder dient als Endlager für Abfälle (z.B. Calciumoxalat).

**Mitochondrien:** Kleine Organellen mit doppelter Membranhülle. Die äußere Membran entspricht im Aufbau der Eukaryontenmembran (Vorkommen von Cholesterol), die Innere jedoch weicht stark ab durch lediglich 20% Lipide und 80% Proteingehalt und das kennzeichnende Lipid Cardiolipin (bakterientypisch). Sie ist wesentlich weniger durchlässig als die äußere Membran. Sie ist stark gefaltet, sackartig oder röhrenförmig eingestülpt. Wichtigste Funktion ist die oxidative Phosphorylierung (ATP-Erzeugung durch ATP-Synthasekomplex). Die Energie dafür wird durch Oxidation organischer Substanzen wie Kohlenhydrate und Fette über die Elektronentransportkette der Zellatmung zur Verfügung gestellt. Daneben wird unter Energieverbrauch Calcium gespeichert. Schöne Videos der ATP-Synthase finden sich unter:

**Plastiden:** Plastiden sind pflanzentypische Organellen ebenfalls mit doppelter Hüllmembran. Die Äußere ist wiederum durchlässiger als die Innere. Daher ist die innere Membran mit vielen Translokatoren ausgestattet und der Hauptort der Lipidbiosynthese. Plastiden vermehren sich wie Mitochondrien nach dem Teilungsmodus der Bakterien. Alle Plastiden gehen aus Proplastiden in den Meristemen hervor, die sich wie Meristemzellen häufig teilen und sind prinzipiell ineinander umwandelbar. Lediglich die „Gerontoplasten“ in seneszenten Geweben sind Endstadien. Bei Dunkelheit entwickeln sich die Proplastiden zu „Etioplasten“. Sie ergrünen nicht sondern bleiben gelblich blass und weisen einen Prolamellarkörper auf, der sich bei Belichtung zu einem internen Membransystem differenziert. Der wichtigste Plastidentyp ist der Chlorplast. Die internen Membranen werden als Thylakoide bezeichnet und sind oft zu Stapeln, den Grana, geschichtet. Die Thylakoide stehen nicht mit der inneren Membran in Verbindung und stellen den Hauptphotosyntheseort dar, mit den dazu notwendigen Membranproteinen und Pigmenten.

**Zellkern:** Der Kern ist von einer hohlkugeligen Doppelmembran, die aus dem ER hervorgeht, umschlossen. Diese ist von zahlreichen Poren durchsetzt, die den Transport zwischen Kern und Cytoplasma erlauben. Der Kern enthält den Hauptteil der DNA der Zelle, neben etlichen Hilfs- und Strukturproteinen, das Chromatin. Es ist auf verschiedene lineare DNA-Fäden verteilt, die mehr oder weniger stark kondensiert vorliegen und als Chromosomen bezeichnet werden. Größe, Gestalt und Anzahl der Chromosomen bezeichnen den Karyotyp einer Zelle, ein wichtiges Merkmal in der Genetik, Systematik

und Phylogenie. Typischerweise liegt in jeder Zelle ein doppelter Chromosomensatz vor (diploide Zellen), ein einfacher Satz (haploid) bei Geschlechtszellen oder Gametophyten (z.B. Moospflänzchen). Bei vielen Pflanzen kommt es zur Vervielfachung der Chromosomen (Polyploidie).

**Mitose und Zellzyklus:** Bevor sich eine Zelle teilen kann, muss die DNA verdoppelt werden, damit sie auf zwei Tochterzellen verteilt werden kann. Das geschieht in der Interphase, der Arbeitsphase der Zelle. Diese ist in drei Abschnitte (G1, S, G2) unterteilt. Die G1 (engl. **Gap**) Phase bezeichnet den Bereich des Zellwachstums, in der S-Phase (Synthese) wird neue DNA synthetisiert und die G2 Phase bereitet die nächste Zellteilung vor. Auf die Interphase folgt die M-Phase (Mitose) in der die Chromosomen langsam kondensieren und in Richtung der Zellmitte wandern (Prophase). Zu der Zeit bildet sich das zunächst das Präprophaseband aus Mikrotubuli anschließend der Spindelapparat. In der Metaphase haben sich alle Chromosomen in der Teilungsebene angeordnet, die Schwesterchromatiden trennen sich am Centromer voneinander und werden von den Mikrotubuli des Spindelapparates in entgegengesetzte Richtung auseinander gezogen (Anaphase). Anschließend wird eine neue Zellwand und Kernhülle aufgebaut, und die Chromosomen dekondensieren (Telophase).

**Meiose:** bei der Meiose wird ein zusätzlicher Schritt eingeschoben. Zunächst ordnen sich die Schwesterchromosomen in der Teilungsebene an und werden voneinander getrennt. Anschließend folgt eine normale Mitose, bei der die Schwesterchromatiden getrennt werden. Auf diese Weise entstehen 4 haploide Zellen (z.B. Sporen oder Pollen).

### 3. Vorlesung: Gewebe der Pflanzen (Histologie)

#### Meristeme:

Nach der Befruchtung der Eizelle entwickelt sich der Embryo zunächst zu einem kugeligen  $\pm$  undifferenzierten Zellhaufen, versorgt durch den Suspensor. Dieser streckt sich und gliedert nach außen durch perikline Teilung (oberflächenparallel) das Protoderm ab. Aus ihm geht später die Epidermis hervor. Es umschließt das Grundmeristem, das spätere Grundgewebe, sowie das Procambium, Vorläufer des Leitgewebes. Im Zug der weiteren Entwicklung entstehen die Keimblätter, der Wurzel- und Sprosspol mit je einem Apikalmeristem. Aus diesen Meristemen gehen alle primären Gewebe hervor. Sie bestehen aus Initialen und deren Abkömmlingen. Initialen teilen sich und verbleiben im Meristem, ihre Abkömmlinge können sich noch weiter teilen, werden aber in den Pflanzenkörper eingebaut und entwickeln sich weiter. Dabei werden drei Prozesse unterschieden: Wachstum, Morphogenese und Differenzierung. Wachstum beschreibt die irreversible Größenzunahme nach der Teilung; Morphogenese den Prozess in dem die Zelle ihre endgültige Gestalt annimmt und Differenzierung den Vorgang in dem Zellen eines Meristems mit genetisch identischer Ausstattung sich zu ihrer endgültigen Bestimmung umwandeln. Alle drei Prozesse laufen mehr oder weniger zeitgleich ab.

**Sprossapikalmeristem:** Das Apikalmeristem ist komplizierter gebaut als das der Wurzel und in der Regel durch junge Blattanlagen in einer Knospe geschützt. Vom Meristem werden regelmäßig Blattprimordien und Knospenanlagen gebildet. Es besteht meist aus einer oder mehreren äußeren Schichten (Tunica) und dem darunter liegenden Corpus. Die Tunicazellen teilen sich vorwiegend antiklin (senkrecht zur Oberfläche) während die des Corpus sich in alle Richtungen teilen. Das Corpus besteht hauptsächlich aus einem zentralen Bereich sich wenig teilender Zellen (Zentralmutterzellen) und einem ringförmigen Randbereich sich stark teilender Zellen der mit Tunicazellen zusammen den peripheren Bereich des Meristems bildet. Direkt unter den Zentralmutterzellen liegt das Rippenmeristem. Das Protoderm geht immer auf die äußerste Tunicazellschicht zurück, Procambium und ein Teil des Grundmeristems (Vorläufer von primärer Rinde) auf die periphere Zone, der Rest des Grundmeristems (Vorläufer des Marks) auf das Rippenmeristem.

#### Grundgewebe und Bau der sekundären Zellwand

**Parenchym:** Das am wenigsten differenzierte Gewebe, bildet die Hauptgewebemasse der krautigen Pflanzen. Es besteht im Allgemeinen aus isodiametrischen Zellen, mit dünnen Cellulosewänden, das von großen Interzellularen durchzogen wird. Es kann spezielle Aufgaben übernehmen indem es als Speicherparenchym (Stärke, Proteine, Fette), oder Durchlüftungsgewebe (Schwammparenchym, Aërenchym) dient. Das chloroplastenreiche Blattgewebe wird als Chlorenchym bezeichnet. Bei sukkulenten Pflanzen wird Wasser in vergrößerten Parenchymzellen gespeichert (Hydrenchym).

**Kollenchym:** Festigungsgewebe wachsender und krautiger Pflanzen. Die Zellen sind im ausdifferenzierten Zustand lebend und weisen nur partielle Wandverdickungen auf (Ecken-, Kantenkollenchym). Die Zellwände bleiben im primären Zustand, wobei abwechselnd Cellulose- und Pektinlamellen aufgelagert werden. Die Festigkeit ist dementsprechend durchschnittlich.

**Sklerenchym:** Festigungsgewebe ausgewachsener Pflanzenteile, das im ausdifferenzierten Zustand tot ist. Es tritt in zwei Formen auf: entweder als lang gestreckte Faser oder als isodiametrische Steinzellen deren geschichtete sekundäre Zellwände aufgrund massiver Lignineinlagerung verholzt sind (z.B. Steinzellnester in Birnen). Sklerenchymfasern müssen nicht notwendigerweise verholzt sein (Weichfasern gegen Zugbelastung), sie weisen jedoch immer stark verdickte sekundäre Wände auf mit bis zu 90% Cellulose im

Trockengewicht. Bei Druckbelastung werden die Sekundärwände der Fasern auch lignifiziert (Hartfasern). Lignine sind Inkrusten der Sekundärwand die durch Polymerisation von Phenolkörpern entstehen und dabei das Wasser aus der Cellulosewand verdrängen. Dabei entsteht ein Riesenmolekül, welches das gesamte Cellulosemikrofibrillengerüst durchwuchert. Die Ligninmasse eines Baumes stellt vermutlich ein einziges Riesenmolekül dar. Durch Lignifizierung werden Zellwände sehr druckresistent. Sklerenchymfasern finden sich hauptsächlich in Sprossen, wo sie z.T. sehr lang werden können und industriell genutzt werden (Flachs bis 7cm; Cannabis (Hanf), Boehmeria (Rami) bis 50 cm). Blattfasern werden aus Agaven (Sisal), Corchorus (Jute) oder Bananen (Manilahanf) gewonnen. Sklerenchymfasern gehen aus isodiametrischen Zellen durch Spitzenwachstum hervor, dabei schieben sich die wachsenden Zellspitzen zwischen die benachbarten Zellen (intrusives Wachstum) zwischen denen dann neue Zellkontakte und auch Tüpfelverbindungen hergestellt werden.

**Kork, suberinisierte Zellwände:** Charakteristisch für Korkzellen ist die innen auf der Zellwand aufgelagerte Suberinschicht. Diese ist für Wasser und Gase praktisch undurchlässig, da in ihr dünne Wachslamellen eingelagert sind. Entfernt man das Wachs durch Extraktion, erhöht sich die Durchlässigkeit um 2 Größenordnungen. Übrig bleibt das mäßig hydrophobe Suberingerüst, ein dreidimensionales Polymer aus Fettsäuren, Fettalkoholen und ähnlichen Verbindungen. Kork wird bevorzugt in Borke, durch ein eigenes Meristem, das Phellem gebildet, kann aber auch als Wundgewebe angelegt werden. Im ausdifferenzierten Zustand ist Kork tot und stellt ein leichtes mit Luft gefülltes Gewebe mit hervorragenden Isolationseigenschaften dar.

**Epidermis mit Cuticula:** Die Epidermis ist das Abschlussgewebe aller primären Pflanzenorgane. Sie geht aus dem Protoderm des Meristems hervor und ist durch lückenlos aneinandergrenzende Zellen gekennzeichnet. Einzige Ausnahme stellen die Stomata dar. Bei vielen Arten weisen die Epidermiszellen undulierte Zellwandverläufe auf, so dass die Gefahr des Auseinanderreißen vermindert wird. Die äußere Zellwand kann vielgestaltig variiert werden; z.B. Papillen oder Haare. Die Cuticula liegt als extrazelluläre Membran der Epidermiszellwand auf und besteht aus einem Polymergrundgerüst (der Polyester Cutin) und darin eingelagerten, wie auch aufgelagerten löslichen Lipiden, den Wachsen. Hauptaufgabe ist der Schutz vor unkontrolliertem Wasserverlust, wobei die in die Cuticula eingelagerten Wachse, den wesentlichen Faktor für die geringe Wasserdurchlässigkeit darstellen. Auf der Cuticula können einzelne Substanzen, oder Gemische durch Selbstorganisation dreidimensionale Strukturen bilden: epicuticulare Wachskristalle. Diese übernehmen zahlreiche Aufgaben wie: Änderung der Lichtreflexion, Veränderung der Benetzbarkeit, Selbstreinigung.

**Endodermis:** Einzellagige Schicht, welche die Leitbündel umgibt. Besonders ausgeprägt in der Wurzel. In den Antiklinalwänden findet sich eine imprägnierte Stelle, die im Lichtmikroskop als Streifen zu erkennen ist. Es handelt sich um den „Casparýschen Streifen“ der den ungehinderten Durchtritt von Wasser und gelösten Substanzen versperrt. Später können weitere Wandschichten aufgelagert werden (sekundäre Endodermis). Bei den langlebigen Wurzeln der Monocotylen wird auch eine tertiäre Endodermis gebildet.

**Drüsengewebe:** Zellen mit oft vergrößerten Kernen, und relativ kleiner Vakuole (Ausnahme: die Sekrete werden in der Vakuole gespeichert). Sekrete: für Pflanzen nützliche Stoffe. Exkrete: schädliche Stoffe, die von der Pflanze abgesondert werden müssen. Hauptsyntheseorte für Sekrete ist das Cytoplasma mit stark entwickeltem ER und Golgi-Apparat. Teilweise werden die Stoffe in den Apoplasten (Zellwand) abgesondert, teilweise im Inneren gespeichert (Ölzellen, Harzkanäle, Milchröhren). Sekrete dienen dem Schutz der Pflanzen (z.B. Alkaloide, Glykoside, Phenole oder Terpene) oder der Anlockung von Bestäubern (z.B. Nektar, Duftstoffe, Parfümöle). Hoch spezialisierte Drüsen werden von Insektivoren für den Tierfang und die Verdauung der Beute eingesetzt, z.B. Sonnentau, Kannenpflanzen.

### **Idioblasten:**

Einzelne Zellen, die abweichende Form oder Funktion innerhalb eines ansonsten homogenen Gewebes haben.

**Stomata:** Sonderstruktur innerhalb der Epidermis als Öffnungen für den Gasaustausch und die Wasserdampfabgabe. Regelung über verschiedenen Parameter: z.B. Turgordruck, CO<sub>2</sub> Konzentration, Lichtstärke.

**Haare:** Einzelzellauswüchse der Epidermis, die unterschiedlichste Gestalt haben können. Sie sind entweder ein- oder mehrzellig, z.T. verkieselt (z.B. Brennessel, Blumennessel) oder verzweigt (*Arabidopsis*).

## **4. Vorlesung**

### **frühe Evolution der Pflanzen**

Zunächst Bakterien, teilweise photosynthesetreibend → Cyanobakterien  
Einzellige Grünalgen und andere Algengruppen  
Mehrzellige Algen, sessile Formen und ihre Anpassungen  
Einfache Lebensformen ohne feste Gliederung in Organe

### **Eroberung des Landes**

Erste Landpflanzen möglicherweise im Silur: Cooksonia  
Notwendige Anpassungen an das Landleben  
Cuticula  
Festigungsgewebe  
Leitgewebe

### **Ableitung und Entstehung der Organe: Telomtheorie:**

4 Elementarprozesse: Übergipfelung, Planantion, Verwachsung, Einkrümmung  
Ableitung der Sproßachsen und Wurzeln aus Telomen  
Ableitung der Blätter aus Telomen, Unterschied Mikro- und Makrophylle.

### **Blattfolge und Blattstellung bei Keimpflanzen**

Entwicklung der Keimpflanzen,  
Keimungstypen hypo- und epigäische Keimung, Sonderfall Gräser  
Primär und Folgeblätter, Hochblätter  
Blattstellung: wechsel-, gegenständig, zweizeilig quirlig

### **Unterschiede Monocotyle <-> Dicotyle**

Blätter, Bewurzelung, Blüten etc.

### **Die 4 Hauptgruppen der Landpflanzen**

**Moose:** keine Kormophyten nur ähnliche Wuchsform und Anklänge an Leitgewebe, Vermehrung durch Sporen, Gametophyt dominant

**Farne:** Kormophyten aber ohne sekundäres Dickenwachstum, Baumformen nur durch Wurzelmantel, Vermehrung durch Sporen, Sporophyt dominant

**Gymnospermen:** Holzpflanzen, Vermehrung durch Samen, Blüten mit frei liegenden Samenanlagen, Blüten eingeschlechtlich

**Angiospermen:** viele Kräuter, und Sträucher, Vermehrung durch Samen, Samenanlagen in Fruchtblätter eingeschlossen, zwittrige Blüten.

## **Kormusgrundbauplan: Prinzip der axillären Verzweigung**

**Wurzel:** immer blattlos, verzweigen sich und können neue Sprosse bilden, die aber wie Seitenwurzeln immer endogen entstehen. Wurzeln selber können überall entstehen (Adventivwurzeln).

**Spross:** gegliedert in Knoten (Nodien) und Zwischenknoten (Internodien). An den Nodien entwickeln sich Blätter und in deren Achseln Seitensprosse, aber exogen (axilläre Verzweigung).

**Blatt:** entspringt immer einem Spross, verzweigt sich nie, bildet also keine Blüten oder andere Seitensprosse.

## **Parallelentwicklungen bei Braunalgen**

Gliederung in Rhizoid, Cauloid und Phylloid

## **Homologie**

Als homolog werden Strukturen bezeichnet, die den gleichen entwicklungsgeschichtlichen Ursprung haben, also auf das gleiche Grundorgan zurückgeführt werden können, auch wenn das Erscheinungsbild anderes suggeriert.

## **Analogie**

Als analog werden Strukturen bezeichnet, die gleiches Aussehen haben oder die gleiche Funktion ausüben, aber auf unterschiedliche Organe zurückzuführen sind (z.B. Ranken die entweder aus Sprossen oder Blättern hervorgehen).

## **Homologiekriterien**

**1. Kriterium der Lage:** Aufgrund des Prinzips der axillären Verzweigung, lässt sich in der Regel die Identität einer Struktur leicht herleiten. In Einzelfällen müssen anatomische Untersuchungen (z.B. endogene oder exogene Entstehung) oder frühe ontogenetische Stadien (z.B. Vegetationspunkte) hinzugezogen werden.

**2. Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen.** Stacheln und Dornen lassen sich z.B. daran unterscheiden, dass Dornen von Leitbündeln versorgt werden (unabhängig ob Blatt oder Spross) und dass bei Sprossdornen oft Blattrudimente oder schlafende Knospen zu finden sind.

**3. Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen.** Gelegentlich lassen sich abweichende Strukturen dadurch leicht auf ein bestimmtes Organ zurückführen, daß es verbindende Zwischenformen gibt (z.B. Blattdornen der Berberitze sind durch die Blattfolge abzuleiten).

## **Beispiele für Metamorphosen der Grundorgane und Analogien**

Ranken

Dornen

Kletter- oder Schwimmwurzeln

Speicherblätter

## **Ausfall von einzelnen Organen**

**Spross:** Als einziges Organ kann der Spross nicht völlig reduziert werden, ohne die Fähigkeit des Wachstums zu verlieren, z.B. bewurzelte Blätter, die nicht mehr wachsen aber auch nicht absterben.

**Blätter:** Blätter können vollständig reduziert werden oder ausfallen, die Assimilation wird dann vom Spross oder den Wurzeln übernommen, z.B. blattlose Orchideen

**Wurzeln**: Wurzeln werden gelegentlich unter Verlust der Funktion zu Halteorganen reduziert oder fallen ganz aus, z.B. graue Tillandsien, Wasserlinsen.

### **Verzweigungstypen**

**Monopodiales Wachstum**: Wachstum durch eine ± gerade Hauptachse das durch ein Apikalmeristem weitergeführt wird auch wenn es gelegentlich Ruhephasen durchläuft. Monopodiales Wachstum führt in der Regel zu Bäumen.

**Sympodiales Wachstum**: Unterschiedliche Wuchsformen, bei denen das Wachstum durch eine Achselknospe unterhalb des Apikalmeristems weitergeführt wird. Letzteres kann seine Aktivität einstellen oder für eine Sonderstruktur aufgebraucht werden (Blüte, Infloreszenz, Ranke etc.). Sträucher haben grundsätzlich einen sympodialen Aufbau.

**Basitonie**: Innerhalb eines Verzweigungssystems werden die basalen Knospen gegenüber den apikalen gefördert (typisch für Sträucher)

**Akrotonie**: die apikalen Knospen werden gegenüber den basalen gefördert. Typisch für Bäume unabhängig ob monopodial oder sympodial aufgebaut.

### **Raunkiaer'sche Lebensformen**

**Phanerophyten**: Holzgewächse (Bäume und Sträucher) deren Knospen frostresistent sind und geschützt durch Knospenschuppen überwintern.

**Chamaephyten**: Halb- oder Zwergsträucher deren Erneuerungsknospen sich nahe dem Erdboden befinden und durch Schnee geschützt überwintern. Dazu gehören Spaliersträucher oder Polsterpflanzen.

**Kryptophyten (Geophyten)**: Stauden mit unterirdischen Überdauerungsorganen (Rhizome, Wurzelstöcke, Zwiebeln, Knollen). Überirdische Triebe werden jedes Jahr erneuert.

**Hemikryptophyten**: Übergangsform zwischen Chamae- und Kryptophyten. Die Erneuerungsknospen liegen unmittelbar dem Erdboden auf und werden durch Schnee oder Laub geschützt. Viele Rosettenpflanzen, Ausläuferpflanzen, Pflanzen mit kriechenden Sprossachsen, Wintergetreide.

**Therophyten**: keine Überdauerungsorgane, die Pflanze übersteht ungünstige Perioden als Samen.

## 5. Vorlesung

### Bau der primären Sprossachse

Sprossachsen werden, wie Wurzeln und Blätter, als Verwachsungsprodukte ursprünglich gabelig verzweigter Achsensysteme (Telome) interpretiert. Sie besitzen zwei Wachstumspunkte mit je einem Spitzenmeristem, dem Spross- und dem Wurzelpol (Ausnahme z.B. Gräser mit intercalaren Meristemen). Diese verlängern den Organismus für die Zeit ihrer Existenz, der damit potenziell zu unbegrenztem Längenwachstum befähigt ist. Ein Spross besteht aus vier Geweben: der Epidermis (Abschlussgewebe), der primären Rinde (Grundgewebe), dem Leitgewebe (Leitbündel) und dem vom Leitgewebe umgebenen Mark. Das **Mark** besteht aus einfachen Parenchymzellen und dient im ausdifferenzierten Zustand oft der Speicherung (Stärkekörner) oder kann auch absterben (z.B. Holunder). Bei vielen Arten zerreißt es beim Wachstum und es entsteht eine Markhöhle.

Vom Spitzenmeristem werden in regelmäßigen Abständen Nodien (Knoten) gebildet, die sowohl Blätter als auch Seitenknospen tragen. Dazwischen liegen unterschiedlich lange Abschnitte, die Internodien, die den Längenzuwachs bestimmen. Internodien können sehr kurz sein (unter einem mm bei Kurztrieben oder Rosettenpflanzen) oder bis zu einem Meter (z.B. Bambus). Typisch sind einige Zentimeter. Bei vielen Pflanzen ist die Grundgliederung so starken Veränderungen unterworfen, dass Nodien und Internodien nicht mehr zu erkennen sind (z.B. Blütenstände der Asteraceen, Baumstämme).

Die **Epidermis** hat generell einen sehr einheitlichen Aufbau, unabhängig ob beim Spross oder beim Blatt und ist bei beiden Organen mit Spaltöffnungen durchsetzt. Regelmäßig finden sich Trichome, Emergenzen oder Drüsen. Im Falle von sekundärem Dickenwachstum zerreißt die Epidermis und wird durch ein sekundäres Abschlussgewebe ersetzt (sekundäre Rinde, Borke).

**Primäre Rinde:** Die primäre Rinde besteht im Wesentlichen aus Parenchymzellen, die vielfach Chloroplasten enthalten. Diese sind normalerweise isodiametrisch, dünnwandig und das Gewebe ist von zahlreichen Interzellularen durchzogen. Im Randbereich der Rinde liegen oft Kollenchyme oder Sklerenchyme vor, die die Sprossachsen stabilisieren. Gelegentlich kann es bei subepidermalen Zellen zur Auflagerung von Suberin kommen. In diesem Fall spricht man von einer Hypodermis.

### Leitgewebe, Leitbündel

**Evolution des Leitgewebes:** Mit dem Übergang zum Landleben ergab sich neben dem Verdunstungsschutz auch die Notwendigkeit eine effektive Struktur zur internen Wasserleitung zu erwerben. Eine solche Struktur, das Leitgewebe, lässt sich schon bei den ersten möglichen Landpflanzen nachweisen. Es handelt sich um einen sehr dünnen zentralen Leitgewebestrang aus einfachen Tracheiden. Die Tracheide stellt die einfachste Form der Leitgewebezellen dar. Es sind lang gezogene (prosenchymatische) Zellen, deren Enden spitz zulaufen und die mit Tüpfeln untereinander verbunden sind. Im ausdifferenzierten Zustand sind sie tot. Nur im toten Zustand sind Zellen in der Lage im nennenswerten Umfang Wasser zu leiten. Das Auflösen des Protoplasten erhöht die Leitfähigkeit gegenüber Parenchym um 6 Zehnerpotenzen. Tracheiden sind verholzt und weisen charakteristische innere Wandverstärkungen auf. Diese sind notwendig, da durch den Transpirationssog innerhalb der Zellen ein Unterdruck herrscht. Der kann so stark sein, dass die Zellen kollabieren. Um dem entgegen zu wirken, wird die Druckstabilität erhöht. Je nach Art der Versteifung werden sie Ring-, Netz- oder Schraubentracheiden genannt. Die Gesamtheit des primären Leitgewebes einer Pflanze wird als **Stele** bezeichnet.

**Stelentypen und Stelärtheorie:** Vorformen der Leitgewebe finden sich bei Moosen, es sind keine echten Tracheiden, aber die Untergliederung des Sprosses in einen zentralen Strang mit Hydroiden (Wasserleitung) und Leptoiden (Assimilateleitung), sowie Strukturen, die Blattspursträngen ähnlich sind, zeigen eine formale Ähnlichkeit mit Kormophyten.

**Protostele:** einfachste Form des Leitgewebes, dünner Zentralstrang mit verholzten, versteiften Tracheiden (Unterdruck!). Bei rezenten Pflanzen ist kaum eine Protostele zu finden (wenige Farne). Sie war verbreitet bei devonischen frühen Landpflanzen (z.B. *Rhynia*, *Aglaophyton*). Für die dünnen Achsen ausreichende, sonst wenig effektive Wasserleitung, kein Beitrag zur mechanischen Stabilität.

**Aktinostele:** funktionell vergleichbar mit Protostele, ähnliche Effektivität in der Wasserleitung, mit leicht sternförmig in das Parenchym hineinragendem Xylem.

**Plectostele:** funktionell ebenfalls mit Protostele gleichzusetzen, aber teilweise durch Parenchym untergliedert.

**Siphonostele:** erster Stelentyp mit Mark. Obwohl eine geringere Anzahl wasserleitender Elemente als bei einer geschlossenen Stele vorhanden sind, ist die Effektivität der Wasserleitung gleich, da der Abstand der Xylemoberfläche zur Sprossoberfläche und damit der Druckgradient zwischen Xylem und transpirierender Oberfläche, die wichtigste Größe darstellt. Vorherrschender Stelentyp der Farne.

**Eustele:** moderne Form der Wasserleitungsgewebe bei dikotylen Samenpflanzen. Sie ist charakterisiert durch isolierte Leitbündel, die von Parenchymsträngen getrennt und von einer gemeinsamen Leitbündelscheide umgeben sind. Man führt die Eustele aufgrund dieser Leitbündelscheide auf ein einziges konzentrisches Leitbündel zurück, das sekundär fragmentiert wurde. Sie wird als unabhängige Entwicklung aus der Protostele angesehen und den Stelen der Gefäßkryptogamen gegenüber gestellt.

**Ataktostele:** Leitgewebe der Monocotylen, mit vielen über den Sprossquerschnitt verteilten Leitbündeln.

**Effektivität der Wasserleitung:** In Simulationen konnte gezeigt werden, dass die Evolution des Leitgewebes weitgehend durch die Zunahme des Achsendurchmessers bestimmt wird. Bei dünnen Achsen ist eine Protostele sinnvoll. Bei größeren Durchmessern spart eine Siphonostele Material („Holz ist teuer“), muss aber mit weniger Elementen gleiche Wassermengen transportieren. Daher muss die Durchflussrate und damit der Druckgradient erhöht werden. Das wiederum erhöht aber die Gefahr der Embolie und kann wiederum durch Vergrößerung der Elementdurchmesser kompensiert werden.

### **Leitbündel und ihre Entwicklung bei Angiospermen**

Die Leitbündel gehen auf den Procambiumstrang des Meristems zurück. Sie strecken sich sehr schnell und unterscheiden sich daher deutlich vom umgebenden Grundmeristem. Schon sehr früh verlaufen Procambiumstränge zu den Blattanlagen. Sie werden zu Blatt- und Zweigspuren, die von den Leitbündeln abzweigen, später die Blätter und Seitenzweige versorgen und als Protoxylem und Protophloem bezeichnet werden. Sie machen die Streckung der anderen Zellen nicht mit, zerreißen oft und werden durch neue Leitelemente,

das Metaxylem bzw. –phloem ersetzt. Insgesamt stellen die Leitbündel ein komplexes dreidimensionales Netzwerk dar. Bei den dikotylen Pflanzen bleibt ein Teil des Procambiums teilungsfähig (fasciculäres Kambium). Es trennt Xylem und Phloem voneinander und wird mit Beginn des Dickenwachstums aktiv und bildet nach innen sekundäres Xylem und nach außen Phloem (offen kollaterale Leitbündel). Bei den Monocotylen wird das Cambium bei der Leitbündelbildung aufgebraucht, so daß kein normales Dickenwachstum mehr möglich ist (geschlossen kollaterale Leitbündel).

**Xylem:** besteht aus Tracheiden und Tracheen. Während Tracheiden bei allen Gefäßpflanzen vorkommen und die Hauptzellform des Xylems darstellen, finden sich Tracheen nur bei Angiospermen und einigen wenigen Vertretern der Farne und Gymnospermen. Sie haben einen größeren Durchmesser und stoßen stumpf wie Kanalrohre aufeinander. Ihre Querwände sind meist vollständig aufgelöst. Der größere Durchmesser erlaubt höhere Durchflussraten, was durch das „Gesetz von Hagen und Poiseuille“ beschrieben wird. Danach ist die Durchflussrate (Q) abhängig von der 4. Potenz des Radius einer Kapillare. Gefäßdurchmesser können bis über 0,7 mm betragen und sind besonders groß bei Lianen. Dort beträgt die Transportgeschwindigkeit bis zu 150 m/h, während sonst maximal 60 m erreicht werden.

$$Q = \frac{\pi r^4 dP}{8\mu dL}$$

Q= Durchflussrate  
r= Radius der Kapillare  
P= Druck  
L= Länge  
μ= Viskosität des Wassers

Gesetz von Hagen und Poiseuille

**Phloem:** Im Gegensatz zum Xylem ist die Transportrichtung im Phloem von der Spitze weg und das Gewebe im ausdifferenzierten Zustand lebend. Bei den Angiospermen finden sich zwei verschiedene Zelltypen im Phloem: Siebröhren und Geleitzellen. Sie sind das Produkt der inäqualen Teilung einer Mutterzelle. Die Siebröhre ist das eigentliche Leitelement, löst im Lauf der Differenzierung Kern, Dictyosomen, Ribosomen und Vakuole auf, behält aber den Protoplasten und einige Plastiden. Die Siebröhren sind untereinander durch vergrößerte Plasmodesmen verbunden (Siebporen), die zu Siebfeldern zusammentreten. Jede Röhre wird von einer Geleitzelle begleitet, die durch zahlreiche Plasmodesmen engen Kontakt zu den Röhren hat und sie physiologisch kontrolliert. Stellen die Siebröhren ihre Tätigkeit ein, dann werden die Poren durch Callose verschlossen. Typischerweise bleibt Phloem für eine Vegetationsperiode aktiv, kann aber auch (z.B. bei Monocotylen) mehrere Jahre funktionsfähig sein.

**Leitbündeltypen:** Xylem und Phloem können in unterschiedlichen Anordnungen vorliegen. Bei konzentrischen Leitbündeln liegt entweder das Xylem oder Phloem ringförmig um das jeweils andere Leitgewebe. Kollaterale Leitbündel können Xylem und Phloem sowohl innen als auch außen haben oder Phloem liegt sowohl innen als auch außen vor (bikollateral).

## 6. Vorlesung

### Sekundärer Bau der Sproßachse

Nach Abschluss des primären Wachstums kommt es bei zahlreichen Arten zu einem sekundären Dickenwachstum. Dazu sind nur diejenigen Pflanzen in der Lage, die in ihren Leitbündeln einen Rest des Procambiums erhalten haben (fasciculäres Kambium) oder von vorneherein einen geschlossenen Kambiumring aufweisen. In wenigen Ausnahmefällen kommt es zum anormalen sekundären Dickenwachstum bei einigen Monocotylen.

**Sekundäres Dickenwachstum:** Typischerweise wird bei dicotylen Pflanzen, die über ringförmig angeordnete Leitbündel verfügen, nach dem Abschluss des primären Wachstums das fasciculäre Kambium aktiv. Etwa zur gleichen Zeit differenziert sich durch Reembryonalisierung von Rindenzellen das so genannte interfasciculäre Kambium. Es verbindet die einzelnen Leitbündel, so dass ein geschlossener Kambiumring entsteht. Das Kambium bildet nun nach innen sekundäres Xylem (Holz) und nach außen sekundäre Rinde (Bast) und wird daher als bifaciales Kambium bezeichnet. Die nachfolgende Entwicklung ist mit der derjenigen Pflanzen identisch, die von vorneherein einen geschlossenen Kambiumring besitzen (z.B. Laubbäume). Das Kambium bildet sekundäre Gewebe entweder kontinuierlich (z.B. in den Tropen) oder ist in bestimmten Jahreszeiten aktiv (z.B. temperate Zonen). Die Angiospermen und Gymnospermen weisen unterschiedlich komplexe sekundäre Sprossachsen auf, wobei sich die Gymnospermen durch eine deutlich geringe Anzahl von Zelltypen auszeichnen.

### Gymnospermenholz

Die Hauptmasse des Gymnospermenholzes besteht aus Tracheiden. Es handelt sich um lang gestreckte Zellen mit verdickten und verholzten Zellwänden. Sie übernehmen sowohl die Wasserleitungs- als auch die Festigungsfunktion. Tracheiden sind zwischen 1 und 5 mm lang und im Schnitt etwa 30-60  $\mu\text{m}$  weit. Die maximale Transportgeschwindigkeit liegt bei 0,4 mm/s. An den zugespitzten Enden, wo zwei Tracheiden aneinander stoßen, finden sich gehäuft **Tüpfel**, die aufgrund ihrer besonderen Form als **Hoftüpfel** bezeichnet werden. Er besteht aus einer Öffnung (Porus), die keine sekundären Zellwände aufweist und einem aus Mittellamelle und Primärwänden bestehenden Torus. Der zentrale Teil des Torus ist verdickt und etwas größer als der Porus, so dass er bei Bedarf diese Öffnung verschließen kann. Der zentrale Teil des Torus ist wasserundurchlässig aber von einem lockeren Fasergeflecht umgeben, das die freien Durchtritt von Wasser und Ionen erlaubt. Hoftüpfel sind nur in den Radialwänden vorhanden, d.h. den Zellwänden die senkrecht zur Oberfläche stehen.

**Jahresringe:** Holzpflanzen der temperaten Zonen wachsen nur in der Vegetationsperiode. Um im Frühjahr das für den Zuwachs nötige Wasser effektiv verteilen zu können, sind die zuerst gebildeten Tracheiden in der Regel weitleumiger (Frühholz) als die später im Jahr gebildeten (Spätholz). Der Übergang von Spät- zu Frühholz ist deutlich zu erkennen und wird als Jahresring bezeichnet. In Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen fallen die Jahresringe unterschiedlich dick aus, und das unabhängig vom betrachteten Individuum. Durch Vergleich der Jahresringabfolge, kann das Alter eines gefundenen Holzstücks für eine bestimmte Region oft sehr genau bestimmt werden (Dendrochronologie). Für Eichen und Tannen konnten so Chronologien über bis zu 2500 Jahre erstellt werden. In den USA reichen sie bis ins 7. Jahrtausend vor Christus zurück. Das Zählen von Jahresringen erlaubt das Alter von Bäumen exakt zu bestimmen. Die ältesten bekannten Einzelbäume haben ein Alter von mehreren tausend Jahren: *Pinus longaeva* (4900 Jahre), Mammutbäume (3500 Jahre), *Fitzroya cupressoides* (3600 Jahre). Die ältesten Pflanzen sind möglicherweise klonal wachsende Pflanzen wie *Larrea divaricata* (Creosote-Busch, geschätzt 12.000

Jahre, „King Clone“) oder eine klonale Population von *Lomatia tasmanica*, die auf etwa 43.000 Jahre geschätzt wird.

**Harzkanäle:** Neben den Tracheiden finden sich im Holz der Gymnospermen nur zwei Arten parenchymatischen Gewebes. In axialer Richtung sind das Harzkanäle. Sie sind charakteristisch für Kiefern und stellen schizogen entstandene Kanäle dar (durch Auflösung der Mittellamellen), die von dünnwandigen Parenchymzellen ausgekleidet werden. Diese produzieren Harze, die bei Verletzung austreten und einen Wundverschluss darstellen. Das Kiefernharz wurde lange Zeit gewonnen und zur Terpentinherstellung verwendet.

**Holzstrahlen:** In radialer Richtung wird der Holzkörper von einzellreihigem Parenchym, den Holzstrahlen durchzogen. Es dient sowohl der Speicherung von Nährstoffen wie auch dem Quertransport. Das Holzparenchym ist durch einseitig behöftete Tüpfel mit den Tracheiden verbunden. Bei der Kiefer sind sie besonders groß und werden als Fenstertüpfel bezeichnet. Daneben finden sich bei der Kiefer in den Holzstrahlen oben und unten so genannte Quertracheiden für den Wassertransport. Gelegentlich sind auch Harzkanäle in Holzstrahlen anzutreffen.

**Sekundäres Phloem (Bast):** Nach Außen bildet das Kambium sekundäres Phloem oder Bast. Es besteht aus Siebzellen und Phloemparenchym (Weichbast) als auch Phloemfasern (Hartbast). Anders als bei den Angiospermen gibt es keine inäquale Teilung einer Mutterzelle zu Siebröhre und Geleitzelle, aber auch bei den Gymnospermen sind besondere parenchymatische Zellen mit den Siebzellen assoziiert, die so genannten Strasburgerzellen. Sie übernehmen wahrscheinlich eine ähnliche Funktion wie die Geleitzellen, wenn sie auch auf andere Weise entstehen.

### **Anomales Dickenwachstum bei Monocotylen**

Bei den Monocotylen wird das Kambium zur Leitbündelbildung aufgebraucht, so dass kein sekundäres Dickenwachstum wie bei den Gymnospermen oder Dicotylen möglich ist. Die geschlossen kollateralen Leitbündel liegen verstreut im Sprossquerschnitt vor, eingebettet in Parenchym. Sekundäres Dickenwachstum ist nur möglich, wenn aus dem Rindengewebe durch Reembryonalisierung ein Kambium entsteht. Dieses bildet dann aber nicht Holz, sondern weiterhin Parenchym und in gewissen Abständen einzelne Leitbündel sowie sekundäre Rinde. Auf diese Weise bleibt der Charakter der Sprossachse auch im sekundären Zustand erhalten. Monocotyle können zwar baumförmig werden, erreichen aber nicht die Dimensionen von dicotylen Pflanzen oder Gymnospermen. Bekannte Beispiele sind: Aloe, Yucca, Drachenbäume.

### **Primäres Dickenwachstum**

In Ausnahmefällen sind Pflanzen in der Lage nur durch primäres Dickenwachstum zu baumförmiger Gestalt heranzuwachsen. Das geschieht durch große primäre Verdickungsmeristeme (z.B. Palmen) oder die parenchymale Form des Dickenwachstums. Bei letzterem teilen sich ausdifferenzierte Zellen der primären Rinde (kortikale Form, z.B. Kakteen) und teilweise auch des Marks (medulläre Form, z.B. Kohlrabi, Kartoffel), was dann zu einer Umfangserweiterung führt. Diese Art des Dickenwachstums ist bei einigen krautigen Pflanzen anzutreffen.

Beim primären Dickenwachstum der Palmen befindet sich unterhalb der Blattbasen und des normal entwickelten Apikalmeristems ein mächtiges Verdickungsmeristem, das den endgültigen Umfang des Stammes festlegt, bevor er in die Länge wächst.

## 7. Vorlesung

### Sekundärer Bau der Sprossachse: das Holz der Dikotylen.

Das Holz der Laubbäume ist gegenüber dem der Nadelhölzer komplexer gebaut. Tracheiden treten als Wasserleitungselemente zurück. Diese Funktion wird vollständig von den **Tracheen** übernommen. Sie sind mechanisch weniger stabil, daher sind in das Holz Fasern eingestreut: die **Holz- oder Libriformfasern**. Sie sind anhand der Tüpfel leicht zu erkennen. Neben den Fasern ist zusätzlich **axiales Holzparenchym** vorhanden. Es umgibt typischerweise die Tracheen (**Kontaktparenchym**). Das Parenchym kann Zucker und andere Stoffe in die Tracheen abgeben und so den osmotischen Druck erhöhen. Im Frühjahr, beim Laubaustrieb, wenn kein Transpirationssog vorhanden ist, wird so wahrscheinlich der nötige Druck für die Blattentfaltung erzeugt. Den stark zuckerhaltigen Saft kann man bei einigen Arten gewinnen (Ahornsirup, von *Acer saccharum*) oder er tritt bei Verletzungen aus (Blutungssaft). Im Herbst wachsen die Mittellamellen der Tüpfel bei einigen Arten blasenartig in die Tracheen ein und verschließen diese (**Thyllenbildung**). Beim Ulmensterben wird diese Reaktion durch einen Pilz im Leitgewebe provoziert. Das aktiv leitende Xylem verschließt sich selbst und der Baum stirbt dadurch ab.

Die Holzstrahlen sind gegenüber denen der Nadelbäume größer. Sie sind bis zu 20 Zellen breit und mehrere Hundert Zellen hoch. Ihr Anteil am Holzkörper kann bis zu 20% betragen, während er bei Nadelbäumen kaum mehr als 8% ausmacht.

Die unterschiedlichen Zelltypen sind im Holz mikroskopisch an ihren Tüpfeln zu erkennen. Tracheiden weisen die für Nadelbäume charakteristischen Hoftüpfel auf. Parenchymzellen sind untereinander durch einfache Tüpfel verbunden. Das gilt auch für die im ausdifferenzierten Zustand toten Holzfasern. Bei diesen ist der Tüpfelkanal jedoch nicht rund, sondern parallel zu den schräg verlaufenden Cellulosefasern elliptisch gestreckt. Da zwei aufeinander liegende Wände benachbarter Zellen oft um etwa 90° versetzt laufende Fasern haben, erkennt man die Tüpfel an ihrer typischen X-Struktur. Tracheen haben ebenfalls Hoftüpfel, oft jedoch nicht mit einem runden, sondern mit einem schlitzförmigen Porus.

Im Querschnitt lässt sich leicht die unterschiedliche Struktur des Holzes erkennen, was für die Bestimmung der Holzart sowie die Beurteilung der Holzqualität von großer Wichtigkeit ist.

Die Tracheen können auf den Bereich der Jahresringe begrenzt sein (ringporiges Holz) oder über den gesamten Querschnitt gleichmäßig verteilt (zerstreut porig). Sind die Gefäße sehr groß bezeichnet man das Holz als makroporig, bei kleinen Gefäßen als mikroporig. Ein hoher Anteil an Holzfasern erhöht die mechanische Festigkeit, ein hoher Anteil von Gefäßen verringert die Festigkeit. Breite Holzstrahlen erhöhen ebenfalls die Flexibilität, was insbesondere für Lianen wichtig ist.

### Sekundäre Rinde

Das Kambium bildet nach außen sekundäres Phloem, **den Bast**. Er besteht aus Siebröhren und den entsprechenden Geleitzellen, Phloemparenchym und Bastfasern. Letztere bezeichnet man als Hart- ersteres als Weichbast. Die Holzstrahlen setzen sich im Phloem fort und werden als Phloemstrahlen bezeichnet. Im Zuge des sekundären Dickenwachstums muss der Bast der Umfangserweiterung folgen, was im Wesentlichen durch die Erweiterung (Dilatation) der Phloemstrahlen geschieht. Das Phloem ist in der Regel nur eine Vegetationsperiode aktiv und wird durch das Dickenwachstum zerdrückt.

Außerhalb des Phloems, im Bereich der primären Rinde wird durch Reembryonalisierung von Rindenzellen ein neues Kambium angelegt, das Korkkambium oder **Phellogen**. Es besteht nur aus einer teilungsfähigen Zelllage. Nach Innen bildet es in der Regel nur eine weitere Zelllage, das **Phellogerm**, nach Außen jedoch eine dicke Lage aus verkorkten Zellen, das **Phellem**. Bei einigen Baumarten wie der Buche bleibt dieses sekundäre Abschlussgewebe zeitlebens aktiv. Bei anderen wird es nach mehr oder weniger langer Zeit durch ein tertiäres Abschlussgewebe ersetzt, der **Borke**.

### **Borke**

Borke ist ein tertiäres Abschlussgewebe. Es geht aus sekundären Tiefenmeristemen hervor, die aus reembryonalisierten Rindenparenchymzellen entstehen. Das Meristem selber besteht wieder nur aus dem Phellogen, das nach außen Phellem bildet. Die Zellen des Phellogs sind verkorkt. **Kork** ist eine Auflagerung (Akkruste) der Sekundärwand und macht diese praktisch undurchlässig für Wasser und Gase. Die Gerüstsubstanz des Korks ist Suberin, ein Polymer ähnlich dem Cutin nur mit einem höheren Vernetzungsgrad und aromatischen Verbindungen. Dieses Polymer ist mit Wachslamellen durchsetzt, die für die geringe Durchlässigkeit verantwortlich sind. Kork wird auch als Verschlusssubstanz bei Wundreaktionen gebildet (z.B. Schorf bei Äpfeln oder Kartoffeln). Die geringe Durchlässigkeit macht man sich bei der Verwendung als Korken zu Nutze, gleichzeitig schützt er Bäume auch vor dem Einfluss von Feuer (Nutzung als Dämmstoff) oder vor mikrobiellem Befall, da es praktisch nicht abgebaut werden kann. Je nach Anlage des Tiefenmeristems unterscheidet man unterschiedliche Borkentypen wie Ringel-, Streifen-, oder Schuppenborke.

### **Lentizellen**

Sonderstrukturen in der sekundären Rinde aus aufgelockertem Gewebe, diese besteht aus verkorkten Zellen. Die Lentizellen übernehmen die Funktion von Stomata und sorgen dafür, dass die Rindenzellen mit Sauerstoff versorgt werden. Sie werden ebenfalls vom Phellogen gebildet.

### **Biomechanik**

Pflanzen haben im Laufe der Evolution mit verschiedenen Materialkombinationen experimentiert, um einen baumförmigen Wuchs zu erzielen. Die meisten dieser Konstruktionen sind ausgestorben. Überlebt haben neben echten Bäumen mit normalem sekundärem Dickenwachstum, nur wenige Monocotyle mit primärem (Palmen) oder anomalem sekundärem Dickenwachstum (*Yucca*, *Dracaena*). Eine weitere Besonderheit sind Hohlrohrkonstruktionen (z.B. Bambus). Diese haben den Vorteil, dass sie schnell wachsen können und für große Höhen nur wenig Material benötigen. Der Nachteil ist, wie bei den Palmen, dass sie sich kaum nachträglich an veränderte Belastungen anpassen können.

Ein Hohlrohr verändert unter Biegebelastung seine Form, d.h. es wird oval. Bei steigender Belastung knickt es ab -> irreversibles Totalversagen. Um dieses Versagensereignis zu verhindern, wird der Spross in regelmäßigen Abständen durch Querwände unterteilt, um die Ovalisierung zu unterdrücken.

### **Sprossmetamorphosen**

Wie alle anderen Organe auch kann der Spross unter funktionellem Zwang stark angewandelt werden. Etlichen Pflanzen dient er als Speicherorgan für Wasser (z.B. Sukkulenz bei Kakteen) oder für Stärke (z.B. Kartoffel). Teilweise wird er blattartig angewandelt (Phyllocladien).

**Bäume** werden im Verlauf des Wachstums immer dicker und biegesteifer, der so genannte Biegeelastizitätsmodul steigt kontinuierlich an und die Versagenswahrscheinlichkeit sinkt. Für *Lianen* wäre das fatal, da sie einen flexiblen Stamm benötigen um die Bewegungen des Trägerbaums auszugleichen. Nur während der Jugendentwicklung benötigen sie einen biegesteifen Stamm, bis sie mittels einer rotierenden „Suchpeitsche“ einen Trägerbaum gefunden haben. Danach wird großlumiges Holz mit breiten Holzstrahlen und geringer Steifigkeit gebildet und der Biegeelastizitätsmodul sinkt kontinuierlich mit zunehmendem Wachstum. Bei alten Lianen wird der Stamm bei entsprechenden Durchmessern dennoch sehr steif. Daher wird er entlang der Holzstrahlen fragmentiert, um die Elastizität wieder zu erhöhen und ähnelt dann einem Stahlseil.

**Spreizklammer** stellen eine Zwischenform zwischen Baum und Liane dar. Sie können bis zu einer gewissen Höhe selbst tragend wachsen, benötigen dann aber eine Trägerstruktur (z.B. Rosen, Brombeeren). Ihr Biegeelastizitätsmodul bleibt während des Wachstums weitgehend konstant.

Verbindet man biomechanische anatomische Untersuchungen mit molekularsystematischen Daten, dann lässt sich die Evolution verschiedener Wuchsformen nachvollziehen. Aufgrund derartiger Daten konnten wir erstmals nachweisen, dass selbst tragende Arten der Aristolochiaceen wahrscheinlich aus Lianen hervorgegangen sind.

## 8. Vorlesung, Bionik

Die Bionik versucht Erkenntnisse aus der Biologie in technische Anwendungen zu übertragen. Dabei werden die Vorbilder nicht einfach kopiert, sondern entsprechend der Anforderungen aus der Technik modifiziert und angepasst. Das entspricht eher einem kreativen Neuerfinden, als einer bloßen Blaupause.

Zu den in der Vorlesung gezeigten Beispielen ist relativ viel Information im Internet vorhanden. Die folgenden Quellen werden zum Studium empfohlen.

[www.biokon.net](http://www.biokon.net)

[www.kompetenznetz-biomimetik.de](http://www.kompetenznetz-biomimetik.de)

[www.bionik.uni-bonn.de](http://www.bionik.uni-bonn.de)

[www.gtbb.org](http://www.gtbb.org)

[www.lotus-effekt.de](http://www.lotus-effekt.de)

[www.mattheck.de](http://www.mattheck.de)

[www.landesmuseum-mannheim.de/bionik/start.htm](http://www.landesmuseum-mannheim.de/bionik/start.htm)

Von diesen Seiten ausgehend finden sich zahlreiche weitere links zu detaillierteren Darstellungen zu einzelnen Themen.

## 9. Vorlesung Morphologie und Anatomie des Blattes

Die Blätter stellen Anhangsorgane der Sprossachse dar, die seitlich aus dem Spitzenmeristem entstehen. Sie sind das Organ, das durch Anpassung an unterschiedlichste funktionelle Erfordernisse die größte Formenmannigfaltigkeit aufweist.

### Evolution der Blätter

Die Blattentstehung hat wohl im Verlauf des Devon stattgefunden. Sowohl Mikrophyllie als auch Megaphylle entstanden etwa zu gleichen Zeit. Mikrophyllie sind charakteristisch für Bärlappgewächse, Megaphylle für praktisch alle anderen Pflanzengruppen. Am Ende des Devons gibt es zahlreiche Pflanzen mit großen wedelartigen Blättern. Die Telomtheorie leitet Blätter durch Verwachsung und Planation aus einfachen wenig differenzierten Sprossgliedern (Telomen) ab.

### Blattaufbau

Das Blatt lässt sich in Unterblatt, bestehend aus dem Blattgrund und den Nebenblättern (Stipeln) und Oberblatt, bestehend aus Blattstiel (Petiolus) und Blattspreite (Lamina), unterteilen. Der Blattgrund besteht bei dikotylen Pflanzen typischerweise aus einer verbreiterten Ansatzstelle, bei den Monocotylen ist er oft Stengel umfassend.

**Blattentwicklung bei Dikotylen:** Ausgehend vom Spitzenmeristem entwickelt sich aus Zellgruppen der verschiedenen Lagen der Randzone (Gründerzellen) ein zapfenartiger Blattvorläufer, das Primordium. Das Unterblatt geht aus dem basalen Teil des Primordiums hervor. Es stellt eine verbreiterte Ansatzstelle dar, die in Einzelfällen die Sprossachse scheidenartig umschließen kann. Zum Unterblatt zählen auch die Stipeln, die als seitliche Auswüchse entstehen, aber nur in bestimmten Pflanzengruppen vorkommen und oft früh wieder abfallen. In wenigen Fällen werden sie gegenüber dem Oberblatt dominant (einige Fabaceae) und oder ähnlich der eigentlichen Spreite (Labkraut). Aus der Spitze des Primordiums geht später die Blattspreite hervor indem sich am Rand sich ein dichtes Band von Zellen ausbildet. Die zentralen Zellen differenzieren sich zur Mittelrippe (Rachis). Das Längen- und Flächenwachstum erfolgt weitgehend intercalar, d.h. Zellteilung und –streckung finden im Bereich der gesamten Spreite statt. Zwischen Blattspreite und Unterblatt wird durch intercalares Wachstum der Blattstiel gebildet, der sich durch Aktivität eines adaxialen Meristem ± stark abrundet. Im Falle blattartiger Blattstiele spricht man von Phyllodien (z.B. Akazien). Bei so genannten „sitzenden“ Blättern fehlt der Blattstiel und die Spreite setzt direkt am Spross an. Bei gleichmäßiger Aktivität des Randmeristems entstehen ungeteilte ganzrandige Blätter. Durch ungleiche Aktivität entsteht die gesamte Vielfalt von Blattmorphologien und Blattrandtypen, die in umfangreichen morphologischen Werken und Bestimmungsbüchern beschrieben sind.

**Blattentwicklung bei Monocotylen:** Das typische Monocotylenblatt ist ganzrandig, schmal, ohne deutliche Gliederung in Blattstiel und Spreite. Es geht ± übergangslos in die Blattbasis über. Vielfach ist eine kräftige Blattscheide entwickelt (z.B. Gräser). Bei den meisten Arten besteht das Blatt wahrscheinlich nur aus dem durch intercalares Wachstum stark verlängerten Unterblatt, während das Oberblatt auf rudimentäre Anhängsel (Vorläuferspitze) reduziert ist. Auf diese Weise ließe sich auch die parallele Nervatur erklären. Von dieser Regel gibt es etliche Ausnahmen, wie z.B. die Aronstabgewächse, die typische Dikotylenblätter ausbilden.

### Blattstellung

Blätter werden vom Meristem in regelmäßigen Abständen gebildet und nehmen dabei eine spezifische Anordnung entlang der Sprossachse ein. Der häufigste Fall ist eine

wechselständige Blattstellung, bei der pro Nodium ein Blatt gebildet wird und das jeweils folgende in einem festgelegten Winkel gegenüber dem vorhergehenden versetzt steht. Bei gegenständiger Blattstellung entstehen zwei Blätter pro Knoten und bei wirteliger viele. Bei gestauchten Achsen (z.B. Rosettenpflanzen, Blütenstände) lässt sich oft komplizierte Blattfolge gut nachvollziehen, die sich aus der möglichst dichten Packung der Primordien im Bereich des Meristems ergibt. Für Monocotyle ist die Distichie, ein Sonderfall der wechselständigen Blattstellung typisch: pro Knoten steht nur ein Blatt, das jeweils folgende aber genau gegenüber. Abweichend davon ist bei den Sauergräsern (Cyperaceae) die Tristichie (dreizeilige Blattstellung) charakteristisch.

### **Blatttypen**

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale beziehen sich auf die Anteile von oberer (adaxial) und unterer (abaxial) Blattseite und die Verteilung der Gewebe. Das typische Laubblatt ist bifacial gebaut, d.h. es hat eine deutliche Ober- und Unterseite und die Gewebe sind in Schichten angeordnet. Äquifaciale Blätter weisen keine derartige Schichtung auf sondern eine im Querschnitt konzentrische Verteilung der Gewebe. Bei unifacialen Blättern ist typischerweise die Blattoberseite stark oder völlig reduziert, so daß die gesamte Oberfläche von der Blattunterseite gebildet wird (z.B. Iris, viele Sukkulente). Äußerlich sind sie einem äquifazialen Blatt oft sehr ähnlich.

### **Nervaturtypen**

Bei der Anordnung der Leitbündel („Nerven“) innerhalb der Blattspreite unterscheidet man drei grundsätzliche Typen. Der seltenste Fall ist die gabelige (dichotome) Verzweigung. Er findet sich bei Farnen und beim Ginkgoblatt. Parallelnervatur ist für die meisten Monocotylen und einige dicotyle Pflanzen charakteristisch, wohingegen die überwiegende Mehrzahl der Dikotylen und einige Monocotylen eine Netznervatur aufweisen. Die Leitbündel enden grundsätzlich blind im Gewebe, wobei zwischen einer Parenchymzelle und dem nächsten Leitbündelanschluss in der Regel nicht mehr als 7 Zellen liegen. Die Nähe ist erforderlich um einen effektiven Transport zu und von den photosynthetisch aktiven Zellen zu gewährleisten. Die Analyse der Blattnervatur ist aufgrund der Optimierung in Verlauf der Evolution von grundlegendem Interesse für die Optimierung von Versorgungsstrukturen und Netzwerken.

### **Anatomie eines typischen bifacialen Laubblattes**

Unter der von der Cuticula abgeschlossenen oberen Epidermis befindet sich das Palisadenparenchym, das aus lang gestreckten, schlauchförmigen Zellen besteht und die Hauptmasse des Chlorophylls beinhaltet (ca. 90-95%). Interzellularen gewährleisten den ungehinderten Gasaustausch. Darauf folgt das Schwammparenchym, das für einen optimalen Gasaustausch und maximale Wasserabgabe durch sehr große Interzellulare aufgelockert ist. Die Oberfläche des Schwammparenchyms beträgt bis zum 100fachen der Blattfläche. Abgeschlossen wird das Blatt durch die untere Epidermis, wiederum bedeckt durch die Cuticula. Innerhalb der unteren Epidermis findet die Hauptmasse der Stomata (ca. 90%). Sie sind in der Öffnungsweite regelbar und erlauben einerseits den Gasaustausch und Transpiration, sollen andererseits aber unnötigen Wasserverlust verhindern. Je nach Bau unterscheidet man verschiedene Stomatatypen: z.B. Mniium-Typ, Gramineen-Typ oder Helleborus-Typ. Die Öffnungsweite ist turgorabhängig, wobei der Turgordruck selber durch unterschiedliche Umweltparameter beeinflusst wird (z.B. Temperatur, Lichtintensität, CO<sub>2</sub>-Konzentration etc.)

## **Blattaufbau der Gräser, Unterschied C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub>-, CAM- Pflanzen**

Gräser haben in der Regel ebenfalls bifaciale Blätter, doch praktisch keine Unterscheidung in Palisaden- und Schwammparenchym. Es herrscht ein mehr oder weniger stark mit Interzellularen durchsetztes Parenchym vor. Darin eingebettet finden sich viele Leitbündel, die von einer Bündelscheide umgeben sind und über Sklerenchyme mit oberer und unterer Epidermis verbunden sind. Bei C<sub>3</sub>-Gräsern sind die Bündelscheidenzellen nicht weiter auffällig, diejenigen Arten die C<sub>4</sub>-Photosynthese betreiben, weisen einen Ring ungewöhnlich großer Bündelscheidenzellen auf (Kranzanatomie). In Ihnen wird CO<sub>2</sub>, das in Form von Malat gebunden ist, im Calvinzyklus weiterverarbeitet während das durch die Abspaltung von CO<sub>2</sub> entstehende Pyruvat in die Mesophyllzellen zurücktransportiert wird. Letztere nehmen CO<sub>2</sub> auf und verbinden es unter ATP Verbrauch mit dem Pyruvat erneut zu Malat. So wird CO<sub>2</sub> Fixierung und der Calvinzyklus räumlich getrennt. Diese Art der Photosynthese versorgt die RuBisCo optimal mit CO<sub>2</sub> und erlaubt so eine höhere Photosyntheserate. Gleichzeitig arbeitet das System mit niedrigeren CO<sub>2</sub> Konzentrationen bzw. geringeren Spaltöffnungsweiten.

Bei der CAM-Photosynthese (**C**rassulacean **A**cid **M**etabolism) wird der gleiche Ablauf nicht räumlich sondern zeitlich getrennt. Tagsüber wird CO<sub>2</sub> gespeichert als Malat in der Vakuole in der Photosynthese verarbeitet ohne das dafür die Stomata geöffnet werden müssen. Nachts, bei kühler Außenluft und höherer Luftfeuchtigkeit werden die Stomata geöffnet und wieder Malat in der Vakuole gespeichert.

## 10. Vorlesung

### Nadelblätter der Gymnospermen

Die Blätter der meisten Gymnospermen, mit Ausnahme einiger tropischer Arten, sind derbe schmale oder nadelartige Gebilde. Sie stellen eine Anpassung an Trockenheit dar, wobei es sowohl um die Anpassung an Frosttrocknis (z.B. in den borealen Nadelwäldern), als auch um Anpassungen an trocken warme Habitate (z.B. Mittelmeerklima) geht. Der typische Aufbau einer solchen Nadel soll am Beispiel der Kiefer dargestellt werden.

**Bau der Kiefernadel:** Die Kiefernadel entsteht zu ein oder mehreren typischerweise an Kurztrieben und stellt ein äquifaciales Laubblatt mit einer planen Ober- und einer konvexen Unterseite dar. Auf die dicke Cuticula folgt nach innen eine Epidermis mit ebenfalls verdickten Zellwänden, die bei ausgewachsenen Nadeln auch verholzen können. Darunter eine ein- oder mehrzellige Hypodermis mit verdickten Wänden, in der auch die tief eingesenkten Stomata zu finden sind. Die darüber befindliche Lücke in der Epidermis ist als Verdunstungsschutz mit Wachskristallen gefüllt. Die Kanten der Nadel können im Bereich der Hypodermis oder darunter mit Sklerenchymbündeln verstärkt sein. In der Mitte der Nadel finden sich zwei offen kollaterale Leitbündel, bei denen das Xylem zur planen, das Phloem zur konvexen Seite orientiert ist. Das sie umgebende lebende Parenchym wird als Transfusionsgewebe bezeichnet und soll für den Stofftransport zwischen Leitbündel und Photosynthese treibendem Parenchym (Mesophyll) verantwortlich sein. Umgeben wird das ganze von einer einschichtigen Endodermis. Die Hauptmasse des Nadelgewebes wird vom Mesophyll gebildet, das durch auffällige arm- oder faltenartige Einstülpungen der Zellwand charakterisiert ist. Dadurch wird die innere Oberfläche vergrößert und somit mehr Chloroplasten Platz geboten. Meist finden sich zwei Harzkanäle in das Mesophyll eingebettet.

Die meisten Kiefernadeln werden 2-4 Jahre alt, doch können bei den Borstenkiefern die Nadeln bis zu 45 Jahre am Baum verbleiben. Auch für Fichten und Tannen sind 4-8 Jahre normal. Lediglich Lärchen ersetzen die Nadeln jährlich, während bei den Taxodiaceen ganze Kurztriebe abgeworfen werden.

### Farnwedel

Farnwedel entstehen meist an kriechenden Rhizomen, die sich zwar verzweigen können, aber nicht in der Achsel eines Blattes. Die Wedel entwickeln sich in der Regel akropetal sukzessive durch Entrollen. Die Blattunterseite eilt in der Entwicklung der Blattoberseite voraus, wodurch die schneckenartige Einrollung entsteht. Dadurch wird die empfindliche Wedelspitze mit der Scheitelzelle geschützt. Einige Farnwedel (z.B. *Lygodium*) winden sich um andere Pflanzen wie kletternde Sprosse und können praktisch unbegrenzt wachsen. Blätter die ausschließlich der Photosynthese dienen, werden als Trophophylle bezeichnet, solche die Sporangien tragen als Sporophylle. Nur selten findet eine klare Unterscheidung in grüne Tropho- und gelblich-braune Sporophylle statt (z.B. Königsfarn). Üblicherweise finden sich die Sporangien in Form kleiner Gruppen oder Linien auf der Unterseite der grünen Wedel. Selten bedecken sie die ganze Unterseite.

### Blättchen der Moose

Moose sind allgemein sehr viel einfacher gebaut als Gefäßpflanzen. Das gilt auch für die Blättchen, die in der Regel nur aus einer Zellschicht bestehen und kein Leitgewebe besitzen. Dennoch können bei einigen Arten komplexe Sonderstrukturen gefunden werden. Da kaum eine interne Differenzierung möglich ist, werden diese außen auf dem Blatt gebildet. So wird bei den Polytrichaceen das Photosynthese treibende Gewebe durch Assimilationslamellen vergrößert. Das bekannteste Beispiel für Differenzierungen innerhalb des Blättchens ist das Torfmoos (*Sphagnum*). Bei Ihnen gliedert sich das Blatt in

dünne Chlorophyll führende Chlorocyten und größere tote Hyalocyten. Letztere weisen neben großen Löchern leistenförmige Wandverstärkungen in den Zellwänden auf. Die Hyalocyten dienen der Wasserspeicherung und erlauben es der Pflanze bis zum 20fachen des Eigengewichts an Wasser zu halten und so niederschlagsfreie Perioden zu überdauern. Beim Austrocknen schützen die Wandleisten die Zellen vor dem Kollabieren, im trockenen, Luft gefüllten Zustand erscheinen sie weiß. Zu den Besonderheiten bei den Moosen gehören die Gattungen *Rhacocarpus* und *Colura*. *Rhacocarpus* ist ein Moos der tropischen Hochgebirge und weist eine hochkomplexe vierschichtige Zellwand auf. Sie ist in der Lage Wasser in jeder Form effektiv zu absorbieren, was als Anpassung an den Lebensraum, der Niederschlag fast nur in Form von Nebel und Tau erhält, gedeutet werden kann. Bei *Colura* ist das Blatt zu einem hohlen Gebilde umgestaltet, das von einer kleinen Tür verschlossen wird. Die Pflanze scheint Einzeller aktiv anzulocken, die dann in einem Wasserfilm in den Hohlraum hinein schwimmen und so gefangen werden können. Möglicherweise handelt es sich hier um eine Protozoen fangende Gattung.

### **Blattpolymorphismus**

Die Blätter einer Pflanze sind in der Regel nicht alle gleich gestaltet sondern individuell verschieden. Über diese, allen biologischen Strukturen innewohnende Variabilität hinausgehend, finden sich oft stark voneinander abweichende Blätter. Eine wichtige Ursache dafür sind Umwelteinflüsse. So sind Lichtblätter z.B. anders gestaltet als Schattenblätter (**Heterophyllie**). Auf fast alle Pflanzen zutreffend ist der Unterschied zwischen Keimblättern und Folgeblättern. Verschiedengestaltige Blätter können entlang eines Sprosses (Blattfolge) gebildet werden oder auch an einem Knoten gemeinsam vorkommen. So sind bei einigen *Eucalyptus* Arten die Blätter junger Bäume von denen älterer deutlich unterschieden oder beim Efeu die Blätter der vegetativen Triebe anders als die der blühenden. Bei einigen Akazien finden sich alle Übergänge von mehrfach gefiederten Blättern zu Phyllodien. Auffällig sind auch die Unterschiede zwischen submersen und emersen Blättern bei Wasserpflanzen, wie z.B. Froschlöffel, Pfeilkraut oder Wasserhahnenfuß. Unterwasserblätter sind in der Regel sehr viel einfacher gestaltet als Überwasserblätter.

**Anisophyllie** bezeichnet das Vorkommen unterschiedlicher Blätter an einem Knoten und kommt in den unterschiedlichsten Pflanzengruppen vor. So sind die meisten Moosfarne (*Selaginella*) durch den Besitz von zwei Reihen unterschiedlicher Blätter gekennzeichnet: größere Oberblätter und kleinere Unterblätter. Bei den Wasserfarne (*Salvinia*) sind pro Knoten je zwei Schwimmblätter und ein wurzelähnliches Unterwasserblatt zu finden.

Im Bereich der Blütenstände finden sich bei vielen Pflanzen **Brakteen** (Hochblätter), die teilweise oder ganz die Funktion der Anlockung von Bestäubern übernehmen. Sie stehen in der Vielgestaltigkeit und Farbigkeit echten Blütenblättern in nichts nach und stellen ein Paradebeispiel für die Plastizität des Organs Blatt dar. Besondere Beachtung verdienen in diesem Zusammenhang die Aronstabgewächse (Araceae).

## 11. Vorlesung

### Anatomie der Blattknoten, Blattlücken

Die Blätter müssen an das Leitbündelsystem des Sprosses angeschlossen werden, um mit Wasser versorgt zu werden und damit Assimilate in den Spross verlagert werden können. Dazu zweigen Leitbündel im Bereich der Knoten aus dem Spross ab in die Blätter hinein (Blattspurstränge). Sie hinterlassen dabei im Leitbündelsystem eine oder mehrere Lücken, je nach Pflanzengruppe. Haupttypen sind der einspurig/unilakunäre, der dreispurig/unilakunäre, der dreispurig/trilakunäre oder der vielspurig/ multilakunäre Typ. Die Blattspuren vereinigen sich im Spross mit den Leitbündeln und bilden ein kompliziertes Geflecht.

### Anatomie des Blattstiels

Der Blattstiel ist oft mehr oder weniger rundlich ausgestaltet und dient dazu die Blattspreite einerseits flexibel am Spross zu befestigen, andererseits aber auch optimal zum Licht auszurichten. Die Basis der Blattstiele ist typischerweise als **Trennungszone** ausgebildet. Dort bildet sich vor dem Blattabwurf eine Schutzschicht aus suberinisierten Zellen. Gelegentlich kommt es zur Zellneubildung, wobei diese Zellen dann beschleunigt abgebaut werden. Beim Laubfall spielt das Hormon Abscisinsäure eine entscheidende Rolle, da es die Trennung der Zellen voneinander beschleunigt. Nach dem Blattfall bleibt eine verkorkte Abschlusschicht zurück, die Blattnarbe. Ursprüngliche Blattstiele haben oft noch eine flächige Gestalt, während die spezialisierten Blattstiele oft  $\pm$  rund sind, wobei die Oberseite zugunsten der Unterseite reduziert wird. Der runde Querschnitt erlaubt eine höhere Flexibilität und ist besser gegen Abknicken geschützt. Im Extrem entspricht der Blattstiel einem unifazialen Blatt. Blattstiele können sich bei Bananen in Verbund mit Blattscheiden zu sehr großen Scheinstämmen verbinden. Die Ansatzstelle der Blattspreite oder, bei Fiederblättern, der Fiedern ist oft in Form eines Gelenkpolsters (Pulvinus) ausgebildet. In diesen Polster wirken Gruppen von Motorzellen und Kollenchyme miteinander. Die Motorzellen, mit elastischen Zellwänden, bewirken durch Turgoränderung die Bewegung und die Kollenchyme wirken als Widerlager. Bewegungen dienen im Wesentlichen dazu Blätter optimal zur Sonne auszurichten. Bei Fabaceen sind Schlafbewegungen häufig, d.h. die Fiederblätter legen sich nachts zusammen, wie es bei der Gattung *Mimosa* durch Berührung erfolgt. Eine merkwürdige Form der Schlafbewegung lässt sich bei *Trapa natans* und *Ludwigia sedioides* beobachten. Die Blattrosetten schwimmen auf dem Wasser, ziehen sich nachts aber zusammen und tauchen mehrere Zentimeter unter die Wasseroberfläche ab.

### Sonderanpassungen und Metamorphosen

**Niederblätter:** Niederblätter sind einfach gebaute Blätter, die praktisch nur aus dem Unterblatt bestehen. Sie sind oft dreispitzig. Dabei entspricht die mittlere Spitze dem reduzierten Oberblatt und die beiden seitlichen den Stipeln. Niederblätter finden sich unterschiedlich stark reduziert an Sprossachsen, die keine Photosynthese treibenden Blätter benötigen. So sind sie charakteristisch für Rhizome, kriechende unterirdische Sprossachsen (z.B. Buschwindröschen, Maiglöckchen), Sprossknollen (z.B. Kartoffel) oder parasitische Pflanzen (z.B. Schuppenwurz). Bei Holzpflanzen treten Niederblätter in Form von **Knospenschuppen** auf, die in unterschiedlicher Zahl die eng gefalteten Blattanlagen vor dem Austrieb vor mechanischer Beschädigung und extremer Temperatur schützen. Sie sind oft stark beharrt, wie auch die jungen Blattanlagen und schaffen so isolierende Luftpolster. Knospenschuppen sind in der Regel braun oder schwarz gefärbt und gelegentlich von harzigen Sekreten bedeckt. Sie lassen bevorzugt infrarote Strahlung durch, was zu einer

Erwärmung der Knospe unter Sonneneinstrahlung führt. Es können aber auch die Nebenblätter gefördert werden und so paarige Knospenschuppen entstehen (Buche, Hasel). Gelegentlich fehlen die Knospenschuppen oder nur eine umhüllt kapuzenartig die Knospe (z.B. Platanen).

**Tillandsien:** Die südamerikanischen Tillandsien haben die Wurzeln zu Haftorganen reduziert oder völlig verloren. Hier übernehmen die Blätter die Funktion der Wasseraufnahme über spezialisierte Saugschuppen oder sammeln in Form von Trichtern das Regenwasser.

**Insektivoren:** Besondere Abwandlungen der Blattgestalt finden sich bei Insekten fangenden Pflanzen, die mehrfach unabhängig entstanden sind. Dazu zählen Klebefallen (*Pinguicula*, *Drosera*, *Drosophyllum*, *Byblis*) Schlauchblätter (*Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliamphora*, *Nepenthes*, *Cephalotus* und *Brocchinia*) oder Klappfallen (*Dionea*, *Aldrovanda*). Eine besonders hoch spezialisierte Form der Falle stellen die Saugblasen der Gattung *Utricularia* dar oder die protozoenfangenden Reusenblätter der Gattung *Genlisea*.

**Myrmecophyten:** In mehreren Pflanzenfamilien entwickelten sich unabhängig voneinander enge Gemeinschaften mit Ameisen. Sie werden in oft in speziellen Hohlräumen der Blätter beherbergt, in das organische Material eingetragen wird und so zur Ernährung der Pflanze beiträgt. Die Ameisen schützen im Gegenzug für die Behausung die Pflanze für Schadinsekten oder Bewuchs mit Lianen oder Epiphyten.

**Sukkulente:** Sukkulente Pflanzen speichern in Ihren Blättern Wasser in großen transparenten Zellen. Das Chloropyll ist oft am Rand konzentriert. Bei einigen Mittagsblumengewächsen wird Wasser in großen, mit bloßem Auge erkennbaren Epidermiszellen gespeichert. Zum Schutz vor Fraß werden die Blätter oft im Boden verborgen, so dass nur die Oberseite sichtbar ist. Das Licht fällt durch ein transparentes Fenster in das Blatt ein (Fensterblätter), so daß auch im Boden Photosynthese betrieben werden kann. Gleichzeitig nehmen die Blätter Farbe und Form der Umgebung an, so dass sie perfekt getarnt sind (Mimese).

**Psammophorie:** In den südafrikanischen Wüsten haben viele Arten aus unterschiedlichen Gruppen klebrige Oberflächen hervorgebracht, die Sandkörner anlagern und so einen Schutzpanzer aufbauen, der gegen Sandstürme schützt und zusätzlich eine gewisse Tarnung bewirkt.

**Mimikry:** Unterwuchspflanzen der tropischen Regenwälder ahmen mit ihren Blattmustern gelegentlich kleinere Fiederblätter oder Schädlingsbefall nach (z.B. Minierfraß). Dadurch werden sie für herbivore Insekten weniger attraktiv und weniger stark gefressen. Eine besondere Form der Tarnung betreiben einige asiatische Arten der Gattung *Amorphophallus*. Bei ihr wird von der Knolle jeweils nur ein Blatt gebildet, das jedoch in Größe und Ausgestaltung einem kleinen Baum entspricht. Bei einigen Arten geht die Tarnung so weit, dass sogar ein Flechtenbewuchs auf der Rinde und Algenablagerungen in den Astgabeln nachgeahmt werden.

## 12. Vorlesung

### Primärer Bau der Wurzel

Die Wurzel stellt das dritte Grundorgan der Kormophyten dar und dient primär dazu Wasser und Nährstoffe aufzunehmen und die Pflanze im Boden zu verankern. Neben der Stoffaufnahme und dem Transport fungiert die Wurzel als Speicherorgan oder als Syntheseort für wichtige Substanzen (z.B. Gibberelline, Cytokinine). Obwohl die morphologische Vielfalt oft nicht offensichtlich ist, steht sie der des Sprosses in nichts nach. Das seitliche Wurzelsystem dehnt sich unterirdisch oft weiter aus als das überirdische Sprosssystem (etwa das 4-7 fache). Die Ausdehnung in die Tiefe ist dagegen weniger ausgeprägt, da die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen fast ausschließlich nahe der Oberfläche erfolgt. In Einzelfällen können Wurzeln aber auch tief ins Erdreich hineinragen (z.B. *Prosopis juliflora* über 53 m, Akazien und Tamarisken bis 30 m). Bei einer 4 Monate alten Roggenpflanze hat man eine gesamte Wurzeloberfläche von etwa 640 m<sup>2</sup> errechnet, etwa das 130fache des Sprosssystems, untergebracht in 6 Litern Erde.

Das **Spitzenmeristem** der Wurzeln ist wesentlich einfacher gebaut als das der Sprosse, da keine Blätter oder Seitenknospen gebildet werden. Daher ist die Wurzel auch nicht in Nodien und Internodien gegliedert. Da das Meristem folglich nicht von jungen Blattanlagen geschützt werden kann ist die Wurzelspitze besonders ausgebildet. Das Meristem bildet zur Spitze hin spezielle Zellen, die **Wurzelhaube** oder **Calyptra**. Es handelt sich um locker aneinanderhängende Zellen, die stark schleimige Substanzen bilden. Diese werden zunächst in Golgi-Vesikeln gesammelt, die dann wiederum mit dem Plasmalemma verschmelzen. Anschließend gelangen die Schleime nach außen, wo er in Tröpfchenform austritt. Er dient dazu das Eindringen der Wurzelspitze in den Boden zu erleichtern und die Reibung mit Bodenpartikeln herabzusetzen. Die Wurzelhaubenzellen haben nur eine kurze Lebensdauer von 4-9 Tagen und werden kontinuierlich ersetzt. In der Calyptra findet wahrscheinlich auch die Gravierzeption statt. Das Meristem selber ist ein kegelförmiges Gebilde, das von der Wurzelspitze weg ständig neues Gewebe bildet. Dabei ist die stärkste Teilungsaktivität nicht im Zentrum des Meristems zu beobachten, sondern etwas zurückverlagert (**Zellteilungszone** mit aktiven Initialen). Der Kernbereich des Meristems wird daher als Ruhezentrum bezeichnet. Hier finden nur gelegentlich Teilungen statt oder es kommt z.B. zur Regeneration der aktiven Initialen nach Verletzung. Die aktiven Initialen sind isodiametrische Zellen mit großem Zellkern und dichtem Cytoplasma. Auf die Zellteilungszone folgt die **Zellstreckungszone** von wenigen Millimetern Länge, wo die Wurzel wächst. Anschließend, in der **Differenzierungszone**, schließen die Zellen des primären Gewebes ihre Entwicklung ab. Hier werden auch erst die **Wurzelhaare** gebildet, da sie bei früherer Anlage durch die bei der Streckung auftretenden Scherkräfte abgerissen würden.

### Gewebe der primären Wurzel

Begrenzt wird die Wurzel durch eine Epidermis, die als **Rhizodermis** bezeichnet wird und aus dem Protoderm hervorgeht. Sie ist im Gegensatz zur Epidermis der Blätter und Sprosse nicht von einer Cuticula überzogen und besitzt auch keine Stomata. Durch Spitzenwachstum einzelner Zellen entstehen die Wurzelhaare. Sie stellen schlauchartige Auswüchse der Epidermiszellen dar und weisen ein ausgeprägtes Spitzenwachstum auf. Dabei wandert der Zellkern in den sich verlängernden Teil der Zelle. Die Bildung von Wurzelhaaren bedeutet eine enorme Oberflächenvergrößerung. Von den oben erwähnten 640 m<sup>2</sup> Wurzeloberfläche entfallen 400m<sup>2</sup> auf die ca. 14 Milliarden Wurzelhaare, die zusammen etwa 10.000 km Länge erreichen. Ihre Oberfläche ist mitunter von Schleim überzogen, so dass ein enger Kontakt mit Bodenpartikeln entsteht. Dieser unmittelbare Kontaktbereich wird **Rhizosphäre** genannt.

Die **primäre Rinde** geht aus dem Grundmeristem hervor und nimmt den größten Teil des Wurzelquerschnitts ein. Es ist ein lockeres Gewebe, von zahlreichen Interzellularen durchzogen, die die Sauerstoffversorgung sicherstellen. Unterhalb der Rhizodermis können die Zellwände verdickt sein, so dass eine Hypodermis entsteht. Bei anderen ersetzt diese Schicht die abgestorbene Epidermis und heißt **Exodermis**. Bei dikotylen Pflanzen beginnen die Wurzeln bald mit sekundärem Dickenwachstum, bei dem die parenchymatische primäre Rinde zerstört wird. Bei Monocotylen bleibt sie zeitlebens erhalten und hat sekundär verdickte bzw. verholzte Zellwände. Die innerste Schicht der primären Rinde besitzt keine Interzellularen und heißt **Endodermis**. Sie umschließt lückenlos den Zentralzylinder und weist als anatomische Besonderheit den Caspary'schen Streifen auf. Er befindet sich in den antiklinal verlaufenden Wänden und verhindert, dass Wasser und in ihm gelöste Substanzen durch die Zellwand in den Zentralzylinder gelangen. Im Bereich des Caspary'schen Streifen ist die Zellwand mit Lignin und anderen lipophilen Substanzen inkrustiert. Das Plasmalemma liegt der Zellwand hier besonders eng an und löst sich auch bei Plasmolyse nicht ab. Ein Caspary'scher Streifen ist auch in der Exodermis zu finden, wo er mehr dem Schutz vor Wasserverlust, bzw. dem Eindringen von Mikroorganismen dient. Im sekundären Zustand wird in den Endodermiszellen eine Suberinlamelle abgelagert. Insbesondere bei Monocotylen werden oft zusätzlich massive Wandauflagerungen gebildet, die U-förmig angeordnet sind (tertiäre Endodermis). Um dennoch einen effektiven Stofftransport zuzulassen, sind einzelne Zellen von der Wandverdickung ausgenommen (Durchlasszellen). Sie liegen in der Regel über den Xylempolen des Leitbündels.

Innen an die Endodermis schließt sich der einschichtige **Perizykel** an. Er besitzt keine Interzellularen und stellt die äußerste Schicht des Zentralzylinders dar. Die Zellen des Perizykel bleiben lange teilungsfähig und werden daher auch als **Pericambium** bezeichnet. Das zentrale Leitbündel stellt eine Aktinostele dar. Je nach Pflanzenart gibt es verschieden viele Xylemstrahlen: bei Dikotylen überwiegen 2-4-strahlige Zentralzylinder (di-, tri-, tetrarch), die der Monocotylen sind oft polyarch. Zwischen die Xylempole eingebettet, aber durch Parenchym getrennt, befindet sich das Phloem.

## Wurzelsysteme

Da die Wurzel eine Pflanze im Boden verankert, ist sie anderen Kräften ausgesetzt, als der Spross, der sowohl sein Eigengewicht tragen und darüber hinaus Biegebelastungen standhalten muss. Die Wurzel dagegen steht im Boden hauptsächlich unter Zugbelastung. In diesem Fall ist ein zentrales Leitbündel sinnvoller als mehrere periphär angeordnete (Kabelbauweise).

Wurzelsysteme mit einer deutlich ausgebildeten Hauptwurzel und nachgeordneten Hierarchien von Nebenwurzeln werden als **allorhizz** bezeichnet. Pflanzen, bei denen die Hauptwurzel abstirbt und durch  $\pm$  gleichartige sproßbürtige Wurzeln ersetzt wird heißen **homorrhiz**. Derartige Wurzelsystem sind für die Monocotylen und für Rhizomstauden typisch. Die Hauptmasse der Wurzeln findet sich üblicherweise in den obersten Bodenschichten, da dort Wasser und Nährstoffe am ehesten zur Verfügung stehen (Flachwurzler). Besonders Wüstenpflanzen sind durch ein sehr oberflächennahes Wurzelsystem charakterisiert, um geringste Niederschlagsmengen sofort aufnehmen zu können. Bäume mit flachen Wurzelsystemen sind z.B. Fichte oder Birke. Im Gegensatz dazu bilden manche Arten Pfahlwurzeln aus, um an Grundwasser führende Schichten zu gelangen. Hier sind wieder Pflanzen aus Trockengebieten häufig vertreten (z.B. Tamarisken, Kiefern, *Welwitschia*).

### **Geo- oder Gravitropismus**

Wurzeln sind in der Lage die Wachstumsrichtung nach dem Schwerereiz auszurichten. Die Reizwahrnehmung scheint in den Wurzelhaubenzellen stattzufinden. Dort befinden sich sedimentierbare Amyloplasten (Statolithen), die bei Lageänderung auf eine noch nicht geklärte Weise einen Reiz auslösen und zu einer Anpassung der Wuchsrichtung führen. Die Erforschung des Gravitropismus erfolgt sowohl in Klinostaten als auch in Weltraumexperimenten.

### **Stickstofffixierung**

Feinwurzeln und Wurzelhaare stellen mit den von ihnen abgegebenen Schleimen bevorzugte Siedlungsräume für Mikroorganismen dar. In bestimmten Pflanzenfamilien hat sich daraus eine Symbiose mit Stickstoff fixierenden Bakterien (*Rhizobium*, Aktinomyceten) ergeben. Diese dringen in die Wurzelhaare ein und verursachen in der Wurzelrinde unter Gestaltänderung eine Gewebewucherung („Wurzelknöllchen“). In der Folge werden die Bakterien von der Pflanze versorgt und diese wiederum stellen der Pflanze Stickstoff, meist in Form von Harnstoff, zur Verfügung.

### **Wurzelparasiten (Kohlhernie)**

Wurzeln sind auch Orte an denen Pathogene in die Pflanze eindringen können. Ein weit verbreiteter Parasit ist der Algenpilz *Plasmodiophora brassicae*, der im Rahmen eines komplizierten Generationswechsels zweimal in die Wurzeln von Kreuzblütlern eindringt und eine Verstümmelung der Wurzeln verursacht, sowie zum Verkümmern der Pflanze führt. Weltweit stellt Kohlhernie eine der hartnäckigsten Wurzelkrankheiten dar, an deren Erforschung und Bekämpfung auch am Institut für Botanik der TU Dresden, Professur J. Ludwig-Müller, geforscht wird.

## 13. Vorlesung

### Sekundärer Bau der Wurzel

Die Wurzel ausdauernder Holzpflanzen zeigt, wie auch der Spross, ein sekundäres Dickenwachstum. Dazu reembryonalisieren Parenchymzellen, die zwischen Xylem und Phloem liegen und bilden mit Teilen des Perizykels einen geschlossenen Kambiumring. Dieser bildet nach innen sekundäres Xylem (Holz) und nach außen sekundäres Phloem (Bast). Der Umfangszunahme kann die primäre Rinde nicht standhalten, so dass diese bald zerreißt und durch ein Periderm ersetzt wird. Letzteres wird aus den Zellen des Perizykels gebildet, das nicht für die Kambiumbildung verbraucht wurde und sich ebenfalls zu einem Ring geschlossen hat. Lediglich die Endodermis kann der Umfangserweiterung anfangs durch Dilatationswachstum folgen. Nach mehreren Jahren des sekundären Dickenwachstums unterscheiden sich Wurzel und Spross im anatomischen Aufbau nicht mehr voneinander. Lediglich am zentralen Leitbündel ist die Wurzelnatur noch zu erkennen.

### Seitenwurzelenstehung

Im Gegensatz zu den Seitenzweigen am Spross, die aus Knospen hervorgehen, also exogen angelegt sind, entstehen die Seitenwurzeln endogen, d.h. im Inneren der Wurzel. Sie gehen ebenfalls aus dem Perizykel hervor, das in der Regel über einem Xylempol mit vermehrten Zellteilungen beginnt, bevor die junge Seitenwurzel durch die primäre Rinde nach außen bricht. Diese Art der Seitenwurzelbildung ist erforderlich, damit der Anschluss an das Leitungs-gewebe von Beginn an gesichert ist.

### Rhizome

An kriechende oft unterirdische Sprossachsen werden funktionell die gleichen Anforderungen gestellt wie an Wurzeln. Daher gleicht der innere Aufbau der Rhizome denen der Wurzeln dahingehend, dass sich die Leitbündel in der Mitte anordnen statt in der Peripherie zu liegen. Sie sind aber wie Sprosse in der Lage sich axillär zu verzweigen, da in den Achseln der Niederblätter Knospen angelegt sind. Dabei kann entweder das Spitzenmeristem zu einem oberirdischen Spross mit Blüten auswachsen, der anschließend abstirbt, so dass das Rhizom durch die Seitenknospen verlängert wird (z.B. Buschwindröschen) oder umgekehrt (Einbeere). Durch die Verzweigung können ausgedehnte meist sympodial verzweigte Sprossysteme entstehen (z.B. Ingwergewächse, Bambus). Da die Rhizome am Ende absterben, lösen sich die einzelnen Zweige voneinander und es kommt zur vegetativen Vermehrung.

### Sonderentwicklungen

Wurzeln nehmen ein wesentlich größeren Raum ein, als das oberirdische Sprossystem. Solange ausreichend Wasser vorhanden ist, bilden die Wurzelsysteme dichte Geflechte ohne sich zuviel Konkurrenz zum machen. In Trockengebieten kommt es durch den Wassermangel zur Wurzelkonkurrenz. Etablierte Pflanzen bilden mit ihren dichten, oberflächennahen Wurzeln eine Art Hemmhof um sich selber, in der kein zweites Individuum aufwachsen kann. Die Vegetation ist daher sehr lückig („**Pantherfellvegetation**“).

Wurzeln dienen bei vielen Pflanzen als Speicherorgan mit dem ungünstige Perioden überdauert werden oder Kräfte für die Blüte gesammelt werden. **Speicherwurzeln** weisen Zuckerrüben, rote Beete oder Karotte auf. Aber auch Dahlien, Orchideen, Rettich, Süßkartoffeln oder Maniok. Einige davon werden als Stärke- oder Zuckerquelle genutzt. Andere Nutzungen von Wurzeln sind Kaffeersatz (Cichorien, Bocksbart) oder Aromastoffe (Enzian, Petersilie).

**Haftwurzeln** dienen verschiedenen Pflanzen zur Verankerung an die jeweilige Unterlage. Efeu vermag mit seinen auf der dem Licht abgewandten Seite des Sprosses entstehenden Wurzeln an Mauern und Bäumen große Höhen zu erreichen. Epiphyten, wie z.B. zahlreiche Bromelien benutzen ihre Wurzeln nur noch zur Verankerung auf dem Trägerbaum. Sie übernehmen keine Funktion hinsichtlich der Wasseraufnahme mehr. Ähnlich spezialisiert für epiphytischen Wuchs sind die Wurzeln der Orchideen. Bei einigen Arten sind die Blätter völlig reduziert, so dass Wurzeln auch die Photosynthese übernehmen. Die Rindenzellen sind als Absorptionsstruktur ausgebildet. Im ausdifferenzierten Zustand tot und luftgefüllt, absorbieren sie sehr effektiv Wasser und leiten es an den Zentralzylinder weiter. Diese spezialisierte Rindengewebe wird als **Velamen radicum** bezeichnet.

Andere Epiphyten senden **Luftwurzeln** aus den Baumkronen zu Boden, um auf diese Weise dem Wassermangel zu begegnen. Einige Feigen, aber auch Vertreter aus anderen Pflanzenfamilien (Clusiaceae, Cecropiaceae) gehen noch einen Schritt weiter, indem die Wurzeln anschließend den Trägerbaum umwachsen und erdrosseln. Derartige, als „**Würgefeigen**“ bezeichnete Arten, umgehen so den langwierigen Prozess auf eine eventuell entstehende Lücke im Kronendach warten zu müssen.

Zur besseren Verankerung auf den tief verwitterten Untergründen in tropischen Regenwäldern bilden viele Bäume **Stelz-** oder **Brettwurzeln** aus. Durch diese seitliche Verankerung wird die Standsicherheit der Bäume stark erhöht. Im Falle von Mangrovenwäldern sind Bäume starken Gezeitenströmungen ausgesetzt, wo wiederum Stelzwurzeln helfen, den mechanischen Kräften zu begegnen.

Pflanzen in Feuchtgebieten und in Küstenwäldern haben das Problem eine ausreichende Versorgung der Wurzeln mit Sauerstoff sicherzustellen, da in der Regel nur die obersten Millimeter des Schlicks aerobe Verhältnisse aufweisen. Als Lösung werden von flach unter der Oberfläche laufenden Wurzeln senkrecht nach oben kurze, sogenannte **Atemwurzeln (Pneumatophoren)** ausgebildet. Sie sind durch ein lockeres, interzellularenreiches Gewebe gekennzeichnet. Diese Anpassungen finden sich bei bestimmten Mangrovenbäumen (z.B. *Avicennia*). Die **Kniewurzeln** von Sumpfympressen wurden lange Zeit ebenfalls als Pneumatophoren gedeutet, doch wird das in neuerer Zeit angezweifelt.

**Zugwurzeln** sind eine Besonderheit von Pflanzen mit Knollen, Zwiebeln oder Rhizomen. Es handelt sich um spezialisierte oft verdickte Wurzeln, die tief in das Erdreich eindringen, sich dort verankern und anschließend aktiv verkürzen. Auf diese Weise werden Zwiebeln und Knollen im Laufe der Zeit tiefer in den Boden gezogen.

Aber auch Rosettenpflanzen sorgen über Zugwurzeln dafür, dass der Spross immer in unmittelbarer Bodennähe verbleibt und nicht in die Höhe wächst (z.B. Gänseblümchen, Wegerich).

Der überwiegende Teil aller Landpflanzen lebt in enger Gemeinschaft mit Pilzen, die die Wurzeln umspinnen oder in sie eindringen und zur Versorgung der Pflanze beitragen (**Mycorrhizza**). Je nach Typus unterscheidet man ektotrophe oder endotrophe Mycorrhizza. Etwa 90% aller Pflanzen und 6000 Pilzarten sind Partner einer derartigen Symbiose. Die Wurzeln der mycorrhizierten Pflanzen sind kürzer und dicker als normal und bilden keine Wurzelhaare aus. Deren Funktion wird von den Pilzen übernommen, die das Erdreich viel effektiver erschließen. Im Gegenzug werden die Pilze mit Kohlenhydraten versorgt. Pflanzen mit Mycorrhiza wachsen wesentlich schneller und sind in der Lage auch auf ungünstigen Substraten zu wachsen (z.B. Moore). Die Hauptform ist die endotrophe oder **vesikulär-arbuskuläre (VA) Mycorrhiza**, die bei etwa 95% aller Pflanzen anzutreffen ist. Hier wachsen die Hyphen der Pilze bis zur Endodermis in die Wurzelrindenzellen ein und bilden verdickte Vesikel. Bei der Ektomycorrhiza wachsen die Hyphen auch in die Wurzelrinde, aber nicht in die Zellen ein, sondern erschließen nur den extrazellulären Raum. Dieser Typ ist charakteristisch für Coniferen. Bei den Orchideen geht die Abhängigkeit von den Mycorrhizapilzen soweit, dass der winzige Embryo, der

durch kein Nährgewebe versorgt wird, erst von einer Hyphe versorgt werden muß, bevor er auskeimen kann. In den überwiegenden Fällen wird jedoch der Embryo vom Pilz verdaut oder geht vorher zugrunde. Nicht umsonst werden in den Kapseln der Orchideen oft mehrere Millionen Samen gebildet.

Die extremste Form der Abhängigkeit ist der **Parasitismus**. Vertreter etlicher Pflanzenfamilien sind dabei vollständig von der Versorgung durch den Pilz abhängig. Sie werden oft als **Saprophyten** bezeichnet, obwohl die Pflanze selber nicht vom Abbau organischen Materials lebt, sondern der Pilz, der dann wieder die Pflanze versorgt. In dieser Art leben einige Orchideen (z.B. Vogelnestwurz), der Fichtenspargel oder tropische Familien wie Burmanniaceae, Thismisaceae oder Corsiaceae. Andere Arten leben als **Wurzelparasiten** auf anderen Pflanzen. Dabei ist der Grad des Parasitismus unterschiedlich. Einige Arten zapfen nur das Xylem an und treiben selber Photosynthese (Hemiparasiten wie Augentrost, Läusekraut, Wachtelweizen, Klappertopf). Holoparasiten haben Anschluss sowohl an das Xylem als auch an das Phloem. Weit verbreitet sind die Sommerwurzgewächse (*Orobanche*, *Cistanche*), die auffällige und attraktive Blütenstände bilden aber auch gefürchtete Schädlinge von Kulturpflanzen darstellen. Einige Arten leben vollständig in ihren Wirten, so dass nur noch die Blüten oder Blütenstände aus den Wirten hervorberechnen. Dazu gehört der Malteserschwamm (*Cynomorium*), der Cistrosenwürger (*Cytinus*), oder die Gattung *Rafflesia* die mit bis zu 1 m großen Blüten (*R. arnoldii*) die größten Einzelblüten hervorbringt.

## 14. Vorlesung: Die Blüte

### Allgemeine Definition von Blüten

Allgemein kann man den Begriff Blüte folgendermaßen definieren:

### Sprosse mit begrenztem Wachstum, besetzt mit Sporophyllen

Diese Definition schließt auch die Sporophyllstände der Schachtelhalme und die Nadelbäume ein.

### Sporophylle

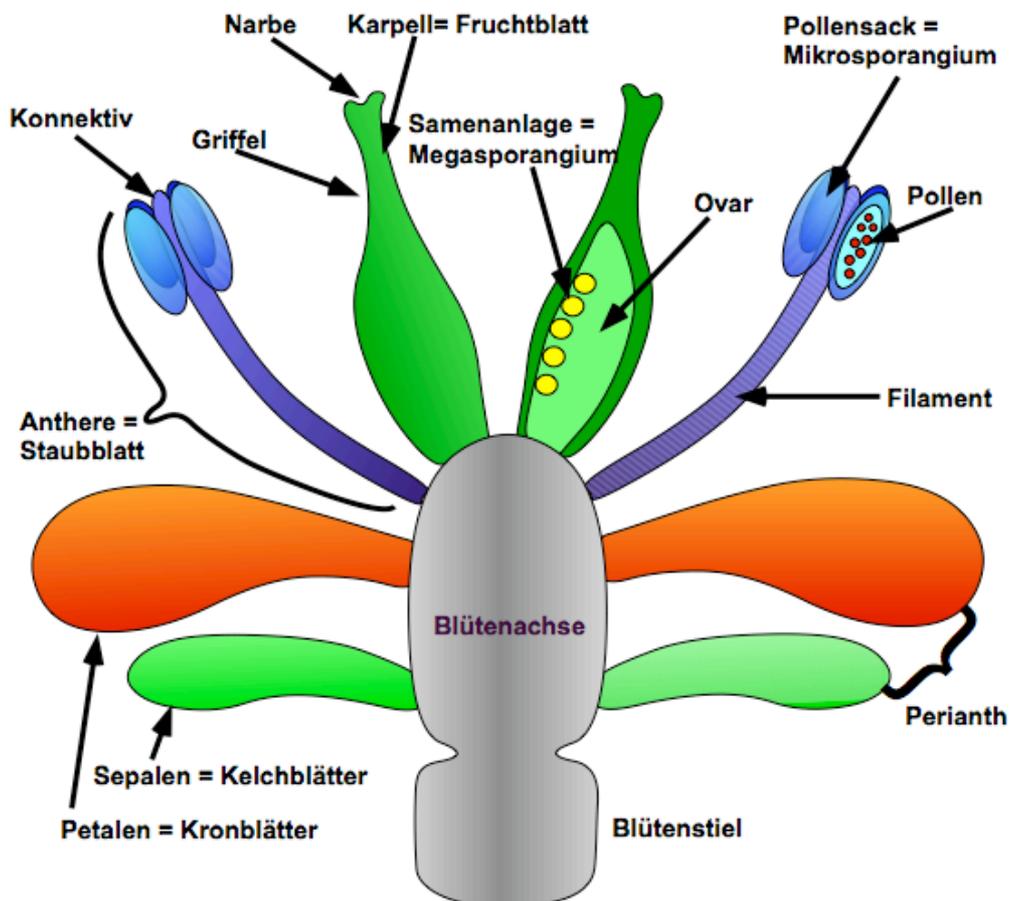
Es handelt sich um Blätter die Sporangien tragen, unabhängig davon ob sie ob grün sind oder nicht. Sie lassen sich von Telomen mit endständigen Sporangien herleiten und die Stellung der Sporangien lässt sich durch die bekannten Elementarprozesse erklären

### Blütenmorphologie

Blüten bestehen aus mehreren Kreisen von Blättern

- Kelchblätter (Sepalen)
- Kronblätter (Petalen)
- Staubblätter (Antheren)
- Fruchtblätter (Karpelle)

Sie sind entsprechend ihrer Funktion z.T. sehr stark abgewandelt und umgestaltet, so dass die Blattnatur nur indirekt zu erkennen ist (z.B. über ursprüngliche Blütentypen und Zwischenformen).

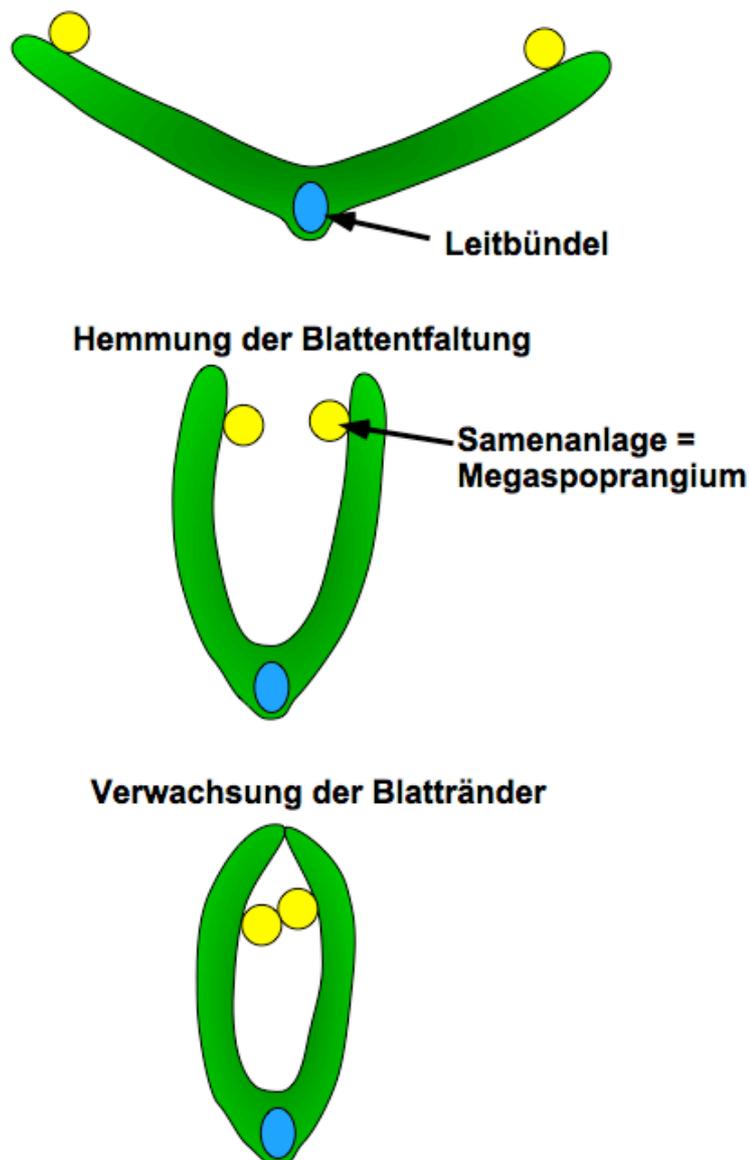


## Ableitung der Blütenorgane der Angiospermen

**Staubblätter (Antheren)** enthalten die Pollenkörner (männliche Sporangien)  
Sie sind von normalen Blättern durch Reduktion der Spreite herzuleiten  
Bei einigen ursprünglichen Angiospermen kann man diesen Zustand noch beobachten.

**Fruchtblätter (Karpelle)** umgeben die Samenanlagen (weibliche Sporangien). Sie sind von normalen Blättern durch Entfaltungshemmung herleitbar. Das Phänomen wird als „Neotenie“ bezeichnet.

Fruchtblätter ursprünglicher Angiospermen, z.B. *Austrobaileya scandens*, zeigen noch eine unvollständige Verwachsung der Karpellränder. Diese erfolgt erst nach der Befruchtung, beim Heranwachsen der Frucht



Karpelle können einzeln oder zu mehreren vorhanden sein. Sie verwachsen oft zu einem Fruchtknoten dem Gynözeum. Aus diesem entsteht nach der Bestäubung die Vielfalt der Früchte.

## **Blütentypen**

Lange Zeit galten große Blüten mit vielen Blüten- Staub und Fruchtblättern, wie z.B. die der Magnolien, als ursprünglich, da diese an Käfer als Bestäuber angepasst sind. Heute vermutet man, dass kleine unspezialisierte Blüten, wie z.B. *Amborella trichopoda*, eher den frühen Angiospermenblüten entsprechen.

## **Einzelblüten**

Viele Blüten werden einzeln gebildet. Sie stehen in den Achseln eines Tragblattes und beenden gleichzeitig das Wachstum des jeweiligen Sprosses. Sie können in der Größe erheblich variieren.

## **Blütenstände**

Viele Blüten zu mehreren zu einem Blütenstand (Infloreszenz) zusammengefasst. Die Einzelblüte tritt dabei oft in den Hintergrund. Blütenstände imitieren oft wieder Einzelblüten. Komplizierte Blütenstände finden sich z.B. Bei Asteraceen (Körbchenblütler), Apiaceen (Doldenblütler) oder Valerianaceen (Baldriangewächse)

## **Blütenbiologie**

Viele Pflanzen haben im Laufe der Evolution unterschiedliche Bestäubungsmechanismen angepasst. Neben dem Wind, spielen vor allem unterschiedliche Insektenarten als Bestäuber eine enorm wichtige Rolle. In den Tropen und Subtropen können dann noch Vögel (Nektarvögel, Kolibris) oder Fledermäuse große Bedeutung erlangen.

## **Mimikry**

Wie schon bei den Blättern angesprochen spielt Mimikry auch bei der Bestäubungsbiologie eine große Rolle. Neben der Nachahmung von Staubgefäßen, Pollen oder Nektar, geht die Täuschung der Blütenbesucher soweit, dass insbesondere bei Orchideen weibliche Insekten nachgeahmt werden, die in Form Färbung, Behaarung und Geruch einem Weibchen entsprechen wie z.B. die Gattung *Ophrys* in der heimischen Natur.

## **Ausblick auf Sommervorlesung**

Die Sommervorlesung „Biodiversität der Pflanzen“ bietet einen Überblick über die Stammesgeschichte der Pflanzen (inklusive der Pilze und Cyanobakterien), die wichtigsten Merkmale der einzelnen Gruppen, versucht anhand ausgewählter Beispiele einen Eindruck von der Vielfalt zu geben.