

Till Biskup

Botanik

Morphologie, Physiologie
Ökologie, Systematik

Band I

Histologie, Anatomie, Morphologie

2. Auflage

Kapitel 2

Meristeme

Die Meristeme sind vielleicht die charakteristischsten Gewebe der Pflanzen, jedenfalls sind sie für eine erstaunliche Eigenschaft der Pflanzen verantwortlich: Ihre potentielle Unsterblichkeit.

Bei den Meristemen handelt es sich um Gewebe, die ihre Teilungsfähigkeit ein Leben lang beibehalten und so immer wieder sich später differenzierende Zellen abscheiden können, ohne jemals selbst auszudifferenzieren.

Übersicht

1. Begriff und Einteilung
2. Apikalmeristeme (*Scheitelmeristeme*)
3. Restmeristeme
4. Meristemoide
5. Folgemeristeme

Mini-Glossar

Determination Festlegung des Entwicklungsschicksals einer Zelle

inäquale Zellteilung Entstehung zweier unterschiedlicher Zellen, die unterschiedliche Entwicklungsschicksale erfahren (im Gegensatz zur äqualen Zellteilung mit zwei gleichen Zellen)

Initialen Stammzellen; sich inäqual teilende Zellen, die im embryonalen Zustand verbleiben

fasciculäres Kambium (lat. *fasciculus* Bündel) im Leitbündel liegendes Kambium

interfasciculäres Kambium zwischen den fasciculären Kambien gelegenes Folgemeristem, das durch Reembryonalisierung aus Markstrahlzellen des Zentralzylinders entsteht

interkalar eingeschaltet, zwischengeschaltet

Kern-Plasma-Relation Mengenverhältnis von Zellkern zu umgebendem Cytoplasma; Maß für die Genexpression und Syntheserate einer Zelle

(je größer, desto höher)

konzentrisch in Kreisen um ein (gedachtes) Zentrum herum angeordnet

monopleurisch (gr. *μόνος* allein, einzig; *πλευρά* Seite) einseitig

omnipotent "zu allem fähig" Die Determination von Zellen verläuft (in der Regel) ohne Verlust von Genmaterial, d. h. eine Zelle kann jeden Zelltyp ausprägen.

Parenchym Grundgewebe; am wenigsten spezialisiertes Gewebe des pflanzlichen Organismus

Reembryonalisierung Vorgang, der die Determination rückgängig macht. Ergebnis ist eine wieder teilungsfähige ("embryonale") Zelle.

Trichoblasten zur Wurzelhaarbildung befähigte Zellen der Rhizodermis (allg.: zur Haarbildung befähigte Zellen)

Zygote befruchtete Eizelle

2.1 Begriff und Einteilung

Meristem (gr. *μερίζειν* teilen) *Bildungsgewebe*, Verband teilungsbereiter pflanzlicher Zellen (HERDER VL., 1983ff.)

- Zellbau
 - relativ klein
 - durchlaufen ständig den Zellzyklus (SITTE ET AL., 1998)
 - großer Kern
 - hohe Syntheserate
 - * hohe Kern-Plasma-Relation
 - * Plasma ribosomenreich
 - vollgefüllt mit Protoplasma
 - * ohne Zentralvakuolen (SITTE ET AL., 1998)
 - * wenige, kleine Vakuolen (HOFFMANN, 1998)
 - keine Zellwand
 - * zartwandig (SITTE ET AL., 1998)
 - Organellen nur im Ansatz vorhanden
 - hohe Zelldichte, dicht gepackt
 - Großteil der Energiegewinnung durch Gärung
 - wachsen durch die Vermehrung der Trockensubstanz
 - * embryonales oder Plasmawachstum

- Aufgabe: Bildung von Somazellen
- Altern entwicklungsphysiologisch offenes Problem:
 - Meristeme müßten immer wieder neues Gewebe bilden können
- Determination
 - unter Berücksichtigung der Polarität
 - aber: jede Zelle als solche omnipotent

Einteilung

1. Entstehung

- Urmeristem
 - sich teilende Zygote (JACOB ET AL., 1994)
 - * legt Sproß- und Wurzelpol fest
 - Bezeichnung für die beiden Apikalmeristeme an Sproß- und Wurzelspitze
- primäre Meristeme (JACOB ET AL., 1994)
 - stammen vom Urmeristem ab
 - Zellen- oder Zellgruppen
 - behalten ihre Teilungsfähigkeit
 - drei Formen
 - * Apikalmeristeme
 - * Restmeristeme
 - * Meristemoide
- sekundäre Meristeme (JACOB ET AL., 1994)
 - *Folgermeristeme; laterale Meristeme, Cambien* (SITTE ET AL., 1998)
 - entstehen aus Dauergewebszellen
 - * werden erneut teilungsfähig
 - * *Reembryonalisierung*

2. Lage

- apikale Meristeme (SITTE ET AL., 1998)
 - lat. *apex*, Spitze
 - Teilungsgewebe in den Spitzen des Sproß- und Wurzelpols
 - * Sproß- und Wurzelscheitel
 - Spitzenwachstum
 - Seitensprosse und -Wurzeln
 - * besitzen eigene Apikalmeristeme
- Restmeristeme (SITTE ET AL., 1998)
 - größere meristematische Zellkomplexe im Dauergewebe
 - Bsp.:
 - * interkalare Meristeme

- * fasciculäre Kambien
- * Perizykel
- Meristemoide (SITTE ET AL., 1998)
 - kleine Zellgruppen oder Einzelzellen im Dauergewebe
 - gehen zuletzt ganz in Dauergewebe auf
 - Bsp.:
 - * Spaltöffnungsmutterzellen
 - * Trichoblasten
- laterale Meristeme (SITTE ET AL., 1998)
 - *Folgermeristeme, Cambien*
 - flächig
 - * parallel zur Organoberfläche orientiert
 - * bilden seitlichen Mantel um die Längsachse Sproß–Wurzel
 - zwei Arten
 - (a) Sproß– bzw. Wurzel–Cambium
 - * bildet Holzkörper und Bast sekundär verdickter Sprosse und Wurzeln
 - (b) Korkkambium
 - * *Phellogen*
 - * bildet Lagen von Kork
 - führen ihrerseits zur Entstehung von Borke
 - * zur Bildung vgl. S. 39
- Kennzeichen aller Apikalmeristeme und Cambien (SITTE ET AL., 1998)
 - Größe: 10–20 μm
 - Besitz von Initialen
 - * *Stammzellen*
 - * teilen sich inaequal
 - eine Tochterzelle ist wieder Stammzelle
 - andere Tochterzelle liefert Dauerzellen
 - konstante Zahl an Zellen im Meristem

2.2 Apikalmeristeme (*Scheitelmeristeme*)

Sproßscheitel

- Vegetationskegel
- Initialzellen (JACOB ET AL., 1994)
 - meristematische Zellen
 - ein– oder mehrschichtig angeordnet
 1. eine Schicht

* *Lycopodium*¹ und meiste *Gymnospermae*²

2. mehrere Schichten

* *Angiospermae*³

- mehrschichtige Vegetationskegel untergliedert in (JACOB ET AL., 1994)
 1. Tunica
 - äußere Initialzellschichten
 - * ein bis fünf (JACOB ET AL., 1994)
 - * ein bis drei (HOFFMANN, 1998)
 - nur antikline Teilungen
 - * senkrecht zur Organoberfläche
 2. Corpus (*n.*)
 - Zellen der innersten Schicht
 - teilen sich anti- und periklin
 - * senkrecht und parallel zur Organoberfläche
- Zone der Blatthöcker (JACOB ET AL., 1994)
 - schließt sich an Kegelspitze mit Initialzellen und angrenzenden Bereich intensiverer Teilung an
- Blatthöcker (JACOB ET AL., 1994)
 - *Blattprimordien*, Blattanlage
 - in dichter Folge an der jungen Achse angelegt
 - wölben sich mit zunehmendem Alter weiter heraus
- Knospen (JACOB ET AL., 1994)
 - von Blattoorganen eingehüllte Vegetationskegel des Sprosses
 - Ausgangspunkte seitlicher Verzweigung
 - bilden sich aus Gruppe embryonaler Zellen
 - * bei der Achsen- und Blattentwicklung der Samenpflanzen an der Achsenoberfläche zurückgeblieben
- Blattbildung exogen (außen)
 - Knospen geschützte Meristeme
 - Blattentwicklung durch starkes Wachstum der Blattansätze
- Orte der Determination
- totale Determination des Vegetationskegels bei der Blütenbildung
 - i. allg. Endstadium
 - Sonderfall: Sproßentwicklung aus der Blüte
 - * Bsp.: Rosen

¹Lycopodium: Bärlapp; Ord. Lycopodiales, Kl. Lycopodiopsida

²Gymnospermae: Nacktsamer; neue Systematik: U.Abt. Coniferophytina und U.Abt. Cycadophytina

³Angiospermae: Angiospermophytina, Magnoliophytina; Bedecktsamer

Wurzelscheitel

- Gruppe von Initialzellen
 - meist von Wurzelhaube (*Kalyptra*⁴) bedeckt
 - bilden in basaler Richtung neue Zellen für die sich verlängernde Wurzel
 - bilden in apikaler Richtung neue Wurzelhaubenzellen
 - * wenn diese nicht durch *Kalyptragen* (s. u.) gebildet werden
- einzelne Zellen werden immer wieder aus dem Initialfeld verdrängt
 - Zahl der Initialzellen bleibt konstant
 - Unterschied zu Scheitelzelle (s. u.)
- im einzelnen Verhältnisse recht unterschiedlich
- keine Gliederung in Tunica und Corpus
- Häufigkeitsmaxima der Zellteilungen (SITTE ET AL., 1998)
 1. **Periblem** (HOFFMANN, 1998)
 - bildet Wurzelrinde
 - kann Speichergewebe werden
 - nahe am Vegetationspunkt (SITTE ET AL., 1998)
 2. **Plerom** (HOFFMANN, 1998)
 - bildet Sproßachse
 - bildet Zentralzylinder (SITTE ET AL., 1998)
 - weiter hinten gelegen (SITTE ET AL., 1998)
 3. **Dermatogen** (HOFFMANN, 1998)
 - Außenschicht
 - bildet Wurzelhaut
 - junge Rhizodermis (SITTE ET AL., 1998)
 - am weitesten von den Initialen entfernt (SITTE ET AL., 1998)
 4. **Kalyptragen** (HOFFMANN, 1998)
 - nur bei *Monocotyledoneae*
 - dem Dermatogen vorgelagert
 - bildet Kalyptra
 - * Schutzschicht für das Meristem
 - * Wurzelhaube

⁴zum Bau der Wurzel vgl. Kap. 4.2, S. 79

Scheitelzellen der Thallophyten und meisten Farnpflanzen

- Scheitelzelle
 - tritt an die Stelle der Gruppe von Initialzellen
 - nimmt ihre Position als Hauptteilungszelle dauerhaft ein
 - Unterscheidung
 - nach Zahl der Richtungen, in denen nacheinander Tochterzellen abgetrennt werden
1. einschneidige Scheitelzellen
 - bei einigen Algengruppen
 - Bsp.: *Sphacelariales*, *Dictyotales*
 2. zweischneidige Scheitelzellen
 - u. a. Entstehung der Blättchen bei Laubmoosen
 3. dreischneidige Scheitelzellen
 - Bildung der Achse bei Moosen, Farnen und Schachtelhalmen
 4. vierschneidige Scheitelzellen
 - auf die Wurzelspitzen von Farnen beschränkt
 - bildet in drei Ebenen Zellen für den Wurzelkörper
 - in der vierten Ebene apikalwärts Bildung von Wurzelhaubenzellen

2.3 Restmeristeme

- in Dauergeweben
- begrenzte Zellschichten, –gruppen oder –stränge
 - stammen von primären Meristemen ab
 - behalten ihre Teilungsfähigkeit
- Bsp.:
 1. **Interkalare Meristeme**
 - zwischen anderen Geweben
 - (a) interkalares Wachstum bei Internodienstreckung
 - (b) interkalare Bildung von Blattstielen
 - (c) Monocotyledonen–Blätter
 - wachsen längere Zeit an der Basis weiter
 - Spitze schon voll ausgebildet
 - Extremfall: *Welwitschia mirabilis*
 - * unbeschränktes basales Wachstum
 - * ständige Verkürzung der Spitzenzonen durch Absterben
 2. **Fasciculäre Kambien**
 - nur bei *Dicotyledoneae*

- teilungsfähige Gewebe im Sproß
- bilden im Leitgewebe das (primäre) *Kambium*
 - * kann wie Apikalmeristem Teilungsaktivität unbegrenzt behalten

3. Perizykel

- *Perikambium*
- nur bei *Dicotyledoneae*
- in der Wurzel
- vgl. Kap. 4.2.1, S. 84

2.4 Meristemoide

- teilungsfähig gebliebene *Einzelzellen* (HOFFMANN, 1998)
 - kleine Nester teilungsaktiver Zellen (SITTE ET AL., 1998)
 - * enthalten keine Stammzellen
 - werden letztendlich alle zu Dauerzellen
 - gestaltlich und funktionell als **Idioblasten** kenntlich
 - leiten sich oft von Einzelzellen ab (SITTE ET AL., 1998)
 - * inäquale Teilung
 1. große Zelle
 - stark vakuolisiert
 - teilt sich nicht mehr
 2. kleine Zelle
 - plasmareich
 - bildet durch weitere Teilungen Meristemoid
- besonders häufig in der Rinde
- Verteilung (SITTE ET AL., 1998)
 - regelmäßige Muster
 - durch Hemmfelder bedingt
 - * *Sperrzonen*
 - * von jedem einmal entstandenem Meristemoid gebildet
 - * unterdrücken Bildung weiterer Meristemoide in ihrem Bereich
 - * u. a. Ursache für Gesetzmäßigkeiten der Blattstellung (SITTE ET AL., 1998)
 - *Sperrfeld-Theorie* (HOFFMANN, 1998)
- Bildungen
 1. mehrzellige Haare
 2. Spaltöffnungsapparate
 3. Trichoblasten der Epidermis
 - Trichoblasten** zur Haarbildung befähigte Epidermiszellen
 4. Blattflächen (JACOB ET AL., 1994)

- komplexer Prozeß von Spitzen-, Rand-, Flächen- und Dickenwachstum
- bei den einzelnen systematischen Gruppen sehr unterschiedlich
- Blattmeristeme beenden nach Fertigstellung des Blattes ihre Tätigkeit
 - begrenztes Wachstum der Blätter
 - * Ausnahme: z. B. *Welwitschia mirabilis*

Hintergründe — Sperrfeld-Theorie

- *Hemmfeld-Theorie*
- Zelle verhindert in unmittelbarer Nachbarschaft Entstehung ihr gleichender oder auf ähnliche Weise sich bildender Zellen
 - *Störfelder*
- Folge
 - Gebilde halten unter sich bestimmte Abstände ein
 - entstehendes Muster nicht so regelmäßig wie bei endonom programmierter Determination^a
 - * Blattepidermis vieler *Monocotyledoneae*
- Ursache (Vermutung)
 1. Vorliegen von Hemmstoffen in der Umgebung des Hemmzentrums
 2. Verarmung von Stoffen in diesem Bereich
 - zur Differenzierung notwendig

Quelle: SITTE ET AL. (1998)

^aDetermination durch intrazelluläre Faktoren; Gegenteil: *aitionome Determination*, durch außerhalb der Zelle liegende Faktoren

2.5 Folgemeristeme

- *sekundäre Meristeme* (JACOB ET AL., 1994);
laterale Meristeme, Cambien (SITTE ET AL., 1998)
- werden nach der Enddifferenzierung durch Remeristemisierung wieder teilungsfähig
 - *Reembryonalisierung*
 - Beweis der Omnipotenz der Zellen
- Initialien
 - unterscheiden sich von denen apikaler Meristeme (SITTE ET AL., 1998)
 - * größer
 - * stark vakuolisiert
 - * Sonderform der Kernteilung
 - bei Fusiform-Initialien⁵ des Sproß- und Wurzelcambiums

⁵Fusiforminitialien (lat. *fusus* Spindel; wegen der Umrißform der Initialien), gliedern prosenchymatische (langgestreckte) Zellen des Leit- und Festigungsgewebes ab (SITTE ET AL., 1998)

1. interfasciculäres Kambium

- zwischen den fasciculären Kambien gelegen
 - bildet mit diesem einen Meristemring aus Kambium und sekundärem Meristem
- für das Dickenwachstum der Bäume verantwortlich
- beim sekundären Dickenwachstum nach dem *Aristolochia*-Typ (JACOB ET AL., 1994)
 - vgl. S. 114

2. Korkkambium

- *Phellogen*
- Bildungsort von Korkzellen (JACOB ET AL., 1994)

3. Wundkambium (HOFFMANN, 1998)

- sekundäres Meristem
- Bildung wird durch Wundhormone aktiviert
 - werden von verletzten Zellen abgesondert
- schließt die Wunde

4. Kambium des Monocotyledonen–Dickenwachstums (JACOB ET AL., 1994)

- sekundäres Dickenwachstum der Sproßachse
- bei *Dracaena*, *Cordyline*, *Yucca*
- Kambiumring
 - *monopleurisch*
 - * Kambiumring scheidet bevorzugt nach innen Zellen ab
 - stammt von Meristemzellen des primären Dickenwachstums
 - oder wird aus Rindenzellen neu gebildet
 - liegt in den innersten Rindenschichten
- Abscheiden von Zellen
 - bevorzugt nach innen
 - bilden sekundäres Parenchym
 - im sekundären Parenchym Ausdifferenzierung sekundärer Leitbündel
 - * konzentrische Leitbündel mit Außenxylem
 - * oder geschlossen kollaterale Leitbündel
 - * vgl. Kap. 3.4.3, S. 51

5. Kambium des anomalen Dickenwachstums (JACOB ET AL., 1994)

- Vorkommen
 - Wurzel der Rübe (Gatt. *Beta*)
 - andere *Chenopodiaceae*⁶
- anomales sekundäres Dickenwachstum der Wurzel
- aufeinanderfolgende Ringe neu gebildeten Kambiums
 - konzentrisch umeinander angeordnete Zuwachszonen
 - * Wechsel von stark parenchymatischen Holz– und Bastteilen

⁶Chenopodiaceae: zu der U.Kl. Caryophyllidae, Ord. Caryophyllales gehörige Familie

Zusammenfassung und Wiederholung

Begriff und Einteilung

- Meristeme oder Bildungsgewebe sind ein Verband teilungsbereiter pflanzlicher Zellen. Sie haben charakteristische kleine Zellen, die vom großen Zellkern dominiert werden (→ hohe Syntheseleistung).
- Meristeme lassen sich nach Entstehung oder Lage einteilen.
- Nach ihrer Entstehung unterscheidet man Urmeristem, primäre Meristeme und sekundäre Meristeme.
- Nach ihrer Lage werden apikale Meristeme, Restmeristeme, Meristemoide und laterale Meristeme unterschieden.

Apikalmeristeme

- Zu den Apikalmeristemen gehören neben dem Sproß- und Wurzelscheitel auch die Spitzen der Seitensprosse und Seitenwurzeln.
- Der Sproßscheitel ist in die Tunica mit sich ausschließlich antiklin teilenden Zellen und das Corpus mit anti- und periklinen Zellteilungen untergliedert.
- Im Wurzelscheitel gibt es keine Untergliederung in Tunica und Corpus.
- Bei Thallophyten und den meisten Pteridophyten tritt eine Scheitelzelle an die Stelle von Geweben.

URL

Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter <http://www.till-biskup.de/botanik/band1/kapitel3.html>

Fragen

1. Gehen sie kurz auf die Besonderheiten und die Bedeutung der Meristeme für die Pflanze ein. Charakterisieren sie eine Meristemzelle.
2. Welche Möglichkeiten der Einteilung der Meristeme kennen sie? Nennen sie sie und grenzen sie kurz die verschiedenen Typen voneinander ab.
3. Wie unterscheiden sich die Meristeme des Sproß- und Wurzelscheitels voneinander?
4. Nennen sie kurz die Besonderheiten bezüglich der Meristeme bei Thallophyten und vielen
5. Was unterscheidet die Meristemoide von allen anderen Meristemen? Welche Bildungen von Meristemoiden kennen sie?
6. Was besagt die Sperrfeld-Theorie?
7. Nennen sie fünf Strukturen, an deren Bildung sekundäre Meristeme beteiligt sind.

Restmeristeme

- Restmeristeme sind begrenzte Zellgruppen in Dauergeweben, die von den Apikalmeristemen abstammen und ihre Teilungsfähigkeit behalten.
- Beispiele für Restmeristeme sind die interkalaren Meristeme und bei Dicotyledoneae außerdem die fasciculären Kambien und das Perizykel.

Meristemoide

- Im Unterschied zu Restmeristemen sind Meristemoide teilungsfähig gebliebene Einzelzellen oder kleine Nester teilungsaktiver Zellen ohne Stammzellen.
- Meristemoide entwickeln sich letztlich zu Dauerzellen, die als Idioblasten gestaltlich und funktionell erkennbar sind.

Folgermeristeme

- Werden nach der Enddifferenzierung Zellen wieder teilungsfähig, spricht man von Remeristemisierung oder Reembryonalisierung. Die entstehenden Gewebe heißen Folgermeristeme.
- Beispiele für Folgermeristeme sind neben dem interfasciculären Kambien die Kork- und Wundkambien sowie die Kambien des anomalen und des Monocotyledonen-Dickenwachstums.