

Till Biskup

# Botanik

Morphologie, Physiologie  
Ökologie, Systematik

Band I

Histologie, Anatomie, Morphologie

---

**STB**  
Skripte

2. Auflage

---



Till Biskup

# **Botanik**

Morphologie, Physiologie  
Ökologie, Systematik

Band I

**Histologie, Anatomie, Morphologie**

2. Auflage

# Botanik

Morphologie, Physiologie  
Ökologie, Systematik

## Band I

Histologie, Anatomie, Morphologie

## Band II

Physiologie

## Band III

Systematik und Evolution

Die 1. Auflage erschien unter dem Titel: "Allgemeine Botanik"

Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Autors unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

## 2. Auflage

© 1999, 2001, 2002 Till Biskup

Version 0.99.3

12. Januar 2011

gesetzt mit L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X 2<sub>ε</sub>

unter Verwendung von MAKEINDEX, GlossT<sub>E</sub>X und BIBT<sub>E</sub>X

Formeln mit A<sub>M</sub>S-L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X

---

Kontakt zum Autor:

email: [till@till-biskup.de](mailto:till@till-biskup.de)

Homepage: <http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-anatomie/>

# Vorwort

Die Botanik ist nach wie vor ein sehr wesentlicher Bereich der Biologie und dementsprechend stark auch im Lehrplan des Grundstudiums vertreten. Der Nachteil an der weiten zeitlichen Streckung der Botanik–Ausbildung über vier Semester bringt aber auch mit sich, daß im Vordiplom Stoff geprüft wird, der wenigstens eineinhalb Jahre zuvor vermittelt wurde.

Aus dieser Überlegung heraus und aus meiner eigenen Faszination für die Pflanzenwelt entstand das vorliegende Skript. In seiner ersten Auflage, damals noch unter dem Titel “Allgemeine Botanik”, umfaßte es zusätzlich noch die Systematik von den Prokaryoten bis zu den Pteridophyten, diese wurden im Rahmen der Überarbeitung und Neuaufteilung in Band III (Systematik und Evolution) verlegt.

Ein eigenes Lehrbuch? Wohl kaum, denn dazu fehlt mir schlicht der Überblick und das umfassende Wissen über das Fachgebiet, das ein Lehrbuchautor aus seiner oft jahrzehntelangen Forschung auf dem Gebiet zieht. Auch basieren die Ausführungen in diesem Skript auf Lehrbüchern, die teilweise älter als zehn Jahre sind. Meine Absicht ist es daher, möglichst ohne Fehler in der Darstellung einen Überblick über die Grundlagen der Botanik zu geben, wie ich ihn im Laufe meines bisherigen Studiums, auch als Nebenfach im Hauptstudium, erlangt habe. An dieser Stelle möchte ich Professor Hoffmann zitieren:

Versuchen Sie, das Wesentliche zu begreifen, die Details ändern sich sowieso täglich.

Um dieses Unterfangen zu unterstützen, habe ich den Versuch gewagt, nach jedem Kapitel in einer Zusammenfassung und Wiederholung die wichtigsten Konzepte noch einmal zusammenzufassen. Der Leser möge entscheiden, ob mir das gelungen ist.

Ein Wort zum Thema Evolution sei mir an dieser Stelle noch erlaubt: Ich habe es bewußt vermieden, im vorliegenden Skript Hinweise auf eine evolutionäre Interpretation der dargestellten Fakten zu geben. Einerseits bin ich der Ansicht, daß sie für das Verständnis der Zusammenhänge nicht relevant sind. Ein weiterer und bedeutender Grund ist meine grundlegende Einstellung zur Evolution und Evolutionstheorie als solcher. Ich gehe davon aus, daß eine Makroevolution im Sinne einer Höherentwicklung über die Familiengrenzen hinweg nie stattgefunden hat und die Erdgeschichte im Gegensatz zur Meinung der Wissenschaft nicht in Jahrmillionen, sondern in Jahrtausenden zu bemessen ist. Interessierte können eine ausführliche Darlegung und Begründung meines Standpunktes auf meiner Homepage ([www.till-biskup.de](http://www.till-biskup.de)) einsehen.

Danken möchte ich an dieser Stelle insbesondere Sebastian Schrader, der mit großer Geduld jedes meiner Skripte mit Aufmerksamkeit las und mich immer wieder auf Fehler hinwies. Ebenfalls danken möchte ich all den ungenannt bleibenden Menschen, die meine Idee durch ihr Interesse unterstützten.

Till Biskup  
Berlin, im Oktober 2001

## Zum Nachdruck der 2. Auflage

Viel hat sich nicht geändert, einige kleine Fehler und Inkonsistenzen wurden behoben. In deren Folge haben sich die Seitenzahlen gegenüber dem ersten Druck etwas verändert. Für sachdienliche Hinweise und Verbesserungsvorschläge bin ich weiterhin jederzeit offen.

Till Biskup  
Berlin, im Oktober 2002

## Vorwort zur Herausgabe der Skriptreihe “Botanik”

Drei Jahre sind mittlerweile seit meiner ersten Botanik-Vorlesung — damals noch bei Professor Hoffmann — vergangen, und das, was einmal mit dem Abtippen der Mitschriften begann, hat sich zu einem großen Projekt entwickelt. Das vor zwei Jahren erschienene Skript “Allgemeine Botanik” ist sozusagen erwachsen geworden.

Was einmal als einbändiges Werk begann (die Vorlesungsmitschrift zur “Speziellen Botanik” wurde von mir nie bis zur Veröffentlichung gebracht), hat sich mittlerweile, zwei Jahre später und nach zahlreichen Vorlesungen aus dem gesamten Bereich der Botanik, Pflanzenphysiologie und pflanzlichen Biochemie, zu einer dreibändigen Serie entwickelt:

- Band I Histologie, Anatomie, Morphologie
- Band II Physiologie
- Band III Systematik und Evolution

Der erste und vorliegende Band bildet den Auftakt, die Bände II und III werden voraussichtlich im Laufe des Jahres 2002 erscheinen.

Vieles hat sich verändert, auch an diesem Skript: Jedes Kapitel bekam die interne Gliederung als Übersicht noch einmal vorweggestellt, am Ende habe ich eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Lehrinhalte, Fragen zum Stoff und zuweilen auch weiterführende Literatur angefügt. Am Beginn jedes Kapitels und teilweise auch vor größeren Abschnitten innerhalb eines Kapitels finden sich “Mini-Glossare”, die die im Text vorkommenden Fachbegriffe definieren. Alle diese Begriffe sind noch einmal am Ende im Glossar zusammengefaßt.

Das Konzept ist geblieben: Durch den Stichwortcharakter soll der rasche Zugriff auf die Informationen gewährleistet werden, die konsequente Angabe der Quellen — auch wenn es sich um Aussagen von Dozenten aus Vorlesungen handelt — wurde beibehalten, um in Zweifelsfragen besser entscheiden und nachvollziehen zu können.

Mein besonderer Dank gilt an dieser Stelle all jenen Dozenten, deren Vorlesungen ich besuchte und die mein Interesse am Fachgebiet geweckt haben. Ohne diese Motivation wäre ich nie auf den Gedanken gekommen, ein solches Projekt zu starten.

Till Biskup  
Berlin, im Oktober 2001

# Vorbemerkungen zur 1. Auflage der Allgemeinen Botanik

Nach acht Wochen intensiver Arbeit lege ich nun mein Skript "Allgemeine Botanik" (Professor Hoffmann, erstes Semester) vor.

Für die Richtigkeit des Inhaltes kann ich nicht garantieren, daher bin ich für sachdienliche Hinweise, sowohl auf Fehler als auch für Verbesserungen, jederzeit dankbar.

Bei der Schreibung der Fachbegriffe habe ich mich bezüglich der Unsicherheiten "c" oder "k" um Kontinuität innerhalb der vorliegenden Schrift bemüht. In dieser Frage gibt es in der Literatur relativ große Unterschiede. Professor Hoffmann deutschte relativ konsequent alle lateinischen Begriffe ein, der Strasburger vertritt dagegen hier eher die Auffassung, so nahe wie möglich an den ursprünglichen Schreibweisen festzuhalten. Probleme gibt es auch immer dann, wenn Fachbegriffe aus griechischen und lateinischen Silben und Worten gemischt sind, denn das Griechische kennt im Gegensatz zum Lateinischen das "k". Andererseits gibt es in der lateinischen Nomenklatur diesen Buchstaben durchaus.

Da sich diesbezüglich auch besonders zwischen (JACOB ET AL., 1994) und (SITTE ET AL., 1998) Differenzen ergaben, habe ich im Einzelfall, wenn aus dem Kontext eindeutig hervorgeht, aus welchem Werk die Fakten bezogen wurden, die dortige Schreibweise beibehalten. Das führt zwar zu Inkonsistenzen innerhalb des Skriptes, sollte aber den Leser nicht weiter verwirren, denn keine der Schreibweisen ist richtiger als die andere, und ich fühle mich nicht dazu berufen, darüber zu entscheiden, welche zu bevorzugen sei.

Die größte Schwierigkeit stellte jedoch das System der Lebewesen dar, wie es im ersten Kapitel bis einschließlich der Farne (*Pteridophyta*) beschrieben wird. Da sich Professor Hoffmann hier an Kategorien hält, die auch schon in der vierten Auflage der "Botanik" von Jacob, Jäger, Ohmann verworfen werden, ist es fast nicht möglich, die in der Vorlesung besprochenen Zusammenhänge und Begrifflichkeiten unverändert zu übernehmen. Daher habe ich — mich wesentlich auf Jacob, Jäger, Ohmann stützend — versucht, die jeweilige Organisationsstufe dazu zu nennen. Der neue Strasburger (34. Auflage, 1998, (SITTE ET AL., 1998)) schlägt seinerseits ein für meine Begriffe recht kompliziertes System vor, das dafür durch seine Einbeziehung des Organisationsniveaus wiederum recht ähnliche Einteilungen zu Professor Hoffmanns System hat.

Um nicht zu tief in das (womöglich bald veraltete) System eindringen zu müssen, habe ich mich größtenteils darauf beschränkt, die allgemeinen Merkmale der größeren Gruppen zu betonen. Hierzu sei auch Professor Köhler (sinngemäß) zitiert: Wir müssen uns überlegen, was wir wollen, ein System, das wir lernen und lehren können, oder ein System, das möglichst nahe an der Natur orientiert ist, dadurch aber wesentlich komplizierter wird.

Wichtig scheint mir, festzuhalten, daß ein System immer eine Vereinfachung ist und sein muß, denn das ist ja sein Sinn: die Zusammenhänge so zu vereinfachen und zu klassifizieren, daß sie unserem Verständnis zugänglich werden. Dabei gibt es gerade in der Natur so gut wie immer die berühmten Ausnahmen, die entweder die Regel bestätigen oder sie auch zuweilen über den Haufen werfen, wie das zur Zeit mit dem ganzen System der Fall ist. Als Beispiel führt (JACOB ET AL., 1994) auf: "Die Klasse [der Monocotyledonen] unterscheidet sich von Dikotyl(edon)en durch einen ganzen Komplex von Merkmalen [...], die z. T., wie die Lebensdauer der Hauptwurzel und das sekundäre Dickenwachstum, eng miteinander verknüpft sind. Es gibt aber überall Ausnahmen und kein einziges Merkmal, das allein zur klaren Trennung der Klassen ausreichen würde [...]" (JACOB ET AL., 1994, S. 334)

Auf den Übergangscharakter des in ihm vorgeschlagenen Systems weist auch (SITTE ET AL., 1998) explizit hin: "Auch die hier getroffene Einteilung stellt nur einen Versuch dar, die großen Zusammenhänge einigermaßen übersichtlich aufzuzeigen. Mit Rücksicht auf die Zwecke eines Lehrbuchs sind dabei bewußt gewisse Vereinfachungen vorgenommen worden."

Damit will ich erst einmal die fachbezogenen Bemerkungen abschließen. Nun noch ein paar Anmerkungen zum Skript selbst: Es war auf keinen Fall meine Absicht, ein neues Lehrbuch vorzulegen, vielmehr empfinde ich persönlich es als lästig, immer in fünf verschiedenen Büchern nachsehen zu müssen, wenn ich etwas suche. Ganz nebenbei habe ich natürlich auch noch vieles dazugelernt und an Wissen gefestigt. Mein eigentliches Anliegen war, kurz und prägnant, aber trotzdem bis zu einem gewissen Grad in Details gehend den Stoff der Vorlesung "Allgemeine Botanik" darzustellen und so jedem einen möglichst raschen Zugriff auf einzelne Bereiche zu ermöglichen. Hierzu soll

insbesondere der relativ ausführliche Index dienen. Nachdem klar wurde, daß sich noch andere für dieses Skript interessierten, entwickelte es eine gewisse Eigendynamik, denn nun war ich gezwungen, möglichst klar und deutlich zu formulieren und die verwendeten Fachbegriffe auch zu definieren, was mir selbst sehr viel weitergeholfen hat.

Was sagt Professor Ronacher so treffend: Viele Studenten haben Schwierigkeiten, aus der Fülle an Fakten die wesentlichen Punkte herauszuarbeiten. Inwieweit mir das mit dem vorliegenden Skript gelungen ist, wage ich zu bezweifeln, aber ich hoffe auf ein möglichst großes feedback aus der Leserschaft und viele konstruktive Hinweise, damit dieses und folgende Skripte besser werden. In diesem Sinne möchte ich mit einem Zitat von Professor Hoffmann schließen:

“Versuchen Sie, das Wesentliche zu begreifen, die Details ändern sich sowieso täglich”

Till Biskup

Berlin, im Juni 1999



# Kurzhalt

|           |                                              |            |
|-----------|----------------------------------------------|------------|
| <b>1</b>  | <b>Einführung</b>                            | <b>1</b>   |
| <b>I</b>  | <b>Histologie</b>                            | <b>7</b>   |
| <b>2</b>  | <b>Meristeme</b>                             | <b>15</b>  |
| <b>3</b>  | <b>Dauergewebe</b>                           | <b>27</b>  |
| <b>II</b> | <b>Funktionelle Anatomie und Morphologie</b> | <b>67</b>  |
| <b>4</b>  | <b>Wurzel</b>                                | <b>75</b>  |
| <b>5</b>  | <b>Sproßachse</b>                            | <b>99</b>  |
| <b>6</b>  | <b>Blatt</b>                                 | <b>129</b> |
|           | <b>Anhang</b>                                | <b>157</b> |
| <b>A</b>  | <b>Cytologie</b>                             | <b>159</b> |
| <b>B</b>  | <b>Schwerpunkte zum Botanik–Vordiplom</b>    | <b>171</b> |
|           | <b>Literaturverzeichnis</b>                  | <b>173</b> |
|           | <b>Abbildungsverzeichnis</b>                 | <b>175</b> |
|           | <b>Glossar</b>                               | <b>177</b> |
|           | <b>Index</b>                                 | <b>189</b> |



# Inhaltsverzeichnis

|          |                                                        |           |
|----------|--------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>Botanik — Die Wissenschaft von der Pflanze</b>      | <b>1</b>  |
| 1.1      | Besonderheiten und Bedeutung der Pflanzen . . . . .    | 2         |
| 1.2      | Teilgebiete der Botanik . . . . .                      | 2         |
| <b>I</b> | <b>Histologie</b>                                      | <b>7</b>  |
| <b>2</b> | <b>Meristeme</b>                                       | <b>15</b> |
| 2.1      | Begriff und Einteilung . . . . .                       | 16        |
| 2.2      | Apikalmeristeme ( <i>Scheitelmeristeme</i> ) . . . . . | 18        |
| 2.3      | Restmeristeme . . . . .                                | 21        |
| 2.4      | Meristemoide . . . . .                                 | 22        |
| 2.5      | Folgermeristeme . . . . .                              | 23        |
| <b>3</b> | <b>Dauergewebe</b>                                     | <b>27</b> |
| 3.1      | Grundgewebe ( <i>Parenchyme</i> ) . . . . .            | 29        |
| 3.1.1    | Assimilationsparenchym . . . . .                       | 30        |
| 3.1.2    | Speicherparenchyme . . . . .                           | 31        |
| 3.1.3    | Aërenchyme . . . . .                                   | 32        |
| 3.1.4    | Hydrenchym . . . . .                                   | 32        |
| 3.2      | Abschlußgewebe . . . . .                               | 33        |
| 3.2.1    | Epidermis . . . . .                                    | 34        |
| 3.2.2    | Endodermis . . . . .                                   | 38        |
| 3.2.3    | Exodermis . . . . .                                    | 38        |
| 3.2.4    | Periderm . . . . .                                     | 39        |
| 3.2.5    | Sekundär- und Tertiärendodermen . . . . .              | 40        |
| 3.3      | Absorptionsgewebe . . . . .                            | 40        |
| 3.3.1    | Rhizodermis . . . . .                                  | 41        |
| 3.3.2    | Velamen ( <i>Velamen radicum</i> ) . . . . .           | 42        |
| 3.3.3    | Absorptionshaare . . . . .                             | 42        |
| 3.3.4    | Ligula . . . . .                                       | 43        |
| 3.3.5    | Hydropoten . . . . .                                   | 43        |
| 3.3.6    | Haustorien . . . . .                                   | 43        |
| 3.4      | Leitgewebe . . . . .                                   | 45        |
| 3.4.1    | Xylem . . . . .                                        | 45        |
| 3.4.2    | Phloëm . . . . .                                       | 48        |
| 3.4.3    | Leitbündel . . . . .                                   | 50        |
| 3.5      | Festigungsgewebe . . . . .                             | 52        |
| 3.5.1    | Kollenchym . . . . .                                   | 52        |
| 3.5.2    | Sklerenchym . . . . .                                  | 53        |

|                                                 |                                                          |           |
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-----------|
| 3.6                                             | Ausscheidungsgewebe . . . . .                            | 56        |
| 3.6.1                                           | Hydathoden . . . . .                                     | 59        |
| 3.6.2                                           | Nektarien . . . . .                                      | 60        |
| 3.6.3                                           | Verdauungsdrüsen . . . . .                               | 61        |
| 3.6.4                                           | Milchröhren . . . . .                                    | 61        |
| 3.6.5                                           | Harzgänge . . . . .                                      | 62        |
| 3.6.6                                           | Sekretbehälter . . . . .                                 | 62        |
| 3.6.7                                           | Köpfchenhaare und Drüsenemergenzen . . . . .             | 63        |
| <b>II Funktionelle Anatomie und Morphologie</b> |                                                          | <b>67</b> |
| <b>4</b>                                        | <b>Wurzel</b>                                            | <b>75</b> |
| 4.1                                             | Morphologie . . . . .                                    | 76        |
| 4.2                                             | Funktionelle Anatomie . . . . .                          | 77        |
| 4.2.1                                           | Aufbau der Wurzel . . . . .                              | 77        |
| 4.2.2                                           | Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel . . . . .           | 83        |
| 4.2.3                                           | Formen der Radikation . . . . .                          | 84        |
| 4.2.4                                           | Mykorrhiza . . . . .                                     | 87        |
| 4.3                                             | Funktionen der Wurzel . . . . .                          | 88        |
| 4.3.1                                           | Wasseraufnahme . . . . .                                 | 88        |
| 4.3.2                                           | Kationen- und Anionenaufnahme . . . . .                  | 89        |
| 4.3.3                                           | Gravitropismus . . . . .                                 | 91        |
| 4.4                                             | Wurzelmetamorphosen . . . . .                            | 92        |
| <b>5</b>                                        | <b>Sproßachse</b>                                        | <b>99</b> |
| 5.1                                             | Morphologie . . . . .                                    | 101       |
| 5.1.1                                           | Entstehung der Achse . . . . .                           | 101       |
| 5.1.2                                           | Entwicklung der primären Sproßachse . . . . .            | 103       |
| 5.1.3                                           | Verzweigungen . . . . .                                  | 105       |
| 5.2                                             | Funktionelle Anatomie . . . . .                          | 109       |
| 5.2.1                                           | Anordnung der Dauergewebe . . . . .                      | 109       |
| 5.3                                             | Dickenwachstum . . . . .                                 | 111       |
| 5.3.1                                           | Primäres Dickenwachstum . . . . .                        | 111       |
| 5.3.2                                           | Erstarkungswachstum . . . . .                            | 111       |
| 5.3.3                                           | Sekundäres Dickenwachstum . . . . .                      | 112       |
| 5.3.4                                           | Sekundäres Dickenwachstum bei Monocotyledoneae . . . . . | 114       |
| 5.3.5                                           | Holzkörper . . . . .                                     | 114       |
| 5.3.6                                           | Sekundäre Rinde und Borke . . . . .                      | 118       |
| 5.4                                             | Sproßmetamorphosen . . . . .                             | 121       |
| 5.5                                             | Funktionen der Sproßachse . . . . .                      | 121       |
| 5.5.1                                           | Wassertransport . . . . .                                | 121       |
| 5.5.2                                           | Assimilationstransport . . . . .                         | 123       |
| 5.5.3                                           | Festigung . . . . .                                      | 124       |

|                                                                   |                |
|-------------------------------------------------------------------|----------------|
| <b>6 Blatt</b>                                                    | <b>129</b>     |
| 6.1 Morphologie . . . . .                                         | 131            |
| 6.1.1 Entwicklung des Laubblattes . . . . .                       | 131            |
| 6.1.2 Morphologie des Laubblattes . . . . .                       | 133            |
| 6.1.3 Blattformen . . . . .                                       | 135            |
| 6.1.4 Blatttypen . . . . .                                        | 135            |
| 6.1.5 Blattstellungslehre ( <i>Phyllotaxis</i> ) . . . . .        | 138            |
| 6.2 Funktionelle Anatomie . . . . .                               | 142            |
| 6.2.1 Blattepidermis . . . . .                                    | 142            |
| 6.2.2 Mesophyll . . . . .                                         | 143            |
| 6.2.3 Blattleitbündel (bifaciales Blatt) . . . . .                | 143            |
| 6.2.4 Spaltöffnungen ( <i>Stomata</i> ) . . . . .                 | 144            |
| 6.2.5 Koniferenblatt . . . . .                                    | 147            |
| 6.3 Metamorphosen . . . . .                                       | 149            |
| 6.3.1 Blüten . . . . .                                            | 150            |
| 6.4 Funktionen des Blattes . . . . .                              | 151            |
| 6.4.1 Transpiration . . . . .                                     | 151            |
| 6.4.2 Regulation der Spaltöffnungsbewegung . . . . .              | 152            |
| 6.4.3 Photosynthese . . . . .                                     | 153            |
| <br><b>Anhang</b>                                                 | <br><b>157</b> |
| <b>A Cytologie</b>                                                | <b>159</b>     |
| A.1 Vergleich Procyte — Eucyte . . . . .                          | 160            |
| A.2 Kontaktstrukturen pflanzlicher Zellen: Plasmodesmen . . . . . | 160            |
| A.3 Plastiden . . . . .                                           | 162            |
| A.3.1 Strukturtypen und Entwicklung der Plastiden . . . . .       | 162            |
| A.3.2 Feinbau des Chloroplasten . . . . .                         | 164            |
| A.3.3 Plastiden als semiautonome Systeme . . . . .                | 165            |
| A.3.4 Bewegungen von Chloroplasten . . . . .                      | 166            |
| A.4 Pflanzliche Zellwand . . . . .                                | 167            |
| A.4.1 Bau . . . . .                                               | 167            |
| A.4.2 Genese . . . . .                                            | 170            |
| <br><b>B Schwerpunkte zum Botanik–Vordiplom</b>                   | <br><b>171</b> |
| <br><b>Literaturverzeichnis</b>                                   | <br><b>173</b> |
| <br><b>Abbildungsverzeichnis</b>                                  | <br><b>175</b> |
| <br><b>Glossar</b>                                                | <br><b>177</b> |
| <br><b>Index</b>                                                  | <br><b>189</b> |



# Kapitel 1

## Botanik

### Die Wissenschaft von der Pflanze

*Pflanzen nehmen eine bedeutende Stellung im System des Lebens ein. Als Primärproduzenten organischer Substanzen stehen sie am Anfang jeder Nahrungskette. Ihre Fähigkeit, Licht zur Synthese wichtiger Bausteine des Lebens zu nutzen, ist einzigartig.*

*Damit nicht genug, grenzen sie sich auch in ihrer Organisation eindeutig vom Tierreich ab, mit potentieller Unsterblichkeit bei vegetativer Vermehrung.*

#### Übersicht

1. Besonderheiten und Bedeutung der Pflanzen
2. Teilgebiete der Botanik

## 1.1 Besonderheiten und Bedeutung der Pflanzen

- Pflanzen haben keine Keimbahn (ZOGLAUER, 2001)
  - keine Trennung in somatische Zellen und Keimzellen
- Stellung der Pflanzen im Stoff- und Energiekreislauf des Lebens
  - Primärproduzenten organischer Substanz
- Pflanzen sind offene Systeme
  - große äußere Flächen zur Aufnahme von Licht, CO<sub>2</sub> und Bodenlösung (JACOB ET AL.)
- Pflanzen sind (meist) nicht ortsveränderlich
  - zwangsläufig Anpassung an die Umwelt

### Besonderheiten der Pflanzen gegenüber Tieren

- Grad der Spezialisierung der Organfunktionen bei Pflanzen deutlich niedriger
- Pflanzen **offenes System**
- wesentlich uneinheitlichere Stoffwechselwege
  - wesentlich größeres Spektrum an Sekundärmetaboliten
- Pflanzen ortsgebunden
- passives Verhalten bei der generativen Fortpflanzung
  - häufig Degeneration der Sexualität
- auch zeitlich offenes System
  - potentielle Unsterblichkeit bei vegetativer Vermehrung

## 1.2 Teilgebiete der Botanik

- JACOB ET AL. (1994), S. 21f.
- Taxonomie
- Systematik
- Morphologie
- Organographie
- Paläobotanik
- Anatomie
- Histologie
- Cytologie



- Pflanzensoziologie
- Pflanzengeographie
- Chorologie
- Pflanzenphysiologie
  - pflanzliche Biochemie/Biophysik
- Zellphysiologie

## Zusammenfassung und Wiederholung

### Besonderheiten der Pflanzen

- Pflanzen sind offene Systeme.
- Pflanzen haben keine Keimbahn.
- Pflanzen sind bei vegetativer Vermehrung potentiell unsterblich.

- Pflanzen sind ortsgebunden. Das hat Bedeutung für Abwehr und Nahrungsaufnahme.

### Bedeutung der Pflanzen

- Primärproduzenten im Stoffkreislauf. Liefern mit der Kohlenstoff-Fixierung stoffliche Grundlage jeder Nahrungskette.

**URL**

Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter <http://www.till-biskup.de/botanik-anatomie/kapitel1.html>

## weiterführende Literatur

JACOB, F., JÄGER, E.J., OHMANN, E. (1994): Botanik. Gustav Fischer; Jena

NULTSCH, W. (1996): Allgemeine Botanik. Thieme; Stuttgart

STRASBURGER, E. (Begründer) (1998): Strasburger. Lehrbuch der Botanik. Fischer; Stuttgart, Jena





**Teil I**  
**Histologie**



*Beim ersten Blick auf die Pflanze fallen ihre Grundorgane — Wurzel, Sproßachse, Blätter — ins Auge, deren Behandlung in den Bereich funktioneller Anatomie und Morphologie fällt. Doch die Kenntnis und das Verständnis der zugrundeliegenden Gewebetypen, wie sie die Histologie zum Ziel hat, liefern die Basis zum Verständnis vieler Besonderheiten der Pflanzen.*

*Gleichzeitig steht die Histologie mit der Größe ihres Betrachtungsobjektes zwischen der Anatomie/Morphologie, der Betrachtung der Organe als größter Einheiten, auf der einen Seite und der Cytologie, der Untersuchung einzelner Zellen, auf der anderen Seite.*





# Einführung in die Histologie

## Mini-Glossar

**Apoplast** Gesamtheit des freien Diffusionsraums einer Pflanze besteht aus dem freien Diffusionsraum der Zellwände und dem Lumen der Xylemelemente

**Apoptose** programmierter Zelltod durch eigene Lysosomenenzyme

**Embryophyten** Echte Landpflanzen, Oberbegriff für Moose (Bryophyta) und Gefäßpflanzen (Tracheophyta); namengebendes Kennzeichen: Entwicklung der Eizelle zum Embryo

**Gewebe** Zellverbund von aus gemeinsamen Ursprungszellen hervorgegangenen Zellen, die durch Tüpfelverbindungen untereinander in Kontakt stehen

**Idioblasten** nach Gestalt und Leistung abweichende Zellen in sonst einheitlichen Geweben (SITTE ET AL., 1998)

**isodiametrisch** ohne bevorzugte Längsrichtung

**Kormophyten** Sproßpflanzen, höhere Pflanzen; Oberbegriff für Farnpflanzen (Pteridophyta) und Samenpflanzen (Spermatophyta); Kennzeichen Gliederung in Wurzel, Sproßachse und Blätter (HERDER VL., 1983ff.)

**Plectenchyme** "Flechtgewebe", keine echten Gewebe; entstehen durch nachträgliche Zusammenlagerung von Zellen

**Protoplast** eigentlicher, lebender Zellkörper, der von der Zellwand eingeschlossen wird

**Pseudoparenchyme** Scheingewebe, keine echten Gewebe; entstehen durch nachträgliche Zusammenlagerung von Zellfäden und Verquellung der Zellwände der Zellfäden

**Symplast** Gesamtheit der durch Plasmodesmen verbundenen Protoplasten

- cross-talking<sup>1</sup>
  - Kontakt der Zellen untereinander im Zellverband
  - Informationsaustausch
  - sorgt für koordiniertes Verhalten aller Zellen eines Gewebes bzw. Organs
  - bei Unterbrechung Absterben der betroffenen Zellen
    - Kontakt lebensnotwendig
- Ektodesmen (HERDER VL., 1983ff.)
  - den Plasmodesmen entsprechende Plasmastränge in der Außenwand von Epidermiszellen
  - haben sich als *Artefakte* herausgestellt
- Apoptose (CAMPBELL, 1997)
  - programmierter Tod der Zellen durch eigene Lysosomenenzyme
  - wichtiger Vorgang in der Entwicklung vieler Lebewesen

<sup>1</sup>Begriff in dieser Form nur bei HOFFMANN (1998)

- “echte” Gewebe (JACOB ET AL., 1994)
  - benachbarte Zellen
    - \* durch Entstehung aus gemeinsamen Ursprungszellen verbunden
    - \* besitzen Tüpfelverbindungen
  - bei Embryophyten
- Plectenchyme
  - “Flechtgewebe”
  - bei Pilzen und manchen Algen
  - Entstehung
    - \* nachträglicher fester Verbund von Zellfäden
      - Zellfäden häufig verzweigt
  - Einzelzellen nur in der jeweiligen Fadenreihe verbunden
    - \* durch Poren
      - Pilze
    - \* durch Tüpfel
      - Algen
  - Pseudoparenchyme
    - \* *Scheingewebe*
    - \* sehr enge Verbindung der Zellfäden
      - bei Verquellung der Zellwände der Zellfäden
    - \* täuscht echte Gewebe vor
- Gewebetypen
  1. Meristeme
    - lebenslang teilungsfähige Gewebe
    - beschränkt auf die Pflanzen (mit Ausnahmen)
  2. Dauergewebe
    - i. allg. lange Lebensdauer
    - Ausdifferenzierung beschränkt sich auf die Struktur und Funktion
      - \* Zellen prinzipiell omnipotent
      - \* genetisches Material vollständig
    - parenchymatische Zellen
      - \* *isodiametrisch*
      - \* ohne bevorzugte Längsrichtung
    - prosenchymatische Zellen
      - \* langgestreckt
    - Idioblasten
      - \* Einzelzellen
      - \* entstehen im Gewebe verteilt
      - \* besondere Gestalt und Funktion

- \* Bsp.:
  - Spaltöffnungen
  - Drüsenhaare
- Untergliederung
  - \* je nach Determination
  - (a) Grundgewebe
    - \* Aufbau des Pflanzenkörpers
  - (b) Abschlußgewebe
  - (c) Absorptionsgewebe
    - \* Stoffaustausch
  - (d) Leitgewebe
  - (e) Festigungsgewebe
  - (f) Ausscheidungsgewebe
- Symplast (JACOB ET AL., 1994)
  - bei vielzelligen Pflanzen
  - Gesamtheit der durch Plasmodesmen verbundenen Protoplasten
- Apoplast (JACOB ET AL., 1994)
  - freier Diffusionsraum der Zellwände sowie Lumen der Xylemelemente (HERDER VL., 1983ff.)
  - zwischen den Zellen des Symplasten liegende Zellwände
  - Interzellularen
  - Räume toter Zellen



# 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–Kambium
      - \* 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  $\mu\text{m}$
  - 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*<sup>1</sup> und meiste *Gymnospermae*<sup>2</sup>

2. mehrere Schichten

\* *Angiospermae*<sup>3</sup>

- 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 Blattorganen 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

<sup>1</sup>Lycopodium: Bärlapp; Ord. Lycopodiales, Kl. Lycopodiopsida

<sup>2</sup>Gymnospermae: Nacktsamer; neue Systematik: U.Abt. Coniferophytina und U.Abt. Cycadophytina

<sup>3</sup>Angiospermae: Angiospermophytina, Magnoliophytina; Bedecktsamer

## Wurzelscheitel

- Gruppe von Initialzellen
  - meist von Wurzelhaube (*Kalyptra*<sup>4</sup>) 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

---

<sup>4</sup>zum Bau der Wurzel vgl. Kap. 4.2, S. 77

### 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. 82

## 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<sup>a</sup>
    - \* 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)

<sup>a</sup>Determination 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-Initialien<sup>5</sup> des Sproß- und Wurzelkambiums

<sup>5</sup>Fusiforminitialien (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*-Typus (JACOB ET AL., 1994)
  - vgl. S. 112

### 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. 50

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

- Vorkommen
  - Wurzel der Rübe (Gatt. *Beta*)
  - andere *Chenopodiaceae*<sup>6</sup>
- anomales sekundäres Dickenwachstum der Wurzel

---

<sup>6</sup>Chenopodiaceae: zu der U.Kl. Caryophyllidae, Ord. Caryophyllales gehörige Familie

- aufeinanderfolgende Ringe neu gebildeten Kambiums
  - konzentrisch umeinander angeordnete Zuwachszonen
    - \* Wechsel von stark parenchymatischen Holz- und Bastteilen

## 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-anatomie/kapitel2.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 der Meristeme bei Thallophyten und vielen Farnpflanzen.
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.



# Kapitel 3

## Dauergewebe

*Unter Dauergewebe zählt man alle ausdifferenzierten Gewebe des pflanzlichen Organismus. Hierzu gehören bis auf die Meristeme fast alle Gewebe einer Pflanze. Entsprechend groß ist die Vielfalt der unterschiedlichen Gewebetypen.*

*Trotz dieser Vielfalt gehört die große Mehrheit der Zellen einer Pflanze zu den Grundgeweben oder Parenchymen. Die verbleibenden Dauergewebstypen dienen ausschließlich speziellen Funktionen wie dem Schutz und der Versorgung der im Pflanzeninneren lokalisierten Parenchyme.*

### Übersicht

1. Grundgewebe (*Parenchyme*)
  - 1.1 Assimilationsparenchyme
  - 1.2 Speicherparenchyme
  - 1.3 Aërenchyme
  - 1.4 Hydrenchym
2. Abschlußgewebe
  - 2.1 Epidermis
  - 2.2 Endodermis
  - 2.3 Exodermis
  - 2.4 Periderm
  - 2.5 Sekundär- und Tertiärendodermen
3. Absorptionsgewebe
  - 3.1 Rhizodermis
  - 3.2 Velamen (*Velamen radicum*)
  - 3.3 Absorptionshaare
  - 3.4 Ligula
  - 3.5 Hydropoten
  - 3.6 Haustorien
4. Leitgewebe
  - 4.1 Xylem
  - 4.2 Phloëm
  - 4.3 Leitbündel
5. Festigungsgewebe
  - 5.1 Kollenchym
  - 5.2 Sklerenchym
6. Ausscheidungsgewebe
  - 6.1 Hydathoden
  - 6.2 Nektarien
  - 6.3 Verdauungsdrüsen
  - 6.4 Milchröhren
  - 6.5 Harzgänge
  - 6.6 Sekretbehälter
  - 6.7 Köpfchenhaare und Drüsenemergenzen

**Mini-Glossar**

|                                                                                                                                                                                          |                                                                                                                 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Aërenchym</b> Durchlüftungsgewebe; dem Gasaustausch untergetauchter Organe dienendes Gewebe insbesondere von Sumpf- und Wasserpflanzen                                                | <b>isodiametrisch</b> gr. ἴσος gleich, ähnlich; διάμετρος Durchmesser                                           |
| <b>Amyloplasten</b> Sonderform der Leukoplasten; dienen der Stärkespeicherung                                                                                                            | <b>Lakunen</b> extrem große Interzellularen der Aërenchyme                                                      |
| <b>Autophagose</b> (gr. αὐτός selbst, φαγεῖν essen, fressen) lysosomaler Abbau nicht mehr funktionstüchtiger Zellbestandteile                                                            | <b>Leukoplasten</b> Form der Plastiden, die der Stoffspeicherung dient; Vorkommen gewöhnlich in Speicherorganen |
| <b>Chlorenchym</b> Assimilationsparenchym; chloroplastenreiches Gewebe, das der Photosynthese dient                                                                                      | <b>lysigen</b> gr. λύσις Auflösung, Beendigung                                                                  |
| <b>Dauergewebe</b> fertig ausdifferenzierte, speziellen Funktionen dienende Gewebe, die ihre Zellteilungsfähigkeit vorübergehend oder endgültig eingestellt haben. (HERDER VL., 1983ff.) | <b>Mesophyll</b> auf Photosynthese spezialisiertes Blattgewebe                                                  |
| <b>Intermicellare</b> Räume zwischen Micellen (Elementar fibrillen) der Zellwand                                                                                                         | <b>Niederblätter</b> Blätter ohne Spreite und Stiel; dienen u. a. dem Knospenschutz (JACOB ET AL., 1994)        |
| <b>Interzellularen</b> Hohlräume zwischen den Zellen                                                                                                                                     | <b>rhexigen</b> gr. ρήξις Zerreißung                                                                            |
|                                                                                                                                                                                          | <b>schizogen</b> gr. σχίζειν spalten, trennen; γενής aus etwas entstanden                                       |
|                                                                                                                                                                                          | <b>Transpiration</b> Abgabe von Wasser durch die Pflanze in Form von Wasserdampf                                |
|                                                                                                                                                                                          | <b>Vakuom</b> Gesamtheit aller Vakuolen einer Zelle                                                             |

- Dauergewebe
  - fertig ausdifferenzierte, speziellen Funktionen dienende Gewebe, die ihre Zellteilungsfähigkeit vorübergehend oder endgültig eingestellt haben. (HERDER VL., 1983ff.)
  - entstehen durch Determination aus von Meristemen gebildeten Zellen
- Zellen
  - i. allg. größer als meristematische Zellen
  - meist keine Zellteilungen (SITTE ET AL., 1998)
  - nicht mehr wachstumsfähig
  - nicht selten abgestorben, wasser- oder lufthaltig (SITTE ET AL., 1998)
    - \* bedingt durch die offene Organisation des Pflanzenkörpers
    - \* Tiere: gealterte oder abgestorbene Zellen werden i. allg. rasch eliminiert
- Streckungswachstum
  - starke Wasseraufnahme
    - Entstehung der wassergefüllten Zentralvakuole
    - Wandstreckung/–dehnung
- Interzellularen
  - Hohlräume zwischen den Zellen
  - dienen der Durchlüftung
  - Entstehung

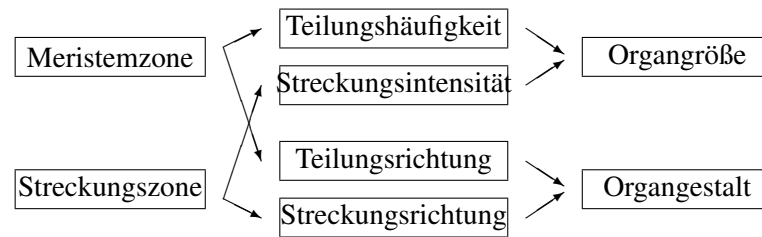


Abbildung 3.1: Unterschiedliche Mechanismen der Beeinflussung von Organgröße und –Gestalt bei Meristemen und Dauergeweben

#### 1. schizogen

- \* Spaltung der Zellwände entlang der Mittellamelle (SITTE ET AL., 1998)

→ mechanisches Auseinanderdriften der Zellwände

- Abrundungstendenz der Zelle durch Nachgeben gegenüber dem Turgor beim Streckungswachstum (SITTE ET AL., 1998)

#### 2. lysigen

- \* Auflösung der Mittellamelle
  - partielle Autophagose
- \* Auflösung von Zellen oder Zellkomplexen (SITTE ET AL., 1998)

#### 3. rhexigen

- \* Auseinanderreißen der Zellen
- \* infolge ungleichen Wachstums (SITTE ET AL., 1998)

– Intermicellare

- \* Räume zwischen Micellen (Elementarfibrillen) der Zellwand
- \* nicht mit Interzellularen zu verwechseln

#### • Typen der Dauergewebe

1. Grundgewebe (*Parenchyme*)
2. Abschlußgewebe
3. Absorptionsgewebe
4. Leitgewebe
5. Festigungsgewebe
6. Ausscheidungs- oder Sekretionsgewebe

## 3.1 Grundgewebe (*Parenchyme*)

**Parenchym** (gr. *παρά* neben, wechselseitig, *έγχειν* eingießen, füllen) Grundgewebe (HERDER VL., 1983ff.)

- “dazwischengegossene Masse” (SITTE ET AL., 1998)
- am wenigsten spezialisiertes Gewebe des Pflanzenkörpers (SITTE ET AL., 1998)

- “Füllgewebe”
- bei krautigen Pflanzen Hauptmasse des Vegetationskörpers
- alle anderen Dauergewebstypen für Schutz und Versorgung der Parenchyme (JACOB ET AL., 1994)
- Zellen
  - groß
  - isodiametrisch
    - \* “*parenchymatisch*”
    - \* gleichgestaltet
  - besitzen **Vakuom** (JACOB ET AL., 1994)
    - \* Zellsaft–Vakuole
    - \* Gesamtheit aller Vakuolen einer Zelle
  - dünne Wände
  - haben Endzustand ihrer Differenzierung erreicht (JACOB ET AL., 1994)
- Interzellulare (JACOB ET AL., 1994)
  - verbunden zu Netz feiner Luftkanälchen
  - dienen dem Atmungs– und Assimilations–Gasaustausch
  - schizogen entstanden
  - lockern *nicht* den festen Verband der Zellen
  - liefern erheblichen Volumenanteil am Grundgewebe (SITTE ET AL., 1998)

### 3.1.1 Assimilationsparenchym

- *Chlorenchym*
- dient der Photosynthese
  - reich an Chloroplasten
    - \* Bewegung der Chloroplasten in Abhängigkeit von der Lichtstärke
  - starkes Interzellularsystem
    - \* Interzellulare bei Wasserpflanzen besonders ausgeprägt
      - im Wasser wenig CO<sub>2</sub> und O<sub>2</sub>
      - vgl. Aërenchyme, Kap. 3.1.3, S. 32
  - regulative CO<sub>2</sub>–Kopplung
- vorrangig im Mesophyll
  - *Blattgewebe*
  - auf Photosynthese spezialisiert
- 1. Palisadenschicht
  - Zellen senkrecht zur Blattfläche gestreckt

## 2. Schwammparenchym

- gleichzeitig Chlorenchym und Aërenchym (SITTE ET AL., 1998)
- sehr locker
- Zellen unregelmäßig sternförmig
- Hauptorgan der Transpiration (SITTE ET AL., 1998)
  - viele große Interzellulare

**3.1.2 Speicherparenchyme**

- enthalten vor allem zur Speicherung umgebaute Plastiden
  - z. B. Amyloplasten
- allgemeine Funktion
  - reversible H<sub>2</sub>-Speicherung in Kohlenhydraten
- Tendenz beim Assimilationsprodukt
  - geringe osmotische Kapazität
- KH-Speicherung
  1. Amyloplasten
    - als Stärke
  2. Vakuolen
    - als Mono- und Disaccharide
- Fettspeicherung
  - effektiver als KH-Speicherung
    - bei gleichem Volumen höherer H<sub>2</sub>-Anteil
  - in Vakuolen
  - in Oleosomen (SITTE ET AL., 1998)
    - \* mikroskopisch kleine Öltröpfchen
    - \* im Cytoplasma oder in Plastiden
- proteinspeichernde Parenchyme
  - bei Pflanzen in Symbiose mit Stickstoff-Fixierern
    - \* Bsp.: *Rhizobium leguminosarum*
- Vorkommen (JACOB ET AL., 1994)
  - Wurzeln
  - Achsen
  - Niederblätter
  - Samen und Früchte
  - dominieren in Speicherorganen

- \* Rüben, Knollen, Zwiebeln
- andere Reservestoffe akkumulierende Strukturen (SITTE ET AL., 1998)
  - Mark– und Rindenparenchym
  - Holzparenchym
    - \* bei Holzpflanzen
    - \* durchzieht den sonst toten Holzkörper als Netzwerk

### 3.1.3 Aërenchyme

- *Durchlüftungsgewebe*
- bevorzugt in Sumpf– und Wasserpflanzen
- relativ hohes Interzellularräumenvolumen
  - extrem große Interzellularräume (JACOB ET AL., 1994)
    - \* *Lakunen*
  - bis über 70% des Gewebevolumens
- dient dem Gasaustausch untergetauchter Organe
  - Interzellularensystem reicht bis zu Spaltöffnungen schwimmender oder aus dem Wasser ragender Blätter bzw. Sprosse (SITTE ET AL., 1998)

### 3.1.4 Hydrenchym (JACOB ET AL., 1994)

- *Wasser speicherndes Gewebe*
- Zellen
  - groß
  - weitgehend farblos
  - Vakuolen extrem vergrößert
    - \* bis 0,5 mm
- in Blättern und Achsen
- vorwiegend bei Sukkulente

**Mini-Glossar**

**Abschlußgewebe** Gewebe, die die Pflanze oder ihre Teile begrenzen (HERDER VL., 1983ff.)

**Anthocyane** zu den Flavonoiden gehörende, bläuliche Pflanzenfarbstoffe

**Casparyscher Streifen** wasserundurchlässiger Streifen der Wurzelendodermis; verhindert unregulierten Stofftransport

**Cuticula** von der Epidermis nach außen abgeschiedene Wachsüberzüge (HERDER VL., 1983ff.)

**Dilatation** (lat. *dilatatio* Erweiterung) Umfangserweiterungswachstum der Gewebe, bei dem das meristematische Gewebe immer weiter nach außen verlagert wird und tangential mitwachsen muß (HERDER VL., 1983ff.)

**Emergenzen** vielzellige Auswüchse (im Gegensatz zu den Trichomen)

**Evaporation** physikalische Verdunstung einer

freien Wasseroberfläche

**Hygrophyten** Pflanzen feuchter Standorte; Merkmal: transpirationsfördernde Anpassungen

**Lentizellen** Korkporen; Unterbrechungen des Korkgewebes, die dem Gasaustausch dienen

**Leukoplasten** Form der Plastiden, die der Stoff-Speicherung dient; Vorkommen gewöhnlich in Speicherorganen

**subepidermal** unter der Epidermis gelegen

**Trichome** Haarbildungen; von Einzelzellen (Trichoblasten) gebildete haarartige Strukturen (vgl. Emergenzen)

**Xerophyten** Pflanzen trockener Standorte; Merkmal: die Transpiration einschränkende Anpassungen

**Xylem** Gesamtheit der an der Wasserleitung (Ferntransport) beteiligten Strukturen

## 3.2 Abschlußgewebe

- Gewebe, die die Pflanze oder ihre Teile begrenzen (HERDER VL., 1983ff.)
- leiten sich aus primären Meristemen ab
- entwickeln sich aus der Tunica
  - vgl. S. 19
- allgemeine Merkmale (SITTE ET AL., 1998)
  - lückenloses Aneinanderschließen der Zellen
  - unregelmäßige Umrißformen
  - keine Interzellularen
    - sehr fester seitlicher Zusammenhalt der Zellen
      - können häufig als Häutchen abgezogen werden
- primäre Abschlußgewebe
  - Epidermis
    - \* äußeres Abschlußgewebe der Sproßachse
  - Endodermis
    - \* inneres Abschlußgewebe
    - \* in jedem Organ
    - \* entwickelt sich unmittelbar aus den Meristemen
  - ABER: Rhizodermis
    - \* Oberhaut der Wurzel

- \* kein Abschlußgewebe:
  - Absorptionsgewebe
  - vgl. Kap. 3.3, S. 40
- Exodermis (JACOB ET AL., 1994), (HOFFMANN, 1998)
  - \* *Hypodermis* (SITTE ET AL., 1998)
  - \* an der Wurzel
  - \* ersetzt kurzlebige Rhizodermis
  - \* nach HERDER VL. (1983ff.) *sekundäres* Abschlußgewebe
- sekundäre Abschlußgewebe
  - entstehen durch Remeristematisierung
  - Periderm
    - \* an Sproßachse und Wurzel
    - \* ersetzt die Epidermis bzw. Rhizodermis/Exodermis
    - \* bildet Kork
- Einteilung nach HERDER VL. (1983ff.)
  - Einteilung nach verschiedenem Ursprung
  - 1. primäres Abschlußgewebe
    - geht aus primärem Meristem hervor
    - bildet äußere (Epidermis) und innere (Endodermis) Häute
  - 2. sekundäres Abschlußgewebe
    - geht aus sekundären Meristemen hervor
    - tritt in Form von Korkhüllen und Korkplatten auf
  - 3. tertiäres Abschlußgewebe
    - löst das sekundäre Abschlußgewebe ab
    - tritt als Borke auf

### 3.2.1 Epidermis

- äußere, einzellige Schicht
- bedeckt den ganzen Pflanzenkörper
  - ohne interzelluläre Lücken
- i. allg. chloroplastenfrei
  - Chloroplasten nur bei Hygrophyten, Unterwasserblättern und Farnen (JACOB ET AL., 1994)
  - Ausnahme: Spaltöffnungen
    - \* vgl. Kap. 6.2.4, S. 144
- Aufgabe (JACOB ET AL., 1994): Schutz vor



- Verlust von Gewebswasser
- Einwirkung von UV-Licht
- mechanischer Beschädigung
  - \* z. B. durch Flugsand, Eis
- Wasserbenetzung
- Eindringen von Krankheitserregern
- Haftung von Parasitensporen und Insektenbeinen
- mit der Schutzfunktion zusammenhängende Merkmale (JACOB ET AL., 1994)
  - Fehlen von Interzellularen
  - erhöhte Dicke der meisten Epidermis–Außenwände
  - wellige Wandverzahnung der Zellen untereinander
  - Cuticula und cutinisierte Außenwandschicht
  - Wachsüberzüge auf der Cuticula, Wachseinlagerungen in den äußeren Cuticularschichten
  - tote Haare
  - evtl. gelegentlicher Anthocyangehalt
    - \* Filter gegen UV–Strahlung? (JACOB ET AL., 1994)
- Spaltöffnungen
  - sichern Gasaustausch
  - besitzen Chloroplasten
  - entstehen aus Meristemoiden
    - \* inäquale Zellteilung
    - \* Entstehung zweier Schließzellen
  - vgl. Kap. 6.2.4, S. 144
- Plastiden (SITTE ET AL., 1998)
  - meist Leukoplasten
  - oder dürftig entwickelte, granafreie Chloroplasten
  - Chromoplasten
    - \* in vielen Blüten– und Fruchtblättern
    - \* dient der Tieranlockung
    - \* gleiche Signalwirkung in anderen Fällen durch Vakuolenfarbstoffe
      - Chymochrome: Anthocyane, Betacyane, Flavonoide
    - \* oft beide Pigmentierungsformen kombiniert
- stark ausgeprägte Vakuole
  - enthält eventuell Farbstoffe (s. o.)
- Cuticula

- aufgelagerte Schutzschicht
- wachsartig
- hohe Dynamik
  - \* ändert Struktur im Tagesgang
  - \* Einstellung auf den Lichteinfall
- an den Spaltöffnungen unterbrochen
- Aufgabe: Verdunstungsschutz
  - \* in extremen Fällen Transpiration durch die Cuticula  $<0.01\%$  der Evaporation einer gleich großen Fläche (SITTE ET AL., 1998)
  - \* Evaporation
    - Verdunstung einer freien Wasserfläche
- Bildung (JACOB ET AL., 1994)
  - \* Sezernierung von flüssigem Procutin durch die Epidermiszellen
    - wandert durch die Außenwand
    - bildet geschlossenen Cutin-überzug
    - Verhärtung durch Polymerisation
- Wachseinschlüsse (JACOB ET AL., 1994)
  - \* in der äußeren Cuticula-Schicht
- epicuticuläres Wachs (JACOB ET AL., 1994)
  - \* von der Cuticula ausgeschieden
  - \* kristallin
  - \* dient der Reinigung (SITTE ET AL., 1998)
- Pectinfelder (JACOB ET AL., 1994)
  - \* in den zellwandnahen Schichten der Cuticula
- Cutinlamellen (JACOB ET AL., 1994)
  - \* in den angrenzenden äußeren Schichten der Zellwand
    - *cutinisierte Wand*
- Cuticularfältelung (SITTE ET AL., 1998)
  - \* vermindert Benetzbarkeit
  - \* oft durch Papillen-Bildung verstärkt
    - Vorwölbung der Epidermiszellen
  - \* dient der Reinigung (bei Regen)
  - \* tritt nie gleichzeitig mit epicuticulären Wachsüberzügen auf
- Haarbildungen
  - *Trichome*
  - von Trichoblasten gebildet
    - \* Meristemoide, vgl. Kap. 3, S. 22
  - Funktion je nach Lebensdauer unterschiedlich

#### 1. lebende Haare

- Oberflächenvergrößerung
  - Verdunstungsförderung
    - *Hygrophyten*
  - i. allg. kurzlebig
2. tote Haare
- Transpirationsschutz
    - *Xerophyten*
  - mechanischer Schutz
    - \* verdickt als Dornen
    - \* Brennhaar (Si–haltig)
  - i. allg. langlebig
- Emergenzen (SITTE ET AL., 1998)
    - vielzellige Auswüchse
    - an der Entstehung auch subepidermale Gewebe beteiligt
    - Bsp.: (JACOB ET AL., 1994)
      - \* Stachel der Rose
        - *kein* Dorn!
        - Dorn aus abgewandeltem Blattorgan oder Kurzsproß entstanden
      - \* Tentakeln der Blätter bei *Drosera*<sup>1</sup>
      - \* vielzellige Drüsenzotten
  - übernimmt Funktion eines Hydrenchyms (SITTE ET AL., 1998)
    - bei manchen Blättern
    - Zellen besonders groß
    - in mehreren (bis zu 15) Lagen übereinander
      - \* Entstehung durch perikline Teilungen der Protodermzellen<sup>2</sup>
    - zum Hydrenchym vgl. Kap. 3.1.4, S. 32
  - Verfestigung (SITTE ET AL., 1998)
    - zusätzliche Cuticularschichten
      - \* z. B. Blätter hartlaubiger Gewächse
    - Verkalkung
    - Verkieselung
      - \* bes. bei Gräsern und Riedgräsern
      - \* Schachtelhalme (Equisetopsida)
        - *Zinnkraut*

<sup>1</sup>Gatt. *Drosera* (Sonnentau), zur U.Kl. Rosidae, O Rosales gehörend; Carnivorie, auf nährstoffarmen Böden (v. a. Mooren)

<sup>2</sup>Protoderm: Dermatogen, vgl. Kap. 3, S. 20

### 3.2.2 Endodermis

- inneres Abschlußgewebe
  - innerste Rindenschicht
  - selten bei Achsen
  - stets bei Wurzeln
- unterscheidet sich auffällig von außen und innen angrenzenden Geweben (SITTE ET AL., 1998)
- Wurzelendodermis (SITTE ET AL., 1998)
  - trennt Zentralzylinder vom umliegenden Rindenparenchym
  - CASPARYScher Streifen
    - \* bei *Dicotyledoneae* u-förmige Zellwandverbindung (HOFFMANN, 1998)
      - höherer Materialaufwand
    - \* wasserundurchlässig
    - \* verhindert unregulierten Stofftransport in die Zellen
    - \* frei von Plasmodesmen (SITTE ET AL., 1998)
    - \* Plasmamembran fest angeheftet
      - löst sich nicht bei Plasmolyse
    - \* Zellwand mit Lignin und lipophilen Substanzen inkrustiniert
      - impermeabel
  - Durchlaßzellen
    - \* charakteristische Doppelfunktion
      - Stoffaufnahme
      - Selektion
    - \* Selektionsvariabilität in der Ontogenese
    - \* aktiver Ionen-transport vom äußeren zum inneren Bereich
    - \* symplastischer Wassertransport in den Zentralzylinder
      - vgl. S. 88

### 3.2.3 Exodermis

- subepidermal
- übernimmt nach Absterben der *Rhizodermis* die Funktion des Abschlußgewebes (JACOB ET AL., 1994)
- oft schon mit ersten Suberin-Wandlamellen<sup>3</sup> (JACOB ET AL., 1994)
- *Cutisgewebe* (SITTE ET AL., 1998)
  - Abschlußgewebe mit schwach suberinisierten lebenden Zellen
  - manchmal Epidermen
  - häufiger interzellularenlose Schicht

---

<sup>3</sup>Suberin: Korkstoff

- \* unmittelbar unter der Epidermis
- *Hypodermis*
  - \* ohne CASPARYstreifen
- *Exodermis*
  - \* mit CASPARYstreifen
- häufig bei Vernarbung von Blattbasen nach dem Laub– oder nach dem Fruchtabfall

### 3.2.4 Periderm

- *Korkgewebe* (HOFFMANN, 1998)
- unterhalb der Epidermis
- entsteht beim Dickenwachstum
  - Oberflächenvergrößerung
  - Epidermis reißt
    - Spannungen
  - Dilatation (JACOB ET AL., 1994)
    - \* Epidermis wächst mit
    - \* Bsp.: viele Früchte
    - keine Kork-Bildung
- zur Bildung vgl. Abb. 4.1, S. 96 u. Abb. 4.2, S. 97
- Phellogen
  - Korkwachstumsgewebe; *Korkkambium* (SITTE ET AL., 1998)
  - entsteht durch Remeristematisierung
  - Bildungen
    1. Phelloderm
      - \* nach innen
    2. Phellem
      - \* nach außen
- Phelloderm
  - dünne Schicht parenchymatischer Zellen
  - oft chloroplastenhaltig
  - vom Phellogen nach innen abgegliedert
- Phellem
  - Korkgewebe
  - vom Phellogen nach außen abgegliedert
- Lentizellen

- *Korkporen* (SITTE ET AL., 1998)
- ermöglichen Gasaustausch
- Unterbrechung des Korkgewebes
- nur lose zusammenhängende Korkzellen (SITTE ET AL., 1998)
  - Auflösung der Mittellamellen (*Mazeration*)
- Wachskristalle
  - \* auf der Oberfläche der Lenticellen
  - Unbenetzbarkeit
    - sichert Gasaustausch
    - verhindert Vollaufen mit Wasser

### 3.2.5 Sekundär- und Tertiärendodermen (SITTE ET AL., 1998)

- bei Durchlaßzellen
  - umschließen Leitgewebe
  - sitzen über dem Xylem
  - verbleiben in primärem Zustand

#### Mini-Glossar

**Atrichoblasten** nicht zur Wurzelhaarbildung befähigte Rhizodermiszellen

**Epiphyten** Aerophyten, nicht im Boden wurzelnde Pflanzen; besiedeln andere Pflanzen, ohne diesen Nährstoffe zu entziehen; z. B. rindbewohnende Algen, Moose, Flechten; in tropischen Regenwäldern häufig Orchideen und Ananasgewächse. (HERDER VL., 1983ff.)

**Halbparasiten** Hemiparasiten; selbst photosynthetisch aktiv (→ C-autotroph), zapfen das Xylem des Wirtes an

**Insektivore** Insektivore: Carnivore Pflanzen, die (hauptsächlich) ihren N-Haushalt durch den Fang von Insekten decken. Bsp. (in ME) *Drosera spec.* (Sonnentau)

**submers** (lat. *submersus* untergetaucht) überflutet, unter der Wasseroberfläche liegend/lebend

**Tracheiden** Leitgefäße bei Farnen und Gymnospermen (Nacktsamern); Unterschied zu Tracheen: Zwischenwände nie aufgelöst, nur stark getüpfelt

**Trichoblasten** zur Wurzelhaarbildung befähigte Rhizodermiszellen

**Velamen** spezielles Wasser-Absorptionsgewebe der Luftwurzeln von Epiphyten aus toten Zellen (HERDER VL., 1983ff.)

**Vollparasiten** Holoparasiten; leben ausschließlich heterotroph von der Körpersubstanz des Wirtes

## 3.3 Absorptionsgewebe

**Absorptionsgewebe** pflanzliche Gewebe, die hauptsächlich der Aufnahme von Wasser dienen. (HERDER VL., 1983ff.)

#### Übersicht

1. Rhizodermis
2. Velamen (radicum)
3. Absorptionshaare
4. Ligula

- 5. Hydropoten
- 6. Haustorien

### 3.3.1 Rhizodermis

- im Gegensatz zu Endo- und Exodermis Absorptionsgewebe (*kein* Abschlußgewebe)
- entwickelt sich aus der äußersten Schicht des Meristems
- Charakteristika
  - keinerlei Struktur zur Verhinderung des Wasserdurchtritts
    - \* dünnwandige Zellen
    - \* keine Cuticula
  - keine Interzellularen
  - keine Spaltöffnungen
- Wurzelhaare
  - Ausstülpungen der Rhizodermiszellen
    - \* schlauchförmig
    - \* können von der Mehrheit der Rhizodermiszellen gebildet werden
    - Trichoblasten** zur Wurzelhaarbildung befähigte Rhizodermiszellen
    - Atrichoblasten** nicht zur Wurzelhaarbildung befähigte Rhizodermiszellen
  - bleiben einzellig
  - dienen der Oberflächenvergrößerung
  - Spitzenwachstum
    - \* Spitze der Wurzelhaare sucht sich den Weg durch die Bodenteilchen
    - \* Voraussetzung für die Durchdringung des Bodens
    - \* kein Schieben durch die Wurzel
  - bei *Zea mais* ca. 420 Wurzelhaare pro mm<sup>2</sup>
  - Länge
    - \* 0,1–8 mm (JACOB ET AL., 1994)
  - Lebensdauer
    - \* meist nur wenige Tage
  - Trichoblast kann einmal abgebrochenes Wurzelhaar nicht mehr nachbilden
  - häufig keine Wurzelhaare bei Wasser- und Zwiebelpflanzen, Orchideen (SITTE ET AL., 1998)
- mit dem Absterben der Wurzelhaare stirbt auch die Rhizodermis
  - danach Ausbildung der Exodermis (vgl. Kap. 3.2.3, S. 38)

### 3.3.2 Velamen (*Velamen radicum*)

**Velamen** spezielles Wasser–Absorptionsgewebe der Luftwurzeln von Epiphyten aus toten Zellen; entsteht durch mehrfache perikline Teilungen des Protoderms (Dermatogens) (HERDER VL., 1983ff.)

- meist bei Epiphyten
  - bilden Luftwurzeln, die nie den Boden erreichen
- anstelle der Rhizodermis
  - geht aus der Rhizodermis hervor
- vielschichtiges, lockeres Gewebe
  - abgestorbene Zellen
  - häufig untereinander durch Poren verbunden
- überzieht die gesamte Oberfläche der Luftwurzeln
  - besitzen verstärkte Zellwände
    - \* Aussteifung auch bei Austrocknung
- Kapillarmechanismus
  - Quellung der Zellwände saugt Wasser (Luftfeuchtigkeit) an

### 3.3.3 Absorptionshaare

- bei Epiphyten
  - dienen der Wasseraufnahme durch die Blätter
  - Wurzeln nur zum Klammern
  - Cisterne
    - \* in der Blattkrone an der Sproßspitze
    - \* Wasserreservoir
    - \* dient anderen Lebewesen als kleines Biotop
- Schuppenhaare
  - bei *Bromeliaceae*
  - schildförmig
    - \* bilden “Stöpselverschluß”
  - Aufgaben
    - \* Wasseraufnahme über die Blätter
    - \* im trockenen Zustand Verdunstungsschutz
- insektivore Pflanzen (HERDER VL., 1983ff.)
  - Absorptionshaare an den Fangorganen
  - zur Aufnahme durch Verdauungsenzyme abgebauter Proteine der Opfer



### 3.3.4 Ligula

- kleiner zungenförmiger Auswuchs (SITTE ET AL., 1998)
  - in den Achseln der Blätter
- chlorophyllfrei (HERDER VL., 1983ff.)
- Schüppchen auf der Oberseite des Blattgrundes (HERDER VL., 1983ff.)
- bei einigen Arten an Leitbündelsystem angeschlossen (HERDER VL., 1983ff.)
  - über besondere Leitungsbahnen
- Vorkommen
  - bei Bärlappgewächsen und Farnen (HOFFMANN, 1998)
    - \* speziell *Selaginella* (Moosfarn)
  - bei Moosfarnen, Brachsenkräutern und ausgestorbenen Bärlappbäumen (HERDER VL., 1983ff.)
- am unteren Ende Kontakt zu Tracheiden
- meist in der Literatur nicht erwähnt (HOFFMANN, 1998)

### 3.3.5 Hydropoten

- Gruppe von Epidermiszellen
- drüsenartig
- bei submersen Wasserpflanzen
- Aufgabe
  - Aufnahme von Ionen (und Wasser)
    - \* Ionenaufnahme Hauptaufgabe
- optisch nicht von anderen Epidermiszellen zu unterscheiden
  - einziger Unterschied zur normalen Epidermis
    - \* spezifische Anfärbbarkeit
    - \* Ursache dafür nicht bekannt

### 3.3.6 Haustorien

- “Senker”; lat. *haurire*, einsaugen
- Saugorgane (SITTE ET AL., 1998)
- Organ, nicht nur Gewebe
- sehr allgemeiner Begriff
- Beispiel: *Mistel*

- Halbparasit
- Kohlenstoff–autotroph
- entnimmt der Pflanze nur Wasser
- ein zentrales Haustorium
  - aus dem haustorialen Gewebe unter der Rinde des Wirts Entwicklung weiterer Zapfen
    - \* *Senker* (CZIHAK ET AL., 1996)
    - \* Anschluß an die Leitbündel
- Haustorien auch bei Vollparasiten

### Mini-Glossar

**Adhäsion** Haften von Molekülen an einer festen Grenzfläche (Benetzungsfähigkeit), z. B. Adhäsion des Wassers an den Wänden der kapillaren Gefäße des Xylems durch elektrostatische Kräfte (van der Waalssche Nebenvalenzkräfte). (HERDER VL., 1983ff.)

**Angiospermae** Bedecktsamer, Blütenpflanzen; zusammen mit den Gymnospermae (Nacktsamern) zu den Spermatophyta (Samenpflanzen) zusammengefaßt

**Assimilate** aus der Assimilation hervorgehende organische Substanzen

**Assimilation** Überführung körperfremder Ausgangsstoffe in körpereigene Substanzen im Rahmen der meist endergonen Prozesse des Stoff- und Energiewechsels (HERDER VL., 1983ff.)

**englumig** von geringem Durchmesser

**fasciculäres Kambium** Restmeristem; Meristem der Leitbündel

**Hadrom** Xylem; Gesamtheit der an der Wasserleitung (Ferntransport) beteiligten Strukturen

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

**Kallose** (lat. *callosus* schwielig, verhärtet) wasserlösliches, celluloseähnliches Polysaccharid

**Kambium** Restmeristem (im Fall des fasciculären K.) oder Folgemeristem (Bsp.: Wundk.,

Korkk., interfasciculäres K.)

**Kohäsion** Aneinanderhaften der Dipole des Wassers (HERDER VL., 1983ff.)

**Kormophyten** Sproßpflanzen, höhere Pflanzen; Oberbegriff für Farnpflanzen (Pteridophyta) und Samenpflanzen (Spermatophyta); Kennzeichen Gliederung in Wurzel, Sproßachse und Blätter (HERDER VL., 1983ff.)

**Leptom** Phloem; Gesamtheit der am Assimilationstransport (Ferntransport) beteiligten Strukturen

**Mictoplasma** protoplasmatische Mischphase; wasserreicher, nicht in Cytoplasma und Vakuoleninhalt getrennter Inhalt des Protoplasten von Siebröhrengliedern

**Polyploidisierung** Vervielfachung der Anzahl der Zellkerne durch wiederholte Kernteilungen ohne darauf folgende Zellteilungen; Ergebnis: Syncytium (vielkernige Zelle)

**P-Protein** Phloem-Protein; Strukturprotein, das bei Verletzung der Siebröhre deren Verschluss bewirkt

**prosenchymatisch** langgestreckt, zugespitzt

**Rhizome** Erdsprosse; in der Erde wachsende, verdickte Speichersprosse (JACOB ET AL., 1994)

**terminal** am Ende gelegen

**Tonoplast** Membran der Zentralvakuole, trennt Cytoplasma vom Zellsaft der Vakuole

## 3.4 Leitgewebe

### Leitgewebe

- i. e. S. Gewebe für den Langstreckentransport
- mehr oder weniger langgestreckte Zellen
- **Xylem**
  - *Hadróm* (SITTE ET AL., 1998)
  - griech. ξύλον Holz; αδρός hart, stark (SITTE ET AL., 1998)
  - Holz– oder Gefäßteil (JACOB ET AL., 1994)
  - **alle an der Wasserleitung beteiligten Strukturen**
    - \* Tracheen und Tracheiden
  - Transport vom Aufnahmeort (Wurzeln) zu Orten der Wasserabgabe (Blätter) (JACOB ET AL., 1994)
    - Transpirationsstrom
- **Phloëm**
  - *Leptóm* (SITTE ET AL., 1998)
  - gr. φλόιος Bast, Rinde; λεπτός dünn, zart (SITTE ET AL., 1998)
  - Bast– oder Siebteil (JACOB ET AL., 1994)
  - **alle am Assimilattransport beteiligten Strukturen**
    - \* Siebröhren
  - Assimilatleitung
    - \* von Orten der Bildung (Blätter) oder Mobilisierung (Speicherorgane)
    - \* zu Verbrauchsorten des Wachstums oder der Speicherung
- Differenzierung (SITTE ET AL., 1998)
  - extrem und terminal
    - keine weitere Entwicklung mehr möglich

### 3.4.1 Xylem

- Leitung von (JACOB ET AL., 1994)
  - Wasser
  - darin gelösten Salzen
  - auch organischen Verbindungen
- Bestandteile
  1. Tracheen
    - innen hohle Gefäße

- Röhren (JACOB ET AL., 1994)
  - \* durch Auflösung vieler der Zellquerwände entstanden
  - \* können sehr lang werden (HOFFMANN, 1998)
- keine lebenden Zellen
- nur bei *Angiospermae*
  - \* Ausnahme: wenige Farne (JACOB ET AL., 1994)
    - Bsp.: *Pteridium aquilinum*
    - meist leiterförmige Durchbrechungen an den Schrägwänden
    - durch Auflösung der Schließhäute mehrerer ovaler Tüpfel entstanden
- Größe (JACOB ET AL., 1994)
  - \* Länge (zwischen Querwänden)
    - einige Zentimeter bis mehrere Meter (bei Lianen)
  - \* Durchmesser
    - meist wenige hundertstel Millimeter
    - bis zu 0.7 mm (bei Lianen mit meterlangen Tracheen)
- Entwicklung
  - \* meist nur Dickenwachstum
    - unter Polyploidisierung (8–16 n) (SITTE ET AL., 1998)
  - \* Verstärkung der Zellwand
  - \* Tüpfel
    - Kontakte zu den Nachbarzellen
  - \* Apoptose
    - Auflösung des Zellkerns, der Plastiden und Querwände
    - ausschließlich die seitliche Zellwand bleibt übrig
- Thyllen
  - \* lokale, blasige Auswüchse umgebender Parenchymzellen
  - \* wachsen durch die Tüpfel hindurch
  - \* erfüllen den Tracheenraum
    - irreversible Verstopfung alter Tracheen

## 2. Tracheiden

- bei Farnpflanzen und *Gymnospermae*
- *Angiospermae*
  - \* meist sowohl Tracheen als auch Tracheiden (JACOB ET AL., 1994)
  - \* Ring- und Schraubentracheiden meist als erste in jungen Leitbündeln
    - länger andauernde Streckungsfähigkeit
- verfestigte, langgestreckte Zellen
  - \* tot
  - \* spitze Endwände
  - \* tüpfelreich (JACOB ET AL., 1994)
- effektiver als einfaches Parenchym
  - \* aber nicht so effektiv wie Tracheen
- Stabilisierung

- \* durch innenseitige Auflagerung verholzter Elemente in die Tracheiden
  - Schutz gegen den hohen Transpirationssog
  - Unterschied zu Tracheen
    - \* Zwischenwände nie aufgelöst, nur stark getüpfelt
3. Festigungselemente (JACOB ET AL., 1994)
- (a) Holzfasern
    - tote Zellen
    - dickwandig–spindelförmig
    - dienen nur der Festigung
  - (b) Fasertracheiden
    - als Übergang zwischen Tracheiden und Holzfasern
    - tote Zellen
  - (c) Ersatzfasern
    - prosenchymatische Zellen
      - \* langgestreckt, zugespitzt
    - wenig verdickte Wände
    - lebender Inhalt
  - (d) Holzparenchymzellen
    - lebende Zellen
    - dünnwandig
    - umgeben die Tracheen und Tracheiden
    - Speicherung von Stärke und/oder Fett/öl
- Triebkraft für den Wassertransport
    - liegt außerhalb der Pflanze
    - Wasserpotentialunterschied zwischen Boden und Luft
      - Transpirationssog der Blätter
        - \* treibt den Wasserstrom der dazwischenliegenden Pflanze
    - Kohäsion muß ununterbrochen wirken
 

**Kohäsion** Aneinanderhaften der Dipole des Wassers (HERDER VL., 1983ff.)

**Adhäsion** Haften von Molekülen an einer festen Grenzfläche (Benetzungsfähigkeit), z. B. Adhäsion des Wassers an den Wänden der kapillaren Gefäße des Xylems durch elektrostatische Kräfte (van der Waalssche Nebenvalenzkräfte). (HERDER VL., 1983ff.)
  - Verholzung (JACOB ET AL., 1994)
    - *Lignifizierung* (SITTE ET AL., 1998)
    - verringert die Wasserdurchlässigkeit der Wände
    - erhöht Festigkeit
    - führt zum Absterben der Zellen
      - \* verbesserte Wasserleitung durch Verlust des Protoplasten
    - Schutz vor Kollabieren

→ Transpirationssog verursacht Unterdruck in den Wasserleitungselementen

– Strukturen

- \* Verdickungsleisten
    - ring-, schrauben- oder netzförmig
    - sitzen auf meist schmaler Basis der Innenwand von Tracheen und Tracheiden auf
  - \* Tüpfelgefäß
    - bis auf Tüpfel generell verstärkte Wand
  - \* Hoftüpfel
    - Behöfung wölbt sich über Schließhaut mit Torus
- hohe Wandfestigkeit auch an wegen des Wassertransports notwendigerweise unverdickten Stellen

• Hydroiden (SITTE ET AL., 1998)

- besonders einfache Wasserleitbahnen
- bei Laubmoosen
  - \* zentrale Stränge in den Stämmchen
- Bau
  - \* längsgestreckt
  - \* inhaltslos
  - \* verdickte Wände

### 3.4.2 Phloëm

#### 1. Angiospermae

- Siebröhrensystem
  - immer Kombination von Siebröhrenglied und Geleitzelle(n)
- dient dem Assimilattransport
  - auch Transport einiger anorganischer Nährstoffe (JACOB ET AL., 1994)
    - \* u. a. Kalium- und Phosphationen
- **Siebröhrenglieder**
  - mit Siebröhrenplastiden
    - \* einzig nennenswerte Struktur
    - \* stärke- bzw. proteinspeichernd
  - kein Zellkern
    - \* trotzdem lebende Zelle
  - Mictoplasma
    - \* wasserreich
    - \* nicht in Cytoplasma und Vakuoleninhalt getrennt
  - Veränderungen des Siebröhren-Protoplasten bei der Differenzierung (JACOB ET AL., 1994)
    - \* i. d. R. Auflösung des Zellkerns

- \* Verschwinden der Tonoplastenmembran
  - *protoplasmatische Mischphase*
    - Mictoplasma, s. o.
- \* Verlagerung von Mitochondrien und ER in den wandnahen Cytoplasma-Raum
- Siebplatte
  - \* nach oben und unten abschließende Wand
  - \* von Poren durchbrochen
  - \* zusammengesetzte Siebplatten (JACOB ET AL., 1994)
    - aus mehreren porendurchsetzten Feldern
- Poren (JACOB ET AL., 1994)
  - \*  $\varnothing$  bis 15  $\mu\text{m}$
  - \* sekundär vergrößerte Plasmodesmen
  - \* von Plasmasträngen durchzogen
  - \* ermöglichen offenbar wirksamen Transport der Assimilate
- Lebensdauer
  - \* lebt nur eine Vegetationsperiode (HOFFMANN, 1998)
  - \* meist auf ein oder wenige Jahre begrenzt (JACOB ET AL., 1994)
  - \* Ausnahme: Palmen
    - über viele Jahrzehnte funktionstüchtig
- Kallososeide (JACOB ET AL., 1994)
  - \* aus 1,3–Glucan (Zucker)
  - \* bildet sich um die Plasmastränge in den Siebporen
  - \* bei Alterung Verstopfung der Poren durch Kallose möglich
    - in manchen Pflanzen reversibel nur während der Vegetationsruhe
- P-Protein (SITTE ET AL., 1998)
  - \* *Phloem-Protein*
  - \* Strukturprotein
  - \* aus cytoplasmatischen Vesikeln
  - \* in der unverletzten Siebröhre gleichmäßig verteilt
  - \* bewirkt bei Verletzung der Siebröhre deren Verschluss
    - Ausfilterung durch plötzliche Verlagerung des Siebröhreninhaltes
- Siebröhre
  - \* durch Zellfusion aus oft weitleumigen Siebröhrengliedern entstanden (JACOB ET AL., 1994)
- **Geleitzelle** (JACOB ET AL., 1994)
  - Zellstruktur
    - \* plasmareich
    - \* kleiner als Siebröhrenglied
    - \* kernhaltig
    - \* mitochondrienreich
      - supplementiert (versorgt) Stoffwechsel der Siebröhrenglieder (SITTE ET AL., 1998)
  - mit Siebröhrenglied durch viele Plasmodesmen verbunden (SITTE ET AL., 1998)

- trägt zur Leitfunktion der Siebröhren bei
  - pro Siebröhrenglied ein bis mehrere Geleitzellen
  - Genese
    - \* aus mit der Siebröhre gemeinsamer *Siebröhrenmutterzelle* hervorgegangen
    - inäquale Teilung (SITTE ET AL., 1998)
  - Festigungsstrukturen
    - Bastparenchymzellen
    - Bastfasern
      - \* verholzt oder unverholzt
2. Pteridophyten und *Gymnospermae* (JACOB ET AL., 1994)
- Siebzellen
    - langgestreckt
    - englumig (SITTE ET AL., 1998)
    - untereinander und mit seitlich ansitzenden Parenchymzellen verbunden
      - Siebtüpfel oder Siebfelder; Siebporen (SITTE ET AL., 1998)
      - \* von wesentlich dickeren Plasma–Verbindungsfäden (Plasmodesmen) durchzogen als einfache Tüpfel
  - STRASBURGER–Zellen (SITTE ET AL., 1998)
    - *Eiweiß–Zellen*
    - proteinreiche Parenchymzellen
    - ähnlich eng mit Siebzellen verbunden wie Geleitzellen mit Siebröhrengliedern
    - gehen *nicht* mit Siebzellen aus gleicher Mutterzelle hervor

### 3.4.3 Leitbündel

1. einfache Leitbündel
  - primitive Farne
2. zusammengesetzte Leitbündel
  - (a) konzentrische Leitbündel
    - Innenxylem
      - in der Sproßachse (HOFFMANN, 1998)
      - bei vielen Farnen (JACOB ET AL., 1994)
    - Außenxylem
      - in Rhizomen von *Monocotyledoneae* und im Mark einiger *Dicotyledoneae* (JACOB ET AL., 1994)
      - auch in Stengeln von Monocotyledonen (SITTE ET AL., 1998)
  - (b) kollaterale Leitbündel
    - lat. *collateralis*, Seite an Seite
    - Xylem und Phloem seitlich aneinanderliegend
    - Xylem in der Sproßachse nach innen gerichtet



- i. geschlossen kollateral
    - Vertreter
      - *Monocotyledoneae* (Liliopsida)
      - Schachtelhalme (Equisetopsida)
    - kein Kambium
      - keine Entwicklungsmöglichkeit
        - \* Entwicklung abgeschlossen
    - zerstreut in der Achse angeordnet
  - ii. offen kollateral
    - Vertreter
      - dicotyle Pflanzen
    - Kambium
      - fasciculäres Kambium (SITTE ET AL., 1998)
      - teilungsfähiges Gewebe
      - zwischen Xylem und Phloem
      - mikroskopisches Bild (SITTE ET AL., 1998)
        - \* regelmäßig angeordnet
        - \* besonders dünnwandige Zellen
      - wesentliche Rolle beim sekundären Dickenwachstum der *Dicotyledoneae* (SITTE ET AL., 1998)
    - Phloem außen liegend
    - ringförmig auf Achsenquerschnitt angeordnet
  - iii. bikollateral
    - Vertreter
      - *Cucurbita* (Kürbis), *Solanaceae* (Nachtschattengewächse)
      - selten
    - zwei Phloemteile
      - zweites Phloem nach innen an Xylem anschließend
        - \* ohne dazwischengeschaltetes Kambium
- (c) radiale Leitbündel
- im Zentralzylinder der Wurzel
    - bemerkenswert einheitlich in den Wurzeln aller Cormophyten (JACOB ET AL., 1994)
  - Gesamtheit der Achsenleitbündel zu zentralem Strang vereinigt (JACOB ET AL., 1994)
    - Übergang vom Sproß im Wurzelhals (JACOB ET AL., 1994)
    - Xylemteile radial angeordnet (HOFFMANN, 1998)
    - Phloemteile liegen dazwischen (HOFFMANN, 1998)
  - Bezeichnung nach der Zahl der Xylemstrahlen (JACOB ET AL., 1994)
    - diarch (2), triarch (3), tetrarch (4), ..., polyarch ( $\infty$ )

### Mini-Glossar

|                                                                                     |                                                                                                                            |
|-------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>isodiametrisch</b> gr. <i>ἴσος</i> gleich, ähnlich; <i>διάμετρος</i> Durchmesser | <b>Kapselfrucht</b> aus mehreren Karpellen (Fruchtblättern) hervorgehende Streufrucht; Einzel- frucht (JACOB ET AL., 1994) |
| <b>Lumen</b> Hohlraum der Zelle                                                     |                                                                                                                            |

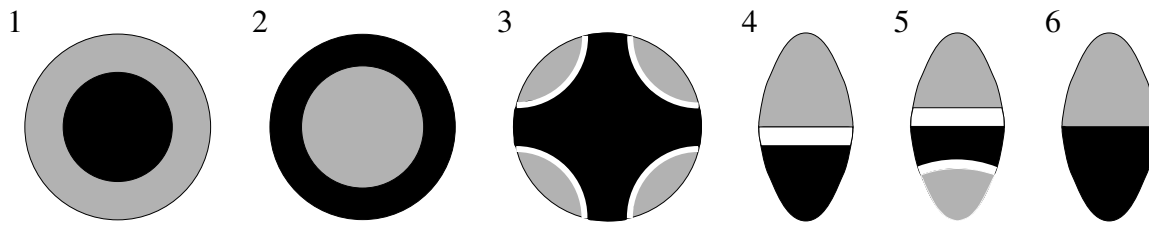


Abbildung 3.2: Leitbündeltypen, nach (SITTE ET AL., 1998); 1 konzentrisch mit Innenxylem, 2 desgl. mit Außenxylem, 3 radiär mit Innenxylem (tetrarch), 4 geschlossen, 5 offen, 6 bikollateral-offen

## 3.5 Festigungsgewebe

**Festigungsgewebe** Stereome (gr. *στερείγειν* stützen), Verband besonderer Zellen, deren Wände allseitig (Sklerenchym) oder nur z. T. (Kollenchym) verdickt sind (HERDER VL., 1983ff.)

### Turgor

- kein Gewebe
- Zellinnendruck
- entsteht durch den osmotischen Druck der Vakuole
  - Wasseraufnahme, bis hydrostatischer Innendruck identisch mit Gegendruck der Zellwand
- wesentlicher Faktor für die Stabilität insbesondere krautiger Pflanzen
  - der Vollständigkeit halber erwähnt

### 3.5.1 Kollenchym

- gr. *κωλλά* Leim (SITTE ET AL., 1998)
- Charakteristika
  - Festigungsgewebe wachsender und krautiger Pflanzenteile (SITTE ET AL., 1998)
  - *lebende* Zellen
    - \* Sklerenchym (s. u.): tote Zellen
- wachstums- und teilungsfähig
- Zellwandverdickung auf einzelne Stellen der Zellwand beschränkt
  - ermöglicht lebensnotwendigen interzellulären Stoffaustausch
- Gewebe dehnbar
  - Kollenchym auch in wachsenden Zellen
- Wandverdickungen (JACOB ET AL., 1994)
  - Ergebnis gesteigerter primärer Wandbildung

- verholzen nicht
  - bedeutende Elastizität
  - plastische Dehnbarkeit
- oft in wachsenden Teilen der Pflanze
- Vorkommen (JACOB ET AL., 1994)
  - subepidermale periphere Schichten der Achsen (und Blätter)
  - wachsende Teile der Pflanze
- Formen
  1. Kantenkollenchym (Eckenkollenchym)
    - lokale Wandverdickung
      - \* auf die Kanten der Wände beschränkt
      - \* aus Lagen abwechselnd stärkeren Cellulose– bzw. Pectingehaltes
  2. Lückenkollenchym (JACOB ET AL., 1994)
    - deutliche Interzellularräume
  3. Plattenkollenchym
    - nur Tangentialwände verdickt

### 3.5.2 Sklerenchym

- gr. *σκληρός* hart, spröde (SITTE ET AL., 1998)
- Charakteristika
  - nur in ausgewachsenen Pflanzenteilen (SITTE ET AL., 1998)
  - *tote* Zellen
    - \* Kollenchym (s. o.): lebende Zellen
- Zellwand (JACOB ET AL., 1994)
  - verdickt
  - oft verholzt
- wesentlich festere mechanische Elemente als Kollenchymzellen (JACOB ET AL., 1994)
- nicht plastisch dehnbar (JACOB ET AL., 1994)
- Formen
  1. Sklerenchymfasern
  2. Sklereide
    - (a) Brachysklereide
    - (b) Makrosklereide

#### 1. Sklerenchymfasern

- Zellen
  - langgestreckt
    - Spitzenwachstum
  - spitz verzahnt
  - bilden Faserbündel
- federn Dehnung ab
- Tüpfelspalten (JACOB ET AL., 1994)
  - bei allen Fasern
- Holzfasern (JACOB ET AL., 1994)
  - im Xylem
  - stets verholzte Wände
  - nur bei *Dicotyledoneae*
- Bastfasern (JACOB ET AL., 1994)
  - außerhalb des Xylems
  - an der Sproßachse (HOFFMANN, 1998)
  - können verholzt sein
    - \* bei *Monocotyledoneae* häufig
  - schon bei Laubmoosen

## 2. Sklereide

- Bau
  - kürzer
  - meist stumpf endend
- (a) Brachysklereide (JACOB ET AL., 1994)
  - *Steinzellen* (HOFFMANN, 1998)
  - isodiametrisch (JACOB ET AL., 1994)
  - klein und dick
  - Schutz gegen Druck
  - Vorkommen (JACOB ET AL., 1994)
    - Früchte und Samen (HOFFMANN, 1998)
    - Rinden und Borken
    - Mark von Achsen
    - Fruchtfleisch von Birnen und Quitten
  - Wände (JACOB ET AL., 1994)
    - sehr dick
    - geschichtet
    - lassen nur kleines Lumen im Inneren frei
    - verzweigte Tüpfelkanäle
      - \* Verbindungen zu den Nachbarzellen
      - \* münden in das Lumen
- (b) Makrosklereide (JACOB ET AL., 1994)

- längere Sklerenchymzellen
  - oft säulenförmig
- oft vereinzelt
- z. T. verzweigt
  - als Festigungszellen in Blättern von immergrünen Pflanzen
- Vorkommen
  - Wände von Kapsel Früchten
  - dicke, gestreckte Epidermiszellen der Samen der *Papaveraceae*<sup>4</sup>

### Mini-Glossar

**Assimilation** Überführung körperfremder Ausgangsstoffe in körpereigene Substanzen im Rahmen der meist endergonen Prozesse des Stoff- und Energiewechsels (HERDER VL., 1983ff.)

**Carnivore** fleischfressende Pflanzen; z. B. Insektivore

**Cystolithe** "Zellsteine"; kristalline Ablagerungen in der Zelle

**Dissimilation** Katabolismus; stufenweiser, meist oxidativer Abbau organischer Verbindungen durch das Enzymsystem einer Zelle (HERDER VL., 1983ff.)

**ekkrin** Ausscheidung, bei der die Substanzen durch das Plasmalemma hindurchtreten

**Emergenzen** vielzellige Auswüchse (im Gegensatz zu den Trichomen)

**Epithem** Gewebe mit tracheidalem Anschluß (JACOB ET AL., 1994)

**Exkretion** Ausscheidung bei der Dissimilation

**Exocytose** Ausscheidung über Vesikel, die mit dem Plasmalemma verschmelzen und ihren Inhalt nach außen ergießen

**granulokrin** Ausscheidung durch Exocytose

**Guttation** Abgabe flüssigen Wassers

**Halophyten** Pflanzen salziger Standorte; Kennzeichen: Strukturen zur Salzausscheidung, Sukkulenz

**holokrin** Ausscheidung, bei der die Stoffe durch sich auflösende Zellen freigesetzt werden

**Hydathoden** Strukturen zur Abgabe flüssigen Wassers (Guttation)

**Insektivore** Carnivore Pflanzen, die (hauptsächlich) ihren N-Haushalt durch den Fang von Insekten decken. Bsp. (in ME) *Drosera spec.* (Sonnentau)

**Koniferen** Nadelgehölze

**Leukoplasten** Form der Plastiden, die der Stoff-Speicherung dient; Vorkommen gewöhnlich in Speicherorganen

**Nektarien** Strukturen zur Ausscheidung zuckerhaltiger Sekrete

**Polyenergidie** Vielkernigkeit; Besitz vieler Zellkerne

**Protuberanz** (lat. *tuber* Vorsprung, Geschwulst) Vorsprung

**Rekretion** Ausscheidung bei der Stoffaufnahme; ein Teil der aufgenommenen Stoffe wird unverändert wieder abgegeben.

**Sekretion** Ausscheidung bei der Assimilation; Überschuß an Stoffwechselprodukten wird abgegeben.

**Syncytium** vielkerniger (polyenergider) Plasmakörper; entsteht durch Verschmelzen ursprünglich einkerniger Zellen (HERDER VL., 1983ff.)

<sup>4</sup>Papaveraceae: Mohngewächse, zur Ord. Papaverales, U.Kl. Magnoliidae gehörend

## 3.6 Ausscheidungsgewebe

**Ausscheidungsgewebe** *Aussonderungsgewebe*, pflanzliche Zellen und Zellverbände, die einseitig darauf spezialisiert sind, aus dem Stoffwechsel ausscheidende Stoffwechselprodukte (Exkrete) herzustellen und in ihren Vakuolen zu speichern. (HERDER VL., 1983ff.)

- Arten der Ausscheidung

1. Rekretion

- bei der Stoffaufnahme
- Überschuß
- Teil der aufgenommenen Stoffe wird unverändert wieder abgegeben
- Bsp. für Rekrete
  - \*  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{H}_2\text{O}$

2. Sekretion

- bei der Assimilation
- Überfluß an Stoffwechselprodukten
- aktive Abgabe
- hohe ökologische Bedeutung, u. a. für die Destruenten
- Sekrete
  - \* Cellulose, Nektar, Wurzelexudate
- Verwertung auftretender Disproportionen
  - \* häufig in der Ökologie auftretendes Phänomen
- Einlagerung von Cellulose in die Zellwand eventuell Überschußverarbeitung
  - \* Hypothese aber umstritten

3. Exkretion

- bei der Dissimilation
- Exkrete
  - \*  $\text{CO}_2$ , Äther, Öle, Gerbstoffe, Alkaloide
  - \* Produkte des sekundären Stoffwechsels
- in jüngster Zeit Meinung, daß es sich hier nicht um einen irreversiblen Vorgang handelt

- Ausscheidungssysteme

- nach innen
  - \* Exkretzellen
  - \* Milchröhren
    - umgewandelte Vakuolen
  - \* Sekretbehälter
- nach außen
  - \* Drüsenzellen
  - \* Hydathoden
    - $\text{H}_2\text{O}$ -Abgabe

- Epithemhydathoden
- Hypothese: ursprünglich aus nicht intakten Spaltöffnungen hervorgegangen
- Harzkanäle
  - \* nehmen Zwischenstellung ein
- Cystolithe
  - “Zellsteine”
  - wachsen von innen nach außen
  - kristalline Ablagerungen
    - \* im Plasma
    - \* in Vakuolen
    - \* in der Zellwand
  - Stoffe
    - \* Calciumoxalat
      - Monohydrat ( $\text{Ca}(\text{C}_2\text{O}_4) \times 1 \text{H}_2\text{O}$ )
      - Dihydrat ( $\text{Ca}(\text{C}_2\text{O}_4) \times 2 \text{H}_2\text{O}$ )
    - \* Calciumcarbonat
    - \* Kieselsäure-Partikel
      - $(\text{SiO}_2)_n$
    - \* Calciumsulfat
    - \* Bariumsulfat
- Sekrete
  - Abscheidungen, die dem Erzeuger nützlich sind (SITTE ET AL., 1998)
  - Ausscheidungen mit bestimmten Funktionen (JACOB ET AL., 1994)
- Exkrete
  - schaden, wenn sie nicht entfernt werden können (SITTE ET AL., 1998)
  - Ausscheidung ohne bestimmte Funktionen (JACOB ET AL., 1994)
- Unterschiedung Sekret — Exkret im Einzelfall meist schwer zu führen (JACOB ET AL., 1994)
- Funktionen der Exkrete u. a. (SITTE ET AL., 1998)
  1. Schutz
    - Abhalten von Freßfeinden
    - Wunddesinfektion
  2. Tieranlockung
    - Bestäubung und Samenausbreitung
      - \* Nektarien
      - \* etherische Öle und Duftstoffe
    - Insektivore
      - \* Anlockung durch glitzernde Absonderungen klebrigen Schleims

- \* Verdauung durch sekretierte Verdauungsenzyme

### 3. Exkretion

- Oxalatzellen
  - \* entfernen überschüssiges Ca aus dem Stoffwechsel
- Salzdrüsen
  - \* bei *Halophyten* (Hydathoden s. u.)

### 4. Weitertransport körpereigener Stoffe

- Grenzsituation der “Drüsen”-Funktion
- Bsp.:
  - \* Durchlaßzellen von Endodermen
  - \* Transfer-Zellen in Bündelscheiden
    - Photosynthese der C<sub>4</sub>-Pflanzen
  - \* Epithem unter Hydathoden (s. u.)
  - \* Geleitzellen im Phloem von Angiospermen

## • Art der Ausscheidung (JACOB ET AL., 1994)

### 1. ekkrin

- Durchtritt der Substanzen durch das Plasmalemma
- Bsp.:
  - \* Hydathoden
  - \* Salzdrüsen
  - \* Nektarien
  - \* viele Verdauungsdrüsen
- Transfer-Zellen
  - \* *Übergangszellen*
  - \* durch Protuberanzen vergrößerte Wandoberflächen
    - erleichtern den Prozeß

### 2. granulokrin

- durch Exocytose
  - \* Vesikel verschmelzen mit dem Plasmalemma und ergießen ihren Inhalt nach außen
- Bsp.: Fangschleim von Insektivoren

### 3. holokrin

- Freisetzen von Stoffen aus sich auflösenden Zellen
  - \* in entstehende lysigene Räume
- Bsp.: etherische Öle in *Citrus*-Fruchtschalen

## • Guttation (JACOB ET AL., 1994)

- Ausscheidung flüssigen Wassers
- ermöglicht Wasserstrom auch bei wasserdampfgesättigter Atmosphäre
- an *Hydathoden*



- Anatomie der Drüsenzellen
  - ER und/oder Golgi-Apparat massiv entwickelt
  - große Kerne
  - dichtes Plasma
  - u. U. Oberflächenvergrößerungen durch Wandprotuberanzen<sup>4</sup>

### 3.6.1 Hydathoden (JACOB ET AL., 1994)

- bevorzugt an Spitzen von Blättern oder Blattzähnen

#### 1. passive Hydathoden

##### (a) epidermale Drüsen

- *Trichomhydathoden*
  - einzellige Trichome (Haare)
- mehrzellige Epithelien

##### (b) Wasserspalten

- *Epithemhydathoden*
- komplizierter gebaut als epidermale Drüsen
- Epithem (HERDER VL., 1983ff.)
  - Gewebe mit tracheidalem Anschluß (JACOB ET AL., 1994)
    - an Xylem angeschlossen
  - Gruppe von Parenchymzellen
    - \* chlorophyllfrei
  - dient der aktiven Wasserabscheidung
  - liegt unter besonderen Wasserspalten (Hydathoden)
    - \* unterhalb der runden, nicht verschließbaren Öffnung (JACOB ET AL., 1994)
    - \* bei vielen Bedecktsamern an den Blattspitzen
    - \* an den Zähnen des Blattrandes
    - \* vor den Enden der großen Blattadern im Blattrand
  - setzt dem Druck des austretenden Xylemwassers kaum Widerstand entgegen (JACOB ET AL., 1994)
  - Epithemhydathoden
    - \* Epithem mit zugehöriger Wasserspalte

#### 2. aktive Hydathoden

- oft ohne Epithem
- stets drüsenartiges Gewebe ohne Interzellularräume
- Wasser-Exkretionsmechanismus
  - noch unbekannt
  - vermutlich Folge eines Turgoranstiegs und einer Druckfiltration durch aktive Ionenaufnahme

##### (a) Kalkdrüsen

- bei *Saxifragaceae*<sup>5</sup>
- scheiden Kalk im Guttationswasser ab
- kleine Kalkschuppen auf der Blattoberfläche nach Wasserverdunstung

(b) Salzdrüsen

- bei Halophyten
  - z. B. bei *Plumbaginaceae*<sup>6</sup>
- epidermal, mehrzellig
- Salzkonzentration der abgeschiedenen Lösung gleich der der Drüsenzelle
  - höher als die der umliegenden Gewebe
  - wahrscheinlich aktive Salzaufnahme aus dem Blattinneren
  - passive Ausscheidung

### 3.6.2 Nektarien (JACOB ET AL., 1994)

- scheiden zuckerhaltige Sekrete aus
- Formen
  1. “gestaltete” Nektarien
    - “florale Nektarien”
      - \* im Blütenbereich
    - “extraflorale Nektarien”
      - \* an vegetativen Organen
    - aus ein- bis mehrschichtigem Epithel
    - oder aus Gruppen ein- bis mehrzelliger Drüsenhaare
    - genaue Transportprozesse noch nicht klar
      - \* stets Phloemanschluß in der Nähe von Nektarien
  2. “gestaltlose” Nektarien
    - Zuckerausscheidung nicht an besondere anatomische Zellstrukturen gebunden
- z. T. Nektarspalte
  - ähnelt der Wasserspalte (s. o.)
- Unterschiede des Nektars zum Phloemsaft
  - höherer Zuckergehalt
  - qualitativ veränderte Zusammensetzung
    - \* evtl. durch Rückresorption

<sup>5</sup>Saxifragaceae: Steinbrechgewächse, zur Ord. Saxifragales, U.Kl. Rosidae gehörend

<sup>6</sup>Plumbaginaceae: Bleiwurzwächse, zur Ord. Plumbaginales, U.Kl. Caryophyllidae gehörend; hier im System nicht behandelt; in D nur zwei Gattungen mit insgesamt 3 Arten; vgl. ROTHMALER (1994)

### 3.6.3 Verdauungsdrüsen (JACOB ET AL., 1994)

- mit Fang und Auflösung tierischer Beute in Zusammenhang stehende Sekretionsorte bei Pflanzen
- Drüsenzellen oder –zellschichten
  - unterschiedlich gebaut bei Kleb–, Klapp– und Kannenfallenmechanismen
- *Nepenthes*<sup>7</sup>
  - Köpfchendrüsen
    - \* mehrzellig
    - \* scheiden proteolytisches Enzym in Fangflüssigkeit ab
- Carnivoren mit Kleb– und Klappfallenmechanismus
  - Sekretion der Verdauungsenzyme erst nach Beutefang
    - \* wohl Exocytose
  - Bsp.: *Drosera*<sup>8</sup>, *Dionaea*<sup>9</sup>
- vgl. S. 63

### 3.6.4 Milchröhren

- lebende Zellen (JACOB ET AL., 1994)
  - Plasmaschlauch
  - viele Kerne und Leukoplasten
- Formen
  1. ungegliederte Milchröhren (SITTE ET AL., 1998)
    - *Milchzellen* (JACOB ET AL., 1994)
    - Milchsaft entspricht dem Zellsaft oder dünnflüssigen Plasma
    - in bestimmter Zahl embryonal angelegt
    - wachsen in Sproß und Wurzel mit
      - Verzweigung
    - z. T. sehr dicke Cellulosewände
    - Ausmaße
      - \* bis zu mehrere Meter lang
      - \* gehören zu den größten bekannten Zellen
      - \* beruht z. T. auf *Polyenergидie* (Vielkernigkeit)
    - Vorkommen
      - \* bei vielen *Euphorbiaceae*
      - \* *Asclepiadaceae*, *Apogynaceae*

<sup>7</sup>*Nepenthes*: Kannenpflanze; zur Fam. Nepenthaceae, Ord. Sarraceniales, Kl. Magnoliidae gehörend

<sup>8</sup>*Drosera*: Sonnentau; zur Fam. Droseraceae, Ord. Saxifragales, Kl. Rosidae gehörend

<sup>9</sup>*Dionaea*: Venusfliegenfalle; zur Fam. Droseraceae gehörend

- \* Oleander
  - \* Gummibaum (*Ficus elastica*)
2. gegliederte Milchröhren (SITTE ET AL., 1998)
- Milchgefäße (JACOB ET AL., 1994)
  - Syncytien
  - Entstehung
    - \* durch Zellverschmelzung
    - \* unter Auflösung ursprünglich vorhandener Querwände
  - bilden Netz kommunizierender Röhren (JACOB ET AL., 1994)
  - Vorkommen
    - \* *Papaveraceae* (Mohngewächse)
    - \* liguliflore *Asteraceae* (Korbblütengewächse)
    - \* *Euphorbiaceae* (Wolfsmilchgewächse)
    - \* *Hevea brasiliensis* (*Euphorbiaceae*)
      - Haupt-Kautschuklieferant
  - auffälligster Inhaltsstoff: Kautschuk (JACOB ET AL., 1994)
    - \* Polyterpen
    - \* bildet in Tröpfchen verteilt *Latex*
    - \* sowohl im Grundplasma als auch im Vakuolenraum
    - \* Funktion für die Pflanze unklar
      - Entzug von Milchsaft führt zu Neubildung

### 3.6.5 Harzgänge

- Harzgänge (SITTE ET AL., 1998)
  - schizogene Interzellularräume
    - \* zur schizogenen Entstehung vgl. Kap. 1, S. 29
  - von Drüsenepithelien ausgekleidet
  - ausgedehnte, verzweigte Röhrensysteme
    - \* laufen bei Verletzung aus
    - \* Harz erstarrt zu desinfizierendem Wundverschluß
  - Harz, Balsam
    - \* zähflüssiges Gemisch von Terpenoiden (etherischen Ölen)
  - Vorkommen
    - \* bei Nadelhölzern verbreitet
    - \* bei Angiospermen selten

### 3.6.6 Sekretbehälter

- Sekretbehälter (SITTE ET AL., 1998)
  - Ölbehälter

- Interzellularen (JACOB ET AL., 1994)
- Entstehung (JACOB ET AL., 1994)
  1. schizogen<sup>10</sup>
    - \* partieller Abbau der Mittellamelle
    - \* “Harz” vieler Koniferen (egtl. Balsam)
    - \* etherische Öle in den Sekretgängen der *Apiaceae*
  2. lysigen
    - \* Behälter für etherische Öle in Schalen von *Citrus*-Früchten
  3. rexigen
    - \* Bsp.: hohle Stengel
    - \* enthalten keine Sekrete
- Speicherung dünnflüssiger etherischer Öle
- Vorkommen
  - \* schizogene Behälter
    - *Hypericum*-Arten (Johanniskraut)
    - *Eucalyptus*-Arten
  - \* lysigene Behälter
    - Schalen von *Citrus*-Früchten
- “Ölzellen” (JACOB ET AL., 1994)
  - Aufbewahrung des gebildeten Öls in der Zelle
    - \* getrennt vom Plasma
  - Bsp.:
    - \* *Valeriana* (Baldrian)
    - \* *Lauraceae* (Lorbeergewächse)
    - \* *Zingiberaceae* (Ingwergewächse)
    - \* *Piperaceae* (Pfeffergewächse)

### 3.6.7 Köpfchenhaare und Drüsenemergenzen

- in der Epidermis (JACOB ET AL., 1994)
- Strukturen (JACOB ET AL., 1994)
  - Drüsenhaare
  - Drüsenschuppen
  - Drüsenzotten
- Emergenzen (SITTE ET AL., 1998)
  - vielzellige Auswüchse
  - an der Entstehung auch subepidermales Gewebe beteiligt
  - vgl. Kap. 3.2.1, S. 37

---

<sup>10</sup>zur Begriffserklärung vgl. Kap. 1, S. 29

- Drüsenzellen (SITTE ET AL., 1998)
  - am freien Ende von Pflanzenhaaren und Emergenzien
  - i. allg. kugelig, dicker als der Schaft
    - Köpfchen auf schlanken Hälsen
- Sekret wird schnell durch Außenmembran ausgeschieden (JACOB ET AL., 1994)
  - sammelt sich zwischen Zellwand und Cuticula
  - wird erst nach Zerreißen der Cuticula frei
- Bedeutung (JACOB ET AL., 1994)
  - Bestäubung
    - \* Duftöle
    - \* Nektar
  - Beutefang
    - \* Insektivore (s. o.)

## Zusammenfassung und Wiederholung

### Definition

- Dauergewebe sind ausdifferenzierte, speziellen Funktionen dienende Gewebe, die ihre Zellteilungsfähigkeit vorübergehend oder endgültig eingestellt haben.

### Parenchyme

- Parenchyme oder Grundgewebe sind die am wenigsten spezialisierten Gewebe des pflanzlichen Organismus. Ihre Zellen sind groß und gleichartig gestaltet.
- Man unterscheidet Assimilations- und Speicherparenchym, Aërenchym und Hydrenchym.

### Abschlußgewebe

- Als Abschlußgewebe werden die Gewebe bezeichnet, die die Pflanze oder deren Teile nach außen begrenzen.
- Hierher gehören die Epidermis, Endodermis, Exodermis, das Periderm und die Sekundär- und Tertiärendodermen.

### Absorptionsgewebe

- Absorptionsgewebe dienen hauptsächlich der Aufnahme von Wasser.
- Man unterscheidet Rhizodermis, Velamen radicum, Absorptionshaare, die Ligula, Hydropoten und Haustorien.
- Während die Rhizodermis allgemein verbreitet ist und die Wurzelhaare bildet, sind alle anderen Absorptionsgewebe-Typen auf einzelne Pflanzengruppen beschränkt.

#### URL

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

## Fragen

1. Was sind Dauergewebe? Nennen und charakterisieren Sie kurz die verschiedenen Typen.
2. Welche Aufgabe erfüllen Interzellularen? Wie

### Leitgewebe

- Unter dem Begriff Leitgewebe werden alle Gewebe für den Langstreckentransport zusammengefaßt. Sie bestehen i. d. R. aus langgestreckten Zellen.
- Als Xylem oder Hadrom werden alle an der Wasserleitung beteiligten Strukturen bezeichnet. Es bildet den Holz- oder Gefäßteil der Leitbündel.
- Das Phloem oder Leptom umfaßt alle am Assimilattransport beteiligten Strukturen. Es bildet den Bast- oder Siebteil der Leitbündel.

### Festigungsgewebe

- Festigungsgewebe zeichnen sich durch Zellen aus, deren Wände allseitig (Sklerenchym) oder nur teilweise (Kollenchym) verdickt sind.
- Das Kollenchym besteht aus lebenden Zellen und ist das Festigungsgewebe wachsender und krautiger Pflanzenteile.
- Das Sklerenchym kommt nur in ausgewachsenen Pflanzenteilen vor. Seine Zellen sind tot. Man unterscheidet die langgestreckten Sklerenchymfasern von kürzeren Sklereiden.

### Ausscheidungsgewebe

- Als Ausscheidungs- oder Absonderungsgewebe werden alle jene Gewebe bezeichnet, die darauf spezialisiert sind, aus dem Stoffwechsel ausscheidende Stoffwechselprodukte herzustellen und in ihren Vakuolen zu speichern.
- Man unterscheidet Hydathoden, Nektarien, Verdauungsdrüsen, Milchröhren, Harzgänge, Sekretbehälter und Köpfchenhaare und Drüsenemengenzen.

können sie entstehen?

3. Nennen Sie die verschiedenen Typen von Parenchymen, charakterisieren Sie kurz deren Funkti-

- on und nennen Sie mögliche Vorkommen.
4. Welche verschiedenen Abschlußgewebe kennen Sie?
  5. Zählen Sie kurz einige besondere Bildungen der Epidermis auf und charakterisieren Sie diese kurz.
  6. Was ist der CASPARYSche Streifen? In welchem Typ von Abschlußgeweben tritt er auf, wie ist er aufgebaut und was ist seine Funktion?
  7. Zählen Sie mindestens fünf verschiedene Typen von Absorptionsgeweben auf und nennen Sie deren Besonderheiten, Funktionen sowie ihre Vorkommen.
  8. Welche Bestandteile des Xylems kennen Sie? Wodurch sind sie gekennzeichnet?
  9. Definieren und unterscheiden Sie Kohäsion und Adhäsion. Wie wirken beide beim Wassertransport im Xylem zusammen?
  10. Nennen sie einige zelluläre Besonderheiten des Phloems der Angiospermen. Worin unterscheidet es sich von dem der Pteridophyten und Gymnospermen?
  11. Welche Formen von Leitbündeln gibt es? Wie unterscheiden sie sich voneinander und wo treten sie auf?
  12. Nennen Sie Hauptunterschiede der beiden Typen von Festigungsgeweben und zeigen Sie die daraus resultierenden unterschiedlichen Vorkommen auf.
  13. Wie werden Ausscheidungsgewebe definiert? Welche unterschiedlichen Arten der Ausscheidung kennen Sie?
  14. Nennen Sie mögliche Funktionen von Exkreten.



## **Teil II**

# **Funktionelle Anatomie und Morphologie**



*Die funktionelle Anatomie und Morphologie beschäftigt sich hauptsächlich mit dem Bau und der konkreten Ausgestaltung der Organe der Pflanzen. Die Dreiteilung des Pflanzenkörpers in die drei Grundorgane Wurzel, Sproßachse und Blatt geht auf J. W. VON GOETHE zurück. Sie hat sich seitdem zumindest bei höheren Pflanzen bewährt.*



# Einführung

## Mini-Glossar

**Analoge** konvergente Strukturen; morphologisch gleiche Strukturen unterschiedlicher Herkunft

**Anatomie** (gr. *ανατέμνειν* zerschneiden) Lehre vom Bau der Organismen. Allgemein als Teilgebiet der Morphologie angesehen; die Abgrenzung ist fließend und bei Botanik und Zoologie nicht einheitlich. (HERDER VL., 1983ff.)

**Hologenese** Gesamtheit der Entwicklung eines Systems; Phylo- und Ontogenese

**Homologe** Strukturen, die sich auf eines der drei Grundorgane (Wurzel, Sproß, Blatt) zurückführen lassen; können morphologisch stark unterschiedlich sein

**Metamorphosen** “Gestaltwandlungen”; Abwandlungen der Grundorgane mit meist erkennbaren Anpassungen an die neue Funktion

**Lebensformen** im Sinne RAUNKIAERS

(1905,1918) sind “Überdauerungsformen”, d. h. die Pflanzen werden nicht nur nach ihrer Wuchsform, z. B. Kraut, Strauch, sondern auch nach dem Merkmal “Knospenlage und –schutz” in der ungünstigen Jahreszeit zugeordnet. (DÜLL und KUTZELNIGG, 1988)

**Morphologie** (gr. *μωρφή* Gestalt, Form; *λόγος* Wort, Lehre) Lehre von der Körper- bzw. Organform und Körperstruktur (HILDEBRANDT, 1998)

**Ontogenese** Individualentwicklung; Prozeß der Entstehung und Veränderung von der Keimzelle bis zum Tod eines Organismus (JACOB ET AL., 1994)

**Phylogenese** Stammesgeschichte; im Rahmen der Evolutionstheorie postulierte Abstammung des betrachteten Organismus

- Morphologie
  - Begriff 1795 von J. W. v. GOETHE in die Wissenschaft eingeführt
    - \* als idealistische Morphologie
  - stark von der Literatur geprägt
  - Idealbild der Kormophyten
    - \* klassische Dreiteilung in Wurzel, Sproßachse und Blätter
    - \* von J. W. v. GOETHE entwickelt
- Entwicklungsphysiologie
  - beschreibt die morphologischen Grundlagen
- Hologenese
  - Gesamtheit der Entwicklung eines Systems
  - umfaßt Phylo- und Ontogenese
- Phylogenese
  - stammesgeschichtliche Entwicklung der Lebewesen

- \* entweder in ihrer Gesamtheit
- \* oder (meist) bezogen auf bestimmte Verwandtschaftsgruppen (Taxa) (HERDER VL., 1983ff.)
- Ontogenese
  - Individualentwicklung von Organismen (HERDER VL., 1983ff.)
- Metamorphosen
  - “*Gestaltwandlungen*”
  - in abgewandelter Form auftretende Grundorgane
  - meist erkennbare Anpassung an bestimmte neue Funktionen
  - bei der Artentstehung erfolgter Gestaltwechsel von Organen und Organismen
  - in der Zoologie:
    - \* Vorgang im individuellen Leben
- Homologe
  - lassen sich auf eines der drei Grundorgane (Wurzel, Sproßachse, Blatt) zurückführen
  - nicht immer einwandfrei möglich (BRÜCKNER, 1999)
    - Herleitung der Blüte nach wie vor ungeklärt (HOFFMANN, 1998)
  - können morphologisch stark verschieden sein
- Analoge
  - morphologisch gleich
  - Entwicklung aus verschiedenen Organen
  - **Konvergenz** (HERDER VL., 1983ff.)
    - \* strukturelle, physiologische oder verhaltensmäßige Ähnlichkeit
    - \* beruht auf gleicher Funktion
  - Beispiele
    - \* Dornen (Blatt-Dornen, Sproß-Dornen)
    - \* Ranken

## Wuchs- und Lebensformen der Kormophyten nach RAUNKIAER

### 1. Phanerophyten

- Bäume und Sträucher
- ausdauernde, verholzte Achsen
- Erneuerungsknospen weit oberhalb des Erdbodens

### 2. Chamaephyten

- Zwergsträucher
  - ausdauernd und verholzt

- Bsp.: *Ericaceae*<sup>11</sup>
- Halbsträucher
  - untere Teile verholzt
  - oben krautig
  - Bsp.: *Lavandula*<sup>12</sup>
- bei beiden Erneuerungsknospen nahe dem Erdboden

### 3. Hemikryptophyten

- Staudengewächse mit Überdauerung durch Knospen an der Erdoberfläche
- Kräuter
  - saftige, unverholzte Sproßteile
- Bsp.: Gräser, krautige Rosettenpflanzen, Ausläuferpflanzen

### 4. Kryptophyten

- zweijährige Kräuter und ausdauernde Pflanzen
- erneuern sich aus Knospen unterirdischer Achsenorgane
  - Rhizome, Zwiebeln, Knollen
- *Achtung:* Cryptophyta = Abteilung der (eukaryotischen) Algen<sup>13</sup>

### 5. Therophyten

- Überdauerung durch Samen
- Einjährige (*Annuelle*)

---

<sup>11</sup>Heidekrautgewächse; Ord. Ericales, U.Kl. Dilleniidae; im System nicht behandelt

<sup>12</sup>*Lavandula*: Lavendel; Fam. Lamiaceae, Ord. Lamiales, U.Kl. Asteridae

<sup>13</sup>im System nicht behandelt





# Kapitel 4

## Wurzel

*Wesentliche Funktionen der Wurzel sind neben der Verankerung im Boden die Mineralsalz- und Wasseraufnahme. Keineswegs alle Pflanzen sind zur Bildung echter Wurzeln befähigt. Daher faßt man die Pteridophyten und Spermatophyten auch als Rhizophyten (Wurzelbildner) zusammen und stellt sie dem übrigen Pflanzenreich gegenüber.*

*Wesentliche Unterscheidungsmerkmale zwischen Wurzeln und Sproßachsen, die insbesondere bei den zuweilen sehr ähnlichen Metamorphosen zum Tragen kommen, sind die bei Wurzeln fehlende Beblätterung und daraus folgend die ebenfalls fehlende Einteilung der Wurzeln in Nodien und Internodien.*

## Übersicht

1. Morphologie
2. Funktionelle Anatomie
  - 2.1 Aufbau der Wurzel
  - 2.2 Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel
  - 2.3 Formen der Radikation
  - 2.4 Mykorrhiza
3. Funktionen der Wurzel
  - 3.1 Wasseraufnahme
  - 3.2 Kationen- und Anionenaufnahme
  - 3.3 Gravitropismus
4. Wurzelmetamorphosen

**Mini-Glossar**

|                                                                                                                                                                                   |                                                                                                                                                                      |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>apikal</b> an der Spitze gelegen                                                                                                                                               | <b>Osmoregulation</b> Regulation der Ionenkonzentration in der Zelle                                                                                                 |
| <b>Apoplast</b> Gesamtheit des freien Diffusionsraums einer Pflanze besteht aus dem freien Diffusionsraum der Zellwände und dem Lumen der Xylemelemente                           | <b>Periderm</b> Korkgewebe; liegt unterhalb der Epidermis; entsteht beim sekundären Dickenwachstum                                                                   |
| <b>Bodenhorizont</b> horizontal oder parallel zur Bodenoberfläche verlaufende, einheitliche Lage, die aus Prozessen der Bodenentwicklung hervorgegangen ist (HERDER VL., 1983ff.) | <b>Perizykel</b> Perikambium; äußerste Schicht des Zentralzylinders; Restmeristem; Bildungsort der Seitenwurzeln; am sekundären Dickenwachstum der Wurzel beteiligt  |
| <b>Casparyscher Streifen</b> wasserundurchlässiger Streifen der Wurzelendodermis; verhindert unregulierten Stofftransport                                                         | <b>Rhizophyten</b> Pteridophyten (Farnpflanzen) und Spermatophyten (Samenpflanzen) zusammenfassender Oberbegriff                                                     |
| <b>Differenzierung</b> Ausbildung struktureller und funktioneller Unterschiede bei der Entwicklung (JACOB ET AL., 1994)                                                           | <b>Rhizostiche</b> Längsreihe der Anordnung der Seitenwurzeln                                                                                                        |
| <b>endogen</b> im inneren; Gegenteil: exogen                                                                                                                                      | <b>Sproß-Wurzel-Relation</b> Verhältnis vom Sproß zur Wurzel                                                                                                         |
| <b>Exodermis</b> die Rhizodermis ersetzendes Abschlußgewebe mit leicht suberinisierten lebenden Zellen                                                                            | <b>Statolithenstärke</b> in Amyloplasten eingelagerte Stärke, die der Perzeption der Gravitation dient                                                               |
| <b>impermeabel</b> undurchlässig                                                                                                                                                  | <b>Statolithen-Hypothese</b> Hypothese zur Erklärung der Graviperception, nach der Stärkekörner (Statolithenstärke) in der Kalyptra auf spezifische Sensoren wirken. |
| <b>Initialzellen</b> Stammzellen; sich inäqual teilende Zellen, die im embryonalen Zustand verbleiben                                                                             | <b>Suberin</b> Korkstoff; polymere Lipide; wird bei Verkorkungsprozessen in die Zellwände eingelagert (JACOB ET AL., 1994)                                           |
| <b>Kalyptra</b> Wurzelhaube; die Wurzelspitze schützendes Gewebe; dient der Perzeption des Schwerkraftreizes                                                                      | <b>Symplast</b> Gesamtheit der durch Plasmodesmen verbundenen Protoplasten                                                                                           |
| <b>Kalyptragen</b> Meristem, das die Wurzelhaube bildet; nur bei Monocotyledoneae (Einkeimblättrigen)                                                                             | <b>symplastischer Wassertransport</b> Wassertransport durch den Symplasten                                                                                           |
| <b>Lignin</b> Holzstoff; hochpolymeres Phenolderivat aus der Gruppe der Phenylpropane; wird in die Zellwände eingelagert (JACOB ET AL., 1994)                                     | <b>Zentralzylinder</b> zentraler Leitbündelstrang der Wurzel                                                                                                         |

**Wurzel** Eines der drei Grundorgane der Sproßpflanzen (Kormophyten) neben Sproßachse und Blatt, das primär im Boden wächst und sich dort oft mächtig ausbreitet und die Verbindung des Vegetationskörpers mit dem flüssigen Wasser herstellt. (HERDER VL., 1983ff.)

## 4.1 Morphologie

- Ausbildung in Abhängigkeit von den Bodenhorizonten
- Tropismus
  - gerichtetes Wachstum in Abhängigkeit von einer Reizquelle
  - Formen
    - (a) Hydrotropismus
      - \* Wasser Reizquelle
    - (b) Chemotropismus

- \* chemische Stoffe Reizquelle
- charakteristische Sproß–Wurzel–Relation
- maximale Durchwurzelungstiefe ca. 40 m
- wenig strukturiert
- Funktion der Wurzel (JACOB ET AL., 1994)
  - Wasser– und Mineralsalzaufnahme
  - Verankerung im Boden
  - Speicherung von Reservestoffen (CZIHAK ET AL., 1996)
  - spezifische Biosynthesen (CZIHAK ET AL., 1996)
    - \* Bsp.: Nicotin in der Tabakpflanze
- Morphologie (JACOB ET AL., 1994)
  - bildet nie Blätter
    - nicht in Nodien und Internodien gegliedert
  - meist zylindrisch
  - verzweigt
  - bei *Gymnospermae*<sup>1</sup> und Dicotyledonen häufig sekundäres Dickenwachstum
- Fähigkeit zur Wurzelbildung (JACOB ET AL., 1994)
  - meiste Pteridophyten (Farnpflanzen)
  - Spermatophyten (Samenpflanzen)
    - beide Gruppen als *Rhizophyten* zusammengefaßt

## 4.2 Funktionelle Anatomie

### 4.2.1 Aufbau der Wurzel (JACOB ET AL., 1994)

#### Längsschnitt

- Übersicht
  1. Kalyptra
  2. Apikalmeristeme
  3. “ruhendes Zentrum”
  4. Streckungszone
  5. Wurzelhaarzone
  6. Zone der Wurzelverzweigung

#### 1. Kalyptra

---

<sup>1</sup>Nacktsamer; nach neuem System in die U.Abt. Coniferophytina und U.Abt. Cycadophytina aufgeteilt

- *Wurzelhaube*
- bedeckt Vegetationspunkt
  - Ausnahme: einige Wasserpflanzen
    - \* *Hydrocharis*<sup>2</sup>, *Lemna*<sup>3</sup>
    - \* besitzen keine Kalyptra
- Funktion
  - (a) Schutz der in die Erde eindringenden Spitze
  - (b) Steuerung des Wurzelwachstums (Statolithen–Hypothese, s. u.)
- Zellen der Außenschichten sterben unter Verschleimen ab
  - erleichtern Eindringen der Wurzel in den Boden
  - *Zea mais* (RANK, 1999)
    - \* Kalyptra binnen 24 h komplett erneuert
- durch Wurzelspitzenmeristem ständiger Ersatz von Wurzelhaubenzellen
  - Farne
    - \* durch die apikale Teilungsebene der subapikal gelegenen, vierschneidigen Scheitelzelle
  - *Gymnospermae* und *Dicotyledoneae*
    - \* meist Initialzellen oder davon abgeleitete Meristeme
  - *Monocotyledoneae*
    - \* **Kalyptragen**
    - \* eigenes Meristem zur Bildung der Wurzelhaube
    - \* vgl. Kap. 4, S. 20
- bedeutende Rolle bei der Steuerung des Wurzelwachstums
  - Besitz von Statolithenstärke
    - Graviperception (RANK, 1999)
      - \* Aufnahme des Schwerereizes bei Pflanzen
      - \* *Statolithen–Hypothese* (vgl. Kap. 4.3.3, S. 91)
      - \* andere Hypothese: *geoelektrischer Effekt* (vgl. Kap. 4.3.3, S. 92)
  - Bildungsort von Hormonen

## 2. Wurzel–Apikalmeristeme

- im Aufbau große Unterschiede
  - (a) bestimmte Initialzellgruppen für Ausbildung bestimmter Dauergewebe zuständig
    - oft an Schichtung erkennbar
  - (b) keine gesonderten Initialen für einzelne Gewebsbereiche

## 3. “ruhendes Zentrum”

- Gruppe weitgehend inaktiver, meristematischer Zellen
- inmitten der Zellteilungszone

<sup>2</sup>Froschbiß; zur Fam. Hydrocharitaceae, Ord. Hydrocharitales, U.Kl. Alismatidae gehörend

<sup>3</sup>Wasserlinse; zur Fam. Lemnaceae, Ord. Arales, U.Kl. Aridae gehörend

- Funktion
  - noch ungeklärt
  - evtl. “Meristemreserve”

#### 4. Streckungszone

- noch Teilungswachstum
  - verbunden mit Zellstreckungsprozeß
    - \* setzt in der Rinde früher als im Zentralzylinder ein
- Zellvergrößerung bis zum 50fachen (RANK, 1999)
- Bildung der Leitelemente
  - zuerst Phloemelemente
  - erst am Ende der Streckungszone reife Xylemelemente

#### 5. Wurzelhaarzone

- Differenzierungszone
- schließt sich an Streckungszone an
  - beginnt mit dem Auftreten reifer Xylemelemente
- “bewegt” sich mit dem Wachstum der Wurzel vorwärts
- Ausbildung von Wurzelhaaren
  - an der Rhizodermis
  - Ausstülpungen der Rhizodermiszellen
  - dienen der Wasseraufnahme
    - \* beträchtliche Vergrößerung der Wurzeloberfläche
  - bei einigen systematischen Gruppen spärlich ausgebildet oder ganz fehlend
- begrenzte Lebensdauer der Wurzelhaare
  - begrenzen Wurzelhaarzone
- Rhizodermis stirbt mit den Wurzelhaaren ab
  - Bildung der Exodermis (s. u.)

#### 6. Zone der Wurzelverzweigung

- *Zone der Seitenwurzelbildung* (RANK, 1999)
- beginnt mit Ausbildung der Exodermis
- wird durch Wurzelwachstum immer länger (RANK, 1999)
- **Exodermis**
  - Übernimmt Funktion des Abschlußgewebes
  - oft mit ersten Suberin–Wandlamellen ausgestattet

## Querschnitt

### 1. Rhizodermis

- begrenzt Wurzelrinde nach außen

### 2. Wurzelrinde

- *Rindenparenchym* (RANK, 1999)
- breiter Ring dünnwandiger Zellen
- umgibt den Zentralzylinder

### 3. Endodermis

- innerste Rindenschicht
  - grenzt an Perizykel
- Besonderheiten im Wandbau
  - CASPARYsche Streifen bzw. Punkte
  - keine Interzellularräume
 → begünstigen Abgrenzung zwischen Rinde und Zentralzylinder

### 4. Zentralzylinder

- zentraler Gefäßstrang
- enthält Leitgewebe
- Perizykel
  - *Perikambium*
  - äußerste Schicht

## Endodermis

- CASPARYscher Streifen
  - Einlagerungen in den radialen Endodermis-Wänden
    - \* bei *Dicotyledoneae* u-förmige Zellwandverbindung (HOFFMANN, 1998)
      - höherer Materialaufwand
    - \* lipophil
      - wasserundurchlässig
    - \* suberin-ähnlich
    - \* frei von Plasmodesmen (SITTE ET AL., 1998)
    - \* Plasmamembran fest angeheftet
      - löst sich nicht bei Plasmolyse
    - \* Zellwand mit Lignin und lipophilen Substanzen inkrustiniert
      - impermeabel
 → *primäre Endodermis*
  - an dunkler Färbung im Wurzelquerschnitt zu erkennen
  - blockiert weitgehend Diffusion von Wasser und gelösten Substanzen zwischen Rinde und Zentralzylinder

- Durchlaßzellen (SITTE ET AL., 1998)
  - \* charakteristische Doppelfunktion
    - Stoffaufnahme
    - Selektion
  - \* Selektionsvariabilität in der Ontogenese
  - \* aktiver Ionen-transport vom äußeren zum inneren Bereich
  - \* symplastischer Wassertransport in den Zentralzylinder
- Monocotylen–Endodermis
  - Primärendodermis
    - \* Endodermis mit CASPARYSchem Streifen
  - Sekundärendodermis
    - \* innere Suberinlamellen
    - \* Suberin auf gesamte Wand aufgelagert (RANK, 1999)
      - zusätzliche Verstärkung
  - Tertiärendodermis
    - \* weitere Wandverdickungen auf Radial– und Innenwänden
    - \* Lignin–Auflagerung (RANK, 1999)
    - \* im Querschnitt an U–förmig verdickten Zellwänden erkennbar
    - \* Funktion
      - Festigung
      - Schutz des Zentralzylinders vor Wasserverlust
    - \* Durchlaßzellen
      - einzelne Zellen
      - unverdickte Wände
      - dort, wo die Xylemstrahlen der Endodermis gegenüberstehen
- Funktionen der Endodermis
  - durch besonderen Bau bedingt
    - \* CASPARYScher Streifen
    - \* keine Interzellularräume
  - erzwungener symplastischer Transport (RANK, 1999)
    - \* im Apoplasten vorhandene Stoffe können nur über Symplasten der Endodermis in Zentralzylinder gelangen
      - Kontrolle durch Osmoregulation
      - Regulation der Ionenaufnahme durch Plasmalemma der Endodermiszellen
  - verhindert Herausdiffundieren gelöster Stoffe aus dem Zentralzylinder
  - vgl. Kap. 3.2.2, S. 38

## Perizykel

- *Perikambium*
- äußerste Schicht des Zentralzylinders
  - meist einschichtig
  - selten mehrschichtig
- bildet Seitenwurzeln
  - Teilungsschritte in einzelnen Zellen
- am sekundären Dickenwachstum beteiligt
  - bildet Periderm
  - Details s. u.

## Seitenwurzeln

- vom Perizykel (Perikambium) gebildet
  - liegt im Zentralzylinder *innerhalb* der Endodermis
- durchwachsen die Wurzelrinde
  - entstehen *endogen*
  - gelangen nach außen
- durchstoßen Endodermis
  - Öffnung des apoplastischen Diffusionsweges zwischen Wurzelrinde und Zentralzylinder
- Verbindung zwischen Leitgeweben von Haupt- und Nebenwurzeln
  - durch Zellabkömmlinge des Perizykels
    - \* zu Xylem- und Phloemelementen ausdifferenziert
- Anordnung
  - in Längsreihen
    - \* *Rhizostiche*
  - durch Bildung über den Xylemstrahlen
    - \* meiste *Dicotyledoneae*
  - oder über den Zwischenräumen
- Verzweigungen
  - endogen
    - \* von inneren Zellschichten (Perizykel) ausgehend (s. o.)
    - \* Gegensatz zu exogener Verzweigung des Sprosses



**Mini-Glossar**

**akropetal** (gr. *ἀκρον* Spitze; *πέταλον* Blatt) in Richtung der fortwachsenden Spitze

**Allorrhizie** (gr. *ἄλλος* ein anderer), *Verschiedenwurzelligkeit*, liegt vor, wenn das Wurzelsystem einer Pflanze von der schon am Embryo und den daran endogen hervorwachsenden Seitenwurzeln gebildet wird. (HERDER VL., 1983ff.)

**Chemotropismus** durch Nährstoffgradienten beeinflusste Krümmung

**Gravitropismus** durch Schwerkraft beeinflusste Krümmung

**Homorrhizie** (gr. *ὁμός* gleich; *ρίζα* Wurzel), *Gleichwurzelligkeit*, liegt vor, wenn das Wurzelsystem einer adulten Pflanze nur aus sproßbürtigen, also morphologisch gleichwertigen Seitenwurzeln besteht. (HERDER VL., 1983ff.)

**Hydrotropismus** durch Feuchtigkeitsgefälle beeinflusste Krümmung

**Kallusgewebe** (lat. *callus* Schwiele) Wund- und Vernarbungsgewebe; entsteht als Gewebewulst

durch starke Vermehrung aller an der Wundfläche grenzenden, lebende Zellen, bes. aber der Kambiumzellen. Schützt sich durch Korkkambium Kann neue Spoß- und Wurzelanlagen bilden. (HERDER VL., 1983ff.)

**Mykorrhiza** (gr. *μύκης* Pilz; *ρίζα* Wurzel) "Pilzwurzel" Symbiose zwischen Pilzen und den Wurzeln Höherer Pflanzen (HERDER VL., 1983ff.)

**parenchymatisch** gleichgestaltet

**plagiotrop** Krümmung schräg zur Reizrichtung

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

**Scheitelzelle** einzelne Initiale anstelle eines Meristems; nimmt dauerhaft die Position der Hauptteilungszelle ein (JACOB ET AL., 1994)

**sproßbürtig** aus dem Sproß heraus entstehend

**Tropismus** Krümmungsbewegung, bei der der Reiz die Krümmungsrichtung beeinflusst

**4.2.2 Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel (JACOB ET AL., 1994)**

- Ausgangspunkt
  - bei mehrjährigen Pflanzen wachsende Anforderungen an Wasser- und Mineralsalzversorgung
- Abhilfe
  - *Gymnospermae* und *Dicotyledoneae*
    - \* sekundäres Dickenwachstum
  - *Monocotyledoneae*
    - \* Ausbildung neuer sproßbürtiger Wurzeln
- Voraussetzung für das sekundäre Dickenwachstum
  - Parenchymzellen des Zentralzylinders werden wieder teilungsfähig
    - \* zwischen Phloem- und Xylembereichen des radialen Leitbündels
    - \* vereinigen sich zu geschlossenem Kambium
      - im Querschnitt sternförmig
      - Einbeziehung der den Xylemstrahlen gegenüberliegenden Perikambiumzellen
  - Reembryonalisierung
- sternförmiges Kambium
  - scheidet bevorzugt in Einbuchtungen neue Zellen ab

- \* nach innen Bildung des sekundären Xylems
- \* nach außen Bildung des sekundären Phloems
- Sternform wird schnell zu Kreisform
- vom Kambium abgeschiedenes Gewebe unterscheidet sich nicht von dem der Achse
- Charakteristikum des Wurzelholzes
  - \* setzt nicht die Strahlen des primären Xylems fort
    - liegen isoliert am Beginn der Markstrahlen
- Periderm
  - \* schützt die sich vergrößernde Wurzeloberfläche
  - \* entsteht i. d. R. im Perizykel
  - \* vgl. Kap. 3.2.4, S. 39

### anomales sekundäres Dickenwachstum

- bei *Beta* (Rübe) und anderen *Chenopodiaceae*<sup>4</sup>
- sekundäres Kambium
  - löst primäres Kambium ab
  - weiter außen im Perizykel gebildet
  - bildet neue Zellen
  - Entstehung eines neuen Kambiums in der neuen sekundären Rinde
    - \* löst (erstes) sekundäres Kambium ab
  - zu sekundären Kambien (Folgeremistemen) vgl. Kap. 2.5, S. 23
- Vorgang wiederholt sich immer wieder
  - konzentrisch umeinander angeordnete Zuwachszonen
  - Wechsel stark parenchymatischer Holz- und Bastteile

### 4.2.3 Formen der Radikation (JACOB ET AL., 1994)

- (primäre) Homorrhizie (HOFFMANN, 1998)
 

**Homorrhizie** (gr. *ὁμός* gleich; *ρίζα* Wurzel), *Gleichwurzelligkeit*, liegt vor, wenn das Wurzelsystem einer adulten Pflanze nur aus sproßbürtigen, also morphologisch gleichwertigen Seitenwurzeln besteht. (HERDER VL., 1983ff.)

  - gemeinsame Scheitelzelle für Sproß und Wurzel
  - vierschneidig
  - Vorkommen
    - \* bei *Pteridophyta* (Farne)
- Allorrhizie (HOFFMANN, 1998)

<sup>4</sup>Chenopodiaceae: Gänsefußgewächse; zur ORd. Caryophyllales, U.Kl. Caryophyllidae gehörend

**Allorrhizie** (gr. ἄλλος ein anderer), *Verschiedenwurzeligkeit*, liegt vor, wenn das Wurzelsystem einer Pflanze von der schon am Embryo und den daran endogen hervorstwachsenden Seitenwurzeln gebildet wird. (HERDER VL., 1983ff.)

- extensives Wurzelsystem
- getrennte Apikalmeristeme
- Vorkommen
  - \* bei *Angiospermae*
- sekundäre Homorrhizie (HOFFMANN, 1998)
  - primäres Meristem stirbt schnell ab
  - vom Sproß abgeleitete (sproßbürtige) Wurzeln
  - intensives Wurzelsystem
  - Vorkommen
    - \* bei *Monocotyledoneae*

#### **Allorrhizie (JACOB ET AL., 1994)**

- *heterogen*
  - ungleich gestaltet
  - Wurzeln hierarchisch geordnet
- Vorkommen
  - meiste *Dicotyledoneae* und *Gymnospermae*
- eine Hauptwurzel
  - läßt *akropetal* ständig neue Seitenwurzeln entstehen
  - positiv *gravitrop*
    - \* wächst Richtung Erdmittelpunkt
- Seitenwurzeln
  - (a) erste Ordnung
    - *plagiotrop*
      - \* wachsen schräg in die Erde
  - (b) höhere Ordnungen
    - meist nicht *gravitrop*
      - \* Wachstum nicht durch Schwerkraft gesteuert
    - *hydrotrop*
      - \* durch Feuchtigkeitsgefälle beeinflussbar
    - *chemotrop*
      - \* durch Nährstoffgehalte beeinflussbar
- i. d. R. sekundäres Dickenwachstum

- Funktion
  - Stoffaufnahme
  - Verankerung
  - *Speicherung von Nährstoffen*
- Nährwurzeln
  - letzte Verzweigungen der Wurzel
  - stets dünn
  - oft kurzlebig
- Verstärkung
  - (a) durch Seitenwurzeln
  - (b) durch sproßbürtige Wurzeln
    - bilden sich an der Sproßachse
    - meist endogene Entstehung
      - Zellen im Bereich junger Leitgewebe
        - \* bei Stecklingen an Achsen und Blättern auch Kallusgewebe
    - durchbrechen Rinde der Sproßachse
  - Aufbau beider Wurzelformen gleich
- Wurzelsprosse
  - Entstehung im Perizykel älterer Wurzeln
  - Funktion
    - \* vegetative Vermehrung und Ausbreitung
  - Bsp.:
    - \* *Cirsium arvense*<sup>5</sup>, *Populus*<sup>6</sup>

### Homorrhizie (JACOB ET AL., 1994)

- *homogen*
  - gleichartig gestaltet
  - viele gleichberechtigte Wurzeln nebeneinander
- Vorkommen
  - *Monocotyledoneae*, *Pteridophyta*, manche *Dicotyledoneae*
- Entstehung durch sproßbürtige Wurzeln
- Formen

---

<sup>5</sup>Acker-Kratzdistel; zur Fam. Asteraceae, Ord. Asterales, U.Kl. Asteridae gehörend

<sup>6</sup>Pappel; zur Fam. Salicaceae, Ord. Salicales, U.Kl. Dilleniidae gehörend

- (a) “primäre Homorrhizie”
  - bei Farnpflanzen und Orchideen
  - schon erste Wurzel seitlich am embryonalen Sproß angelegt
- (b) “sekundäre Homorrhizie”
  - Primärwurzel
    - \* bei der Keimung gebildet
    - \* oft Lebensdauer begrenzt
  - sproßbürtige Sekundärwurzeln
- Einzelwurzeln
  - verzweigt oder unverzweigt
  - bei *Pteridophyta* und *Monocotyledoneae* stets ohne sekundäres Dickenwachstum

#### 4.2.4 Mykorrhiza (HOFFMANN, 1998)

**Mykorrhiza** (gr. *μύκη* Pilz; *ρίζα* Wurzel) “*Pilzwurzel*” Symbiose zwischen Pilzen und den Wurzeln Höherer Pflanzen (HERDER VL., 1983ff.)

- drei Formen (HERDER VL., 1983ff.)
  - (a) ektotroph
    - Pilzhyphen außen angelagert
  - (b) endotroph
    - Pilzhyphen dringen in die Wurzelzellen ein
  - (c) ektendotroph
    - vereint Merkmale sowohl der ekto– als auch der endotrophen Mykorrhiza
- Attraktor: Wurzelexudate
- Wirt liefert Glucose an den Pilz
- Pilz liefert Wasser, Mineralsalze und Aminosäuren an den Wirt
- Saccharose
  - Transportform der Kohlenhydrate in der Pflanze
  - besteht aus je einem Molekül Glucose und Fructose
    - Spaltung der Saccharose
      - \* Fructose in die Wurzel
      - \* Glucose an den Pilz
  - im Pilz Speicherung der Glucose in Form von Glycogen

**Mini-Glossar**

**Amyloplasten** Plastiden, die zur Speicherung von Stärke dienen

**Anionenatmung** durch aktiven Transport der Anionen in der Wurzel hervorgerufene zusätzliche Atmung der Pflanzen

**Apoplast** Gesamtheit des freien Diffusionsraums einer Pflanze besteht aus dem freien Diffusionsraum der Zellwände und dem Lumen der Xylemelemente

**apparent** (lat. *apparere* zum Vorschein kommen) tatsächlich, real

**Carrier** Transportprotein, das Stoffe durch die Membran transportiert

**Cortex** Wurzelrinde

**elektrochemischer Gradient** zusammengesetzter Gradient aus Konzentrations- und elektrischem Gradienten (JACOB ET AL., 1994)

**endergon** "verbraucht" Stoffwechselenergie

**Gravitropismus** durch Schwerkraft beeinflusste Krümmung

**Pektine** Polysaccharid(derivat)e; wesentliche Bestandteile der Mittellamellen und Primärwände (JACOB ET AL., 1994)

**Perception** Aufnahme (eines Reizes)

**Permeabilität** Durchlässigkeit (einer Membran)

**Statocysten** Statolithen enthaltende Zellen

**Statolithen** spezifisch schwere Partikel, meist Amyloplasten, die der Perzeption der Gravitation dienen

**Statolithen-Hypothese** Hypothese zur Erklärung der Graviperception, nach der Stärkekörner (Statolithenstärke) in der Kalyptra auf spezifische Sensoren wirken.

**Statenchym** von Statocysten gebildete Gewebe

**Suszeption** Reizaufnahme

**Symplast** Gesamtheit der durch Plasmodesmen verbundenen Protoplasten

**Zentralzylinder** zentraler Leitbündelstrang der Wurzel

## 4.3 Funktionen der Wurzel

1. Wasser- und Mineralsalzaufnahme
2. Verankerung im Boden
3. Speicherung von Reservestoffen (CZIHAK ET AL., 1996)
4. spezifische Biosynthesen (CZIHAK ET AL., 1996)
  - Bsp.: Nicotin in der Tabakpflanze

### 4.3.1 Wasseraufnahme

- Wurzel hat hohen osmotischen Wert (HOFFMANN, 1998)
  - typischer osmotischer Gradient zwischen Wurzel und umgebendem Boden
  - sorgt für Wassertransport von den Wurzelhaaren bis zu den Durchlaßzellen
- Endodermisprung (HOFFMANN, 1998)
  - am CASPARYschen Streifen
  - Durchlaßzelle = Drüsenzelle
  - aktiver Wassertransport
    - \* Widerspruch zu (CZIHAK ET AL., 1996)!
  - System noch nicht ganz verstanden
  - aktiver Wurzeldruck

- kein aktiver Prozeß (CZIHAK ET AL., 1996)
  - vom Wasserpotentialgradienten zwischen Boden und Atmosphäre angetrieben (CZIHAK ET AL., 1996)
    - \* normalerweise sehr steil
    - \* verleiht der Wurzel ausreichend hohe Saugspannung gegenüber dem Bodenwasser
- Wasserstrom durch die Wurzel abhängig von (CZIHAK ET AL., 1996)
  - der Wasserpotentialdifferenz zwischen Bodenwasser und Atmosphäre
  - der Summe der Diffusionswiderstände für Wasser in der ganzen Pflanze
- Wurzelwiderstand (CZIHAK ET AL., 1996)
  - geht v. a. auf symplastische Strecke zwischen Cortex (Wurzelrinde) und Zentralzylinder zurück
  - nimmt bei Temperaturenniedrigung stark zu
    - \* Viskosität von Wasser stark erhöht
    - \* vermindert Permeabilität cytoplasmatischer Membranen für Wasser
 → Wasserstreß bei niedrigen Temperaturen (auch  $> 0^{\circ}\text{C}$ )
  - \* bes. bei Förderung der Transpiration durch niedrige Luftfeuchtigkeit

### 4.3.2 Kationen- und Anionenaufnahme

- jede lebende Membran negativ geladen (HOFFMANN, 1998)
  - Kationenaufnahme durch passive Carrier
  - Anionenaufnahme aktiv
    - \* Anionenatmung
      - durch aktiven Transport der Anionen in der Wurzel hervorgerufene zusätzliche Atmung der Pflanzen
    - LUNDEGARD
- Vorgang zweigeteilt
  1. Vorgänge im Apoplasten
  2. Ionen-Aufnahme in den Symplasten

#### Vorgänge im Apoplasten (CZIHAK ET AL., 1996)

- im Bodenwasser gelöste Ionen gelangen in den Apoplasten des Wurzelcortex
- manche Zellwandpolymere mit freien Carboxylgruppen
  - Bsp.: Pektine
  - *Kationenaustauscher*
 → Zellwand verfügt über Bindungsfähigkeit für Kationen
  - \* und Anionen

- wandern aufgrund der Elektroneutralität mit
  - \* Bindungsfähigkeit weit höher als bei Lösung gleichen Volumens
- “Anker-Ionen”
  - \* relativ lockere Bindung
  - \* schränken freie Diffusion für geladene Teilchen ein  
→ *apparenter<sup>7</sup> freier Diffusionsraum* (s. u.)
- **apparenter freier Diffusionsraum**
  - Bestandteile
    - \* freier Diffusionsraum
    - \* Bereich der Austauschadsorption
  - endet an der Endodermis
- **Ionenaustausch zwischen Zellwandmatrix und Bodenlösung**
  - rein physikalischer Prozeß
  - kann durch die **NERNST-Gleichung** beschrieben werden

$$E = \frac{RT}{nF} \ln \left( \frac{[\text{Ionen}]_a}{[\text{Ionen}]_i} \right)$$

$R$  univ. Gaskonst. [8.314 510 J · K<sup>-1</sup> · mol<sup>-1</sup>]  
 $T$  absolute Temperatur [K]  
 $n$  Wertigkeit  
 $F$  Faradaykonst. [9.648 53 · 10<sup>4</sup> A · s · mol<sup>-1</sup>]

- bedarf keiner Stoffwechselaktivität
- weitgehend unspezifisch
- voll reversibel
- Apoplast diesbezüglich der “Außenwelt” der Pflanze zuzurechnen

### aktive Ionenaufnahme beim Übergang in den Symplasten (CZIHAK ET AL., 1996)

- **Transportvorgang**
  - hochgradig selektiv
  - endergon
    - \* “verbraucht” (Stoffwechsel-)Energie
  - Details noch ungeklärt
- **Folge der Selektivität**
  - starke Abweichung bezüglich Ionengehalt und –zusammensetzung zwischen Xylemsaft und Lösung im Apoplasten
- **Ionenaufnahme auch gegen elektrochemischen Gradienten**
  - aktiver Prozeß
    - Energie v. a. in Form von ATP durch oxidativen Abbau

---

<sup>7</sup>lat. *apparēre* zum Vorschein kommen



→ *Salzatemung; Anionenatemung* (HOFFMANN, 1998)

- kein totales Ausschlußvermögen
  - Aufnahme von Ballastionen
    - aber sehr geringer Umfang
- Plasmalemma im Bereich des Symplasten außerhalb der Endodermisbarriere
  - entscheidende Rolle bei aktiver Ionenaufnahme der Wurzel
  - vermutlich spezifische Transportkatalysatoren für Kationen und Anionen
    - \* Carrier
  - wichtigster aktiver Transport
    - \* Antiport (Austausch) von Kationen (insbes.  $K^+$ ) gegen  $H^+$ 
      - Wurzeln scheiden erhebliche Mengen an Protonen in Bodenlösung aus
- Ionen gelangen auf symplastischem Weg durch die Endodermis
  - werden von lebenden Zellen des Zentralzylinders in die Gefäß abgegeben
    - \* unbekannt, ob Carrier beteiligt
    - \* aktive Sekretion anscheinend nicht notwendig

### 4.3.3 Gravitropismus

- zwei Hypothesen
  1. Statolithen–Hypothese
  2. Gradientenumverteilung/geoelektrischer Effekt

#### Statolithen–Hypothese (HERDER VL., 1983ff.)

- HABERLANDT, NĚMEC (JACOB ET AL., 1994)
- Hypothese zur Erklärung der *Graviperception*
  - Suszeption<sup>8</sup> des Schwerereizes
- Statolithen
  - griech. *lithos*, Stein
  - Zelleinschlüsse
  - spezifisch schwere Partikel
  - meist Amyloplasten
  - verlagern sich unter dem Einfluß der Gravitation
    - üben differentiellen Druck auf Gravisensoren aus
  - Änderung der Druckwirkung führt zu Graviperzeption
- Statocysten

---

<sup>8</sup>Reizaufnahme

- Statolithen enthaltende Zellen
- können Gewebe bilden
  - Statenchym
    - \* Wurzelhaube
      - *Kalyptra* (vgl. Kap. 1, S. 77)
    - \* Stärkescheide von Sproßachsen

### Gradientenumverteilung

- Ionenumverteilung
  - Ausbildung eines Gradienten
- gefolgt von Verlagerung der Auxine
  - Wachstumshormone
- *geoelektrischer Effekt* (HERDER VL., 1983ff.)
  - positive Aufladung der Unter– gegenüber der Oberseite von Pflanzenorganen bzw. –zellen
    - \* um einige mV
    - unterschiedliche Diffusionsgeschwindigkeiten von Kationen und Anionen im Gravitationsfeld der Erde

## 4.4 Wurzelmetamorphosen

### 1. Speicherung

- Wurzelsukkulenz
- Wurzelrübe
- Sproßrübe
- Wurzelknolle
- Wurzelbulbille

### 2. Befestigung

- Wurzelranken
- Haftwurzeln
- Stelzwurzeln
- Stützwurzeln
- Brettwurzeln
- Zugwurzeln
  - bei überwinternden Pflanzen ohne überdauernden Sproß
  - ziehen Sproßanlage in den Boden

### 3. Abwehr

- Wurzeldornen

## 4. Photosynthese

- Assimilationswurzeln

## 5. Stoffaufnahme

- Atemwurzeln
- Luftwurzeln mit Velamen
  - *Velamen radicum*
  - vgl. Kap. 3.3.2, S. 42
- Haustorien phanerogamer Parasiten
  - treffen zielsicher Phloem
    - \* ebenso die Blattläuse
  - wichtigster Ansatz zur Analyse des Phloemsaftes
  - Phanerogamen (HERDER VL., 1983ff.)
    - \* Blütenpflanzen
    - \* samenbildend
  - Kryptogamen (HERDER VL., 1983ff.)
    - \* Sporenpflanzen
  - Begriffe ursprünglich von LINNÉ eingeführt
  - Einteilung veraltet
    - \* in keiner Weise phylogenetisch haltbar
    - sollte nicht mehr verwendet werden!
- sekundäres Dickenwachstum der Wurzel
  - Ausgangspunkt: Perizykel
  - induziert sternförmiges Kambium
  - vgl. Kap. 4.2.2, S. 83

## Zusammenfassung und Wiederholung

- Die Wurzel ist das Grundorgan der Kormophyten, das primär im Boden wächst und die Verbindung des Vegetationskörpers mit dem flüssigen Wasser herstellt.

### Funktionelle Anatomie

- In einem Längsschnitt durch die Wurzel folgen aufeinander die Kalyptra (Wurzelhaube), das Wurzelmeristem, das ruhende Zentrum, die Streckungszone, Wurzelhaarzone und schließlich die Zone der Wurzelverzweigung.
- Bei einem Querschnitt in der Wurzelhaarzone folgen von außen nach innen die Rhizodermis mit den Wurzelhaaren, die wurzelrinde, die Endodermis und der Zentralzylinder aufeinander.
- Die Endodermis wird durch den CASPARYschen Streifen charakterisiert, der wasserundurchlässig ist und so einen symplastischen Transport erzwingt. Dadurch reguliert die Pflanze die Stoffaufnahme über die Wurzel.
- Das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel bei mehrjährigen Pflanzen trägt dem gestiegenen Wasser- und Mineralsalzbedarf Rechnung.
- Monocotyledonen zeigen kein sekundäres Dickenwachstum der Wurzel. Hier werden immer neue sproßbürtige Wurzeln gebildet.
- Man unterscheidet bei der Radikation die Homorrhizie (Gleichwurzelligkeit) mit ausschließ-

lich sproßbürtigen, morphologisch gleichwertigen Seitenwurzeln von der Allorrhizie (Verschiedenwurzelligkeit), bei der die schon embryonal vorhandene Wurzel und ihre Seitenwurzeln das Wurzelsystem bilden.

### Funktionen der Wurzel

- Die Funktionen der Wurzel sind neben der Verankerung im Boden die Wasser- und Mineralsalzaufnahme, die Speicherung von Reservestoffen sowie spezifische Biosynthesen.
- Die Wasseraufnahme ist ein passiver Prozeß, der durch den osmotischen Gradienten zwischen Wurzel und Boden getrieben wird.
- Während die Kationenaufnahme durch passive Carrier geschieht, ist die Anionenaufnahme ein aktiver Prozeß, der mit der sogenannten Anionenatmung zusammenhängt.
- Die Gravierception findet nach der Statolithen-Hypothese hauptsächlich in der Kalyptra durch Verlagerung spezifischer schwerer Stärkekörner (Statolithen) statt.

### Wurzelmetamorphosen

- Die Wurzelmetamorphosen lassen sich funktionell in fünf Gruppen einteilen: Speicherung, Befestigung, Abwehr, Photosynthese und Stoffaufnahme.

#### URL

Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter <http://www.till-biskup.de/botanik-anatomie/kapitel4.html>

## Fragen

1. Beschreiben Sie den Aufbau einer Wurzel, ausgehend von einem Längsschnitt. Charakterisieren Sie kurz die einzelnen unterscheidbaren Bereiche des Schnittes.
2. Wie verändert sich der Wurzelquerschnitt mit zunehmender Entfernung vom Wurzelpol?
3. Nennen Sie Ausgangspunkt, Voraussetzungen und Formen des sekundären Dickenwachstums der Wurzel.
4. Welche Formen der Radikation (Wurzelbildung) unterscheidet man? Wie sind diese charakterisiert?
5. Was ist eine Mykorrhiza? Gehen Sie kurz auf die unterschiedlichen Formen ein.
6. Nennen Sie vier Funktionen der Wurzel. Gehen Sie detaillierter auf den Mechanismus der Ionenaufnahme durch die Wurzel ein.
7. Nennen Sie fünf Gruppen von Wurzelmetamorphosen und jeweils mindestens ein Beispiel.



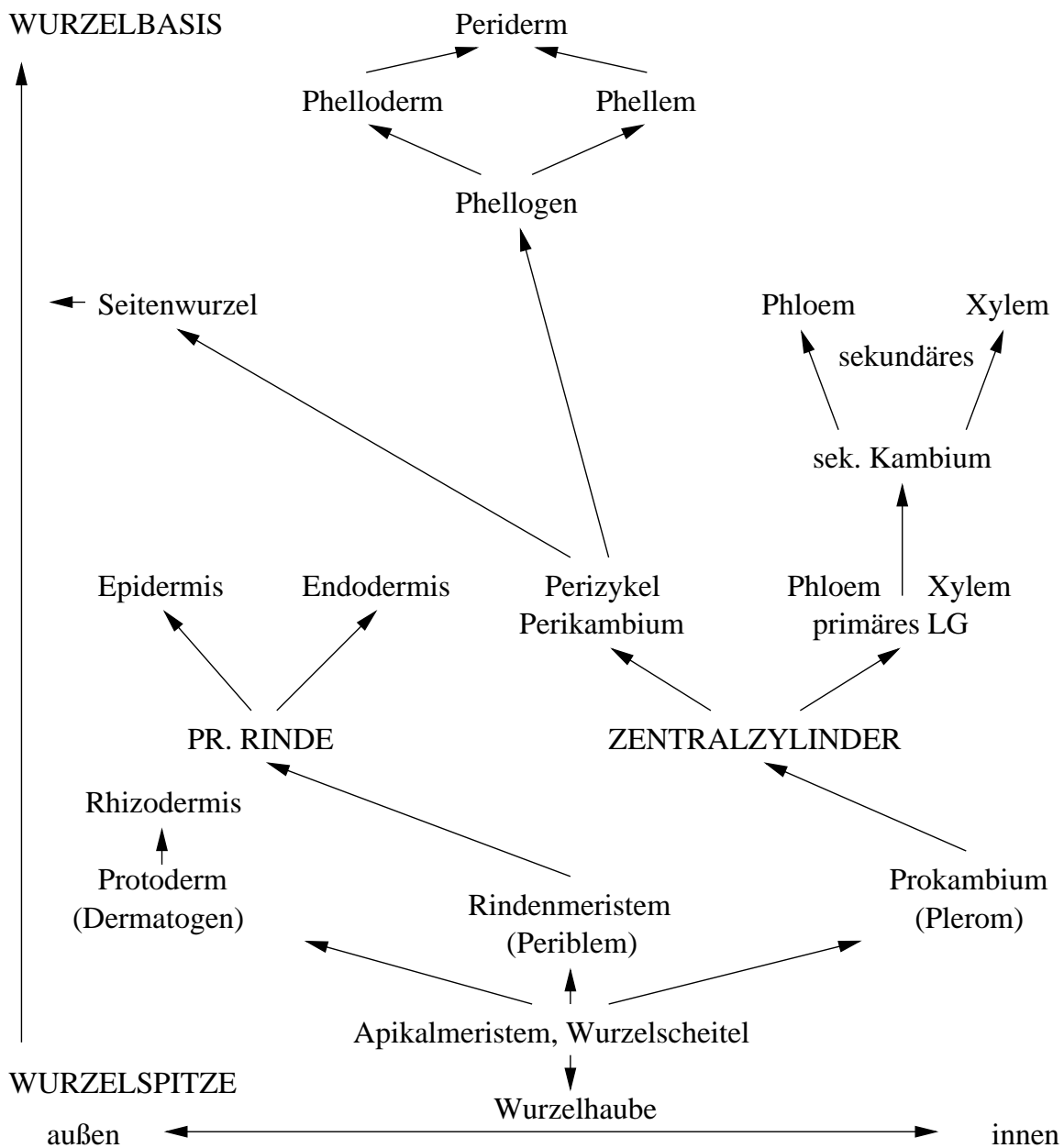


Abbildung 4.1: Schematische Differenzierung der Wurzel einer dikotylen Pflanze, aus (HOFFMANN, 1998)







# Kapitel 5

## Sproßachse

Während der **Sproß** als Überbegriff sowohl Sproßachse als auch Blätter in sich vereint, steht in diesem Kapitel nur die **Sproßachse** im Mittelpunkt der Betrachtung.

Im Gegensatz zur Wurzel ist die Sproßachse in aller Regel beblättert und daher auch in Nodien und Internodien gegliedert. Sie ermöglicht einerseits den Blättern eine möglichst günstige Stellung zum Licht und trägt damit zu einer hohen Ausbeute der Sonnenenergie bei, andererseits stellt die Sproßachse auch die Verbindung zwischen den Wurzeln und den Blättern her und kann als Reservestoffspeicher dienen.

### Übersicht

1. Morphologie
  - 1.1 Entstehung der Achse
  - 1.1 Entwicklung der primären Sproßachse
  - 1.1 Verzweigungen
2. Funktionelle Anatomie
  - 2.1 Anordnung der Dauergewebe
  - 2.1 Ausbildungsformen der Stele
3. Dickenwachstum
  - 3.1 Primäres Dickenwachstum
  - 3.2 Erstarkungswachstum
  - 3.3 Sekundäres Dickenwachstum
  - 3.4 Sekundäres Dickenwachstum bei Monocotyledoneae
  - 3.5 Holzkörper
  - 3.6 Sekundäre Rinde und Borke
4. Sproßmetamorphosen
5. Funktionen der Sproßachse
  - 5.1 Wassertransport
  - 5.2 Assimilationstransport
  - 5.3 Festigung

### Mini-Glossar

**adossiert** (frz. *adosser* mit dem Rücken anlehnen) Stellung des Monokotyledonen-Vorblattes in der Mediane des Seitensprosses an der der Stammachse zugekehrten Seite, so daß sich seine Rückseite (Blattunterseite) der Stammachse anlehnt. (HERDER VL., 1983ff.)

**Akrotonie** bevorzugtes Austreiben von Knospen der Spitzenregion

**Anastomose** (gr. *αναστόμωσις* Einmündung, Öffnung), Verbindung zweier Leitgefäße (Begriff normal in der Zoologie/Humanmedizin für Blutgefäße gebraucht)

**Apikaldominanz** (lat. *apex* Spitze, *dominare* beherrschen) Unterdrückung des Auswachsens von Achselknospen durch die Apikal- oder Gipfelknospe über Wechselwirkungen von Phytohormonen (HERDER VL., 1983ff.)

**Basitonie** bevorzugtes Austreiben von Knospen der unteren Abschnitte der Haupt- oder Nebenachse

**Dichasium** stets gleichzeitiges Austreiben zweier gegenüberstehender Seitenknospen

**Dichotomie** (gr. *δίχλα* getrennt, *τομή* Schnitt, Abschnitt) Teilung, bei der zwei gleiche Teile aus einem Teil hervorgehen (HILDEBRANDT, 1998)

**Epikotyl** Abschnitt von den Keimblättern bis zum nächsten Blattansatz, folgt auf das Hypokotyl

**epinastisches Wachstum** (gr. *επί* auf, darüber), Wachstum der Blattoberseite beim Austreiben der Knospen (HOFFMANN, 1998)

**Hypokotyl** erster Achsenabschnitt; zwischen Ansatz der Keimblätter und Keimwurzel (JACOB ET AL., 1994)

**hyponastisches Wachstum** (gr. *υπό* unter, unterhalb, *ναστος* festgedrückt), Wachstum der Blattunterseite; Blatt umschließt und schützt den Sproßscheitel; führt zu Knospenbildung (HOFFMANN, 1998)

**Interkalarmaristem** [lat. *intercaläre*, ein- (zwischen-)schieben] Meristem zwischen schon ausdifferenzierten, nicht mehr streckungsfähigen Zonen (HERDER VL., 1983ff.)

**Internodium** [lat. *internodium* (n.), Raum zwischen zwei Gelenken] zwischen benachbarten Knoten befindliches Achsenstück

**kollateral** lat. *collateralis* benachbart, seitlich

**Kotyledonen** [gr. *κοτυλέδου*, Vertiefung, Becher, Nüpfchen] Keimblätter

**Mesotonie** bevorzugtes Austreiben von Knospen im mittleren Abschnitt der Haupt- oder Nebenachse

**Monochasium** stets eine Nebenachse setzt die Hauptachse fort

**monopodial** racemös; austrieb der Terminalknospe (Endknospe) dominierend (Apikaldominanz)

**Nodus** [lat. *nodus* (m.), *Knoten*] der Blattanheftung dienender Abschnitt

**orthogravitrop** Wachstum parallel zur Schwerkraftwirkung

**plagiogravitrop** Wachstum schräg zur Schwerkraftrichtung

**Pleiochasium** Fortsetzung der Hauptachse durch mehr als zwei Seitenachsen

**Plumula** terminale Knospe am Sproßpol (SITTE ET AL., 1998); Apikalmeristem

**racemös** monopodial

**Radicula** Keimwurzel

**Rhizome** in der Erde wachsende verdickte Speichersprosse

**Sproß** Sproßachse und Blätter

**Stolonen** Ausläufer

**sympodial** zymös; Austrieb einer oder mehrerer Seitenknospen gefördert

**transversalgeotrop** Wachstum senkrecht zur Schwerkraftwirkung (parallel zur Erdoberfläche)

**zymös** sympodial

## 5.1 Morphologie

### 5.1.1 Entstehung der Achse (JACOB ET AL., 1994)

- zwei Formen des Wachstums
  - hyponastisches Wachstum** (gr. *υπό* unter, unterhalb, *ναστος* festgedrückt), Wachstum der Blattunterseite; Blatt umschließt und schützt den Sproßscheitel; führt zu Knospenbildung (HOFFMANN, 1998)
  - epinastisches Wachstum** (gr. *επί* auf, darüber), Wachstum der Blattoberseite beim Austreiben der Knospen (HOFFMANN, 1998)
- Beginn einer Keimung (HOFFMANN, 1998)
  - Radicula
    - \* *Keimwurzel*
  - Kotyledonen
    - \* gr. *κοτυλέδον*, Vertiefung, Becher, Näpfchen (HERDER VL., 1983ff.)
    - \* *Keimblätter*
  - Plumula
    - \* *terminale Knospe* am Sproßpol (SITTE ET AL., 1998)
    - \* Apikalmeristem
  - Hypokotyl (JACOB ET AL., 1994)
    - \* erster Achsenabschnitt
    - \* zwischen Ansatz der Keimblätter und Keimwurzel
  - Epikotyl (JACOB ET AL., 1994)
    - \* folgt dem Hypokotyl
    - \* Abschnitt von den Keimblättern bis zum nächsten Blattansatz
- Entwicklung der Sproßachse in der Regel aus Hypo- und Epikotyl (HOFFMANN, 1998)
- Nodus
  - lat. *nodus* (*m.*), *Knoten*
  - der Blattanheftung dienender Abschnitt
- Internodium
  - lat. *internodium* (*n.*), Raum zwischen zwei Gelenken
  - zwischen benachbarten Knoten befindliches Achsenstück
- Langtrieb
  - gestreckte Achse
  - entsteht durch interkalares<sup>1</sup> Streckungswachstum
    - \* Nodi sitzen zuerst dicht aufeinander

<sup>1</sup>lat. *intercaläre*, ein-(zwischen-)schieben; Wachstumszonen zwischen schon ausdifferenzierten, nicht mehr streckungsfähigen Zonen (HERDER VL., 1983ff.)

- \* entfernen sich voneinander
- Interkalarmeristem
  - *interkalare Wachstumszone*
  - beendet Tätigkeit i. d. R. nach erfolgter Streckung
  - Gräser
    - \* Teilungsfähigkeit kann an der Internodienbasis erhalten bleiben
      - Restmeristem
      - ermöglicht Aufrichtung niederliegender Halme
  - vgl. Kap. 1, S. 21
- Rosettenpflanze
  - Blätter entwickeln sich an der Hauptachse zu voller Größe
  - keine stärkere Streckung der Internodien
    - \* Achse bleibt “gestaucht”
  - i. d. R. Achsenstreckung bei Ausbildung des Blütenstandes
- Halbrosettenpflanzen
  - bilden an getreckter Achse außer Blüten auch Laubblätter
- Kurztrieb
  - Entstehung durch Stauchung bei Seitenachsen
  - Bsp.:
    - \* Fruchtholz vieler Obstbäume
    - \* zweinadlige Blatttriebe der Waldkiefer
    - \* vielnadlige Blatttriebe der Lärche
- Sproßausbildungen
  - Kriechtriebe
    - \* *Kriechsprosse*
    - \* plagiotrop
      - waagrecht auf dem Boden wachsend
    - \* normal beblättert
    - \* sproßbürtige Bewurzelung
  - Ausläufer
    - \* *Stolonen*
    - \* stärker gestreckt
    - \* mit Niederblättern besetzt
    - \* Formen
      1. photophile Ausläufer
        - wachsen über der Erde

- Bsp.: *Fragaria*<sup>2</sup>
- 2. geophile Ausläufer
  - wachsen in der Erde
  - Bsp.: *Agropyron*<sup>3</sup>
- \* bilden an ihren Enden neue Pflanzen
  - vegetative Vermehrung
- Rhizome
  - \* in der Erde wachsende, verdickte Speichersprosse
  - \* drei Formen des Wachstums
    - orthogravitrop** Wachstum parallel zur Schwerkraftwirkung
    - plagiogravitrop** Wachstum schräg zur Schwerkraftrichtung
    - transversalgeotrop** Wachstum senkrecht zur Schwerkraftwirkung (parallel zur Erdoberfläche)

## 5.1.2 Entwicklung der primären Sproßachse (JACOB ET AL., 1994)

### Übersicht

Zonen als Stadien der Achsenentwicklung  
 Differenzierung der Leitgewebe  
 primärer Bau der Monocotylen–Sproßachse

### Zonen als Stadien der Achsenentwicklung

#### 1. Initialzone

- 10–50  $\mu\text{m}$  lang
- bildet neue embryonale Zellen

#### 2. Determinationszone

- 20–80  $\mu\text{m}$  lang
- legt künftige Differenzierung der embryonalen Zellen fest
- Unterscheidung durch histologische Methoden
  - (a) Urrinde
    - mit ersten Blattprimordien
  - (b) Urmark
    - zentral gelegen
  - (c) Restmeristem
    - zylindrisch
    - bleibt embryonal

#### 3. Differenzierungszone

- ca 40  $\mu\text{m}$  bis 25 mm von der Spitze

<sup>2</sup>Erdbeere; zur Fam. Rosaceae, Ord. Rosales, U.Kl. Rosidae gehörig

<sup>3</sup>*Elytrigia*, Quecke; zur Fam. Poaceae, Ord. Poales, U.Kl. Commelinidae gehörig

- Vorgänge
  1. Zellteilungen
  2. Zellsteckung
  3. Ausbildung von Geweben
  4. primäres Dickenwachstum
  5. Differenzierung der Leitgewebe

### Differenzierung der Leitgewebe

- Prokambiumstränge
  - Vorstufen der Leitbündel
  - differenzieren sich im Restmeristem-Zylinder
  - lassen  $\pm$  geschlossenen Leitgewebe-Zylinder zwischen Mark und Rinde entstehen
- Protophloem
  - erste Phloemelemente
  - von den außenliegenden Zellen des Prokambiums gebildet
- Protoxylem
  - erste Xylemzellen
  - differenzieren sich im Prokambium
  - nach Bildung des Protophloems
- Protophloem und -xylem
  - dienen bereits der Versorgung der wachsenden Achse
  - nehmen am Streckungsprozeß teil
- Metaxylem- und Metaphloemteile
  - übernehmen Versorgung mit nachlassender Streckung
- Verfestigung des Zentralzylinders
  - durch Sklerenchymfasern
  - meist äußere Schicht des Zentralzylinders
- Leitgewebe der primären Sproßachse
  - (a) geschlossener Leitzyylinder
    - bei meisten Holzgewächsen
  - (b) durchbrochene Bündelrohre
    - bei nichtholzigen *Dicotyledoneae* und *Pteridophyta*
- Blattleitbündel
  - *Blattspurstränge*

- “blatteigene” Bündel
- treten aus dem Blatstiel in die Sproßachse ein
- münden in “stammeigene Bündel”
  - \* i. d. R. unterhalb des Eintrittsknotens

### **primärer Bau der Monocotylen–Sproßachse**

- Meristem legt schon am Sproßscheitel künftige Dicke des primären Sprosses an
  - kein sekundäres Dickenwachstum notwendig
- Leitbündel
  - zerstreut angeordnet
  - meist geschlossen–kollateral
    - \* vgl. Kap. 3.4.3, S. 50
  - treten nebeneinander zu vielen aus parallelnervigen Blättern in die Sproßachse ein
    - \* besonders mittlere, starke Bündel in weitem Bogen
  - Vereinigung von Bündeln unterhalb des Eintrittsknotens
    - \* wieder dem peripheren Bereich genähert
  - können an Knoten in Verbindung stehen
    - *Anastomose*

### **5.1.3 Verzweigungen (JACOB ET AL., 1994)**

#### 1. dichotom aus Scheitelzelle

- *gabelig*
- bei Thallophyten, Moosen, vielen Farnen
- Wachstum durch Scheitelzelle
  - in gewissen Abständen Längsteilung
    - Ausgangspunkt einer dichotomen Verzweigung
- Formen
  - (a) isotom
    - mit gleichstarken Gabelästen
  - (b) anisotom
    - mit stärkerem und schwächerem Gabelast

#### 2. dichotom aus mehrzellig apikalem Meristem

- selten
- Bsp.:
  - Scheitelkanten einiger Braunalgenthalli
    - \* bestehen aus Initialzellen
  - Vegetationskegel von Bärlappgewächsen (Lycopodiopsida)

- \* bestehen aus mehreren Initialen

### 3. seitlich bei Thallophyten

- Scheitelzelle trennt neue Zelle ab
  - Ausgangspunkt eines Seitenzweiges
- auch durch Teilung nichtapikaler Thalluszellen

### 4. seitlich aus Meristem

- bei *Spermatophyta*
- durch Austreiben von Knospen
  - stehen in Achseln von Trag– oder Deckblättern
    - \* *axilläre Verzweigung*
  - Vorblätter
    - \* erste Blätter des Seitensprosses
    - \* *Dicotyledoneae*
      - zwei
      - stehen transversal (gegenüber)
    - \* *Monocotyledoneae*
      - eines
      - steht adossiert (Blattrücken zur Mutterachse)
  - Beiknospen
    - \* zusätzliche Knospen in der Achsel eines Laubblattes
    - \* *Dicotyledoneae*
      - serial (senkrechte Reihe)
    - \* *Monocotyledoneae*
      - kollateral (zu beiden Seiten der Hauptknospe)

## Grundtypen der Verzweigung bei Spermatophyta

### 1. monopodial

- *racemös* (HOFFMANN, 1998)
- Austrieb der Terminalknospe (Endknospe) dominierend
- Achsen aus Seitenknospen der Hauptachse untergeordnet

### 2. sympodial

- *zymös* (HOFFMANN, 1998)
- Austrieb einer oder mehrerer Seitentriebe gefördert
- leitet sich aus unterschiedlichen Meristemen ab (HOFFMANN, 1998)
  - ergibt Längenzuwachs

#### (a) Monochasium

- stets eine Nebenachse setzt Hauptachse fort



- übergipfelt bisheriges Sproßende
- Bsp.:
  - *Tilia*<sup>4</sup>
  - *Ulmus*<sup>5</sup>
  - Rhizome von *Polygonatum*<sup>6</sup>

## (b) Dichasium

- stets gleichzeitiges Austreiben zweier gegenüberstehender Seitenknospen
- Terminalknospe
  - verkümmert
  - bildet evtl. kurzes Achsenstück
- kann der dichotomen Verzweigung ähneln
  - aber: grundlegend andere Entstehung!
- Bsp.:
  - *Syringa*<sup>7</sup>
  - *Viscum*<sup>8</sup>

## (c) Pleiochasium

- Fortsetzung der Hauptachse durch mehr als zwei Seitenachsen
- Bsp.: *Euphorbia cyparissias*<sup>9</sup>

**Einteilung nach dem Ort der Verzweigung**

- Akrotonie
  - bevorzugtes Austreiben von Knospen der Spitzenregion
  - häufig bei baumförmigen Sprossen
- Basitonie
  - bevorzugtes Austreiben von Knospen der unteren Abschnitte der Haupt- oder Nebenachse
- Mesotonie
  - bevorzugtes Austreiben von Knospen im mittleren Abschnitt der Haupt- oder Nebenachse

**“ruhende Knospen”**

- in der Entwicklung gehemmte Knospen
  - wahrscheinlich durch Phytohormone
  - *Sperrfeld-Theorie*

---

<sup>4</sup>Linde; Fam. Tiliaceae, Ord. Malvales, U.Kl. Dilleniidae

<sup>5</sup>Ulme; Fam. Ulmaceae, Ord. Urticales, U.Kl. Hamamelididae

<sup>6</sup>Salomonssiegel; Fam. Convallariaceae, Ord. Asparagales, U.Kl. Liliidae

<sup>7</sup>Flieder; Fam. Oleaceae, Ord. Oleales, U.Kl. Asteridae

<sup>8</sup>Mistel; Fam. Loranthaceae, Ord. Santalales, U.Kl. Rosidae; Fam. und Ord. im System nicht genannt

<sup>9</sup>Zypressenwolfsmilch; Fam. Euphorbiaceae, Ord. Euphorbiales, U.Kl. Dilleniidae

\* vgl. Kap. 2.4, S. 23

- können durch Verlust von Achsenteilen zum Austreiben veranlaßt werden

→ *Apikaldominanz*

## Blütenstände

### (a) einfach

- Traube
  - Achse gestreckt, Blüten gestielt, Endblüte fehlt
- Ähre
  - Achse gestreckt, Blüten ungestielt, Endblüte fehlt
- Kolben
  - Ähre mit verdickter Achse
- Dolde
  - Achse gestaucht, Blüten gestielt
- Köpfchen
  - Achse gestaucht, oft verbreitert, Blüten ungestielt

### (b) zusammengesetzt

- Doppeltraube
  - Traube mit Trauben statt Einzelblüten
- Doppeldolde
  - analog Doppeltraube
- Doppelähre
  - analog Doppeltraube
- Rispe
  - racemös verzweigte Seitensprosse
  - Verzweigungsgrad nach unten zunehmend
  - Endblüte vorhanden
- Schirmrispe
  - abgeflachte Rispe
- Thyrsus
  - rispenähnlich
  - cymös verzweigte Teilblütenstände
    - \* nur aus dem Achseln der Vorblätter
  - mit und ohne Endblüte

## 5.2 Funktionelle Anatomie

### Übersicht (HOFFMANN, 1998)

- Querschnitt durch die primäre Sproßachse (außen → innen)
  1. Epidermis
  2. Rindenparenchym
  3. Stärkescheide
  4. Leitbündel
  5. Markparenchym
- Leitbündel
  - *Monocotyledoneae*
    - \* geschlossen kollateral (Abb. 3.2, S. 52)
    - \* unregelmäßig verteilt
      - Ataktostele
  - *Dicotyledoneae*
    - \* offen kollateral (Abb. 3.2, S. 52)
    - \* ringförmig angeordnet
      - Eustele

### 5.2.1 Anordnung der Dauergewebe (SITTE ET AL., 1998)

1. Epidermis
  - mit Cuticula
  - bildet Abschluß nach außen
  - enthält fast immer Idioblasten
    - Spaltöffnungen
    - Trichome
      - \* oft mit Drüsencharakter
  - vgl. Kap. 3.2.1, S. 34
2. Rindenparenchym
  - Füllgewebe zwischen Leitbündelkranz und Epidermis
  - häufig Chlorenchym (vgl. Kap. 3.1.1, S. 30)
  - periphere Teile der primären Rinde oft kollenchymatisch
3. Stärkescheide
  - einschichtige Gewebescheide
  - bei vielen *Dicotyledoneae*
  - umgibt Gewebekranz
  - Zellen

- schließen lückenlos aneinander
- oft viele Amyloplasten
  - \* Sonderform der Leukoplasten; vgl. Anh. A.3.1, S. 162

#### 4. Leitgewebe

- krautige *Dicotyledoneae*
  - einzelne Leitbündel rund um das Mark angeordnet
    - \* durch parenchymatische Markstrahlen voneinander getrennt
  - offen–kollateral
    - \* Xylem innen
    - \* Phloem außen
  - Siebteile
    - \* oft nach außen von Bastfasern umstellt
- dicotyle Holzgewächse und *Gymnospermae*<sup>10</sup>
  - Leitbündelkranz durch Ring von Leitgewebe ersetzt
    - \* nur stellenweise von schmalen Markstrahlen durchbrochen
- *Monocotyledoneae*
  - geschlossen–kollaterale Leitbündel
    - \* verteilt über gesamten Querschnitt

#### 5. Markparenchym

- füllt das Zentrum
- z. T. Speichergewebe
- manchmal abgestorben
  - Zellen gaserfüllt
- Markhöhle
  - durch Gewebeerreißung oder –auflösung

---

<sup>10</sup>Gymnospermae: Nacktsamer; nach neuerer Systematik die beiden U.Abt. Coniferophytina und Cycadophytina

**Mini-Glossar**

**Dilatation** Oberflächenvergrößerung durch Zellteilungen

**geschlossen kollaterale Leitbündel** Leitbündel ohne Kambium

**Hoftüpfel** Verbindung der Tracheen und Tracheiden untereinander

**Holz** Gesamtheit der vom Kambium nach innen abgeschiedenen Zellen

**konzentrische Leitbündel** Phloem konzentrisch um Xylem (Innenxylem) bzw. Xylem konzentrisch um Phloem (Außenxylem) angeordnet

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

scheidet bevorzugt nach innen Zellen ab.

**Platykladien** (gr. *πλατύς* platt, breit, flach, eben, *κλαδίον* kleiner Zweig), *Flachsproß*, abgeflachte bis blattförmige Sproßachse bei einer Reihe von Xerophyten (HERDER VL., 1983ff.)

**perennierend** lat. *perennis* dauernd, beständig

**Phyllokladien** (gr. *φύλλον* Blatt) vgl. Platykladien

**Symplast** (gr. *συν* zusammen, zugleich, *πλάσμός* gebildet, geformt) Gesamtheit der über die plasmatischen Brücken in den Zellwänden (Plasmodesmen) miteinander verbundenen Protoplasten der Einzelzellen echter vielzelliger Pflanzen. citepherder

## 5.3 Dickenwachstum

### Übersicht

1. Primäres Dickenwachstum
2. Erstarkungswachstum
3. Sekundäres Dickenwachstum

Sekundäres Dickenwachstum bei Monocotyledoneae  
Holzkörper  
Sekundäre Rinde und Borke

### 5.3.1 Primäres Dickenwachstum (SITTE ET AL., 1998)

- Dickenwachstum der Sproßspitze
  - Zellvermehrung
  - postembryonale Zellvergrößerung
- Zusammenwirken von axialem und transversalem Wachstum
  - bestimmt Gestalt des Vegetationskegels
    - \* kann variieren

### 5.3.2 Erstarkungswachstum (SITTE ET AL., 1998)

- Vergrößerung des Vegetationspunktes
  - Vermehrung der Zellenzahl im Urmeristem
- Achsenumfang nimmt zu
  - bei konstantem primärem Dickenwachstum
- Querdurchmesser des Vegetationspunktes

- durchläuft Maximum
- schrumpft beim Übergang in Blühphase
  - \* besonders gut bei einjährigen *Monocotyledoneae* sichtbar
  - nicht durch sekundäres Dickenwachstum maskiert

### 5.3.3 Sekundäres Dickenwachstum (JACOB ET AL., 1994)

- bei *Dicotyledoneae* und *Gymnospermae*<sup>11</sup>
  - fehlt bei rezenten Farnpflanzen und meisten *Monocotyledoneae*
- Grundlage (*Dicotyledoneae* und *Gymnospermae*)
  - geschlossener Kambiumzylinder
    - \* aus geschlossenem Meristemzylinder der Achsenspitze
    - \* oder durch Bildung interfasciculärer Kambien
- Typen des sekundären Dickenwachstums (vgl. Abb. 5.1, S. 113)
  1. Tilia-Typus<sup>12</sup>
    - Leitgewebszylinder
      - \* mit schmalen Markstrahlen
    - Kambium
      - \* vermehrt Leitgewebe und Markstrahlen in gleicher Anordnung
    - Vorkommen
      - \* sehr viele Holzgewächse
      - \* auch krautige Pflanzen
        - Bsp.: *Linum*<sup>13</sup>
  2. Ricinus-Typus
    - *Ephedra*-Typ (SITTE ET AL., 1998); *Helianthus*-Typ<sup>14</sup> (RANK, 1999)
    - Leitgewebsstränge
      - \* durch breite Markstrahlen getrennt
    - interfasciculäres Kambium
      - \* bildet Leitgewebe mit schmalen Markstrahlen
      - \* wie fasciculäres Kambium
    - Vorkommen
      - \* Nadelhölzer
      - \* verholzte und krautige *Dicotyledoneae*
  3. Aristolochia-Typus<sup>15</sup>
    - Leitgewebsstränge
      - \* durch breite Markstrahlen getrennt

<sup>11</sup> vgl. Fußnote 10, S. 110

<sup>12</sup> *Tilia*: Linde

<sup>13</sup> *Linum*: Leinen; Fam. Linaceae, Ord. Geraniales, U.Kl. Rosidae; Fam. und Ord. im System nicht genannt

<sup>14</sup> *Helianthus*: Sonnenblume; Fam. Asteraceae, Ord. Asterales, U.Kl. Asteridae

<sup>15</sup> *Aristolochia*: Osterluzei; Fam. Aristolochiaceae, Ord. Aristolochiales, U.Kl. Magnoliidae

- \* bleiben in der sekundär verdickten Achse derart getrennt
  - interfasciculäres Kambium
    - \* bildet nur Markstrahlzellen
  - Vorkommen
    - \* insbes. bei Lianen
- erforderliche Erweiterung des Kambiumrohres
    - bei allen drei Typen durch *Dilatation*
  - Dickenwachstum von Speichersprossen
    - meist durch primäre Vermehrung von Grundgewebszellen
  - Haupttypen der Entwicklung der Leitbündelstränge in der Sproßachse (HOFFMANN, 1998)
    1. Einzelleitbündel
    2. geschlossener Kambiumring
    3. mit Zwischenleitbündeln
    4. Leitzylinder
  - Anatomie des Baumstammes — Querschnitt (HOFFMANN, 1998)
    1. Kernholz
    2. Splintholz
    3. Kambium
    4. Bast
    5. Borke

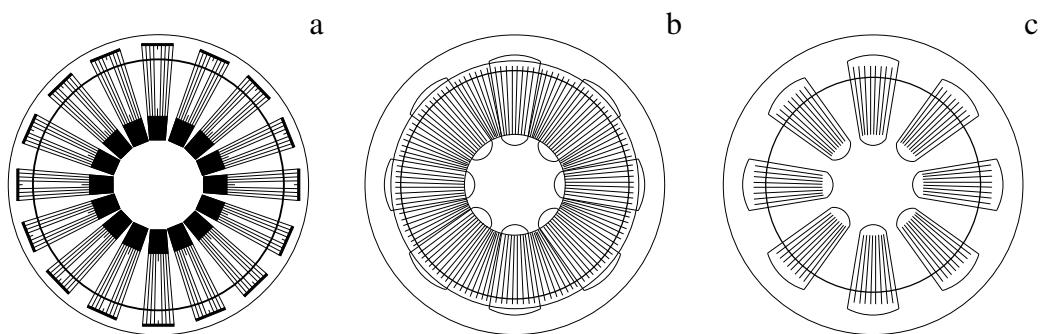


Abbildung 5.1: Typen des sekundären Dickenwachstums bei Dicotyledonen, nach (SITTE ET AL., 1998); a Tilia-Typus, b Ricinus-Typus, c Aristolochia-Typus

### 5.3.4 Sekundäres Dickenwachstum bei *Monocotyledoneae* (JACOB ET AL., 1994)

- sekundäres Dickenwachstum nur in Ausnahmefällen
  - *Dracaena*<sup>16</sup>, *Cordyline*, *Yucca*<sup>17</sup>
- Kambiumring
  - *monopleurisch*
  - Herkunft (2 Möglichkeiten)
    - (a) stammt von Meristemzellen des primären Dickenwachstums ab
    - (b) wird aus Rindenzellen neu gebildet
  - liegt in den innersten Rindenschichten
  - scheidet bevorzugt nach innen Zellen ab
    - \* bilden sekundäres Parenchym
    - \* Ausdifferenzierung sekundärer Leitbündel
- sekundäre Leitbündel
  - (a) konzentrische Leitbündel mit Außenxylem
  - (b) oder geschlossen kollaterale Leitbündel
- Holz (HOFFMANN, 1998)
  - aus dem geschlossenen Kambium hergeleitet
  - nach innen gebildet
  - Details s. u.
- sekundäre Rinde (HOFFMANN, 1998)
  - Bildung des geschlossenen Kambiums
  - nach außen gerichtet
  - Details s. u. S. 118

### 5.3.5 Holzkörper (JACOB ET AL., 1994)

- Holz
  - *Xylem* (HOFFMANN, 1998)
    - \* vgl. Kap. 3.4.1, S. 45
  - umfaßt auch Parenchymzellen mit unverholzten Seitenwänden
  - Hauptteil
    - \* *Gymnospermae*<sup>18</sup>
      - Tracheiden

<sup>16</sup>*Dracaena*: Drachenbaum; Fam. Dracaenaceae, Ord. Asparagales, U.Kl. Liliidae

<sup>17</sup>*Yucca*: Fam. Agavaceae, Ord. Asparagales, U.Kl. Liliidae

<sup>18</sup>vgl. Fußnote 10, S. 110



- \* *Dicotyledoneae*
  - Tracheen und Tracheiden
- \* verlaufen axial im Holzkörper
- Markstrahlen
  - verbinden primäre Rinde mit dem Mark
  - radial angeordnet
- Holzstrahlen
  - enden blind
  - entstehen während des sekundären Dickenwachstums
  - zwischen den Markstrahlen im Holz
  - setzen sich in Baststrahlen fort
    - \* enden blind im Bast
  - artunterschiedlicher Aufbau
- Holzstrahltracheiden
  - Quertransport des Wassers im Stamm
- Holzparenchym, Holzstrahlparenchym
  - Zu- und Ableitung organischer Stoffe
  - auch durch (lebende) Holzfasern
- Festigung
  - *Dicotyledoneae*
    - \* nur durch tote Holzfasern
  - *Gymnospermae*
    - \* durch Tracheiden
    - \* neben der Aufgabe der Wasserleitung
- Hoftüpfel
  - Verbindung der Tracheen und Tracheiden untereinander
- Jahresringe
  - konzentrische Kreise im Querschnitt des Holzkörpers
  - Ausdruck der jahreszeitlich wechselnden Aktivität des Kambiums
    - \* Frühholz
      - weitleumige Gefäße
      - zu Beginn der Vegetationsperiode abgeschieden
    - \* Spätholz
      - zunehmend englumig
      - gegen Ende der Vegetationsperiode gebildet
    - \* Jahresgrenze
      - markiert Wiederbeginn der kambialen Zellteilung im Frühjahr

### Gymnospermenholz

- sehr regelmäßiger Aufbau
  - Gleichförmigkeit der Tracheiden
    - \* einzige Wasserleitungs- und Festigungselemente
- Holzstrahlen
  - oft nur eine Zellschicht breit
  - mehrere Zellschichten hoch
- Holzparenchym
  - meist gering entwickelt
  - z. T. nur Auskleidung der Harzkanäle und im mittleren Bereich der Holzstrahlen
    - \* *Pinus*<sup>19</sup> *Picea*, *Larix*
- Harzkanäle
  - schizogen<sup>20</sup> entstanden
  - kleinere Kanäle in einigen Markstrahlen
  - nicht immer vorhanden
    - \* Bsp.: *Taxus* (Eibe)
- Wasserleitung
  - große leitende Fläche
  - Zuwachs von zehn oder mehr Jahren
  - Leitungsgeschwindigkeit vergleichsweise gering
    - \* 1.2–1.4 m/h

### Dikotyledonenholz

- große Mannigfaltigkeit im Aufbau
- Besitz von
  - Tracheen
  - Tracheiden
  - Holzfasern
  - Holzparenchym
    - \* lebende Zellen
  - Ersatzfasern
    - \* Übergangsform zwischen Holzparenchymzellen und Holzfasern
- Festigung durch eigenständiges Holzklerenchym (HOFFMANN, 1998)

<sup>19</sup>*Pinus*: Kiefer; *Picea*: Fichte; *Larix*: Lärche; Fam. Pinaceae, U.Kl. Pinidae

<sup>20</sup>zur schizogenen Entstehung vgl. Kap. 1, S. 29

- Unterscheidung nach Anordnung und Weite der Tracheen

### 1. zerstreuporige Hölzer

- Größe der Tracheen wenig unterschiedlich
- Wasserleitung
  - \* im Holzzuwachs einiger Jahre
  - \* Geschwindigkeit: 2–6 m/h
- Porenweite
  - \* unter 100  $\mu\text{m}$
- Länge der Tracheen
  - \* 1–2 m
- Bsp.:
  - \* *Acer*<sup>21</sup>
  - \* *Fagus*<sup>22</sup>
  - \* *Populus*<sup>23</sup>
  - \* *Tilia*<sup>24</sup>

### 2. ringporige Hölzer

- Frühholz
  - \* (wenige) sehr weite Tracheen
- Spätholz
  - \* vorwiegend englumige Tracheiden
  - \* Holzfasern
- Wasserleitung
  - \* nur im Holzzuwachs des letzten Jahres oder weniger Jahre
  - \* Geschwindigkeit: bis 40 m/h
- Porenweite
  - \* über 100  $\mu\text{m}$
- Länge der Tracheen
  - \* > 10 m
- Bsp.:
  - \* *Fraxinus*<sup>25</sup>
  - \* *Quercus*<sup>26</sup>
  - \* *Robinia*<sup>27</sup>
  - \* *Ulmus*<sup>28</sup>

- weitleumige Gefäße

- schneller Wassertransport

<sup>21</sup>*Acer*: Ahorn; Fam. Aceraceae, Ord. Sapindales, U.Kl. Rosidae; Fam. und Ord. im System nicht erwähnt

<sup>22</sup>*Fagus*: Buche; Fam. Fagaceae, Ord. Fagales, U.Kl. Hamamelididae

<sup>23</sup>*Populus*: Pappel; Fam. Salicaceae, Ord. Salicales, U.Kl. Dilleniidae

<sup>24</sup>*Tilia*: Linde; Fam. Tiliaceae, Ord. Malvales, U.Kl. Dilleniidae

<sup>25</sup>*Fraxinus*: Esche; Fam. Oleaceae, Ord. Oleales, U.Kl. Asteridae

<sup>26</sup>*Quercus*: Eiche; Fam. Fagaceae, Ord. Fagales, U.Kl. Hamamelididae

<sup>27</sup>*Robinia*: Robinie; Fam. Fabaceae, Ord. Fabales, U.Kl. Rosidae

<sup>28</sup>*Ulmus*: Ulme; Fam. Ulmaceae, Ord. Urticales, U.Kl. Hamamelididae

- kürzer funktionstüchtig als englumige Gefäße
- Funktionsverlust von Wasserleitungselementen
  - i. d. R. durch Eindringen von Luft
  - Verstopfung der Gefäße möglich
    - Einlagerung von Thyllen
    - \* vgl. Kap. 1, S. 46
- Formen ursprünglich der Wasserleitung dienender Strukturen
  1. Splintholz
    - gleicht anatomisch wasserleitendem Holzteil
    - behält hohen Anteil des Wassers
  2. Reifholz
    - trocknet aus
    - kaum verfärbt
  3. Kernholz
    - Einlagerungen
      - \* Gerbstoffderivate
      - \* Farbstoffe
      - \* Harze
      - \* andere vorrangig aromatische Verbindungen (Stoffwechselprodukte absterbender Parenchymzellen)
    - dunkle Verfärbung
    - Unterschied zu Splintholz
      - \* widerstandsfähig gegen Fäulnis
      - \* höhere mechanische Festigkeit

### 5.3.6 Sekundäre Rinde und Borke (JACOB ET AL., 1994)

#### Phloem

- *sekundäre Rinde, Bast*
  - vgl. Kap. 3.4.2, S. 48
- Ergebnis nach außen gerichteter kambialer Zellteilung
- Bildung neuer Siebröhren (Phloemelemente)
  - Ersatz der funktionslos gewordenen alten
  - Erhöhung der Gesamtkapazität der Assimilatleitung
- Bildung von Bastfasern
  - Festigung
- “Hartbast”

- Komplexe von Bastfasern
- “Weichbast”
  - Siebröhren
  - Geleitzellen
  - Bastparenchym
- Hart- und Weichbast können abwechselnd auftreten
- Kambiumzellen der Markstrahlen
  - bilden nach außen und innen neue Markstrahlzellen
- Dilatation
  - in der Epidermis
  - Teilung des ausdifferenzierten Gewebes
  - bei tangentialer Zugbeanspruchung
  - selten
  - meist Epidermis schnell durch Periderm ersetzt

### **sekundäres Kambium**

- *Phellogen*
  - vgl. Kap. 3.2.4, S. 39
- Bildungen (HOFFMANN, 1998)
  - vgl. Abb. 4.2, S. 97
  - (a) Phellem
    - *Kork*
    - nach außen
  - (b) Phelloderm
    - *Korkhaut*
    - nach innen
  - (c) Periderm
    - *sekundäres Abschlußgewebe*
    - von Phellem und Phellogen gebildet
- **Kork**
  - vgl. Kap. 3.2.4, S. 39
- **Borke**
  - Bildung
    - \* wiederholte Anlegung eines Periderms

- in immer tieferen Schichten der primären, später sekundären Rinde
- \* außen liegende, lebende Rindenzellen
  - werden durch Lagen toter Korkzellen von Nährstoff- und Wasserversorgung abgeschnitten
  - sterben ab
- Einlagerungen
  - \* Gerbstoffe
  - \* Phlobaphene
    - Rindenfarbstoffe
- Formen

### 1. Ringelborke

- \* Entstehung
  - wiederholt weiter innen angelegte, geschlossene Peridermschichten
- \* Ablösung
  - durch Dickenwachstum
  - Längs–Aufreißen
- \* “Streifenborke”
  - Borke löst sich in Längsstreifen
  - *Vitis vinifera*<sup>29</sup>
- \* Bsp.:
  - *Cerasus*<sup>30</sup>
  - *Betula*<sup>31</sup>

### 2. Schuppenborke

- \* uhrglasförmig aufeinanderfolgendes Korkgewebe (Periderm) (HOFFMANN, 1998)
- \* Entstehung
  - wiederholt weiter innen angelegte schuppenförmige Peridermflächen
  - kann sehr dick werden
  - durch Zunahme des Stammumfanges tief rissig
- \* Abtragung
  - gering
  - durch Ausbildung von Trennschichten Ablösung von Schuppen bei Dickenwachstum
- \* Bsp.:
  - *Quercus*<sup>32</sup>
  - *Pinus*<sup>33</sup> *Picea*, *Larix*
  - *Platanus*<sup>34</sup>

<sup>29</sup>*Vitis vinifera*: Weinstock; Fam. Vitaceae, Ord. Rhamnales, U.Kl. Rosidae; Fam. und Ord. im System nicht aufgeführt

<sup>30</sup>*Cerasus*: Kirsche; Fam. Rosaceae, Ord. Rosales, U.Kl. Rosidae

<sup>31</sup>*Betula*: Birke; Fam. Betulaceae, Ord. Betulales, U.Kl. Hamamelididae

<sup>32</sup>*Quercus*: Eiche; Fam. Fagaceae, Ord. Fagales, U.Kl. Hamamelididae

<sup>33</sup>*Pinus*: Kiefer; *Picea*: Fichte; *Larix*: Lärche; Fam. Pinaceae, U.Kl. Pinidae

<sup>34</sup>*Platanus*: Platane; Fam. Platanaceae, Ord. Hamamelidales, U.Kl. Hamamelididae

- Aufgabe der Borke (HOFFMANN, 1998)
  - \* Durchlüftungsgewebe
  - \* Feuerschutz

## 5.4 Sproßmetamorphosen

### 1. Speicherung

- Sukkulenz
- Sproßknolle
- Hypokotylknolle
- Ausläuferknolle, Achsenbulbille

### 2. Befestigung

- Sproßranken
- windende Achsen

### 3. Abwehr

- Sproßdornen

### 4. Photosynthese

- Flachsprosse
  - *Platykladien*
- blattähnliche Flachsprosse
  - *Phyllokladien*

## 5.5 Funktionen der Sproßachse

### 5.5.1 Wassertransport (JACOB ET AL., 1994)

- Ferntransport
  - von der Wurzel zu den transpirierenden Orten der Wasserabgabe
  - ausschließlich im Xylem
- wesentliche Voraussetzung
  - Xylemelemente tot
    - frei von Plasma
    - \* geringer Leitungswiderstand
- gelöste Stoffe
  - Mineralien
  - organische Stoffe

- \* geringe Konzentration
- \* v. a. in Bäumen im Frühjahr bei Mobilisierung von Speicherstoffen
- Geschwindigkeit
  - 1–150 m/h (JACOB ET AL., 1994)
  - abhängig von anatomischen Gegebenheiten
  - vgl. Kap. 5.3.5, S. 114
- Auslöser
  - Transpirationssog der Blätter
    - *Transpirationsstrom*
- Wasserpotentialgradient
  - zwischen Boden und Atmosphäre
  - Pflanze eingespannt
    - \* benutzt Gefälle
      - Wassertransport ohne eigenen Energieaufwand
  - entscheidender Potentialsprung
    - \* Übergang Blatt → Atmosphäre
  - direkt treibende Kraft
    - \* Sonnenenergie
- Vorgang
  - Transpiration in den Blättern
    - Wasserdefizit
      - \* niedriges Wasserpotential  $\psi$ 
        - wird über Leitbündelendigungen ausgeglichen
  - Transpirationssog
    - \* reicht über Enden der Leitungsbahnen in den Apoplasten der Wurzel
      - bei kontinuierlichen Wasserfäden
      - vermutlich bis zur Wurzeloberfläche
  - passiver Wasserstrom durch den Pflanzenkörper
- Gesamtspannung des Wassers in den Leitungsbahnen
  1. statische Komponente
    - durch Höhe der Wassersäule gegeben
  2. dynamische Komponente
    - entspricht aufzuwendender Kraft, um Wasserfäden in kapillaren Leitungsbahnen gegen Reibungswiderstände strömen zu lassen
- Folge des Transpirationssoges
  - starke Spannungen in den Leitungsbahnen
    - bei starker Transpiration bei Bäumen meßbare, reversible Verringerung des Stammdurchmessers



## 5.5.2 Assimilationstransport

- Formen (SITTE ET AL., 1998)
  - Kurzstreckentransport
    - \* intrazellulär
    - \* Transport durch das Plasmalemma
  - Mittelstreckentransport
    - \* Transport im Gewebsbereich
    - \* ohne Benutzung der Ferntransportbahnen
  - Langstreckentransport
    - \* *Ferntransport*
    - \* Transport in spezialisierten Transportbahnen

### 1. Kurzstreckentransport (SITTE ET AL., 1998)

- Antriebsmechanismen
  - (a) Gefälle im chemischen bzw. elektrochemischen Potential
    - *Diffusion*
  - (b) Translokatormechanismen
    - mit Stoffwechselenergie betrieben
- Transportgeschwindigkeit
  - bei Diffusion über sehr kurze Strecken kein Problem

### 2. Mittelstreckentransport (SITTE ET AL., 1998)

#### (a) symplasmatischer Transport

- Bahn
  - Symplast
    - \* Cytoplasma durch Plasmodesmen miteinander verbundener Zellen
  - Vakuole nicht einbezogen
    - \* Tonoplast wesentliches Hindernis
  - Plasmalemma
    - \* für organische Stoffe ohne spezielle Vorkehrungen nur schwer passierbar
- Größe transportierter Teilchen
  - i. allg.  $< 1 \text{ kDa}^{35}$
- Transportgeschwindigkeit
  - 1–6 cm/h
    - erheblich schneller als Diffusion
- Antriebsmechanismen
  - wenig bekannt
  - evtl. Plasmaströmung

#### (b) apoplasmatischer Transport

---

<sup>35</sup>1 Da = 1 u; atomare Masseinheit, definiert als  $\frac{1}{12}$  der Masse eines Atoms des Kohlenstoffnuklids <sup>12</sup>C (RIEDEL, 1994)

- im Apoplasten
  - umstritten, inwieweit Transport organischer Moleküle möglich
- (c) gemischt sym- und apoplasmatischer Transport
- Bsp.:
    - Wanderung mineralischer Nährelemente durch die Wurzelrinde zu den Leitbahnen
    - vgl. S. 89

### 3. Ferntransport

- Druckstrom–Theorie (SITTE ET AL., 1998)
  - *source–sink theory*
  - Begründer: MÜNCH
  - Lösungsströmung in den Siebröhren bzw. Siebzellen
  - Ein- und Austritt in die und aus den Substanzen  $\pm$  aktiv und selektiv
  - physikalische Bedingungen für Druckstrom in den Siebröhren (SITTE ET AL., 1998)
    - (a) selektiv permeabler Plasmabelag an den Seitenwänden der Siebröhren
      - \* Durchtritt gelöster Stoffe nur unter Energieaufwand
    - (b) Passierbarkeit in Longitudinalrichtung für strömende Flüssigkeit
      - \* durch Siebporen hindurch
      - \* in entsprechender Geschwindigkeit
    - (c) Turgorgradient zwischen source und sink
  - Turgorgradient
    - \* experimentell bestätigt
    - \* fraglich, ob ausreichend
      - evtl. zusätzliche Hilfsmechanismen
        - Erzeugung von Potentialen über Siebplatten durch  $K^+$ –Konzentrationsgradienten?
  - Richtung des Phloemtransportes durch osmotisches Gefälle source → sink festgelegt
  - Spenderorgane (*source*)
    - \* photosynthetisierende, ausgewachsene Blätter
    - \* Speicherorgane zur Zeit der Mobilisierung der Speicherstoffe
    - \* Blätter mehrjähriger Pflanzen
      - besonders intensiver Export von Stickstoffsubstanzen vor dem Laubabfall
      - großer Teil der Proteine in perennierende Organe zurückgeführt
  - Empfängerorgane (*sink*)
    - \* alle wachsenden Pflanzenteile
  - größere Pflanzen
    - \* zu verschiedenen Zeiten wechselnde Spender- und Empfängerorte

### 5.5.3 Festigung

- Xylem
  - Holz

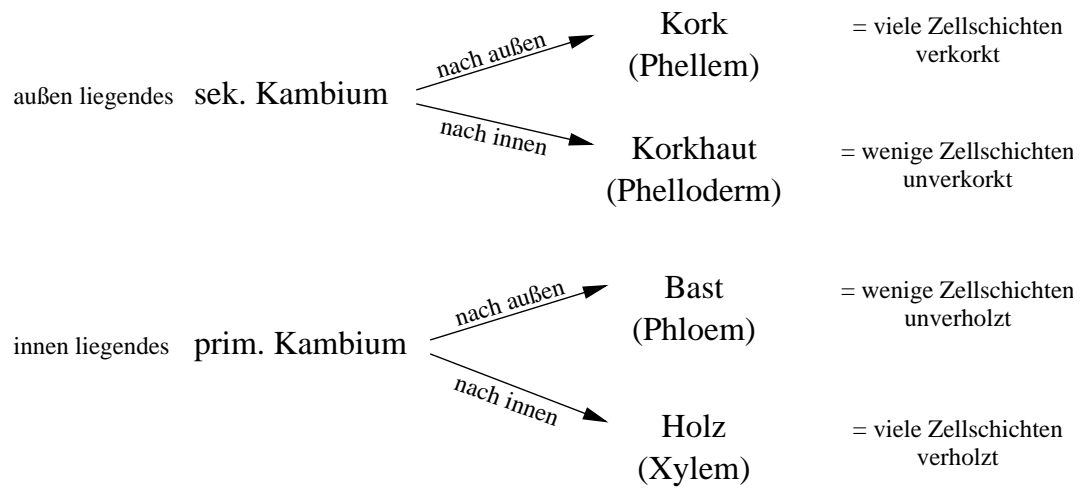


Abbildung 5.2: Übersicht über die von den Kambien einer Sprossachse gebildeten Gewebe und deren histologische Einheiten, aus (HOFFMANN, 1998)

- Phloem
  - sekundäre Rinde
- vgl. Kap. 5.3.5, S. 114ff. und Kap. 5.3.6, S. 118ff.

## Zusammenfassung und Wiederholung

### Morphologie

- Bei Spermatophyta unterscheidet man zwei Grundtypen der Verzweigung: monopodial (racemös), charakterisiert durch die Apikaldominanz, und sympodial (zymös) mit dem Austrieb eines oder mehrerer Seitentriebe.

### Funktionelle Anatomie

- Im Querschnitt lassen sich von außen nach innen fünf verschiedene Gewebe unterscheiden: Epidermis, Rindenparenchym, Stärkescheide, Leitbündel und Markparenchym.
- Die Epidermis bildet den Abschluß nach außen und enthält fast immer Idioblasten wie Spaltöffnungen oder Trichome.
- Das Rindenparenchym ist das Füllgewebe zwischen Leitbündelkranz und Epidermis.
- Bei vielen Dicotyledonen umgibt eine Stärkescheide den Gewebekranz. Ihre Zellen enthalten oft viele Amyloplasten und dienen der Reservestoffspeicherung.
- Die Leitgewebe sind bei krautigen Dicotyledonen rund um das Mark angeordnet, bei holzigen Dicotyledonen und Gymnospermae durch einen Ring von Leitgewebe ersetzt. Monocotyledonen zeichnen sich durch über den gesamten Querschnitt verteilte geschlossen kollaterale Leitbündel aus.

### Dickenwachstum

- Beim Dickenwachstum unterscheidet man primäres Dickenwachstum, Erstarkungswachstum und sekundäres Dickenwachstum. Die Monocotyledonen zeigen nur in Ausnahmefällen ein sekundäres Dickenwachstum.
- Das primäre Dickenwachstum erfolgt durch Zellvermehrung und postembryonale Zellvergrößerung.
- Als Erstarkungswachstum wird die Vergrößerung des Vegetationspunktes durch Erhöhung der Zellzahl im Urmeristem bezeichnet.

- Das sekundäre Dickenwachstum tritt (mit wenigen Ausnahmen) nur bei Dicotyledonen und Gymnospermen auf. Drei Typen können unterschieden werden: Tilia-Typus, bei dem die schmalen Markstrahlen erhalten bleiben, Ricinus-Typus, bei dem das interfasciculäre Kambium einen geschlossenen Leitgewebering ausbildet, und Aristolochia-Typus, bei dem das interfasciculäre Kambium nur Markstrahlzellen bildet.
- Das Monocotyledonen-Dickenwachstum tritt nur in Ausnahmefällen auf. Es wird durch einen neu gebildeten geschlossenen Kambiumring charakterisiert, der bevorzugt nach innen Zellen abscheidet, die sekundäres Parenchym und sekundäre Leitbündel ausdifferenzieren.
- Weitere Bildungen des sekundären Dickenwachstums sind das Holz, sekundäre Rinde und Borke.

### Sproßmetamorphosen

- Die Sproßmetamorphosen lassen sich funktionell in vier Gruppen gliedern: Speicherung, Befestigung, Abwehr und Photosynthese.

### Funktionen der Sproßachse

- Der Sproß stellt die Verbindung von den Wurzeln zu den Blättern dar und übernimmt damit wesentliche Aufgaben des Wasser- und Assimilatetransportes in der Pflanze. Außerdem dient er der Festigung des gesamten Pflanzenkörpers.
- Der Wassertransport findet überwiegend im Xylem statt. Er wird durch den in den Blättern erzeugten Transpirationssog getrieben. Wegen der hohen Spannung in den Leitungsbahnen ist das Xylem verholzt.
- Der Langstreckentransport der Assimilate erfolgt in spezialisierten Transportbahnen, dem Phloem. Eine Theorie des Transportmechanismus ist die Druckstromtheorie von MÜNCH.

#### URL

Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter <http://www.till-biskup.de/botanik-anatomie/kapitel5.html>

## Fragen

1. Nennen Sie die drei Stadien der Achsenentwicklung, die Größe der Zonen an der Pflanze und die Vorgänge in diesen Zonen.
2. Welche Differenzierung der Leitbündel erfolgt während der Entwicklung der Achse? Nennen Sie die aufeinanderfolgenden Strukturen und charakterisieren Sie diese kurz.
3. Charakterisieren Sie den primären Bau der Monocotyledonen–Achse. Welche Besonderheiten weist sie im Vergleich zu den Dicotyledonen auf?
4. Welche Arten von Verzweigungen kommen im Pflanzenreich vor? Wie läßt sich die Art der Verzweigung bei Spermatophyta weiter in Grundtypen aufgliedern?
5. Welche Strukturen folgen bei einem Querschnitt durch eine primäre Sproßachse aufeinander? Wie unterscheiden sich Mono– und Dicotyledonen hinsichtlich der Leitbündel und deren Anordnung?
6. Nennen Sie die unterschiedlichen Typen des Dickenwachstums und gehen Sie kurz auf deren Mechanismus ein. Welche Typen des sekundären Dickenwachstums unterscheidet man bei Dicotyledonen?
7. Nennen Sie die Ihnen bekannten Strukturen im Holzkörper von Pflanzen. Wie unterscheiden sich Gymnospermenholz und Dicotyledonenholz voneinander?
8. Welche Strukturen sind an der Bildung der sekundären Rinde und Borke beteiligt? Nennen Sie die Ihnen bekannten Formen der Borke und grenzen Sie sie gegeneinander ab.
9. Wie können die Sproßmetamorphosen funktionell gegliedert werden? Nennen Sie zu jeder Funktion mindestens ein Beispiel.
10. Welche Funktionen hat die Sproßachse in der Pflanze?
11. Skizzieren Sie den Wasser– und Assimilatetransport in der Pflanze.



# Kapitel 6

## Blatt

Schon durch seine grüne Farbe verrät das Blatt viel von seiner Aufgabe als Hauptorgan der Photosynthese. Doch das ist bei weitem nicht die einzige Aufgabe des Blattes; die Variabilität hinsichtlich der Gestalt bis hin zu den einzelnen Bestandteilen der Blüte legt Zeugnis davon ab.

### Übersicht

1. Morphologie
  - 1.1 Entwicklung des Laubblattes
  - 1.2 Morphologie des Laubblattes
  - 1.3 Blattformen
  - 1.4 Blatttypen
  - 1.5 Blattstellungslehre (*Phyllotaxis*)
2. Funktionelle Anatomie
  - 2.1 Blattepidermis
  - 2.2 Mesophyll
  - 2.3 Blattleitbündel (bifaciales Blatt)
  - 2.4 Spaltöffnungen (*Stomata*)
  - 2.5 Koniferenblatt
3. Metamorphosen
  - 3.1 Blüten
4. Funktionen des Blattes
  - 4.1 Transpiration
  - 4.2 Regulation der Spaltöffnungsbewegung
  - 4.3 Photosynthese

### Mini-Glossar

**akropetal** (gr. *ἀκρον* Spitze; *πέταλον* Blatt) in Richtung der fortwachsenden Spitze

**akroplastes Wachstum** Spitzenwachstum

**Anisophyllie** dorsiventrale Ausprägung der Sprosse: verschieden große Blätter auf Ober- und Unterseite

**antiklin** senkrechte Lage der Zellteilungsebene einer Pflanzenzelle zur Oberfläche des betreffenden Gewebes oder Organs (HERDER VL., 1983ff.)

**äquifacial** etwa spiegelbildlicher Aufbau der oberen und unteren Hälfte

**basiplastes Wachstum** Wachstum der Basus

**bifacial** dorsiventral; Oberseite von Unterseite verschieden

**Blattprimordien** Blattanlagen

**Brakteen** Hochblätter

**epigäische Keimung** Kotyledonen (Keimblätter) werden über die Erdoberfläche angehoben (vgl. hypogäische K.)

**epinastisches Wachstum** verstärktes Wachstum der Blattoberseite

**Folgeblätter** über den Primärblättern befindliche Laubblätter

**Gerontoplasten** seneszente, funktionslose Plastiden, die besonders im Herbst aus den Blattchloroplasten hervorgehen

**geschlossen kollateral** (lat. *collateralis* benachbart, seitlich) Leitbündel ohne Kambium zwischen Xylem und Phloem

**Heterophyllie** Auftreten verschieden gestalteter Laubblätter an einer Pflanze

**Hochblätter** Brakteen; in der Blütenregion über den Laubblättern befindliche Blätter

**hypogäische Keimung** Kotyledonen (Keimblätter) im Erdreich (vgl. epigäische K.)

**hyponastisches Wachstum** verstärktes Wachstum der Blattunterseite

**interkalar** lat. *intercalare* ein-, zwischenschalten

**Kommissuren** Querverbindungen der Blattnervatur; auch zwischen parallel verlaufenden Nerven bandförmiger Blätter

**Kormophyten** Sproßpflanzen, höhere Pflanzen; Oberbegriff für Farnpflanzen (Pteridophyta) und Samenpflanzen (Spermatophyta); Kennzeichen Gliederung in Wurzel, Sproßachse und Blätter (HERDER VL., 1983ff.)

**Kotyledonen** Keimblätter

**Lamina** Blattspreite

**Nervatur** Gesamtheit der Gefäßbündel im Blatt

**Niederblätter** Blätter ohne Spreite und Stiel; dienen u. a. dem Knospenschutz (JACOB ET AL., 1994)

**Orthostichen** (gr. *ορθός* aufrecht, *στίχος* Reihe), *Geradzeilen*, senkrechte Linien übereinanderstehender Blätter

**Parastichen** (gr. *παρα* neben, über, bei), *Nebenzeilen*, *Schrägzeilen*, gekrümmte Linien bei schraubiger Blattstellung an gestauchten Sproßachsen (→ Kontakte jüngerer Blätter zu benachbarten Blättern älterer Umläufe der Grundspirale)

**periklin** (gr. *περικλυής* ringsum anliegend) parallele Lage der Zellteilungsebene einer Pflanzenzelle zur Oberfläche des betreffenden Gewebes oder Organs (HERDER VL., 1983ff.)

**Petiolus** Blattstiel

**Phyllotaxis** Blattstellungslehre

**Primärblätter** erste Laubblätter; unterscheiden sich in ihrer Gestalt deutlich von den Folgeblättern

**Radicula** Keimwurzel

**Spatha** Hüll- oder Schaublatt der Araceae (Aronstabgewächse)

**Stipulae** Nebenblätter;

**Tunica** äußere Initialzellschichten des mehrschichtigen Vegetationskegels

**unifacial** Begrenzung nur durch Blattunterseite

**Vernation** (lat. *vernare* sich verjüngen) Knospelage; Ausgestaltung des einzelnen jungen Blattes in der Knospe



## 6.1 Morphologie

- unterschiedliche Struktur bei Ein- und Zweikeimblättrigen
- auch monocotyle Dicotyledonen und dicotyle Monocotyledonen

### 6.1.1 Entwicklung des Laubblattes (JACOB ET AL., 1994)

- *exogen* aus dem Apikalmeristem (HOFFMANN, 1998)
  - Blattprimordien entstehen außen auf dem Sproßkegel
  - Gegenteil: endogen
    - \* vgl. Bildung der Wurzelhaare, S. 82
- Tunica<sup>1</sup> bildet Knospen (HOFFMANN, 1998)
  - hyponastisches Wachstum
    - \* Blattunterseite wächst stärker
      - Knospenbildung
    - \* vegetative Knospen = Apikalmeristeme
  - epinastisches Wachstum
    - \* verstärktes Wachstum der Blattoberseite
      - Austreiben der Knospe
- Keimung (HOFFMANN, 1998)
  - Vorgang
    1. Bildung der Radicula (Keimwurzel)
    2. Öffnung der Keimblätter (Kotyledonen)
  - hypogäische Keimung
    - \* Kotyledonen im Erdreich
  - epigäische Keimung
    - \* Kotyledonen werden über die Erdoberfläche angehoben
- Blattanlagen
  - *Blattprimordien*
  - entstehen als Erhebungen
    - \* auf der jungen Achse
    - \* unterhalb des Sproßscheitels
    - lokale, perikline Zellteilungen in der Tunica
    - \* bilden *Blatthöcker*
- Blatthöcker
  - *akropetal*

---

<sup>1</sup>Tunica vgl. Kap. 1, S. 19

- \* spitzwärts gerichtet
- flachen sich bei weiterer Entwicklung zur Achse hin ab
- Wachstum
  - akroplastes Wachstum
    - \* Spitzenwachstum
  - basiplastes Wachstum
    - \* Wachstum an der Basis
    - \* interkalar
    - \* löst akroplastes Wachstum schnell ab
- Gliederung in Ober- und Unterblatt
  - durch seitliche Einschnitte im Blatthöcker
  - bei *Dicotyledoneae*
  - weiteres Wachstum der Spreite (Oberblatt)
    - \* entsprechend der Gestalt von Wachstumszonen an der Basis und den Rändern übernommen
- Knospenbildung
  - Blätter wachsen schneller als der Vegetationskegel
    - hüllen Vegetationskegel ein
- Vernation
  - Knospenlage
  - junge Blätter von äußeren Knospenschuppen eingeschlossen
  - arttypisch
  - (a) Spreitenhälften gerollt
    - involutive Knospenlage
      - \* einzeln nach oben
    - convolutive Knospenlage
      - \* ineinander nach oben
    - revolute Knospenlage
      - \* nach unten
  - (b) Spreitenhälften gefaltet
    - plikative Knospenlage
      - \* jede Hälfte für sich
    - conduplikative Knospenlage
      - \* beide Hälften zusammengelegt
- Lebensdauer der Blätter (SITTE ET AL., 1998)
  - besonders kurzlebige Blätter

- \* Keimblätter
- \* Blätter der Blütenhülle
- ausdauernde, sommergrüne Gewächse
  - \* Laubbäume, *Larix*<sup>2</sup>
  - \* Blätter fallen am Ende einer Vegetationsperiode ab
- immergrüne Sträucher / Bäume
  - \* Blätter überdauern mehrere Jahre
  - \* *Pinus*<sup>3</sup>
    - 2 Jahre
  - \* *Abies*<sup>4</sup> (Tanne)
    - 5–6 Jahre
  - \* *Araucariaceae*<sup>5</sup>
    - bis zu 15 Jahre
- Laubfall
  - \* aktiv
    - cutinisiertes Trennungsgewebe zwischen Sproß und Blatt
  - \* durch Photoperiode gesteuert (HOFFMANN, 1998)
  - \* Abbau und Abtransport stickstoffhaltiger Verbindungen
  - \* Chlorplasten
    - werden (durch Abbau) zu *Gerontoplasten* (vgl. Anh. 6, S. 163)
  - \* Gelbfärbung
    - Carotinoide in den Gerontoplasten
    - häufig mit Fettsäuren verestert

### 6.1.2 Morphologie des Laubblattes (JACOB ET AL., 1994)

- Unterblatt

1. Blattgrund

- Basis des Blattes
- meist verdickt

2. Nebenblätter (*Stipulae*)

- Anzahl: zwei
- sitzen am Blattgrund
- bei einigen *Dicotyledoneae* (JACOB ET AL., 1994)

- Oberblatt

1. Blattspreite (*Lamina*)

- Fiederblätter

---

<sup>2</sup>*Larix*: Lärche; Fam. Pinaceae, U.Kl. Pinidae

<sup>3</sup>*Pinus*: Kiefer; Fam. Pinaceae, U.Kl. Pinidae

<sup>4</sup>*Abies*: Tanne; Fam. Pinaceae, U.Kl. Pinidae

<sup>5</sup>Fam. Araucariaceae: Zimmertannen; U.Kl. Pinidae

- \* Spreite geteilt
- \* Blattfiedern sitzen an der Blattspindel (*Rhachis*)
- \* Blattstiel endet am ersten Fiederpaar

## 2. Blattstiel (*Petiolus*)

- Entwicklung setzt später ein
- schiebt sich zwischen Blattgrund und Spreite  
→ *interkalares Wachstum*

### – *Monocotyledoneae*

- \* Unterblatt oft als Scheide ausgebildet
  - umfaßt die Achse
  - geht ohne Stiel in Spreite über

## • Nervatur

### – Verlauf und Verzweigung

- \* sichern Anschluß an das Leitungssystem der Pflanze
  - für alle Bereiche des Blattes

### – *Monocotyledoneae*

- \* i. d. R. parallel- oder bogennervig
- \* alle Nerven gleichberechtigt und gleichartig

### – *Dicotyledoneae*

- \* meist netznervig
- \* hierarchisch geordnet
  - Haupt- und Seitennerven
- \* Stärke der Leitbündel nimmt mit zunehmender Verzweigungsordnung ab
- \* Seitennerven vielfach untereinander verbunden
- \* Blattstiele
  - paralleler Nervenverlauf

### – geschlossene Nervatur

- \* nur sehr feine Blattbündel enden blind
  - i. d. R. Tracheiden
- \* Kommissuren
  - Querverbindungen
  - auch zwischen parallel verlaufenden Nerven bandförmiger Blätter
- \* Bsp.: Netznervatur der *Dicotyledoneae*

### – offene Nervatur

- \* ohne Kommissuren
- \* Bsp.: *Ginkgo biloba*<sup>6</sup>

### – Leitbündel

- \* i. d. R. geschlossen kollateral

---

<sup>6</sup>*Ginkgo biloba*: Kl. Ginkgoopsida, U.Abt. Coniferophytina

- \* Phloem
  - der Blattunterseite zugekehrt
- \* Xylem
  - der Blattoberseite zugekehrt

### 6.1.3 Blattformen (JACOB ET AL., 1994)

#### (a) bifaciale Blätter

- *dorsiventral*
- Grundgerüst der meisten Laubblätter (HOFFMANN, 1998)
- Oberseite von der Unterseite verschieden
  - adaxiale Seite
    - \* Blattoberseite
    - \* zumindest in jungem Zustand der Achse zugekehrt
  - abaxiale Seite
    - \* Blattunterseite
    - \* der Achse abgewandt
- Morphologie s. o.

#### (b) äquifaciale Blätter

- etwa spiegelbildlicher Aufbau der Ober- und Unterhälfte des Blattquerschnitts
- Bsp.: Koniferen
- Aufbau vgl. Kap. 6.2.5, S. 147

#### (c) unifaciale Blätter

- Begrenzung nur durch Blattunterseite
- umwächst das Blatt
- zylindrisch
  - Bsp.: *Juncus*<sup>7</sup>
- flächig
  - Bsp.: *Iris*<sup>8</sup>

### 6.1.4 Blatttypen (JACOB ET AL., 1994)

- kormophytische Pflanzen
  - Blätter unterschiedlicher Gestalt
- Blattfolge
  - Auftreten der Blatttypen im Entwicklungsablauf

<sup>7</sup>*Juncus*: Binse; Fam. Juncaceae, Ord. Juncales, U.Kl. Commelinidae

<sup>8</sup>*Iris*: Schwertlilie; Fam. Iridaceae, Ord. Asparagales, U.Kl. Liliidae

**1. Keimblätter**

- *Kotyledonen*
- Blattorgane des Embryos
- Anzahl
  - \* *Monocotyledoneae*
    - eines
  - \* *Dicotyledoneae*
    - zwei
  - \* *Gymnospermae*
    - zwei bis viele
- einfache Gestalt
  - \* zunächst ohne Blattstiel
- Aufgabe
  - \* Mobilisierung von Nährstoffen im Samen
  - \* Zuleitung der Nährstoffe zu den Wachstumszonen des Keimlings
- epigäisch keimende Samen
  - \* Kotyledonen können ergrünen
    - vgl. Kap. 6.1.1, S. 131

**2. Niederblätter**

- schuppenförmig
- oft bräunlich oder grün
- Vorkommen
  - \* Knospenschuppen
    - Schutz junger Sproßanlagen
  - \* kleine Blattorgane an Erdsprossen
- Entstehung
  - \* aus Blatthöckern
  - \* wie Laubblätter
- Gliederung
  - \* keine Ausbildung von Spreite und Stiel
  - \* bestehen nahezu nur aus Unterblatt
  - \* Übergangsformen zu den Laubblättern möglich

**3. Primärblätter**

- erste Laubblätter
- Gestalt deutlich von den folgenden Blättern verschieden
  - nicht bei allen Arten vorhanden

**4. Folgeblätter**

- über den Primärblättern
- Laubblätter
- zeigen artspezifische Laubblattmerkmale
- Formen
  - (a) gestielt

- (b) ungestielt
  - \* *sitzend*
- Spreite
  - (a) geteilt
  - (b) ungeteilt
- Blattränder
  - (a) ganzrandig
  - (b) gesägt
  - (c) gezähnt
  - (d) gekerbt
- Schildblätter
  - \* *peltalte Blätter*<sup>9</sup>
  - \* Blattstiel verläuft von der Unterseite in die Lamina (Spreite)
    - nicht vom Rande
- Peltation
  - \* Bildung petalter Blätter
  - \* Zusammenhang mit unifacialem Bau der Blattstiele
- Anisophyllie
  - \* Sprosse dorsiventral
    - tragen auf Ober- und Unterseite Blätter verschiedener Größe
  - \* Blätter in einem Wirtel (Knoten) ungleich gestaltet (JACOB ET AL., 1994)
- Heterophyllie
  - \* Auftreten verschieden gestalteter Laubblätter an einer Pflanze
  - \* Blätter in gleichen oder benachbarten Wirteln funktionell unterschiedlich (JACOB ET AL., 1994)
  - \* Bsp.:
    - Unterwasser- und Schwimmblätter von *Ranunculus aquatilis*<sup>10</sup>, *Salvinia*<sup>11</sup>

## 5. Hochblätter (Brakteen)

- in der Blütenregion oberhalb der Laubblätter
  - \* klein
  - \* Deckblätter
  - \* Hüllen von Blütenständen
  - \* bestehen hauptsächlich aus dem Blattgrund
- größere Blattorgane im Dienste der Fortpflanzung
  - \* Spatha
    - Hüll- oder Schaublatt von *Araceae*<sup>12</sup>
  - \* Tragblatt des Fruchtstandes von *Tilia*<sup>13</sup>
    - Flugorgan
    - mit der Blütenstandsachse teilweise verwachsen

<sup>9</sup>gr.  $\pi\epsilon\lambda\tau\eta$  Schild

<sup>10</sup>*Ranunculus aquatilis*, Gemeiner Wasserhahnenfuß; Fam. Ranunculaceae, Ord. Ranunculales, U.Kl. Magnoliidae

<sup>11</sup>*Salvinia*, Schwimmpflanze; Fam. Salviniaceae, Ord. Salviniales, Kl. Polypodiopsida; im System nicht behandelt

<sup>12</sup>Araceae: Aronstabgewächse; Ord. Arales, U.Kl. Aridae

<sup>13</sup>*Tilia*: Linde; Fam. Tiliaceae, Ord. Malvales, U.Kl. Dilleniidae

\* *Euphorbia pulcherrima*<sup>14</sup>

- Kranz roter und weißer Schaubblätter
- unterhalb des Blütenstandes

## 6. Blattorgane der Blüte

- (a) Kelchblätter
- (b) Kronblätter
- (c) Staubblätter
- (d) Fruchtblätter

– für Details vgl. Band III (Systematik und Evolution)

### 6.1.5 Blattstellungslehre (*Phyllotaxis*)

- Phyllotaxis (JACOB ET AL., 1994)
  - *Blattstellung* (SITTE ET AL., 1998)
  - gr. τάξις, Anordnung, Aufstellung (SITTE ET AL., 1998)
  - Zahl der Blätter an einem Knoten und Anordnung
  - Regelmäßigkeit innerhalb systematischer Gruppen
  - genetisch determinierte Muster
- Begründer: FIBONACCI (1170–1250) (HOFFMANN, 1998)
- “Grundidee” der Blattstellung (HOFFMANN, 1998)
  - minimale gegenseitige Beschattung der Blätter
- zwei gedankliche Linien (HOFFMANN, 1998)
  - Orthostichen** (gr. ὀρθός aufrecht, στίχος Reihe), *Geradzeilen*, senkrechte Linien übereinanderstehender Blätter
  - Parastichen** (gr. παρὰ neben, über, bei), *Nebenzeilen*, *Schrägzeilen*, gekrümmte Linien bei schraubiger Blattstellung an gestauchten Sproßachsen (→ Kontakte jüngerer Blätter zu benachbarten Blättern älterer Umläufe der Grundspirale)

### Blattstellungen (HOFFMANN, 1998)

- Übersicht
  - (a) wirtelig
  - (b) zweizeilig
    - *distich*
  - (c) zerstreut
    - *dispers*
    - schraubig
- **wirtelige Blattstellung** (JACOB ET AL., 1994)

<sup>14</sup>*Euphorbia pulcherrima*: Weihnachtsstern; Fam. Euphorbiaceae, Ord. Euphorbiales, U.Kl. Dilleniidae



- mehr als ein Blatt je Knoten
- Quirl
  - \* viele kleine Blätter
  - \* Bsp.:
    - *Hippuris* (Tannenwedel)
    - *Equisetum* (Schachtelhalm)
- drei größere Blätter
  - \* Bsp.:
    - *Juniperus* (Wachholder)
    - *Nerium oleander* (Oleander)
- zweiblättrige Wirtel
  - \* am häufigsten
  - \* kreuzgegenständige Blattstellung
    - *dekussiert*
  - \* vier Orthostichen
  - \* Bsp.:
    - *Syringa* (Flieder)
    - *Fraxinus* (Esche)
    - *Acer* (Ahorn)
    - *Lamiaceae* (Lippenblütler)
- Grundregeln
  - \* Äquidistanzregel
    - Auftreten gleicher Winkelabstände zwischen Blättern eines Kreises
  - \* Alternanzregel
    - Anlegen von Blättern eines Wirtels in den Zwischenräumen des vorhergehenden Wirtels
- **distiche Blattstellung** (JACOB ET AL., 1994)
  - nur ein Blatt je Knoten
  - genau alternierende Stellung auf *zwei Orthostichen*
  - Blattbasis
    - \* wesentlich breiter als bei Blattwirteln
    - \* umfaßt  $\pm$  die Achse
  - Bsp.:
    - \* *Gramineen* (Gräser)
    - \* *Iris* (Schwertlilie)
    - \* *Fagus* (Buche)
  - Divergenzwinkel ( $\alpha$ )
    - \* Winkel zwischen den Längsachsen zweier aufeinanderfolgender Blätter
  - Divergenz ( $D$ )

- \* dem Divergenzwinkel entsprechender Bruchteil des kreisförmigen Stengelumfangs

$$D \cdot 2\pi = D \cdot 360^\circ = \alpha \quad D = \frac{\alpha}{2\pi}$$

– Bsp.:

- \* Distichie

- Divergenzwinkel  $\alpha = 2\pi$  ( $= 180^\circ$ )
- Divergenz  $D = \frac{1}{2}$

– Spirodistichie

- \* Divergenzwinkel  $\alpha$  etwas kleiner als  $\pi$  ( $180^\circ$ )  
→ schwach schraubige Anordnung der Blätter

- \* Bsp.:

- *Gasteria*-Arten (*Liliaceae*)
- *Pandanus* (Schraubenbaum)
- *Musa* (Banane)

- **disperse Blattstellung** (JACOB ET AL., 1994)

– Divergenzwinkel deutlich kleiner als  $180^\circ$

– häufig auftretende Divergenzen (D)

- \*  $\frac{1}{3}$

- Bsp.: *Cyperaceae* (Riedgräser)

- \*  $\frac{2}{5}$

- Bsp.: *Betula* (Birke)

- \*  $\frac{3}{8}$

- Bsp.: *Plantago* (Wegerich)

– Grundspirale

- \* *genetische Spirale* (SITTE ET AL., 1998)

- \* alle Blattbasen verbindende Linie

- \* Bsp.: Divergenz  $\frac{3}{8}$

- auf drei Umläufen der Grundspirale acht Blattansätze
- neuntes Blatt auf derselben Orthostiche wie erstes

– sehr dichte Blattstellung

- \* Divergenz nähert sich einem Grenzwinkel von ca.  $137^\circ 30' 28''$

→ teilt Vollkreis im goldenen Schnitt!

- \* Bsp.:

- Zapfenschuppen bei Nadelhölzern
- Blütenköpfchen von Compositen (*Asteraceae*)

### Hintergründe — Mathematik der Phyllotaxis

- FIBONACCI-Reihe

$$a_{n+2} = a_{n+1} + a_n \quad \text{mit } a_1 = 1 \quad \text{und } a_2 = 1$$

$$a_n = (1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, \dots)$$

- SCHIMPER-BRAUNSCHE Hauptreihe

$$a_n = \left( \frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21}, \dots \right)$$

- Zähler und Nenner entsprechen der FIBONACCI-Reihe
- Zähler
  - \* Spirostichen-Umläufe bis zum nächsten Blatt auf einer Orthostiche
- Nenner
  - \* Zahl der Blätter bzw. Nodi oder Internodien im gleichen Sproßabschnitt
- Grenzwert
  - \* irrational
  - \* *Limitdivergenz*  $\alpha_L$

$$\alpha_L = 2\pi - 2\pi \cdot 0.618\dots = 0.7416\dots \quad (\alpha_L = 137^\circ 30' 28'' \dots)$$

- Goldener Schnitt

- Strecke (Winkel)  $a$  wird in zwei ungleiche Teile zerlegt
- kleinerer Teil ( $a - x$ ) verhält sich zum größeren Teil  $x$  wie dieser zu  $a$

$$\frac{x}{a} = \frac{a - x}{x}$$

$$x = \sqrt{a(a - x)}$$

$$x = \frac{a(\sqrt{5} - 1)}{2} \approx 0.681 \cdot a$$

- im Blütenkorb einer Sonnenblume über 1000mal realisiert

**Quelle:** SITTE ET AL. (1998), BRONSTEIN ET AL. (1995)

**Mini-Glossar**

**amphistomatisch** Spaltöffnungen an der Blattober- und -unterseite

**Atemhöhle** substomatärer Hohlraum; Interzellularraum direkt unter dem Spalt der Spaltöffnung

**Bündelscheide** Fortsetzung der Endodermis

**Endodermis** "inneres Abschlußgewebe"; innerste Rindenschicht (JACOB ET AL., 1994)

**epistomatisch** Spaltöffnungen an der Blattoberseite

**haplocheil** (gr. *απλός* einfach, *χείλος* Lippe, Rand) Schließ- und Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates sind aus verschiedenen Initialen entstanden (SITTE ET AL., 1998)

**Hypodermis** ein- bis zweilagige Zellschicht unterhalb der Epidermis bei Koniferenblättern

**hypostomatisch** Spaltöffnungen an der Blattunterseite

**Interzellularen** Hohlräume zwischen den Zellen

**Meristemoide** teilungsfähig gebliebene Einzelzellen

**Mesophyll** Blattgewebe zwischen oberer und unterer Epidermis

**Stomata** (gr. *στόμα* Öffnung; Sg. Stoma) *Spaltöffnungen*, Paare meist bohnenförmig gestalteter Zellen (Schließzellen) mitsamt der zwischen ihnen freigelassenen Lücke (Spalt oder Porus) in den Epidermen der oberirdischen, von Luft umgebenen grünen Teile der Kormophyten und einer Reihe von Moosen (HERDER VL., 1983ff.)

**syndetocheil** (gr. *συν* zusammen) Schließ- und Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates sind aus *derselben* Initialen entstanden (SITTE ET AL., 1998)

**Transfusionsgewebe** zentrales, chloroplastenfreies Parenchym des Koniferenblattes

**xeromorph** mit Schutzanpassungen gegen Trockenheit versehen (HERDER VL., 1983ff.)

## 6.2 Funktionelle Anatomie

- grundlegende Übereinstimmungen bei vielen Angiospermae
- Bau der Koniferen-Blätter
  - stärker abweichend
    - \* *nadelförmig*
  - Beschreibung s. Kap. 6.2.5, S. 147

### 6.2.1 Blattepidermis

- viele artspezifische Eigenheiten
- kann mehrschichtig sein
  - tangentielle Zellteilungen
    - Bsp.: wasserspeichernde Gewebe in *Ficus*-Blättern
- von Cuticula bedeckt
  - spezifisch ausgeprägt
- mehr oder weniger isodiametrische Zellen
- Verdunstungsschutz
  - Bsp.: Haare (*Trichome*)
    - \* vgl. Kap. 3.2.1, S. 36

- Lage der Spaltöffnungen
  - (a) epistomatische Blätter
    - Spaltöffnungen an der Blattoberseite
  - (b) hypostomatische Blätter
    - Spaltöffnungen an der Blattunterseite
  - (c) amphistomatische Blätter
    - Spaltöffnungen an beiden Seiten
- vgl. Kap. 6.2.4, S. 144
- Anatomie der Epidermis vgl. Kap. 3.2.1, S. 34

### 6.2.2 Mesophyll (JACOB ET AL., 1994)

- Gewebe zwischen oberer und unterer Epidermis
- bifaciales Blatt

#### 1. Palisadenparenchym

- zur Oberseite gerichtet
- chloroplastenreich
- Palisadenzellen
  - \* stabförmig
  - \* stehen dicht nebeneinander
  - \* ein oder mehrschichtig gelagert
  - \* senkrecht zur Blattoberfläche
- Interzellulare
  - \* zwischen den Palisadenzellen
  - \* sichern erforderlichen Gasaustausch

#### 2. Schwammparenchym

- zur Unterseite gerichtet
- interzellularenreich
- Zellen
  - \* Sammelzellen
  - \* vermitteln Abtransport der Assimilate zu den Blattleitbündeln

### 6.2.3 Blattleitbündel (bifaciales Blatt) (JACOB ET AL., 1994)

- liegen im Bereich zwischen Palisaden- und Schwammparenchym
- Bündelscheide
  - Fortsetzung der Endodermis
  - umschließt kleinere Bündel
  - Aufgabe

- \* Stofftransport in die Leitgewebe
- \* z. T. Stärkespeicherung
- C<sub>4</sub>-Pflanzen
  - Chloroplasten der Bündelscheide
    - \* sehr groß
    - \* meist granafrei
    - \* intensiver Austausch von Metaboliten mit den Chloroplasten der umliegenden Mesophyllzellen
- erweiterte Bündelscheiden
  - *Blattrippen*
  - bei stärkeren Blattleitbündeln
  - reichen von der Blattunter- bis zur –oberseite
  - erhöhen die Blattfestigkeit
    - \* besonders bei Xerophyten unterstützt von Kollenchymzellen oder Sklerenchymsträngen

#### 6.2.4 Spaltöffnungen (*Stomata*)

**Stomata** (gr. *στόμα* Öffnung; Sg. *Stoma*) *Spaltöffnungen*, Paare meist bohnenförmig gestalteter Zellen (Schließzellen) mitsamt der zwischen ihnen freigelassenen Lücke (Spalt oder Porus) in den Epidermen der oberirdischen, von Luft umgebenen grünen Teile der Kormophyten und einer Reihe von Moosen (HERDER VL., 1983ff.)

- sichern Gasaustausch
- besitzen (fast immer) Chloroplasten
  - mit reichlich Stärkevorrat (HERDER VL., 1983ff.)
- Entstehung
  - aus Meristemoiden
    - \* vgl. Kap. 2.4, S. 22
  - inäquale Zellteilung
    - \* Entstehung zweier Schließzellen
  - *Monocotyledoneae* (HERDER VL., 1983ff.)
    - \* meist nach inäqualer Teilung einer Epidermiszelle
    - \* aus kleinerer Zelle durch Längsteilung
      - *Spaltöffnungsmutterzelle*
  - *Dicotyledoneae* (HERDER VL., 1983ff.)
    - \* meist mehrere Nebenzellen
      - Folge verschiedener inäqualer Teilungen in verschiedene Richtungen

**haplocheil** (gr. *απλός* einfach, *χείλος* Lippe, Rand) Schließ- und Nebenzellen sind aus verschiedenen Initialen entstanden (SITTE ET AL., 1998)

**syndetocheil** (gr. *σύν* zusammen) Schließ- und Nebenzellen sind aus *derselben* Initiale entstanden (SITTE ET AL., 1998)

- Spaltöffnungsapparat
  - besteht aus Spalt, Schließzellenpaar und Nebenzellen
- Spalt (HERDER VL., 1983ff.)
  - *Porus*
  - Lücke zwischen den Schließzellen
  - unterbricht sonst lückenlose Schicht der Epidermiszellen
  - verbindet Außenluft mit wasserdampfgesättigter Luft des Interzellularsystems
  - Fläche des gesamten Porenareals
    - \* ca. 0.5–1.5% der einfachen Blattfläche (bei Porenöffnung)
- “Atemhöhle” (HERDER VL., 1983ff.)
  - *substomatärer Hohlraum*
  - Interzellularraum direkt unter dem Spalt
  - i. d. R. besonders groß
  - hat mit der Atmung (→ Dissimilation) wenig zu tun
    - \* dient dem Gasaustausch für die Photosynthese
    - \* Begriff “Atemhöhle” älter als Wissen um die Funktion
- Spaltöffnungsbewegung (HERDER VL., 1983ff.)
  - Gestaltänderung der Schließzellen bei Turgorveränderung
    - \* Spalt bei erhöhtem Turgor geöffnet
    - \* bei erniedrigtem Turgor geschlossen
  - Regulation insbes. der Transpiration
    - \* entsprechend den Außen- und Innenbedingungen
- Verteilung
  - Absonderung von Hemmstoffen
    - Verhinderung zu vieler Spaltöffnungen
      - \* *Sperrfeld-Theorie*
        - vgl. Kap. 2.4, S. 23

## Morphologie

### (a) **Mnium–Typ** (HERDER VL., 1983ff.)

- *Mnium* — Gatt. Sternmoose
- einfachste Form
- bohnenförmige Schließzellen
- Bauchwände dünn
  - \* dem Spalt zugekehrte Zellwände
- Außen-, Innen- und Rückwände verdickt oder auch dünn
- erhöhter Turgor entfernt Innen- und Außenwand voneinander
  - Bauchwand wird senkrecht zur Epidermisoberfläche gestreckt
    - \* verliert ihre Wölbung
  - Spalt öffnet sich
- v. a. bei Moosen und Farnen verbreitet

### (b) **Gramineen–Typ**<sup>15</sup> (HERDER VL., 1983ff.), *Poaceen–Typ* (SITTE ET AL., 1998)

- bei Süß- und Sauergräsern
- hantelförmige Schließzellen
  - \* erweiterte Enden dünnwandig
  - \* mittlere Verbindungsstücke mit stark verdickten Innen- und Außenwänden
- erhöhter Turgor dehnt dünnwandige Enden
  - starre Mittelstücke weichen auseinander
- maximal erreichbare Spaltweiten gering (SITTE ET AL., 1998)

### (c) **Helleborus–Typ**<sup>16</sup>

- meist verbreiteter Typ
  - \* bei vielen *Mono-* und *Dicotyledoneae*
- bohnenförmige Schließzellen
  - \* Bauchwand durch 2 kräftige Verdickungsleisten verstärkt
  - \* Rückenwand dünn und elastisch
- Turgorerhöhung: Zurückweichen der Rückenwand in Richtung der Nebenzellen
  - zieht weniger dehnungsfähige Bauchwand nach
    - \* Bewegungen der Nebenzellen drücken Schließzellen nach oben oder unten aus der Epidermis heraus

### (d) **Coniferen–Typ** (SITTE ET AL., 1998)

- *Nadelholz–Typ* (HERDER VL., 1983ff.)
- besonders kompliziert
- Spaltöffnungen tief in die Nadeln eingesenkt
- an den Turgorbewegungen Nebenzellen aktiv beteiligt
  - \* ebenfalls sehr ungleichmäßig verdickte, partiell verholzte Wände

<sup>15</sup>*Gramineae, Poaceae* — Süßgräser

<sup>16</sup>*Helleborus niger*: Christrose; Fam. Ranunculaceae, Ord. Ranunculales, U.Kl. Magnoliidae



**Funktion**

– vgl. Kap. 6.4.2, S. 152

**1. photoaktive Öffnungsbewegung**

- lichtinduzierter Anstieg des osmotischen Wertes (Chloroplasten)
- führt zu Volumenvergrößerung

**2. hydropassive Schließbewegung**

- überlagert photoaktive Öffnungsbewegung
- Regulation durch  $\text{CO}_2$ - und  $\text{O}_2$ -Gehalt
  - \*  $\text{O}_2$  diffundiert wesentlich besser durch die Cuticula als  $\text{CO}_2$
- bei Sukkulenten vollkommen andere Schließzellenfunktion
  - \* liegt am diurnalen Säurerhythmus und der damit verbundenen  $\text{CO}_2$ -Speicherung

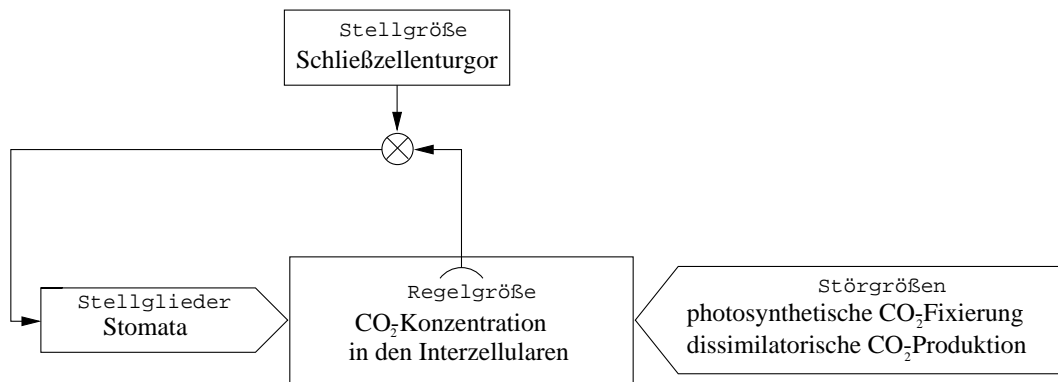


Abbildung 6.1:  $\text{CO}_2$ -Regelkreis der Stomata, nach (CZIHAK ET AL., 1996)

**Aufgabe**

1. Transpiration
  - *Wasserdampfabgabe*
2. Gaswechsel
  - $\text{O}_2$ -Abgabe,  $\text{CO}_2$ -Aufnahme

**6.2.5 Koniferenblatt (JACOB ET AL., 1994)**

- entspricht äquifacialem Blatt
- Querschnitt
  - Form eines Kreisabschnittes
  - Sekante Oberseite des Blattes
- xeromorphe Struktur

- Epidermis
  - \* dickwandige Zellen
  - \* kräftige Cuticula
- Spaltöffnungen
  - \* in Höhlungen eingesenkt
  - \* Höhlungen oft von Wachskörnchen erfüllt
- Hypodermis
  - unter der Epidermis
  - ein- bis zweischichtig
  - Aufgaben
    - \* mechanische Festigkeit
    - \* Schutz vor Wasserverlust
- Assimilationsparenchym
  - *Armpalisadenparenchym*
  - einwärts in die Zellen vorspringende Zellwandleisten
- Harzkanäle
  - in Assimilationsparenchym eingelagert
  - Sklerenchymscheide
    - \* Stützzellen
    - \* zur Festigkeit
  - Sekretzellen
    - \* Drüsenzellen
    - \* bedecken Innenfläche der Harzkanäle
- Transfusionsgewebe
  - zentrales, chloroplastenfreies Parenchym
  - von Endodermis umgeben
- Leitbündel
  - Anzahl: zwei
  - kollateral
  - im Zentrum des Querschnittes
  - eingebettet in Transfusionsgewebe

**Mini-Glossar**

**Blüte** Kurzsproß mit begrenztem Wachstum, dessen Phyllome der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und entsprechend umgebildet sind. (BRÜCKNER, 1999)

**Evaporation** physikalische Verdunstung einer freien Wasseroberfläche

**Guttation** Ausscheidung flüssigen Wassers

**Kladodien** metamorphisierte Kurztriebe

**Nastien** Krümmungsbewegungen, bei denen nicht die auslösenden Reize, sondern die anatomischen Voraussetzungen die Bewegungsrichtung bestimmen (JACOB ET AL., 1994)

**Phyllokladien** metamorphisierte Langtriebe

**Phyllodien** der Photosynthese dienende Blattstielblätter

**Transpiration** Verdunstung des Blattes; physiologisch reguliert

## 6.3 Metamorphosen

### 1. Speicherung

- Blattsukkulenz
  - *Sedum*<sup>17</sup>, *Sempervivum*, Agave
- Zwiebel
  - (a) Schuppenzwiebel
    - *Lilium*<sup>18</sup>
  - (b) Schalenzwiebel
    - *Tulipa*, *Allium cepa*
- Brutzwiebel
  - *Dentaria bulbifera*<sup>19</sup> (Zwiebel-Zahnwurz)

### 2. Befestigung

- Blattranken
  - (a) aus ganzem Blatt
    - *Lathyrus aphaca*<sup>20</sup>
  - (b) aus Blattfiedern
    - *Fabaceae*<sup>21</sup>
    - \* z. B. *Pisum* (Erbse), *Vicia* (Wicke)
  - (c) Blattstielranken
    - *Tropaeolum*<sup>22</sup>

### 3. Abwehr

- Blattdornen
  - *Cactaceae*<sup>23</sup>, *Berberis*<sup>24</sup>

<sup>17</sup>*Sedum*: Mauerpfeffer; *Sempervivum*: Hauswurz; Fam. Crassulaceae, Ord. Saxifragales, U.Kl. Rosidae

<sup>18</sup>*Lilium*: Lilie; *Tulipa*: Tulpe; *Allium cepa*: Küchenzwiebel; Fam. Liliaceae, Ord. Liliales, U.Kl. Liliidae

<sup>19</sup>*Dentaria bulbifera*: Zwiebel-Zahnwurz; Fam. Brassicaceae, Ord. Capparales, U.Kl. Dilleniidae

<sup>20</sup>*Lathyrus aphaca*: Ranken-Platterbse; Fam. Fabaceae, Ord. Fabales, U.Kl. Rosidae

<sup>21</sup>*Fabaceae*: Ord. Fabales, U.Kl. Rosidae

<sup>22</sup>*Tropaeolum*: Kapuzinerkresse; Fam. Tropaeolaceae, Ord. Geraniales, U.Kl. Rosidae; Fam. und Ord. im System nicht genannt

<sup>23</sup>*Cactaceae*: Ord. Caryophyllales, U.Kl. Caryophyllidae

<sup>24</sup>*Berberis*: Berberitze; Fam. Berberidaceae, Ord. Ranunculales, U.Kl. Magnoliidae

- Nebenblattdornen
  - *Robinia*<sup>25</sup>

#### 4. Photosynthese

- Blattstielblätter
  - *Phyllodien*
  - Folgeblätter bei *Acacia*-Arten

#### 5. Stoffaufnahme

- Blattzisternen
  - epiphytische *Bromeliaceae*<sup>26</sup>
- Humus sammelnde Nischenblätter
  - *Platycerium* (Gewehrfarn)
- zerteilte Unterwasserblätter
  - *Salvinia* (Schwimmfarn), *Ceratophyllum demersum* (Hornblatt)
- Blattorgane zum Tierfang
  - *Drosera*<sup>27</sup>, *Dionaea*, *Nepenthes*<sup>28</sup>, *Utricularia*<sup>29</sup>

- Phyllokladien
  - metamorphisierte Langtriebe
- Kladodien
  - metamorphisierte Kurztriebe
- Nastien
  - Bewegungsrichtung durch Gelenk bestimmt
  - Taxie
  - *Mimosaceae*<sup>30</sup>
    - \* Voraussetzung: osmotische Vorgänge
    - \* basieren auf elektrochemischen Phänomenen

### 6.3.1 Blüten

**Blüte** Kurzsproß mit begrenztem Wachstum, dessen Phyllome der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und entsprechend umgebildet sind. (BRÜCKNER, 1999)

- Theorien der Blüten-Evolution

<sup>25</sup>*Robinia*: Robinie; Fam. Fabaceae, Ord. Fabales, U.Kl. Rosidae

<sup>26</sup>*Bromeliaceae*: Ord. Bromeliales, U.Kl. Commelinidae

<sup>27</sup>*Drosera*: Sonnentau; *Dionaea*: Venusfliegenfalle; Fam. Droseraceae, Ord. Saxifragales, U.Kl. Rosidae

<sup>28</sup>*Nepenthes*: Kannenpflanze; zur Fam. Nepenthaceae, Ord. Sarraceniales, Kl. Magnoliidae gehörend

<sup>29</sup>*Utricularia*: Wasserschlauch; Fam. Lentibulariaceae, Ord. Scrophulariales, U.Kl. Asteridae

<sup>30</sup>*Mimosaceae*: Ord. Fabales, U.Kl. Rosidae

- Pseudanthien–Theorien
    - \* Begründer: WETTSTEIN
  - Euanthien–Theorie
    - \* HALLIER
  - Anthocormus–Theorie (BRÜCKNER, 1999)
    - \* MEEUSE
- eine detaillierte Darstellung folgt in Band III (Systematik und Evolution)

## 6.4 Funktionen des Blattes

- Wasserhaushalt der Pflanzen
  1. Aufnahme
    - bei vielen Pflanzen über die ganze Oberfläche möglich
    - bei Landpflanzen in der Regel über die Wurzel
    - Quellung
      - \* bei niederen Pflanzen ohne Wurzelsystem
      - \* bei Samen
  2. Abgabe
    - Evaporation
      - \* physikalische Verdunstung einer freien Wasseroberfläche
    - Transpiration
      - \* Verdunstung des Blattes
      - \* physiologisch reguliert
    - Guttation
      - \* Ausscheidung von Wassertropfen durch das Blatt
      - \* vgl. Kap. 3.6, S. 58
  3. Leitung
    - Transpirationsstrom im Xylem
    - ausgelöst durch den Transpirationssog in den Blättern
    - Antrieb durch den Wasserpotentialgradienten zwischen Boden und Atmosphäre
      - Sonnenenergie treibende Kraft
    - vgl. Kap. 5.5.1, S. 121
  4. Bilanz
    - Differenz zwischen Wasseraufnahme und Wasserabgabe

### 6.4.1 Transpiration

- cuticuläre Transpiration
  - wenig regulierbar
  - weniger als 10% (Koniferen 0,5%, Kakteen 0,05%)

- stomatäre Transpiration
  - Poreneffekt
    - \* Porenfläche 1–2%
    - \* 50–70% der Evaporation (s. o.)

- Transpirationskoeffizient ( $K_T$ )

$$K_T = \frac{V(\text{H}_2\text{O}) [\text{ml}]}{m(\text{Trockenmasse}) [\text{g}]}$$

- $K_T$  ( $\text{C}_3$ -Pfl.) = 450–950 ml · g<sup>-1</sup>
- $K_T$  ( $\text{C}_4$ -Pfl.) = 250–350 ml · g<sup>-1</sup>

- water use efficiency (WUE)

$$\text{WUE} = \frac{m(\text{CO}_2) [\text{g}]}{m(\text{H}_2\text{O}) [\text{g}]}$$

## 6.4.2 Regulation der Spaltöffnungsbewegung

- Helleborus-Typ
  - Schließzellen öffnen bei Turgoranstieg einen interzellulären Spalt
    - \* schizogen entstanden
  - Rückenwände krümmen sich stärker “bohnenförmig” in die Nebenzellen
    - \* dicke Bauchwände (der Spalte zugekehrt) gering dehnbar
    - \* dünne Rückenwände gut dehnbar
- Gramineen-Typ
  - starre, dickwandige Mittelteile der Schließzellen
    - \* rücken durch Verdickung der dünnwandigen Enden auseinander
  - dünnwandige Enden
    - \* verdicken sich bei Turgoranstieg keulenartig
- Mniun-Typ
  - einfacher als Gramineen-Typ, aber gleiches Prinzip der Turgorbewegung
  - bei Moosen und Farnen
- Coniferen-Typ
  - komplizierter als Gramineen-Typ, aber gleiches Prinzip der Turgorbewegung
- Morphologie vgl. Kap. 6.2.4, S. 146

### 6.4.3 Photosynthese

- entscheidender Punkt der Photosynthese
  - reversible Anlagerung von Wasserstoff an  $\text{CO}_2$
- photochemische Leistungen der Photosysteme
  - Reduktion eines Acceptors und Oxidation eines Donators
- wird ausführlich in Band II (Physiologie) behandelt

## Zusammenfassung und Wiederholung

### Morphologie

- Das Laubblatt läßt sich in ein Unterblatt mit Blattgrund und Nebenblättern (Stipulae) sowie ein Oberblatt mit Blattspreite (Lamina) und Blattstiel (Petiolus) untergliedern.
- Die Nervatur, die Gesamtheit der Gefäßbündel in einem Blatt, ist ein Unterscheidungsmerkmal von Mono- und Dicotyledonen. Monocotyledonen haben i. d. R. parallel- oder bogennervige Blätter, während Dicotyledonen-Blätter meist netznervig sind.
- Blätter lassen sich ihrer Form nach in bifaciale Blätter mit dorsiventralem Aufbau, äquifaciale Blätter mit nahezu symmetrischem Aufbau und unifaciale Blätter, die nur von der Blattunterseite begrenzt werden, unterteilen.
- Entsprechend ihrem Auftreten bei der Entwicklung unterscheidet man sechs Blattpyten: Keimblätter (Kotyledonen), Niederblätter, Primärblätter, Folgeblätter, Hochblätter (Brakteen) und Blattorgane der Blüte.

### Funktionelle Anatomie

- Die Blattepidermis weist viele artspezifische Besonderheiten auf. Sie wird von einer Cuticula bedeckt und enthält die Spaltöffnungen (Stomata).
- Das Gewebe zwischen oberer und unterer Epidermis des Blattes wird als Mesophyll bezeichnet. Man unterscheidet zur Oberseite gerichtetes Palisadenparenchym mit stabförmigen

dichten Zellen von zur Unterseite gerichtetem Schwammparenchym mit vielen Interzellularen.

- Die Blattleitbündel liegen i. d. R. zwischen Palisaden- und Schwammparenchym.
- Die Stomata oder Spaltöffnungen bestehen aus Paaren meist bohnenförmiger Schließzellen und der dazwischenliegenden Lücke. Sie entstehen aus Meristemoiden und dienen dem Gasaustausch der Blätter.
- Nach ihrer Morphologie unterscheidet man vier Typen von Spaltöffnungsapparaten: den Mniun-Typ als einfachste Form v. a. bei Farnen und Moosen, den Gramineen-Typ (Poaceen-Typ) bei Gräsern, den Helleborus-Typ als meistverbreiteten Typ und den besonders komplizierten Coniferen-Typ bei Nadelhölzern.

### Metamorphosen

- Nach ihrer Funktion kann man die Metamorphosen in fünf Typen gliedern: Speicherung, Befestigung, Abwehr, Photosynthese und Stoffaufnahme.
- Eine besondere Form der Metamorphose sind die verschiedenen Typen der Blütenblätter.

### Funktionen des Blattes

- Die Hauptfunktionen des Blattes liegen im Bereich der Transpiration und damit Regulation des Wasserhaushaltes sowie in der Photosynthese.

**URL** Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter <http://www.till-biskup.de/botanik-anatomie/kapitel6.html>

## Fragen

1. Beschreiben Sie die Stufen der Entwicklung eines Laubblattes.
2. In welche Teile läßt sich ein Laubblatt untergliedern? Welche Unterschiede gibt es bezüglich der Nervatur?
3. Nennen Sie die drei Blattformen und skizzieren Sie deren allgemeinen Aufbau.
4. Welche Blattpyten lassen sich dem Entwicklungsablauf folgend unterscheiden? Nennen Sie sie und beschreiben Sie ihre typischen Merkmale.
5. Welche Arten der Blattstellung unterscheidet sich die Phyllotaxis? Wodurch sind sie charakterisiert?
6. In welche Typen kann man die Blätter bezüglich der Lage der Stomata einteilen? Nennen Sie jeweils den Typ und die Lage der Stomata.
7. Beschreiben Sie den Aufbau eines bifacialen



- Laubblattes. Welche Gewebe lassen sich unterscheiden und wodurch sind sie gekennzeichnet?
8. Nennen und charakterisieren Sie die vier verschiedenen Typen von Spaltöffnungen und nennen Sie deren Vorkommen im Pflanzenreich.
  9. Skizzieren Sie die Funktion der Spaltöffnungen. Wie erfolgt deren Regulation bei den unterschiedlichen Typen?



# Anhang



# Anhang A

## Cytologie

*Die Zelle ist so etwas wie die Grundeinheit jegliches biologischen Systems. Eine Kenntnis der wichtigsten Strukturen und Funktionen ist daher von Vorteil, will man die höheren Strukturen verstehen lernen.*

*Diese Darstellung beschränkt sich neben einem allgemeinen Vergleich der pro- und eukaryotischen Zelle auf die wichtigsten Besonderheiten pflanzlicher Zellen.*

### Übersicht

1. Vergleich Procyte — Eucyte
2. Kontaktstrukturen pflanzlicher Zellen: Plasmodesmen
3. Plastiden
  - 3.1 Strukturtypen und Entwicklung der Plastiden
  - 3.2 Feinbau des Chloroplasten
  - 3.3 Plastiden als semiautonome Systeme
  - 3.4 Bewegungen von Chloroplasten
4. Pflanzliche Zellwand
  - 4.1 Bau
  - 4.2 Genese

## A.1 Vergleich Procyte — Eucyte

Tabelle A.1: Vergleich Procyte — Eucyte

| <b>Procyte</b><br>(bei allen Prokaryoten)                                                                     | <b>Eucyte</b><br>(bei allen Eukaryoten)                                                                                                    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| kein Zellkern, DNA im Nucleoid                                                                                | Zellkern mit Kernhülle                                                                                                                     |
| DNA–Doppelhelix nicht dauerhaft mit Proteinen verknüpft                                                       | DNA–Doppelhelix verbunden mit Histonen (basischen Proteinen)                                                                               |
| ein zirkuläres DNA–Molekül                                                                                    | mehrere lineare DNA–Moleküle                                                                                                               |
| DNA mit wenigen nicht–codierenden Sequenzen                                                                   | DNA enthält umfangreiche nichtcodierende Sequenzen                                                                                         |
| Introns in Strukturgenen nur bei Archaeobakterien                                                             | Introns in Genen regelmäßig vorhanden                                                                                                      |
| DNA–Synthese während der gesamten Lebensdauer der Zelle (kein Zellcyclus)                                     | DNA–Synthese nur während einer bestimmten Phase des Zellcyclus                                                                             |
| kein Nucleolus                                                                                                | Nucleolus (1 bis mehrere) im Kern                                                                                                          |
| Zelle mit wenig differenzierter innerer Struktur, wenige Organellen                                           | Zelle mit differenzierter innerer Struktur, viele verschiedene Organellen                                                                  |
| RNA– und Proteinsynthese im gleichen Kompartiment                                                             | RNA– und Proteinsynthese in getrennten Kompartimenten                                                                                      |
| 70 S–Ribosomen, sensitiv gegen Chloramphenicol und Streptomycin                                               | 80 S–Ribosomen im Cytoplasma, sensitiv gegen Cycloheximid; 70 S–Ribosomen in Mitochondrien und Plastiden                                   |
| Plasmabewegung und Cytoskelett fehlen                                                                         | Plasmabewegung und Cytoskelett vorhanden                                                                                                   |
| Geißeln, falls vorhanden, als Flagellen ausgebildet, diese sind extracellulär                                 | Geißeln, falls vorhanden, gebaut nach “9+2–Prinzip”; sie sind intracellulär                                                                |
| Photosynthetische Pigmente (falls vorhanden) in abgeschnürten Einfaltungen der Zellmembran (Thylakoide)       | Photosynthetische Pigmente (falls vorhanden) in Plastiden, die Thylakoide bilden                                                           |
| System der genetischen Rekombination mit einseitiger Übertragung genetischen Materials vom Donor zum Acceptor | Sexualsystem mit Kernverschmelzung der Gameten und Meiose                                                                                  |
| Grundgerüst der Zellwand aus Murein (nicht bei Archaeobakterien)                                              | Grundgerüst der Zellwand bei Pflanzen zu meist aus Cellulose; bei vielen Pilzen aus Chitin                                                 |
| verschiedene Arten mit Stickstoff–Fixierung anaerob lebende Arten bekannt                                     | keine Stickstoff–Fixierung                                                                                                                 |
| Organismen vorwiegend einzellig, Mehrzeller nur bei Cyanobakterien und Myxobakterien                          | Anaerobiose nur als vorübergehende Lebensweise bei wenigen Arten (z. B. Hefen)<br>Organismen häufig mehrzellig und mit Zelldifferenzierung |

## A.2 Kontaktstrukturen pflanzlicher Zellen: Plasmodesmen

- den *gap–junctions* tierischer Zellen analog

### Bau

- feine Kanäle
  - verbinden lebende Protoplasten benachbarter Zellen

- durch Zellwand und Mittellamelle hindurch
- Plasmalemma beider Zellen verbindet sich in der Wandauskleidung der Kanäle
- Desmotubulus
  - feine Verbindung der ER–Cisternen beider Zellen
  - schlauchförmig
  - unklar, ob er eine offene Röhre (→ Transportweg) darstellt, oder ob nur der Cytoplasmaschlauch des Anulus den Durchtritt ermöglicht (JACOB ET AL., 1994)
- Halsregion
  - außen
  - wesentlich enger als *Anulus*
- Anulus
  - Mittelteil des Plasmodesmos
- sowohl verzweigte als auch unverzweigte Plasmodesmen
- werden bei absterbenden Zellen durch Kallose verstopft

### **Funktion**

- Stofftransport
- maximale Substanzgröße: 1000 Dalton
- Passage wesentlich größerer Viruspartikel
  - fördernder Einfluß eines speziellen “Bewegungs–Proteins”
    - \* durch Viren codiert

### **Entstehung**

- primäre Plasmodesmen
  - entstehen als feine Plasmabrücken
    - \* werden bei der Zellteilung bei der Bildung der Zellplatte zwischen den jungen Tochterzellen ausgespart
  - offener Kontakt beider Protoplasten
  - bleibt auch durch Primärwände hindurch erhalten
- sekundäre Plasmodesmen
  - sich neu bildende Kanäle
  - korrespondierend von zwei benachbarten Protoplasten aus angelegt
  - verbinden auch Zellen verschiedener Pflanzenarten an der Verwachsungsstelle von Pfropfpartnern
- Halbplasmodesmen
  - vom lebenden zu toten Protoplasten
  - reichen vom lebenden Protoplasten bis zur Mittellamelle

## A.3 Plastiden

**Plasten** (gr. πλαστός geformt) Zellorganellen, die nur aus sich selbst durch Teilung hervorgehen (Bsp.: Mitochondrien, Plastiden) (HERDER VL., 1983ff.)

**Plastiden** semiautonome Zellorganelle, die integraler Bestandteil jeder Pflanzenzelle sind (HERDER VL., 1983ff.)

### A.3.1 Strukturtypen und Entwicklung der Plastiden (CZIHAK ET AL., 1996)

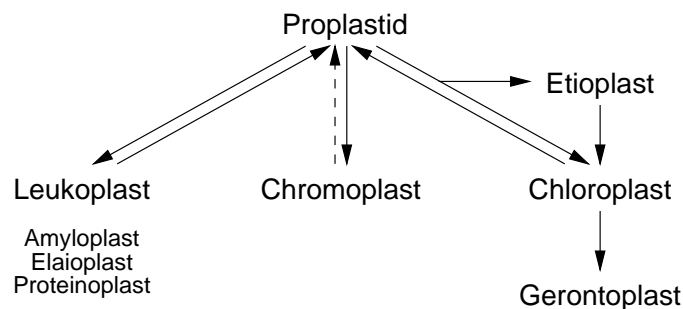


Abbildung A.1: Entwicklung der Plastiden

#### 1. Proplastiden

- formveränderlich
- einfacher gebaut als Chloroplasten
- nicht-pigmentierte Vorstufen
- für Meristemzellen charakteristisch
- v. a. bei höheren Pflanzen
- wachsen heran zu:
  - (a) pigmentlosen Leukoplasten
  - (b) Chloroplasten
    - v. a. in jungen Sproß- und Blattzellen

#### 2. Leukoplasten

- gewöhnlich in Wurzel- und Epidermiszellen
- Sonderformen
  - Amyloplasten
    - \* Stärke-speichernd
  - Elaioplasten
    - \* ölspeichernd
  - Proteinoplasten
    - \* enthalten Proteinkristalle

#### 3. Chloroplasten



- Entwicklung aus Proplastiden erfordert Licht
  - bei den Angiospermen, insbesondere den Monokotylen
- bei Lichtmangel Bildung von Hemmformen
  - Etioplasten

#### 4. Etioplasten

- Hemmformen
- bei Lichtmangel gebildet
- Prolamellarkörper
  - bestehen aus verzweigten Mikrotubuli (MT)
    - \* mit kristallgitterartiger Regelmäßigkeit angeordnet
  - enthalten Vorstufen von Chlorophyll a
    - \* Prochlorophyllid a, Prochlorophyll a
- Umwandlung in Chloroplasten
  - minimale Lichtenergien
    - \* Oxidation zum Chlorophyll(id) a
    - \* Prolamellarkörper wandelt sich in erste Thylakoide um
      - häufig perforiert
  - energiereiches Blaulicht
    - \* weitere Thylakoidbildung und Chlorophyllsynthese

#### 5. Chromoplasten

- enthalten kein Chlorophyll
- durch Carotine und Xanthophylle gelb, orange oder rot gefärbt
- Beispiele
  - Löwenzahnblüte
  - Möhrenwurzel
  - Tomatenfrucht
- Feinstruktur variiert stark
  - Membranen treten gewöhnlich zurück
  - häufig Pigmente in Plastoglobuli oder Tubuli konzentriert
  - gelegentlich Bildung von Carotinkristallen (Kulturmöhre) oder carotinhaltigen Membransystemen (gelbe Narzisse)
- Aufgabe
  - Tieranlockung für Pollen-, Samen- und Fruchtausbreitung
- Entstehung
  - im Gegensatz zu Gerontoplasten i. allg. blaßgrünen Jungchloroplasten
    - \* enthalten erst wenige Thylakoide
  - oder aus Proplastiden bzw. Leukoplasten
  - meist nicht aus voll ausgebildeten Chloroplasten

#### 6. Gerontoplasten

- seneszent, funktionslos
- Entstehung
  - durch Umwandlung aus Blattchloroplasten
  - im Herbstlaub
  - durch katabole Prozesse beherrscht
    - \* v. a. Abbau von Proteinen, Stärke und Chlorophyll
    - \* mehr oder weniger großer Teil der Chloroplastencarotinoide bleibt zurück
- Proplastiden, Leuko- und Chloroplasten beliebig ineinander umwandelbar
  - unter geeigneten Bedingungen
  - gilt mit Einschränkungen auch von Chromoplasten
- Xanthophyllester
  - *Farbwachse, Sekundärcarotinoide*
  - charakteristisch für Chromo- und Gerontoplasten
  - fehlen in funktionstüchtigen Chloroplasten
  - Entstehung
    - \* durch Veresterung von Xanthophyllen<sup>1</sup> mit Fettsäuren

### A.3.2 Feinbau des Chloroplasten (CZIHAK ET AL., 1996)

- komplexe Thylakoidstruktur
  - mit Grana- und Stromapartien
- einzelne Thylakoide kommunizieren untereinander
  - besonders stark in Grana
- zwei Typen
  1. “*granulärer*” Chloroplast
  2. “*homogener*” Chloroplast
- granuläre Chloroplasten
  - bei allen “Höheren Pflanzen”
    - \* incl. meiste Moose und Farne
    - \* gewöhnlich bei Grünalgen
  - Gliederung in Grana- und Stromabereiche
- homogene Chloroplasten
  - besonders im Bereich der Algen
    - \* Ausnahme: Grünalgen (s. o.)
  - werden in voller Länge durchzogen von

---

<sup>1</sup>Carotinoide mit OH-Gruppen

1. Einzelthylakoiden
    - \* Rotalgen
  2. Thylakoidpaaren
    - \* Cryptophyten
  3. Thylakoidtripletts
    - \* alle übrigen Formen einschließlich *Euglena*
- auch physiologisch von den granulären Chloroplasten verschieden
    - \* Thylakoide enthalten kein Chlorophyll b
      - Ausnahme: *Euglena*
    - \* Produkte der Photosynthese
      - der Stärke chemisch verwandt, aber nicht identisch
      - werden außerhalb der Plastiden im Grundplasma abgelagert
  - Thylakoide
    - Träger der Photosynthesepigmente<sup>2</sup>
      - \* v. a. Chlorophyll a und (soweit vorhanden) b
    - Träger der Lichtreaktion der Photosynthese
  - Matrix
    - enthält zahlreiche Enzyme der CO<sub>2</sub>–Fixierung
      - \* v. a. *Ribulosebisphosphatcarboxylase* (Rubisco)
        - katalysiert erste Schritte des Einbaues von CO<sub>2</sub> in organische Substanz
    - andere Matrixkomponenten auch bei den übrigen Plastidenformen
      - \* Komponenten des genetischen Systems
      - \* Plastoglobuli
      - \* Stärke und Stärke–synthetisierende Enzyme
      - \* häufig Speicherproteine
        - bilden gelegentlich Kristalle
        - *Phytoferritin*: speichert Eisen in seinen hohlkugeligen Molekülen
  - Photosynthese
    - vgl. (BISKUP, 1999b)
      - \* insbes. “molekularer Aufbau photosynthetisch aktiver Membranen”
      - \* und “photosynthetisch aktive Proteine”

### A.3.3 Plastiden als semiautonome Systeme (CZIHAK ET AL., 1996)

- *Plastiden können nur aus ihresgleichen hervorgehen (sind sui generis)*
  - Verlust in der Evolution endgültig
    - \* Bsp.: apoplastidische *Euglenen* , Pilze
  - zu rascher Teilung befähigt:

<sup>2</sup>Photosynthesepigmente vgl. (BISKUP, 1999b)

- \* Proplastiden
- \* funktionstüchtige Chloroplasten
- \* Chromatophoren<sup>3</sup>
- Plastom
  - Genom der Plastiden (SITTE ET AL., 1998)
  - stellt eigenes Erbgefüge innerhalb der Zelle dar
- ringförmige Doppelstrang–DNA
  - ptDNA
  - in sämtlichen Plastidenformen enthalten
  - vielfältige Unterscheidung con linearer Kern–DNA
  - Konturlänge
    - \* ca. 50  $\mu\text{m}$
  - Anzahl der Kopien
    - \* Chloroplasten: 50–100
    - \* in manchen Algen wesentlich mehr
  - DNA–Menge pro Plastide deutlich höher als in Mitochondrien
  - auf mehrere aufgelockerte Bezirke in der Matrix verteilt
    - \* erinnern an Nucleoide von Protocyten
  - Anteil der ptDNA an der gesamten Zell–DNA
    - \* schwankt zwischen 1% (*Euglena*) und 25% (Tabak, Mesophyllzellen)
  - Informationsgehalt der ptDNA
    - \* nicht ausreichend, um Synthese *aller* plastidenspezifischen Proteine zu steuern
  - vom Cytoplasma gelieferte Proteine (Bsp.)
    - \* plastidenspezifische DNA– und RNA–Polymerasen
    - \* kleinere Untereinheit der Rubisco
  - vom Plastid synthetisierte Proteine (Bsp.)
    - \* große Untereinheit der Rubisco

#### A.3.4 Bewegungen von Chloroplasten (CZIHAK ET AL., 1996)

- alle zellulären Komponenten zu reizgesteuerten Bewegungen befähigt
- lichtabhängige Lageveränderung der Chloroplasten
  - besonders gut bekanntes Beispiel
  - bei vielen Pflanzen aktiv beweglich
    - \* nach Maßgabe der Beleuchtungsstärke

---

<sup>3</sup>“Farbstoffträger”, Oberbegriff für alle pigmentierten Plastiden (SITTE ET AL., 1998), große Plastiden mancher Algen, verbleiben stets auf Chloroplastenstufe (CZIHAK ET AL., 1996)

- komplexer Apparat aus kontraktilen Zugfasern
  - Aktomyosinfilamente
  - vermitteln Transport der Plastiden
- Bewegungssteuerung
  - i. allg. durch im blauen Bereich absorbierende Photorezeptoren
    - Phytochromsystem
    - \* hochgeordnete Struktur
    - \* in der Zellperipherie
- Wirkungsdichroismus
  - lichtabhängige physiologische Reaktion von der Lage der Schwingungsebene des linear polarisierten Lichtes abhängig

## A.4 Pflanzliche Zellwand (BISKUP, 1999a)

### A.4.1 Bau

#### Mittellamelle

- *Kittschicht*
  - geht aus der Zellplatte hervor
  - plastisch dehnbar
- paßt sich dem Zellwachstum an

#### Primärwand

- plastisch dehnbar
  - paßt sich dem Zellwachstum an
- echtes Wachstum
- *Apposition*
  - ältere Wandlamellen werden gedehnt
    - \* werden lockerer und dünner
  - Protoplast lagert neue Wandlamellen von innen her ab
  - Anteil an Gerüstsubstanz (Cellulose, bei vielen Pilzen Chitin) steigt von 5% auf über 30% des Trockengewichtes
  - schließlich Blockierung jeder weiteren Expansion des Protoplasten
  - *Saccoderm*
  - nicht mehr plastisch dehnbar
  - nur noch elastisch verformbar
    - stabiles Endstadium der Primärwand
- drastische Änderung von Feinbau und Zusammensetzung mit der Apposition der sekundären Wandschichten auf das Saccoderm

### cellulosereiche Sekundärwände

- v. a. bei Zellen der Festigungsgewebe und Wasserleitbahnen
- auch bei Haarzellen (Baumwolle)
- Übergangslamelle ( $S_1$ ) erste Schicht
- Hauptschicht ( $S_2$ )
  - massiv, oft über 30 Lamellen stark
  - besonders cellulosereich
- Tertiärschicht ( $S_3$ )
  - chemisch besonders resistent
  - abweichende Textur
  - eventuell Wurzelschicht apponiert
- Mittellamelle und Saccoderm bleiben erhalten
- Zellen nicht mehr wachstumsfähig
  - Sekundärwandbildung stets Einschränkung des Zellumens
    - \* kann zum Tod des Protoplasten führen
    - \* wesentliche Funktion dieser Zellen im Bauplan des Gesamtorganismus ohnehin durch leblose Zellwand erfüllt
- cellulosereiche Sekundärwände wesentlich fester als Primärwände
  - Gerüstsubstanz überwiegt
  - Füllmaterial rigider
  - gallertige Pectine durch resistente Hemicellulosen ersetzt
    - \* binden Gerüstfibrillen relativ fest aneinander
  - *Verholzung*
    - \* Grundsubstanz weitgehend durch *Lignin* verdrängt
      - entsteht als echtes Polymerisat aus aromatischen Monomeren in der Zellwand selbst
    - *Inkrustation*
      - Inkrustation** Einlagerung von Stoffen in ein Cellulosegerüst
      - \* zuletzt Cellulosegerüst fest in starr-amorphes Lignin einpolymerisiert
  - ähnliche Festigkeitseigenschaften wie bei Fiberglas

**cellulosefreie Seitenwände**

- *Akkrustation* statt Inkrustation
  - Anlagerung cellulosefreier Schichten an das Saccoderm
- typisch an mit der Luft in Kontakt stehenden Oberflächen der Pflanzen
  - Cuticula
    - \* zartes Häutchen
    - \* überzieht Außenseite der Epidermiszellen
  - Suberinschichten
    - \* funktionell analoge Sekundärwände in Korkzellen
  - Cutin und Suberin chemisch nahe verwandt
    - \* entstehen durch Polykondensation aus Fettsäuren
    - lipophil
- Steigerung der Wasserundurchlässigkeit durch lamellenweise Einlagerung extrem hydrophober Wachsmoleküle
  - Suberin- und Cutinschichten sollen v. a. unkontrollierten Wasseraustritt aus der Pflanze unterbinden

**andersartige akkrustierte Sekundärwände**

- Zellwände der Sporen von Gefäßkryptogamen
- Zellwände der Pollen von Samenpflanzen
- bestehen aus zwei Schichten
  - *Endospor, Intine*
    - \* innere Schicht
    - \* Struktur einer cellulose- und pectinhaltigen Primärwand
      - entsteht bei der Pollenreifung aber als letzte Wandschicht
  - *Exospor, Exine*
    - \* akkrustiert
    - \* enthält keine Cellulose
    - \* besteht aus Polymerisat lipidartiger Substanzen (*Sporopollenin*)
    - \* *Sporopollenin*
      - unter nicht-oxidativen Bedingungen äußerst haltbar
      - Exine verschiedener Pflanzenarten weisen unterschiedliche Skulpturen auf
      - in Seetonen, Hochmoortorfen, Braunkohlelagern u. ä. zahlreiche Exinenfunde
    - *Pollenanalyse*

### A.4.2 Genese

- Zellwand erfüllt wichtige Funktionen bei Zellwachstum und Zellteilung
- bis heute kein eindeutiges Modell der pflanzlichen Zellwand
  - Grund: Bestandteile strukturell schwer zugänglich
- Ebene der Zellteilung durch Cytoskelettelemente festgelegt
  - *Zellplatte*
- Genese
  - Interphase
    - \* corticale MT + AF
  - Praeprophase
    - \* Praeprophaseband (MT)
    - \* keine AF an der Kontaktstelle des Praeprophasebandes mit der Zellwand
    - \* verschwindet in der Prophase
    - \* Ort der Zellplatte
  - Spindelapparat der Praemetaphase/Metaphase
    - \* aus MT und AF
  - Telophase
    - \* Zellplatte
    - \* Phragmoplast (MT + AF)



# Anhang B

## Schwerpunkte zum Botanik–Vordiplom

### 1. **Übersicht über die großen Gruppen des Pflanzenreiches**

- 1.0 Taxonomische Kategorien und botanische Nomenklatur, internationale Regeln
- 1.1 Einordnung der **Viren**; Bau, Funktion und Bedeutung für den Menschen
- 1.2 **Prokaryota**  
Archaeobacteria, Bacteria, Cyanobacteria, Prochlorobacteria
- 1.3 **Eukaryota**  
Unterschiede und Übereinstimmungen zwischen pro- und eukaryotischen Zellen bzw. Organismen
  - 1.3.1 Pilze incl. Schleimpilze
  - 1.3.2 Lichenes
  - 1.3.3 Algen

Phylogenetische Verhältnisse im Bereich der Niederen Pflanzen, Abstammung der Landpflanzen, phylogenetische Entwicklungslinien der Kormophyten

- 1.3.4 Bryophyta: Anthocerotopsida, Marchantiopsida und Bryopsida
- 1.3.5 Pteridophyta: Psilophytopsida, Lycopodiopsida, Equisetopsida, Pteridopsida
- 1.3.6 Spermatophyta
  - 1.3.6.1 Coniferophytina
  - 1.3.6.2 Cycadophytina

Entstehung der Angiospermen, Zeit, Bedingungen, Vorfahren, Hauptprogressionen, Generationswechsel

- 1.3.6.3 Magnoliophytina (Angiospermae): Magnoliopsida (Dicotyledoneae) und Liliopsida (Monocotyledoneae)  
Wesentliche Unterschiede zwischen den di- und monocotylen Sippen; Unterklassen und wichtige Familien  
Hauptfaktoren der Evolution (Mutation, Rekombination, Selektion, reproduktive Isolation, adaptive Radiation, Neotenie, Heterobathmie, Prinzip der Oligomerisation, Dollos Regel)

### 2. **Histologie: Struktur und Funktion pflanzlicher Gewebe**

- 2.1 **Bildungsgewebe**
- 2.2 **Dauergewebe**  
Grund-, Abschluß-, Absorptions-, Leit-, Festigungs-, Absonderungs- und Ausscheidungsgewebe

### 3. Funktionelle Anatomie und Morphologie

Allgemeine Gesetzmäßigkeiten der Thallus- und Kormusentwicklung

#### 3.1 Wurzel

3.1.1 Morphologie: Zonen der Wurzel, Haupt- Seiten, Bei- und Adventivwurzeln, Typen der Radikation

3.1.2 Anatomie: Bau und Funktion von Rhizodermis, Exodermis, Rinde, Endodermis, Zentralzylinder

3.1.3 Wurzelmetamorphosen

3.1.4 Funktionen: Wasser- und Ionenaufnahme, Gravitropismus

#### 3.2 Sproßachse

3.2.1 Morphologie: Entstehung der Sproßachse, Gliederung Nodi — Internodien  
Verzweigungssysteme

3.2.2 Anatomie: Bau und Funktion von Epidermis, Rinde, Stärkescheide  
Zentralzylinder, primäres und sekundäres Dickenwachstum, Holz, Bast und Borke

3.2.3 Sproßmetamorphosen

3.2.4 Funktionen: Wasser- und Assimilattransport

#### 3.3 Blatt

3.3.1 Morphologie: Entstehung des Blattes, Blattstellung, Blattfolge, Blattformen,  
Nervaturtypen

3.3.2 Anatomie: Bau und Funktion von Epidermis, Mesophyll

3.3.3 Blattmetamorphosen

3.3.4 Funktionen: Transpiration, Photosynthese

### 4. Evolutionäre Morphologie

Evolution der Grundorgane und ihrer Metamorphosen — insbesondere Blütenbau,  
Fruchtformen, Leitungssysteme

### 5. Ökologische Typen der Angiospermen

5.1 Anpassungen an die Wasserversorgung

5.2 Anpassungen an Licht und Temperatur, Lebensdauer und Lebensform

5.3 Anpassung an Ernährungsbedingungen

5.4 Symbiosen

5.5 Wichtige Kulturpflanzen, Stellung im System, wirtschaftliche Bedeutung,  
morphologische Besonderheiten

### 6. Fortpflanzung und Vermehrung

6.1 Vegetative Vermehrung: Zerfall, einzellige Keime, mehrzellige Keime

6.2 Generative Vermehrung: Stufen der Sexualität (Apomixis, Amphimixis,  
Planogamie, Aplanogamie)

6.3 Generationswechsel

phylogenetische Entwicklung von Generations- und Kernphasenwechsel bei  
Moospflanzen, isosporen und heterosporen Farnen, Gymnospermen und  
Angiospermen

6.4 Reproduktionsprozeß der Angiospermen

6.4.1 Blütenbau: Perianth, Androeceum, Gynoeceum

6.4.2 Bestäubung, Koevolution mit Tieren

6.4.3 Ablauf der doppelten Befruchtung

6.4.4 Embryoentwicklung, Samen- und Fruchtbildung

6.4.5 Reservestoffspeicherung

# Literaturverzeichnis

- BISKUP, T. (1999a): *Die Zelle*. Zusammenfassung aus Büchern und Vorlesungen, unveröffentlicht
- (1999b): *Prof. P. Hoffmann: Vorlesung Allgemeine Botanik, HU Berlin WS 1998/99*. Vorlesungs-Mitschrift
- BRONSTEIN, I. N.; G. SEMENDJAEV, K. A.; MUSIOL und H. MÜHLIG (1995): *Taschenbuch der Mathematik* (Harri Deutsch, Thun, Frankfurt am Main), 2. Aufl.
- BRÜCKNER, C. (1999): *Funktionelle Morphologie der Blüten, Früchte und Samen, UE SS 1999*
- CAMPBELL, N. A. (1997): *Biologie* (Spektrum Akad. Verl., Heidelberg), erste deutsche Aufl. Dt. Übers. hrsg. v. J. Markl
- CZIHAK, G.; H. LANGER und H. ZIEGLER, Hg. (1996): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, Berlin Heidelberg), sechste Aufl.
- DÜLL, R. und H. KUTZELNIGG (1988): *Botanisch-ökologisches Exkursionstaschenbuch* (Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden)
- HERDER VL., Hg. (1983ff.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., Freiburg und Heidelberg)
- HILDEBRANDT, H., Hg. (1998): *Pschyrembel Klinisches Wörterbuch* (Walter de Gruyter, Berlin), 258. Aufl.
- HOFFMANN, P. (1998): *Vorlesung Allgemeine Botanik, WS 1998/99*
- JACOB, F.; E. J. JÄGER und E. OHMANN (1994): *Botanik* (Gustav Fischer, Jena), vierte Aufl. UTB Bd. 1431
- RANK, B. (1999): *Funktionelle Anatomie der Pflanzen, UE SS 1999*
- RIEDEL, E. (1994): *Allgemeine und Anorganische Chemie* (de Gruyter, Berlin), 6. Aufl.
- ROTHMALER, W. (1994): *Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband* (Gustav Fischer, Jena), 15. Aufl.
- SITTE, P.; H. ZIEGLER; F. EHRENDORFER und A. BRESINSKY, Hg. (1998): *Strasburger. Lehrbuch der Botanik* (Fischer, Stuttgart Jena), 34. Aufl.
- ZOGLAUER, K. (2001): *VL Entwicklungsbiologie der Pflanzen, SS 2001*



# Abbildungsverzeichnis

|     |                                                                                                                                         |     |
|-----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.1 | Unterschiedliche Mechanismen der Beeinflussung von Organgröße und –Gestalt bei Meristemen und Dauergeweben . . . . .                    | 29  |
| 3.2 | Leitbündeltypen . . . . .                                                                                                               | 52  |
| 4.1 | Schematische Differenzierung der Wurzel einer dikotylen Pflanze, aus (HOFFMANN, 1998)                                                   | 96  |
| 4.2 | Schematische Differenzierung der Sproßachse einer dikotylen Pflanze, aus (HOFFMANN, 1998) . . . . .                                     | 97  |
| 5.1 | Typen des sekundären Dickenwachstums bei Dicotyledonen . . . . .                                                                        | 113 |
| 5.2 | Übersicht über die von den Kambien einer Sproßachse gebildeten Gewebe und deren histologische Einheiten, aus (HOFFMANN, 1998) . . . . . | 125 |
| 6.1 | CO <sub>2</sub> -Regelkreis der Stomata, nach (CZIHAK ET AL., 1996) . . . . .                                                           | 147 |
| A.1 | Entwicklung der Plastiden . . . . .                                                                                                     | 162 |



# Glossar

**Aërenchym** Durchlüftungsgewebe; dem Gasaustausch untergetauchter Organe dienendes Gewebe insbesondere von Sumpf- und Wasserpflanzen

**Abschlußgewebe** Gewebe, die die Pflanze oder ihre Teile begrenzen (HERDER VL., 1983ff.)

**Adhäsion** Haften von Molekülen an einer festen Grenzfläche (Benetzungsfähigkeit), z. B. Adhäsion des Wassers an den Wänden der kapillaren Gefäße des Xylems durch elektrostatische Kräfte (van der Waalssche Nebenvalenzkräfte). (HERDER VL., 1983ff.)

**adossiert** (frz. *adosser* mit dem Rücken anlehnen) Stellung des Monokotyledonen-Vorblattes in der Mediane des Seitensprosses an der der Stammachse zugekehrten Seite, so daß sich seine Rückseite (Blattunterseite) der Stammachse anlehnt. (HERDER VL., 1983ff.)

**äquifacial** etwa spiegelbildlicher Aufbau der oberen und unteren Hälfte

**akropetal** (gr. *ἀκρον* Spitze; *πέταλον* Blatt) in Richtung der fortwachsenden Spitze

**akroplastes Wachstum** Spitzenwachstum

**Akrotonie** bevorzugtes Austreiben von Knospen der Spitzenregion

**Allorrhizie** (gr. *ἄλλος* ein anderer), *Verschiedenwurzeligkeit*, liegt vor, wenn das Wurzelsystem einer Pflanze von der schon am Embryo und den daran endogen hervorwachsenden Seitenwurzeln gebildet wird. (HERDER VL., 1983ff.)

**amphistomatisch** Spaltöffnungen an der Blattober- und -unterseite

**Amyloplasten** Sonderform der Leukoplasten; dienen der Stärkespeicherung

**Analoge** konvergente Strukturen; morphologisch gleiche Strukturen unterschiedlicher Herkunft

**Anastomose** (gr. *ἀναστόμωσις* Einmündung, Öffnung), Verbindung zweier Leitgefäße (Begriff normal in der Zoologie/Humanmedizin für Blutgefäße gebraucht)

**Anatomie** (gr. *ἀνατέμνειν* zerschneiden) Lehre vom Bau der Organismen. Allgemein als Teilgebiet der Morphologie angesehen; die Abgrenzung ist fließend und bei Botanik und Zoologie nicht einheitlich. (HERDER VL., 1983ff.)

**Angiospermae** Bedecktsamer, Blütenpflanzen; zusammen mit den Gymnospermae (Nacktsamern) zu den Spermatophyta (Samenpflanzen) zusammengefaßt

**Anionenatmung** durch aktiven Transport der Anionen in der Wurzel hervorgerufene zusätzliche Atmung der Pflanzen

- Anisophyllie** dorsiventrale Ausprägung der Sprosse: verschieden große Blätter auf Ober- und Unterseite
- Anthocyane** zu den Flavonoiden gehörende, bläuliche Pflanzenfarbstoffe
- antiklin** senkrechte Lage der Zellteilungsebene einer Pflanzenzelle zur Oberfläche des betreffenden Gewebes oder Organs (HERDER VL., 1983ff.)
- apikal** an der Spitze gelegen
- Apikaldominanz** (lat. *apex* Spitze, *dominare* beherrschen) Unterdrückung des Auswachsens von Achselknospen durch die Apikal- oder Gipfelknospe über Wechselwirkungen von Phytohormonen (HERDER VL., 1983ff.)
- Apoplast** Gesamtheit des freien Diffusionsraums einer Pflanze besteht aus dem freien Diffusionsraum der Zellwände und dem Lumen der Xylemelemente
- Apoptose** programmierter Zelltod durch eigene Lysosomenenzyme
- apparent** (lat. *apparere* zum Vorschein kommen) tatsächlich, real
- Assimilate** aus der Assimilation hervorgehende organische Substanzen
- Assimilation** Überführung körperfremder Ausgangsstoffe in körpereigene Substanzen im Rahmen der meist endergonen Prozesse des Stoff- und Energiewechsels (HERDER VL., 1983ff.)
- Atemhöhle** substomatärer Hohlraum; Interzellularraum direkt unter dem Spalt der Spaltöffnung
- Atrichoblasten** nicht zur Wurzelhaarbildung befähigte Rhizodermiszellen
- Autophagose** (gr. *αυτός* selbst, *φαγεῖν* essen, fressen) lysosomaler Abbau nicht mehr funktionstüchtiger Zellbestandteile
- basiplastes Wachstum** Wachstum der Basus
- Basitonie** bevorzugtes Austreiben von Knospen der unteren Abschnitte der Haupt- oder Nebenachse
- bifacial** dorsiventral; Oberseite von Unterseite verschieden
- Blattprimordien** Blattanlagen
- Blüte** Kurzsproß mit begrenztem Wachstum, dessen Phyllome der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und entsprechend umgebildet sind. (BRÜCKNER, 1999)
- Bodenhorizont** horizontal oder parallel zur Bodenoberfläche verlaufende, einheitliche Lage, die aus Prozessen der Bodenentwicklung hervorgegangen ist (HERDER VL., 1983ff.)
- Brakteen** Hochblätter
- Bündelscheide** Fortsetzung der Endodermis
- Carnivore** fleischfressende Pflanzen; z. B. Insektivore
- Carrier** Transportprotein, das Stoffe durch die Membran transportiert



- Casparyscher Streifen** wasserundurchlässiger Streifen der Wurzelendodermis; verhindert unregulierten Stofftransport
- Chemotropismus** durch Nährstoffgradienten beeinflusste Krümmung
- Chlorenchym** Assimilationsparenchym; chloroplastenreiches Gewebe, das der Photosynthese dient
- Cortex** Wurzelrinde
- Cuticula** von der Epidermis nach außen abgeschiedene Wachsüberzüge (HERDER VL., 1983ff.)
- Cystolithe** "Zellsteine"; kristalline Ablagerungen in der Zelle
- Dauergewebe** fertig ausdifferenzierte, speziellen Funktionen dienende Gewebe, die ihre Zellteilungsfähigkeit vorübergehend oder endgültig eingestellt haben. (HERDER VL., 1983ff.)
- Determination** Festlegung des Entwicklungsschicksals einer Zelle
- Dichasium** stets gleichzeitiges Austreiben zweier gegenüberstehender Seitenknospen
- Dichotomie** (gr. *δίχαια* getrennt, *τομή* Schnitt, Abschnitt) Teilung, bei der zwei gleiche Teile aus einem Teil hervorgehen (HILDEBRANDT, 1998)
- Differenzierung** Ausbildung struktureller und funktioneller Unterschiede bei der Entwicklung (JACOB ET AL., 1994)
- Dilatation** (lat. *dilatatio* Erweiterung) Umfangserweiterungswachstum der Gewebe, bei dem das meristematische Gewebe immer weiter nach außen verlagert wird und tangential mitwachsen muß (HERDER VL., 1983ff.)
- Dissimilation** Katabolismus; stufenweiser, meist oxidativer Abbau organischer Verbindungen durch das Enzymsystem einer Zelle (HERDER VL., 1983ff.)
- ekkrin** Ausscheidung, bei der die Substanzen durch das Plasmalemma hindurchtreten
- elektrochemischer Gradient** zusammengesetzter Gradient aus Konzentrations- und elektrischem Gradienten (JACOB ET AL., 1994)
- Embryophyten** Echte Landpflanzen, Oberbegriff für Moose (Bryophyta) und Gefäßpflanzen (Tracheophyta); namengebendes Kennzeichen: Entwicklung der Eizelle zum Embryo
- Emergenzen** vielzellige Auswüchse (im Gegensatz zu den Trichomen)
- endergon** "verbraucht" Stoffwechselenergie
- Endodermis** "inneres Abschlußgewebe"; innerste Rindenschicht (JACOB ET AL., 1994)
- endogen** im inneren; Gegenteil: exogen
- englumig** von geringem Durchmesser
- epigäische Keimung** Kotyledonen (Keimblätter) werden über die Erdoberfläche angehoben (vgl. hypogäische K.)

**Epikotyl** Abschnitt von den Keimblättern bis zum nächsten Blattansatz, folgt auf das Hypokotyl

**epinastisches Wachstum** (gr. *επί* auf, darüber), Wachstum der Blattoberseite beim Austreiben der Knospen (HOFFMANN, 1998)

**Epiphyten** Aerophyten, nicht im Boden wurzelnde Pflanzen; besiedeln andere Pflanzen, ohne diesen Nährstoffe zu entziehen; z. B. rindenbewohnende Algen, Moose, Flechten; in tropischen Regenwäldern häufig Orchideen und Ananasgewächse. (HERDER VL., 1983ff.)

**epistomatisch** Spaltöffnungen an der Blattoberseite

**Epithem** Gewebe mit tracheidalem Anschluß (JACOB ET AL., 1994)

**Evaporation** physikalische Verdunstung einer freien Wasseroberfläche

**Exkretion** Ausscheidung bei der Dissimilation

**Exocytose** Ausscheidung über Vesikel, die mit dem Plasmalemma verschmelzen und ihren Inhalt nach außen ergießen

**Exodermis** die Rhizodermis ersetzendes Abschlußgewebe mit leicht suberinisierten lebenden Zellen

**fasciculäres Kambium** Restmeristem; Meristem der Leitbündel

**Folgeblätter** über den Primärblättern befindliche Laubblätter

**Gerontoplasten** seneszente, funktionslose Plastiden, die besonders im Herbst aus den Blattchloroplasten hervorgehen

**geschlossen kollateral** (lat. *collateralis* benachbart, seitlich) Leitbündel ohne Kambium zwischen Xylem und Phloem

**geschlossen kollaterale Leitbündel** Leitbündel ohne Kambium

**Gewebe** Zellverbund von aus gemeinsamen Ursprungszellen hervorgegangenen Zellen, die durch Tüpfelverbindungen untereinander in Kontakt stehen

**granulokrin** Ausscheidung durch Exocytose

**Gravitropismus** durch Schwerkraft beeinflusste Krümmung

**Guttation** Abgabe flüssigen Wassers

**Hadrom** Xylem; Gesamtheit der an der Wasserleitung (Ferntransport) beteiligten Strukturen

**Halbparasiten** Hemiparasiten; selbst photosynthetisch aktiv ( $\rightarrow$  C-autotroph), zapfen das Xylem des Wirtes an

**Halophyten** Pflanzen salziger Standorte; Kennzeichen: Strukturen zur Salzausscheidung, Sukkulenz

**haplocheil** (gr. *απλός* einfach, *χείλος* Lippe, Rand) Schließ- und Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates sind aus verschiedenen Initialen entstanden (SITTE ET AL., 1998)

**Heterophyllie** Auftreten verschieden gestalteter Laubblätter an einer Pflanze

- Hochblätter** Brakteen; in der Blütenregion über den Laubblättern befindliche Blätter
- Hoftüpfel** Verbindung der Tracheen und Tracheiden untereinander
- Holognese** Gesamtheit der Entwicklung eines Systems; Phylo- und Ontogenese
- holokrin** Ausscheidung, bei der die Stoffe durch sich auflösende Zellen freigesetzt werden
- Holz** Gesamtheit der vom Kambium nach innen abgeschiedenen Zellen
- Homologe** Strukturen, die sich auf eines der drei Grundorgane (Wurzel, Sproß, Blatt) zurückführen lassen; können morphologisch stark unterschiedlich sein
- Homorrhizie** (gr. *ομός* gleich; *ρίζα* Wurzel), *Gleichwurzeligkeit*, liegt vor, wenn das Wurzelsystem einer adulten Pflanze nur aus sproßbürtigen, also morphologisch gleichwertigen Seitenwurzeln besteht. (HERDER VL., 1983ff.)
- Hydathoden** Strukturen zur Abgabe flüssigen Wassers (Guttation)
- Hydrotropismus** durch Feuchtigkeitsgefälle beeinflusste Krümmung
- Hygrophyten** Pflanzen feuchter Standorte; Merkmal: transpirationsfördernde Anpassungen
- Hypodermis** ein- bis zweilagige Zellschicht unterhalb der Epidermis bei Koniferenblättern
- hypogäische Keimung** Kotyledonen (Keimblätter) im Erdreich (vgl. epigäische K.)
- Hypokotyl** erster Achsenabschnitt; zwischen Ansatz der Keimblätter und Keimwurzel (JACOB ET AL., 1994)
- hyponastisches Wachstum** (gr. *υπό* unter, unterhalb, *ναστος* festgedrückt), Wachstum der Blattunterseite; Blatt umschließt und schützt den Sproßscheitel; führt zu Knospenbildung (HOFFMANN, 1998)
- hypostomatisch** Spaltöffnungen an der Blattunterseite
- Idioblasten** nach Gestalt und Leistung abweichende Zellen in sonst einheitlichen Geweben (SITTE ET AL., 1998)
- impermeabel** undurchlässig
- inäquale Teilung** Entstehung zweier unterschiedlicher Zellen, die unterschiedliche Entwicklungsschicksale erfahren (im Gegensatz zur äqualen Zellteilung mit zwei gleichen Zellen)
- 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
- Initialzellen** Stammzellen; sich inäqual teilende Zellen, die im embryonalen Zustand verbleiben
- Insektivore** Insektivore: Carnivore Pflanzen, die (hauptsächlich) ihren N-Haushalt durch den Fang von Insekten decken. Bsp. (in ME) *Drosera spec.* (Sonnentau)

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

**interkalar** lat. *intercalare* ein-, zwischenschalten

**Intermicellare** Räume zwischen Micellen (Elementarfibrillen) der Zellwand

**Interzellularen** Hohlräume zwischen den Zellen

**isodiametrisch** ohne bevorzugte Längsrichtung

**Kallose** (lat. *callosus* schwielig, verhärtet) wasserunlösliches, celluloseähnliches Polysaccharid

**Kallusgewebe** (lat. *callus* Schwielen) Wund- und Vernarbungsgewebe; entsteht als Gewebewulst durch starke Vermehrung aller an der Wundfläche grenzenden, lebende Zellen, bes. aber der Kambiumzellen. Schützt sich durch Korkkambium Kann neue Spöß- und Wurzelanlagen bilden. (HERDER VL., 1983ff.)

**Kalyptra** Wurzelhaube; die Wurzelspitze schützendes Gewebe; dient der Perzeption des Schwerkraftreizes

**Kalypbogen** Meristem, das die Wurzelhaube bildet; nur bei Monocotyledoneae (Einkeimblättrigen)

**Kambium** Restmeristem (im Fall des fasciculären K.) oder Folgemeristem (Bsp.: Wundk., Korkk., interfasciculäres K.)

**Kapsel Frucht** aus mehreren Karpellen (Fruchtblättern) hervorgehende Streufrucht; Einzelfrucht (JACOB ET AL., 1994)

**Kern-Plasma-Relation** Mengenverhältnis von Zellkern zu umgebendem Cytoplasma; Maß für die Genexpression und Syntheserate einer Zelle (je größer, desto höher)

**Kladodien** metamorphisierte Kurztriebe

**Kohäsion** Aneinanderhaften der Dipole des Wassers (HERDER VL., 1983ff.)

**kollateral** lat. *collateralis* benachbart, seitlich

**Kommissuren** Querverbindungen der Blattnervatur; auch zwischen parallel verlaufenden Nerven bandförmiger Blätter

**Koniferen** Nadelgehölze

**konzentrisch** in Kreisen um ein (gedachtes) Zentrum herum angeordnet

**konzentrische Leitbündel** Phloem konzentrisch um Xylem (Innenxylem) bzw. Xylem konzentrisch um Phloem (Außenxylem) angeordnet

**Kormophyten** Sproßpflanzen, höhere Pflanzen; Oberbegriff für Farnpflanzen (Pteridophyta) und Samenpflanzen (Spermatophyta); Kennzeichen Gliederung in Wurzel, Sproßachse und Blätter (HERDER VL., 1983ff.)

**Lakunen** extrem große Interzellularen der Aërenchyme

**Lamina** Blattspreite

- Lebensformen** im Sinne RAUNKIAERS (1905,1918) sind “Überdauerungsformen”, d. h. die Pflanzen werden nicht nur nach ihrer Wuchsform, z. B. Kraut, Strauch, sondern auch nach dem Merkmal “Knospelage und –schutz” in der ungünstigen Jahreszeit zugeordnet. (DÜLL und KUTZELNIGG, 1988)
- Lentizellen** Korkporen; Unterbrechungen des Korkgewebes, die dem Gasaustausch dienen
- Leptom** Phloem; Gesamtheit der am Assimilationstransport (Ferntransport) beteiligten Strukturen
- Leukoplasten** Form der Plastiden, die der Stoff–Speicherung dient; Vorkommen gewöhnlich in Speicherorganen
- Lignin** Holzstoff; hochpolymere Phenolderivat aus der Gruppe der Phenylpropane; wird in die Zellwände eingelagert (JACOB ET AL., 1994)
- Lumen** Hohlraum der Zelle
- lysis** gr. λύσις Auflösung, Beendigung
- Meristemoide** teilungsfähig gebliebene Einzelzellen
- Mesophyll** auf Photosynthese spezialisiertes Blattgewebe
- Mesotonie** bevorzugtes Austreiben von Knospen im mittleren Abschnitt der Haupt– oder Nebenachse
- Metamorphosen** “Gestaltwandlungen”; Abwandlungen der Grundorgane mit meist erkennbaren Anpassungen an die neue Funktion
- Mictoplasma** protoplasmatische Mischphase; wasserreicher, nicht in Cytoplasma und Vakuoleninhalt getrennter Inhalt des Protoplasten von Siebröhrengliedern
- Monochasium** stets eine Nebenachse setzt die Hauptachse fort
- monopleurisch** (gr. μόνος allein, einzig; πλευρά Seite) einseitig; hier: Kambiumring scheidet bevorzugt nach innen Zellen ab.
- monopodial** racemös; austrieb der Terminalknospe (Endknospe) dominierend (Apikaldominanz)
- Morphologie** (gr. μωρφή Gestalt, Form; λόγος Wort, Lehre) Lehre von der Körper– bzw. Organform und Körperstruktur (HILDEBRANDT, 1998)
- Mykorrhiza** (gr. μύκης Pilz; ρίζα Wurzel) “Pilzwurzel” Symbiose zwischen Pilzen und den Wurzeln Höherer Pflanzen (HERDER VL., 1983ff.)
- Nastien** Krümmungsbewegungen, bei denen nicht die auslösenden Reize, sondern die anatomischen Voraussetzungen die Bewegungsrichtung bestimmen (JACOB ET AL., 1994)
- Nektarien** Strukturen zur Ausscheidung zuckerhaltiger Sekrete
- Nervatur** Gesamtheit der Gefäßbündel im Blatt
- Niederblätter** Blätter ohne Spreite und Stiel; dienen u. a. dem Knospenschutz (JACOB ET AL., 1994)

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

**Ontogenese** Individualentwicklung; Prozeß der Entstehung und Veränderung von der Keimzelle bis zum Tod eines Organismus (JACOB ET AL., 1994)

**orthogravitrop** Wachstum parallel zur Schwerkraftwirkung

**Orthostichen** (gr. *ορθός* aufrecht, *στίχος* Reihe), *Geradzellen*, senkrechte Linien übereinanderstehender Blätter

**Osmoregulation** Regulation der Ionenkonzentration in der Zelle

**P-Protein** Phloem-Protein; Strukturprotein, das bei Verletzung der Siebröhre deren Verschuß bewirkt

**Parastichen** (gr. *παρά* neben, über, bei), *Nebenzeilen*, *Schrägzeilen*, gekrümmte Linien bei schraubiger Blattstellung an gestauchten Sproßachsen (→ Kontakte jüngerer Blätter zu benachbarten Blättern älterer Umläufe der Grundspirale)

**Parenchym** Grundgewebe; am wenigsten spezialisiertes Gewebe des pflanzlichen Organismus

**parenchymatisch** gleichgestaltet

**Pektine** Polysaccharid(derivate); wesentliche Bestandteile der Mittellamellen und Primärwände (JACOB ET AL., 1994)

**Perception** Aufnahme (eines Reizes)

**perennierend** lat. *perennis* dauernd, beständig

**Periderm** Korkgewebe; liegt unterhalb der Epidermis; entsteht beim sekundären Dickenwachstum

**periklin** (gr. *περικλινης* ringsum anliegend) parallele Lage der Zellteilungsebene einer Pflanzenzelle zur Oberfläche des betreffenden Gewebes oder Organs (HERDER VL., 1983ff.)

**Perizykel** Perikambium; äußerste Schicht des Zentralzylinders; Restmeristem; Bildungsort der Seitenwurzeln; am sekundären Dickenwachstum der Wurzel beteiligt

**Permeabilität** Durchlässigkeit (einer Membran)

**Petiolus** Blattstiel

**Phyllodien** der Photosynthese dienende Blattstielblätter

**Phyllokladien** (gr. *φύλλον* Blatt) vgl. Platykladien

**Phyllotaxis** Blattstellungslehre

**Phylogenie** Stammesgeschichte; im Rahmen der Evolutionstheorie postulierte Abstammung des betrachteten Organismus

**plagiogravitrop** Wachstum schräg zur Schwerkraftrichtung

**plagiotrop** Krümmung schräg zur Reizrichtung

**Platykladien** (gr. πλατύς platt, breit, flach, eben, κλαδίον kleiner Zweig), *Flachsproß*, abgeflachte bis blattförmige Sproßachse bei einer Reihe von Xerophyten (HERDER VL., 1983ff.)

**Plectenchyme** "Flechtgewebe", keine echten Gewebe; entstehen durch nachträgliche Zusammenlagerung von Zellen

**Pleiochasium** Fortsetzung der Hauptachse durch mehr als zwei Seitenachsen

**Plumula** terminale Knospe am Sproßpol (SITTE ET AL., 1998); Apikalmeristem

**Polyenergidie** Vielkernigkeit; Besitz vieler Zellkerne

**Polyploidisierung** Vervielfachung der Anzahl der Zellkerne durch wiederholte Kernteilungen ohne darauf folgende Zellteilungen; Ergebnis: Syncytium (vielkernige Zelle)

**Primärblätter** erste Laubblätter; unterscheiden sich in ihrer Gestalt deutlich von den Folgeblättern

**prosenchymatisch** langgestreckt, zugespitzt

**Protoplast** eigentlicher, lebender Zellkörper, der von der Zellwand eingeschlossen wird

**Protuberanz** (lat. *tuber* Vorsprung, Geschwulst) Vorsprung

**Pseudoparenchyme** Scheingewebe, keine echten Gewebe; entstehen durch nachträgliche Zusammenlagerung von Zellfäden und Verquellung der Zellwände der Zellfäden

**racemös** monopodial

**Radicula** Keimwurzel

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

**Rekretion** Ausscheidung bei der Stoffaufnahme; ein Teil der aufgenommenen Stoffe wird unverändert wieder abgegeben.

**rhexigen** gr. ρήξις Zerreißung

**Rhizome** Erdsprosse; in der Erde wachsende, verdickte Speichersprosse (JACOB ET AL., 1994)

**Rhizophyten** Pteridophyten (Farnpflanzen) und Spermatophyten (Samenpflanzen) zusammenfassender Oberbegriff

**Rhizostiche** Längsreihe der Anordnung der Seitenwurzeln

**Scheitelzelle** einzelne Initiale anstelle eines Meristems; nimmt dauerhaft die Position der Hauptteilungszelle ein (JACOB ET AL., 1994)

**schizogen** gr. σχίζειν spalten, trennen; γενής aus etwas entstanden

**Sekretion** Ausscheidung bei der Assimilation; Überschuß an Stoffwechselprodukten wird abgegeben.

**Spatha** Hüll- oder Schaublatt der Araceae (Aronstabgewächse)

**Sproß** Sproßachse *und* Blätter

**Sproß–Wurzel–Relation** Verhältnis vom Sproß zur Wurzel

**sproßbürtig** aus dem Sproß heraus entstehend

**Statenchym** von Statocysten gebildete Gewebe

**Statocysten** Statolithen enthaltende Zellen

**Statolithen** spezifisch schwere Partikel, meist Amyloplasten, die der Perzeption der Gravitation dienen

**Statolithen–Hypothese** Hypothese zur Erklärung der Graviperception, nach der Stärkekörner (Statolithenstärke) in der Kalyptra auf spezifische Sensoren wirken.

**Statolithenstärke** in Amyloplasten eingelagerte Stärke, die der Perzeption der Gravitation dient

**Stipulae** Nebenblätter

**Stolonen** Ausläufer

**Stomata** (gr. *στόμα* Öffnung; Sg. Stoma) *Spaltöffnungen*, Paare meist bohnenförmig gestalteter Zellen (Schließzellen) mitsamt der zwischen ihnen freigelassenen Lücke (Spalt oder Porus) in den Epidermen der oberirdischen, von Luft umgebenen grünen Teile der Kormophyten und einer Reihe von Moosen (HERDER VL., 1983ff.)

**subepidermal** unter der Epidermis gelegen

**Suberin** Korkstoff; polymere Lipide; wird bei Verkorkungsprozessen in die Zellwände eingelagert (JACOB ET AL., 1994)

**submers** (lat. *submersus* untergetaucht) überflutet, unter der Wasseroberfläche liegend/lebend

**Suszeption** Reizaufnahme

**Symplast** Gesamtheit der durch Plasmodesmen verbundenen Protoplasten

**symplastischer Wassertransport** Wassertransport durch den Symplasten

**sympodial** zymös; Austrieb einer oder mehrerer Seitenknospen gefördert

**Syncytium** vielkerniger (polyenergider) Plasmakörper; entsteht durch Verschmelzen ursprünglich einkerniger Zellen (HERDER VL., 1983ff.)

**syndetocheil** (gr. *συν* zusammen) Schließ- und Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates sind aus *derselben* Initiale entstanden (SITTE ET AL., 1998)

**terminal** am Ende gelegen

**Tonoplast** Membran der Zentralvakuole, trennt Cytoplasma vom Zellsaft der Vakuole

**Tracheiden** Leitgefäße bei Farnen und Gymnospermen (Nacktsamern); Unterschied zu Tracheen: Zwischenwände nie aufgelöst, nur stark getüpfelt

**Transfusionsgewebe** zentrales, chloroplastenfreies Parenchym des Koniferenblattes



**Transpiration** Abgabe von Wasser durch die Pflanze in Form von Wasserdampf

**transversalgeotrop** Wachstum senkrecht zur Schwerkraftwirkung (parallel zur Erdoberfläche)

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

**Trichome** Haarbildungen; von Einzelzellen (Trichoblasten) gebildete haarartige Strukturen (vgl. Emergenzen)

**Tropismus** Krümmungsbewegung, bei der der Reiz die Krümmungsrichtung beeinflusst

**Tunica** äußere Initialzellschichten des mehrschichtigen Vegetationskegels

**unifacial** Begrenzung nur durch Blattunterseite

**Vakuom** Gesamtheit aller Vakuolen einer Zelle

**Velamen** spezielles Wasser-Absorptionsgewebe der Luftpfeiler von Epiphyten aus toten Zellen (HERDER VL., 1983ff.)

**Vernation** (lat. *vernare* sich verjüngen) Knospentage; Ausgestaltung des einzelnen jungen Blattes in der Knospe

**Vollparasiten** Holoparasiten; leben ausschließlich heterotroph von der Körpersubstanz des Wirtes

**xeromorph** mit Schutzanpassungen gegen Trockenheit versehen (HERDER VL., 1983ff.)

**Xerophyten** Pflanzen trockener Standorte; Merkmal: die Transpiration einschränkende Anpassungen

**Xylem** Gesamtheit der an der Wasserleitung (Ferntransport) beteiligten Strukturen

**Zentralzylinder** zentraler Leitbündelstrang der Wurzel

**Zygote** befruchtete Eizelle

**zymös** sympodial



# Index

- äquifacial, **130**
- Aärenchym, **28**
- abaxiale Seite, 135
- abgeleitete Meristeme, 78
- Abies*, 133
- Abschlußgewebe, 13, 33, **33**
- äußeres, 33
  - Endodermis, 33
  - Epidermis, 33
  - inneres, 33
  - primäre, 33
- Absorptionsgewebe, 13, 34, 40, **40**
- Absorptionshaare, 42
- Acacia*, 150
- Acer*, 117, 139
- Achsenbulbille, 121
- adaxiale Seite, 135
- Adhäsion, **44**, **47**
- adossiert, **100**, 106
- ähre, 108
- äquidistanzregel, 139
- äquifacial, 135
- Aärenchym, 31, 32
- Agave, 149
- Agropyron*, 103
- Ahorn, 117, 139
- akropetal, **83**, 85, **130**, 131
- akroplastes Wachstum, **130**, 132
- Akrotonie, **100**
- aktive Hydathoden, 59
- Allium cepa*, 149
- Allorhizie, **83**, 84, 85, **85**
- Alternanzregel, 139
- amphistomatisch, **142**
- amphistomatische Blätter, 143
- Amyloplasten, **28**, 31, **88**, 91, 110
- Analoge, **71**, 72
- Anastomose, **100**, 105
- Anatomie, **71**
- Angiospermae, **44**
- Angiospermae*, 19, 46, 48, 85
- Anionenatmung, **88**, 89, 91
- Anionenaufnahme, 89
- Anisophyllie, **130**, 137
- anisotom, 105
- Anker-Ionen, 90
- Annuelle, 73
- Anthocormus-Theorie, 151
- Anthocyane, **33**, 35
- antiklin, **130**
- antikline Teilungen, 19
- Antiport, 91
- Apiaceae*, 63
- apikal, **76**
- Apikaldominanz, **100**, 108
- Apikalmeristeme, 17, 18, 101
- Apogynaceae*, 61
- apoplasmatischer Transport, 123
- Apoplast, **11**, 13, **76**, **88**, 89, 124
- apoplastischer Diffusionsweg, 82
- Apoptose, 11, **11**, 46
- apparent, **88**
- apparenter freier Diffusionsraum, 90
- Araceae*, 137
- Araucariaceae*, 133
- Aristolochia*, 24
- Aristolochia*-Typ, 112
- Aristolochia*-Typus, 24
- Armpalisadenparenchym, 148
- Artefakte, 11
- Asclepiadaceae*, 61
- Assimilate, **44**
- Assimilation, **44**, **55**
- Assimilationsparenchym, 30, 148
- Assimilationstransport, 123
- Assimilationswurzeln, 93
- Asteraceae*, 62, 140
- Atemhöhle, **142**, 145
- Atemwurzeln, 93
- Atrichoblasten, **40**, **41**
- Außenxylem, 50
- Ausläufer, 102
- geophile, 103
  - photophile, 102
- Ausläuferknolle, 121
- Ausscheidungsgewebe, 13, 56, **56**
- Ausscheidungssysteme, 56
- Autophagose, **28**
- axilläre Verzweigung, 106

- Bärlappbäume, 43  
 Bärlappgewächse, 43, 105  
 Bündelrohre  
   durchbrochene, 104  
 Bündelscheide, 58, **142**, 143, 144  
 Baldrian, 63  
 Banane, 140  
 basiplastes Wachstum, **130**, 132  
 Basitonie, **100**, 107  
 Bast, 113, 118  
 Bastfasern, 50, 54  
 Bastparenchym, 119  
 Bastparenchymzellen, 50  
 Beiknospen, 106  
*Berberis*, 149  
 Berberitze, 149  
*Beta*, 24, 84  
 Betacyane, 35  
*Betula*, 120, 140  
 bifacial, **130**, 135  
 Binse, 135  
 Birke, 120, 140  
 Blüte, **149**, 150, **150**  
   Anthocormus–Theorie, 151  
   Euanthien–Theorien, 151  
   Evolution, 150  
   Pseudanthien–Theorien, 151  
 Blütenpflanzen, 93  
 Blütenstände, 108  
   ähre, 108  
   Dolde, 108  
   Doppelähre, 108  
   Doppeldolde, 108  
   Doppeltraube, 108  
   Köpfchen, 108  
   Kolben, 108  
   Rispe, 108  
   Schirmrispe, 108  
   Thyrusus, 108  
   Traube, 108  
 Blatt, 129  
   Blattformen, 135  
   Blatttypen, 135  
   Entwicklung, 131  
   Epidermis, 142  
   funktionelle Anatomie, 142  
   Funktionen, 151  
   Leitbündel, 143  
   Mesophyll, 143  
   Metamorphosen, 149  
   Morphologie, 131, 133  
   Nervatur, 134  
 Blattanlagen, 131  
 Blattdornen, 149  
 Blattepidermis, 142  
 Blattfiedern, 149  
 Blattflächen, 22  
 Blattform  
   äquifacial, 135  
   bifacial, 135  
   unifacial, 135  
 Blattformen, 135  
 Blattgewebe, 30  
 Blattgrund, 133  
 Blatthöcker, 19, 131  
 Blattleitbündel, 104, 143  
 Blattprimordien, 19, 103, **130**, 131  
 Blattranken, 149  
 Blattrippen, 144  
 Blattspreite, 133  
 Blattspurstränge, 104  
 Blattstellung  
   dekussiert, 139  
   dispers, 138, 140  
   distich, 138, 139  
   kreuzgegenständig, 139  
   schraubig, 138  
   wirtelig, 138  
   zerstreut, 138  
   zweizeilig, 138  
 Blattstellungslehre, 138  
 Blattstiel, 134  
 Blattstielblätter, 150  
 Blattstielranken, 149  
 Blattsukkulenz, 149  
 Blatttypen, 135  
 Blattzisternen, 150  
 Bodenhorizont, **76**  
 bogennervig, 134  
 Borke, 18, 113, 118, 119  
 Brachsenkräuter, 43  
 Brachysklereide, 54  
 Brakteen, **130**, 137  
 Braunalgen, 105  
 Brettwurzeln, 92  
*Bromeliaceae*, 42, 150  
 Brutzwiebel, 149  
 Buche, 117, 139  
  
 C<sub>4</sub>–Pflanzen, 58, 144  
*Cactaceae*, 149  
 Cambien, 17, 18, 23  
 Carnivore, **55**  
 Carnivoren, 61  
 Carrier, **88**  
 CASPARYsche Punkte, 80

- Casparyscher Streifen, **33, 76**  
 CASPARYscher Streifen, 38, 39, 80, 88  
*Cerasus*, 120  
*Ceratophyllum demersum*, 150  
 Chamaephyten, 72  
 chemotrop, 85  
 Chemotropismus, 76, **83**  
*Chenopodiaceae*, 24, 84  
 Chlorenchym, **28**, 30, 31, 109  
 Chloroplasten, 30  
 Christrose, 146  
 Chromoplasten, 35  
 Chymochrome, 35  
*Cirsium arvense*, 86  
 Cisterne, 42  
*Citrus*, 58, 63  
 CO<sub>2</sub>-Kopplung, 30  
 conduplikative Knospenlage, 132  
 Coniferen-Typ, 146, 152  
 convolutive Knospenlage, 132  
*Cordyline*, 24, 114  
 Corpus, 19  
 Cortex, **88**  
 cross-talking, 11  
*Cucurbita*, 51  
 Cuticula, **33**, 35, 109, 142  
 Cuticularfältelung, 36  
 Cutinlamellen, 36  
 Cutisgewebe, 38  
 cymös, 108  
*Cyperaceae*, 140  
 Cystolithe, **55, 57**  
  
 Dauergewebe, 12, **28**  
 Deckblätter, 137  
 dekussiert, 139  
*Dentaria bulbifera*, 149  
 Dermatogen, 20  
 Determination, **16**, 17  
     endonom programmierte, 23  
 Determinationszone, 103  
 Dichasium, **100**, 107  
 Dichotomie, **100**  
 Dickenwachstum, 24  
 Dicotyledoneae, 112  
*Dicotyledoneae*, 21, 22, 38, 51, 54, 78, 80, 82, 83,  
     85, 86, 104, 106, 109, 110, 112, 115, 132–  
     134, 136, 144, 146  
*Dictyotales*, 21  
 Differenzierung, **76**  
 Differenzierungszone, 79, 103  
 Diffusion, 123  
 Diffusionsraum  
     apparenter freier, 90  
*Dicotyledoneae*, 50  
 Dicotyledonenholz, 116  
 Dilatation, **33**, 39, **111**, 113, 119  
*Dionaea*, 61, 150  
 disperse Blattstellung, 140  
 Disproportionen, 56  
 Dissimilation, **55**, 56  
 distiche Blattstellung, 139  
 Distichie, 140  
 diurnaler Säurerhythmus, 147  
 Dolde, 108  
 Doppelähre, 108  
 Doppeldolde, 108  
 Doppeltraube, 108  
 Drüsenemergenzen, 63  
 Drüsenepithelien, 62  
 Drüsenhaare, 13, 63  
 Drüsenschuppen, 63  
 Drüsenzellen, 56, 61, 64, 88, 148  
 Drüsenzotten, 63  
*Dracaena*, 24, 114  
 Drachenbaum, 114  
*Drosera*, 37, 61, 150  
 Druckstrom-Theorie, 124  
 durchbrochene Bündelrohre, 104  
 Durchlüftungsgewebe, 32  
 Durchlaßzellen, 38, 40, 58, 81, 88  
  
 Eckenkollenchym, 53  
 Eibe, 116  
 Eiche, 117, 120  
 einfache Leitbündel, 50  
 Eiweiß-Zellen, 50  
 ekkrin, **55**, 58  
 ektendotrophe Mykorrhiza, 87  
 Ektodesmen, 11  
 ektotrophe Mykorrhiza, 87  
 elektrochemischer Gradient, **88**  
*Elytrigia*, 103  
 Embryophyten, **11**, 12  
 Emergenzen, **33**, 37, **55**, 63  
 endergon, **88**  
 Endodermis, 33, 58, 80, **142**  
     primäre, 80  
     Primärendodermis, 81  
     Sekundärendodermis, 81  
     Tertiärendodermis, 81  
 Endodermisprung, 88  
 endogen, **76**, 82  
 endonom programmierte Determination, 23  
 endotrophe Mykorrhiza, 87  
 englumig, **44**

- Entwicklungsphysiologie, 71  
 Ephedra-Typ, 112  
 epicuticuläres Wachs, 36  
 epidermale Drüsen, 59  
 Epidermis, 33, 39, 109  
 epigäische Keimung, **130**, 131  
 Epikotyl, **100**, 101  
 epinastisches Wachstum, **100**, **101**, **130**, 131  
 Epiphyten, **40**, 42  
 epistomatisch, **142**  
 epistomatische Blätter, 143  
 Epithem, **55**, 58, 59  
 Epithemhydathoden, 57, 59  
 Equisetopsida, 37, 51  
*Equisetum*, 139  
 Erbse, 149  
 Erdbeere, 103  
*Ericaceae*, 73  
 Ersatzfasern, 47, 116  
 Erstarkungswachstum, 111  
 Esche, 117, 139  
 Euanthien-Theorie, 151  
*Eucalyptus*, 63  
*Euglena*, 165, 166  
*Euglena*, 165  
*Euphorbia cyparissias*, 107  
*Euphorbia pulcherrima*, 138  
*Euphorbiaceae*, 61, 62  
 Evaporation, **33**, 36, **149**, 151  
 Exkrete, 56, 57  
 Exkretion, **55**, 56  
 Exkretzellen, 56  
 Exocytose, **55**, 58, 61  
 Exodermis, 34, 38, 39, **76**  
 exogen, 19, 131  
 extensives Wurzelsystem, 85  
  
 Füllgewebe, 30  
*Fabaceae*, 149  
*Fagus*, 117, 139  
 Farne, 43, 105  
 Farnpflanzen, 46, 77  
 fasciculäres Kambium, **16**, 21, **44**, 51, 112  
 Fasertracheiden, 47  
 Ferntransport, 121, 123, 124  
 Festigungsgewebe, 13, 52, **52**  
 FIBONACCI, 138  
 Fichte, 116, 120  
*Ficus*, 142  
*Ficus elastica*, 62  
 Fiederblätter, 133  
 Flachsprosse, 121  
 Flavonoide, 35  
  
 Flechtgewebe, 12  
 Flieder, 107, 139  
 Folgeblätter, **130**, 136  
 Folgemeristeme, 17, 18, 23  
 Frühholz, 115, 117  
*Fragaria*, 103  
*Fraxinus*, 117, 139  
 Fruchtblätter, 138  
 Fusiform-Initialen, 23  
  
*Gasteria*, 140  
 Geleitzelle, 49, 119  
 Gemeiner Wasserhahnenfuß, 137  
 genetische Spirale, 140  
 geoelektrischer Effekt, 78, 92  
 geophile Ausläufer, 103  
 Geradzeilen, 130, 138  
 Gerbstoffderivate, 118  
 Gerontoplasten, **130**, 133  
 geschlossen kollateral, **130**  
 geschlossen kollaterale Leitbündel, 24, **111**  
 geschlossene Nervatur, 134  
 Gewebe, **11**  
 Gewebescheide, 109  
 Gewebetypen, 12  
     Abschlussgewebe, 13  
     Absorptionsgewebe, 13  
     Ausscheidungsgewebe, 13  
     Dauergewebe, 12  
     Festigungsgewebe, 13  
     Grundgewebe, 13  
     Leitgewebe, 13  
     Meristeme, 12  
 Geweihfarn, 150  
*Ginkgo biloba*, 134  
 GOETHE, J. W. v., 71  
 Gräser, 37, 139  
*Gramineae*, 146  
 Gramineen, 139  
 Gramineen-Typ, 146, 152  
 granulokrin, **55**, 58  
 Graviperception, 78, 91  
 gravitrop, 85  
 Gravitropismus, **83**, **88**, 91  
 Grundgewebe, 13, 29  
 Grundspirale, 140  
 Gummibaum, 62  
 Guttation, **55**, 58, **149**, 151  
 Gymnospermae, 110, 112  
*Gymnospermae*, 19, 46, 50, 77, 78, 83, 85, 112, 114,  
     115, 136  
 Gymnospermenholz, 116  
  
 Haarbildungen, 36

- Haare, 22, 142  
 HABERLANDT, 91  
 Hadrom, **44**  
 Haftwurzeln, 92  
 Halbparasit, 44  
 Halbparasiten, **40**  
 Halbrosettenpflanzen, 102  
 HALLIER, 151  
 Halophyten, **55**, 58, 60  
 haplocheil, **142**, **145**  
 Hartbast, 118  
 Harzgänge, 62  
 Harzkanäle, 57, 116  
 Haustorien, 43, 93  
 Hauswurz, 149  
 Helianthus-Typ, 112  
*Helleborus niger*, 146  
 Helleborus-Typ, 146, 152  
 Hemikryptophyten, 73  
 Hemmfeld-Theorie, 23  
 Hemmfelder, 22  
 Hemmstoffe, 145  
 Heterophyllie, **130**, 137  
*Hevea brasiliensis*, 62  
*Hippuris*, 139  
 Hochblätter, **130**, 137  
 Hoftüpfel, 48, **111**, 115  
 Hologenese, 71, **71**  
 holokrin, **55**, 58  
 Holz, **111**  
 Holzfasern, 47, 54, 116, 117  
 Holzkörper, 114  
 Holzparenchym, 32, 115, 116  
 Holzparenchymzellen, 47  
 Holzstrahlen, 115, 116  
 Holzstrahlparenchym, 115  
 Holzstrahltracheiden, 115  
 homogen, 86  
 Homologe, **71**, 72  
 Homorrhizie, **83**, 84, **84**, 86  
     primäre, 87  
     sekundäre, 85  
 Hornblatt, 150  
 Hydathoden, **55**, 56, 58, 59  
     aktive, 59  
     Epithem-, 59  
     passive, 59  
     Trichom-, 59  
 Hydrenchym, 32, 37  
*Hydrocharis*, 78  
 Hydroiden, 48  
 Hydropoten, 43  
 hydrostatischer Innendruck, 52  
 hydrotrop, 85  
 Hydrotropismus, 76, **83**  
 Hygrophyten, **33**, 37  
*Hypericum*, 63  
 Hypodermis, 34, 39, **142**, 148  
 hypogäische Keimung, **130**, 131  
 Hypokotyl, **100**, 101  
 Hypokotylknolle, 121  
 hyponastisches Wachstum, **100**, **101**, **130**, 131  
 hypostomatisch, **142**  
 hypostomatische Blätter, 143  
  
 Idioblasten, **11**, 12, 22  
 impermeabel, **76**  
 inäquale Teilung, **44**  
 inäquale Zellteilung, **16**  
 Ingwergewächse, 63  
 Initialen, **16**, 18  
 Initialzellen, 18, 20, **76**, 78, 105  
 Initialzone, 103  
 Inkrustation, **168**  
 Innenxylem, 50  
 Insektivore, **40**, **55**, 57, 64  
 insektivore Pflanzen, 42  
 interfasciculäres Kambium, **16**, 24, 113  
 interkalar, **16**, **130**  
 Interkalare Meristeme, 21  
 interkalare Wachstumszone, 102  
 interkalares Wachstum, 134  
 Interkalарmeristem, **100**, 102  
 Intermicellare, **28**, 29  
 Internodium, **100**, 101  
 Interzellulare, 30, 143  
 Interzellularen, 13, 28, **28**, 63, **142**  
 Interzellulärsystem, 30  
 involutive Knospenlage, 132  
*Iris*, 135, 139  
 isodiametrisch, **11**, 12, **28**, **51**, 54  
 isotom, 105  
  
 Jahresgrenze, 115  
 Jahresringe, 115  
*Juncus*, 135  
*Juniperus*, 139  
  
 Köpfchen, 108  
 Köpfchendrüsen, 61  
 Köpfchenhaare, 63  
 Küchenzwiebel, 149  
 Kürbis, 51  
 Kalkdrüsen, 59  
 Kallose, **44**  
 Kallosescheide, 49  
 Kallusgewebe, **83**

- Kalyptra, 20, **76**, 77, 92  
 Kalyptrogen, 20, **76**, 78  
 Kambium, 22, **44**, 113  
   des anomalen Dickenwachstums, 24  
   des Monocotylen–Dickenwachstums, 24  
   fasciculäres, 21  
   interfasciculäres, 24  
   Kork–, 24  
   monopleurisches, 24, 114  
   Wund–, 24  
 Kambiumzylinder, 112  
 Kannenfallenmechanismen, 61  
 Kannenpflanze, 61, 150  
 Kantenkollenchym, 53  
 Kapsel Frucht, **51**  
 Kapuzinerkresse, 149  
 Kationenaufnahme, 89  
 Kationenaustauscher, 89  
 Kautschuk, 62  
 Keimblätter, 101, 136  
 Keimung, 131  
   epigäisch, 131  
   hypogäisch, 131  
 Keimwurzel, 101  
 Kelchblätter, 138  
 Kern–Plasma–Relation, **16**  
 Kernholz, 113, 118  
 Kiefer, 116, 120, 133  
 Kirsche, 120  
 Kladodien, **149**, 150  
 Klappfallen, 61  
 Klebfallen, 61  
 Knospen, 19  
 Knospenbildung, 100, 101, 132  
 Knospenlage  
   conduplikative, 132  
   convolutive, 132  
   involutive, 132  
   plikative, 132  
   revolutive, 132  
 Knospenschuppen, 136  
 Knoten, 100, 101  
 Kohäsion, **44**, 47, **47**  
 Kohlenstoff–autotroph, 44  
 Kolben, 108  
 kollateral, **100**, 106  
 kollaterale Leitbündel, 50  
 Kollenchym, 52  
 Kommissuren, **130**, 134  
 Koniferen, **55**  
 Koniferenblatt, 147  
 Konvergenz, 72  
 konzentrisch, **16**  
 konzentrische Leitbündel, 24, 50, **111**  
 Korblütengewächse, 62  
 Kork, 18, 34, 119  
 Korkgewebe, 39  
 Korkhaut, 119  
 Korkkambium, 18, 24, 39  
 Korkporen, 40  
 Korkwachstumsgewebe, 39  
 Kormophyten, **11**, **44**, 71, **130**  
 Kotyledonen, **100**, 101, **130**, 136  
 kreuzgegenständige Blattstellung, 139  
 Kriechsprosse, 102  
 Kriechtriebe, 102  
 Kronblätter, 138  
 Kryptogamen, 93  
 Kryptophyten, 73  
 Kurzstreckentransport, 123  
 Kurztrieb, 102  
  
 Lärche, 116, 120, 133  
 Lückenkollenchym, 53  
 Lakunen, **28**, 32  
*Lamiaceae*, 139  
 Lamina, **130**, 133  
 Langstreckentransport, 123  
 Langtrieb, 101  
*Larix*, 116, 120, 133  
 laterale Meristeme, 17, 18, 23  
 Latex, 62  
*Lathyrus aphaca*, 149  
 Laubblätter, 136  
 Laubmoose, 48  
*Lauraceae*, 63  
*Lavandula*, 73  
 Lavendel, 73  
 Lebensformen, **71**  
 Leinen, 112  
 Leitbündel, 50, 109, 134, 148  
   bikollaterale, 51  
   einfache, 50  
   geschlossen kollaterale, 24, 51  
   geschlossen–kollateral, 110  
   kollaterale, 50  
   konzentrische, 24, 50  
   offen kollaterale, 51, 110  
   radiäre, 51  
   sekundäre, 114  
   zusammengesetzte, 50  
 Leitgewebe, 13, **45**, 110  
*Lemna*, 78  
 Lentizellen, **33**, 39  
 Leptom, **44**  
 Leukoplasten, **28**, **33**, 35, **55**



- Lignifizierung, 47  
 Lignin, **76**  
 Lignin–Auflagerung, 81  
 Ligula, 43  
*Liliaceae*, 140  
 Lilie, 149  
 Liliopsida, 51  
*Lilium*, 149  
 Limitdivergenz, 141  
 Linde, 107, 117, 137  
 LINNÉ, 93  
*Linum*, 112  
 Lippenblütler, 139  
 Lorbeergewächse, 63  
 Luftwurzeln, 42, 93  
 Lumen, **51**  
 LUNDEGARD, 89  
 Lycopodiopsida, 105  
*Lycopodium*, 19  
 lysigen, **28**, 29, 63  
  
 MÜNCH, 124  
 Makroklereide, 54  
 Markhöhle, 110  
 Markparenchym, 32, 109, 110  
 Markstrahlen, 115  
 Mauerpfeffer, 149  
 Mazeration, 40  
 MEEUSE, 151  
 Meristem, **16**  
 meristematische Zellen, 18  
 Meristeme, 12  
     interkalare, 21  
 Meristemoid, 17, 22  
 Meristemoide, 18, 22, **142**, 144  
 Meristemreserve, 79  
 Mesophyll, **28**, 30, **142**, 143  
 Mesophyllzellen, 166  
 Mesotonie, **100**, 107  
 Metamorphosen, **71**, 72  
 Metaphloem, 104  
 Metaxylem, 104  
 Mictoplasma, **44**, 48  
 Milchgefäße, 62  
 Milchröhren, 56, 61  
     gegliederte, 62  
     ungegliederte, 61  
 Milchzellen, 61  
*Mimosaceae*, 150  
 Mistel, 43, 107  
 Mittelstreckentransport, 123  
*Mnium*, 146  
 Mnium–Typ, 146, 152  
  
 Mohngewächse, 62  
 Monochasium, **100**, 106  
*Monocotyledoneae*, 20, 23, 50, 51, 54, 78, 83, 85–  
     87, 106, 109, 110, 112, 114, 134, 136, 144  
 monopleurisch, **16**, 24, **111**, 114  
 monopodial, **100**, 106  
 Moose, 105  
 Moosfarne, 43  
 Morphologie, 71, **71**  
*Musa*, 140  
 Mykorrhiza, **83**, 87, **87**  
     ektendotrophe, 87  
     ektotrophe, 87  
     endotrophe, 87  
  
 Nährwurzeln, 86  
 NĚMEC, 91  
 Nachtschattengewächse, 51  
 Nastien, **149**, 150  
 Nebenblätter, 133  
 Nebenblattdornen, 150  
 Nebenzeilen, 130, 138  
 Nektarien, **55**, 57, 58, 60  
     extraflorale, 60  
     florale, 60  
     gestaltete, 60  
     gestaltlose, 60  
 Nektarspalte, 60  
*Nepenthes*, 61, 150  
*Nerium oleander*, 139  
 NERNST–Gleichung, 90  
 Nervatur, **130**  
     geschlossene, 134  
     offene, 134  
 netznervig, 134  
 Nicotin, 77  
 Niederblätter, **28**, **130**, 136  
 Nischenblätter, 150  
 Nodus, **100**, 101  
  
 Oberblatt, 132, 133  
 ölbehälter, 62  
 ölzellen, 63  
 offene Nervatur, 134  
 Oleosomen, 31  
 omnipotent, **16**  
 Ontogenese, 71, **71**, 72  
 orthogravitrop, **100**, **103**  
 Orthostichen, **130**, **138**, 139  
 Osmoregulation, **76**, 81  
 Oxalatzellen, 58  
  
 P–Protein, **44**, 49  
 Palisadenparenchym, 143

- Palisadenschicht, 30  
*Pandanus*, 140  
*Papaveraceae*, 55, 62  
 Papillen-Bildung, 36  
 Pappel, 86, 117  
 parallelnervig, 134  
 Parasiten  
     phanerogame, 93  
 Parastichen, **130**, **138**  
 Parenchym, **16**, **29**  
 parenchymatisch, **83**  
 parenchymatische Zellen, 12  
 Parenchyme, 29  
 partielle Autophagose, 29  
 passive Hydathoden, 59  
 Pectinfelder, 36  
 Pektine, **88**  
 peltalte Blätter, 137  
 Peltation, 137  
 Perception, **88**  
 perennierend, **111**  
 Periblem, 20  
 Periderm, 34, 39, **76**, 119  
 Perikambium, 22, 82  
 periklin, **130**  
 perikline Teilungen, 19, 37  
 Perizykel, 22, **76**, 80, 82, 93  
 Permeabilität, **88**  
 Petiolus, **130**, 134  
 Pfeffergewächse, 63  
 Phanerogamen, 93  
 Phanerophyten, 72  
 Phellem, 39, 119  
 Phelloderm, 119  
 Phellogen, 18, 24, 39, 119  
 Phloëm, 45, 48  
 Phlobaphene, 120  
 Phloem, 118  
 Phloem-Protein, 49  
 photophile Ausläufer, 102  
 Photosynthese, 30, 58  
 Phyllodien, **149**, 150  
 Phyllokladien, **111**, 121, **149**, 150  
 Phyllotaxis, **130**, 138  
 Phylogenie, 71, **71**  
 Phytoferritin, 165  
*Picea*, 116, 120  
*Pinus*, 116, 120, 133  
*Piperaceae*, 63  
*Pisum*, 149  
 plagiogravitrop, **100**, **103**  
 plagiotrop, **83**, 85, 102  
*Plantago*, 140  
 Plasmodesmen, 38, 50  
 Plasmolyse, 38  
 Plasten, **162**  
 Plastiden, 35, **162**  
 Platane, 120  
*Platanus*, 120  
 Plattenkollenchym, 53  
*Platyserium*, 150  
 Platykladien, **111**, 121  
 Plectenchyme, **11**, 12  
 Pleiochasium, **100**, 107  
 Plerom, 20  
 plikative Knospelage, 132  
*Plumbaginaceae*, 60  
 Plumula, **100**, 101  
*Poaceae*, 146  
 Poaceen-Typ, 146  
 Polyenergide, **55**, 61  
*Polygonatum*, 107  
 Polymerisation, 36  
 Polyploidisierung, **44**, 46  
*Populus*, 86, 117  
 Poren, 49  
 Poreneffekt, 152  
 Porus, 145  
 Primärblätter, **130**, 136  
 primäre Endodermis, 80  
 primäre Homorrhizie, 87  
 primäre Meristeme, 17  
 Primärendodermis, 81  
 primäres Dickenwachstum, 104  
 primäres Dickenwachstum, 111  
 Primärwurzel, 87  
 Procutin, 36  
 Prokambiumstränge, 104  
 prosenchymatisch, **44**  
 prosenchymatische Zellen, 12  
 Protodermzellen, 37  
 Protophloem, 104  
 protoplasmatische Mischphase, 49  
 Protoplast, **11**  
 Protoxylem, 104  
 Protuberanz, **55**  
 Pseudanthien-Theorien, 151  
 Pseudoparenchyme, **11**, 12  
*Pteridium aquilinum*, 46  
*Pteridophyta*, 84, 86, 87, 104  
 Pteridophyten, 50, 77  
 Quecke, 103  
*Quercus*, 117, 120  
 Rückresorption, 60

- racemös, **100**, 106  
 radiale Leitbündel, 51  
 Radicula, **100**, 101, **130**  
 Radikation, 84  
 Ranken–Platterbse, 149  
*Ranunculus aquatilis*, 137  
 Reembryonalisierung, **16**, 23, **83**  
 Reifholz, 118  
 Rekrete, 56  
 Reekretion, **55**, 56  
 Remeristematisierung, 34, 39  
 Remeristemisierung, 23  
 Restmeristem, 17, 102, 103  
 Restmeristeme, 17, 21  
 revolute Knospenlage, 132  
 rexigen, 63  
 Rhachis, 134  
 rhexigen, **28**, 29  
*Rhizobium leguminosarum*, 31  
 Rhizodermis, 20, 33, 34, 38, 41, 79  
 Rhizome, **44**, **100**, 103  
 Rhizophyten, **76**, 77  
 Rhizostiche, **76**, 82  
 Ribulosebisphosphatcarboxylase, 165  
 Ricinus–Typus, 112  
 Riedgräser, 37, 140  
 Rindenfarbstoffe, 120  
 Rindenparenchym, 32, 38, 80, 109  
 Ringelborke, 120  
 ringporige Hölzer, 117  
 Ringtracheen, 46  
 Rispe, 108  
*Robinia*, 117, 150  
 Robinie, 117, 150  
 Rosettenpflanze, 102  
 Rubisco, 165  
 ruhende Knospen, 107  
 ruhendes Zentrum, 78  
  
 Süßgräser, 146  
*Salvinia*, 137, 150  
 Salzzatmung, 91  
 Salzdrüsen, 58, 60  
 Samenpflanzen, 77  
*Saxifragaceae*, 60  
 Schachtelhalme, 37, 51  
 Schalenzwiebel, 149  
 Scheingewebe, 12  
 Scheitelmeristeme, 18  
 Scheitelzelle, 21, 78, **83**, 105  
     dreischneidige, 21  
     einschneidige, 21  
     vierschneidige, 21, 84  
     zweischneidige, 21  
 Schildblätter, 137  
 SCHIMPER–BRAUNSCHE Hauptreihe, 141  
 Schirmrispe, 108  
 schizogen, **28**, 29, 63  
 Schrägzeilen, 130, 138  
 Schraubenbaum, 140  
 Schraubentracheiden, 46  
 Schuppenborke, 120  
 Schuppenhaare, 42  
 Schuppenzwiebel, 149  
 Schwammparenchym, 31, 143  
 Schwertlilie, 139  
 Schwimmfarn, 137, 150  
*Sedum*, 149  
 Seitenwurzeln, 82  
 Sekretbehälter, 56, 62  
 Sekrete, 56, 57  
 Sekretion, **55**, 56  
 Sekretzellen, 148  
 sekundäre Abschlußgewebe, 34  
 sekundäre Homorrhizie, 85  
 sekundäre Leitbündel, 114  
 sekundäre Meristeme, 17, 23  
 sekundäre Rinde, 114, 118, 125  
 Sekundärendodermis, 40, 81  
 sekundärer Stoffwechsel, 56  
 sekundäres Abschlußgewebe, 119  
 sekundäres Dickenwachstum, 82, 112  
     Aristolochia–Typus, 24, 112  
     Ephedra–Typus, 112  
     Helianthus–Typus, 112  
     Monocotyledoneae, 114  
     Ricinus–Typus, 112  
     Tilia–Typus, 112  
     Wurzel, 83, 93  
*Selaginella*, 43  
*Sempervivum*, 149  
 Senker, 43, 44  
 Siebfelder, 50  
 Siebplatten, 49  
 Siebporen, 50  
 Siebröhre, 45, 49, 119  
 Siebröhrenglieder, 48  
 Siebröhrenmutterzelle, 50  
 Siebröhrenplastiden, 48  
 Siebtüpfel, 50  
 Siebteil, 45  
 Siebzellen, 50  
 sink, 124  
 Sklereide, 54  
 Sklerenchym, 53  
 Sklerenchymfasern, 53, 104

- Sklerenchymscheide, 148  
*Solanaceae*, 51  
 Sonnentau, 61, 150  
 source, 124  
 source–sink theory, 124  
 Spätholz, 115, 117  
 Spalt, 145  
 Spaltöffnungen, 13, 34, 35, 109, 144  
   Aufgabe, 147  
   Morphologie, 146  
 Spaltöffnungsapparat, 22, 145  
 Spaltöffnungsbewegung, 145, 152  
 Spaltöffnungsmutterzelle, 144  
 Spatha, **130**, 137  
 Speicherparenchyme, 31  
*Spermatophyta*, 106  
 Spermatophyten, 77  
 Sperrfeld–Theorie, 22, 23, 107, 145  
 Sperrzonen, 22  
*Sphacelariales*, 21  
 Spirodistichie, 140  
 Spitzenwachstum, 132  
 Splintholz, 113, 118  
 Sporenpflanzen, 93  
 Spreite, 137  
 Sproß, **100**  
 Sproß–Wurzel–Relation, **76**  
 Sproßachse, 99  
   Anordnung Dauergewebe, 109  
   Assimilationstransport, 123  
   Borke, 118  
   Dickenwachstum, 111  
   Entstehung, 101  
   Entwicklung primäre, 103  
   Erstarkungswachstum, 111  
   Festigung, 124  
   funktionelle Anatomie, 109  
   Funktionen, 121  
   Holzkörper, 114  
   Metamorphosen, 121  
   Morphologie, 101  
   primäres Dickenwachstum, 111  
   sekundäre Rinde, 118  
   sekundäres Dickenwachstum, 112  
   Verzweigungen, 105  
   Wassertransport, 121  
 sproßbürtig, **83**  
 Sproßdornen, 121  
 Sproßkambium, 18  
 Sproßknolle, 121  
 Sproßmetamorphosen, 121  
 Sproßrübe, 92  
 Sproßranken, 121  
 Sproßscheitel, 18  
 Stärkescheide, 109  
 Störfelder, 23  
 Stützwurzeln, 92  
 Stützzellen, 148  
 Stammzellen, 18  
 Stenchym, **88**, 92  
 Statocysten, **88**, 91  
 Statolithen, **88**, 91  
 Statolithen–Hypothese, **76**, 78, **88**, 91  
 Statolithenstärke, **76**, 78  
 Staubblätter, 138  
 Steinzellen, 54  
 Stelzwurzeln, 92  
 Stickstoff-Fixierer, 31  
 Stipulae, **130**, 133  
 Stolonen, **100**, 102  
 Stomata, **142**, 144, **144**  
   Coniferen–Typ, 146  
   Gramineen–Typ, 146  
   Helleborus–Typ, 146  
   Mnium–Typ, 146  
   Nadelholz–Typ, 146  
   Poaceen–Typ, 146  
 STRASBURGER–Zellen, 50  
 Streckungswachstum, 28  
 Streckungszone, 79  
 Streifenborke, 120  
 subepidermal, **33**, 38  
 Suberin, **76**  
 Suberin–Wandlamellen, 38  
 Suberinlamellen, 81  
 submers, **40**, 43  
 substomatärer Hohlraum, 145  
 Sukkulente, 147  
 Sukkulenz, 121  
 Suszeption, **88**, 91  
 Symbiose, 31  
 symplasmatischer Transport, 123  
 Symplast, **11**, 13, **76**, **88**, **111**, 123  
 symplastischer Wassertransport, **76**  
 sympodial, **100**, 106  
 Syncytien, 62  
 Syncytium, **55**  
 syndetocheil, **142**, **145**  
*Syringa*, 107, 139  
 Tüpfel, 12, 46  
 Tüpfelgefäß, 48  
 Tüpfelspalten, 54  
 Tüpfelverbindungen, 12  
 Tabak, 77, 166  
 Tanne, 133

- Taxie, 150  
*Taxus*, 116  
 Teilungen  
     antiklin, 19  
     periklin, 19  
 terminal, **44**  
 terminale Knospe, 101  
 Tertiärendodermis, 40, 81  
 Thallophyten, 105, 106  
 Therophyten, 73  
 Thyllen, 46, 118  
 Thyrsus, 108  
*Tilia*, 107, 112, 117, 137  
 Tilia-Typus, 112  
 Tonoplast, **44**  
 Torus, 48  
 totale Determination, 19  
 Tracheen, 45, 115, 116  
 Tracheiden, **40**, 43, 45, 46, 114–116  
 Tragblatt, 137  
 Transfer-Zellen, 58  
 Transfusionsgewebe, **142**, 148  
 Translokatormechanismen, 123  
 Transpiration, **28**, 122, **149**, 151  
     cuticuläre, 151  
     stomatäre, 152  
 Transpirationskoeffizient, 152  
 Transpirationsssog, 122  
 Transpirationsstrom, 45, 122  
 transversal, 106  
 transversalgeotrop, **100**, **103**  
 Traube, 108  
 Trichoblasten, **16**, 22, **22**, **40**, **41**  
 Trichome, **33**, 36, 109, 142  
 Trichomhydathoden, 59  
*Tropaeolum*, 149  
 Tropismus, 76, **83**  
*Tulipa*, 149  
 Tulpe, 149  
 Tunica, 19, **130**, 131  
 Turgor, 52  
 Turgorgradient, 124  
  
 Übergangszellen, 58  
 Ulme, 107, 117  
*Ulmus*, 107, 117  
 unifacial, **130**, 135  
 Unterblatt, 132, 133  
 Unterwasserblätter, 150  
 Urmark, 103  
 Urmeristem, 17  
 Urrinde, 103  
*Utricularia*, 150  
  
 Vakuolen, 31  
 Vakuom, **28**, 30  
*Valeriana*, 63  
 Vegetationskegel, 18  
 Vegetationspunkt, 78  
 Velamen, **40**, **42**  
 Velamen radicum, 42, 93  
 Venusfliegenfalle, 61, 150  
 Verdauungsdrüsen, 58, 61  
 Verkalkung, 37  
 Verkieselung, 37  
 Vernation, **130**  
*Vicia*, 149  
 vierschneidige Scheitelzelle, 84  
*Viscum*, 107  
*Vitis vinifera*, 120  
 Vollparasiten, **40**, 44  
  
 Wachseinschlüsse, 36  
 Wachstumshormone, 92  
 Wasseraufnahme, 88  
 Wasserpotential, 122  
 Wasserpotentialgradient, 122  
 Wasserreservoir, 42  
 Wasserschlauch, 150  
 Wasserspalten, 59  
 Wassertransport, 121  
 water use efficiency, 152  
 Wegerich, 140  
 Weichbast, 119  
 Weihnachtsstern, 138  
 Weinstock, 120  
*Welwitschia mirabilis*, 21, 23  
 WETTSTEIN, 151  
 Wicke, 149  
 windende Achsen, 121  
 wirtelige Blattstellung, 138  
 Wolfsmilchgewächse, 62  
 Wundkambium, 24  
 Wurzel, 75, **76**  
     Aufbau, 77  
     Formen der Radikation, 84  
     funktionelle Anatomie, 77  
     Funktionen, 88  
     Gravotropismus, 91  
     Kationen- und Anionenaufnahme, 89  
     Metamorphosen, 92  
     Morphologie, 76  
     sekundäres Dickenwachstum, 83, 93  
     Wasseraufnahme, 88  
 Wurzel-Apikalmeristeme, 78  
 Wurzelbulbille, 92  
 Wurzeldornen, 92

- Wurzelendodermis, 38
- Wurzelexudate, 56, 87
- Wurzelhaare, 41
- Wurzelhaarzone, 79
- Wurzelhaube, 20, 78, 92
- Wurzelhaut, 20
- Wurzelkambium, 18
- Wurzelknolle, 92
- Wurzelmetamorphosen, 92
- Wurzelrübe, 92
- Wurzelranken, 92
- Wurzelrinde, 80
- Wurzelscheitel, 20
- Wurzelspitzenmeristem, 78
- Wurzelsprosse, 86
- Wurzelsukkulenz, 92
- Wurzelwiderstand, 89
  
- xeromorph, **142**
- Xerophyten, **33**, 37
- Xylem, **33**, 45, 114
  
- Yucca*, 24, 114
  
- Zea mais*, 41, 78
- Zellsaft–Vakuole, 30
- Zellsteine, 57
- Zentralzylinder, 51, **76**, 80, **88**
- zerstreutporige Hölzer, 117
- Zimmertannen, 133
- Zingiberaceae*, 63
- Zinnkraut, 37
- Zugwurzeln, 92
- zusammengesetzte Leitbündel, 50
- Zwiebel, 149
  - Brutzwiebel, 149
  - Schalenzwiebel, 149
  - Schuppenzwiebel, 149
- Zwiebel–Zahnwurz, 149
- Zygote, **16**
- zymös, **100**, 106
- Zypressenwolfsmilch, 107