

DIE KORMOPHYTEN
MORPHOLOGIE DER ACHSE
ANATOMIE DER ACHSE
MORPHOLOGIE DES BLATTES
ANATOMIE DES BLATTES
MORPHOLOGIE DER WURZEL
ANATOMIE DER WURZEL
KORMUSANPASSUNGEN
ERNÄHRUNGSSPEZIALISTEN
DIE BLÜTE
DER SAME
DIE FRUCHT
BLÜTENSTÄNDE

JÜRGEN R. HOPPE
INSTITUT FÜR
SYSTEMATISCHE BOTANIK UND ÖKOLOGIE
UNIVERSITÄT ULM

WS
1988/89
1993/94
1995/96
SEIT 2001/02

ALLGEMEINE BOTANIK

2 Die Kormophyten	1
2.2 Die Stellung der Kormophyten im System der Pflanzen	1
2.4 Die Entstehung des Kormus	3
2.4.2 Enationstheorie	3
2.4.4 Telomtheorie	3
2.6 Die Evolution der Kormophyten	4
4 Morphologie der Achse	5
4.2 Der Embryo	5
4.4 Keimpflanze	5
4.6 Internodienstreckung und Wuchsform	6
4.6.2 Rosettensprosse	6
4.6.4 Zwiebelsprosse	7
2.3.4 orthotrope Sprossknollen	9
2.3.8 Windesprosse	10
2.5 Die Verzweigung der Achse	10
2.5.2 dichotom (gabelig)	10
2.5.4 seitlich	11
(b) axillär	11
(d) metatop	11
(f) Beisprosse	11
(h) Zusatzsprosse	12
(j) Adventivsprosse	12
2.6 Seitensprossbildung und Wuchsform	14
2.6.2 Anordnung der Seitensprosse	14
2.6.4 Bäume	14
2.6.6 Sträucher	14
2.6.8 Stauden	15
2.6.10 Langtrieb/Kurztrieb-Organisation	15
2.6.12 Ausläufersprosse	15
(b) oberirdisch	15
(d) unterirdisch	16
2.6.14 Ausläuferknollen	16
2.6.16 Rhizomsprosse	16
(b) monopodial	17
(d) sympodial	17
2.6.18 Rankensprosse	17
2.6.20 Kurztriebtdornen	18
2.6.22 Flachsprosse s.l. (Cladodien)	18
(b) Platykladien	18
(d) Phyllokladien	18
2.6.24 Bulbillen	19
(b) Blattbulbillen (= Brutzwiebeln)	19
(d) Wurzelbulbillen	19
(f) Achsenbulbillen	19
4 Anatomie der Achse	20
4.2 Der Primäre Bau	20

4.2.2 Bildungsgewebe (= Meristeme)	20
(b) Einteilung der Bildungsgewebe	20
(d) Cytologische Charakterisierung	21
(f) Der Scheitel der Pteridophyten	21
(h) Der Scheitel der Samenpflanzen	22
(j) interkalare Meristeme	23
(l) Primäres Dickenwachstum	24
(n) Primäres Längenwachstum	25
3.1.3 Die Epidermis	26
(b) Die "typische" Epidermiszelle	26
3.1.5 Das Grundgewebe	28
(b) Parenchym	29
(d) Kollenchym (Müller 1890)	29
(f) Das Sklerenchym	30
3.1.5 Interne Sekretionseinrichtungen	34
(b) Sekreträume	34
(d) Milchröhren	35
(f) Sekretzellen	37
3.1.7 Leitgewebe	37
(b) Das Xylem	37
(d) Das Phloem	38
(c) Differenzierungsrichtung	40
(e) Leitbündeltypen	40
(g) Leitbündelverlauf bei Dicotyledonen	40
(i) Leitbündelverlauf bei Monocotyledonen	41
3.3 Der Sekundäre Bau	41
3.3.2 Das Kambium	41
3.3.4 Holz	42
(b) Tracheiden	42
(d) Fasertracheiden	43
(f) Fasern	43
(h) Gefäßglieder	44
(j) Parenchym	45
(l) Sekundäre Strahlen	45
(h) Verkernung	47
(j) Organisationsstufen des Holzes (nach Braun 1970)	47
3.2.4. Der Bast	50
(b) Der Bast der Gymnospermen	51
(d) Der Bast der Angiospermen	51
(f) Lebensdauer	52
3.2.6. Das Periderm	52
(b) Zellkomponenten	52
(d) Initialperiderme	53
(f) Korkwarzen = Lenticellen (lens = Linse)	53
3.2.8. Borke	54
3.2.10. Anomales Sekundäres Dickenwachstum	54
(b) Corpus lignosum lobatum	54
(d) Corpus lignosum interruptum	54
(f) Corpus lignosum circumvallatum	55
(h) Corpus lignosum compositum	55
3.2.12. Dickenwachstum der Monocotyledonen	55
5 Morphologie des Blattes	56
5.2 Terminologie	56

5.2.2 Gliederung	56
5.2.4 Blattfolge	56
(b) Kotyledonen (Keimblätter)	56
(d) Niederblätter (Kataphylle)	57
(f) Laubblätter	57
(h) Hochblätter (Hypsophylle)	57
5.2.6 Blattformen	57
5.2.8 Anisophyllie	58
5.2.10 Heterophyllie	58
5.4 Blattstellung	58
5.4.2 wirtelig und gegenständig	59
5.4.4 wechselständig	59
5.6 Blattranken	60
5.8 Blattdornen	60
6 Anatomie des Blattes	62
6.2 Ausgliederung	62
6.4 Spreitenentwicklung	63
6.6 Fiederung	63
6.6.2 Dicotylentyp	63
6.6.4 Monokotylentyp	63
6.8 Peltationen	64
6.10 Die Gewebe	64
6.10.2 Epidermis	64
(b) Schliesszellen	64
(e) Emergenzen	67
5.5.3 Mesophyll	68
(b) Schwamm- und Palisadenparenchym	68
(d) Festigungsgewebe	68
5.5.5 Leitgewebe	70
7 Morphologie der Wurzel	70
7.2 Radikation (Bewurzelungstypen)	70
7.4 Wurzelsysteme	71
7.6 Die Hauptwurzel	71
7.6.2 Pfahlwurzeln	71
7.6.4 Rüben	72
7.8 Sprossbürtige Wurzeln	72
7.8.2 Wurzelknollen	72
7.10 Adventivwurzeln	73
7.12 Wurzeln mit besonderer Funktion	73
7.12.2 Zugwurzeln	73
7.12.4 Haft- und Rankenwurzeln	73
7.12.6 Stelzwurzeln	74
7.12.8 Atemwurzeln	74
7.12.10 Assimilationswurzeln	75
7.12.12 Sproßbildende Wurzeln	75
7.12.14 Wurzeldornen	75

8 Anatomie der Wurzel	76
8.2 Bildungsgewebe	76
8.2.2 Scheitelzellen	76
8.2.4 Geschlossene Scheitel	76
8.2.6 Offene Scheitel	77
8.2.8 Primäres Wachstum	77
8.4 Primäre Gewebe	78
8.4.2 Calyptra	78
8.4.4 Rhizodermis	78
8.4.6 Rinde	79
(b) Exodermis (Hypodermis)	79
(d) Rindengewebe	79
(f) Endodermis	80
8.4.8 Zentralzylinder	80
(b) Perizykel	81
(d) Leitgewebe	81
8.4.10 Seitenwurzelbildung	82
8.6 Sekundärer Bau	82
8.6.2 Kambiumbildung	82
8.6.4 Das Sekundäre Gewebe	82
9. Kormusanpassungen ("Ökomorphologie")	84
9.2. Hydrophyten (Wasserpflanzen)	84
9.4. Hygrophyten (Feuchtpflanzen)	85
9.6. Xerophyten	85
9.6.2. Schutz vor Wasserverlust	85
(b) Festigungsgewebe	86
(d) Transpirationsschutz	86
(f) Oberflächenverringering	86
9.6.4. Wasserspeicherung	87
(b) Wurzelsukkulenz	88
(d) Blattsukkulenz	88
(f) Stammsukkulenz	88
8.5. Wuchs- und Lebensformen (Überdauerungsformen)	90
8.5.2. Holzpflanzen (Phanerophyten= Luftpflanzen)	90
8.5.4. Halbsträucher	90
8.5.6. Stauden	90
(b) Hemicryptophyten (= Erdschürfepflanzen)	90
(d) Cryptophyten	91
(f) Kräuter (=Therophyten)	91
8.7. Epiphyten	91
10. Ernährungsspezialisten	92
10.2. Bakterien	92
10.2.2. Bakterienknöllchen	92
10.2.4. Bakterien in Blättern	92
10.4. Mycorrhizapflanzen	92
10.4.2. VA-Mycorrhiza (vesiculär-arbusculär-Mycorrhiza)	93
10.4.4. Ektotrophe Mycorrhiza	93
10.4.6. Endotrophe Mycorrhiza	93

10.6. Parasiten	94
10.6.2. Sprossparasiten	94
10.6.4. Wurzelparasiten	94
10.8. Carnivoren	94
11 Morphologie der Blütenstände	96
11.2 Einfache Infloreszenzen	96
11.2.2 Traube (Botrys)	96
11.2.4 Ähre (Spica)	97
11.2.6 Kolben (Spadix)	97
11.2.8 Dolde (Umbella od. Sciadium)	97
11.2.10 Köpfchen (Capitulum od. Cephalium)	97
11.4 Komplexe Infloreszenzen	97
11.4.2 Partialinfloreszenzen racemös	97
(b) Doppeltraube	97
(d) Doppelähre	98
(f) Doppeldolde	98
(h) Doppelköpfchen	98
(j) Rispe (Panicula)	98
11.4.4 Partialinfloreszenzen cymös: Thyrsus	98
11.6 Pseudanthien	99
12 Morphologie der Blüte	101
12.2 Blütenbau	101
12.2.2 Organstellung	101
12.2.4 Organzahl	101
12.2.6 Symmetrie	102
12.4 Blütenhülle (Perianth)	102
12.4.2 Das einfache Perianth (= Perigon)	102
12.4.4 Das doppelte Perianth	103
(b) Calyx (Kelch)	103
(d) Corolla (Krone)	104
(f) achlamydeisch	104
12.6 Das Androeceum	105
12.6.2 Bau des Staubblattes	105
12.6.4 Anzahl und Stellung der Staubblätter	105
11.5 Das Gynoeceum	107
11.5.2 Bau und Entwicklung der peltaten Fruchtblätter	107
11.5.4 Das apokarpe (chorikarpe) Gynoeceum	107
11.5.6 Das coenokarpe Gynoeceum	107
11.5.8 Plazentation	108
11.5.10 Stellung des Gynoeceums	108
13 Die Frucht	109
13.2 Entstehung von Same und Frucht	109
13.2.2 Der männliche Gametophyt	109
12.1.3 Samenanlage und weiblicher Gametophyt	111
12.1.5 Der Same	111
12.3 (Einzel-) Früchte	111

12.3.2 Spring- und Streufrüchte	112
(b) Balg	112
(d) Hülse	112
(f) Kapsel	112
12.3.4 Schliessfrüchte	113
(b) Beeren	113
(d) Steinfrüchte	114
(f) Nuss	114
12.3.6 Zerfallfrüchte (Spalt- und Bruchfrüchte)	114
(b) Spaltfrüchte	114
(d) Bruchfrüchte	115
12.5 Sammelfrüchte	115
12.7 Fruchtstand	115

2 Die Kormophyten

Die Vorlesung befasst sich mit Morphologie, Anatomie und Anpassung und Funktion der verschiedenen Teile vor allem der sog. Kormophyten (= Kormobionta, = Gefäßpflanzen). Hierzu zählen wir alle diploiden Landpflanzen. Ihr Vegetationskörper, der Kormus, zeigt typischerweise eine Gliederung in die drei sog. Grundorgane nämlich die Achse, die Blätter und die Wurzel.

2.2 Die Stellung der Kormophyten im System der Pflanzen

Zu den Kormophyten zählen wir heute die Abteilungen der Pteridophyta (= Farngewächse), der Progymnospermyta (= Progymnospermen) und die Spermatophyta (= Samenpflanzen). Die Spermatophyten können weiter eingeteilt werden in die beiden Unterabteilungen der sog. Gymnospermen, die Coniferophytina und die Cycadophytina, sowie die Magnoliophytina (= Angiospermen). Die Magnoliophytina, welche vor allem Inhalt dieser Vorlesung sind, werden in die beiden Klassen der Magnoliatae (= Zweikeimblättrige) und der Liliatae (= Einkeimblättrige) eingeteilt.

Abteilung (phylum, divisio):	-phyta,	
		bei den Pilzen -mycota
Unterabteilung (subphylum, subdivisio):	-phytina,	
		bei den Pilzen -mycotina
Klasse (classis):	bei den Algen -phyceae,	
	bei den Pilzen -mycetes,	
	bei den Flechten -lichenes,	
	bei den Gefäßpflanzen -opsida oder -atae	
Unterklasse (subclassis):	-idae,	
		bei den Algen -phycidae,
		bei den Pilzen -mycetidae
Überordnung (superordo, cohors):	-anae	
Ordnung (ordo):	-ales	
Unterordnung (subordo):	-ineae	
Familie (familia):	-aceae	
Unterfamilie (subfamilia):	-oideae	
Tribus (tribus):	-eae	
Subtribus (subtribus):	-inae	
Gattung (genus)		
Untergattung (subgenus)		
Sektion (sectio)		
Untersektion (subsectio)		
Series (series)		
Art (species)		
Unterart (subspecies)		
Varietät (varietas)		
Untervarietät (subvarietas)		
Form (forma)		

Tab.1 Die systematischen Kategorien und ihre Kennzeichnung

PROCARYOTA	Klasse: Basidiomycetes (Ständerpilze)
Schizobionta (Spaltpflanzen)	
Abteilung: Archaeobacteriophyta	
Abteilung: Eubacteriophyta	
Abteilung: Cyanophyta	
Klasse: Cyanophyta (Blaualgen)	
EUCARYOTA	
Phycobionta (Algen)	
Abteilung: Euglenophyta	
Abteilung: Cryptophyta	
Abteilung: Dinophyta	
Abteilung: Haptophyta	
Abteilung: Chlorophyta (Grünalgen s.l.)	
Klasse: Chlorophyceae (Grünalgen)	
Klasse: Zygnematophyceae (Jochalgen)	
Klasse: Charophyceae (Armelechteralgen)	
Abteilung: Heterocontophyta	
Klasse: Chloromonadophyceae	
Klasse: Xanthophyceae (Gelbgrünalgen)	
Klasse: Chrysophyceae (Goldalgen)	
Klasse: Bacillariophyceae (Diatomeen)	
Klasse: Phaeophyceae (Braunalgen)	
Abteilung: Rhodophyta	
Klasse: Florideophyceae (Rotalgen)	
Mycobionta (Pilze)	
Abteilung: Myxomycota (Schleimpilze)	
Klasse: Acrasiomycota (Zellige Schleimpilze)	
Klasse: Myxomycota (Echte Schleimpilze)	
Klasse: Plasmodiophoromycota (Parasitische Schleimpilze)	
Abteilung: Oomycota (Algenpilze)	
Klasse: Oomycetes	
Abteilung: Eumycota (Echte Pilze)	
Klasse: Chytridiomycetes	
Klasse: Zygomycetes	
Klasse: Ascomycetes (Schlauchpilze)	

Tab. 2: Das System der Pflanzen: (nach Gifford u. Foster 1989, "Strasburger" 33. Aufl. 1991 und Weberling 1992)

☞ Rhyniopsida [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 7-1]

☞ Psilotum triquetrum; Habitus

- ☞ Lycopodium clavatum; Habitus
- ☞ Equisetum telmateia; Habitus
- ☞ Archaeopteris (Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 14-5)
- ☞ Baumfarn (H.B. San Francisco)
- ☞ Ginkgo biloba; Habitus
- ☞ Taxodium distichum; Habitus
- ☞ Welwitschia mirabilis; Habitus
- ☞ Dioon edule; Habitus
- ☞ Asteroxylon, Protolapidodendron [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 9-14]

2.4 Die Entstehung des Kormus

Obwohl man alle genannten Gruppen als Kormophyten bezeichnet, besitzen vor allem einige Fossilien noch nicht die typische Gliederung in Achse, Blatt oder Wurzel - kurz - es haben "noch" nicht alle typische Blätter. Man fragt sich also zunächst, wie denn diese Blätter entstanden sind und ob denn die "Blätter" nur einmal in der Evolution entstanden (monophyletisch) sind oder ob sie sich nicht auch völlig unabhängig voneinander mehrfach entwickelt haben könnten (polyphyletisch).

Zur "Entstehung" des Kormus gibt es natürlich eine ganze Anzahl von Theorien, wobei je nach Theorie mehr nur morphologische oder phylogenetische Aspekte im Vordergrund stehen. Hier seien nur 2 dieser Theorien vorgestellt.

2.4.2 Enationstheorie

Die **Enationstheorie** beschreibt die Entstehung der Blätter aus Emergenzen (= Enationen). Am Anfang der Ableitungsreihe stehen nackte Formen wie etwa *Rhynia* (Psilophytatae). *Psilotum* (Psilotatae) besitzt Emergenzen (Blättchen), die aber nicht innerviert sind. Bei dem fossilen *Asteroxylon* (Psilophytatae) zweigt in Höhe des "Blättchens" vom Achsenleitbündel ein seitliches Leitbündel ab, welches aber "noch" nicht in das Blättchen hineinreicht. Bei den Bärlappen (auch deren fossilen Vorfahren) findet sich schliesslich eine vollständige Innervierung der Blättchen.

Alle Blätter, die man sich auch diese Weise entstanden denkt, bezeichnet man als sog. **Mikrophylle**. Sie kommen vor bei den Psilophytatae, den Psilotatae, den Lycopodiatae und den Equisetatae (?).

(Tafelzeichnung) Enationstheorie

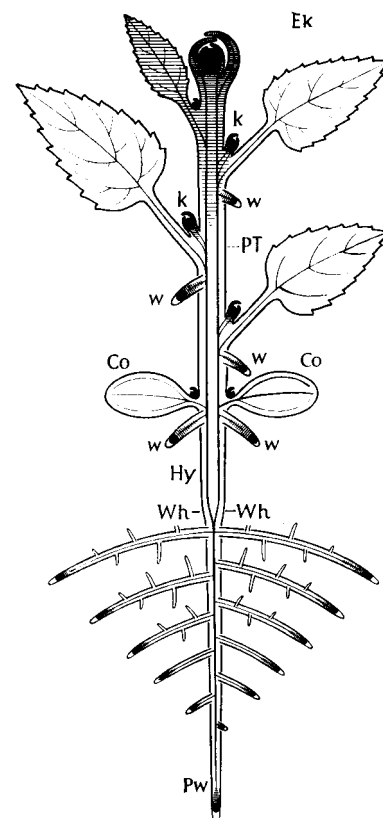


Abb. 2 Schema des Kormus (nach Troll 1974)

2.4.4 Telomtheorie

Die Telomtheorie "erklärt" die Entstehung der Blätter und anderer Organe durch die 5 sog. Elementarprozesse aus einfachen Endverzweigungen (= Telomen) der ursprünglichen

Landpflanzen wie etwa *Rhynia*.

Die Elementarprozesse sind die

- Übergipfelung
- Planation
- Verwachsung
- Einkrümmung
- Reduktion

Die Blätter der Filicatae und der restlichen Landpflanzen, also der Gymnospermen und der Angiospermen kann man sich durch Planation und Verwachsung von ursprünglich räumlich verzweigten Wedeln entstanden denken.

(Tafelzeichnung) Elementarprozesse der Telomtheorie

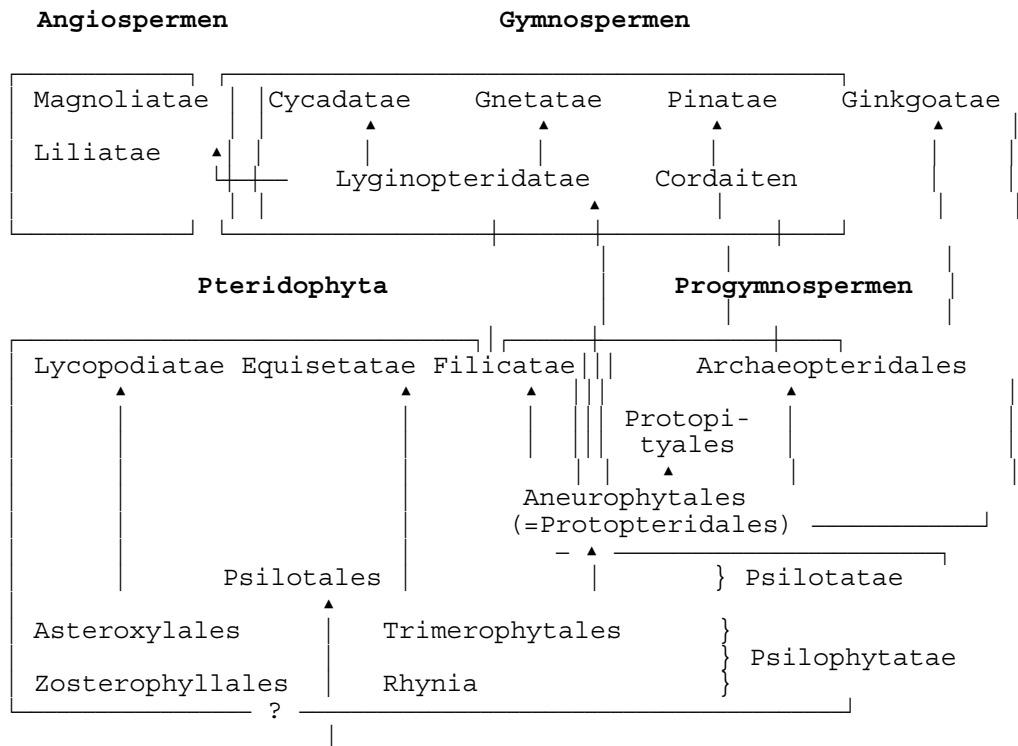
☞ Protopteridales (Strasburger 743)

☞ Entstehung der Makrophylle nach der Telomtheorie [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 3-12]

2.6 Die Evolution der Kormophyten

{Thema nicht behandelt in der Vorlesung}

Da wir bei der Behandlung der phylogenetischen Entwicklung einzelner Gewebe darauf Bezug nehmen müssen, sei hier ein grobes System der Höheren Pflanzen (= Kormophyten) vorangestellt.



In Kürze kann die Evolution der (diploiden) Landpflanzen folgendermassen zusammengefasst werden.

Zu Ende des Silur traten mit den Psilophytatae die ersten Landpflanzen auf. Zu dieser Gruppe gehören Pflanzengruppen mit schon sehr verschiedenem Erscheinungsbild, die nackten, blattlosen Rhyniales oder Trimerophytales und auf der anderen Seite die Asteroxylales und Zosterophylales mit zahllosen kleinen Blättchen.

Die heute noch lebenden Pteridophytengruppen der Lycopodiatae und eventuell der Equisetatae haben sich höchstwahrscheinlich aus den letztgenannten Gruppen entwickelt.

Die Psilotatae, die Filicatae und die Samenpflanzen entstanden aus den blattlosen Formen. Die früher zu den sog. Primofilices oder auch noch zu den Psilophytatae gerechneten Aneurophytales (= Protopteridales) stellt die Basisgruppe für die weitere Entwicklung der Filicatae und der Samenpflanzen dar. Zusammen mit den Archaeopteridales und der kleinen Gruppe der Protopytales zählt man sie heute zu den Progymnospermen.

Aus diesen Progymnospermen haben sich dann die Gymnospermen in 3 mehr oder weniger unabhängigen Linien herausgebildet, und zwar hin zu den Ginkgoatae, den Pinatae und den Lyginopteridatae.

Aus den Lyginopteridatae entwickelten sich die heutigen Gnetatae (*Gnetum*, *Welwitschia*, *Ephedra*), die Cycadatae und die Angiospermen.

4 Morphologie der Achse

Die (Spross-)Achse und eines der den Kormus aufbauenden sog. Grundorgane. Zusammen mit den Blättern bildet sie den Spross, welcher die Gesamtheit der oberirdischen Teile darstellt.

☞ Schema einer Dicotylen [Rauh 1959: 88]

4.2 Der Embryo

Im Samen befindet sich die aus der Zygote gebildete junge Pflanze in Form des Embryos, der in seinem einfachen Bau schon die typische Gliederung des Kormus erkennen lässt. Bei den Magnoliatae, den "Zweikeimblättrigen", besitzt der Embryo - wie der Name sagt - zwei Cotyledonen (= Keimblätter), bei den Liliatae, den Einkeimblättrigen, nur einen Cotyledo.

(Tafelzeichnung) zwei- und einkeimblättriger Embryo; Meristeme, die die drei Grundorgane aufbauen

☞ *Arachis hypogaea* (Erdnuss, Fabaceae); Frucht

☞ *Arachis hypogaea* (Erdnuss, Fabaceae); ausgewachsener Embryo

☞ *Allium cepa* (Zwiebel, Alliaceae); Zwiebel

☞ *Allium cepa* (Zwiebel, Alliaceae); Embryo [Rauh 1959: 18]

4.4 Keimpflanze

An einer jungen Keimpflanze schliesslich erkennt man den vollständigen Grundbauplan der Samenpflanzen.

(Tafelzeichnung) Keimblätter und Plumula, Hypocotyl, Radicula
(Tafelzeichnung) epi- und hypogäische Keimung

- epigäische Keimung

Bei der sog. epigäischen Keimung (z.B. bei *Ricinus communis*) wird der Same und die darin evtl. noch enthaltenen Keimblätter (Cotyledonen) durch Streckung des Hypokotyls über den Erdboden gehoben.

☞ *Ricinus communis* (Euphorbiaceae); Same

☞ *Ricinus communis* (Euphorbiaceae); Samekeimung [Rauh, 1959: 17]

- hypogäische Keimung

Demgegenüber bleibt bei der hypogäischen Keimung (z.B. bei *Phaseolus multiflorus*, Feuerbohne) der Same im oder auf dem Boden. Das erste gestreckte Internodium ist das Epikotyl.

☞ *Phaseolus multiflorus* (Feuerbohne, Fabaceae); hypogäische Keimung (Rauh, W. 1950: 19)

4.6 Internodienstreckung und Wuchsform

Während die Pflanze weiter wächst, bildet sie weitere Blattorgane, bis sie in vielen Fällen schliesslich blüht. Die Länge der zwischen den Ansatzstellen der Blattorganen (Nodien) liegenden Bereiche, die Internodien, ändern hierbei in charakteristischer Weise ihre Länge.

☞ *Centaurea erythraea* (Tausendgüldenkrout); Internodienlängen [Troll 1973: 36]

Ebenso wie in der Ontogenie sich die Internodienlänge ändert, kann diese aber auch art-spezifisch sein. Allein anhand dieses Internodienwachstums kann man einige typische **Wuchsformen** unterscheiden.

4.6.2 Rosettensprosse

Bleibt die Hauptachse einer Pflanze gestaucht, bilden die Blätter eine meist basale Rosette aus. Die **Rosettenpflanzen** unterscheiden sich in ihre Lebensweise.

(Tafelzeichnung) Rosettenpflanzen:
Grundblätter, Stengelblätter,
Schaft

Die **Halbrosettenpflanzen** sind meist zweijährige Pflanzen. Sie bilden im ersten Jahr eine vegetative Rosette wachsen und im zweiten Jahr dann unter Internodienstreckung einen gestreckten Laubspross mit einem terminalen Blütenstand. Diese Wuchs- oder Lebensweise bezeichnet man als **happaxanth-bienn.** Als Beispiele seien hier der

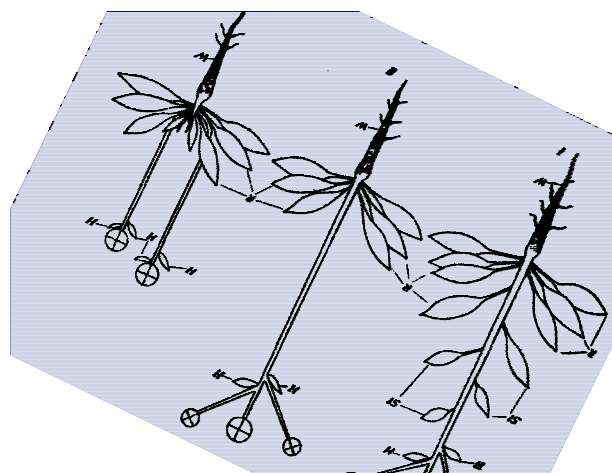


Abb. 3 Wuchsformen von Rosettenpflanzen: I Halbrosettenpflanze, II Ganzrosettenpflanze mit begrenzter und III unbegrenzter Entwicklung (nach Rauh, W. 1950: Abb. 48)

Salat (*Lactuca sativa* var. *sativa*), der Rettich (*Rhaphanus sativus* var. *niger*), der Chicoree (*Cichorium intybus* var. *foliosum*), das Radieschen oder die Futter- und Zuckerrübe genannt.

- ☞ *Lactuca sativa* var. *sativa* (Salat); Keimpflanze
- ☞ *Lactuca sativa* var. *sativa* (Salat); Habitus einer Halbrosettenpflanze
- ☞ *Cichorium intybus* var. *foliosum* (Chicoree); Habitus einer Halbrosettenpflanze

Die **Ganzrosettenpflanzen** wachsen zeitlebens rosettig. Zur Blüte bildet die Hauptachse unterhalb der Terminalblüte bzw. des terminalen Blütenstandes einen unbeblätterten Schaft. Ganzrosettenpflanzen mit begrenzter Entwicklung wie etwa die Erdbeere (*Fragaria vesca*) bilden ebenfalls eine(n) terminal(n) Blüte(nstand) aus. Ihre Weiterentwicklung muss also wie die der Halbrosettenpflanzen aus seitlichen Knospen der Rosettenblätter erfolgen. Die im Mittelmeergebiet angepflanzte Agave (*Agava americana*) ist ebenfalls eine Ganzrosettenpflanze. Sie bildet aber erst nach mehreren Jahren einen Infloreszenzschaff. Die Ganzrosettenpflanzen mit unbegrenzter Entwicklung brauchen ihren Vegetationspunkt nicht zur Bildung einer Infloreszenz auf, sondern wachsen an der Spitze mehrere Jahre vegetativ. Die wie etwa bei Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) oder Wegerich (*Plantago* sp.) in Mehrzahl gebildeten Infloreszenzen werden also seitlich in der Laubblattachseln gebildet.

- ☞ *Fragaria moschata*; Ganzrosettenpflanze mit begrenzter Entwicklung
- ☞ *Agava americana*; blühende Halbrosettenpflanze
- ☞ *Taraxacum officinale*; Ganzrosettenpflanze mit unbegrenzter Entwicklung
- ☞ *Plantago lanceolata*; Ganzrosettenpflanze mit unbegrenzter Entwicklung

4.6.4 Zwiebelspresse

Eine Zwiebel ist ein meist unterirdischer Rosettenspross, bei dem die Blattbasen oder ganze Niederblätter verdickt sind und Nährstoffe speichern. Sie dienen der Überwinterung der Pflanzen, die deshalb bezüglich ihrer Lebensform als Zwiebelgeophyten bezeichnet werden.

Die Achse einer Zwiebel ist stark gestaucht und wird als "Zwiebelkuchen" oder "Zwiebelscheibe" bezeichnet.

(Tafelzeichnung): Zwiebelkuchen

- Schalenzwiebel

Bei der sog. Schalenzwiebel, z.B. von der Küchenzwiebel *Allium cepa*, sind die Basen der Blätter fleischig angeschwollen. Sie umgeben die gestauchte Achse schalenförmig. Die Küchenzwiebel ist eine Ganzrosettenpflanze. Die im ersten Jahr kurz bleibende Hauptachse der Zwiebel streckt sich im 2. Jahr zu einem Infloreszenzschaff. Die Fortführung der Verzeigung erfolgt durch Knospen aus der Achsel von 1 bis 2 der obersten Zwiebelblätter.

- ☞ *Allium cepa* (Küchenzwiebel, Alliaceae); Zwiebel
- ☞ *Allium cepa* (Küchenzwiebel, Alliaceae); Zwiebel [Troll 1973: 105]

- Schuppenzwiebel

Bei der sog. Schuppenzwiebeln, z.B. bei *Lilium candidum*, oder *L. martagon* sind die basalen Niederblätter des Sprosses zu Speicherorganen angeschwollen. Sie überdecken einander dachziegelartig.

Zwiebeln kennen wir hauptsächlich bei Monocotyledonen. Ähnliche Bildungen kommen aber ebenso bei Dicotyledonen vor, wie z.B. beim Knollenfenchel (*Foeniculum vulgare* var.

azoricum).

☞ *Foeniculum vulgare* var. *azoricum* (Knollenfenchel, Apiaceae); Habitus

{Ende Vorlesung 1}

2.3.4 orthotrope Sprossknollen

In der "Längsachse" der Pflanze folgen aufeinander die Hauptwurzel, die Hypokotylregion und die Hauptachse. Diese 3 Zonen können nun einzeln oder gemeinsam zu verdickten Speicherorganen heranwachsen.

(Tafelzeichnung) Rüben und Knollen

"Knollen" definieren wir dabei als Verdickung eines einzigen Organes oder Organteils, also entweder der Achse, des Hypokotyls oder der Wurzel. Bei der orthotropen Sprossknolle ist also lediglich die Hauptachse oberhalb der Kotyledonen zu einem verdickten Speicherorgan umgebildet.

Das bekannteste Beispiel hierfür ist die Kohlrabi (*Brassica oleracea* convar. *acephala* var. *gongyloides*).

In der Jugendentwicklung sieht man deutlich die Entstehung der Verdickung oberhalb der Kotyledonen. An der ausgewachsenen Kohlrabi stehen ausserdem noch die Laubblätter, was ebenso den Achsencharakter der Kohlrabi zeigt. Die ersten 3-4 Internodien der Keimpflanze verlängern sich, danach bleibt die Längenentwicklung im Bereich der späteren Knolle gehemmt. Der Scheitel der Pflanze ist sogar etwas eingesenkt. Die Verdickung selbst entsteht durch starkes Primäres Dickenwachstum des Markes. Zur besseren Nährstoffversorgung werden im Mark markständige Leitbündel gebildet. Bilden diese Bündel Scheiden aus verholzten Sklerenchymzellen aus, so wird die Kohlrabi "holzig". Die Kohlrabi bildet im zweiten Jahr einen terminalen Blütenstand, ist also eine bienne Rosefienpflanze.

☞ *Brassica oleracea* convar. *acephala* var. *gongyloides* (Kohlrabi, Brassicaceae); Habitus

☞ *Brassica oleracea* convar. *acephala* var. *gongyloides* (Kohlrabi, Brassicaceae); Verdickung der Knolle [Troll 1973: 113]

2.3.5 Sprossrübe Bei der Sprossrübe sind im Gegensatz zur Spross- oder Hypokotylknolle alle drei Organteile in die Verdickung mit einbezogen, also die Achse, das Hypokotyl und die Wurzel.

Besonders gut sieht man dies an der Kohlrübe (*Brassica napus* var. *napobrassica*), die früher ein wichtiges Nahrungsmittel darstellte.

Die Kohlrübe (*Brassica napus* var. *napobrassica*) ist eine hapaxanth-bienne Pflanze. Deutlich erkennt man an der Rübe die Beteiligung von Achse, Hypokotyl und Wurzelbereich. Dem Achsenabschnitt, kenntlich an den Blattnarben zu erkennen folgt ein glatter Bereich des Hypokotyls, und an der Basis zeigen die Seitenwurzeln, dass es sich hier um den Wurzelabschnitt handelt. Die Verdickung erfolgt zum grössten Teil durch starke Holzbildung im Wurzel- und Hypokotylbereich. Im kurzen Sprossabschnitt überwiegt der zentrale Markkörper.

☞ *Brassica napus* var. *napobrassica* (Kohlrübe, Brassicaceae); Habitus

Die Knollensellerie (*Apium graveolens* var. *rapaceum*) zeigt äusserlich die gleiche Zonierung. Bei der Knollensellerie (*Apium graveolens* var. *rapaceum*) beruht die Verdickung jedoch insgesamt hauptsächlich auf einem stark vergrösserten Markkörper, der von zahlreichen Leitbündeln durchzogen ist.

☞ *Apium graveolens* var. *rapaceum* (Knollensellerie, Apiaceae); Habitus

☞ *Apium graveolens* var. *rapaceum* (Knollensellerie, Apiaceae); Sprossrübe [Rauh 1959: 140]

2.3.6 Hypokotylknolle Eine Hypokotylknolle ist ein Speicherorgan, welches durch Verdickung allein des Hypokotylbereiches entsteht.

Beispiele sind etwa das Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*) und die Rote Beete (*Beta vulgaris* var. *conditiva*, Chenopodiaceae).

Beim Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*) die Verdickung durch sekundäres Dickenwachstum mit überwiegendem Xylemteil zustande. Die Primäre Rinde wird dabei gesprengt, an der fertigen Knolle sieht man also die durch Anthocyan rot gefärbte Sekundäre Rinde. Werden die Radieschen zu spät geerntet, so sind sie durch Bildung von Interzellularen "pelzig" geworden.

- ☞ Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*, Brassicaceae); Hypocotylknolle
- ☞ Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*, Brassicaceae); Hypocotylknolle [Rauh 1959: 42]

Die Rote Beete (*Beta vulgaris* var. *conditiva*, Chenopodiaceae) verdickt den Hypokotylbereich durch ein anomales Sekundäres Dickenwachstum mit aufeinanderfolgenden konzentrischen Kambien.

- ☞ *Beta vulgaris* var. *conditiva* (Rote Bete, Chenopodiaceae)

{Andere Beispiele für Arten mit Hypocotylknollen sind der Knollenkerbel (*Chaerophyllum bulbosum*, Apiaceae) und *Bunium bulbocastanum* (Apiaceae). Die Knollen auch dieser Pflanzen sind essbar.

- ☞ *Chaerophyllum bulbosum* (Apiaceae)
- ☞ *Bunium bulbocastanum* (Apiaceae)

}
Ausdauernde Hypocotylknollen bildet das Alpenveilchen (*Cyclamen persica*) und der Winterling (*Eranthis hiemalis*).

- ☞ *Cyclamen persica* (Alpenveilchen); Hypocotylknolle
- ☞ *Eranthis hiemalis* (Winterling, Ranunculaceae); Hypocotalknolle

2.3.8 Windesprosse

Windesprosse bilden in ihrem Primärspross langgestreckte Internodien. Die Achsen weisen nur eine geringe Verdickung auf und erlangen dadurch Stabilität, dass sie sich um eine Stütze winden. Die kreisenden Bewegungen (Circumnutationen) der Sprossspitze kommen durch ungleichmässiges Längewachstum in der Achse zustande. Die Sprossspitzen beschreiben bei ihrer Bewegung einen Kreis von bis zu 150 cm (*Hoya carnosca*).

Die meisten Windepflanzen sind "linkswindend" (in Aufsicht entgegen dem Urzeigersinn, z.B. die Feuerbohne *Phaseolus coccinea*) und umschlingen ihre Unterlage in einer Rechtsschraube.

- ☞ *Phaseolus coccinea* (Feuerbohne, Fabaceae)

Der Hopfen (*Humulus lupulus*) und der Geissklee (*Lonicera periclymenum*) sind "rechtswindend". Sie bilden mit ihrem Spross eine Linksschraube.

- ☞ *Humulus lupulus* (Hopfen); Blütenstände
- ☞ *Humulus lupulus* (Hopfen), Habitus

2.5 Die Verzweigung der Achse

2.5.2 dichotom (gabelig)

Eine **Verzweigung** ohne Blattbezug kommt heute nur bei den Pteridophyten vor. Spaltet sich das Scheitelmeristem dabei in zwei identische Teile, so liegt eine dichotome oder gabelige Verzweigung vor. Sie wird als **isotom** bezeichnet, wenn zwei gleich starke Gabeläste

entstehen und **anisotom**, wenn sich diese in ihrer Stärke unterscheiden.

☞ Verzweigung bei Lycopodien [Strasburger, E. 1978: 110]

2.5.4 seitlich

Bei den Gymnospermen und Angiospermen erfolgt die Verzweigung stets in Bezug zu einem Blatt (Phyllomkonjuncte Verzweigung).

(Tafelzeichnung) axilläre und metatope Verzweigung

(b) axillär

Die Verzweigung erfolgt im "typischen" Falle direkt in der Achsel eines Tragblattes.

☞ *Datura* sp. (Solanaceae); Achselspross

(d) metatop

Häufig erfolgt aber die Verzweigung etwas in Richtung der Achse oder des Blattes hin "verschoben". Man spricht dann von Wachstumsverschiebungen oder Metatopien.

Bei der **konkauleszenten** Verschiebung (z.B. bei der Walnuss *Juglans regia* oder in der Infloreszenz der Solanaceae) liegt die Knospe etwas oberhalb der eigentlichen Blattachsel. Sie ist "morphologisch" am Spross hinaufgewachsen.

- ☞ *Juglans regia* (Walnuss, Juglandaceae); konkauleszenze Knospen
- ☞ *Solanum tuberosum* (Kartoffel, Solanaceae); Blütenstand
- ☞ *Solanum tuberosum* (Kartoffel, Solanaceae); Blütenstand (Strasburger: 170)

Bei der **Rekauleszenz** (z.B. beim Bergflachs *Thesium* sp.) scheint die Knospe auf die Blattfläche oder den Blattstiel hinaus verschoben.

- ☞ *Thesium alpinum*; Habitus
- ☞ *Thesium bavarum*; Blütenstand

(f) Beispresse

Ausser der einen Achselknospe können sich in der Blattachsel noch weitere Knospen befinden. Sie werden als Beiknospen bezeichnet und können in unterschiedlicher Anordnung vorliegen.

(Tafelzeichnung) Achselknospen und Metatopien

Serielle Beiknospen bilden eine Längsreihe an der Achse. Ihre Entwicklung erfolgt entweder **aufsteigend** (z.B. bei der Heckenkirsche *Lonicera xylosteum*) oder **absteigend** (z.B. bei der Eschenblättrigen Flügelnuß *Pterocarya fraxinifolia*).

- ☞ *Lonicera xylosteum* (Heckenkirsche, Caprifoliaceae; seriell aufsteigende Beiknospen)
- ☞ *Pterocarya fraxinifolia* (Eschenblättrige Flügelnuß, Juglandaceae); Habitus
- ☞ *Pterocarya fraxinifolia* (Eschenblättrige Flügelnuß, Juglandaceae); seriell absteigende Beiknospen

Solche Beiknospen werden bei der Walnuss (*Juglans regia*) schon am Embryo in der Frucht und zwar in der Achsel der Cotyledonen gebildet.

- ☞ *Juglans regia* (Walnuss); Zweig mit Früchten
- ☞ *Juglans regia* (Walnuss); Früchte
- ☞ *Juglans regia* (Walnuss); Embryo mit serial absteigenden Beiknospen

- kollaterale Beiknospen

In einer oder mehreren Querreihen stehende Beiknospen werden als kollateral bezeichnet. Auf einer solchen Beiknospenbildung beruht die Anordnung der Bananenfrüchte (*Musa x paradisiaca*) oder der Knoblauchzehen (*Allium sativum*).

- ☞ *Musa x paradisiaca* (Banane, Musaceae); Handelsware
- ☞ *Musa x paradisiaca* (Banane, Musaceae); Blütenstand, kollaterale Beiknospen
- ☞ *Allium sativum* (Knoblauch, Alliaceae); kollaterale Beiknospen

(h) Zusatzsprosse

Wenn ausser diesen allesamt auf Blattachsen zurückzuführenden Seitensprosse noch zusätzlich Verzweigungen entstehen, welche mit keinem Tragblatt in Verbindung gebracht werden können, so spricht man von Zusatzsprossen.

- Wurzelsprosse

Viele Pflanzen können direkt aus der Wurzel neue Sprosse bilden. Besonders lästig ist diese Fähigkeit bei einigen Gartenunkräutern wie die Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense*), die man deshalb kaum ausrotten kann. Die Robinie (*Robinia pseudacacia*) wird wegen dieser Fähigkeit auch zur Befestigung (und natürlich zur Stickstoffanreicherung) von Böden benutzt. Ausgerottet werden kann diese Pflanze danach aber kaum mehr. Weitere Beispiele sind der Kleine Sauerampfer (*Rumex acetosella*) sowie Arten der Gattung *Rosa*, *Rubus*, *Corylus* und *Populus*.

- ☞ *Rumex acetosella* (Kleiner Sauerampfer); Wurzelsprossbildung [Troll 1973: 369]

- Blattsprosse

Wenige Pflanzen vermögen an ihren Blättern der vegetativen Vermehrung dienende Tochterpflanzen zu bilden. Bekannt ist dies vom Brutblatt (*Kalanchoe sp. = Bryophyllum sp.*) oder von *Begonia hispida var. cucullifera*.

- ☞ *Kalanchoe sp.* (Bryophyllum); Blattsprosse
- ☞ *Begonia hispida var. cucullifera*; Blattsprosse
- ☞ *Begonia rex* (Begoniaceae); Blattsprosse

(j) Adventivsprosse

Adventivsprosse entstehen an den verschiedensten Stellen des Pflanzenkörpers. Ausgelöst wird ihre Bildung etwa durch eine äussere Verletzung. Der Stockausschlag nach dem Fällen eines Baumes ist eine solche adventive Sprossbildung. Er wurde früher für die sog. Niederwaldwirtschaft benutzt (z.B. *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica*).

- ☞ *Fraxinus excelsior* (Esche); Stockausschlag
- ☞ *Fagus sp.* (Buche, Fagaceae); Stockausschlag

{Ende Vorlesung 2}

2.6 Seitensprossbildung und Wuchsform

2.6.2 Anordnung der Seitensprosse

Jede Pflanze hat die Fähigkeit sich in der geschilderten Weise zu verzweigen. Die Verzweigung kann selbstverständlich nicht gleichzeitig aus allen Knospen erfolgen. Die verschiedenen Wuchsformen der Pflanzen unterscheiden sich vielmehr durch die Förderungsweise der Seitensprossbildung.

In longitudinaler Richtung am Spross unterscheiden wir eine basitone, akrotone oder mesotone Förderung der Knospen. Diese Bezeichnungen gelten sowohl für einen orthotropen Hauptspross als auch für plagiotrope Seitenachsen.

Bei plagiotropen Seitenachsen können die an der Oberseite, an der Unterseite oder die beiden Flanken stehenden Knospen gefördert sein. Man bezeichnet diese Förderung jeweils als epiton, hypoton und amphiton (= lateroton).

(Tafelzeichnung) orthotroper Hauptspross mit basitoner, akrotoner oder mesotoner Förderung der plagiotropen Seitenknospen

(Tafelzeichnung) Seitenspross in der Achsel eines Tragblattes mit epitoner, amphitoner (= laterotoner) und hypotoner Förderung

Die Wuchsform von Bäumen, Sträuchern und Stauden kommen nun durch eine ganz spezifische Kombination dieser Förderungen von Haupt- und Seitenachsen zustande.

2.6.4 Bäume

Bei ständigem Weiterwachsen der Hauptachse einer Pflanze oder bei deutlicher und fortwährender Acrotonie der Verzweigung ergibt sich die Wuchsform eines Baumes. Je nach Verhalten der Terminalknospe unterscheidet man monopodiale und sympodiale Bäume.

Monopodial sind etwa die Nadelbäume, die Esche (*Fraxinus excelsior*), die Eiche (*Quercus sp.*) oder die Rotbuche (*Fagus sylvatica*), **sympodial** die Linde (*Tilia sp.*), die Ulme (*Ulmus sp.*) oder die Kastanie (*Castanea sativa*).

Die Ahornarten (*Acer sp.*) und die Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*) zeigen zunächst monopodialen und nach Erreichen der Blühreife sympodialen Wuchs der Hauptachse.

☞ *Araucaria heterophylla* (Zimmertanne); Monopodialer Baum

☞ *Fraxinus excelsior* (Esche); monopodialer Baum

☞ *Tilia platyphyllos* (Sommerlinde); sympodialer Baum

2.6.6 Sträucher

Strauchartiger Wuchs entsteht grundsätzlich bei basitoner Förderung der Seitenknospen, durch Schösslinge an der Basis letztjähriger Triebe.

Die weitere Verzweigung dieser Triebe kann nun wiederum einer unterschiedlicher Förderung unterliegen. Bei **acrotoner** (acroton-hypotoner) Förderung ergibt sich ein aufrechter Wuchs. Dies ist der Fall bei der Hasel (*Corylus avellana*), der Linde (*Tilia sp.*) oder der Ulme (*Ulmus sp.*; Beispiele nach Rauh 1950). Bei **meso-epitoner** Förderung entsteht eine bogige

Form dieser Triebe. Dies ist typisch für den Hollunder (*Sambucus nigra*), die Berberitze (*Berberis vulgaris*) und die Rosa-Arten (*Rosa* sp.).

Tafelzeichnung: Förderung der Verzweigung bei Hasel und Hollunder

☞ *Corylus avellana* (Hasel); Wuchsform

☞ *Sambucus nigra* (Hollunder, Caprifoliaceae); meso-epitone Förderung der Seitenzweige

2.6.8 Stauden

Ebenso wie bei den Sträuchern unterliegt auch bei den Stauden (= "mehrjährige Kräuter") die Hauptachse einer basitonnen (und hypotonen) Förderung. Die jeweiligen oberirdischen Teile sterben bei den Stauden im Winter vollständig ab. Erneuerungsknospen befinden sich entweder dicht über dem Boden (Hemikryptophyten) oder in der Erde (Krypto- oder Geophyten).

☞ Stauden; Rauh 1959: 128

☞ *Urtica dioica*, Habitus

2.6.10 Langtrieb/Kurztrieb-Organisation

Bei vielen Pflanzen findet man besonders gestaucht Seitenachsen oder Kurztriebe, die oft auch im Dienste der Fortpflanzung stehen. Hier kann man von einer Langtrieb/Kurztrieb-Organisation sprechen.

Bei vielen Vertretern der Rosaceae bilden ausschliesslich die Kurztriebe Blüten, wie wir es etwa von der Birne (*Pyrus communis*) oder der Kirsche (*Prunus avium*) kennen. Bei der Lärche (*Larix decidua*) werden z.B. die Zapfen und die männlichen Blüten ausschliesslich an den Kurztrieben gebildet.

Tafelzeichnung: Kurztrieb/Langtriebbildung bei Beerensträuchern

☞ *Pyrus communis* (Birne); Kurztrieb

☞ *Larix decidua* (Lärche); Kurztriebe

2.6.12 Ausläufersprosse

Ausläufersprosse oder Stolonen dienen meist der vegetativen Ausbreitung der Pflanze. Es handelt sich um orthotrop wachsende Seitensprosse mit meist gestreckten Internodien und reduzierten Blattorganen (Niederblätter).

(b) oberirdisch

Oberirdisch wachsen diese Sprosse z.B. beim Günsel (*Ajuga reptans*) oder bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*).

☞ *Ajuga reptans* (Kriechender Günsel, Lamiaceae); oberirdische Ausläufer

☞ *Fragaria moschcata*; oberirdische Ausläufer

Bei der Erdbeere (s. Troll 1957: 135; "Prakt. Morph. I; Rauh 1950: 57) werden die Ausläufer in der Achsel der obersten der rosettig angeordneten Laubblätter gebildet. Sie besitzen zwei stark verlängerte Internodien und meist zwei Knoten mit Niederblättern, die ihrer Stellung nach die Vorblätter sind. Nach den beiden Vorblättern bildet der Ausläufer am Ende eine sich aufrichtende Achse mit einer neuen Laubblattrosette. Die orthotrope, erstarkende Rosette bildet an den Knoten sprossbürtige

Wurzeln und wird so von der Mutterpflanze unabhängig. Die einzelnen Ausläufer können sich aus den Achseln der Vorblätter verzweigen.

Die jeweils gebildeten Blattrosetten schliessen ihr Wachstum erst im folgenden Jahr mit der Bildung einer terminalen Infloreszenz ab. Die dann neben der Infloreszenz stehenden Laubblätter gehören zu neuen, aus der Achsel der letztjährigen Laubblätter austreibenden Seitentriebe (bei der Wildform nur ein Trieb). Diese seitlichen Rosetten bilden dann ihrerseits neue Ausläufersprosse.

Eine Besonderheit stellen die sog. Wandersprosse der Brombeeren (*Rubus fruticosus*) dar. Die bei Kulturformen bis 3-5m langen Triebe neigen sich im Laufe ihres Wachstums bogig nach unten. In Bodennähe werden bei wenig verlängerten Internodien nur noch Niederblätter gebildet. In Spitzennähe werden ausserdem zahlreiche sprossbürtige Wurzeln angelegt, die bei Bodenberührung austreiben und die sich nun negativ geotrop aufrichtende Endknospe mehrere Zentimeter in den Boden hineinzieht. Im nächsten Frühjahr wächst die Endknospe zu einem neuen Trieb aus und bildet auch an ihrer Basis weitere Seitenschösslinge. Die Blütenbildung erfolgt an jedem Trieb erst im darauffolgenden Jahr. Die abgeblühten Triebe sterben jeweils ab.

☞ *Rubus fruticosus* (Brombeere); Wandersprossen im Schema [Rauh 1950: 68]

☞ *Rubus fruticosus* (Brombeere); Bewurzelte Triebspitze [Rau 1950: 67]

(d) unterirdisch

Bei der Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) entstehen die unterirdischen, sprossbürtig bewurzelten und mit Niederblättern versehenen Stolonen an den basalen Knospen von Cotyledonartrieben. Die Ausläufer bilden nach Umstimmung zum orthotropen Wuchs einen acroton verzweigten, sympodialen Laubspross.

☞ *Vaccinium myrtillus* (Heidelbeere); Habitus

☞ *Vaccinium myrtillus* (Heidelbeere); Ausläufer [Rauh 1950: 212]

Typische unterirdische Ausläufer bilden ebenso die Zaunwinde (*Calystegia sepium*) und die Quecke (*Agropyrum repens*). Durch diese Ausläufer sind diese Pflanzen als "Unkräuter" schlecht ausrottbar.

2.6.14 Ausläuferknollen

Seitensprosse können auch zu Speicherorganen anschwellen. Diese werden als Ausläuferknollen oder einfach als (plagiotrope) Sprossknollen bezeichnet.

Bei der **Kartoffel** (*Solanum tuberosum*) entstehen sie in den Achseln von im unterirdisch liegenden Teil der Hauptachse gebildeten Niederblättern. Die Enden der sprossbürtige Wurzeln bildenden Ausläufer schwellen durch primäres Dickenwachstum zur Kartoffel an. An der Kartoffel sind unscheinbare Niederblätter mit ihren Achselknospen als sog. Augen sichtbar. In Kultur wird der Ertrag durch das sog. Häufeln gesteigert. Hierdurch wird der unterirdische Sprosstheil und damit die Zone der stolonienbildenden Niederblätter verlängert.

☞ *Solanum tuberosum* (Kartoffel); Habitus

☞ *Solanum tuberosum* (Kartoffel); Knollenbildung [Rauh 1959: 69]

Ausläuferknollen werden ebenso gebildet von der Knolligen Sonnenblume (*Helianthus tuberosus*), dem Knollenziest (*Stachys tuberosa*) und der Erdmandel (*Cyperus esculentus*).

2.6.16 Rhizomsprosse

Rhizome (oder Erdsprosse) sind "unterirdische, plagiotrop wachsende, verdickte Sprossachsen, an denen Internodiensteckung unterbleibt" (Rauh 1950: 60). Sie dienen der Nährstoffspeicherung und sind anders als die plagiotropen Sprossknollen mehrere Jahre lebensfähig. Die Rhizome wachsen an der Spitze kontinuierlich weiter und sterben im alten Bereich allmählich ab. Aus diesem Grund besitzen sie auch keine Hauptwurzel, sind also homorrhiz bewurzelt. Rhizome wachsen monopodial oder sympodial.

☞ monopodiale und sympodiale Rhizome [Rauh 1950: 71]

(b) monopodial

Monopodiale Rhizome (z.B. von der Einbeere *Paris quadrifolia*) haben eine durchgehende Hauptachse. Knospen in den Achseln von Niederblättern an ihrer Oberseite bilden einjährige Laubsprosse aus.

☞ *Paris quadrifolia* (Einbeere); Habitus

(d) sympodial

Sympodiale Rhizome (z.B. bei *Polygonatum multiflorum* und *Iris sp.*) bilden jedes Jahr einen sich im Frühjahr aufwärts krümmenden Blühspross aus.

Das Rhizom wird bei *Polygonatum sp.* von einem und bei *Iris sp.* von zwei basalen Seitensprossen fortgesetzt. Man spricht deshalb von monochasialen und dichasialen, sympodialen Rhizomen.

Weitere Beispiele von rhizombildenden Pflanzen sind das Buschwindröschen (*Anemone nemorosa* (Ranunculaceae) und der Ingwer (*Zingiber officinale*, Zingiberaceae).

☞ *Polygonatum sp.* (Salomonssiegel); Habitus mit Früchten

☞ *Polygonatum verticillatum*; Rhizom

☞ *Zingiber officinale* (Ingwer, Zingiberaceae); Rhizom

☞ *Asparagus officinale* (Spargel, Asparagaceae); Habitus

2.6.18 Rankensprosse

Rankensprosse sind mit unscheinbaren Hochblättern besetzte oder blattlose, langgestreckte Achsen, die dem Festhalten der Pflanze an einer Unterlage dienen.

Der Wein (*Vitis vinifera*, Vitaceae) bildet einen sympodial verzweigten Spross aus. Jedes Sympodialglied, vom Winzer als "Lotte" bezeichnet, endet in einer terminalen, verzweigten Ranke. Unterhalb der Lottentriebe stehenden als absteigende Beiknospen die sog. "Geizen". Diese Knospen werden nach dem Austreiben ausgebrochen ("Ausgeizen").

☞ *Vitis vinifera* (Weinrebe, Vitaceae); Sprossenden [Rauh 1959: 74]

☞ *Passiflora edulis* (Passionsblume, Grenadille, Passifloraceae); Sprossranke

Als weiteres Beispiel einer Sprossranken bildenden Pflanze sei die Grenadille (*Passiflora edulis*, Passifloraceae) genannt.

Beim Wilden Wein (*Parthenocissus sp.*, Vitaceae) sind die Rankenenden zu Haftorganen umgebildet.

☞ *Parthenocissus sp.* (Wilder Wein, Vitaceae); Haftranken

2.6.20 Kurztriebdornen

Dornen sind zu Spitzen umgebildete Achsen, Blätter oder Wurzeln. Im Gegensatz zu den Stacheln, die Emergenzen darstellen, sind an ihrer Bildung also stets ganze "Grundorgane" beteiligt.

Kurztriebdornen haben etwa der Weissdorn (*Crataegus monogyna*, Rosaceae) oder die Schlehe (*Prunus spinosa*, Rosaceae). An rudimentären Hochblättern kann man erkennen, dass es sich hier um umgewandelte Sprosse handelt.

- ☞ *Crataegus monogyna* (Weissdorn, Rosaceae);
- ☞ *Prunus spinosa* (Schlehdorn, Rosaceae); Habitus mit Sprossdornen

Verzweigte Kurztriebdornen bildet der Stechginster (*Ulex europaea*, Fabaceae).

- ☞ *Ulex europaeus* (Stechginster, Fabaceae); verzweigte Kurztriebdornen

2.6.22 Flachspresse s.l. (Cladodien)

(b) Platykladien

Bei den Flachspressen im engeren Sinne oder Platykladien sind Haupt- und Seitenachsen stark abgeflacht. Die Beblätterung ist reduziert, und die "grünen" Achsen übernehmen die Photosynthese. Beispiele sind die Gattungen *Opuntia* (Cactaceae), *Homalocladium* (*Muehlenbeckia*, Liliaceae).

- ☞ *Opuntia vulgaris* (Cactaceae); Habitus
- ☞ *Homalocladium platycladium* (*Muehlenbeckia*, Liliaceae); Habitus
- ☞ *Homalocladium platycladium* (*Muehlenbeckia*, Liliaceae); Platykladien

(d) Phyllokladien

Phyllokladien sind abgeflachte Seitenachsen, die äusserlich wie Blätter aussehen und deren Assimilationsfunktion übernehmen. Das bekannteste Beispiel ist der im Mittelmeergebiet vorkommende Mäusedorn (*Ruscus aculeatus*, Ruscaceae). Im jungen Entwicklungsstadium der Zweige erkennt man hier noch die hinfälligen Tragblätter der Phyllokladien. Die Blüten entstehen hier scheinbar auf einem "Blattorgan".

- ☞ *Ruscus aculeatus* (Mäusedorn, Ruscaceae); Habitus

Ganz ähnliche Phyllokladien bildet die Gattung *Semele* (*Semele androgyna*, Liliaceae) aus.

- ☞ *Semele androgyna* (Liliaceae); Zweig mit Phyllokladien

Phyllanthus angustifolius (Euphorbiaceae) hat lanzettliche Phyllokladien, an deren Kanten die zahlreichen Blüten(stände) stehen.

- ☞ *Phyllanthus angustifolius* (Euphorbiaceae); Zweig mit Phyllokladien

2.6.24 Bulbillen

Bulbillen (s. Troll 1937 S. 563) sind zu vegetativen Diasporen umgewandelte Achselknospen. Aufgrund ihrer Funktion stellen sie eine kleine, gestauchte Pflanze dar mit einem Achsen-, Blatt- und Wurzelabschnitt. Man kann sie danach näher benennen, welcher Teil zur Speicherung der Nährstoffe angeschwollen ist .

(Tafelzeichnung) Formen von Bulbillen

(b) Blattbulbillen (= Brutzwiebeln)

Blattbulbillen (= Brutzwiebeln) speichern die Nährstoffe in angeschwollenen Blattorganen, die an einer gestauchten Achse inserieren (z.B. bei *Lilium bulbiferum* oder beim Zwiebel-Zahnwurz *Dentaria bulbifera*).

Bei der Zwiebelzahnwurz (*Dentaria bulbifera*, Brassicaceae) werden sie in den Blattachseln unterhalb der oft reduzierten Infloreszenz gebildet.

☞ *Dentaria bulbifera* (Zwiebel-Zahnwurz, Brassicaceae); Habitus

☞ *Dentaria bulbifera* (Zwiebel-Zahnwurz, Brassicaceae); Blattbulbillen [Troll 19???: 440]

Saxifraga granulata bildet die Brutzwiebeln in den Achseln der basalen Laubblätter des Blütenstengels.

☞ *Saxifraga granulata* [Troll 19???: 439]

(d) Wurzelbulbillen

Bei den Wurzelbulbillen etwa vom Scharbockskraut (*Ranunculus ficaria*) ist die (homorrhiz entstandene) Wurzel stark angeschwollen. Sie befinden sich in den Achseln der Laubblätter.

☞ *Ranunculus ficaria* (Scharbockskraut, Ranunculaceae); Habitus

☞ *Ranunculus ficaria* (Scharbockskraut, Ranunculaceae); Wurzelbulbillen [Troll 19???: 443]

(f) Achsenbulbillen

Am seltesten sind die Achsenbulbillen, bei denen also der Achsenteil der Bulbille besonders verdickt ist. Bei *Polygonum viviparum* und *P. bulbiferum* stehen sie im unteren Teile der Infloreszenz, wobei die Blütenbildung auch ganz unterdrückt sein kann.

☞ *Polygonum viviparum* (Polagonaceae) [Troll 19@@: 441]

Bei einigen *Dioscorea*-Arten (*D. batatas*, *D. macroura*) werden an den oberirdischen Achsen "Luftknöllchen" gebildet. Diese besitzen mehrere Knospen, die serial-absteigenden Beiknospen (! bei Monokotyledonen) entsprechen.

Die einigen Gräsern (z.B. bei *Poa alpina* var. *vivipara*, Poaceae) werden in den Ährchen des Blütenstandes vegetative Knospen gebildet, die der vegetativen Ausbreitung dienen.

☞ *Poa alpina* var. *vivipara* (Poaceae); Brutknospenbildung

{Ende Vorlesung 3}

4 Anatomie der Achse

4.2 Der Primäre Bau

Die Gewebe, die durch unmittelbare Tätigkeit des Sproßscheitelmeristems entstehen, bilden die sog. Primäre Achse. Nach Sachs (1870) kann man anatomisch grundsätzlich folgende Gewebesysteme unterscheiden: das Abschluss- oder Hautgewebe, das Leitgewebe und das Grundgewebe. Sie sind in einem Querschnitt durch eine junge Achse deutlich sichtbar.

Topographisch kann man auf einem Querschnitt unterscheiden: Epidermis, Rinde (= Grundgewebe ausserhalb des Leitbündelringes), Markstrahlen (= Grundgewebe zwischen den Leitbündeln), Mark (= Grundgewebe zwischen den Leitbündeln) und die Leitbündel.

 Ranunculus repens; Ausläufer quer, primäre Achse

Die drei Gewebesysteme werden in den Bildungsgeweben oder Meristemen gebildet.

4.2.2 Bildungsgewebe (= Meristeme)

An dieser Stelle sei deshalb eine allgemeine Charakterisierung und Terminologie der Bildungsgewebe (Meristeme) des gesamten Pflanzenkörpers eingefügt.

(b) Einteilung der Bildungsgewebe

- nach Produkten

Definition:

Diese Einteilung in **Primäre** und **Sekundäre Meristeme** wird in der Literatur unterschiedlich gehandhabt. Am einfachsten benutzt man die Begriffe zur Einteilung nach dem, was aus den jeweiligen Meristeme hervorgeht. Primäre Meristeme (= etwa Ur- oder Promeristem) sind danach diejenigen Meristeme, die den Primären Pflanzenkörper aufbauen. Eine häufig benutzte, aber etwas unsaubere Definition wäre auch die: Meristeme, die sich direkt vom embryonalen Gewebe des Embryos herleiten lassen.

 Biophytum dendroides; Emryoentwicklung [Strasburger: 98]

Einteilung:

Zu den **Primären Meristeme** gehören also die **Apikalmeristeme** von Achse, Blatt und Wurzel und die **Restmeristeme**. Restmeristeme sind solche Meristeme, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Apikalmeristemen stehen und noch in älteren Pflanzenteilen tätig sind. Dies ist der Fall bei den sog. **interkalaren Meristemen** z.B. an den Stengelknoten der Gräser oder im Karpophor der Erdnuss. Ebenso wird das fasciculäre Kambium zu den Restmeristemen gezählt. Manchmal wird auch das gesamte Prokambium als Restmeristem bezeichnet.

Sekundäre Meristeme oder Folgermeristeme bauen demgegenüber den Sekundären Pflanzenkörper auf. Es gehören hierzu das interfasciculäre Kambium und das Korkkambium bzw. die Korkkambien.

Nicht ganz in dieses Schema passen die sog. **Meristemoide**. Hiermit werden solche Zellen bezeichnet, die weitab vom Scheitel "wieder meristematisch werden". Die Bezeichnung wird oft angewandt für die Spaltöffnungsmutterzellen oder für Zellen, die Trichome bilden.

- Topographie

Topographisch unterscheiden wir Apikalmeristeme und Laterale Meristeme. Zu den **Apikalmeristemen** gehören die Scheitelmeristeme von Achse und Wurzel und das Blattrandmeristem des Blattes. Sie befinden sich terminal an den genannten Organen und ermöglichen das Spitzenwachstum bzw. beim Blatt das Randwachstum. Zu den **Lateralmernistemen** gehören alle sog. Kambien der Achse und der Wurzel, also das Kambium, welches das Sekundäre Dickenwachstum bewirkt und alle Korkkambien. Die Kambien haben in Achse und eine zylindrische Form.

(d) Cytologische Charakterisierung

Die sog. "typische" meristematische Zelle bezeichnet man auch als "eumeristematisch" (KAPLAN 1937) oder als "ur"meristematisch. In histologischen Schnitten wird sie meist dunkler als die umliegenden Zellen angefärbt.

☞ *Lepidium sativum*; meristematische Zelle aus der Wurzelspitze [Gunning & Steer 1980: Taf. 2]

Die Zellen sind charakterisiert durch

- * wenig ER
- * wenigstrukturierte Mitochondrien
- * grossen Zellkern
- * dünne Zellwand
- * hohe Peroxidaseaktivität
- * Proplastiden
- * Fehlen ergastischer Einschlüsse

Ausnahmen gibt es aber auch hier. So können z.B. Korkkambien Chloroplasten, Strahlinitia- len Stärke und Gerbstoffe, und Embryonen ebenfalls Stärke enthalten.

(f) Der Scheitel der Pteridophyten

Die Pteridophyten besitzen am Sprossscheitel eine **Scheitelzelle** oder mehrere **Apikalinitia** ("Scheitelzellgruppe").

Dreischneidige Scheitelzellen sind in ihrer Form meist pyramidal, sie kommen vor bei Equisetatae, Lycopodiatae p.p., Psilotatae, den meisten leptosporangiaten Filicatae und den eusporangiaten Filicatae p.p.

Zweischneidige Scheitelzellen sind lenticulat, sie kommen vor bei Wasserfarne und beim Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*).

Scheitel mit **Apikalinitia** kommen vor bei Lycopodiatae p.p. (*Selaginella* (2-5)), eusporangiaten Filicatae p.p. und leptosporangiaten Filicatae p.p..

(Tafelzeichnung) 1 bis 5-schneidige Scheitelzellen

☞ pyramidale und lenticulare Scheitelzellen [Esau, K. 1969: 21]

☞ Scheitel der Pteridophyten [Fahn, A. 1974: 27]

☞ *Asplenium bulbiferum*; Scheitel [Foster, A.S., Gifford, E.M. 1974: 13-2]

☞ *Adiantum cuneatum*; Scheitel [Hagemann, W. 1964: 2]

(h) Der Scheitel der Samenpflanzen

- Zonierung nach Hagemann (1971)

Nach Hagemann (1971) kann man in Sprossscheiteln folgende Zonierung bzw. Meristem-anordnung beobachten. Den distalen Bereich des Scheitels nimmt die **Initialzone** ein. Sie zeigt wenig Teilungsaktivität und entspricht dem schon genannten Ruhezentrum. An den Stellen, an denen gerade ein neues Blatt am Scheitel ausgegliedert wird, ist an den Flanken der Initialzone ein Bereich erhöhter Teilungsaktivität, das **Flankenmeristem** zu erkennen. Der Bereich um die Initialzone, in welchem dieses Flankenmeristem und damit die Ausgliederung eines Blattes auftreten kann, bezeichnet man deshalb auch als die **Zone der Primären Morphogenese**. An den Bereich des Flankenmeristems schliessen sich nun basal diejenigen Meristeme an, nämlich das **Markmeristem**, das **Rindenmeristem** und das **Prokambium**, aus welchem sich grösstenteils das Leitgewebe differenziert. Hinzu kommt noch die äusserste Meristemschicht der Pflanze, das **Dermatogen**, welches die Epidermis bildet. Die genannten vier Meristeme bilden zusammen die gewebebildenden oder **histogenetischen Zone**. Das Rindenmeristem und besonders das Markmeristem zeigen deutlich die Bildung von longitudinalen Zellreihen, sind also ein Beispiel für ein sog. "Rippenmeristem".

Initialzone und die Zone der Primären Morphogenese bezeichnet man zusammen auch als **Vegetationspunkt**, alle drei genannten Zonen als **Vegetationskegel** oder **Sprossscheitelmeristem**.

In der histogenetischen Zone haben wir also die Meristemgewebe vorliegen, welche die eingangs erwähnten Gewebesysteme des Primären Pflanzenkörpers hervorbringen, nämlich das Hautgewebe, das Leitgewebe und das Grundgewebe.

(Tafelzeichnung) Sproßscheitelorganisation nach Hagemann (1971)

☞ *Liriodendron tulipifera* (Tulpenbaum, Magnoliaceae); Habitus

☞ *Liriodendron tulipifera*; Scheitelorganisation [Hagemann, W. 1960: 5 und 6b]

Das Schema von Hagemann (1971) entspricht etwa dem von Buvat (1952) mit den folgenden Bezeichnungen: das **méristème d'attente** (welches szs. auf die reproduktive Phase "wartet" und wenig Zellteilungsaktivität zeigt), der **anneau initiale**, der das Blatt, das Prokambium und die Rinde bildet und das **méristème médullaire**, welches das Mark bildet. Das méristème d'attente wurde später von Clowes (1961) an Hand von Untersuchungen an Wurzelscheiteln als "Ruhezentrum" (**Quiescent centre**) bezeichnet.

- Tunika-Korpus- Theorie (SCHMIDT 1924)

Die **Tunika-Korpus-Theorie** wurde an Angiospermenscheiteln entwickelt. Hiernach umgibt eine Tunika-Schicht mit ausschliesslich Antiklinalteilungen eine weiter innen liegende Korpus-Schicht, die sich in unterschiedlichen Ebenen teilt. Jede Tunika-Schicht und der darunterliegende Korpus haben ihre eigenen Initialen. Die Theorie macht keine Aussage über die Beziehung der Zellschichten und den späteren Geweben.

Die Mehrzahl der Samenpflanzen mit einer **Tunika-Korpus-Schichtung** im Scheitel besitzen 2 Tunika-Schichten. Die Variationsbreite reicht von 1 (*Opuntia*) bis 5 Tunika-Schichten. Bei Gymnospermen fehlt eine Schichtung bei *Torreya* (Taxaceae). Ebenso fehlt sie bei *Saccharum* (Poaceae).

(Tafelzeichnung) Tunika/Korpus-Organisation des Scheitels

☞ *Salix* sp., *Opuntia* sp., *Torreya* sp.; Scheitelmeristeme [Esau, K. 1969: Taf. 16]

- Bildung von Seitensprossen

Die Bildung von Seitensprossen erfolgt in unterschiedlicher Entfernung vom Scheitel durch eine Kombination antiklinaler Teilungen in einer oder mehrerer Oberflächenschichten und mehr oder weniger deutlich periklinal gerichteter Teilungen in darunterliegenden Schichten. Durch die Periklinalteilungen entsteht manchmal eine geordnete, konkav gekrümmte Schicht flacher Zellen, die sog. Muschelzone ("shell zone", Cloves 1961).

☞ *Agropyron repens*; Seitenknospentwicklung [Esau, K. 1969: 28]

☞ *Alternanthera philoxeroides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, Seitensprossbildung [Cutter, E.G. 1971: 3.8]

- Grösse, Form- und Formwechsel

Die **Grösse** der Scheitel ist bei den verschiedenen Arten und Pflanzengruppen sehr verschieden. Misst man den Durchmesser der Scheitel an der Stelle der jüngsten Blattanlage, ergeben sich folgende Werte:

Mais	130 μm
Fichte	280 μm
<i>Phoenix</i>	500 μm
<i>Dryopteris</i>	1000 μm
<i>Cycas revoluta</i>	2000 - 2300 μm

Die **Form** der Scheitel ist ebenfalls recht unterschiedlich. Sie reicht von spitzkegelig (z.B. bei der Wasserpest *Elodea canadensis*) bis flach (z.B. bei *Drimys winteri*). Bei den sog. eingesenkten Scheitel kann aber der eigentliche Vegetationspunkt ebenfalls kegelförmig sein (z.B. bei der Palme *Washingtonia*). Man findet sie ebenso bei den sukkulenten Euphorbiaceae oder Cactaceae, aber auch bei vielen Rosettenpflanzen wie etwa dem Wegerich (*Plantago*).

☞ *Polemonium caeruleum* (Himmelsleiter, Polemoniaceae); Scheitel im REM

☞ Sprossscheitel von *Hippuris*, *Zea*, *Nuphar lutea* und *Perilla nankinensis* [Cutter, E.G. 1971:3.4]

☞ *Drimys* sp. und *Washingtonia*; Scheitel längs [Esau, K. 1969: Taf. 18]

☞ *Echinocactus grusonii*; Habitus

☞ *Plantago lanceolata*; Habitus

Der Vegetationsscheitel besitzt allerdings nicht während der gesamten Entwicklung einer Pflanze dieselbe Form. Bei vielen Pflanzen der gemässigten Breiten unterliegt sie einer jahreszeitlichen Schwankung. Während der starken Wachstums im Frühjahr ist der Scheitel von der Tanne (*Abies*) hoch aufgewölbt und von geringem Durchmesser. In der winterlichen Ruhephase ist der Scheitel flacher und zeigt insgesamt eine undeutlichere Meristemzonierung. Besonders bei kleinen Scheiteln kommt es auch während der Blattausgliederung zu einem starken Formwechsel. Solche sog. "pendelnden Scheitel" hat z.B. *Peperomia glabella* (s. Hagemann 1960). Bei dieser Pflanze ist der Scheitel nur schwach gewölbt. Nach einer Blattausgliederung, die hier sehr nahe am Scheitel erfolgt, wird er vollkommen abgeflacht und schräg auf die jeweilige Blattbasis "verlagert".

(j) interkalare Meristeme

Interkalare Meristeme sind Restmeristeme, die dem Spross auch in Scheitelferne noch ein Längenwachstum ermöglichen. Sie liegen zwischen Zonen stärkerer Ausdifferenzierung. Da sie sozusagen mechanisch instabile Zonen darstellen, befinden sie sich meist direkt oberhalb der Knoten, geschützt und gestützt von den Blättern. Histologisch erkennbar sind die Meristeme durch die Anordnung der Zellen in Längsreihen.

Besonders bekannt sind die interkalaren Meristeme an den Knoten der Gräser und in vielen Frucht- oder Blütenstielen.

☞ *Secale cereale* (Roggen, Poaceae); Interkalare Meristeme [Esau 1969: 19]

In einigen Fällen können sie von beträchtlichem Ausmass sein, wie etwa in den

Blütenstielen von der Teichrose (*Nuphar advena*).

☞ *Nuphar advena* (Teichrose); interkalares Meristem im Blütenstiel [Cutter, E.G. 1971: 3.10]

In den Fruchtsielen (Karpophoren) der Erdnuss (*Arachis hypogaea*) erreicht das Meristem eine Ausdehnung von ca. 5 mm. Da es dazu dient, die Frucht in das Erdreich zu schieben, befindet es sich, wie bei vielen anderen Arten, dicht unterhalb der Blüte bzw. Frucht.

☞ *Arachis hypogaea* (Erdnuss); Vetreilung der Wachstumszonen im Halm [Esau 1969: 19]

(I) Primäres Dickenwachstum

Wir bezeichnen diejenigen Wachstumsvorgänge, welche den Primären Pflanzenkörper in seiner endgültigen Dicke entstehen lassen als Primäres Dickenwachstum.

(Tafelzeichnung) primäres Dickenwachstum medullärer und coricaler Form

- parenchymatische Form

In der sog. parenchymatischen Form kommt es vor bei Dicotylen und Gymnospermen. Es handelt sich um eine Zellvermehrung in den Grundgeweben (also in Mark oder Rinde) in Scheitelnähe, aber auch in Scheitelferne, was dann allerdings von vielen Autoren schon als Sekundäres Dickenwachstum bezeichnet wird.

Es umfasst im allgemeinen sowohl das Mark als auch die Rinde. Einige Pflanzen verdanken ihre besonders starke Verdickung der besonders starken Zellvermehrung nur eines Bereiches, also entweder des Markes (**medulläres** parenchymatisches Dickenwachstum; z.B. beim Kohlrabi) oder der Rinde (**cordicales** parenchymatisches Dickenwachstum; z.B. bei sukkulenten Kakteen).

- kambiale Form

Viele Monocotyledonen (z.B. *Yucca*, *Zea mays*) zeigen direkt im Scheitelbereich ein starkes Primäres Dickenwachstum, welches Merkmale einer Kambiumtätigkeit zeigt. Man bezeichnet dieses Meristem als sog. "**PTM**" (primary thickening meristem).

☞ *Zea mays*; Entstehung des PTM [Esau, K. 1969: Taf. 58]

(Tafelzeichnung) Dickenwachstum bei Monocotyledonen

☞ Primäres Dickenwachstum bei Monocotylen [Esau, K. 1969: 114]

☞ *Yucca filamentosa* (*Yucca*, Yuccaceae); Habitus [HB Düsseldorf]

☞ *Yucca whipplei*; PTM [Diggle, P.K., DeMason, D.A. 1983: 1-6]

☞ *Yucca whipplei*; PTM [Diggle, P.K., DeMason, D.A. 1983: 11-14]

Die in allen Fällen erfolgte Änderung der Dicke des primären Pflanzenkörpers bezeichnet man als **Erstarkungswachstum**. Es führt bei zu einer umgekehrt kegelförmigen Gestalt der Achse. Bei der Bildung des Blühsprosses kann der Achsendurchmesser wieder abnehmen. Man spricht dann auch von der sog. "negative Erstarkung".

☞ *Zea mays*; Erstarkung

☞ *Howeia forsteriana*, Sprossbasis

Vor allem bei Dicotylen kann die so entstehende Form der Achse in unterschiedlichem Maße durch Sekundäres Dickenwachstum später maskiert werden.

(Tafelzeichnung) Erstarkung und Maskierung der primären Achse durch SDW bei Dicotyledonen

(n) Primäres Längenwachstum


Die internodiale Streckung erfolgt - wie auch schon beim Primäre Dickenwachstum erwähnt - in unterschiedlichem Verhältnis von Zellteilung und Zellstreckung. Sind es vor allem Zellteilungen, so kann man von einem interkalaren Meristem (s.o.) sprechen.

Das Wachstum erfolgt allermeist **symplastisch** (PRIESTLEY 1930). Hierbei bleiben die Wände zweier benachbarter Zellen während ihrer Entwicklung in stetem Kontakt, ungeachtet davon, ob sich eine beide Zellen weiter teilen, oder ob sich nur Teile der Zellwand strecken. Beim intrusive Wachstum (Sinnott und Bloch 1939) oder **Interpositionswachstum** (SCHOCH-BODMER 1945) werden demgegenüber die Wände zweier Zellen voneinander gelöst. Die wachsende Zelle, etwa eine Faser, dringt in den entstandenen Raum ein. Dabei kommt es nicht wie früher angenommen zu einem gleichenden Wachstum der gesamten Zellwand, sondern die sich streckende Zelle wächst lediglich an ihren Spitzen in den Interzellularraum ein. Hierbei werden neue Plasmodesmata (und Tüpfel) zu den Nachbarzellen gebildet. Ein eindrucksvolles Beispiel hierfür sind baumförmige Liliaceae, deren sekundäre Tracheiden 15 - 40 mal länger sind als ihre jeweiligen Initialen.

{Ende Vorlesung 4}

3.1.3 Die Epidermis

Durch die beschriebenen Meristemtätigkeiten und Primären Wachstumsvorgänge entsteht der Primäre Achsenkörper, der histologisch aufgebaut ist aus den drei Grundgewebesystemen, nämlich dem Abschlussgewebe, dem Grundgewebe und dem Leitgewebe.

 Cucurbita sp.; Spross quer

Morphologisch - topographisch definiert ist die Epidermis (Name: epi = auf, derma = Haut) die äußerste Zellschicht aller Teile des primären Pflanzenkörpers. Sie fehlt nur an der Wurzelhaube, wo sie allerdings meist als Rhizodermis bezeichnet wird und ist im Bereich des Sproßscheitelmeristems nicht differenziert.

Ontogenetisch leitet sich die Epidermis ab aus dem Dermatogen. Dieses bezeichnet als morphologisch - topographischer Begriff die äußerste Zellschicht des Vegetationspunktes.

Ihre **Funktionen** sind der Transpirationsschutz, der mechanische Schutz, der Gasaustausch und die Speicherung. Als "untypische" Funktionen können hinzukommen die Photosynthese, Sekretion, und Absorption; realisiert sind diese Zusatzfunktionen meist in besonders spezialisierten Zellen (Idioblasten).

Die Epidermis besteht aus

- * Epidermiszellen i.e.S.
- * Stomata
- * Trichome und Emergenzen
- * externe sekretorische Einrichtungen

(b) Die "typische" Epidermiszelle

- Zellform

Die **typischen Epidermiszellen** sind meist im Querschnitt tafelförmig oder plattenförmig. Bei vielen Samenschalen können sie davon abweichend auch palisadenförmig sein.

In der Aufsicht können sie annähernd isodiametrisch aber auch gestreckt sein. Hierbei ist die Form abhängig von der Lage am Pflanzenorgan. So können sich die Zellen der Blattober- bzw. -unterseite in ihrer Form beträchtlich unterscheiden.

 Vitis sp. u. Iris sp.; Formen der Epidermiszellen in Aufsicht [Esau, K. 1969: 41]

Länglich ist die Zellform häufig in gestreckten Organen wie Stengeln, Blattstielen, Blattrippen und bei Monocotyledonenblättern auf der gesamten Blattfläche.

Typisch für viele Laub- oder auch Blütenblätter ist ein gewellter oder gebuchteter Verlauf der Antiklinalwände, der sich auch auf den äußeren Bereich beschränken kann. Dies trifft oftmals besonders für die Blattunterseite zu. Oft wird umgekehrt eine Zelle mit diesem wellig-buchtigen Wandverlauf einfach als "epidermal" bezeichnet.

Die Epidermisaussenwand ist flach oder gewölbt. Bei leichter Wölbung bezeichnet man die "Auswüchse" als Mamillen oder Papillen, wenn sie noch länger sind als Haare. Die durch die Wandwölbung hervorgerufene Form der Aussenwand bezeichnet man als die **Primärskulptur** der Epidermis.

Eine Epidermiszelle kann mehr als eine Ausstülpung oder Einsenkung haben. So besitzen die Zellen der Petalen der Cistrose (*Cistus monspeliensis*, Cistaceae) bis zu 10 Papillen.

☞ *Petrorhagia* ssp.; Epidermis des Samens [Cutter, E.G. 1978: 7.10]

☞ *Cistus monspeliensis* (Petalum) u. *Loasa coronata* (einzelliges Haar) [Barthlott 1981: 1-4]

Die Epidermiszellen grenzen in der Regel lückenlos aneinander. Die **Interzellularen** bei einigen Blütenblättern scheinen von einer Cuticula abgedichtet zu sein.

- Zellinhalt

Epidermiszellen enthalten allermeist keine Chloroplasten, wohl aber Leucoplasten; Chlorophyllreste sind aber nachweisbar. Ausnahmen bilden zahlreiche Wasserpflanzen (*Ranunculus fluitans*) und die Farne.

☞ *Ranunculus fluitans*; Epidermis [Cutter, E.G. 1978: 10.8]

- Zellwand und Cuticula

Die Außenwand der Epidermiszellen ist meist dicker als die Radial- oder die Innenwand. Durch dicke Sekundärwände bleibt oftmals nur ein kleines Lumen übrig (z.B. bei *Pinus nigra*).

☞ *Pinus nigra*; Nadelquerschnitt

☞ Beispiele unterschiedlicher Wanddicken der Epidermis (Troll, W. 1973: 228)

Die Radial- und Innenwände haben meist primäre Tüpfelfelder (ebenso die Außenwände). Plasmodesmen finden sich jedoch nur in Radial- und Innenwänden. In den Außenwänden können sich sog. "Ektodesmen" befinden, ihre plasmatische Natur ist allerdings bislang nicht bewiesen.

Die Cuticula bedeckt die gesamte Epidermis, anscheinend manchmal auch das Apikalmeristem und die Wurzelhaube. Sie steht durch die Stomaspalten mit der inneren Cutinschicht in Verbindung.

(Tafelzeichnung) *Agave americana*, Cuticula (Wattendorff, J. 1980: 1)

Die gesamte cutinhaltige Auflage auf der eigentlichen Cellulosewand der Epidermiszellen bezeichnet man als **Cuticularmembran** (s. Wattendorff 1980). Sie gliedert sich in die eigentliche Cuticula und die darunterliegende Cuticularschicht.

Die **Cuticula** zeigt einen lamellaren Aufbau aus sich abwechselnden Wachs- und Cutinschichten.

Die darunterliegende **Cuticularschicht** besteht ebenfalls aus Cutin und Wachsen, sie enthält aber auch Polysaccharide in submikroskopischen Fibrillen, die Transportwege für Wasser und darin gelöste Stoffe darstellen. Die Verteilungsdichte dieser Fibrillen nimmt nach innen hin zu. Im Alter kann die Cuticularschicht von innen her verdickt werden. Im TEM erscheint sie homogen.

☞ *Plantago major*; Epidermiszellwand [Cutter, E.G. 1987: 4.10]

Zwischen den cutinhaltigen Schichten (= Cuticularmembran) und der Zellwand befindet sich besonders reichlich Pektin.

Die Skulpturierung der Cuticula bildet die sog. **Sekundärskulptur**. Diese kann glatt oder ge-

faltet sein und kann insgesamt Streifen- oder Netzmuster bilden.

(Beispiele) *Viscaria vulgaris* (mikropapillat), *Thelocactus bicolor*, *Anthemis tinctoria* (Falten), *Aztekium ritteri* (Samenschale mit Falten)

☞ *Viscaria vulgaris*, *Thelocactus bicolor*, *Anthemis tinctoria*, *Aztekium ritteri*, Sekundärskulptur [Barthlott, W. 1981: 5-8]

- Epicuticuläre Wachse

Auf die Cuticula können zusätzlich epicuticuläre Wachse aufgelagert sein. Sie bilden die sog. **Tertiärskulptur** (BARTHLOTT & EHLER, 1977, AMELUXEN, MERGENROTH & PICKSAK, 1977). Die Wachse können Granula, Filamente oder Schuppen bilden sowie die Cuticula als geschlossene Schichten überdecken.

☞ *Humulus lupulus*; Blattoberfläche [Cutter, E.G. 1978: 7.12]

☞ *Pelargonium* sp. u. *Pisum* sp.; Wachsaucheidungen der Cuticula [Esau, K. 1969: Taf. 24]

☞ *Saccharum officinarum*; Wachsstäbchen auf dem Blatt [Strasburger 109]

Epicuticuläre Wachsschichten können eine beträchtliche Dicke erreichen, so dass die Wachse technisch genutzt werden kann.

Bei *Klopstockia cerifera* bis 5 mm (andine Wachspalme) dicke Wachsschichten. *Copernicia cerifera* (Carnaubapalme) liefert Carnaubawachs.

Die Carnaubawachspalme oder Brazilian Wax Palm (Arecaceae) ist in Nordbrasilien beheimatet. Sie besitzt eine Höhe von bis zu 15m und bildet bis 2m langen Fächerblättern. Das Wachs wird besonders an jungen Blättern als Transpirationsschutz in Form feiner Schuppen ausgeschieden. Zur Gewinnung des Wachses werden in der Trockenzeit im Abstand von 2 Monaten je 6-8 Blätter abgeschnitten. Beim Trocknen lockern sich die Wachsschuppen und werden durch Klopfen und Schaben gewonnen. Pro Blatt gewinnt man so 5-8g, pro Baum und Jahr 120-160g Wachs. Eine maschinelle Entwachsung bringt einen höheren Ertrag. Das Wachs wird durch Kochen in Wasser gereinigt. Es dient zur Kerzenherstellung, zum Glätten von Papier, und wird als Beimischung für Polier- und Bohnerwachs verwendet.

- Lebensdauer

Die Epidermis der Achse ist meist sehr kurzlebig; in einigen Fällen folgt sie aber der Sprossverdickung durch Dilatationswachstum, so bei *Sassafras officinale* (Beispiel nach Jurzitza 1987), und bei den sukkulenten Kakteen und Sukkulente aus anderen Pflanzenfamilien.

☞ *Sassafras officinale*; Endodermisdilatation [Jurzitza, G. 1987: 9]

Bei *Acer striatum* (De Bary 1877) kann die Epidermis bis 20 Jahre lang mitwachsen, wobei der Stamm einen Durchmesser von 20cm erreicht.

Bei vielen Früchten (z.B. dem Apfel) wächst die Epidermis ebenfalls bis zur Fruchtreife weiter.

☞ Apfel (Frucht); Epidermisdilatation

(Beispiel) *Cercidium torreyanum* (Caesalpiniaceae) (Roth 1963; zit. nach Esau 1969: 110)

3.1.5 Das Grundgewebe

Die Benennung der unterschiedlichen Typen des Grundgewebes erfolgt im einzelnen nach der Funktion der Zellen, die selbstverständlich eng mit der Zellform und auch der

physiologischen Differenzierung zusammenhängt.

(b) Parenchym

Ganz allgemein bezeichnet man das wenig spezialisierte Grundgewebe auch als Parenchym. Will man etwas genauer die Funktion bzw. die histologische Differenzierung des Gewebes kennzeichnen, kann man die folgenden Bezeichnungen verwenden.

- Chlorenchym oder Assimilationsparenchym

Das Assimilationsparenchym oder Chlorenchym ist das "normale" Gewebe der Rinde. Die Zellen führen zahlreiche Chloroplasten und haben eine relativ dünne Zellwand sowie ausgedehnte Interzellularen.

☞ *Retama raetam* (Fabaceae); Sprossquerschnitt [Fahn, A. 1974: 97]

- Aerenchym

Besonders bei submers lebenden Pflanzenteilen (z.B. bei *Hippuris vulgaris* oder *Nymphaea* sp., aber auch in den Blättern von *Juncus*) kommt es zu einer Vergrößerung der Interzellularräume. Solche Gewebe mit grossen luftgefüllten Lakunen werden als Aerenchym bezeichnet.

- ☞ *Clematis* sp., Spross quer
- ☞ *Juncus* sp.; Sternzellen im Mark
- ☞ *Hippuris vulgaris*; Habitus
- ☞ *Hippuris* sp.; Entstehung der Interzellularräume
- ☞ *Nymphaea x daubenyana* (Seerose); Blüte
- ☞ *Nymphaea* sp.; luftgefüllte Interzellularräume

- Speicherparenchym

Sind die Zellen besonders stark mit Amyloplasten angefüllt, so spricht man von einem Speicherparenchym.

(d) Kollenchym (Müller 1890)

Das Kollenchym (Müller 1890) ist das Festigungsgewebe des Primären Pflanzenkörpers. Es ist charakterisiert durch lebende Zellen mit ungleichen Primärwandverdickungen. Die Kollenchymzellen sind im Sprosslängsschnitt von gestreckter Form.

- Typen

Beim **Ecken- oder Kantenkollenchym** (angular collenchyma) sind die Zellwände besonders in den Ecken der Längswände verdickt (z.B. im Spross von *Coleus blumei* und *Cucurbita pepo*).

☞ Kollenchymtypen, *Cucurbita pepo* (a, Kantenkollenchym), *Sambucus nigra* (b, Plattenk.), *Monstera deliciosa* (c, Lückenk.), *Coleus blumei* (d, Kantenk.) [Jurzitza, G. 1987: 2]

Beim **Plattenkollenchym** (tangential collenchyma) zeigen die tangentialen Wände eine solche Primärwandverdickung (z.B. Scharzer Hollunder, *Sambucus nigra*) in den periklinen Zellwänden.

Das **Lückenkollenchym** oder lacunare Kollenchym (meist in den deutschen Lehrbüchern nicht als eigener Typ aufgeführt) ist dadurch gekennzeichnet, dass im Bereich von

Verdickungen, die etwa dem des Kantenkollenchyms entsprechen, besonders grosse Interzellularen gebildet werden.

Das sog. **Annulare Kollenchym** (annular collenchyma) ist durch vollkommen abgerundete Zellumina gekennzeichnet. Man könnte diesen Kollenchymtyp, den in deutschen Lehrbüchern nicht vorkommen, ebenso als einen Spezialfall des Kantenkollenchyms auffassen.

- Verteilung

Das Kollenchym kann entweder nur in Einzelsträngen in der Achse verlaufen oder aber einen geschlossenen Ring bilden.

(Tafelzeichnung) Kollenchymverteilung (siehe Metcalf, C.R., Chalk, L. 1983: 6.1)

Beim Fenchel (*Foeniculum officinale*, Apiaceae) bildet es subepidermale Stränge oberhalb der Leitbündel, beim Efeu (*Hedera helix*, Araliaceae) einen geschlossenen subepidermalen Ring, bei *Piper carpubya* (Piperaceae) einen ebenfalls geschlossenen Ring in tieferen Schichten der Rinde, bei *Medicago sativa* (Luzerne, Lamiaceae) subepidermale Stränge oberhalb der Leitbündel und zusätzlich "Kappen" auf den Leitbündeln und bei Podostemonaceae die Leitbündel umgebende, geschlossenen Scheiden.

☞ *Salvia pratensis*; Achsenquerschnitt mit Kollenchym in den Stengel"anten"

(f) Das Sklerenchym

Das **Sklerenchym** ist ein Gewebe aus in ausdifferenziertem Zustand toten Zellen, die mehr oder minder gestreckt sind. Sie bilden eine Sekundärwand aus, die teilweise verholzt sein kann. Im Gegensatz zu den Zellen des Kollenchyms sind die Zellwände starr und elastisch.

Die Ausnahmen von dieser Charakterisierung sind folgende: Im Holz kommen lebende Fasern vor, und Parenchymzellen kann nachträglich verholzen (sklerifizieren).

Zum Sklerenchym zählt man Zellen recht unterschiedlicher Form, nämlich **Fasern**, **Faserskleroïden** und **Skleroïden**.

- Fasern

☞ Wachstum und Differenzierung primärer Phloemfasern [Esau, K. 1969: 62]

Fasern sind langgestreckte, sog. prosenchymatische Zellen. Die Fasern der Primären Achse wachsen zunächst symplastisch und danach intrusiv in die Länge. Sie erreichen dadurch eine grössere Länge als die sekundären Fasern derselben Pflanze, da diese in Regionen entstehen, die nicht mehr dem Streckungswachstum unterliegen. Diese Fasern verlängern sich nach ihrer Entstehung aus den Fusiforminitialen nur noch durch intrusives Wachstum (Beispiel: Hanf, *Cannabis sativa*; Länge der primären Fasern 13 mm, der sekundären 2mm).

Noch während des intrusiven Wachstums der Spitzen beginnt im mittleren Teil der Fasern die Bildung von Sekundärwandlamellen, deren Bildung spitzwärts fortschreitet. Hierbei erreichen nicht alle Lamellen die Zellspitze. Häufig ist eine typische Dreiteilung der Sekundärwand (S1 - S3).

☞ Sekundärwand von Steinzellen und Fasern [Esau, K. 1969: 10]

Allgemein kann man Fasern nach ihrer Lage einteilen in

- # Xylemfasern
- # Extraxyläre Fasern
 - * primäre Rindenfasern
 - * Perivascularfasern
 - * Phloemfasern

In der Primären Achse befindet sich oft ein mehr oder weniger geschlossener Zylinder aus extraxylären Fasern, der allerdings in seinem Entstehungsort verschieden sein kann. Die Typen der extraxylären Fasern gehen dabei kontinuierlich ineinander über, eine klare Abgrenzung ist daher eigentlich nicht möglich. Dies mag an folgenden Beispielen deutlich werden:

hypodermal

Bei einigen Pflanzen, so nach Thielke (1957) bei *Carex* sp., entsteht durch Periklinalteilung der Epidermiszellen eine hypodermale Sklerenchymschicht.

Sklerenchymzylinder unterhalb der Epidermis in der Primären Rinde

Bei Monocotylen entsteht oft direkt unter der Epidermis ein geschlossener, im Querschnitt längsgerippter Sklerenchymzylinder. Teilweise besteht dieser Zylinder aus einzelnen Fasergruppen, welche durch sklerifizierte Rindenzellen (= Steinzellen, s.u.) miteinander verbunden sind.

☞ *Triticum* sp., Sklerenchym

als geschlossener Ring ausserhalb des Phloems, aber noch innerhalb einer Stärkescheide:

Bei *Aristolochia* entsteht der geschlossene Sklerenchymring in der Primären Rinde, deutlich ausserhalb des Phloems aber noch innerhalb einer Stärkescheide. Diese Fasern werden deshalb auch manchmal als Perizykelfasern bezeichnet.

☞ *Aristolochia* sp., sekundäre Achse

Phloem und Fasern aus dem gleichen Meristem

Bei *Pelargonium* entsteht der Sklerenchymring noch weiter im Zentrum der Achse. Phloem und Fasern gehen hier aus dem gleichen Meristem hervor, weshalb hier eigentlich nicht angegeben werden kann, ob es sich hier um Rindenfasern oder um Phloemfasern handelt. Diese Unterscheidung ist damit wenigstens für diesen Fall unsinnig.

☞ *Pelargonium* sp.; Fasern der Primären Achse

"Primäre Phloemfasern"

Auch beim Flachs (*Linum usitatissimum*, Linaceae) kann man nicht exakt angeben, ob die Fasern ontogenetisch zur Rinde oder zum Phloem gehören.

☞ *Linum usitatissimum* (Flachs); primäre Phloemfasern (9 - 70 mm lang) [Esau, K. 1969: 61]

☞ *Linum usitatissimum*; Entwicklung der Primären Phloemfasern [Esau, K. 1969: 60]

Als weitere Beispiele für Pflanzen, deren Fasern der Primären Achse wirtschaftlich genutzt werden seien

die **Ramiepflanze** (*Boehmeria nivea*, Urticaceae),

der **Dekkanhanf-Pflanze** (*Hibiscus cannabinus*, Malvaceae) und die **Jute** (*Corchorus capsularis*, Tiliaceae) genannt.

Der technische Begriff der Faser bezeichnet hier einen ganzen **Faserstrang**. Die technischen Fasern können (z.B. bei der Jute) eine **Länge** von bis zu 3m erreichen. In allen Fällen handelt es sich dabei mehr oder weniger um "Phloemfasern". Die Länge der einzelnen Faserzellen reicht von ca 5 - 55 mm beim Hanf bis zu 50 - 250 mm bei *Boehmeria*.

- ☞ *Boehmeria nivea* (Ramie, Urticaceae); Habitus, Fasern 5 - 55 mm lang
- ☞ *Hibiscus cannabinus* (Rosselahanf, Malvaceae); Habitus
- ☞ *Hibiscus cannabinus* (Rosselahanf, Malvaceae); Blüte
- ☞ *Hibiscus sabdariffa* (Dekkanhanf od. Kenaf, Malvaceae); Habitus [Brücher, H. 1977: III.9]
- ☞ *Hibiscus sabdariffa* (Dekkanhanf od. Kenaf, Malvaceae); *Hibisci flos* [Droge 44]
- ☞ *Corchorus olitorius* (Langkapsel-Jute, Tiliaceae); Habitus
- ☞ *Corchorus capsularis* (Rundkapsel-Jute, Tiliaceae); Habitus, Fasern 50 - 250 mm lang

Die Fasern der genannten Pflanzen werden durch eine sog. Rotte oder Röste gewonnen. Bei der **Wasserröste**, die beim Lein, dem Flachs und bei der Jute angewandt wird, werden die geernteten Pflanzen für mehrere Tage in Wasser eingelegt. Bei diesem Vorgang werden die Mittellamellen durch pektinzehrende Bakterien und Pilze zerstört und der Zellverband dadurch aufgelöst. Die Rotte wird abgebrochen, bevor die Zellen der Faserbündel voneinander getrennt werden. Bei der Nessel (*Urtica dioica*, Urticaceae) kann der Zellverband nur durch Kochen in Laugen zerstört werden. Man nennt diesen Vorgang **chemische Röste**.

- ☞ *Corchorus* sp. (Jute, Tiliaceae); Wasserröste

- Fasersklereiden

Als Fasersklereiden werden solche Sklerenchymzellen bezeichnet, die sich weder genau als Fasern oder genau als Sklereiden bezeichnen lassen. Es handelt sich also um einen "Übergangsbegriff".

- Sklereiden

Sklereiden schliesslich sind kürzere sklerifizierte Zellen. Die Definition, nach der Sklereiden durch eine sekundäre Verdickung bzw. Verholzung zunächst parenchymatischer Zellen entstehen, erwies sich als nicht haltbar (s. Esau 1969 p. 160). Die Sklereiden werden benannt nach Form, Grösse und Wandbeschaffenheit.

Im Primären Spross finden sich fast nur die sog. Brachysklereiden oder Steinzellen. Bei *Aristolochia siphon* (Aristolochiaceae) werden die Lücken im beim Dilatationswachstum zerrissenen Sklerenchym von Parenchym aufgefüllt, welches später verholzen kann.

- ☞ *Aristolochia siphon*; sekundärer Spross quer; sklerifizierte Parenchymzellen

Auf die restlichen Typen der Sklereiden wird bei der Behandlung des Blattes und/oder der Früchte einzugehen sein.

3.1.5 Interne Sekretionseinrichtungen

Sekretion im strengeren Sinne ist die Abscheidung von Stoffen, die an der Pflanzenoberfläche irgendeine physiologische Funktion ausüben (z.B. Enzyme oder Nektar). **Exkretion** dagegen ist die Abscheidung von Stoffwechselabfallprodukten. Beide werden entweder in den Interzellularräumen oder aber in Zellkompartimenten abgegeben. Da Exkretion und Sekretion aber nicht scharf zu trennen sind, sei hier Sekretion als übergeordneter Begriff verwendet (s. Esau 1969: 226).

(b) Sekreträume

Sekreträume sind schizogen, lysigen oder schizolysigen entstehende Interzellularräume, die mit Sekreten angefüllt sind.

Schizogen entstehen sie durch Auseinanderweichen der Zellwände an der Mittellamelle, wie bei der Entstehung der Interzellularen. So besteht auch ein kontinuierlicher Übergang von normalen Interzellularen bis hin zu den Sekreträumen. Bei *Lysimachia*, *Myrsine*, *Ardisia* wird harziges Material in normale Interzellularen entlassen.

Rundliche Sekreträume findet man z.B. bei den Myrtaceae (*Eucalyptus*), den Burseraceae (*Boswellia sacra*, Weihrauch), Fabaceae, Rutaceae, Myoporaceae und Hypericaceae.

☞ *Eucalyptus* spp.; Entstehung von Öldrüsen [Cutter, E.G. 1978: 11.15]

☞ *Myrtus communis*; Sekreträume im Blatt

Langgestreckte Sekreträume haben z.B. die Anacardiaceae, Araliaceae, Asteraceae, Apiaceae. Harzgefüllte Sekreträume wie die der Koniferen werden als **Harzkanäle** bezeichnet.

☞ *Pinus resinosa* u. *Citrus* sp.; Harzkanal und Sekretraum [Cutter, E.G. 1978: 11.14]

Die Sekrettropfen entstehen in den Epithelzellen der Harzkanäle und gelangen später in den Sekretkanal.

Lysigene Sekretbehälter entstehen durch Auflösen von Zellen, welche in ihrem Innern das Sekret bilden (z.B. *Citrus*).

☞ *Citrus sinensis*; Frucht

Intracelluläre Exkretabscheidung: Die Produkte liegen direkt im Cytoplasma oder in Organellen. Beispiel: Kautschukpartikel in Milchröhren.

Intracelluläre Exkretausscheidung: Die Produkte verlassen den Protoplasten, nicht aber die Zelle. Beispiel: Ausscheidung von ätherischen Ölen bei Araceae, Zingiberaceae, Piperaceae u.a. in extraplasmatische Taschen, den sog. Ölbeuteln. Ebenso gehört hierzu der Transport von Ausscheidungsprodukten in die Vakuole.

Granulocrine Ausscheidung: Die Sekrete werden nach der Bildung in Cytoplasma oder Organellen in Kompartimenten transportiert, die vom ER, dem Dictyosom oder dem Vacuom gebildet werden. Sie wandern dann von Membranen umhüllt an die Zelloberfläche und werden durch Extrusion freigesetzt. Beispiel: viele Stoffe werden so sezerniert.

Eccrine Ausscheidung: Die Substanz wird direkt durch die Plasmalemma nach aussen abgegeben. Beispiel: ein Teil der Zellwandsubstanzen, Nektar p.p., Wasser bei der Guttation.

Holocrine Ausscheidung: Die Substanzen werden durch Auflösung ganzer Zellen (= lysigen) frei. Beispiel: lysigene Exkreträume der Citrusarten.

Tab.3: Zellulären Mechanismen der Sekretion (nach Ziegler in Strasburger 1983: 370)

Bei den **schizolysigenen Sekretbehältern** erfolgt die Auflösung zuerst schizogen, dann lysigen. Beispiele für diesen Mechanismus sind die Sekretgänge der Mango (*Mangifera indica*, Anacardiaceae) und die Sekreträume der Weinraute (*Ruta graveolens*, Rutaceae).

☞ *Ruta graveolens*; Habitus

(d) Milchröhren

Milchröhren sind Zellen oder Reihen von miteinander verschmolzener Zellen, die flüssigen Milchsaft enthalten.

☞ *Ficus religiosa*; gegliederte Milchröhre [Jurzitza, G. 1987: 55]

Der **Milchsaft** enthält

in Lösung: Kohlenhydrate, Organische Säuren, Alkaloide,
dispergiert: Terpene, Öle, Harze, Gummi,
Organellen: z.B. Stärkekörner bei *Euphorbia*
Enzyme: z.B. Papain bei *Carica papaya*.

Der Milchsaft stellt also lebendes Cytoplasma dar und keinen toten Vakuolensaft. Folgende Beobachtungen belegen dies. So wurde bei *Papaver* in vitro innerhalb von 10 Minuten markiertes Tyrosin in 3 Alkaloide eingebaut. Bei *Ficus carica* konnte man die Synthese von Gummipartikeln im Cytoplasma beobachten.

Auch hier gibt es zwischen "normalen" milchsaftführenden Zellen (*Parthenium argenteum*) und den gegliederten und schliesslich den ungegliederten Milchröhren alle Übergänge. Schizogene Kanäle können ebenfalls Milchsaft enthalten.

Bei ca. 12.500 Arten in 900 Gattungen (Van Die 1955; zit. nach Esau 1969) findet man Milchsaft (Beispiele siehe beigefügte Tabelle).

Gegliederte Milchröhren entstehen aus einer Kette von Zellen, deren Querwände entweder vollständig erhalten sein können, oder perforiert (Nelumbo mit einfacher Durchbrechung) oder vollständig aufgelöst sein können. Die verschiedenen Milchröhren einer Pflanze können mit einander in Kontakt treten (anastomosierend) oder nicht (nicht-anastomosierend).

* gegliedert nicht-anastomosierend

☞ *Allium sativum*; ungegliederte nicht anastomosierende Milchröhren [Esau, K. 1969: 93]

* gegliedert anastomosierend

☞ *Hevea brasiliensis* (Parakautschuk); gegliederte anastomosierende Milchröhren [Rudall, P. 1987: 24 - 27]

☞ *Lactuca serriola*, gegliederte anastomosierende Milchröhren (a, b) und *Nerium oleander*, ungegliederte verzweigte Milchröhren (c-e) [Esau 1969: Taf. 46]

Ungegliederte Milchröhren entwickeln sich aus Einzelzellen, welche durch ständiges Spitzenwachstum röhrenförmig werden, wobei sie sich verzweigen können. Eine Fusion (= Bildung von Anastomosen) mit anderen Milchröhren erfolgt meist nicht. Die Milchröhren sind vielkernig. Beispiele:

*** ungegliedert verzweigt**

- ☞ *Nerium oleander*; ungegliedert verzweigte Milchröhren [Esau, K. 1969: 94]
- ☞ *Euphorbia pugniformis* (7) und *Monadenium ellenbeckii* (8); Milchröhren [Rudall, P. 1987: 7, 8]
- ☞ *Euphorbia lathyris*; Anbau zur Milchsafterzeugung [Calvin, M. 1987: 3]

*** ungegliedert nicht-verzweigt**

In der Achse sind die Milchröhren meist mit dem Phloem assoziiert (z.B. bei *Lactuca serriola*, Asteraceae), oder sie sind über den ganzen primären Spross verteilt (z.B. bei *Nerium oleander*, Apocynaceae).

- ☞ *Lactuca serriola* (a) und *Nerium oleander* (b); Verteilung der Milchröhren im Primären Spross [Esau, K. 1969: 96]

(f) Sekretzellen

Milchröhren:

1. Gegliedert

1.1 gegliedert nicht-anastomosierend

Liliaceae: *Allium*
 Convolvulaceae: *Ipomoea*, *Convolvulus*, *Dichandra*
 Papaveraceae: *Chelidonium*
 Sapotaceae: *Achras* (z.B. *Achras zapota*, Breiapfel), *Palaquium* (Guttapercha)
 Musaceae: *Musa*

1.2 gegliedert anastomosierend

Euphorbiaceae: *Hevea brasiliensis* (Parakautschuk), *Manihot glaziovii* (Cerakautschuk).
 Cichoriaceae: *Cichorium*, *Lactuca*, *Scorzonera* (*S. tau-saghyz* zur Kautschukgewinnung), *Taraxacum*
 (z.B. *T. kok-saghyz* zur Kautschukgewinnung)
 Campanulaceae:
 Lobeliaceae:
 Caricaceae: z.B. *Carica papaya*
 Papaveraceae: *Papaver*, *Argemone*

2. Ungegliedert

2.1 ungegliedert verzweigt

Apocynaceae: *Nerium oleander* (28 Zellen)
 Euphorbiaceae: *Euphorbia* (12 Initialen)
 Asclepiadaceae: *Asclepias*, *Cryptostegia*
 Moraceae: *Ficus* (*F. elastica*, Assamkautschuk), *Maclura*

2.2 ungegliedert nicht-verzweigt

Apocynaceae: *Vinca*
 Urticaceae: *Urtica*
 Cannabinaceae: *Cannabis*

Tab.4 : Typen von Milchröhren und ihr Vorkommen im Pflanzensystem

Zellen, welche sich mehr oder weniger vom Parenchym unterscheiden, können viele unterschiedliche Substanzen enthalten, Balsame, Harze, Öle, Gerbstoffe, Schleime, Gummi, oder Kristalle. Unterscheiden sich die Zellen auffällig vom umgebenden Gewebe, so bezeichnet man sie auch als Sekretidioblasten.

☞ Umbellularia (Lauraceae); Blatt mit Öl in einem intracellulären Kompartiment [Esau, K. 1969: Taf. 71]
(b) *Impatiens* (Kronblatt; Rhaphidenidioblasten), s.o.

3.1.7 Leitgewebe

Das Leitgewebe der Primären Achse differenziert sich aus dem Prokambium. Diejenigen Elemente des Leitgewebes, die sich während der Achsenstreckung differenzieren und auch ihre Funktion aufnehmen, bezeichnet man als "Protoelemente" (Protoxylem und Protophloem), diejenigen Elemente, die sich während des Streckungswachstums zwar differenzieren, aber erst danach in Funktion treten als "Metaelemente" (Metaxylem und Metaphloem).

☞ *Ranunculus repens*; Leitbündel

(b) Das Xylem

(Xylon = Holz, NÄGELI 1885; auch Hadrom oder Holzteil)

Da das **Xylem** bei Fossilien stets gut erhalten ist, kommt den Elementen eine besondere Bedeutung bei der phylogenetischen Interpretation zu. Diese Bedeutung wird unterstrichen durch die Bezeichnung Tracheophyten für die Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen (Cheadle 1956).

- Leitelemente

Das Xylem besteht aus den Leitelementen Tracheiden und Tracheen, sowie den Fasern und Parenchymzellen.

Tracheiden sind nicht-perforierte Leitelemente. Es sind langgestreckte, im ausdifferenzierten Zustand tote Zellen, die untereinander durch Tüpfel verbunden sind. Sie stellen die phylogenetische ältesten Leitelemente dar und haben sich wahrscheinlich mehrfach in der Evolution zu Tracheengliedern entwickelt.

Die **Tracheenglieder** sind also phylogenetisch jünger. Sie sind ebenfalls ausdifferenziert tot. Sie stehen untereinander durch Perforationen in den mehr oder weniger schräg gestellten Endwänden (= Perforationsplatten) miteinander in Kontakt und bilden dadurch die Tracheen oder Gefäße. An den Stellen der späteren Perforationen bleibt während der Ontogenie die Wand frei von Sekundärwandmaterial. Sie ist hier meist durch Quellung der Interzellularsubstanz dicker und löst sich dann auf.

Tracheiden und Tracheenglieder haben charakteristische **Sekundärwandverdickungen**. Bei den Protoxylemtracheiden sind diese ring- (annular) oder schraubenförmig (helicoid), da sie sich im noch streckenden Gewebe befinden. Im Metaxylem sind die Verdickungen, wie auch die der Tracheenglieder netzförmig (reticulat), oder die Sekundärwand ist lediglich von Tüpfeln durchbrochen. Die Anordnung der Tüpfel untereinander kann bei Tracheen und Tracheiden leiterförmig (scalariform), opponiert ("gegenständig") oder alternierend ("auf Lücke") sein.

- ☞ Entstehung der Perforation einer Trachee [Esau, K. 1969: 68]
- ☞ *Aristolochia* sp.; Proto- und Metaxylem längs [Esau, K. 1969: 69]
- ☞ Intertracheale und -tracheidale Tüpfelung [Esau, K. 1969: 14]

- Fasern
- Parenchym

Als weitere Elemente des Xylems sind die aus Tracheiden entstandenen Fasern und die Parenchymzellen zu nennen.

- Transversale Xylemdifferenzierung

Ein Leitbündel wird als **endarch** bezeichnet, wenn die Protoxylemelemente bezogen auf den Achsenquerschnitt am Innenrand des Leitbündels liegen wie etwa bei den Leitbündeln der Angiospermenachsen. Die Entwicklung ist zentrifugal bzgl. des Achsenquerschnittes.

Ein Leitbündel wird als **exarch** bezeichnet, wenn die Protoxylemelemente aussen liegen wie bei der Angiospermenwurzel. Die Entwicklung ist zentripetal bezogen auf den Achsen- bzw. Wurzelquerschnitt.

Mesarche Leitbündel haben ihr Protoxylem im Zentrum, die Entwicklung schreitet also bezüglich des Leitbündelquerschnittes in zwei oder mehrere zentrifugale Richtungen fort. Diesen Entwicklungsmodus kann man bei den Pteridophyten beobachten.

(Tafelzeichnung) exarche, endarche und mesarche Leitbündel

- ☞ *Asparagus* sp.; Proto- und Metaxylem [Esau, K. 1969: 108]

(d) Das Phloem

Die Bezeichnung Phloem stammt von NÄGELI (1858). Im Deutschen sind auch die Bezeichnungen Leptom und Siebteil gebräuchlich.

- Siebröhrenelement und Geleitzelle

Die **Siebelemente** wurden entdeckt von HARTIG (1837). Die Siebelemente stehen über mit spezialisierten Tüpfeln (= Siebporen) versehene Siebplatten miteinander in Verbindung und bilden so die Siebröhren. Die Siebplatten sind entweder einfach oder zusammengesetzt aus mehreren Siebfeldern.

Bei den Angiospermen grenzen die Siebröhrenelemente an sog. Geleitzellen, beide Zellen entstehen durch inäquale Teilung aus einer gemeinsamen Mutterzelle. Bei den Gymnospermen findet eine solche Teilung in Siebröhrenelement und Geleitzellen nicht statt. Die Siebzellen werden von sog. Albuminzellen (= Strasburgerzellen) begleitet, die dieselbe Funktion wie die Geleitzellen der Angiospermen haben.

- ☞ *Nicotiana tabacum*; zusammengesetzte Siebplatte [Esau, K. 1969: 80]

- ☞ *Cucumis* sp.; Leitbündel

- ☞ *Cucumis* sp.; Phloem mit Siebplatte

(Tafelzeichnung) Ontogenie, Entstehung der Siebröhre und der Geleitzelle

- ☞ *Cucurbita maxima* [Fahn 1974: 56]

Cytologisch sind die Siebelemente durch Prozesse charakterisiert, die man mit dem Begriff der **selektiven Autophagie** beschreibt.

* Der Kern wird aufgelöst (die Steuerungsfunktion übernehmen die Geleitzellen, was man auch daran erkennt, dass beide Zellen zur gleichen Zeit absterben).

* Der Tonoplast wird aufgelöst.

An den gemeinsamen Kopfwände entwickeln sich aus primären Tüpfelfeldern die typischen Durchbrechungen (Poren). An den Stellen von Plasmodesmata bilden sich sog. Callosoelinsen (β -1,3 Glucose). Unter ihnen beginnt im Bereich der Mittellamelle Bildung der Durchbrechung. Im Alter werden die Poren vollständig mit Callose verstopft, wobei auch die ganze übrige Wand mit einer Callosoelinschicht bedeckt werden kann.

(Tafelzeichnung) Siebröhrenelemente mit einfacher und zusammengesetzter Siebplatte, Siebfelder, Siebporen

(Tafelzeichnung) Bildung der Poren

☞ Robinia sp. u. Cucurbita sp.; Entwicklung der Siebporen [Esau 1969: Taf. 39]

Besonders von systematischen Interesse sind die Plastiden. Sie lassen zwei Grundtypen erkennen. Die P-Typ Plastiden enthalten immer Proteinkörper und manchmal auch Stärke, die S-Typ Plastiden nur Stärke.

☞ Centrospermen mit P-Typ Plastiden [Behnke 1977: 19-22]

☞ Tilia americana (S-Typ); Plastiden [Evert 1984: 8-10]

- Siebzellen

Bei den Gymnospermen findet man die sog. Siebzellen. Sie stehen untereinander durch Siebfelder an den sehr schrägen Wänden miteinander in Verbindung. Die verbindenden Poren entstehen ohne Callosoelinschicht und stellen nur wenig erweiterte Plasmodesmakanäle dar.

- Albuminzellen (= Strasburgerzellen)

Die Albuminzellen entsprechen funktionell den Geleitzellen, stehen aber mit den Siebröhren nicht im selben ontogenetischen Zusammenhang. Sie dienen der Aufladung der Siebzellen mit Assimilaten. Auch Strahlzellen können als Albuminzellen differenziert sein.

- Fasern

Wie oben unter Sklerenchym besprochen.

- Parenchym

Die Leitbündel sind oft von einer sklerenchymatischen Leitbündelscheide umgeben. Sie entsteht entweder ebenfalls aus dem Prokambium oder aber aus benachbarten Gewebe (sofern man dies überhaupt genau trennen kann).

{Ende Vorlesung 6}

(c) Differenzierungsrichtung

Das Phloem differenziert sich in acropetaler Richtung aus dem Prokambium, das (Proto-) Xylem bidirectional von der Primordienbasis aus in die Achse und in das Blatt hinein und zwar zeitlich nach den 1. Siebröhren.

(Tafelzeichnung) Differenzierungsrichtung von Prokambium, Xylem und Phloem

(e) Leitbündeltypen

Je nach Anordnung von Xylem und Phloem unterscheidet man verschiedene Leitbündeltypen.

Bei den **kollateralen Leitbündeln** stehen sich aussen das Phloem und innen das Xylem gegenüber. Sie werden als offen bezeichnet, wenn sich zwischen ihnen ein Kambium befindet (bei den Dikotyledonen) und als geschlossen, wenn dies nicht der Fall ist (bei den Monokotyledonen).

Die **bikollateralen Leitbündel** besitzen auf der Innenseite des Xylems einen weiteren Phloembereich (z.B. *Cucurbita sp.*).

Bei den **konzentrischen Leitbündel** umgibt entweder das Xylem das Phloem konzentrisch (konzentrisch mit Innenphloem; = leptozentrisch, leptos = dünn; = perixylematisch) oder das Phloem das Xylem (konzentrisch mit Innenxylem; = hadrozentrisch, hadros = dick, stark; = periphloematisch). Leptozentrische Leitbündel findet man bei den Monokotyledonen, hadrozentrische bei den Pteridophyten.

Bei den **radialen** (= zentralen) Leitbündeln stehen Phloem und Xylem nebeneinander auf "Radien". Es sind dies die typischen Leitbündel der Wurzel.

- ☞ *Ranunculus repens*; kollateral offenes Leitbündel
- ☞ *Zey mays*; kollateral geschlossenes Leitbündel
- ☞ *Cucurbita pepo*; bikollaterales Leitbündel
- ☞ *Pteridium aquilinum*; konzentrische Leitbündel mit Innenxylem
- ☞ *Convallaria sp.*, konzentrisches Leitbündel mit Innenphloem
- ☞ *Ranunculus repens*, Wurzeleitbündel

(g) Leitbündelverlauf bei Dicotyledonen

Bezüglich der räumlichen Anordnung findet man bei den Samenpflanzen drei verschiedene Leitbündelanordnung, nämlich die sog. offene, intermediäre und die geschlossene.

Beim **offenen** Leitbündelsystem wird der Spross von mehreren unabhängigen Leitbündeln durchzogen. Bei Pflanzen mit schraubiger Beblätterung ist diese Anordnung häufig. Der intermediäre Typ ist häufig anzutreffen bei zweizeiliger Beblätterung. Nur jeweils zwei (oder mehrere) Leitbündel sind hier miteinander vernetzt. Das geschlossene Leitbündelsystem bildet ein Netzwerk von Leitbündeln. Dieser Fall ist häufig bei gegenständiger Beblätterung.

Die Evolution des Leitgewebesystems kann an Hand von fossilem Material der Progymnospermen (Archaeopteridatae) und der Lyginopteridatae rekonstruiert werden. Sie hat sich allem Anschein nach ebenfalls mehrfach in der Evolution vollzogen.

Die ursprünglichen Landpflanzen hatten ein im Zentrum der Achse liegendes Leitbündel mit einem zentralen Xylemteil (Protostele). Dieser war zunächst rund (Haplostele), dann aber im Querschnitt gelappt (Aktinostele). Unter Bildung eines Markes trennte sich dann das Xylem in einzelne Streifen auf. Die Abzweigung der Blattleitbündel (Blattspuren) erfolgte dabei zunächst weiterhin in direkter, radialer Richtung. Später zweigten die Blattbündel in tangentialer Richtung ab und

bogen erst dann radial zur Blattbasis hin ab.

☞ offenes und geschlossenes Leitbündelsystem (Troll 1973: 273)

☞ *Ranunculus repens*; Achse quer

☞ Telomtheorie [Foster & Gifford 1974: 3-14]

(i) Leitbündelverlauf bei Monocotyledonen

Bei den Dicotyledonen findet eine Primäre Verdickung der Achse statt durch Teilungstätigkeit eines Mark- und/oder eines Rindenmeristems. Dabei ist das Wachstum so abgestimmt, dass die in der Achse verlaufenden Leitbündel stets eine ringförmige Anordnung beibehalten.

Die meisten Monocotyledonen zeigen eine mehr oder weniger zerstreute Leitbündelanordnung. Diese wurde früher als "Atactostele" bezeichnet, und man erkannte lange Zeit keine "Ordnung" im deren Leitbündelverlauf.

Kurz zusammengefasst kommt diese scheinbar regellose Leitbündelverteilung dadurch zustande, dass sich erstens noch während der Achsenverdickung die Blätter mit ihren Basen um die Achse herum verbreitern und zweitens dabei an ihren Flanken neue Leitbündel anlegen. Ausserdem werden die Leitbündel durch das Primäre Wachstum direkt unterhalb der Sprossspitze in ihrer Lage zueinander verschoben.

Besonders gut ist der Leitbündelverlauf untersucht bei der Palme *Rhapis excelsa*. Jedes Leitbündel im Stamm von *Rhapis excelsa* (Arecaceae) zeigt in Längsrichtung einen undulierenden Verlauf. Die zuerst angelegten Leitbündel aus der Mittenregion eines jeden Blattes ("Hauptleitbündel") verlaufen hierbei bis weit ins Zentrum der Achse, während die später an der Blattperipherie angelegten Bündel ("Nebenleitbündel") nur wenig zur Achsenmitte vorstossen. Dieser Unterschied ist einfach durch den Wachstumsmodus von Achse und Blatt zu erklären. Die "Hauptleitbündel" werden nämlich zu einer Zeit angelegt, wo das Blatt noch jung ist und die Sprossspitze noch relativ schmal ist. Da sich die Achse schon verdickt, während sich das Blatt noch an seiner Basis die Achse umgreifend verarbeitet und dabei weitere "Nebenleitbündel" bildet, verlaufen diese später angelegten Bündel weiter in der Peripherie.

Die grossen "Haupt"-Leitbündel verzweigen sich in Längsrichtung relativ selten, die "Neben"-Leitbündel öfter in ein Achsenleitbündel und ein in das Blatt einziehende Blattleitbündel. Die sog. **Blattkontaktstanz** der "Hauptleitbündel" ist also grösser als die der "Nebenleitbündel".

Alle Leitbündel in der Achse sind durch sog. **Brückenbündel** miteinander vernetzt. Bezogen auf den Querschnitt zeigen alle Bündel einen schraubigen Verlauf.

In der äusseren Peripherie der Achse verlaufen noch sog. (nicht-leitende) Faserbündel, die aber mit den inneren Bündeln in keinem Kontakt stehen. Sie enden blind in der Achse.

Insgesamt besitzt die Achse also ein inneres und ein äusseres Leitbündelsystem, welche beide unabhängig voneinander sind. Dieser **dizyklische Bau** des Monocotyledonenleitbündelsystems wurde schon von Gouillaud (1878) an *Acorus calamus* (Araceae) entdeckt. Der undulierende Längsverlauf der Bündel wurde zum ersten Mal von v. Mohl (1824) beschrieben.

Bei anderen Monokotylenfamilien liegt zwischen dem zentralen und dem corticalen System noch eine "Zwischenzone". Diese ist als Leitbündelgeflecht, Sklerenchym oder meristematische Zone differenziert und geht aus der meristematischen Kappe im Sprossscheitel hervor, in der sich auch die Prokambiumstränge differenzieren.

☞ Bibliographische Evolution des Leitgewebes der Monocotyledonen (Tomlinson 1970: ??)
(Tafelzeichnung) Leitbündelverlauf und -bau bei *Rhapis*

3.3 Der Sekundäre Bau

3.3.2 Das Kambium

Das Kambium verläuft als geschlossener Zylinder in der Sprossachse und erzeugt nach innen sekundäres Xylem (= Holz) und nach aussen sekundäres Phloem (= Bast). Ein solches, nach zwei Seiten Zellen produzierendes Kambium nennt man **dipleurisch**. Topographisch gesehen ist das Kambium ein Lateralmeristem.

Im primären Zustand der Achse besteht wohl bei allen Dikotyledonen das Leitgewebesystem aus einzelnen Bündeln. Hieraus bildet die Pflanze einen geschlossenen Meristemzylinder, das Kambium. Von der Entstehung her ist es also **heterogen**. Der sog. fasciculäre Teil des Kambiums ist ein primäres Meristem (Restmeristem) und der interfasciculäre Teil ein sekundäres Meristem.

Nach gängiger Lehrmeinung gibt es eine einzige Initialenschicht, was nicht ausschliesst, dass auch in den Kambiumderivaten noch weitere Teilungen auftreten können. Die sog. **Fusiforminitialen** bilden alle langgestreckten Zellen von Holz- und Bast, die **Strahlinitialen** die kürzeren Strahlzellen.

Der **Jahreszeitliche Aktivitätswechsel** führt in den gemässigten Breiten im Xylem zur Bildung von Jahresringen. Diese Jahresringe können zur archäologischen Altersbestimmung (Dendrochronologie) benutzt werden.

Bezüglich des Einsetzens des Sekundären Dickenwachstums kann man folgende Typen unterscheiden. Der Unterschied dieser in den Lehrbüchern dargestellten Typen ist allerdings äusserst gering. In allen Fällen handelt es sich darum, dass früher oder später durch Anlegung eines interfasciculären Kambiums ein geschlossener Kambiumring entsteht. Der Unterschied liegt dabei also lediglich darin, wie gut und wie lange man die primären Bündel erkennen kann.

- **Aristolochia-Typ**: Bei vielen Lianen wie z.B. *Aristolochia* oder *Vitis* bleiben die breiten Markstrahlen in der Entwicklung lange erhalten. Dies begünstigt die Torsionsfähigkeit dieser Achsen. Man kann hier besonders deutlich die Bildung des Interfasciculärkambiums beobachten. Der Kambiumzylinder schliesst sich ausgehend vom bestehenden Bündelkambium.

- **Ricinus-Typ (auch Coniferen, Prunus)**: Beim sog. *Rhizinus*-Typ, der bei den Coniferen oder z.B. bei *Prunus* (s. Esau 1969) vorkommt kann man zunächst ebenfalls einzelne Bündel unterscheiden. Sekundäre Gewebebildung setzt dann auf breiter Front ein, und es bleiben nur schmale, wenigzellige Strahlen von geringer Höhe übrig. Nach Jurzitza (1987) trifft dieser Typ allerdings für *Rhizinus* selbst nicht zu; *Ricinus* verhält sich wie *Helianthus*.

- **Linum-Typ (auch Tilia)**: Bei *Linum*, *Nicotiana*, *Veronica* und *Syringa* bildet schon das primäre Leitgewebe einen schon -fast- geschlossenen Zylinder.

Vergegenwärtigt man sich noch einmal das für die Stelenanatomie der Dicotyledonen wie der Coniferen gesagte, so wird klar, dass es sich bei den genannten drei Typen lediglich um graduelle Unterschiede handelt.

☞ Schema eines holzigen Stammes (Fahn, A. 1974: 5)

☞ *Aristolochia brasiliensis*; Anlegung des interfasciculären Kambiums

☞ Typen des Zustandekommens eines geschlossenen Kambiumringes (Rauh 1950: 81)

☞ verwittertes Holz

3.3.4 Holz

Das Holz oder Sekundäre Xylem muss in seiner Gesamtheit die Funktionen der Wasserleitung, der Festigung und der Speicherung erfüllen. Die im Holz vorhandenen Zelltypen sind hierzu in ihrem Bau einzeln in unterschiedlichem Masse angepasst.

(b) Tracheiden

Tracheiden sind nichtperforierte Leitelemente des Holzes. Sie sind im ausdifferenzierten Zustand tot und stehen durch Hoffüpfel, vor allem in den Radialwänden, miteinander in Kontakt. Axiale Interzellularen sind in tracheidalem Gewebe selten.

Holz, bei welchem das leitende Gewebe ausschliesslich aus Tracheiden besteht, findet man besonders bei den **Gymnospermen**.

Die Tracheiden haben idealerweise die Form eines 14 (-18 -22) - Flächners mit spatelförmigen Enden. Die Zellgrösse reicht von ca. 0,5 - 11 mm. Die Zellen sind vor allem in der radialen Wänden getüpfelt, in den Tangentialwänden nur im Spätholz.

Die Form der Tüpfel ist kreisförmig oder oval. Die Tüpfel stehen einzeln, opponiert (im weitlumigen Frühholz von Pinaceae und Taxodiaceae) oder alternierend. Die alternierende Tüpfelung kommt bei den Araucariaceae vor und wird deshalb auch als araucarioid bezeichnet.

Ein **Torus** in den Hoftüpfeln fehlt meist in den Gattungen *Gnetum*, *Welwitschia*, *Cycas revoluta* und *Encephalartos*.

Lediglich aus Tracheiden bestehende Hölzer gibt es ebenso bei einigen Familien der **Angiospermen**, nämlich bei den Amborellaceae, Chloranthaceae, Tetracentraceae, Trochodendraceae und bei einigen Vertretern der Winteraceae.

Die **Zellgrösse** liegt hier bei 0,7 - 6 mm, sie ist also kleiner als bei den Gymnospermen. Die **Tüpfel** sind meist kreisrund (circular) oder länglich scalariform (*Trochodendron* und *Tetracentron*). Sie stehen alternierend oder scalariform (Winteraceae); dies selten und oft am Ende, wo die Zellen sich überlappen. Ein Tüpfelkontakt erfolgt hier auch über die Jahresringgrenze.

- ☞ Pinus radiata; Tracheiden [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 11]
- ☞ Larix decidua; opponierte Tüpfelung im Frühholz [Braun, H.J. 1970: 6]
- ☞ Agathis australis; alternierende Tüpfelung [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 17]
- ☞ Hoftüpfel (Esau 1969: 12)
- ☞ Drimys winteri; Habitus
- ☞ Drimys winteri; Holz [Jurzitza, G. 1987: 133]
- ☞ Drimys winteri; Leitertracheiden (Jurzitza, G. 1987: 63)

(d) Fasertracheiden

Fasertracheiden sind faserförmige Tracheiden, deren behöftete Tüpfel eine schräge, schlitzförmige Apertur besitzen. Sie stellen einen Übergang zwischen den typischen Tracheiden und den typischen Fasern dar.

Ihr Lumen ist enger als das der Tracheiden, und sie besitzen relativ dickere Wände. Als Ausnahme können die Fasertracheiden bei *Tamarix* oder *Tevorium* im ausdifferenzierten Zustand auch lebend bleiben.

- ☞ Ephedra californica; Elemente des Holzes [Esau, K. 1969: 73]
(Tafelzeichnung) Hoftüpfel mit schräger Apertur

(f) Fasern

Fasern (Librifasern) sind langgestreckte Zellen, deren Tüpfel keinen Hof haben. Die Aperturen der Tüpfel sind schlitzförmig schräg, wobei die beiden Aperturen eines Tüpfelpaares zueinander gekreuzt stehen.

Fasern haben im übrigen recht unterschiedliche Zellwanddicken. Der Vergleich von "Eisenholz" (z.B. *Lophira procera*, Bongossi; 1,0 g/ccm) und von "Korkholz" (z.B. *Ochroma bicolor*, Balsaholz; 0,1 g/ccm) verdeutlicht dies. Während ihrer Entwicklung verlängern sich die Fasern durch intrusives Wachstum auf meist etwa das 4-fache der Initialenlänge (1,5 - 9,5 fache Verlängerung).

Fasergewebe ist als Stützgewebe in solchen Hölzern entwickelt, wo auch das Gefäßsystem am weitesten entwickelt ist.

Folgende Sonderdifferenzierungen kommen vor: In einigen hochentwickelten Hölzern (z.B.

Acer pseudoplatanus) gibt es **lebende Fasern**. Sie dienen der Stärkespeicherung und übernehmen die Funktion des hier fehlenden axialen Parenchyms.

Die sog. **septierte Fasern** sind oftmals nicht von einer Parenchymzelleihe zu unterscheiden. Die Septen entstehen nach der Sekundärwandbildung, bestehen nur aus der Mittellamelle und der Primärwand und sind nicht lignifiziert. Sie speichern Stärke und besitzen oftmals Kristalle in der Vakuole; ob sie phylogenetisch abgeleitet sind oder nicht, ist unklar.

☞ *Beilschmedia tawa*; Tüpfelpaare von Fasern [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 19]

☞ *Acer pseudoplatanus*; Holz quer mit lebenden Fasern

☞ *Aristolochia brasiliensis*; Elemente des Holzes [Esau, K. 1969: 74]

☞ *Lophira procera*, "Eisenholz" [Braun, H.J. 1970: 17]

☞ *Ochroma bicolor*, "Korkholz" [Braun, H.J. 1970: 16]

(h) Gefäßglieder

Gefäßglieder sind die Elemente der Tracheen oder Gefäße; sie bilden longitudinale Reihen, die zusammen ein Gefäßnetz bilden.

Sie sind unabhängig entstanden bei den Angiospermen, bei den Gnetales (Gymnospermen), bei einigen Farnen (z.B. Adlervarn) und bei Selaginella (Moosfarn, Lycopodiatae) und Equisetum (Schachtelhalm).

In der Evolution der Gefäßglieder haben also wahrscheinlich folgende Prozesse stattgefunden:

- * Verkürzung der Gefäßglieder
- * Entwicklung von schrägen zu waagerechten Endwänden
- * Entwicklung von multipler zu einfacher Durchbrechung

- Perforationsplatten

Bei der Differenzierung der Tracheenglieder aus den Fusiforminitialen des Kambiums bleiben die die Perforationen bildenden Kopfwände frei von Sekundärwandmaterial. Hier sind die Wände zunächst meist dicker durch Quellung der Interzellularsubstanz. Später erfolgt die Bildung der Perforation(en) und die Auflösung des Protoplasten.

Die durchbrochenen Endwände der Zellen stellen die **Perforationsplatten** dar. Im primitiven Falle sind diese multipel und zwar scalariform oder reticulat, im abgeleiteten Zustand einfach. (Bei wenigen Familien findet man eine sog. ephedroide, aus runden Hoftüpfeln hervorgegangene Perforation.)

- Gefäßgliedlänge

Bei dieser Entwicklung haben sich die Gefäße verkürzt.

- intertracheale (und intertracheidale) Tüpfelung

Im sekundären Xylem ist die gesamte Wand sekundär verdickt. Nur dort, wo die Leitelemente untereinander gemeinsame Wände haben, sind diese durch Tüpfel unterbrochen. Deren Anordnung ist entsprechend der phylogenetischen Entstehung aus schraubigen und netzformigen Wandverdickungen zunächst leiterförmig (scalariform), im abgeleiteten Fall opponiert oder alternierend.

☞ *Griselinia littoralis*; reduzierte Tüpfel zwischen Gefäß und Faser (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 27)

- ☞ *Rhopalostylis sapida*; reticulate Perforationsplatte (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 28)
- ☞ *Gnetum* sp.; Gefässdurchbrechungen (Muhammad, A.F., Sattler, R. 1982: 22-23)
- ☞ *Knightia excelsa*; einfache schräge Durchbrechung (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 26)
- ☞ *Ulmus* sp.; einfache Durchbrechung, Ringwulst (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 29)
(Tafelzeichnung) Gefässgliedlänge und -durchbrechung und Tüpfelanordnung der
Leitelemente.
- ☞ intertracheale Tüpfelung (Metcalf, C.R., Chalk, L. 1983: Pl. 1)

- sonstige Tüpfelung

Zu Parenchymzellen werden einseitig behöft und teils sehr grosse (Fenster-) Tüpfel (zu Strahlparenchymzellen) gebildet.

- Anordnung

Die Gefässe bilden ein Netzwerk, welches entweder nur die einzelnen Jahresringe (jahresringeigene Gefässnetze) oder aber mehrere Jahresringe durchzieht (jahresringübergreifende Gefässnetze).

- ☞ Gefässnetz (Esau 1969: 77)

Entsprechend der physiologischen Anforderung eines schnellen Wassertransportes im Frühjahr bilden einige Hölzer besonders im Frühjahr eine grosse Anzahl von Gefässen, die im Holz auch schon makroskopisch als ein Ring von kleinen Poren sichtbar sind. Solche Hölzer werden als ringporig den zerstreutporigen Hölzern gegenübergestellt.

- ☞ *Fagus* sp.; zerstreutporiges Holz quer
- ☞ *Quercus* sp.; ringporiges Holz quer

(j) Parenchym

Parenchymzellen liegen meist in longitudinalen Reihen zwischen den Leitelementen. Sie werden zwischen den Tracheiden als paratracheidal, zwischen Fasern als interfibrillär und direkt an Tracheen als paratracheal bezeichnet. Bei abgeleiteten Hölzern werden die Gefässe vollständig von einer Scheide aus paratrachealem Parenchym eingehüllt.

- ☞ *Fraxinus excelsior*; parenchymatische Vollscheiden
(Tafelzeichnung) Parenchymstehung und -anordnung

(l) Sekundäre Strahlen

Sekundäre Strahlen entstehen allermeist durch inäquale Teilung einer langgestreckten Kambiuminitiale (Kopfzelle). Durch weitere Unterteilung dieser Zelle oder Hinzukommen weiterer Initialen entstehen mehrere Zellreihen übereinander. Durch radiale Teilungen werden mehrzellreihige Strahlen gebildet.

Die einzelnen Zellen können bei einigen Gymnospermen tracheidal differenziert sein. Man spricht dann bezüglich dieser Zellart von **heterogenen** Strahlen im Gegensatz zu **homogenen** Strahlen.

- (Tafelzeichnung) sekundärer Strahl

{Ende Vorlesung 7}

(h) Verkernung

Nicht alle Bereiche des sekundären Xylems bleiben während des Lebens eines Baumes funktionsfähig. Leitelemente verlieren früh ihre Funktionsfähigkeit, parenchymatische Zellen sterben später ab.

Als **Splintholz** bezeichnet man den äusseren funktionsfähigen Teil des Holzes. Hierbei unterscheidet man manchmal noch zwischen dem Leitsplint (alle leitenden oder festigenden Elemente) und dem Speichersplint (= Parenchym).

Demgegenüber ist das **Kernholz** der Teil, in dem alle Zellen tot bzw funktionsunfähig und dementsprechend strukturell oder chemisch verändert sind. Während des Vorganges der Verkernung gibt das Holz Wasser und Speicherstoffen ab und lagert dafür organischen Stoffen wie Öle, Gummi, Harze, Gerbstoffe, Farbstoffe (*Haematoxylon campechianum*) meist in die Zellwände ein. Auch anorganische Stoffe können eingelagert werden, so z.B. Calciumcarbonat bei *Ulmus minor* oder amorphe Kieselsäure beim Teakholz (*Tectona grandis*). Dunkelfärbung meist durch Oxidationsprodukte der Gerbstoffe, die sog. Phlobaphene.

☞ *Acacia raddiana* und *Quercus boissieri*, Splint- und Kernholz (Fahn 1974: 158)

☞ *Haematoxylon campechianum*; Holz

Anatomisch kommt es zum Verschluss der Tracheidentüpfel und zu einer Inkrustierung der Schliesshäute mit Lignin und anderen Stoffen.

Die Tracheen können auch durch die sog. Thyllen verschlossen werden. Es sind dies Auswüchse von benachbarten Axial- und Strahlparenchym (= Füllzellen). Die Zellwände der Thyllen bleiben dünn oder bilden verholzte Sekundärwände (Skleriden) aus. Thyllenzellen können sich ihrerseits weiter teilen (unterteilte Thyllen).

☞ *Vitis vinifera*; Thyllenbildung (Esau, K. 1969: Taf. 37)

☞ *Robinia pseudacacia*; Thyllen [Fahn, K. 1974: 155]

☞ *Metrosideros robusta*; Thyllen im Querschnitt [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 47]

☞ *Metrosideros robusta*; Thyllen im Längsschnitt [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 48]

Das **Ausmass der Verkernung** ist bei den Baumarten verschieden. Sie beginnt im Alter von 20 - 40 Jahre. Je nach Ausmass und Verteilung von Splint- und Kernholzbereich im Holz kann man die Bäume auch bezeichnen als:

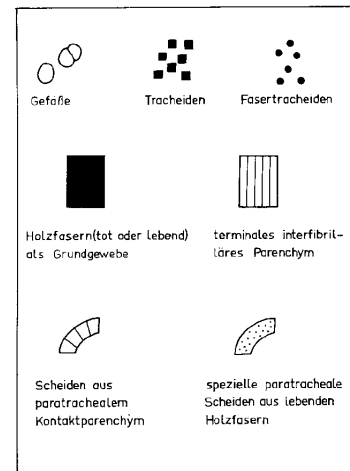
- # Kernholzbäume (der Überwiegende Teil des Querschnitts wird vom Kernholzbereich eingenommen): Eibe, Kiefer, Lärche, Eiche, Edelkastanie, Robinie, Kirsche, Nußbaum, Mahagoni (*Swietenia mahagoni*), Palisander, Teakholz (*Tectona grandis*), Ebenholz (*Diospyros sp.*),
- # Kernreifholzbäume: Esche, Rüter
- # Reifholzbäume (kein farblicher Unterschied der beiden Bereiche; keine Imprägnierung des abgestorbenen Kernbereichs, daher oft durch Pilzbefall hohl): Birne, Feldahorn, Fichte, Linde, Rotbuche, Tanne,
- # Splintholzbäume (keine Verthyllung oder Verkernung, überall gleicher Wassergehalt): Pappel, Bergahorn, Birke, Erle, Spitzahorn, Weißbuche.

(j) Organisationsstufen des Holzes (nach Braun 1970)

Die Zelltypen sind in den verschiedenen Hölzern in unterschiedlicher Anzahl und Anordnung vertreten, wobei sich eine grosse Anzahl von Bautypen ergibt, die sich in insgesamt fünf sog. Organisationsstufen einteilen lassen.

Die folgende Aufzählung beinhaltet nach Braun (1970) die drei Einteilungsmöglichkeiten der Hölzer in die sog. "hydrophysiologischen Funktionstypen", die "Holzbautypen" und die "Organisationstypen des Hydrosystems".

Diese Einteilungen nehmen Bezug auf die drei Hauptfunktionen, die jedes Holz erfüllen muß, nämlich die Leitung, Speicherung und Festigung.



Tracheidenstufe

Das **Grundgewebe** ist homogen. Es besteht aus **Tracheiden**, die mit Tüpfeln untereinander in Verbindung stehen. Bei Pinus erfolgt der radiale Transport über die Jahresringgrenze hinweg aber nur über die Quertracheiden der Holzstrahlen.

Parenchym kann vollständig fehlen (Pinus oder Picea) oder es kommt in einzelnen Zellen (diffuses paratracheidales P.) oder kleinen Aggregaten (diffus-aggregiertes paratracheidales P.) vor (Podocarpus, Trochodendron).

Die Funktionen der **Leitung** und **Festigung** wird in diesen Hölzern allein von den Tracheiden erfüllt.

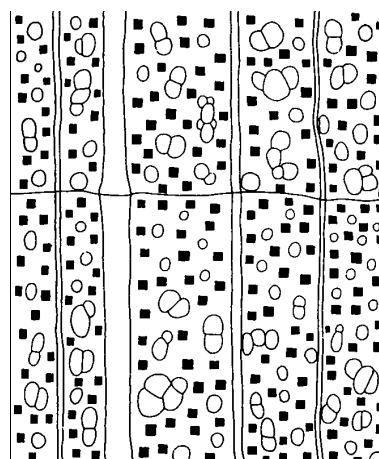
Beispiele: Picea abies, Pinus nigra, gefässlose Angiospermen

Tracheiden-Gefäßstufe

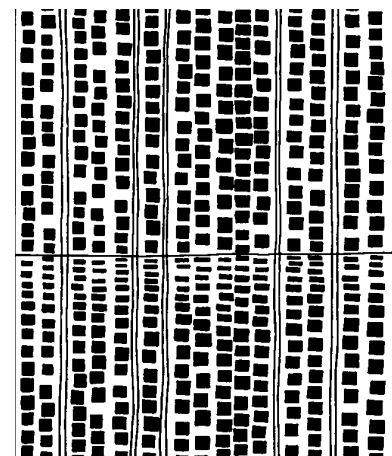
Das **Grundgewebe** besteht aus (**Faser-**) **Tracheiden**, die untereinander mit Tüpfeln, auch über die Jahresringgrenze hinweg, in Verbindung stehen. Sie haben meist den Charakter von Fasertracheiden. Typische Tracheiden befinden sich nur an der Jahresringgrenze im Spätholz und stehen dort in Tüpfelverbindung mit Frühholztracheiden.

Die **Gefässe** haben einen geringen Durchmesser und meist eine vielfach durchbrochene Perforationsplatten. Sie liegen verstreut und bilden jahresringeigene Netze.

Paratracheidales **Parenchym** kommt diffus und im Spätholz in wenigzelligen Aggregaten (diffus-aggregiert) vor. Paratracheales Parenchym begleitet in Einzelsträngen die Tracheen.



Fagus sylvatica



Picea abies

Die **Leitung** erfolgt in allen Richtungen durch Tracheiden und Tracheen, über die Jahresringgrenze hinweg aber nur durch Tracheiden. Die **Festigung** wird vor allem durch die Tracheiden sichergestellt.

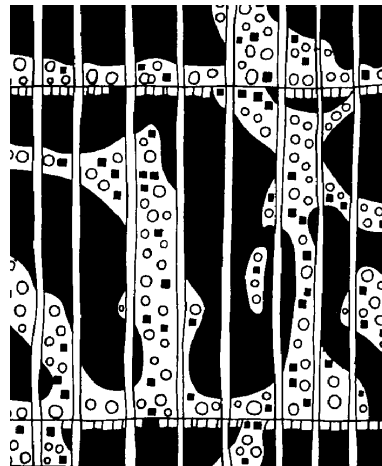
Beispiele: *Alnus glutinosa*, *Tilia cordata*, *Fagus sylvatica*

Eingeschränkte Tracheiden-Gefäßstufe

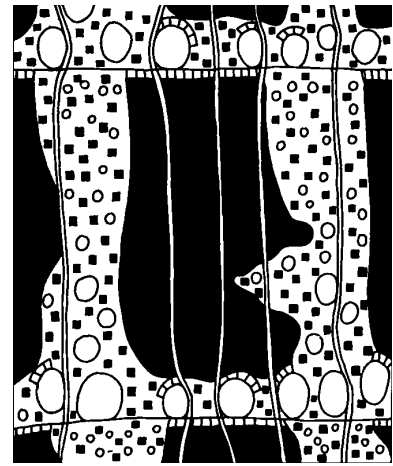
Das **Grundgewebe** ist heterogen.

In den **Tracheidenkomplexe** befinden sich (Faser-) Tracheiden und (einfach durchbrochene) **Gefäße**; sie können beide die Jahresringgrenze überbrücken (bei *Quercus* ist das Gefäßnetz nur jahresringeigen, bei *Rhamnus* jahresringüberschreitend).

Die **Holzfaserkomplexe** bestehen aus lebende oder tote Fasern mit Interzellularen und wenigem Tüpfelkontakt zu den Tracheiden.



Rhamnus cathartica



Quercus robur

Paratracheidales **Parenchym** ist wenig vorhanden. Paratracheales Parenchym umhüllt in schwachen (1/4) Scheiden unvollständig die Gefäße und interfibrilläres Parenchym ist diffus verteilt oder bildet schmale Streifen an der Jahresringgrenze im Spätholz (terminales P.).

Die **Leitung** erfolgt in allen Richtungen durch Tracheen und Tracheiden, bei einigen über die Jahresringgrenze auch durch Tracheen. Der **Festigung** dient das Leitgewebe und die nichtleitenden Fasern, die an diese Funktion besonders angepasst sind.

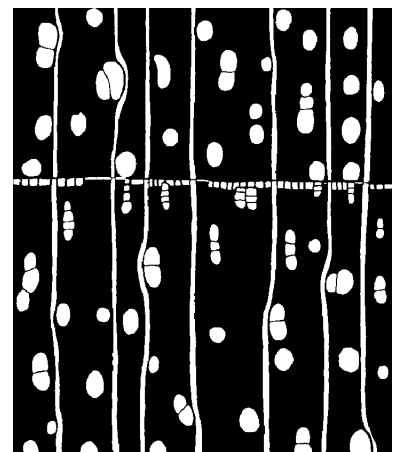
Beispiel: *Quercus robur*, *Rhamnus cathartica*

Gefäß-Holzfaserstufe

Das **Grundgewebe** ist homogen und besteht aus (lebenden oder toten) Fasern; nur die Radialwände der Faserzellen sind schwach getüpfelt, eine jahresringüberschreitende, tangential Tüpfelung ist nicht vorhanden und die Zellen bilden wenige, enge luftgefüllte Interzellularen aus.

Die **Tracheen** sind einfach durchbrochen, sie bilden jahresringüberschreitende Netze aus und stehen nur in geringem Tüpfelkontakt zum angrenzenden Fasergrundgewebe.

Paratracheales **Parenchym** ist nur wenig ausgebildet, es begleitet in nur schmalen Strängen die Gefäße. Interfibrilläres Parenchym liegt zerstreut und in terminalen Bändern.



Aesculus hippocastanum

Die **Leitung** ist in diesem Holz vollständig auf die Tracheen übergegangen. Die Fasern stehen zwar mit den Gefässen in geringer Tüpfelverbindung, sie dienen aber höchstens der Wasserspeicherung. Die **Festigung** wird demgegenüber von den Fasern wahrgenommen.

Beispiel: *Aesculus hippocastanum*

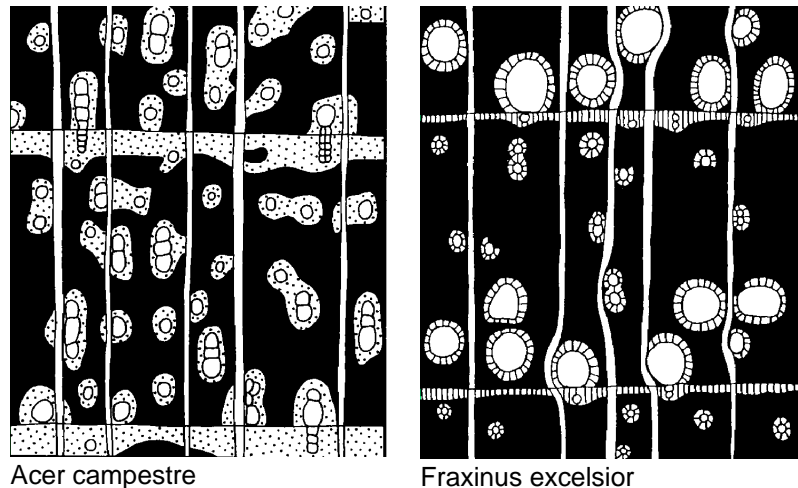
Gefäßstufe

Das homogene **Grundgewebe** besteht aus toten oder lebenden **Holzfasern**, welche nur radial schwach getüpfelt sind und zum Fasergewebe des jeweils nächsten Jahres keine Tüpfel ausbilden. Interzellularen sind in hier relativ häufig. Die **Gefässe** sind einfach durchbrochen und bilden jahresringübergreifende Netze.

Parenchymatische Scheiden hüllen die Gefässe vollständig ein. Bei *Fraxinus excelsior* sind es Vollscheiden aus paratrachealem **Parenchym**, bei *Acer pseudoplatanus* bestehen sie aus lebenden Fasern. Interfibrilläres Parenchym ist zerstreut, in grösseren Verbänden oder terminal angeordnet.

Die **Leitung** erfolgt nur durch die Tracheen. Die oft luftgefüllten toten Fasern dienen hier allein noch der **Festigung**.

Beispiel: *Fraxinus excelsior*,
Acer pseudoplatanus



Zusammenfassung:

Folgende Entwicklungstendenzen lassen sich in der dargestellten Reihe der Organisationsstufen feststellen:

- # Übergang der Leitfunktion vom "Universalelement" Tracheide auf die Gefässe, die mit ihrem weiteren Lumen und den Perforationen eine wesentlich schnellere Leitung ermöglichen.
- # Übergang der Festigung auf die hierfür geeignetere Elemente, die Fasertracheiden und schliesslich die Fasern, die am Ende der gezeigten Reihe luftgefüllt und damit vollständig aus dem wasserführenden System ausgeschieden sind.
- # Ausbildung von Tüpfelverbindungen zwischen den Gefässen an den Jahresringgrenzen und Reduktion solcher Verbindungen bei den nicht mehr der Leitung dienenden Fasern.

3.2.4. Der Bast

Der Bast ist definiert als Sekundäres Phloem. Das gesamte Gewebe ausserhalb des Kambiums bezeichnet man als (sekundäre) Rinde (= bark).

Das Sekundäre Phloem ist weniger bekannt als das Sekundäre Xylem, weil es nicht in dem selben Masse nutzbar ist wie das Holz. Ebenso ist die Evolution des Bastes weniger bekannt, da es fossil weniger erhalten ist.

Der Bast entsteht wie das Holz aus dem Kambium. Aus den Fusiforminitialen entstehen

- * Siebröhrenelemente,
- * Siebzellen,
- * Geleitzellen,
- * Fasern,
- * Parenchym (incl. Strasburgerzellen)

und aus den Strahlinitialen die

- * Baststrahlen.

 *Tilia cordata*; Holzquerschnitt


Die mehr parenchymatischen Zellen, also Siebröhrenelemente und Siebzellen, die Geleitzellen und Strasburgerzellen und das Parenchym selbst, werden insgesamt als **Weichbast** bezeichnet. Dem Weichbast werden als sog. **Hartbast** die Bastfasern gegenübergestellt. Diese Bastfasern sind kürzer als die Primären Phloemfasern. Sie wachsen apikal intrusiv, sind meist verholzt und besitzen einfache Tüpfel. Sie können wie die Holzfasern auch lebend und/oder septiert sein.

Baststrahlen sind aus parenchymatischen Zellen aufgebaut. Das Strahlparenchym (und das axiale Phloemparenchym) besitzt unverholzte Primärwände, im inaktiven Phloem ist aber eine nachträgliche Sklerifizierung möglich. In einigen Fällen wie etwa bei der Linde (*Tilia sp.*) erfolgt in den Strahlen eine deutliche Dilatation.

(b) Der Bast der Gymnospermen

Bei den Gymnospermen ist der Bast nicht etagiert, und die Zellen zeigen nur in geringem Masse intrusives Wachstum. Die Zellabfolge ist meist sehr regelmässig.

Bei den Pinaceae-Abietoideae wechseln sich Parenchym und Siebzellen (mit Sekundärwand) sehr regelmässig ab. Bei den Pinaceae-Thujoideae ist es dagegen die Abfolge: Siebzelle / Parenchymzelle / Siebzelle / Faser ...

 *Thuja occidentalis*; Bast [Esau, K. 1969: 84]


 *Thuja occidentalis*; Bast

Der Bast ist wie der übrige Pflanzenkörper von Harzkanäle durchzogen.

(d) Der Bast der Angiospermen

Der Angiospermenbast zeigt nicht eine solche regelmässige Zellabfolge wie der der Gymnospermen. Wohl aber kann man hier teils markante Unterschiede in der Verteilung der Fasern beobachten. Bei vielen Arten bilden die Fasern, in ihrer Gesamtheit als Hartbast bezeichnet, bandartige, radial ausgerichtete Komplexe (z.B. bei *Robinia pseudacacia*, *Tilia cordata* oder *Vitis vinifera*). Bei *Nicotiana* oder *Laurus* liegen die Fasern demgegenüber einzeln vor, und sie fehlen vollständig bei *Aristolochia*.

 *Robinia pseudacacia*; Bänder von Bastfasern [Esau, K. 1969: Taf. 43]

 *Vitis vinifera*; Bänder von Bastfasern [Esau, K. 1969: Taf. 44]

☞ *Aristolochia* sp.; Sekundäre Achse

Entsprechend der Anordnung der Fasern können auch die Siebröhren tangentiale bandartige Bereiche bilden; bei *Vitis vinifera* stehen die Siebröhren in diesen Bereichen in radialen Reihen.

☞ *Vitis vinifera*; Bast [Esau, K. 1969: 86]

Von den Fasern sind die Siebröhren meist durch Parenchym getrennt.

(f) Lebensdauer

Die Siebröhren sind bei laubwerfenden Dicotyledonen nur 1 Jahr, bei ausdauernden oft 2 Jahre funktionsfähig. Bei *Tilia* können sie sogar bis 10 Jahre alt werden (Holdheide 1951).

Die Lebensdauer der Palmen ist noch weit grösser. Bei den Arten der Gattung *Roystonea* und *Palmetta* können sie bis über 100 Jahre alt werden.

Bei den zwei bis mehrere Jahre lebenden Siebröhren kommt es in unseren Breiten nach Ende der Vegetationsperiode zur Bildung von sog. Winterkallose. Hierbei wird die gesamte Siebplatte von einer Kalloseauflage bedeckt. Zu Beginn des neuen Austriebs entstehen wieder funktionierende Siebporen.

☞ *Vitis vinifera*; Verschluss der Siebporen im Winter [Esau, K. 1969: Taf. 40]

Das funktionierende, "leitende" Phloem hat also nur eine Dicke von 0,2 - 1 mm. Das funktionsunfähig gewordene, "nichtleitendes" Phloem besitzt in den Siebröhren reichlich Callose (sog. definitive Callose) oder baut die Callose vollständig ab. Die Zellen können kollabieren und sind dann teils luftgefüllt. Es wechseln sich dann im Querschnittsbild oft Bänder aus abwechselnd turgeszentem Parenchym und kollabierten Siebröhren ab. Ähnlich wie im Holz kann es auch im Bast zu thyllenähnlichen Bildungen kommen.

☞ *Vitis vinifera*; Bast [Esau, K. 1969: Taf. 49C]

3.2.6. Das Periderm

Das Periderm ist das Sekundäre Abschlussgewebe der Achse. Es wird gebildet aus einem Korkkambium oder Phellogen, welches den Kork oder das Phellem bildet und eventuell aus einer bis wenigen Schichten nach innen produzierter Zellen, dem Phelloderm.

(b) Zellkomponenten

Das **Phellogen** besteht im Gegensatz zum Phloem und Xylem bildenden Kambium aus nur einem Zelltyp. Die Zellen haben im Querschnitt und Längsschnitt etwa rechteckige Form, sie sind radial flach und in tangentialer Richtung etwas gestreckt. Das Phellogen produziert fast nur Zellen in Richtung der Achsenaussenseite und ist daher als monopleurisches Kambium zu bezeichnen.

Wie ihre Initialen, die Phellogenzellen, sind auch die **Phellemzellen** idealerweise 14-Flächner. Sie sind ohne Interzellularen aneinandergesetzt und zeigen durch radiale Reihung ihre Herkunft aus einem Kambium.

Der Schutz beruht auf der Einlagerung von Suberin (weiss !) noch während des Zellwachs-

tums in Form einer Lamelle, welche auf die primäre Zellulosewand aufgelagert wird. Sie zeigt eine Schichtung, bei der sich Suberin- und Wachsschichten abwechseln. Darauf folgt zum Zellinnern hin nochmals eine Celluloseschicht. Die beiden cellulosehaltigen Schichten der Wand können lignifiziert sein. Die Wände besitzen wahrscheinlich Plasmodesmata. Im ausdifferenzierten Zustand sind die Phellemzellen tot und luffertfüllt.

Als **Phelloderm** werden alle Zellschichten bezeichnet, die vom Phellogen in Richtung des Achseninneren produziert werden. In vielen Fällen wird überhaupt kein Phelloderm gebildet. Meist sind es ein bis zwei, seltener mehrere Zellschichten. Die Anzahl kann sich auch mit dem Alter der Achse ändern.

- ☞ Prunus sp. (A, B), Betula sp. (C, D) und Quercus sp. (E), Entwicklung des Periderms [Esau, K. 1969: Taf. 4]
- ☞ verkorkte Zellwand [Esau, K. 1969: 98]

(d) Initialperiderme

Das erste in der Pflanze entstehende Periderm wird als Initialperiderm bezeichnet. Das erste Korkkambium kann in unterschiedlicher Gewebetiefe des Sprosses gebildet werden. Es kann epidermal entsteht (*Nerium oleander*, *Pyrus communis*), direkt subepidermal (*Prunus*, *Pyrus*), in der 2. oder 3. Rindenschicht (*Ribes*) oder direkt am Leitgewebe oder sogar innerhalb des Phloems (*Solanum dulcamara* oder *Vitis vinifera*). Zur Umfangerverweiterung teilt sich das Korkkambium gelegentlich auch antiklinal.

Gewöhnlich entsteht das erste Periderm parallel zur Oberfläche. Pro Jahr können 2 - 20 Zellen Kork gebildet werden. Bei mehrjährigen Peridermen blättern die alten Schichten ab, so dass die Korkschicht immer gleich dick ist. Bleiben die Korkschichten am Spross, so können Korkleisten entstehen (z.B. bei der Korkulme oder der Korkeiche). Beim Pfaffenhütchen (*Euconymus europaeus*) beruht die Entstehung der Korkleisten allerdings auf einer ungleichen Tätigkeit des Korkkambiums.

Auch Tiefenperiderme können langlebig sein bei, wie z.B. bei *Ribes*, *Berberis* oder *Punica*.

- ☞ *Pyrus* sp. (A, B) u. *Prunus* sp. (C, D); Entstehungsort des Initialperiderms [Esau, K. 1969: 100]
- ☞ *Ribes* sp. (a) u. *Solanum dulcamara* (b); Entstehungsort des Initialperiderms [Cutter, E.G. 1971: 4.23]
- ☞ *Vitis vinifera* (A, B), Tiefenperiderm [Esau 1969: Taf. 49]

(f) Korkwarzen = Lenticellen (lens = Linse)

Lenticellen sind besonders strukturierte Teile des Periderms mit locker geordneten Zellen, die dem Gasaustausch dienen. In ihrem Bereich werden vom sog. Lenticellenphellogen ausser Korkzellen sog. Füllzellen oder Komplementärzellen gebildet. Letztere können suberinisiert oder nicht-suberinisiert sein. Bei subepidermaler Entstehung liegen sie oft unter den Stomata. Besonders massive Lenticellen findet man im Handelskork (! querliegend im Flaschenhals).

- ☞ *Sambucus nigra*; Lenticelle, Aufsicht [Jurzitza, G. 1987: 33]
- ☞ *Sambucus nigra*; Lenticelle
- ☞ *Sambucus nigra* (1) u. *Prunus avium*; Lenticellen [Fahn, A. 1974: 181]

3.2.8. Borke

Das Initialperiderm wird meist nach kurzer Zeit durch tieferliegende Folgeperiderme ersetzt,

was man sich z.B. bei der Flaschenkorkgewinnung zu Nutze macht. Sind nacheinander mehrere Peridermschichten gebildet worden, so bezeichnet man dann das gesamte Rindengewebe, welches ausserhalb des jeweils innersten Korkkambiums liegt, ungeachtet seiner Gewebekomponenten als Borke (= Rhytidom; rhytidus = Runzel).

Bezuglich der Geometrie der aufeinanderfolgenden Periderme unterscheidet man die folgenden Grundtypen der Borkenbildung:

1. **Schuppenborke:** Die aufeinanderfolgenden Periderme schneiden schuppenförmige Gewebebereiche aus der sekundären Rinde aus (*Pinus*, *Platanus*). Bei der Linde ist die Borke faserhaltig, die Borke bildet deshalb eine netzartige Struktur.
2. **Streifenborke:** Ringförmig die Achse umgebende Korklagen sind von Parenchymstreifen unterbrochen (*Lonicera*, *Clematis*, *Vitis*).
3. **Ringelborke:** Ringförmige Korkkambien umgeben die Achse vollständig (*Betula* sp.).

☞ Lage der Borke im sekundären Phloem [Esau, K. 1969: 99]

☞ *Robinia pseudacacia*; Rhytidom [Cutter, E.G. 1978: 12.6]

☞ *Platanus orientalis*; Schuppenborke

☞ *Aristolochia* sp.; Streifenborke

☞ *Betula* sp.; Ringelborke

(Tafelzeichnung) Zustandekommen von Schuppen-, Streifen- und Ringelborke

3.2.10. Anomales Sekundäres Dickenwachstum

Im Idealfall bildet das Kambium der Achse nach allen Seiten die gleiche Menge an Xylem bzw. Phloem. Es resultiert ein im Querschnitt kreisrunder Stamm, in dessen geometrischen Zentrum sich das Mark befindet. Diese Geometrie kann nun in unterschiedlicher Weise verändert sein, etwa durch ungleiche Teilungsaktivität des Kambiums, durch die Tätigkeit mehrerer aufeinanderfolgender Kambien oder andere Wachstumsvorgänge.

Von den in der Literatur zitierten und mit Namen belegten Formen des Anomalen Sekundären Dickenwachstums seien im folgenden die bekanntesten und häufigsten vorgestellt.

(b) *Corpus lignosum lobatum*

Beim **gelappten Holzkörper** produziert ein ringförmig geschlossenes Kambium auf dem seinem Umfang Holz mit verschiedener Intensität. Das Xylem zeigt daher einen gelappten Querschnitt, der aber von entsprechender Phloemproduktion zu einem kreisrunden Stammquerschnitt ausgeglichen wird.

(d) *Corpus lignosum interruptum*

Beim **unterbrochener Holzkörper** zerreisst das Kambium in einzelne Streifen mit unterschiedlicher Bildungsrate von Sekundärem Xylem. Diese Form des anomalen Sekundären Dickenwachstums ist typisch für viele Vertreter der Bignoniaceae (z.B. *Doxantha unguis-cati*). Bei *Passiflora glandulosa* (Passifloraceae) beginnt der Stamm mit fünf Stellen geringer Holzbildung. Während der Stamm dicker wird, wird immer wieder ein Bereich geringerer Holzbildung eingeschoben, so dass schliesslich ein treppenförmiges Kambium mit abgestufter Teilungsintensität entsteht.

☞ *Doxantha unguis-cati*, corpus lignosum interruptum [Cutter, E.G. 1971: 4.19]

(f) Corpus lignosum circumvallatum

Beim **umkleideter Holzkörper** folgen mehrere Kambien und damit mehrere Xylem- und Phloemschichten konzentrisch aufeinander. Beispiele hierfür sind etwa *Boerhavia diffusa* (Nyctaginaceae) oder die Wurzel von *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae). Auch abgeflachte Stämme können durch eine Aufeinanderfolge mehrerer Kambien entstehen, so bei *Machaerium* (Fabaceae), *Anomospermum* (Menispermaceae) oder *Securidace* (Polygalaceae).

☞ Wurzel von *Beta vulgaris*

☞ *Bauhinia* sp.; Corpus lignosum fasciatum (Johnston 1949: Pl. VI)

(h) Corpus lignosum compositum

Ein **zusammengesetzter Holzkörper** entsteht dadurch, dass die über weite Strecke in der Rinde verlaufende Blattspuren mit einem eigenen Kambium umgeben und ihrerseits einen Holzkörper bilden (z.B. *Serjana*).

☞ *Serjana* sp.; corpus lignosum compositum [Cutter, E.G. 1971: 4.22]

3.2.12. Dickenwachstum der Monocotyledonen

Sekundäres Dickenwachstum ist bekannt bei z.B. *Dracaena*, *Cordyline*, *Yucca*, *Aloe*. Bei diesen Monocotyledonen kann das Primäre Verdickungsmeristem (PTM) seine Teilungstätigkeit wieder aufnehmen. Es wird dann Sekundäres Verdickungsmeristem genannt (STM). Im Querschnitt sieht man, dass in der kambiales Zone neue Leitbündel in sog. konjunktivem, parenchymatischen Gewebe gebildet werden.

(Tafelzeichnung) Zusammenhang von PTM und STM

☞ *Dracaena draco*; Habitus

☞ *Musa* sp., *Aloe arborescens* u. *Dracaena* sp., PTM und STM (Fahn, A. 1974: 188)

{Ende Vorlesung 8}

5 Morphologie des Blattes

Das Blatt ist das zweite sog. Grundorgan des Kormus. Die Achse hatten wir in Hinblick auf die Funktionen von Transport, Stütze und Speicher behandelt. Die wichtigste Aufgabe des Blattes ist demgegenüber die Photosynthese.

Entsprechend ihrer phylogenetischen Entstehung unterscheidet man Microphyllie und Macrophyllie. Die **Microphyllie** der Lycopodiatae, Psilotatae, Equisetatae sind wahrscheinlich entstanden als Emergenzen oder sog. Enationen (Enationstheorie). Die sog. **Macrophyllie** der Farne (Filicatae) und Samenpflanzen kann man sich nach der Telomtheorie durch Plannation und Verwachsung von einfachen Gabelästen ("Raumwedel") entstanden vorstellen.

☞ Enationstheorie [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 3-9; Enationstheorie]

☞ *Rhapis vinifera* (Arecaceae); Blatt

☞ Telomtheorie [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 3-14; Telomtheorie]

5.2 Terminologie

5.2.2 Gliederung

Ein typisches (Laub-) Blatt der Dikotyledonen zeigt früh in seiner Entwicklung eine Gliederung in einen schmalen Endteil, das sog. **Oberblatt**, und eine breitere Basis, das sog. **Unterblatt**. Im ausgewachsenen Zustand besteht dann das Oberblatt aus dem **Blattstiel** (Petiolus) und der **Spreite** (Lamina), bzw. bei gefiederten Blättern aus der **Rhachis** (Fiederachse) und den **Fiederblättchen** (Foliolae). Das Unterblatt bildet den **Blattgrund** aus, der eine Scheide bilden kann und dem seitlich die **Nebenblätter** (Stipeln) aufsitzen.

Die der Achse zugewandte Seite des Blattes bezeichnen wir als seine abaxiale, ventrale oder seine Oberseite, die der Achse abgewandte Seite entsprechend als abaxiale, dorsale oder Unterseite.

(Tafelzeichnung) Bau des einfachen Laubblattes

5.2.4 Blattfolge

Die Blätter haben nicht am gesamten Spross, also in jedem Alter der Pflanzen die gleiche Form. Vielmehr wechseln in der Ontogenie der Pflanze verschiedene typische Blattformen einander ab.

(b) Kotyledonen (Keimblätter)

Die ersten, an der Pflanze gebildeten Blätter sind die Keimblätter oder Kotyledonen. Sie sind meist stark reduziert. Wenn sie der Nährstoffspeicherung dienen, bleiben sie klein und entfalten sich nicht (*Vicia faba*, Fabaceae). Sie können aber auch flächig entwickelt sein und assimilieren (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae).

Keimblätter (Cotyledonen)
Niederblätter (Kataphylle)
Laubblätter
Primärblätter
Folgeblätter
Hochblätter (Hypsophylle)

Tab. 5: Blattfolge

☞ *Ricinus communis*; ausgebreitete epigäische Keimblätter [Rauh 1959: 9]

☞ *Vicia faba*; kleine hypogaeische Keimblätter [Rauh 1959: 21]

(d) Niederblätter (Kataphylle)

Niederblätter oder **Kataphylle** sind alle reduzierten, schuppenförmigen Blattorgane am vegetativen Teil der Achse.

Am Hauptspross können sie auf die Kotyledonen zwischen den Keimblättern und den Laubblättern folgen (*Vicia faba*). Besonders treten sie auf an allen unterirdischen Achsen wie Ausläufern, Rhizomen oder Ausläuferknollen. Bei jeder Verzweigung werden von der Seitenachse zunächst ein oder zwei sog. **Vorblätter** oder Prophyll gebildet. Das eine Vorblatt der Monokotyledonen steht adaxial oder adossiert, die beiden der Dikotyledonen in transversaler Stellung. Die **Knospenschuppen** oder Tegmente stellen ebenfalls Niederblätter dar.

(Tafelzeichnung) transversale und adossierte Vorblätter

☞ *Malus baccata*; Knospenschuppen und Laubblätter an Seitenzweigen [Strasburger 1978: 206]

(f) Laubblätter

Auf die Kotyledonen folgen am Spross die Laubblätter. Die ersten Laubblätter oder **Primärblätter** sind häufig im Vergleich zu den später gebildeten sog. **Folgeblättern** in ihrer Spreitenentwicklung etwas reduziert.

☞ *Helleborus foetidus* (Stinkende Nießwurz, Ranunculaceae); Habitus

☞ *Helleborus foetidus*, Blattfolge [Strasburger 1978: 207]

(h) Hochblätter (Hypsophylle)

Im Infloreszenz- und Blütenbereich werden die Blätter wiederum in ihrer Grösse verringert und ihrer Form vereinfacht. Man bezeichnet sie als Hochblätter oder Hypsophylle.

5.2.6 Blattformen

Nach der Form bzw. Unterteilung der Spreite kann man mehrere Blattformen unterscheiden.

Einfache Blätter haben eine einfache, also ungeteilte Spreite.

Die Formen der **geteilten Blätter** haben demgegenüber eine in einzelne Blättchen aufgeteilte Spreite. Sitzen diese Blättchen an einer langgestreckten Fiederspindel oder Rhachis, so werden die Blätter als **gefiedert** (pinnat) bezeichnet. Die Fiederung ist paarig (= ohne Endfieder) oder unpaarig (= mit Endfieder), einfach oder mehrfach (= "gefiederte Fiedern"). Bei den **gefingerten** oder digitaten Blättern (z.B. *Aesculus hippocastanum*) gehen die Fiedern nahezu von einem Punkt aus, und bei den **fussförmigen** oder pedaten Blättern (z.B. *Helleborus foetidus*) sitzen sie einer quasi transversal gestreckten Rhachis auf.

Schildförmige oder peltate Blätter besitzen eine mehr oder weniger runde Spreite, an deren Unterseite der Blattstiel zu entspringen scheint (z.B. *Tropaeolum majus*, Kapuzinerkresse).

einfach (ungeteilt)
 geteilt
 gefiedert (pennat)
 einfach/mehrfach
 paarig/unpaarig
 gefingert (digitat)
 fußförmig (pedat)
 schildförmig (peltat)
 schlauchförmig (ascidiat)

Tab. 6: Blattformen

Als **schlauchförmig** oder *ascidiat* bezeichnet man ein Blatt, bei dem auf dem Blattstiel eine tütenförmige oder lang schlauchförmige Spreite aufsitzt.

- ☞ Blattformen [Rauh 1950: 94]
- ☞ *Peucedanum officinale*; Habitus
- ☞ *Aesculus hippocastanum*; gefingertes Blatt
- ☞ *Schefflera actinophylla* (Araliaceae); Blätter
- ☞ *Tropaeolum majus* (Kapuzinerkresse); Blätter
- ☞ *Nepenthes* sp.; Kannenblatt

5.2.8 Anisophyllie

Unter **Anisophyllie** versteht man die Ausbildung ungleich grosser, aber sonst gleichgestalteter Laubblätter an ein und derselben ausgewachsenen Pflanze.

Induziert (= modifikatorisch), also durch äussere Einflüsse bewirkt, ist eine solche Anisophyllie bei dorsiventralen Achsen, wo die Blätter der Ober- und Unterseite unterschiedliche Grösse haben können.

Erblich fixiert oder **habituell** ist die Ungleichheit der Blätter z.B. bei den Moosfarne (*Selaginella*). Bei den Arten der Gattung *Selaginella* werden an jedem Knoten ein kleineres, sog. Oberblatt und ein grosses, sog. Unterblatt ausgebildet.

- ☞ *Acer platanoides* (Spitz-Ahorn) [Strasburger 1978: 204]

5.2.10 Heterophyllie

Heterophyllie ist die Ausbildung ungleich gestalteter Blätter an ein und demselben Spross.

Induziert ist die Heterophyllie z.B. bei solchen Wasserpflanzen (z.B. *Ranunculus peltatus*), bei denen unterschiedliche Schwimm- bzw. Wasserblätter ausgebildet werden.

Eine **habituelle** Heterophyllie findet man z.B. beim Leberblümchen *Hepatica nobilis*, wo an den plagiotrop wachsenden Achsen abwechselnd kleine Niederblätter und normale Laubblätter gebildet werden. Ein weiteres Beispiel ist *Salvinia natans*, die an jedem Knoten zwei flächige Schwimmblätter und ein ins Wasser ragendes, zerschlitztes Wasserblatt entwickelt.

- ☞ *Ranunculus peltatus*; Schwimm- und Wasserblätter. *Hepatica nobilis*; Beblätterung [Strasburger 1978: 205]
- ☞ *Salvinia natans*; Heterophyllie

5.4 Blattstellung

Die Blätter sind an der Achse nicht zufällig verteilt, sondern sie folgen hierbei jeweils einer gewissen Symmetrie.

Zwei Regeln kann man bzgl. der Verteilung der Blätter an der Achse bzw. am Knoten angeben, nach denen sich die Pflanzen in ihrer Beblätterung richten: die **Äquidistanzregel**, nach der die Blätter immer eine gleichmässige Verteilung auf dem Knoten zeigen und die **Alternanzregel**, nach der die Blätter benachbarter Knoten miteinander alternieren.

5.4.2 wirtelig und gegenständig

Stehen an einem Knoten an der Sprossachse mehr als ein Blatt, so liegt eine wirtelige (oder gegenständige) Blattstellung vor.

Entsprechend der Anzahl der Blätter kann man die Wirtel als **polymer** (mit vielen Blättern; z.B. *Hippuris vulgaris*) oder **trimer** (mit drei Blättern; z.B. *Juniperus communis*) bezeichnen. Bei Pflanzen mit "dimeren" Wirteln stehen die Blätter aufeinanderfolgender Wirtel nach der Alternanzregel "auf Lücke". Diese Blattstellung wird daher allgemein als kreuzgegenständig oder **dekussiert** bezeichnet. Die Blätter stehen hierbei in 4 sog. Geradzeilen od. **Orthostichen**.

- ☞ *Hippuris vulgaris*; Habitus
- ☞ *Hippuris vulgaris*; Blattwirtel und Sproßspitze [Troll 1973: 35]
- ☞ *Juniperus communis*; Habitus
- ☞ *Ajuga genevensis*; Habitus

5.4.4 wechselständig

Bei der wechselständigen Beblätterung befindet sich an jedem Knoten nur ein einziges Blatt. Stehen sich die Blätter von aufeinanderfolgenden Knoten genau gegenüber, bilden sie also genau einen Winkel von 180° , so resultiert eine zweizeilige oder distiche Beblätterung (1/2 Blattstellung; *Allium porrum*, *Ravenala madagascariensis*).

Bei allen anderen Winkeln der aufeinanderfolgenden Blätter ist die Blattstellung schraubig oder dispers.

Die Blattstellung kann durch einen Bruch angegeben werden, bei dem der Zähler die Anzahl der Umläufe um die Achse angibt, nach denen wieder ein Blatt direkt unter einem anderen derselben Orthostichen zu stehen kommt und der Nenner, wieviele Blätter in diese Anzahl der Umläufe hineinpassen. Ein Beispiel: bei der 2/5 Blattstellung stehen 5 Blätter in zwei schraubigen Umläufen um die Achse, das 1. und das 6. Blatt stehen genau übereinander. Von der Pflanze werden anscheinend bestimmte Blattstellungen bevorzugt.

Zwischen der Blattstellung und dem sog. **Divergenzwinkel**, also dem Winkel, in dem zwei aufeinanderfolgende Blätter zueinander stehen, besteht folgender Zusammenhang:

1/2	180°	Poaceae, <i>Ravenala</i> , <i>Iris</i>
1/3	120°	Cyperaceae
2/5	144°	<i>Rosa</i> , <i>Corylus</i>
3/8	135°	<i>Aster</i> , <i>Plantago</i>
5/13	$128^\circ 27'$	<i>Sempervivum</i> , <i>Pinus strobus</i> Zapfen
"	"	
	$128^\circ 28' 30''$	= Limitdivergenzwinkel

Zähler und Nenner bilden hierbei je eine sog. **Fibonacci-Reihe**, also eine solche Reihe, bei der jede Zahl die Summe der beiden vorangegangenen ist.

Insgesamt stellt diese Blattstellungsfolge die sog. **Schimper-Braun'sche Hauptreihe** der Blattstellung dar. Bei diesen Blattstellungen stehen die Blätter an der Achse in sog. Orthostichen (Geradzeilen), deren Anzahl dem Nenner im Blattstellungsbruch entspricht.

Der Divergenzwinkel strebt in dieser Reihe dem sog. **Limitdivergenzwinkel** von $137^\circ 28' 30''$ zu.

Bei dieser Blattstellung steht theoretisch kein Blatt direkt über einem anderen, was eine ideale Ausnutzung der Sonnenbestrahlung bedeuten würde.

Im Realfall weichen die Blattstellungen meist etwas von diesen idealen Zahlen der Hauptreihe ab. Es bilden sich daher an der Achse keine Geradlinien oder **Orthostichen**, sondern Schrägzeilen oder **Parastichen**.

- ☞ *Allium porrum* (Lauch); Habitus
- ☞ *Ravenala madagascariensis* (Baum der Reisenden); distiche Beblätterung
- ☞ *Plantago media* (Mittlerer Wegerich); Blattstellung [Strasburger 1978: 158]
- ☞ *Aeonium tabuliforme*; Habitus

5.6 Blattranken

Ganz oder in Teilen umgebildet zu Ranken, können auch die Blätter der Befestigung des Sprosses an einer Unterlage dienen.

Bei *Pisum sativum* und *Lathyrus pratensis* sind es **Fiederblattranken**. Die Endfieder und die obersten Seitenfiedern sind hier zu Ranken umgebildet. Bei *Lathyrus aphaca* ist es das **gesamte Oberblatt**. Die Stipeln stellen hier den einzigen assimilierenden Teil des Blattes dar. Bei *Gloriosa rothschildiana* dient die verlängerte **Blattspitze** der Festheftung.

- ☞ *Lathyrus pratensis*; Fiederblattranken
- ☞ *Pisum sativum* und *Lathyrus aphaca*; Fiederblattranken und Oberblattranke [Rauh 1959: 97]
- ☞ *Gloriosa rothschildiana*; Blüte
- ☞ *Gloriosa rothschildiana*; Ranke

5.8 Blattdornen

Ebenso wie zu Ranken, können Blätter auch in ihren Teilen oder als Ganzes zu Blattdornen umgestaltet sein.

Bei *Berberis vulgaris* bildet nur der Primärspross an seiner Basis normale Laubblätter. Bei den folgenden Blättern ist in fortschreitendem Masse die Spreitenbildung unterdrückt. Die Photosynthese wird übernommen von in den Achseln der meist dreispitzigen Dornblätter stehende, sylleptische (im selben Jahr gebildete) Kurztriebe mit normalen Laubblättern.

Bei vielen sukkulenten Euphorbiaceae, bei *Acacia* und etwa bei *Robinia* findet man **Nebenblattdornen** (= Stipulardornen).

Die Blätter von *Astragalus sempervirens* kommt es zur Ausbildung von **Rhachisdornen**. Die Blätter werden zunächst als normale Fiederblätter gebildet. Später fallen die Blatffiedern ab, und die verdornende Blatthachis bleibt erhalten.

- ☞ *Berberis vulgaris*; Blattverdornung [Strasburger 1978: 222]
- ☞ *Berberis vulgaris*; Blattdornen und belaubte Kurztriebe
- ☞ *Euphorbia virosa*; Habitus
- ☞ *Euphorbia grandicornis*; Nebenblattdornen
- ☞ *Astragalus sempervirens* (Fabaceae, Tragant); Habitus mit Rhachisdornen

{Ende Vorlesung 9}

6 Anatomie des Blattes

Wie bei der Sproßachse, kann man auch beim Blatt die 3 Grundgewebesysteme unterscheiden, nämlich Abschlußgewebe, Grundgewebe und Leitgewebe. Die Gewebe des Blattes können entsprechend der Hauptfunktion Photosynthese beschrieben werden in Hinblick auf Lichtgewinn, Gasaustausch und Transpiration. Bei der Achse standen demgegenüber die Funktionen Stofftransport, Festigung und Speicherung im Vordergrund.

6.2 Ausgliederung

Neue Blätter entstehen an der jungen Sproßspitze in der der Initialzone unmittelbar folgenden Zone der Primären Morphogenese. Der Ort einer jungen Blattanlage wird im histologischen Bild erkennbar durch eine stärkere Anfärbbarkeit und durch Zellteilungsaktivität an der Flanke der Initialzone im Sproßscheitelmeristem. Dieser Bereich der Blattanlegung wird deshalb als **Flankenmeristem** bezeichnet. Die ersten Zellteilungen werden meist in der ersten subepidermalen Schicht sichtbar.

Die Entstehung des jungen Blattes selbst kann man beschreiben als eine **Meristemfraktionierung**: vom Scheitelmeristem der Achse wird ein Teil abgespalten, der das Blatt aufbaut. Das auf diese Weise entstandene Blattmeristem ist direkt nach seiner Fraktionierung aus dem Sproßscheitel ein nur eng begrenzter Bereich. In dem er benachbartes Gewebe in das Meristem aufnimmt, verbreitert er sich zur den Scheitel mehr oder weniger weit umgebenden jungen Blattanlage. Durch dieses Umgreifen, welches wir auch als **Meristeminkorporation** beschreiben können, entsteht ein das Blatt subepidermal umgebendes Randmeristem. Es ist dies sozusagen das "Scheitelmeristem" des Blattes.

Nach diesem Ausgliederungsvorgang und der Bildung des Blattrandmeristems kann es am Blatt zu weiteren morphogenetischen Prozessen kommen. In einigen Fällen, so z.B. bei der Bildung von geschlossenen Blattscheiden (z.B. bei *Caltha palustris*), können die meristematischen Ränder des Blattes miteinander verschmelzen. Dieser Vorgang wird als **Meristemfusion** bezeichnet.

Eine solche Meristemfusion kann aber auch zwischen den Randmeristemen verschiedener Blätter erfolgen. Man nennt diesen Vorgang "**Gamophyllie**". Als Beispiele seien hier die basal miteinander verwachsenen, gegenständigen Blätter von *Dipsacus fullonum* genannt. Wenn nur die Stipeln "verwachsen" wie z.B. beim Hopfen (*Humulus lupulus*), spricht man von "Interpetiolarstipeln".

- ☞ *Polemonium coeruleum*; VP mit Blattausgliederung im REM
- ☞ *Caltha palustris* [Hagemann 1970: 6]
- ☞ *Dipsacus laciniatus*; Habitus mit gamophyllen Blattbasen
- ☞ *Dipsacus fullonum*; Gamophyllie [Hagemann, W. 1970: 19]
- ☞ *Lonicera prolifera*; Gamophyllie der Hochblätter
- ☞ *Humulus lupulus*; Blätter mit Interpetiolarstipeln

Auch Blattränder von Blättern aus unterschiedlichen Knoten können sich gamophyll vereinigen. Das bekannteste Beispiel hierfür sind die "Flugorgane" der Früchte der Hainbuche (*Carpinus betulus*). Sie entstehen durch Vereinigung der Vorblätter erster und zweiter Ordnung der weiblichen Teilblütenstände.

Drei Prozesse sind also für die **Primäre Morphogenetische Zone** aber auch für das Blattrandmeristem selbst charakteristisch, die Meristemfraktionierung, die Meristeminkorporation und die Meristemfusion.

6.4 Spreitenentwicklung

Nach der Ausgliederung wächst das Blatt, noch bevor es deutlich flächig wird, zunächst an der Spitze mittels eines Randmeristems, welches hier zunächst dicker ist. Ausserdem verdickt sich der Blattzapfen durch meristematische Tätigkeit der Ventralseite mittels eines Ventralmeristems. Die zapfenförmige Blattanlage entspricht dem späteren Stiel bzw. der Mittelrippe. Nach Erreichen der sog. Kritischen Länge von knapp unter 1 mm setzt das deutliche Flächenwachstum ein. Besonders bei relativ dünnen Blättern wie denen von einigen Wasserpflanzen kann man am Blattrand ein deutliches regelmässiges Teilungsmuster der Zellen feststellen. Ein lokal begrenztes Randmeristem kann besonders bei sehr dicken Blättern nicht immer festgestellt werden, da die Blätter selbstverständlich durch das Zusammenspiel von Zellteilungen und Zellstreckungen wachsen.

- ☞ *Alternanthera philoxeroides*; Ventralmeristem [Cutter, E.G: 1971: 5.7]
- ☞ *Drosophyllum lusitanicum*; akroplastisches Spreitenwachstum (Hagemann, W. 1970: 14)
- ☞ *Magnolia yunan* (Hagemann 1970: 17)
- ☞ *Nicotiana tabacum* (Esau 1969: 136)
- ☞ Wasserpflanzen mit Spreitensaumbildung (Troll 1973: 326)

6.6 Fiederung

6.6.2 Dicotylentyp

Die gefiederten, pedaten oder digitaten Blätter der Dikotyledonen und einiger Monokotyledonen entstehen dadurch, dass das Randmeristem in einigen Bereichen nicht tätig wird, was wir als eine **Meristemfraktionierung** des Randmeristems beschreiben können. Die einzelnen Meristemfraktionen wachsen zu den Blattfiedern heran.

Ausserlich treten die jungen Fiederanlagen an der Blattanlage als kleine Vorwölbungen hervor. Ihre Bildung kann in unterschiedlicher Richtung erfolgen, was am ausgewachsenen Blatt allerdings nicht mehr zu sehen ist. Je nachdem, ob die Fiederbildung spitzwärts, in Richtung der Blattbasis oder von der Blattmitte beginnend nach beiden Seiten hin fortschreitet, unterscheidet man eine **acropetale**, eine **basipetale** oder eine **divergente** Fiederbildung.

Die beschriebene Art der Fiederbildung ist auch bei einigen Monocotyledonen (z.B. *Zamioculcas zamiifolia*) zu finden.

(Tafelzeichnung) Meristemfraktionierung bei Fiederblattbildung

- ☞ *Polemonium caeruleum*, *Astragalus cicer*, basipetale und acropetale Fiederbildung (Juritzka 1987: 150)

6.6.4 Monokotylentyp

Bei den Monocotyledonen entstehen die Fiederblätter demgegenüber durch nachträglichen **Gewebeschwund** in einer zunächst einheitlichen Spreite. So zeigen etwa die Blätter der **Araceae**-Gattung *Monstera* einen unterschiedlichen Grad der Blattzergliederung von einzelnen auf diese Weise entstandenen Löchern bis zu einer vollständigen Fiederung.

Bei den Palmen (**Arecaceae**, z.B. *Chamaedorea* oder *Chrysalidocarpus*) entstehen die gefiederten oder gefingerten Blätter ebenfalls durch einen Gewebeschwund. In der frühen Ontogenese schon faltet sich das junge Blatt entsprechend der späteren Anordnung der Fiedern ein, wobei der Blattrand allerdings glatt bleibt. Später sterben schmale Gewebestrei-

fen zwischen den Fiedern und am Blattrand ab. Der schmale Streifen am Blattrand ist oftmals noch bei der Blattentfaltung am Blattrand zu erkennen.

- ☞ *Monstera* ssp.; Blattformen [Kaplan, D.R. 1984: 3]
- ☞ *Monstera deliciosa*; Blattentwicklung [Kaplan, D.R. 1984: 4]
- ☞ *Chamaedorea* sp.; junges Blatt [Kaplan, D.R. 1984: 7]
- ☞ *Chrysalidocarpus lutescens* u. *Rhapis excelsa*; Fiederblattbildung (Kaplan 1984: 6)

6.8 Peltationen

Peltationen entstehen bei der Bildung sog. **Querzonen**. Die Querzonen entstehen durch eine Meristeminkorporation des Blattrandmeristems auf die Blattfläche der Ober- oder der Unterseite und anschließender Meristemfusion. Der Vorgang der "Inkorporation vom Rand her" ist allerdings nicht immer auch sichtbar, vielmehr kann auch die Querzone auf der gesamten Blattober- oder -unterseite gleichzeitig sichtbar werden.

Wird eine Querzone oberhalb der Blattstielzone gebildet, so entsteht je nach Abgleich von Rand- und Flächenwachstum ein **peltates** oder **ascidiates** Blatt. Die Blätter von *Tropaeolum majus* bilden in jungen Entwicklungsstadien zunächst eine pedate Form. Die Spreitenbildung verläuft danach aber so, dass schliesslich ein fast runder Blattumfang resultiert.

Wird die Querzone unterhalb der Blattstielzone gebildet, so entstehen **Medianstipeln** bzw. **Ligulae** (z.B. bei *Hottuynia cordata* u. Poaceae) und, wenn zusätzlich das Blatt den Spross vollständig umgreift, **Ochreae** (z.B. bei *Caltha palustris*).

(Tafelzeichnung) Querzone oberhalb und unterhalb der Stielzone

- ☞ *Tropaeolum majus*; Blätter
- ☞ *Tropaeolum majus*; Querzonenbildung [Hagemann, W. 1970: 30]
- ☞ *Nepenthes* sp., Kannenblatt
- ☞ *Brassica actinophylla*; digitate Blätter
- ☞ *Brassica actinophylla*; Medianstipel
- ☞ *Poa trivialis*; Ligula
- ☞ *Piper betle*; Ontogenie der Ochrea (Rohweder, K., Endress, P. 1983: 32)

6.10 Die Gewebe

6.10.2 Epidermis

(b) Schliesszellen

Stomata im engeren Sinne sind Öffnungen in der Epidermis. Sie wird umgeben von zwei Schliesszellen. Meist werden aber die Schliesszellen und die Öffnung zwischen ihnen zusammen als Stoma bezeichnet. Die Schliesszellen werden entweder von "normalen" Epidermiszellen, den Nachbarzellen, umgeben, oder sie unterscheiden sich in ihrer Form von den übrigen Epidermiszellen und werden dann als Nebenzellen bezeichnet. Alle Zellen zusammen bilden den Stomakomplex oder Spaltöffnungsapparat.

Im Querschnitt sind die Schliesszellen meist so gestaltet, dass sie zwischen sich auf beiden Seiten der engsten Stelle durch die Ausbildung einer äusseren und inneren Randleiste einen sog. Vorhof und einen Hinterhof bilden.

(Tafelzeichnung) Spaltöffnung in Aufsicht: Nachbarzelle, Nebenzelle (in Form von den übrigen Epidermiszellen unterschieden), Stoma, Schliesszelle, Stomakomplex, Spaltöffnungsapparat

- Funktionstypen

Bei den folgenden, in den üblichen Lehrbüchern genannten Spaltöffnungstypen handelt es sich um Funktionstypen.

Beim sog. **Mnium-Typ** öffnen sich die Stomata durch eine einfache Abrundung der Schliesszellen im Querschnitt durch eine Turgorerhöhung. Beim **Helleborus-Typ** sind besonders die Periklinalwände der Schliesszellen verdickt. Die anderen Wände sind dünn. An der Grenze zu den Nebenzellen befindet sich eine relativ dünne Stelle in der Aussenwand, so dass bei Turgorzunahme die Schliesszellen an diesem Art Gelenk zurückweichen kann. Bei **Gramineen-Typ** haben die beiden Schliesszellen eine hantelförmige Gestalt. Bei Druckerhöhung der dünnwandigeren Zellenden rücken die Zellen mit ihren starren Mittelteilen etwas voneinander ab.

☞ *Adiantum capillus-veneris*, Spaltöffnung vom Mnium-Typ (A); *Helleborus niger* (B) [Strasburger, E. 1978: 125]

☞ *Zea mays*; Spaltöffnung vom Gramineen-Typ [Strasburger, E. 1978: 126]

- morphologische Typen

Ausser diesen "Lehrbuchtypen" gibt es eine grosse Anzahl von Spaltöffnungstypen, die entweder rein morphologisch zu verstehen sind oder aber auch eine ontogenetische Aussage beinhalten. Die Benennung erfolgt je nach Anzahl, Form und Lage der die Schliesszellen umgebenden Neben- oder Nachbarzellen.

Die meist rein morphologisch zu verstehenden Stomatatypen sind folgende:

Die 4 klassischen Typen (VESQUE 1889)

- **Ranunculaceen-Typ** (= anomocytisch oder irregular-celled)
Die in vielzahl vorhandenen Nachbarzellen sind in ihrer Form von den restlichen Epidermis in Grösse und Form nicht unterschieden.
- **Cruciferen-Typ** (= anisocytisch oder unequal-celled)
Die Schliesszellen sind von drei Nachbarzellen umgeben, eine ist deutlich kleiner als die beiden anderen.
- **Rubiaceen-Typ** (= paracytisch oder parallel-celled)
Die Schliesszellen sind auf jeder Seite von einer oder mehreren Nebenzellen parallel zu ihrer Achse umgeben.
- **Caryophyllaceen-Typ** (= diacytisch oder cross-celled)
Die Schliesszellen sind von einem Paar Nebenzellen umgeben, deren gemeinsame Wand senkrecht zur Achse der Schließzelle steht.

Zu diesen Typen kommen weitere.

- **actinocytisch** (METCALF & CHALK 1950)
Die Schliesszellen sind von einem Ring aus mehr als vier radial gestreckter Zellen umgeben.
- **tetracytisch** (METCALF 1961)
Die Schliesszellen besitzen insgesamt vier Nebenzellen, von denen die sog. lateralen Nebenzellen parallel, die zwei polaren Nebenzellen rechtwinklich zur Schliesszellenachse liegen.
- **cyclocytisch** (STACE 1963)
Die Schliesszellen sind von einem oder mehreren Ringen von vier oder mehr schmalen Nebenzellen umgeben.

- ontogenetische Typen

Für die Systematik wichtiger ist eine Typifizierung nach Morphologischen und ontogenetischen Gesichtspunkten.

Die Stomabildung ist stets verbunden mit einer inaequalen Zellteilung. Je nachdem, ob und wieviele Nebenzellen aus der durch inäquale Teilung hervorgegangenen Stomainitiale entstehen unterscheidet man nach PANT (1965) folgende ontogenetische Typen. Als **mesogen** (= syndetocheil, FLORIN 1933) werden solche Stomata bezeichnet, bei de-

nen die Schliesszellen und alle diese umgebenden Zellen aus der Stomaintialen entstehen. Beim **mesoperigenen** Typ entstehen die Schliesszelle und eine oder mehrere der umgebenden Zellen aus der Initialen, und beim **perigenen** (= haplocheil, FLORIN 1933) sind es nur die Schliesszellen selbst.

- Verteilung der Stomata

Stomata können sich an allen oberirdischen grünen Pflanzenteilen befinden. Bei chlorophyllfreien Landpflanzen wie *Monotropa* oder *Neottia* und an Wurzeln findet man in der Regel keine Stomata. An Rhizomen können sie aber ebenfalls vorhanden sein.

Bezüglich der Verteilung auf der Blattober- und unterseite unterscheidet man **hypostomatische** (Normalfall), **epistomatische** (bei Arten mit Schwimmblättern) und **amphistomatische** Blätter (z.B. bei *Pinus sp.* oder *Zea mays*).

- ☞ *Pinus sp.*; amphistomatisches Blatt
- ☞ *Zea mays*; amphistomatisches Blatt

- Anzahl pro mm²

Die Anzahl der Stomata pro Flächeneinheit schwankt beträchtlich. Bei *Sedum*-Arten sind es ca 20, bei der Buche (*Fagus sylvatica*) 340 und bei Bergahorn (*Acer sp.*) bis 860 pro mm².

- Metamorphosen

Stomata können bei einigen Pflanzen im Dienst der Sekretion umgewandelt sein. Als Beispiele seien hier nur die Wasserspalten (= Hydathoden) z.B. an den Blättern der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*) genannt oder die Kalk abscheidenden Drüsen bei den Plumbaginaceae *Armeria maritima* und *Plumbago* genannt.

- ☞ *Tropaeolum majus*; Guttation (Fahn 1979: 2)
- ☞ *Physocarpus opulifolius*; Hydathode (Juritzka, G. 1987 : 45)

(c) Trichome

Wie bereits gezeigt wurde, besitzen Epidermiszellen gewölbte Außenwände. Von solchen Mamillen oder Papillen führt ein kontinuierlicher Übergang zu Haaren oder Trichomen. Ebenso ist der Übergang vom Trichom zu Emergenzen gleitend, weil manche Haare sich auf Sockeln entwickeln, an deren Bildung subepidermales Gewebe beteiligt ist.

Haare sind also im ausdifferenzierten Zustand lebende oder tote Auswüchse der Epidermis. Sie können eine Drüsenfunktion haben oder nicht.

Ungeachtet der Unterscheidung tot/lebend und drüsig/nicht-drüsig unterscheidet man folgende fünf morphologische Haartypen (s. Theobald, W.L., Kruhulik, J.L. & Rollins, R.C. 1979):

- einfache Haare (unverzweigt) (simple (unbranched) trichomes)

Als einfach bezeichnet man unverzweigte, aus einer oder mehreren, einreihig oder mehrreihig angeordneten Zellen bestehenden Haare. Sie sind mit Übergängen mit den Papillen verbunden. Ihre Form kann insgesamt kurz, lang, breit oder dünn sein. Ihr Ende kann spitz oder mit einer Köpfchenzelle versehen sein wie etwa bei vielen Drüsenhaaren.

- 2-5armige Haare (two- to five-armed trichomes)

Als 2-5-armig bezeichnet man sitzende oder gestielte, einzellige oder mehrzellige Haare, die in einer zwei bis fünf armigen Verzweigung enden (z.B. *Humulus lupulus*). Besonders die zweiarmigen Haare besitzen oft diagnostischen Wert.

- Sternhaare (stellate trichomes)

Sternhaare sind gestielte oder sitzende, mehrzellige Haare, die in einer mehr als fünf-armigen Verzweigung enden. Die Endzellen können sternförmig in alle Richtungen gehen oder wie bei Schuppenhaaren in einer Ebene liegen.

- Schuppenhaare (scales)

Schuppenhaare sind einzellige oder vielzellige, sitzende oder gestielte Haare, deren Endverzweigungen in einer Ebene liegen, wobei die einzelnen Zellen oder Verzweigungen einer Zelle bis mindestens zur Hälfte ihrer Länge verwachsen sind. Selbstverständlich gibt es hier Übergänge zu den Sternhaaren.

Beispiel: Ölweide (*Elaeagnus sp.*, Elaeagnaceae)

- Bäumchenhaare (dendritic (branched) trichomes)

Bäumchenhaare sind einzellige oder mehrzellige, einzellreihige oder mehrzellreihige, an verlängerter Achse mehrfach verzweigte Haare.

Beispiel: Königskerze (*Verbascum sp.*, Scrophulariaceae)

- ☞ Trichomes, simple (unbranched) [Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979: 5.2]
- ☞ *Humulus lupulus*; Hakenhaar
- ☞ Trichomes, stellate [Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979: 5.4]
- ☞ *Elaeagnus sp.*; Schuppenhaar
- ☞ *Verbascum sp.*; Bäumchenhaar

(e) Emergenzen

Emergenzen sind (nicht blattthomologe) Epidermisauswüchse, an deren Bildung ausserdem noch subepidermales Gewebe mit beteiligt ist. Als bekannteste Beispiele seien die Brenn"haare" der Brennessel (*Urtica dioica*) oder die Stacheln der Rose genannt. Von einigen der oben genannten Haartypen gibt es Übergänge zu Emergenzen, wenn z.B. das Blatt auf einem Gewebesockel sitzt oder wenn es sich um ein dickes, mehrzellreihiges Haar handelt.

Emergenzen können die verschiedensten Funktionen haben; sie können spitz sein und dann den eigentlichen Dornen gleichen oder auch Drüsenfunktion haben.

- ☞ *Urtica dioica*; Brennhaar
- ☞ *Rosa sp.*; Stachel

{Ende Vorlesung 10}

5.5.3 Mesophyll

Als Mesophyll bezeichnet man topographisch alles Gewebe zwischen den Epidermen eines Blattes.

(b) Schwamm- und Palisadenparenchym

Besonders bei mesomorphen Dicotyledonen ist das Mesophyll differenziert in Palisaden- und Schwammparenchym. Das **Palisadenparenchym** besteht aus rechtwinklig zur Epidermis meist gestreckten Zellen; sie können von fast isodiametrisch bis mehrfach länger als breit sein. Wenn sie "gegabelt" aussehen, werden sie als Armpalisadenzellen bezeichnet. Das Palisadengewebe grenzt direkt an die Epidermis, außer in den Fällen, in denen eine besondere Hypodermis differenziert ist. Bei mehrschichtigen Palisadengeweben (z.B. *Pyrus communis*) sind die äußersten Zellen meist die längsten.

Die Zellen des **Schwammparenchyms** sind isodiametrisch bis sehr unregelmäßig geformt, häufig sind sie in epidermisparalleler Richtung gestreckt.

Die Trennung von Palisaden- und Schwammparenchym kann unterschiedlich scharf sein. Der Differenzierungsgrad unterscheidet sich je nach Pflanzenart, Standort und auch Lage des betreffenden Blattes an der Pflanze. So haben Sonnenblätter mehr Palisadengewebe als Schattenblätter. Xeromorphe Blätter haben meist eine stärker entwickelte Palisadenschicht als mesomorphe oder hygromorphe.

Ausser in ihrer Zellform unterscheiden sich die beiden Gewebe auch cytologisch. Die Palisadenzellen enthalten etwa bei *Ricinus* 82% der Plastiden und sie besitzen eine bis zu 3,5 mal grössere freie Oberfläche als das Schwammparenchym.

Je nachdem, ob sich eine Palisadenparenchymschicht nur an der Blattoberseite oder nur an der Blattunterseite befindet, unterscheidet man **bifaciale** oder **invers bifaciale** Blätter. Bifacial sind die "normalen" Laubblätter der meisten Pflanzen. Invers bifacial sind z.B. die Blätter von *Thuja* und *Allium ursinum*. Als **äquifacial** (= isolateral) bezeichnet man solche Blätter, bei denen im Querschnitt kein anatomischer Unterschied zwischen Blattober- und Unterseite zu erkennen ist. Solche äquifacialen Blätter können wie bei *Hakea* oder *Allium* rund sein ("Äquifaciales Rundblätter") oder wie bei *Iris* abgeflacht ("Äquifaciale Flachblätter").

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass der Begriff "unifacial" mit dieser anatomischen Differenzierung primär nichts zu tun hat. Es handelt sich hierbei um einen veralteten "morphologischer" Begriff für bestimmte Blattformen.

- ☞ *Pyrus communis*; mehrschichtiges Palisadengewebe im Blatt (Esau, K. 1969: 122)
- ☞ *Hakea suaveolens*; Habitus
- ☞ *Hakea* sp., Differenzierung des Mesophylls [Cutter, E.G. 1971: x.y]
- ☞ *Allium* sp.; äquifaciales Rundblatt quer

(d) Festigungsgewebe

- Kollenchym

Das Kollenchym des Blattes ist nicht so stark entwickelt wie das der Achse. Die Blattspreite wird hauptsächlich gestützt vom Leitbündelnetz. Entlang der Nerven, die bis zur Epidermis reichen können ist die Ausbildung von Kollenchym möglich. Besonders findet man Kollenchym auch in den Blattstielen.

☞ Humulus sp. (A), Cucurbita sp. (B); Verteilung von Kollenchym im Blattstiel [Esau, K. 1969: 55]

- Sklereiden

Sklereiden finden sich häufig in den Blättern vor allem bei tropischen Arten. In der Achse sind besonders die Brachysklereiden (= Steinzellen) häufig; diese Form der Sklereiden kommen allem Anschein nach nur selten in Blättern vor.

Es seien im folgenden einige Beispiele genannt, wobei zu bemerken ist, dass die genannten Typen durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Osteosklereiden ("knochen"- oder hantelförmige Sklereiden) haben Säulenform mit verbreiterten Enden. Sie kommen vor in Samenschalen und Blättern vieler Dikotyledonen. Bei *Mouriria* (Melastomataceae) reichen die an den Enden stark verbreiterten und teils verzweigten Sklereiden von Epidermis zu Epidermis.

Astrosklereiden oder "Sternsklereiden" (z.B. im Blatt von *Trochodendron*, *Nuphar* oder *Boronia*).

Fadensklereiden (filiforme Sklereiden) sind faserähnliche Zellen im Blattgewebe. Beim Ölbaum (*Olea europaea*) entwickeln sie sich direkt aus den Mesophyllzellen im Palisaden- wie im Schwammparenchym. Ein anderes Beispiel ist *Rhaphidophora* (Araceae).

☞ *Trochodendron* sp.; Osteosklereiden im Blatt [Esau, K. 1969: 65]

☞ *Nuphar variegatum*; Astrosklereiden im Blatt [Cutter, E.G. 1978: 5.3]

☞ *Rhaphidophora* sp.; Fadensklereiden

- Fasern

Fasern treten oft in Verbindung mit Leitgewebe auf, wobei wieder (unnötig) gefragt werden kann, ob es jeweils um Xylemfasern oder extraxyläre Fasern sind. Sie treten besonders häufig bei Monocotyledonen auf, oftmals in Streifen, die bis zur Epidermis reichen und so dem Blatt hohe Festigung verleihen. Als Beispiele seien der Mais (*Zea mays*, Poaceae) und der Neuseeländer Flachs (*Phormium tenax*, Phormiaceae) genannt.

Die in den unterschiedlichen Teilen des Blattes vorkommenden Fasern werden oder wurden teilweise wirtschaftlich genutzt.

Bei den Fasern der Faserbanane *Musa textilis* handelt es sich um Fasern der **Blattscheiden**. Der sog. **Manillahanf** ist schwer verrottbar und wird für Schiffstau, Fischernetze, Säcke und Bindfäden verwendet.

Die **Blattstiele** der brasilianischen Palme *Leopoldinia piassaba* (Arecaceae) sind von starken Sklerenchymschichten umgeben. Hierdurch ist die Pflanze in der Lage, die bis 7m lange und bis 50 kg schweren Blätter zu tragen. Das als "**Piassava**" bezeichnete Material wird zur Herstellung von Besen und Bürsten verwendet.

Blattspreitenfasern der Sisalagave (*Agave sisalana*, Agavaceae) liefern den sog. **Sisalhanf**. Die Pflanze besitzt 1-2 m lange und 8-15 cm breite Blätter, von denen jedes Jahr 15 - 20 gebildet werden. Die Fasern werden frisch gewonnen, gewaschen und getrocknet. Die Fasern werden verwendet für Bindegarn, Tau, Seile, Netze, Möbelstoffe und Teppiche. Aus Spreitenfasern besteht auch der **Neuseeländer Flachs** (*Phormium tenax*, Phormiaceae) und das aus der Palme *Chamaerops humilis* gewonnene Polstermaterial.

Beim gärtnerischen **Bindebast** von *Rhaphia forinifera* (= *Rh. ruffia*), dem Rhaphia-Bast handelt es sich anatomisch um **Epidermis** und **Hypodermis** aus Blattfiedern noch nicht entfalteter Blätter.

☞ Triticum sp., Zea mays, Phormium tenax; Blattquerschnitte mit Sklerenchym [Esau, K. 1969: Taf. 70]

☞ *Agave sisalana*; Sisalhanf

☞ *Phormium tenax* (Liliaceae); Neuseeländer Flachs

☞ *Chamaerops humilis*; Habitus

5.5.5 Leitgewebe

Die Leitbündel treten am Blatt meist als vorstehende "Nerven" auf. Diese Blattnerven bestehende teils aus einem, teils aus mehreren Leitbündeln und dem "zugehörigen" nichtleitenden Gewebe. Die Anordnung dieser Nerven bezeichnet die "Venation" oder "Nervatur".

Ganz allgemein unterscheidet man meistens die offene und die geschlossene Nervatur. **Offen**, also ohne eine Vernetzung der Leitbündel ist etwa die Nervatur bei *Ginkgo biloba*, bei den Farnen und bei relativ ursprünglichen Dikotyledonen wie *Kingdonia* (Ranunculaceae) oder *Circaeaster* (Circaeasteraceae).

Bei der **geschlossenen** Nervatur können die Hauptnerven parallel oder netzförmig angeordnet sein. **Parallelnervig** sind die Blätter der meisten Monocotyledonen, **netznervig** die der Dicotyledonen. Ausnahmen sind auf der einen Seite etwa der Wegerich (*Plantago*, Plantaginaceae) oder der Bocksbart (*Tragopogon*, Asteraceae) und die Arten Gattung *Arum*, *Smilax*, *Tacca*, und der Orchidaceae auf der anderen Seite.

Die Nerven bilden ein immer feineres Netz, deren kleinste Felder als **Interkostalfelder** bezeichnet werden. Die Gesamtlänge aller Nerven kann bis zu 102 cm pro cm² betragen. Die **Orientierung** der Leitgewebeteile entspricht der Anordnung in der Achse. Der Xylemteil befindet sich also der Blattoberseite und der Phloemteil der Blattunterseite zugewandt.

☞ *Ginkgo biloba*, *Kingdonia* sp. (Ranunculaceae), *Circaeaster* sp. (Circaeasteraceae); dichotom offene Nervatur [Esau, K. 1969: 124]

☞ Blattnerven und erweiterte Bündelscheiden (Esau, K., 1969: 127)

7 Morphologie der Wurzel

Die Wurzel ist das dritte sog. Grundorgan des Kormus. Sie kommen bei den meisten höheren Pflanzen vor, sie fehlen primär bei Psilophyten, aber auch sekundär bei Wasserpflanzen wie *Ceratophyllum* (Hornblatt) oder *Utricularia* (Wasserschlauch) oder bei der Orchideengattung *Corallorhiza* (Korallenwurz). Wurzeln sind charakterisiert - und damit von der Achse unterschieden - durch das Fehlen seitlicher Anhangsorgane (Blätter), durch eine Wurzelhaube, ein zentrales (= radiales) Leitbündel und eine endogene Verzweigung.

☞ *Psilotum triquetrum*; Habitus

☞ *Utricularia vulgaris*; blühend

☞ *Corallorhiza trifida*, Wurzelstock (VDIA 23 051/6)

7.2 Radikation (Bewurzelungstypen)

Als Radikation bezeichnet man die Bewurzelung der Pflanze als Ganzes unter Berücksichtigung des Vorhandenseins und der Lebensdauer der Primärwurzel und der Ausbildung sprossbürtiger Wurzeln.

Bei der **primär homorrhizen Radikation** (= Primäre Homorrhizie) besteht die gesamte Bewurzelung von Anfang an aus gleichartigen, sprossbürtigen Wurzeln. Dieser Radikationstyp kommt bei den Pteridophyten (ausser Psilotatae) vor. Diese besitzen einen Embryo mit seitlicher, angeblich endogen entstehender "Primär"wurzel, die man deshalb als sprossbürtig auffasst. Alle weiteren Wurzeln sind ebenfalls sprossbürtig, ihre Bildung geht der Sprossbildung einher.

Bei der **sekundär homorrhizen Radikation** (= Sekundäre Homorrhizie) wird zunächst eine Primärwurzel gebildet, die aber frühzeitig abstirbt. Danach besteht -sekundär- die gesamte Bewurzelung aus gleichen, sprossbürtigen Wurzeln. Dieser Radikationstyp ist typisch für die Monokotyledonen. Sie besitzen einen bipolaren Embryo, dessen Primärwurzel früh oblitert. Während der Erstarkung werden an jedem Knoten zahlreiche sprossbürtige Wurzeln gebildet, ebenso beim teilweise auftretenden sekundären Dickenwachstum.

Bei **allorrhizen** Pflanzen besteht das Wurzelsystem aus der ausdauernden Hauptwurzel, die sich mehr oder weniger stark verzweigt. Dieser Radikationstyp kommt vor bei den Coniferophytina, den Cycadophytina und den Dikotyledonen. Sie besitzen einen bipolaren Embryo, dessen Primärwurzel mehr oder weniger langlebig ist. Es bildet sich ein System von Haupt- und Seitenwurzeln.

(Tafelzeichnung) Primäre und Sekundäre Homorrhizie und Allorrhizie

☞ *Zea mays*; Bewurzelung

☞ *Howeia forsteriana*; Bewurzelung

7.4 Wurzelsysteme

Als Wurzelsystem bezeichnet man die Gesamtheit der aus einer Hauptwurzel hervorgegangenen Wurzeln inklusive der Förderungserhältnisse in der Verzweigung.

Pflanzen, die in ihrem Wurzelsystem eine dominierende Hauptwurzeln entwickeln, bezeichnet man als **Pfahlwurzler** (z.B. *Quercus*, *Lupinus*, *Pinus*) und solche, bei denen die Hauptwurzel nicht gefördert ist, die Seitenwurzeln dagegen besonders stark entwickelt sind als **Flachwurzler** (z.B. *Picea*).

7.6 Die Hauptwurzel

Die Primärwurzel entwickelt sich mehr oder weniger stark und tief in den Boden, bei Holzgewächsen bis zu mehreren Metern. Bei *Tamarix* wurden Wurzeln bis in eine Tiefe von 30m gefunden.

7.6.2 Pfahlwurzeln

Off ist die Verzweigung der Hauptwurzel gehemmt, und es entstehen ausgesprochenen Pfahlwurzeln mit oft nur wenigen Nebenwurzeln entstehen (z.B. *Taraxacum officinale*, *Asteraceae*). Diese besonders der Stoffspeicherung dienenden Wurzeln werden in einigen Fällen wirtschaftlich genutzt.

Genannt seien hier die Schwarzwurzel (*Scorzonera hispanica*, *Asteraceae*) und der Meerrettich (*Armoracia lapathifolia*, *Brassicaceae*).

☞ *Scorzonera* sp., *Brassica* sp., *Capsicum* sp.; Wurzelsysteme [Rauh, W. 1950: 30]

☞ *Taraxacum officinale*; Habitus

7.6.4 Rüben

Eine Rübe ist eine Hauptwurzel, die zum Zweck der Speicherung besonders verdickt ist,

und bei der in die Verdickung zusätzlich noch ein basaler Teil der Achse mit einbezogen ist, mindestens aber das Hypokotyl (auf die Abgrenzung von Sprossknolle, Sprossrübe und Rübe wurde schon im Kapitel "Achsenanatomie" eingegangen).

Bei Pflanzen mit Rüben kann man hinsichtlich der Lebensform zwischen Rübenpflanzen und Rübengeophyten unterscheiden. **Rübenpflanzen** sind hapaxanthe, meist bienne (2-jährige) Gewächse. Sie bilden im ersten Jahr ihrer Entwicklung meist eine Blattrosette und eine Rübe. Erst im zweiten Jahr wird mit der Ausbildung einer Infloreszenz die Entwicklung abgeschlossen. Beispiele für solche Rübenpflanzen sind unter den Nutzpflanzen die Karotte (*Daucus carota*, Apiaceae), die Arten der Gattung *Beta* (Chenopodiaceae) und der Rettich (*Rhaphanus sativus* var. *nigra*, Brassicaceae).

Rübengeophyten sind dagegen pollacanth, perennierende Pflanzen. Sie bilden an den Rüben in jeder Vegetationsperiode Erneuerungsknospen. Beispiele hierfür sind etwa die Kermesbeere (*Phytolacca americana*, Phytolaccaceae), die Zaunrübe (*Bryonia dioica*, Cucurbitaceae) oder der Gelbe Enzian (*Gentiana lutea*, Gentianaceae).

- ☞ Knollen und Rüben [Rauh 1950: 138]
- ☞ Wuchsformen der Rübenpflanzen [Rauh 1950: 128a]
- ☞ *Daucus carota*
- ☞ *Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* var. *alba*
- ☞ *Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* var. *altissima*
- ☞ *Rhaphanus sativus* var. *niger*; blühend
- ☞ *Phytolacca americana*; blühend
- ☞ *Phytolacca americana*; Rübe
- ☞ *Bryonia dioica*; blühend
- ☞ *Bryonia alba*; Rübe [@@@, 19@@: 99]
- ☞ *Gentiana lutea*; blühend

7.8 Sprossbürtige Wurzeln

Werden bei den Dicotylen am Spross zusätzliche Wurzeln (= sprossbürtige Wurzeln, Neben- oder Beiwurzeln) gebildet, so können diese unterschiedliche Form und Funktion haben.

Bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*, Rosaceae) oder von *Oxalis* (Oxalidaceae) dienen sie der Ernährung der durch Ausläufer sich vegetativ vermehrenden Sprosse.

7.8.2 Wurzelknollen

Ebenso häufig ist eine Verdickung der sprossbürtigen Wurzeln in Dienst der Stoffspeicherung als sog. Wurzelknollen.

Als Beispiel seien hier die Dahlie (*Dahlia* sp., Asteraceae) genannt sowie die als Nahrungsmittel verwendete Batate (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae), die Zuckerwurz (*Sium sisarum*, Apiaceae), der Maniok (*Manihot utilissima*, Euphorbiaceae) und die Yamswurzel (*Dioscorea batatas*, Dioscoreaceae).

- ☞ *Lathyrus tuberosus* u. *Sium sisarum*, adventive Speicherwurzel [Rauh 1950: 137]
- ☞ *Ipomoea batatas*; adventive Speicherwurzeln [Rauh, W. 1950: 135]
- ☞ *Manihot utilissima* u. *Dioscorea batatas* [Rauh, W. 1959: 136]
- ☞ *Dioscorea esculenta*; Anbau in Trinidad [Brücher, H. 1977: I.47]
- ☞ *Dioscorea* sp.; Landsorten [Brücher, H. 1977: I.46]

7.10 Adventiwurzeln

Als Adventiwurzeln werden solche Wurzeln bezeichnet, die auf Grund eines äusseren Reizes, z.B. einer Verletzung, entstehen, z.B. an Blattstecklingen oder bei einer Gallbildung (z.B. bei einigen *Poa*-Arten).

7.12 Wurzeln mit besonderer Funktion

Wie die Achse, so bildet auch die Wurzeln Differenzierungen aus, deren Hauptfunktion weder die Speicherung noch die reine Stoffversorgung oder die blosser Verankerung im Boden ist.

7.12.2 Zugwurzeln

Zugwurzeln dienen bei zwei- oder mehrjährigen Stauden dem Schutz der Erneuerungsknospen, die durch eine Wurzelverkürzung in Bodennähe oder unter die Erdoberfläche gezogen werden. Junge Rhizome oder Zwiebeln werden nach der Keimung durch solche Wurzeln unter die Erdoberfläche gezogen.

☞ *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. ssp. *tuberosum* Soo, Rüben

☞ *Foeniculum vulgare* u. *Gentiana lutea*, Rübenwurzeln mit Kontraktionsringen [Rauh, W. 1950: 32]

Äusserlich sind die Zugwurzeln an einer starken Querringelung der Primärwurzel in ihrem proximalen Abschnitt zu erkennen, bei "Rüben" kann das Hypocotyl und das Epicotyl mit einbezogen werden. Die Verkürzung kann 10 - 25 % betragen werden.

Bei Rhizom-, Zwiebel- oder Knollengeophyten werden die Speicherorgane der jungen Pflanze in die endgültige Wuchstiefe unter der Erdoberfläche gezogen. Das Rhizom des Spargels (*Asparagus officinalis*, Asparagaceae) wächst in einer Tiefe von 20 - 40 cm. Es erreicht diese endgültige Tiefe erst nach ca. 3-4 Jahren. Als weitere Beispiele seien die Türkenbundlilie (*Lilium martagon*, Liliaceae; mit Zwiebel), der Aronstab (*Arum maculatum*, Araceae; mit Sprossknolle) und der Krokus (*Crocus sp.*, Iridaceae) genannt.

☞ *Asparagus officinalis*, Rhizom [Rauh 1950: 72]

☞ *Lilium martagon*; Zugwurzeln [Troll 1937/43: 1946]

☞ *Arum maculatum*; Zugwurzeln [Troll, W. 1973: 106]

7.12.4 Haft- und Rankenwurzeln

Ebenso wie die Achse kann auch die Wurzel zur Festheftung der Pflanze an eine Unterlage zu einer Ranke oder einem Haftorgan umgebildet sein. Es handelt sich hierbei meist um sprossbürtige Wurzeln.

Haftwurzeln bilden etwa der Efeu (*Hedera helix*, Araliaceae) oder einige *Tillandsia*-Arten (Bromeliaceae). Die Vanille (*Vanilla planifolia*, Orchidaceae) bildet an ihren Sprossen ausser Rankenwurzeln noch stärkere Nährwurzeln aus. Bei *Philodendron* werden ebenfalls zwei verschieden differenzierte Wurzeln ausgebildet (= Heterorhizie), Haftwurzeln und Nährwurzeln.

☞ Vanilla planifolia; Rankenwurzeln [Troll, W. 1937-43: 2009]

☞ Rhizophora sp. u. Pandanus pacificus, Stelzwurzeln; Philodendron bipinnatifidum, Haftwurzeln; Gymnocactus mandragona, Wasserspeicherwurzel [Jurzitza, G. 1987: 105]

7.12.6 Stelzwurzeln

Stelzwurzeln ermöglichen oder erhöhen die Standfestigkeit der Pflanze.

Bei einigen Mangrovepflanzen sind es bogig (*Rhizophora*) oder schräg (*Pandanus*) abwärts wachsende, sprossbürtige Wurzeln.

Bei den sog. Würgerfeigen (*Ficus sp.*, Moraceae) bilden sich lange, dem Boden zustrebende Luftwurzeln, die im Verlauf ihrer Entwicklung durch reichliche Symphysen einen Scheinstamm bilden können. Der Wirtsbaum wird dabei vollständig umwachsen und stirbt schliesslich ab.

Bei *F. bengalensis* u.a. bilden sich an den weit ausladenden Ästen sprossbürtige Wurzeln, die sich ihrerseits stammartig verdicken und die Äste abstützen. Es entsteht so ein ganzer, von nur einem Individuum gebildeter "Wald". Exemplare von *Ficus bengalensis* können einen Kronendurchmesser von 120m und einer Grundfläche von 2.2 ha haben.

☞ Ficus sp. auf Adansonia [Troll 1973: 351]

☞ Ficus bengalensis [Troll 1937/43: 2123]

☞ Ficus bengalensis; Stelzwurzeln

7.12.8 Atemwurzeln

Einige im Sumpf oder in der Mangrove lebende Pflanzen bilden sog. Atemwurzeln aus, die über die Wasseroberfläche ragen und durch Ausbildung eines Durchlüftungsgewebes einen Gasaustausch ermöglichen.

Diese Atemwurzeln kommen durch unterschiedliche Entwicklungsweisen zustande:

Bei *Sonneratia* handelt es sich einfach um **negativ geotrope Seitenwurzeln**. Diese bilden an der Basis abwärtsgerichtete "Ankerwurzeln" und dicht unterhalb des Substates flach streichende Nährwurzeln. Bei *Jussiaea repens* (Onagraceae), einer Staude, werden an plagiotropen Seitenzweigen, die entweder auf der Wasseroberfläche liegen oder sich unter Wasser befinden, **negativ geotrope, sprossbürtige Wurzeln** gebildet. Diese Pneumatorrhizen besitzen ein umfangreiches Aerenchym, während ihnen die Rhizodermis vollständig fehlt (Troll 1943: 2292). Bei der Sumpfpypresse (*Taxodium sp.*, Taxodiaceae) und bei *Cerlops roxburghiana* kommt es zur Bildung von sog. **Wurzelknien**. Es sind dies durch einseitiges Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel entstandene Zapfen.

☞ *Sonneratia caseolaris* Engler; Atemwurzeln

☞ *Taxodium distichum*; Habitus

☞ *Taxodium distichum*; Wurzelknie

7.12.10 Assimilationswurzeln

Einige epiphytische Orchideen (z.B. *Chiloschista luniferus* oder *Taeniophyllum glandulosum*) bilden nur noch kleine, schuppenförmige Blätter an den Infloreszenzen aus. Die Assimilation wird vollständig von den grünen und oft bandartig abgeflachten Wurzeln übernommen.

- ☞ *Chiloschista luniferus*; Assimilationswurzeln
- ☞ *Taeniophyllum glandulosum*

7.12.12 Sproßbildende Wurzeln

Wie schon im Kapitel "Wurzelbürtige Sprosse" besprochen, sind einige Wurzeln in der Lage, neue Sprosse zu bilden. Diese sprossbildenden Wurzeln dienen der vegetativen Vermehrung. Bei der Robinie (*Robinia pseudacacia*), bei der Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense*) oder dem Ampfer (*Rumex acetosella*) bewirkt dies, dass diese Pflanzen in Kultur schwer auszurotten sind, da oft auch kleine Wurzelreste einen neuen Spross bilden können. Bei der Batate (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae) erfolgt die Vermehrung in Kultur durch Auspflanzen der Wurzelknollen. Diese bilden ihrerseits dann aus Wurzelknospen mehrere neue Sprosse.

- ☞ *Rumex acetosella*; Wurzelsprosse [Troll, W. 1973: 369]
- ☞ *Euphorbia cyparissias*; Wurzelsprosse [Troll, W. 1973: 370]

7.12.14 Wurzeldornen

Bei einigen Palmen, z.B. *Acanthorrhiza* oder *Mauritia* sind kurze, sprossbürtige Wurzeln am Stamm zu Dornen umgebildet. Die Festigkeit beruht auf einer Sklerifizierung der Wurzelrinde. Die Calyptra wird bei in der Entwicklung abgestossen.

{Ende Vorlesung 11}

8 Anatomie der Wurzel

Wie bei der Achse kann man auch bei der Wurzel die drei Gewebesysteme unterscheiden, das Abschlussgewebe, das Grundgewebe und das Leitgewebe. Topographisch nimmt man auf einem Querschnitt durch eine Wurzel die Einteilung in Rinde und Zentralzylinder vor. Die aussen liegende Rinde ist zum zentralen Leitgewebe hin durch ein "inneres" Abschlussgewebe abgegrenzt, die Endodermis.

(Tafelzeichnung) Querschnitt durch Primäre Wurzel: Epidermis, Rinde, Endodermis, Zentralzylinder mit Perizykel und Leitgewebe

 Ranunculus repens, Wurzel quer

8.2 Bildungsgewebe

Wie die Sprossachse und das Blatt wächst auch die Wurzel mittels eines Apikalmeristems. Diese Bezeichnung wird verwandt, obwohl das Meristem im Gegensatz zu dem der Achse genau genommen subapikal gelegen ist, nämlich unterhalb der Kalyptra, der Wurzelhaube. Das Apikalmeristem der Wurzel ist ein Primäres Meristem, denn es lässt sich direkt vom embryonalen Gewebe des Embryos ableiten und - wenn man die andere Definition benutzt - es baut die "Primäre" Wurzel auf.

8.2.2 Scheitelzellen

Die meisten Farne haben Scheitel mit einer einzelnen Scheitelzelle. Diese kann 4-schneidig sein, die Calyptra ist dann undeutlich abgetrennt. Ist sie wie bei *Azolla* 3-schneidig, so besitzt die Calyptra eine eigene Initiale. Als Ausnahme unter den Pteridophyten kommen bei den Marattiaceae auch Scheitel mit mehreren Initialen vor.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Farnwurzelspitze

 Dennstaedtia sp.; Wurzelspitze mit vierschneidiger Scheitelzelle [Esau, K. 1969: 32]

8.2.4 Geschlossene Scheitel

Nach Guttenberg (1960) bezeichnet man einen solchen Scheitel als geschlossen, bei denen eine oder mehrere Geweberegionen auf gesonderte Initialengruppen zurückverfolgt werden können.

Geschlossene Scheitel kommen bei den Dikotyledonen und den Monokotyledonen vor. Sie sind häufig charakterisiert durch drei Initialenlagen. Der sog. Dikotylientyp und Monokotylientyp unterscheidet sich kurz gesagt darin, ob die Rhizodermis aus den selben Initialen hervorgeht wie die Rinde oder ob sie auf eine eigene Initiale zurückzuführen ist.

- Dikotylientyp

Bei sog. Dikotylientyp des geschlossenen Scheitels können übereinander die folgenden drei Initialenlagen unterschieden werden. Diese liefern Zellen an das **Plerom** (=junger meristematischer Zentralzylinder), welches den Zentralzylinder bildet, an das **Periblem** (junge meristematische Rinde), welches die Rinde bildet und an das **Dermatocalyptrogen**, aus dem die Rhizodermis und die Calyptra hervorgehen.

Dieser Scheiteltyp ist häufig bei Dicotylen, kommt aber auch bei Arecaceae vor.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Dicotylenwurzelspitze

☞ *Nicotiana tabacum* und *Allium sativum*; Wurzelvegetationspunkt [Esau, K. 1969: Taf. 20]

- Monokotyledonentyp

Die meisten Monokotylen besitzen demgegenüber ein **Plerom**, ein **Periblemodermatogen** und ein **Cylyptrogen**. Hier gehen also die Rinde und die Rhizodermis aus einer gemeinsamen Initialenlage hervor, und die Calyptra besitzt ihre eigenen Initialen im Scheitel.

Dieser Bautyp ist häufig bei den Monocotylen; bei einigen monocotylen Wasserpflanzen wie *Hydrocharis*, *Lemna*, *Pistia* entwickelt sich die Epidermis unabhängig von Rinde und Haube.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Monocotylenwurzelspitze

☞ *Zea mays*; Wurzelvegetationspunkt [Esau, K. 1969: Taf. 82]

- Gymnospermentyp

Einige Gymnospermen haben ebenfalls geschlossene Scheitel. Hier sind nur diskrete Initialen für den Zentralzylinder (**Plerom**) zu erkennen. Der Rest des Wurzelgewebes inklusive der Calyptra entsteht aus einem mehr oder weniger klar umrissenen Initialenkomplex.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Gymnospermenwurzelspitze

8.2.6 Offene Scheitel

Bei vielen Wurzeln fehlt allerdings eine klare Differenzierung von Initialen, denen man die einzelnen Gewebe der Wurzel zuordnen könnte. Man bezeichnet solche Scheitel - ebenfalls nach Guttenberg 1960 - als offene Scheitel. Bei diesen besteht eine ähnliche Organisation wie im Sproßscheiden mit einer distalen **Ruhezone** ("quiescent centre") und einer teilungsaktiveren **peripheren Zone**.

Offene Scheitel kommen vor bei einigen Familien der Dicotyledonen wie den Proteaceae, Casuarinaceae, Fabaceae, Fagaceae, bei einem Teil der Gattungen der Monocotyledonenfamilien Musaceae und Arecaceae und bei der Gattung *Allium* sowie bei den Gymnospermen.

☞ *Allium sativum* u. *Zea mays*; offene und geschlossene Wurzelscheitel bei Monocotyledonen [Esau, K. 1969: 33]

☞ *Ophioglossum lusitanicum* und *Pinus pinea*; Wurzelscheitel [Fahn, A. 1974: 34]

☞ *Rhaphanus sativus*; Histoautoradiogramm einer Wurzelspitze [Cutter, E.G. 1971: 2.6]

8.2.8 Primäres Wachstum

Wie bei Spross ist die Teilungsaktivität nun nicht auf die unmittelbare Spitze beschränkt, sondern es finden Teilungen noch in beträchtlicher Entfernung vom Scheitel statt. Das Maximum der **Teilungsrate** liegt z.B. bei *Phleum* in einer Entfernung von 600 - 650 μm vom Scheitel. Bei *Zea* sind es 4 mm (bis 8-10 mm). Die Mitoserate hat ein Maximum bei 1,2 mm und geht bei etwa 2,5 mm auf 0.

Auf die apikale Teilungszone folgt in der Wurzelspitze eine ausgedehnte **Streckungszone**.

Diese ist gefolgt von der **Differenzierungszone**.

☞ *Allium cepa*; Wurzelspitzenwachstum [Esau, K. 1969: 151]

8.4 Primäre Gewebe

8.4.2 Calyptra

Die Calyptra (gr. = Decke, Schleier) liegt als schützende Haube über dem eigentlichen Scheitelmeristem der Wurzel. Sie erleichtert das Eindringen der Wurzel in den Boden ihre durch schleimige Konsistenz der Aussenwände. Ebenso verschleimen die Wände zwischen Protoderm und Calyptra. Die von der Calyptra laufend abgegebenen Zellen bleiben noch eine Zeit lang turgeszent. Die meist am distalen Zellende liegenden Stärkekörner dienen der Schwererezeption (sog. Statolithenstärke). Diese Stärke wird nur unter extremem Hungerzustand abgebaut. Besonders dicke und widerstandsfähige Calyptra findet man bei den Luftwurzeln vieler tropischer Pflanzen (z.B. *Pandanus* oder *Philodendron*).

☞ Wurzelspitze mit Statolithenstärke in der Calyptra; längs

☞ *Pandanus* sp.; Stelzwurzeln mit dicker Calyptra

8.4.4 Rhizodermis

Die Rhizodermis ist die Epidermis der Wurzel, welche entsprechend ihrer Funktion nicht nur als Abschlussgewebe, sondern auch besonders als Absorptionsgewebe differenziert ist.

- Entstehung

Sie entsteht, wie schon ausgeführt, bei geschlossenen Scheiteln aus einem Dermatocalyptragen oder einem Dermatogen, oder bei geschlossenen Scheiteln aus einem gemeinsamen Initialenkomplex zusammen mit Rinde und Calyptra.

- Charakterisierung

Die Rhizodermis besteht aus lückenlos aneinanderschliessenden, leicht längsgestreckten Zellen mit dünnen Wänden. Eine Cuticula ist angeblich möglich. Bei luftexponierten und langlebigen Wurzeln vor allem der Monocotylen gibt es verdickte Aussenwände.

- Wurzelhaarbildung

Die Wurzelhaare werden unmittelbar hinter der Wurzelspitze gebildet, sie sterben in den älteren Partien ab. Es sind röhrenförmige Ausstülpungen der Epidermisaussenwand die nur selten verzweigt sind. Ihre Länge beträgt 80 - 1500 μm , ihr Durchmesser 5 - 17 μm . Die Zellen sind stark vakuolisiert, der Kern liegt parietal.

Die Wasseraufnahme kann aber auch über haarlose Zellen erfolgen. Die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme ist im übrigen nicht von der Haarlänge abhängig, kurze Haare nehmen sogar schneller Wasser auf als lange.

Durch die Haarbildung wird die **Oberfläche** der Wurzel stark vergrößert. Eine Wurzel des Roggens (*Secale cereale*) besitzt etwa 13 800 000 Wurzeln mit einer Oberfläche von 235 m^2 und 14 000 000 000 Wurzelhaare mit einer Oberfläche von 400 m^2 in einem Erdvolumen

von $1/22 \text{ m}^3$. Die Oberfläche der unterirdischen Teile beträgt somit das 130-fache der Oberfläche aller oberirdischen Teile.

Die **Wand** der Wurzelhaare besteht aus Cellulose und Pektin. Verschiedene Schichtungen sind hier im einzelnen möglich. Entweder besteht die Wand aus einer Pektinmatrix mit Cellulosefibrillen, aus einem cellulosehaltigem Teil, welcher von einer Pektinschicht umgeben ist oder insgesamt aus - von aussen nach innen - einer Schleimschicht, der Cuticula, einer Pektinschicht und einer cellulosehaltigen Pektinschicht.

Die **Entwicklung** der Wurzelhaare erfolgt akropetal hinter der Zone grösster Teilungsraten als Ausstülpung am apikalen Zellende. Die Haare wachsen an der Spitze, hier ist das Plasma dichter, und die Fibrillen unregelmässiger in ihrer Anordnung.

Oft besteht in der Rhizodermis eine deutliche Differenzierung in Trichoblasten und Atrichoblasten, welche teils taxonomisch verwertbar ist (z.B. bei den Poaceae).

Die Lebensdauer der Wurzelhaare beträgt meist wenige Tage. Die alten Haare kollabieren, die Wände verkorken oder verholzen wenn sie nicht ganz abgestossen werden. Es gibt aber auch ausdauernde Haare, die dickwandig und dann funktionslos sind.

 Lepidium sativum; Wurzelspitze mit Wurzelhaaren [Jurzitza, G. 1987: 28]


8.4.6 Rinde

(b) Exodermis (Hypodermis)

Charakteristisch für die Wurzel ist die Ausbildung einer besonders differenzierten subepidermalen Zellschicht, der Exodermis, die im Normalfall nach Absterben der Rhizodermis den Schutz der Wurzel übernimmt. Sie stellt also das/ein **sekundäres Abschlussgewebe** der Wurzel dar. In Ausnahmefällen kann sie vielschichtig sein.

Die Zellwände besitzen in einigen Fällen einen Casparyschen Streifen. Häufiger ist eine Suberinlamelle auf der Innenseite der Primärwand. Die Suberinlamelle ist von Cellulose-schichten bedeckt, welche verholzen können. Die Protoplasten der Zellen bleiben im ausdifferenzierten Zustand wohl erhalten. Der Exodermiszylinder kann von einzelnen unverkorkten Durchlasszellen unterbrochen sein.

 Smilax aspera; Exodermis [Esau, K. 1969: 148]

 Smilax regeli; fünfschichtige Exodermis [Jurzitza, G. 1987: 95]

(d) Rindengewebe

Bei Wurzeln von Gymnospermen und Dicotylen, welche ein sekundäres Dickenwachstum aufweisen, ist die Rinde meist homogen parenchymatisch entwickelt. Entsprechend ihrer Entstehung im Apikalmeristem zeigen die Zellen oftmals eine radiale Reihung und tangential Schichtung.

Die Differenzierung als **Aerenchym** ist häufig. Schizogene Interzellularräume können sehr früh an der Spitze der Wurzel entstehen, so beim Weizen nur 50 - 100 μm hinter dem Meristem. Eine lysigene und rhexigene Entstehung ist ebenfalls möglich. Verbreitet ist die Aerenchymbildung bei Poaceae, Cyperaceae, Arecaceae und vielen Sumpf- und Wasserpflanzen anderer Familien.

Auch die Bildung eines ausgesprochenen **Chlorenchyms** ist möglich, so bei blattlosen Orchideen oder anderer Epiphyten. Chlorophyll ist aber ebenso in vielen anderen Wurzeln nachzuweisen, wenn diese dem Licht ausgesetzt sind.

Ein **Sklerenchym** ist oftmals dann ausgebildet, wenn die primäre Rinde wie bei den meisten Monokotyledonen erhalten bleibt. Es besteht meist aus einem mehrere Zellen dicken Zylinder direkt unter der Hypodermis oder über der Endodermis. Die Zellen können langgestreckt oder fast isodiametrisch sein. Einige Palmen besitzen in der Primären Rinde **Fasern**, die einzeln und zerstreut oder in Strängen angeordnet sein können. **Sklereiden** sind z.B. aus den Wurzeln von *Nymphaea* bekannt.

Bei einigen Dikotylen-Familien (z.B. Rosaceae, *Pyrus communis*) kommen in der Rinde Zellen mit bandartigen Verdickungen in den Radialwänden vor. Diese Zellen werden nach der Form dieser Verdickung als " Φ "-Zellen bezeichnet und sind der Definition nach als **Collenchym** zu bezeichnen.

- ☞ *Ranunculus repens*; primäre Wurzel quer mit Interzellularräumen
- ☞ *Chiloschista luniferus*; Habitus
- ☞ *Nymphaea mexicana*; Sklereide in der Wurzel [Cutter, E.G. 1987: 6.4]

(f) Endodermis

Die besprochene Rinde ist zum Zentralzylinder durch ein inneres Anschlußgewebe abgegrenzt, die Endodermis. Als inneres Abschlussgewebe zeigt sie folgende spezielle Anpassungen. Je nach Differenzierungsgrad, der von Alter und Pflanzengruppe abhängt, kann man zwischen einer primären, einer sekundären und einer tertiären Endodermis unterscheiden.

Die sog. **Primäre Endodermis** besitzt in den Radialwänden einen mit Lignin und Suberin imprägnierten Streifen, den sog. Casparyschen Streifen. Bei Angiospermen mit sekundärem Dickenwachstum der Wurzel ist dies der Endzustand der Entwicklung, ebenso bei den Gymnospermen (nach Esau 1969).

Bei den Monokotyledonen geht die Entwicklung der Endodermis weiter. Hier wird die gesamte Zellwand zusätzlich von einer Schicht Suberin bedeckt. Dieser Differenzierungsgrad, die **Sekundäre Endodermis**, ist dann der Entwicklungsendzustand bei den Pteridophyten und bei den Gymnospermen (nach Braune/Lehmann/Taubert).

Bei den Monokotyledonen geht die Entwicklung noch weiter zur sog. **Tertiären Endodermis**. Hier ist zusätzlich noch eine dicke Zelluloseschicht aufgelagert, die im Querschnitt "U"- oder "O"-förmig aussehen kann. Dementsprechend findet man die Bezeichnungen "U"- und "O"-Endodermis. Alle Wandschichten können hier verholzen.

Die **Differenzierung** der Endodermis beginnt über dem Phloem. Über dem Xylem bleiben sog. Durchlasszellen frei, die aber meist später ebenfalls dicke Zellwände entwickeln.

- ☞ Schema einer Endodermiszelle [Esau, K. 1969: 144]
- ☞ *Cucurbita pepo*; primäre Endodermis [Jurzitza, G. 1987: 37 A, B]
- ☞ *Cucurbita pepo*; Casparyscher Streifen [Jurzitza, G. 1987: 37 C, D]
- ☞ *Zea mays*; tertiäre Endodermis [Jurzitza, G. 1987: 38]

8.4.8 Zentralzylinder

Das Zentrum der Wurzel wird vollständig eingenommen vom Zentralzylinder. Er ist bei der Wurzel deutlicher von der Rinde abgesetzt als bei der Achse, da hier die Rinde stets vom Zentralzylinder durch die Endodermis abgetrennt ist. Er besteht aus einem radialen (= zen-

tralen) Leitbündel und grenzt aussen mit parenchymatischem Gewebe, dem Perizykel, an die innere Abschlusschicht der Rinde, die Endodermis.

(b) Perizykel

Der Perizykel ist topographisch definiert als alles Gewebe zwischen dem Leitgewebe und der Endodermis. Er ist meist einschichtig, bei vielen Monokotyledonen aber auch einigen Dikotyledonen ist er mehrschichtig. Für die Gymnospermen sind mehrere Schichten typisch. Perizykellos können Wasserpflanzen sein, oder der Perizykel ist hier radial unterbrochen.

Meist ist er differenziert als dickwandiges Parenchym. Bei den dikotylen Angiospermen und den Gymnospermen entstehen durch "Remeristematisierung" aus diesem Gewebe die Seitenwurzeln, das Periderm und, beim Einsetzen des Sekundären Dickenwachstums, ein Teil des Bündelkambiums.

Bei Monokotyledonen, die ja in der Wurzel kein Sekundäres Dickenwachstum haben, wird der Perizykel häufig teilweise oder vollständig sklerifiziert.

☞ Ranunculus sp.; Zentralzylinder der Wurzel

☞ Smilax sp.; Wurzel quer, mehrschichtiger sklerifizierter Perizykel

(d) Leitgewebe

Wie schon erwähnt, stellt das Leitgewebe in der Wurzel ein radiales Leitbündel dar; Xylem- und Phloemteile wechseln sich in jeweils radialer Anordnung im Zentralzylinder ab. Im Zentrum des Bündels kann parenchymatisches Gewebe, also eine Art "Mark", vorhanden sein.

Entsprechend der Anzahl der Protoxylempole werden Wurzeln als **monarch**, **diarch**, **triarch** ... bis **polyarch** bezeichnet. Die Anzahl der Protoxylempole ist charakteristisch für viele Pflanzengruppen. Sie ist allerdings nicht konstant, sondern hängt offenbar von der Querschnittsfläche des Leitzylinders ab, oftmals in ein und derselben Wurzel.

Die Dikotyledonen besitzen meist zwei bis vier Protoxylempole, in seltenen Fällen treten auch höhere Anzahlen bis hin zu acht auf. Monarch sind die Wurzeln von *Trapa*.

Bei den Monokotyledonen ist die Hauptwurzel ähnlich organisiert wie die Wurzeln der Dikotyledonen. Die Nebenwurzeln besitzen aber meist eine grössere Anzahl von Xylempolen (bis zu 100 bei den Palmen) und haben im Zentrum stets ein Mark.

Das radiale Leitbündel der Wurzel ist **exarch**, das heisst, die Differenzierung des Xylems erfolgt in zentripetaler Richtung. Das Phloem folgt der selben Differenzierungsrichtung; der Begriff "exarch" wird hier allerdings nicht verwendet.

☞ Ranunculus repens; Wurzel quer mit primärer Endodermis

☞ Ranunculus repens; Wurzel quer mit tertiärer Endodermis

Die Anzahl der Protoxylempole ist charakteristisch für viele Pflanzengruppen, sie ist aber nicht konstant und hängt offenbar vom Querschnitt des Leitzylinders ab, oftmals in ein und derselben Wurzel.

8.4.10 Seitenwurzelbildung

In einiger Entfernung vom Apikalmeristem entstehen die Seitenwurzeln. Ihre Bildung wird eingeleitet durch peri- wie auch antiklinale Teilungen im Perizykel. Bei vielen Pteridophyten entstehen die Seitenwurzeln in der Endodermis.

Während die jungen Wurzelanlagen die Rinde durchwachsen, bilden sich ihre Scheitel aus. Die Endodermis kann hierbei eine Zeit lang mitwachsen und wird teilweise vielschichtig. Die Endodermis der Hauptwurzel bildet ein Kontinuum mit der Endodermis der Seitenwurzel. Das Rindengewebe, welches die junge Seitenwurzel umgibt, bleibt in einigen Fällen noch länger an dieser hängen und trennt sich von der restlichen Rinde ab. Man bezeichnet dieses Gewebe als Wurzeltasche. Besonders gross ist diese bei Wasserpflanzen wie z.B. *Hydrocharis*, *Lemna* oder *Eichhornia*, denen eine Calyptra fehlt. Die Seitenwurzeln entstehen bei Dicotyledonen oft gegenüber den Xylempolen. Über den Phloempolen entstehen sie z.B. bei den Poaceae, Cyperaceae und Juncaceae. Bei diarchen Wurzeln können Seitenwurzeln auch zwischen Phloem und Xylem entstehen, so dass insgesamt an der Wurzel vier Längsreihen von Seitenwurzeln zu sehen sind (z.B. *Daucus carota*, *Apiaceae*).

☞ *Daucus carota*; Seitenwurzelbildung [Esau, K. 1969: 155]

☞ *Lemna* sp.; Wurzeltasche

☞ Schema der Seitenwurzelentstehung [Esau, K. 1969: 149]

8.6 Sekundärer Bau

8.6.2 Kambiumbildung

Das Kambium der Wurzel entsteht aus dem Perizykel und dem Parenchymgewebe zwischen den Xylem- und den Phloempolen des radiären Leitbündels. Die ersten Teilungen treten im letztgenannten Bereich auch. Durch zunächst verstärkte Teilungsaktivität wird der im Querschnitt zunächst sternförmige Verlauf des Kambiums schnell ausgeglichen.

☞ *Ranunculus repens*; Wurzel mit beginnendem Sekundärem Dickenwachstum [Esau, K. 1969: 152]

8.6.4 Das Sekundäre Gewebe

Das Sekundäre Gewebe der Wurzel unterscheidet sich von dem der Achse meist nur quantitativ. So wird z.B. in der Wurzel mehr Parenchym gebildet als in der Achse, was wohl mit den verschiedenen Umweltbedingungen über und unter der Erde zusammenhängt, den unterirdischen Achsen, also Rhizome, ähneln in ihrer Differenzierung mehr den Wurzeln als den oberirdischen Achsen.

Verglichen mit der Achse (s. Esau 1969: 384) hat die Wurzel ausserdem einen grösseren Anteil von Rinde am Querschnitt, einen geringeren Faseranteil pro Rindenfläche, weniger Fasern im Xylem, oft eine geringere Anzahl von Gefässen, undeutlichere Zuwachszonen, bei Gymnospermen grössere Mengen an Strahlengewebe, breitere und längere Tracheiden mit alternierender Tüpfelung und möglicher Tüpfelung in den Tangentialwänden und mehr Speicherstärke.

☞ *Pinus* sp.; Wurzel im Sekundären Zustand

{Ende Vorlesung 12}

9. Kormusanpassungen ("Ökomorphologie")

Die drei "Grundorgane" des Kormus, Achse, Blatt und Wurzel, wurden bis hierher meist nur in ihrer "normalen" Morphologie und Anatomie beschrieben. Im folgenden werden sie speziell bezüglich ihrer Anpassungen an die jeweilige Umwelt unter dem Einfluss von

- Wasser,
- Temperatur,
- Licht- und Wärmeeinstrahlung,
- Gaswechsel und
- mineralischen Nährstoffen

in ihrer Anatomie, Morphologie und Lebensweise betrachtet.

9.2. Hydrophyten (Wasserpflanzen)

Zu den Hydrophyten im weiteren Sinne, also Pflanzen mit Anpassungen an das Leben "im" Wasser zählen ausser den eigentlichen submerse Pflanzen die Wasserpflanzen mit Schwimmblättern, die Schwimmpflanzen und die Sumpfpflanzen (= Helophyten).

Zu den Anpassungen an Leitung, Festigung, Speicherung und Photosynthese kommt bei den Wasserpflanzen besonders die spezielle Anpassung an die Gas- und Nährstoffversorgung.

- Spross

Bei untergetaucht lebenden Pflanzen kann die Stoffaufnahme mit der gesamten Oberfläche erfolgen. Dementsprechend ist die Oberfläche oft durch **Zerteilung der Blätter** und reiche Verzweigung vergrössert. Besonders gut zeigt dieses Phänomen der Vergleich der Blätter von nicht vollständig untergetauchten Pflanzen (Heterophyllie). Gleichzeitig besitzt die Pflanze auf diese Weise in strömenden Gewässern einen geringeren Widerstand.

Zur schnellen Stoffaufnahme ist die **Epidermis** besonders angepasst. Die Epidermiszellen sind chloroplastenreich, besitzen dünne Wände und meist keine Cuticula. Spaltöffnungen und Haare fehlen meist. Die Schwimmblätter einiger Wasserpflanzen sind **epistomatisch**.

Das **Mesophyll** der Blätter ist meist dünn und einfach strukturiert, also ohne eine Differenzierung in Palisaden- und Schwammgewebe. Dicke Blätter und die Stengel ganz oder halb untergetaucht lebender Pflanzen sind von grossen Interzellularen durchzogen. Das **Leitgewebesystem** ist nur schwach entwickelt und befindet sich mehr im Zentrum der Achse (Anpassung an Zugbelastung).

Festigungsgewebe fehlt meist.

- ☞ Ranunculus aqualis; Heterophyllie [Troll 1937/43: 1453]
- ☞ Querschnitte von Wasserblättern [Troll 1973: 326]
- ☞ ZanicHELLIA palustris; Blatt quer [Strasburger 1978: 216]
- ☞ Victoria cruciata; Habitus
- ☞ Nymphaea sp.; epistomatisches Blatt quer

- Wurzel

Das Wurzelsystem der Wasserpflanzen kann stark reduziert sein oder fast ganz fehlen. Bei Sumpf- oder Mangrovenpflanzen können besondere Atemwurzeln ausgebildet werden.

- ☞ Ceratophyllum sp.; Habitus
- ☞ Utricularia sp.; Habitus
- ☞ Salvinia auriculata; Habitus, habituelle Heterophyllie
- ☞ Lemna trisulca; Habitus
- ☞ Wolfia arhiza; Habitus

- Salzausscheidung

Die Mangrovenpflanzen scheiden teilweise das überschüssige Salz durch besondere Salzdrüsen aus.

- ☞ Avicennia marina; Salzdrüse [Fahn 1979: 23]

9.4. Hygrophyten (Feuchtpflanzen)

Im Gegensatz zu den Wasserpflanzen müssen die Feuchtpflanzen Einrichtungen zur Förderung der Transpiration haben. Besonders sind hier die in stets feuchter Umgebung des tropischen Regenwaldes lebenden Schattenpflanzen aber auch die teilweise emers lebenden Wasser- und Sumpfpflanzen zu berücksichtigen.

Die Blätter sind meist dünn. Ihre Epidermis hat eine nur schwach ausgebildete Kutikula. Die Stomata sind zum schnelleren Gasaustausch oft emporgehoben. eventuell vorhandene Haare sind meist lebend.

Zur aktiven Wasserausscheidung können besondere Einrichtungen vorhanden sein, die man als sog. **Hydathoden** zusammenfasst. Die Ausscheidung erfolgt entweder bei den Trichomhydathoden durch Haare oder durch umgewandelte Spaltöffnungen mit einem speziellen subepidermalen Gewebe (= Epithem) bei den Epithemhydathoden.

- ☞ Hypoestes taeniata (Acanthaceae) [Hypoestes taeniata, Habitus]
- ☞ Ruellia portella (Acanthaceae) [Strasburger 1978: 217]
- ☞ Helianthus annuus {1} u. Cucurbita pepo {2}, emporgehobenen Spaltöffnungen [Troll 1973: 234]
- ☞ Physocarpus opulifolius; (Juritzka, G. 1989: 45)
(Tafelzeichnung) Epithemhydathode

9.6. Xerophyten

Trockenanpassungen findet man bei Pflanzen, die an wasserarmen Standorten wachsen, aber auch bei Pflanzen sehr kalter Gebiete. Diese Pflanzen transpirieren auch bei Minus-Graden, können aber bei diesen Temperaturen kein Wasser aus dem Boden aufnehmen (Frostrocknis).

9.6.2. Schutz vor Wasserverlust

Die Festigkeit des Pflanzengewebes wird sowohl von den Zellwänden als auch vom Zellinnendruck (Turgor) bewirkt. Die Pflanze hat also zwei Möglichkeiten, die Festigkeit der Pflanze bei niedrigem Wasserangebot bzw. hoher Verdunstung zu erhalten, nämlich durch

Ausbildung von Festigungsgewebe und durch die Herabsetzung der Verdunstung selbst. Ein Teil der Einrichtungen, die die Transpiration herabsetzen, sind gleichzeitig als Schutz gegen zu starke Licht- und Wärmestrahlung anzusehen.

(b) Festigungsgewebe

Eine Möglichkeit der Trockenheit zu begegnen ist der Schutz vor Verdunstung. Dieser ist meist verbunden mit der Ausbildung von besonders viel Festigungsgewebe (Hartlaubigkeit), damit die Organe nicht bei geringem Turgor kollabieren. Die **Epidermisaussenwände** sind zu diesem Zweck meist stark verdickt. Sklerifizierte **Hypodermen** kommen vor bei den Nadelblättern der Gymnospermen. **Osteosclereiden**, die von der unteren bis zur oberen Epidermis reichen, können das Blatt mechanisch verstärken (z.B. beim Tee *Camellia sinensis*).

- ☞ Pinus silvestris, Nadelblatt quer mit verdickten Epidermis- und Hypodermiswänden [Pinus silvestris, Blatt quer]
- ☞ Camellia sinensis; Osteosclereiden zwischen den Epidermen [Troll 1973: 460]

(d) Transpirationsschutz

Die Pflanze transpiriert mit ihrer gesamten, der Luft ausgesetzten Oberfläche sowohl direkt über die Cuticular (= cuticuläre Transpiration) oder über die Stomata (= stomatäre Transpiration).

Zur Verminderung der **cuticuläre** Transpiration bilden die Pflanze teilweise mehrschichtige Epidermen mit stark verdickten Aussenwänden aus. Die aufliegende Cuticula ist ebenfalls verdickt und mit dicker Wachsschicht überzogen. Zur Herabsetzung der **stomatären** Transpiration können die Stomata einzeln eingesenkt sein oder in "Blatthohlräumen", den sog. Stomakrypten liegen.

- ☞ Pinus silvestris {3}, Klopstockia cerifera {3}; Epidermiswandverdickung und Wachsauflagerung [Troll 1973: 228]
- ☞ Gasteria nigricans; einzelne eingesenkte Spaltöffnungen [Strasburger 1973: 218]
- ☞ Nerium oleander; Blatt quer mit Stomakrypten
- ☞ Calluna vulgaris; Habitus
- ☞ Calluna vulgaris; Blatt quer, "Rollblatt"

Alles zusammen, Ausbildung von Festigungsgewebe und Einsenkung der Stomata, ergibt die zum Beispiel bei vielen Pflanzen des Mittelmeers vorkommende "Hartlaubigkeit" der Blätter wie z.B. beim Ölbaum (*Olea europaea*), beim Lorbeer (*Laurus nobilis*) und bei der Myrte (*Myrtus sp.*)

- ☞ Olea

Tote Haare können zusätzlich die Transpiration herabsetzen. Diese Haare erfüllen zugleich den Zweck, die hohe Einstrahlung zu verringern.

- ☞ Opuntia sp.; Habitus, Behaarung

(f) Oberflächenverringering

- temporär

In wenigen Fällen ist diese Oberflächenverringering nur temporärer Art. Die Blätter sind bei Wassermangel eingerollt und können sich bei guter Wasserversorgung wieder ausbreiten.

- ☞ *Stipa* sp.; auf dem Salzberg bei Oberweiden (Österreich) 28.05.87
- ☞ *Stipa capillata*; echte Rollblätter [Strasburger 1979: 219]

- permanent

Mit dem Schutz vor Verdunstung geht oft eine Reduktion und Abrundung der Blattfläche einher ("Nadelblätter"). Da eine unterschiedliche Mesophylldifferenzierung einer Blattober- und Unterseite dann keinen "Sinn" mehr hat, sind die Blätter meist äquifacial gebaut, d.h. die Blattspreite zeigt keine histologische Differenzierung in eine Ober- und Unterseite.

- ☞ *Pinus silvestris*
- ☞ *Protea lorea*; Habitus
- ☞ *Hakea suaveolens*; Habitus
- ☞ *Hakea* sp.; äquifaciales Blatt [Cutter 1971: 5.34]

Mit der Verkleinerung und dem Schwund der Blätter nimmt natürlich auch die Photosyntheseaktivität ab. Zur Kompensation dieses Verlustes tritt in den Stengeln Assimilationsparenchym auf. In diesem Fall sind die Sprossachsen grün gefärbt. Oft bringt bei solchen Pflanzen eine Reduktion der Blätter eine Abflachung oder sogar blattähnliche Ausbildung der grünen Sprossachsen mit sich. Sie können dann die Assimilationsfunktion übernehmen. Solche blattartigen Sprosse werden als **Platycladien** (Flachsprosse) bezeichnet.

Wenn sie als Seitenachsen nur begrenzt wachsen, also hierdurch besonders blattähnlich sind, nennt man sie **Phyllocladien** (Flachkurzsprosse).

Bei vielen *Acacia*-Arten bilden sich die Fiederblätter zu sog. **Phyllodien** um. Dies sind abgeflachte blattartige Strukturen, welche dem Blattstiel und der Rhachis entsprechen.

Einige *Eucalyptus*-Arten bilden sichelförmige Folgeblätter aus. Diese hängen an den Zweigen senkrecht herab und entgehen so der extremen Sonneneinstrahlung. Aus diesem Grunde gibt es unter Eucalyptusbäumen wenig Schatten ("schattenlose Wälder").

Ein weiteres Beispiel für permanente Oberflächenvergrößerung ist die **Dornenbildung**. Dornen sind spitze starre Gebilde, die sehr viel Festigungsgewebe haben. Sie sind durch Umbildung von Blättern, Sprossachsen oder in seltenen Fällen von Wurzeln entstanden. Verdornung ist vor allem bei Pflanzen typischer Trockengebiete (Wüste; Steppe) verbreitet, kommt jedoch als sehr guter Schutz gegen Tierfrass auch bei einigen nicht xeromorphen Pflanzen vor.

- ☞ *Acacia heterophylla*; Phyllodien [Troll 1937/43: 992]
- ☞ *Opuntia vulgaris*; Habitus
- ☞ *Eucalyptus* sp.; Blätter
- ☞ *Eucalyptus* sp.; Habitus

9.6.4. Wasserspeicherung

Viele Xerophyten können nicht nur die Wasserabgabe stark einschränken, sondern speichern ausserdem Wasser in besonderen Wassergeweben für die oft langen Dürrezeiten. Die speichernden Gewebe weisen eine fleischig-saftige Beschaffenheit (Succulenz) auf. Man nennt deshalb die wasserspeichernden Xerophyten auch Succulente.

(b) Wurzelsukkulenz

Wasserspeichernde Wurzeln liegen natürlich vor bei allen heimischen Rübenpflanzen aus den Familien der Apiaceae, Cucurbitaceae, Asteraceae, oder Asclepiadaceae. Bei einigen Cactaceae wird eine wasserspeichernde (Hauptwurzel-) Knolle ausgebildet.

- ☞ Chlorophytum comosum (Grünlilie, Liliaceae); Wurzeln
- ☞ Cacteen mit Wasserspeicher-(Haupt)Wurzelknolle

(d) Blattsukkulenz

Die Blattsukkulanten sind schon äusserlich an den starken Verdickungen der Blätter zu erkennen. In der heimischen Flora findet man z.B. die Fetthenne (*Sedum album*, Crassulaceae) oder die Hauswurz (*Sempervivum* sp.). Als weitere Vertreter seien genannt die Gattungen *Aeonium* (Crassulaceae), *Agava* (Agavaceae), *Aloe* (Liliaceae) und *Escheveria* (Liliaceae).

- ☞ *Sedum album* (Weisse Fetthenne, Crassulaceae); Habitus
- ☞ *Sempervivum* sp. (Hauswurz, Crassulaceae)
- ☞ *Aeonium tabulaiforme* (Crassulaceae); Blatttrosse
- ☞ *Echeveria secunda*; Habitus
- ☞ *Agava americana* (Agavaceae); Habitus
- ☞ *Aloe* so. (Liliaceae); Habitus

Bei den Aizoaceae/Mesembryanthemaceae (Mitternachtsblumengewächse) lässt sich eine Ableitungsreihe von reich verzweigten Vertretern (*Glottiphyllum* od. *Carpobrotus*) bis hin zu den stark reduzierten sog. "Lebenden Steinen" z.B. der Gattung *Lithops* verfolgen.

- ☞ *Glottiphyllum linguiforme*; Habitus
 - ☞ *Lithops* spp.; Habitus
- (Tafelzeichnung) Ableitung von *Lithops* aus *Glottiphyllum*

Zur Wasserspeicherung können im Blatt unterschiedliche **Gewebe** speziell ausgebildet sein. Bei der Gattung *Peperomia* (Peperomiaceae) ist es eine mehrschichtige Epidermis, bei *Rhoeo discolor* eine mehrschichtige Hypodermis und bei der Gattung *Aloe* das Mesophyll. Viele Blattsukkulanten speichern allerdings das Wasser gleichmässig im Blattgewebe ("Diffuser Wasserspeicher").

(f) Stammsukkulenz

Bei den Stammsukkulanten fungiert der gesamte Achsenkörper als Wasserspeicher und weist deswegen einen meist erheblichen Umfang auf. Die Laubblätter sind dagegen stark reduziert oder fehlen ganz. Die so erzielte Oberflächenverringerung wird oft noch dadurch gesteigert, dass die Sprosse ihr Längenwachstum einschränken. Im Extremfall wird eine Kugelgestalt erreicht.

Die in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen als Anpassung an Trockenklimate entstandene stammsukkulente "Kaktusform" ist ein Beispiel für **Konvergenz**. Darunter versteht man gleichartige Entwicklung von systematisch auseinanderstehender Arten.

Als Beispiel für eine solche Konvergenz seien hier Vertreter mehrerer Pflanzenfamilien vorgestellt, die eine sukkulente Achse und an den Sprossspitzen einen mehr oder weniger gedrängten Blattschopf haben: *Pachypodium lamarei* (Madagaskarpalme, Apocynaceae), *Pelargonium paniculatum* (Geraniaceae), *Senecio* sp. (Asteraceae), *Alluaudia ascendens* (Didiereaceae).

- ☞ *Pachypodium lamarei* (Madagaskarpalme, Apocynaceae); Habitus
- ☞ *Pelargonium paniculatum* (Geraniaceae); Habitus
- ☞ *Senecio* sp. (Asteraceae); Habitus
- ☞ *Alluaudia ascendens* (Didiereaceae); Habitus
- ☞ *Binghamia melanostele* (Cactaceae), *Euphorbia cereiformis* (Euphorbiaceae), *Stapelia grandiflora* (Asclepiadaceae), *Kleinia stapelformis* (Asteraceae) [Troll 1973: 462]

Besonders die Cactaceae und die Euphorbiaceae zeigen eine Reduktionsreihe von konvergenten Formen. Bei den vor allem in Amerika beheimateten **Cactaceae** gibt es mit *Peireskia* noch einen Vertreter mit "normaler" Beblätterung. Bei einigen sukkulenten Formen werden Blätter noch in stark reduzierter Form an der Sprossspitze ausgebildet. Die Blätter der Seitenknospen sind zu Dornen reduziert und bilden die sog. Dornpolster oder "Areolen". Bei den vor allem afrikanischen **Euphorbiaceae** findet man dieselben Habitusformen. Im Unterschied zu den Cactaceae werden hier aber keine Dornenpolster gebildet. Die Seitenknospen sind hier stark rückgebildet. Die reduzierten Blätter bilden an ihrer Basis Nebenblattedornen (und Dorsalstacheln) aus.

- ☞ *Peireskia* sp.; Cactaceae mit Laubblättern, Habitus
- ☞ *Opuntia subulata* u. *O. cylindrica* [Troll 1937/43: 684]
- ☞ *Cereus peruvianus* u. *C. jamacaru* [Troll 1937/43: 703]
- ☞ Keimpflanzen von *Cereus*-Arten [Troll 1937/43: 689]
- ☞ *Echinocactus grusonii*; Habitus
- ☞ *Dolichothele longimamma* u. *Leuchtenbergia principis* [Troll 1937/43: 698]
- ☞ *Lophophora williamsii*; "Kugelkaktus" [Pajotl]
- ☞ *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae); Habitus
- ☞ *Euphorbia triangularis*; Habitus
- ☞ *Euphorbia grandicornis*; Dornen
- ☞ *Euphorbia obesa*; Habitus

{Ende Vorlesung 13}

8.5. Wuchs- und Lebensformen (Überdauerungsformen)

Nach Raunkiaer kann man folgende Wuchs- oder Überdauerungsformen unterscheiden, die im wesentlichen dadurch charakterisiert sind, in welcher Höhe über dem Erdboden sich die Erneuerungsknospen der betreffenden Pflanzen befinden. Im folgenden wird ein System gegeben, welches zudem den Verholzungsgrad mit einbezieht.

8.5.2. Holzpflanzen (Phanerophyten= Luftpflanzen)

Phanerophyten haben ihre Erneuerungsknospen mindestens 50 cm über dem Erdboden. Das gesamte oberirdische Verzweigungssystem ist verholzt und überdauert in gemäßigten Breiten den Winter. Hierzu gehören demnach alle **Bäume**, **Sträucher**, die **Kletterpflanzen** (Lianen) und die **Epiphyten**.

☞ Verzweigungssysteme [Haller & Probst 1979: I.5]

Die Zwergsträucher oder **Chamaephyten** haben die Erneuerungsknospen der Definition nach in einer Höhe von 10 bis 50 cm über dem Erdboden. Ihre Knospen können also z.T. arktischen Gebieten oder im Gebirge unter dem Schnee geschützt überwintern. Die **Spaliersträucher** haben ihre Knospen noch dichter am Erdboden (z.B. *Vaccinium oxycoccus*, Ericaceae). **Polsterpflanzen** in Gebirge wie in Wüstengebieten schützen ihre Knospen in einer dichten halbkugeligen Verzweigung.

☞ *Vaccinium myrtillus* (Heidekraut)

☞ *Salix* sp.; Habitus

8.5.4. Halbsträucher

Halbsträucher sind nicht in allen Teilen verholzt. Teile der Verzweigung sterben im Winter ab. Die Erneuerungsknospen liegen über der Erdoberfläche. Beispiele hierfür sind etwa der Lavendel (*Lavandula stoechas*) oder der Echte Salbei (*Salvia officinalis*).

☞ *Salvia officinalis*; Habitus

☞ *Lavandula stoechas*; Habitus

8.5.6. Stauden

Stauden sind "mehrjährige Kräuter". Ihr (fast) gesamter oberirdischer Spross stirbt nach der Vegetationsperiode ab. Die Erneuerungsknospen liegen hier knapp über dem Boden oder unter der Erdoberfläche.

(b) Hemicryptophyten (= Erdschürfepflanzen)

Bei den Hemicryptophyten liegen die Erneuerungsknospen dicht am Boden. Hierzu zählt man die **Rosettenstauden** (z.B. *Plantago lanceolata*), die **Horstpflanzen** (z.B. viele Gräser), die **Schaftpflanzen** mit ihren aufrechten und gestreckten Achsen (z.B. Brennnessel, *Urtica dioica*), die **Ausläuferstauden** (z.B. die Erdbeere, *Fragaria vesca*), die **Knollenstauden** (z.B. das Alpenveilchen, *Cyclamen persicum*) und die **Windenstauden** (z.B. der Hopfen, *Humulus lupulus*).

- ☞ *Plantago lanceolata*; Habitus
- ☞ *Urtica dioica*; Habitus

(d) Cryptophyten

Bei den Geophyten befinden sich die Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche. Je nach dem unterirdischen Überdauerungsorgan kann man hierbei unterscheiden zwischen **Rhizomgeophyten** (z.B. die Einbeere, *Paris quadrifolia*), **Zwiebelgeophyten** (z.B. die Zwiebel, *Allium cepa*), **Rübengeophyten** (z.B. der Gelbe Enzian, *Gentiana lutea*) und den **Knollengeophyten** (z.B. der Winterling, *Eranthis hiemalis* oder das Scharbockskraut, *Ranunculus ficaria*).

- ☞ Geophyten im Schema [Haller & Probst 1979: II.2]

Zu den Cryptophyten zählen ebenfalls ein Teil der Sumpfpflanzen (= **Helophyten**) und der **Hydrophyten**, insoweit ihre Erneuerungsknospen unterhalb der Wasseroberfläche liegen.

(f) Kräuter (= Therophyten)

Kräuter sind ein- oder zweijährig lebende Pflanzen, die aber nur einmal blühen und dann nur mit Samen überdauern (z.B. der Mohn, *Papaver rhoeas*, oder *Poa annua*).

- ☞ *Papaver rhoeas*; Blüte

8.7. Epiphyten

Pflanzen, die "auf anderen" leben meist ohne diese zu schädigen bezeichnet man als Epiphyten oder Ausitzerpflanzen. Im folgenden seien nur einige der bekannteren Beispiele geschildert.

Viele Arten der **Bromelien** (Bromeliaceae) haben eine epiphytische Lebensweise. Ihr Wurzelsystem ist stark reduziert und dient bei einigen Arten lediglich zum Festheften der Pflanze auf der Unterlage. Die Stoff- und Wasseraufnahme erfolgt hier über die sog. Saugschuppen auf den Blättern. Andere Arten bilden mit ihren Blättern wasserspeichernde Cisternen.

- ☞ *Tillandsia* sp.; auf Telegraphenleitung
- ☞ *Tillandsia brachycaulos*; Habitus
- ☞ *Tillandsia usneoides*; Habitus
- ☞ *Tillandsia* sp.; Saugschuppe
- ☞ Bromeliaceae-Saugschuppe [Benzing et al. 1976: 13-17]
- ☞ *Nidularia procer*a; Habitus

Bei epiphytischen **Orchideen** haben teilweise Luftwurzeln die ein besonderes Wasserabsorptionsgewebe ausgebildet, das Velamen radicum. Hierbei handelt es sich um eine multiple Rhizodermis, deren tote Zellwände durchlöchert sind.

- ☞ Orchidee [Orchidee mit Luftwurzeln]
- ☞ Velamen radicum [Strasburger 1979: 129]

Einige epiphyllie **Farne** bilden unterschiedliche Blattformen aus (Heterophyllie). In dem Substrat anliegenden Blättern sammeln sie herabfallendes organisches Material, aus

welchem Wasser und gelöste Stoffe durch die Wurzeln aufgenommen wird. Beispiele hierfür sind die Geweihfarne (*Platyterium* sp.).

☞ *Platyterium grande* [Troll 1937/43: 1471]

Eine besondere Art von Epiphyten sind die sog. Baumwürger der Gattung *Ficus*. Diese Pflanzen beginnen ihr Wachstum als Epiphyten bzw. Lianen. Später umschlingen sie mit ihren sprossbürtigen Wurzeln den Wirtsstamm, der schliesslich abstirbt.

☞ *Ficus bengalense*

10. Ernährungsspezialisten

10.2. Bakterien

10.2.2. Bakterienknöllchen

Fast alle Fabaceen-Arten sind in ihren speziellen Wurzelknöllchen stickstoffbindende Bakterien. Dieser Tatsache bedient man sich bei der Verbesserung schlechter Böden mit einer sog. Gründüngung.

Die Bakterien werden zunächst durch bestimmte Stoffe der Wurzel (z.B. das Protein Trifoliin beim Klee) angelockt und dringen dann durch einen Infektionsschlauch aus Zellulose durch die Wurzelhaare in das Rindengewebe ein. Dort bewirken sie durch β -IES eine Zellvermehrung und -vergrößerung des Wirtsgewebes. Die Bakterien verändern ihre Gestalt u den sog. Bakterioiden. Ein Stickstoffaustausch erfolgt in Form von NH_4 , welches von der Pflanze z.B. in Asparaginsäure eingebaut wird. Später werden die Protoplasten und die meisten Bakterien (Restbakterien in Schleimfäden der Interzellularräume) aufgelöst. Der Rest der Bakterien gelangt nach dem Absterben der Wurzel ins Freie.

Die Erle ist mit dem Streptomyceten *Frankia alni* vergesellschaftet.

☞ *Lupinus* sp., Bakterienknöllchen an Wurzeln [*Lupinus* sp., Bakterienknöllchen]

☞ Leguminosenwurzeln mit Bakterienknöllchen [Schlegel 19???: 13.1]

☞ *Frankia alni* (*Streptomyces*, *Actinomycetes*) bei *Alnus* sp., Wurzel quer mit *Frankia alni*

10.2.4. Bakterien in Blättern

Einige Vertreter der *Coriariaceae* (*Actinomycetes*), *Dioscoreaceae* und *Myrsinaceae* sollen in den Blättern symbiotisch lebende Bakterien enthalten. Bei den oft zitierten *Rubiaceae*-Gattungen *Psychotria* und *Pavetta* konnte eine Stickstofffixierung nicht nachgewiesen werden. Bei den genannten Pflanzen erfolgt eine sog. zyklische Symbiose, d.h. die Infektion erfolgt bereits auf der Mutterpflanze im Embryo.

☞ *Dioscorea* sp.; Blattspitzen mit symbiotischen Bakterien

10.4. Mycorrhizapflanzen

Die Symbiose mit Pilzen bezeichnet man als Mycorrhiza. Sie ist obligat bei Buche, Bergahorn, Eiche, Weissstanne, fakultativ dagegen bei Linde, Ulme, Weide und Pappel.

10.4.2. VA-Mycorrhiza (vesiculär-arbusculär-Mycorrhiza)

Die sog. VA-Mycorrhiza ist die verbreitetste Form der Mycorrhiza. Die Pilze der Ordnung der Endogonales bilden hier in den Wirtszellen typische Vesikel und bäumchenartig verzweigte Arbuskeln. Die Wirtspflanze bekommt bei dieser Form der Symbiose vor allem mineralische Nährstoffe wie Phosphat und Spurenelemente geliefert und liefert dem Pilz vor allem Kohlenhydrate.

10.4.4. Ektotrophe Mycorrhiza

Die ektotrophe Mycorrhiza kommt besonders bei Bäumen und Sträuchern vor. Hier dringen die Pilzhypphen lediglich zwischen die Rindenzellen des Wirtes ein.

☞ Buchenwurzel mit Pilzen, Rhizothamniebildung [Weber 19??: 21]

Teilweise können die Pilze ihre Fruchtkörper nur in Verbindung mit Wurzeln der Wirtspflanzen bilden. Artsspezifisch sind z.B. der Birkenpilz auf der, der Goldröhrling auf der Lärche und der Butterpilz auf Nadelhölzern.

10.4.6. Endotrophe Mycorrhiza

Eine endotrophe Mycorrhiza haben z.B. fast alle Orchidaceae. Schon bei der Keimung der winzigen Samen wird hier der Pilz benötigt. In der erwachsenen Wurzel bilden die Pilze innerhalb der Zellen der Rinde Hyphenknäuel, die aber in tieferen Rindenschichten von der Wirtspflanze verdaut werden (Knäuelverdauung = Tolyphagie).

☞ *Neottia nidus-avis* (Nestwurz, Orchidaceae) [*Neottia nidus-avis*, Wurzel mit Mycorrhizapilzen]

Pflanzen, die ihren Nährstoffbedarf nur teilweise mit Hilfe der vergesellschafteten Pilze decken, aber selbst noch Photosynthese betreiben, bezeichnet man auch als **halbsaprophytisch**. Beispiele hierfür sind die *Rhododendren* (Ericaceae), der Wintergrün (*Pyrola rotundifolia*, Pirolaceae) oder viele Erdorchideen.

☞ *Rhododendron* sp. (Ericaceae)

☞ *Pyrola rotundifolia* (Rundblättriges Wintergrün, Pirolaceae); Habitus

☞ *Orchis morio* (Orchidaceae, auch Keimmycorrhiza); Habitus

Beim Dingel (*Limodorum abortivum* oder bei der Korallenwurz (*Corallorhiza trifida*) ist der Chlorophyllgehalt noch weiter reduziert.

☞ *Limodorum abortivum* (Dingel) [*Limodorum abortivum*, Habitus]

☞ *Corallorhiza trifida* (Korallenwurz, wenige bis keine Wurzeln); Rhizom

Die Nestwurz (*Neottia nidus-avis*, Orchidaceae) und der Fichtenspargel (*Monotropa* sp., Pirolaceae) sind schliesslich chlorophyllfrei. Sie ernähren sich ausschliesslich von den symbiontischen Pilzen und werden deshalb auch als **Saprophyten** bezeichnet.

☞ *Neottia nidus-avis* (Nestwurz, Orchidaceae); Habitus und Wurzelstock

☞ *Monotropa* (Pirolaceae, Fichtenspargel, nach Troll ectotroph) [Troll 1973: 420]

10.6. Parasiten

Parasiten erhalten die Nährstoffe von ihren Wirtspflanzen durch besondere Haustorialorgane. Können sich die Parasiten noch selbst wenigstens zum Teil mittels Photosynthese ernähren, bezeichnet man sie als Halbparasiten, können sie dies nicht mehr als Vollparasiten.

10.6.2. Sprossparasiten

Sprossparasiten zapfen mit ihren Haustorialorganen die Achse oder das Blatt des Wirtes an. Halbparasitische Beispiele findet man vor allen bei den Misteln aus der Familie der Viscaceae/Loranthaceae vollparasitische bei den Rafflesiaceae. Die Kleeseide (*Cuscuta* sp.) stellt einen Übergang dar.

- ☞ *Viscum album* (Viscaceae/Loranthaceae); Habitus
- ☞ *Viscum album*; Haustorialorgane, wohl auch Phloemanschluss
- ☞ *Amyema miquelii* [*Amyema miquelii*, Habitus]
- ☞ *Cuscuta* sp. (Cuscutaceae, Kleeseide) [*Cuscuta* sp., Habitus]
- ☞ *Pilostyles* (Rafflesiaceae)

10.6.4. Wurzelparasiten

Halbparasitische Wurzelparasiten findet man vor allem in der Unterfamilie der Rhinanthoideae aus der Familie der Scrophulariaceae (*Euphrasia*, *Melampyrum*, *Rhinanthus*).

- ☞ *Rhinanthus minor*; Habitus
- ☞ *Euphrasia* sp.; Habitus
- ☞ *Melampyrum cristatum*; Haustorium quer
- ☞ *Thesium alpinum* (Bergflachs, Santalaceae); Habitus

Vollparasitisch leben z.B. die Sommerwurz (*Orobancha* sp., Orobanchaceae), die Schuppenwurz (*Lathraea squamaria*, Scrophulariaceae), *Cytisus hypocistis* und *Rafflesia* sp. (Rafflesiaceae).

- ☞ *Orobancha* (Sommerwurz, Orobanchaceae; nur hier --> Primärhaustorium, Keimung nur in Kontakt mit Wirtswurzel an Schmetterlingsblütlern) [*Orobancha* sp., Habitus]
- ☞ *Lathraea squamaria* (Schuppenwurz, Scrophulariaceae; an Bäumen, "Blutungssaftschmarotzer", nur Xylem wird angezapft) [*Lathraea squamaria*, Habitus]
- ☞ *Cytisus hypocistis*; Pflanze auf Wurzel von *Cistus*
- ☞ *Rafflesia arnoldii* (Rafflesiaceae); Habitus

10.8. Carnivoren

- Droseraceae

- ☞ *Drosera rotundifolia*; Habitus
- ☞ *Drosera binata*; mit Insekt
- ☞ *Dionaea muscipula*; Habitus

- Lentibulariaceae

☞ Pinguicula sp.;

☞ Utricularia vulgaris (Gemeiner Wasserschlauch); Schluckfalle

☞ Genlisea

- Nepenthaceae

☞ Nepenthes sp.; Kannenfalle

- Cephalotaceae

☞ Cephalotus

- Sarraceniaceae

☞ Sarracenia sp.; Habitus

☞ Darlingtonia

☞ Heliamphora

11 Morphologie der Blütenstände

Als Blütenstände oder Infloreszenz bezeichnet man die der Blütenbildung dienenden Verzweigungssysteme einer Pflanze.

- Beblätterung

Die Beblätterung der Infloreszenzen ist typischerweise bracteos (= hochblattartig). Sind sie laubblattartig, so bezeichnet man die Infloreszenz als frondos.

- Vorhandensein einer Endblüte

Die Hauptachse der Infloreszenz kann mit einer (Terminal-) Blüte abschliessen (geschlossene Infloreszenz) oder aber "blind" enden (= offene Infloreszenz). Das Vorhandensein oder Fehlen der Endblüte kann für grössere Verwandtschaftskreise typisch sein. So besitzen etwa die Caryophyllaceae, Boraginaceae und Solanaceae geschlossene und die Brassicaceae und Scrophulariaceae offene Blütenstände.

- Art der Verzweigung

Die Infloreszenzen sind insgesamt stets monopodiale Systeme. Die Verzweigung der seitlichen Teilblütenstände jedoch ist unterschiedlich. Sie kann ihrerseits monopodial (= racemös) oder sympodial (= cymös) sein.

11.2 Einfache Infloreszenzen

Einfache Infloreszenzen haben nur Seitenzweige ersten Grades.

11.2.2 Traube (Botrys)

Der einfachste Typ einer einfachen Infloreszenz ist die Traube. Sie besitzt typischerweise keine Endblüte, ist also eine offene Infloreszenz. Jede Seitenblüte ist hier deutlich gestielt.

- ☞ *Fuchsia* sp.; Infloreszenz: frondose Traube
- ☞ *Chamaenerium angustifolium*; Infloreszenz: brakteose Traube
- ☞ *Ribes rubrum*; Infloreszenz: brakteose Traube
- ☞ *Erophila verna*, Reduktion der Tragblätter im Blütenstand
- ☞ *Muscari comosum*; Blütenstand

Ist eine Endblüte vorhanden, so spricht man dann von einer geschlossenen Traube (Botryoid).

- ☞ *Berberis vulgaris*; fruchtend

Bei der Doldentraube ist die Infloreszenzachse gestaucht, so dass die Seitenblüten doldenartig angeordnet sind.

- ☞ *Iberis umbellatus*; Blütenstand: Doldentraube
- ☞ *Ornithogalum umbellatum*; Infloreszenz

11.2.4 Ähre (Spica)

Eine Ähre liegt dann vor, wenn die seitlichen Blüten ungestielt sind.

☞ *Plantago media*; Blütenstand: Ähre

Ist hier eine Endblüte vorhanden, so nennt man den Blütenstand eine geschlossene Ähre (Stachyoid).

11.2.6 Kolben (Spadix)

Ein Kolben besitzt die Grundmerkmale einer Ähre, nur ist die Hauptachse hier stark verdickt.

☞ *Anthurium sp.*; Blütenstand: Spadix

11.2.8 Dolde (Umbella od. Sciadium)

Bei der Dolde ist die Infloreszenzhauptachse gestaucht, so dass die Seitenäste fast von einem Punkt auszugehen scheinen.

☞ *Malus domestica*; Blütenstand

☞ *Primula veris*; blühend

Ist eine Endblüte vorhanden, so spricht man von einem Sciadoid.

☞ *Chelidonium majus*; blühend

11.2.10 Köpfchen (Capitulum od. Cephalium)

Ist die Blütenstandsachse wie beim Kolben verdickt und bleibt zudem gestaucht, so resultiert ein Köpfchen. An der Basis ist der Blütenstand oft von gedrängt stehenden Hochblättern, dem Hüllkelch (= Involukrum) umgeben.

☞ *Helianthus annuus*; Köpfchen ohne Endblüte

11.4 Komplexe Infloreszenzen

Bei den komplexen Infloreszenzen geht die Verzweigung über den ersten Grad hinaus. Die genannten Verzweigungen wiederholen sich an den Seitenzweigen.

11.4.2 Partialinfloreszenzen racemös

(b) Doppeltraube

☞ *Melilotus altissima*; blühend

☞ *Trifolium medium*; köpfchenartige Doppeltraube

(d) Doppelähre

☞ *Lolium multiflorum*; Blütenstand

(f) Doppeldolde

☞ *Libanotis pyrenaica*; Blütenstand

(h) Doppelköpfchen

☞ *Echinops sphaerocephala*; kugeliger Blütenstand aus einblütigen Köpfchen

(j) Rispe (Panicula)

Bei der Rispe verzweigen sich die Seitenäste ihrerseits wiederum racemös, wobei im typischen Fall der Verzweigungsgrad von unten nach oben abnimmt. Eine Endblüte ist typischerweise vorhanden.

☞ *Sambucus racemosa*; Blütenstand

Ordnen sich die Blüten wie bei einer Dolde in eine flach gewölbte Ebene ein, so spricht man von einer Schirmrispe (*Corymbus*).

☞ *Sambucus nigra*; Blütenstand

☞ Schirmrispe und Spirre [Weberling 1981: 111]

Bei der Spirre (Anagramm von Rispe, Anthela) sind die Förderungsverhältnisse umgekehrt; hier übergipfeln die weiter unten inserierenden Seitenzweige die weiter oben liegenden.

☞ *Filipendula ulmaria*; blühend

11.4.4 Partialinfloreszenzen cymös: Thyrsus

Eine grössere Vielfalt zeigen die Infloreszenzen mit cymösen Partialinfloreszenzen (= Cymen). Sie werden allesamt als Thyrsus bezeichnet.

- Dichasium

Die einzelnen Formen der Thyrsen unterscheiden sich in der Verzweigung der seitlichen Cymen. Bei den Dikotyledonen kann die Verzweigung aus den meist transversal angeordneten, in Zweizahl vorhandenen Vorblättern erfolgen. Sind beide Vorblätter fertil, so bezeichnet man die betreffende Cyme als Dichasium.

☞ *Melandrium rubrum*; Blütenstand männlich

- Monochasium

Ist nur jeweils ein Vorblatt fertil, so resultiert ein Monochasium.

*** Wickel (Cincinnus)**

Bei einer Wickel ist abwechselnd das rechte und das linke Vorblatt fertil, es resultiert eine "zickzack"-förmige Anordnung der Blüten.

- ☞ Myosotis sp.; Blütenstand
- ☞ Silene sp., Wickeltendenz im Blütenstand

* Schraubel (Bostryx)

Bei der Schraubel ist immer das Vorblatt derselben Seite fertil, so dass die konsekutiven Sympodialglieder "schrauben"-förmig angeordnet sind.

- ☞ Hypericum perforatum; Blütenstand

Bei der Doppelwickel und der Doppelschraubel setzt die monochasiale Verzweigung erst nach einer ersten Verzweigung aus beiden vorhandenen Vorblättern ein (Beispiele: Scrophulariaceae, Boraginaceae)

* Fächer (Rhipidium)

Bei den Monokotyledonen ist typischerweise nur ein (adossiertes) Vorblatt vorhanden. Die Cymen sind hier also stets monochasial verzweigt. Erfolgt die Sympodienbildung jeweils aus der Achsel dieses Vorblattes, so resultiert eine Fächer (Beispiel: Iris)

* Sichel (Drepanium)

Bei einer Sichel verzweigen sich die Seitenachsen jeweils erst aus der Achsel des auf das Vorblatt folgenden Hochblattes.

- ☞ Juncus tenuis; Blütenstand

- Sonderformen

* Cymoid

Eine Sonderform der Thyrsen sind die Cymoide. Sie werden so genannt, weil hier der gesamte Blütenstand den Aufbau einer Cyme zeigt indem hier nur jeweils ein oder zwei Partialinfloreszenzen unterhalb der Terminalblüte ausgebildet werden.

- ☞ Cymoid [Weberling 1981: 117]

* Doppelthyrsen

Der thyrsische Bau des Haupttriebes wird von einigen, basalen Seitentrieben wiederholt.

- ☞ Salvia pratensis; Blütenstand

* Scheindolden (Doidenthyrsen)

- ☞ Solanum tuberosum; Blütenstand
- ☞ Sparmannia africana; Blütenstand
- ☞ Holosteum humbellatum; Blütenstand

11.6 Pseudanthien

Bei den Pseudanthium, Scheinblüten oder "Blumen" handelt es sich um Infloreszenzen, die

so stark modifiziert sind, dass sie ihrerseits aussehen wie eine Einzelblüte. Ihnen liegt in den jeweiligen Pflanzenfamilien ein unterschiedlicher Grundbauplan zugrunde.

Die Köpfchen der Compositen sind entstanden aus Ähren ohne Endblüte.

☞ *Taraxacum officinale*; Köpfchen

Bei den Pseudanthien der Sterndolde (*Astrantia sp.*, *Apiaceae*) sind es Dolden.

☞ *Astrantia sp.*; Blütenstand

Die Kolbenförmigen Blütenstände der *Dipsacaceae* (Kardengewächse) sind entstanden aus Thyrsen ohne Endblüte.

☞ *Dipsacus laciniatus*; Blütenstand

Die "Cyathien" genannten Pseudanthien z.B. der Gattung *Euphorbia* sind dagegen aus Thyrsen mit einer (weiblichen) Endblüte.

☞ *Euphorbia pulcherrima*; blühend

☞ *Euphorbia amygdaloides*; blühend

☞ Schema eines Cyathiums der *Euphorbia*-Arten [Hoppe, J. 1982: 1]

{Ende Vorlesung 15}

12 Morphologie der Blüte

Die Blüte definiert man am einfachsten als ein Spross begrenzten Wachstums, dessen Blätter zu Fortpflanzungsorganen umgewandelt sind. Durch diese sehr allgemeine Definition umgeht man im übrigen das generelle Problem der Abgrenzung gegen den "vegetativen" Bereich des Sprosses.

Die Blüte besteht aus den Kelchblättern (= Tepalen), den Kronblättern (= Petalen), den Staubblättern (oder Staubgefäßen; = Stamina) und den Fruchtblättern (= Karpellen).

Die Staub- und Fruchtblätter sind den Sporophyllen der Gymnospermen und Pteridophyten homolog. Folgt man der oben gegebenen Definition, kann man auch die Sporophyllstände einiger Bärlapp-Arten (z.B. *Lycopodium clavatum*), der Schachtelhalme (*Equisetum*) und der meisten Cycadatae als "primitive" Blüten bezeichnen.

12.2 Blütenbau

12.2.2 Organstellung

Die ursprüngliche Stellung der Blütenteile ist schraubig, entsprechend der ursprünglichen schraubigen Blattstellung im vegetativen Teil der Pflanzen. Durch die Prozesse der Oligomerisierung (Abnahme der Organzahl) und Zyklisierung (Bildung von Organkreisen) entstanden abgeleitete Blüten. Bezüglich der Organstellung kann man so drei Blütentypen unterscheiden:

- **azyklische** oder schraubige Blüten, bei denen alle Blütenteile schraubig angeordnet sind (z.B. bei einigen *Magnolia*-Arten);
- **hemizyklische** Blüten, bei denen einige Teile der Blüte z.B. die Blütenhülle) wirtelig und andere (z.B. das Gynoeceum) schraubig angeordnet sind (z.B. *Geum urbanum* oder *Myosurus minimus*);
- **zyklische** (wirtelig) Blüten, bei denen alle Blütenteile auf Kreisen angeordnet sind (*Pyrus communis*).

Im Einzelfall ist es allerdings schwierig, zwischen schraubiger und echter wirteliger Organstellung zu unterscheiden. Eine schraubige Organstellung ist oftmals noch durch eine Untersuchung der frühen Ontogenie nachzuweisen.

- ☞ *Magnolia* sp., Blüte
- ☞ *Myosurus minimus*; Blüte
- ☞ *Geum urbanum*; Blüte
- ☞ *Pyrus communis* (Birne); Blüte

12.2.4 Organzahl

Ein Wirtel (Organkreis) kann aus zwei bis vielen einzelnen Organen bestehen, wobei der **trimere** Wirtel (mit 3 Organen) besonders für die Monocotyledonen, der **pentamere** Wirtel (mit 5 Organen) besonders für Dicotylen typisch ist. **Dimere** (mit 2 Organen) und **tetramere** Wirtel (mit 4 Organen) sind vergleichsweise selten anzutreffen.

Ist die Organzahl in allen Organkreisen gleich, so bezeichnet man die Blüte insgesamt als **isomer**, ist sie ungleich als **anisomer**.

12.2.6 Symmetrie

Unter Symmetrie versteht man die regelmässige Wiederholung von gleichen oder ähnlichen Gliedern. Von den verschiedenen Symmetriearten sind bei den Blüten die Drehsymmetrie, die Spiegelsymmetrie und die Translationssymmetrie von Bedeutung.

Radiärsymmetrische (= aktinomorpe, = strahlige, = polysymmetrische) Blüten (z.B. von *Geranium pratense*) weisen mehrere Symmetrieebenen auf und sind sowohl durch Drehung als auch durch Spiegelung zur Deckung zu bringen.

Monosymmetrische (= zygomorphe, = dorsiventral) (z.B. von *Viola tricolor*) Blüten weisen nur eine Symmetrieebene auf, welche meist in der Mediane (Linie durch Abstammungsachse und Tragblatt) verläuft und die Blüte in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilt. In einigen Fällen wie etwa bei *Fumaria* besteht auch eine sog. transversale Zygomorphie, die Symmetrieebene ist also hier die Transversalebene der Blüte oder sogar eine schräge Zygomorphie wie bei *Aesculus hippocastanum*.

Disymmetrische (= bilaterale) Blüten (z.B. von *Dicentra spectabilis*) weisen genau zwei Symmetrieebenen auf, welche senkrecht aufeinander stehen. Auch hier ist sowohl eine Drehung als auch eine Spiegelung möglich um die einzelnen Glieder zur Deckung zu bringen.

Asymmetrisch sind die Blüten dann, wenn ihre Glieder weder durch Drehung noch durch Spiegelung oder Translation zur Deckung gebracht werden können. Ein Beispiel hierfür sind die Blüten der Cannaceae.

- ☞ *Geranium pratense*, *Viola tricolor*, *Fumaria schleicheri*, *Aesculus hippocastanum* u. *Dicentra spectabilis*; Symmetrien bei Blüten [Weberling, F. 1981: 5]
- ☞ *Aesculus hippocastanum*; Blüten
- ☞ *Dicentra spectabilis*; Blüten
- ☞ *Canna edulis* (Cannaceae); asymmetrische Blüten

Die einzelnen Merkmale und ihre Ausprägung können im Blütendiagramm oder in der Blütenformel zum Ausdruck gebracht werden.

12.4 Blütenhülle (Perianth)

Das **Perianth** einer Angiospermenblüte hat zwei wichtige Funktionen zu erfüllen. Die ursprüngliche Hüllfunktion zum Schutz vor Tieren wurde im Laufe der Entwicklung durch Ausbildung eines gefärbten Schauapparates zur Anlockungsfunktion für bestäubende Insekten erweitert.

12.4.2 Das einfache Perianth (= Perigon)

Das einfache Perianth besteht aus mehreren gleichartigen Gliedern, den Tepalen, und wird auch als **Perigon** bezeichnet. Eine Unterscheidung in Krone und Kelch ist nicht vorhanden. Blüten mit einem solchen Perigon bezeichnet man als homioclamydeisch.

Die einzelnen **Tepalen** können sehr gross und auffällig gefärbt sein (= corollinisch, = petaloid; z.B. bei der Tulpe oder *Anemone nemorosa*), sie können aber auch klein und unscheinbar (= prophyllid; z.B. bei *Scheuchzeria palustris*) sein.

- ☞ *Helleborus foetidus*; Blattfolge [Weberling 1981: 21]

- ☞ Tulipa sp.; Blüten
- ☞ Anemone nemorosa; Blüte
- ☞ Scheuchzeria palustris; Blüten

Beim **choritepalen** Perigon sind die Tepalen frei, beim **syntepalen** Perigon sind die einzelnen, gleichartigen Tepalen untereinander verbunden. Hier kann man zwischen einer Perigonröhre und einem Perigonsaum unterscheiden.

- ☞ Muscari comosum; Blütenstand

Beim sog. **heterotepales Perigon** sind die Tepalen unterschiedlich ausgebildet. So können bei den zwei 3-zähligen Wirtel, die eine Monokotylenblüte normalerweise besitzt, die Glieder der beiden Wirtel verschiedenartig gebaut sein (z.B. bei *Paris quadrifolia* oder *Iris pseudacorus*).

- ☞ Paris quadrifolia; Blüte
- ☞ Iris pseudacorus; blühend

Offt geht dieser Unterschied so weit, dass der äussere Tepalenkreis bereits als Krone bezeichnet wird wie etwa bei vielen Commelinaceae oder Bromeliaceae.

- ☞ Tradescantia sp.; blühend

12.4.4 Das doppelte Perianth

Das doppelte Perianth ist in **Calyx** (Kelch) und **Corolla** (Krone) differenziert. Der Kelch übernimmt die Schutzfunktion, vor allem in der Knospe, während die Krone mit ihren stark gefärbten Gliedern zur Anlockung von Bestäubern dient. Die Blätter der Krone werden als **Petalen**, die Blätter des Kelches als **Sepalen** bezeichnet. Blüten mit einem doppelten Perianth werden heteroclamydeisch genannt.

(b) Calyx (Kelch)

Die Sepalen (= Kelchblätter) dienen ursprünglich dem Schutz der Blütenknospe, können aber im abgeleiteten Falle die Lockfunktion der Petalen verstärken.

Bei **chorisepalen** (= freikelchblättrigen) Blüten sind die Kelchblätter untereinander frei, bei **gamosepalen** (= synsepalen) Blüten dagegen verwachsen.

Bei einigen Pflanzen wie z.B. *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) und bei *Eucalyptus*-Arten werden "kapuzenförmige" Kelche, sog. Kalyptrakelche gebildet, die bei der Blütenöffnung als Ganzes abgeworfen werden. Bei *Eucalyptus* befindet sich unter dem Kalyptrakelch zusätzlich noch ein hinfälliger Deckel der ebenfalls miteinander vereinigten Kronblätter (Petalenkalyptra).

- ☞ Sinapis arvensis (Brassicaceae); Blütenstand
- ☞ Silene vulgaris (Gemeines Leimkraut, Caryophyllaceae); blühend
- ☞ Eschscholzia californica (Papaveraceae); Blüte
- ☞ Eschscholzia californica (Papaveraceae); Blüte

In einigen Fällen bleiben die Kelche wie beim Leimkraut (*Silene vulgaris*) bis zur Fruchtzeit erhalten (persistierende Kelche). Bei Asteraceae und Valerianaceae bilden die reduzierten

bzw. umgestalteten Kelchblätter das als Pappus bezeichnete Flugorgan an der unterständigen Frucht.

- ☞ *Silene vulgaris*; Kelch
- ☞ *Taraxacum officinale*; Frucht mit Pappus

- Aussenkelch

Unterhalb des Kelches befinden sich oftmals noch weitere Wirtel von Blattorganen, die morphologisch meist aus dem Hochblattbereich abzuleiten sind.

Bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*) entsprechen die Glieder des Aussenkelches morphologisch den Stipeln der Kelchblätter. Bei der Zaunwinde (*Calystegia sepium*) sind es zwei Hoch- oder Vorblätter und beim Leberblümchen sind die Blüten von jeweils drei Hochblättern umgeben. Man spricht in letztgenannten Fall auch von einem Hüllkelch oder Involukrum.

- ☞ *Fragaria vesca*; Blüte mit Aussenkelch
- ☞ *Calystegia sepium* (Echte Zaunwinde, Convolvulaceae)
- ☞ *Hepatica nobilis*; Blüten mit Hüllkelch

(d) Corolla (Krone)

Die die Lockfunktion übernehmenden Petalen unterscheiden sich durch zarten Bau, grössere Fläche und lebhaftere Färbung deutlich von den Sepalen.

Bei **choripetalen** (= freikronenblättrigen) Blüten sind die Kronblätter untereinander frei, bei **sympetalen** Blüten dagegen verwachsen.

Bei einigen Familien zeigen die Petalen eine Gliederung und Nagel (unguis) und Platte (lamina). Teilweise besitzen sie eine Ligula am Übergang von Nagel zur Platte, die gemeinsam eine Nebenkronen (= Paracorolla) bilden können (z.B. *Melandrium rubrum*).

- ☞ *Viola tricolor* (Violaceae); blühend
- ☞ *Bauhinia tomentosa* (Caesalpiniaceae); Blüte
- ☞ *Melandrium rubrum*; Blüte
- ☞ *Melandrium rubrum*; Blüte längs

Im Gegensatz zur Gamosepalie ist die Sympetalie für weite Verwandtschaftskreise typisch, so zum einen für die Primulales, Ebenales, Cornales, Ericales (= "Sympetalae pentacycliae") und zum anderen für die Unterklasse der Lamiidae und Asteridae (= "Sympetalae tetracycliae").

- ☞ *Vaccinium uliginosum* (Ericaceae); Blüte
- ☞ *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae); Blüte
- ☞ *Salvia pratensis*; Blüte

(f) achlamydeisch

Als achlamydeisch bezeichnet man solche Blüten, bei denen ein phylogenetischer Verlust von Kelch und Krone aufgetreten ist. Ein Beispiel hierfür ist die Esche (*Fraxinus sp.*, Oleaceae).

- ☞ *Fraxinus sp.* (Oleaceae) [Weberling/Schwantes: 37]

12.6 Das Androeceum

12.6.2 Bau des Staubblattes

Als Androeceum wird in der Blüte die Gesamtheit der Staubblätter (Stamina) bezeichnet. Die Staubblätter befinden sich innerhalb des Petalen- bzw. Tepalenkreises. Ein Staubblatt gliedert sich in ein **Filament** und eine am Ende sitzende **Anthere**. Diese wiederum unterteilt sich in zwei **Theken**, welche durch ein **Konnektiv** miteinander verbunden sind. Jede Theke besteht aus je zwei Pollensäcke auf, in denen der **Pollen** gebildet wird.

- ☞ *Salvia pratensis*; Blüte aufgeschnitten mit Thekenreduktion
- ☞ *Lilium* sp., transversal orientierte versatile Antheren

- Fusion der Filamente

"Vereinigungen" von Staubblättern bezeichnet man als "**Adelphien**" und spricht je nach der vorhandenen Anzahl von mon-, di-, tri- oder polyadelphischen Blüten.

Die Vereinigung ist bei den Fabaceae seitlich. Bei *Narcissus* bilden die verwachsenen Staubblattbasen eine Nebenkronen aus.

- ☞ *Vicia sepium*; Blüte aufgeschnitten
- ☞ *Narcissus* sp.; Blüten

Ausser einer seitlichen Vereinigung von Staubblättern kommen auch Staubblatt"büschel" vor, bei Hypericaceae oder Myrtaceae.

- ☞ *Eucalyptus* sp.; polyadelphische Blüten
- ☞ *Hypericum* sp.; triadelphische Blüten

12.6.4 Anzahl und Stellung der Staubblätter

Ursprünglichen Blüten besaßen und besitzen (z.B. die der Magnoliaceae oder Ranunculaceae) zahlreiche Staubblätter in schraubiger Stellung. Man bezeichnet sie als **primär polyandrisch**.

- ☞ *Anemone nemorosa*; Blüte

Aus den primär polyandrischen Blüten haben sich mehrfach in der Evolution durch Oligomerisation (Abnahme der Anzahl) und Zyklisierung (Wirtelbildung) die sog. **diplostemonen** Blüten mit 2 Staubblattkreisen entwickelt. In diesen Blüten alternieren die Staubblätter des äusseren Kreises - entsprechend der Organalternanz bei Wirtelstellung - mit den Kronblättern. Sie stehen also „vor“ den Kelchblättern (episepal).

- ☞ *Malus sylvestris*; Blüten

Bei den **obdiplostemonen** Blüten ist diese Alternanz durchbrochen. Hier stehen die äusseren Stamina "vor" den Kronblättern, also epipetal. Typischerweise obdiplostemon sind die Blüten z.B. der Caryophyllaceae, Crassulaceae oder der Saxifragaceae.

Haplostemone Blüten besitzen nur einen Staubblattkreis.

☞ *Lamium album*; Blüte

Im Laufe der Evolution hat sich die Anzahl der Staubblätter teilweise auch sekundär wieder vermehren können. Bei solchen **sekundär polyandrischen** Blüten (Blüten mit einem sog. "komplexen" Androeceum) bilden sich in der Ontogenie zunächst Primärhöcker, die sich dann in weitere Einzelstamina gliedern (Dédoublement). Je nachdem in welche Richtung die Ausgliederung verläuft, unterscheidet man zwischen zentripetalem (z.B. bei Myrtaceae) oder zentrifugalem (z.B. bei Hypericaceae) Dédoublement.

☞ *Syzygium jambos* (Myrtaceae); Blüten

☞ *Hypericum perforatum*; Blüte

☞ *Hypericum perforatum*; Blüte aufgeschnitten

Bei den sekundär polyandrischen Blüten gibt es ebenfalls "Adelphien". So sind z.B. für die "Columniferen" (Malvaceae, Bombacaceae, Sterculiaceae) Filamentröhren typisch. Einige Euphorbiaceae wie der *Ricinus* bilden bäumchenartig verzweigte Staminabüschel.

☞ *Malva* sp.; Blüte aufgeschnitten

☞ *Rhizinus communis* (Euphorbiaceae); männliche Blüten

{Ende Vorlesung 16}

11.5 Das Gynoeceum

11.5.2 Bau und Entwicklung der peltaten Fruchtblätter

Das Gynoeceum stellt die Gesamtheit der Karpelle (Fruchtblätter) einer Blüte dar. Bei manchen Pflanzen (z.B. Fabaceae) kann auch nur ein Karpell ausgebildet sein.

Morphologisch stellen die Karpelle sog. ascidiata (= schlauchförmige) Blattorgane dar. Diese bilden in der Ontogenie durch Übergreifen des Blattrandmeristems an der Basis der Spreitenzone eine sog. Querzone aus, so dass ein ringförmig geschlossenes Randmeristem entsteht. Durch geeignetes Zusammenwirken von Rand- und Flächenwachstum entwickelt sich dann die Schlauchform.

(Tafelzeichnung) Entstehung eines peltaten und ascidiaten Blattes durch Querzonbildung

- ☞ Prunus serrulata; Blüten
- ☞ Prunus serrulata; Karpelle
- ☞ Nepenthes formosa; Kannenblatt
- ☞ Aquilegia vulgaris; Blüte
- ☞ Aquilegia vulgaris; Karpellausgliederung [Heel, van 1981: 37-41]
- ☞ Althenia filiformis u. Zannichellia palustris; Karpelle [Weberling 1981: 77 I u. II]

Die Karpelle sind aber allermeist keine nach oben offenen, schlauchförmige Blattorgane. Auf einen basalen schlauchförmigen (= ascidiaten) Abschnitt folgt aufwärts ein Bereich, in dem sich die Karpellränder nur zusammengefaltet (= plicater Bereich).

11.5.4 Das apokarpe (chorikarpe) Gynoeceum

Beim apokarpen Gynoeceum sind die einzelnen Fruchtblätter nicht miteinander "verwachsen".

(Tafelzeichnung) Bau eines Karpelles mit ascidiatem und plicatem Teil

- ☞ Helleborus foetidus; fruchtend
- ☞ Helleborus foetidus; Fruchtblätter [Weberling 1981: 75 I-IV]

11.5.6 Das coenokarpe Gynoeceum

Im coenokarpem Gynoeceum sind die Fruchtblätter miteinander mehr oder weniger "verwachsen" und bilden ein gemeinsames Organ, den Stempel (= **Pistill**). Sein basaler, die Samenanlagen enthaltender Teil wird als **Ovar** oder Fruchtknoten bezeichnet. Dem Ovar kann ein Griffel (**Stylus**) aufsitzen.

(Tafelzeichnung) Gliederung des coenokarpen Gynoeceums; pistill = ovarium (Fruchtknoten) + stylus (Griffel) + stigma (Narbe); synkarper, parakarper und apokarper Bereich

- ☞ Capparis sp.; Blüte
- ☞ Capparis spinosa; Gynoeceumsentwicklung [Weberling 1981: 68]
- ☞ Capsicum annum; Frucht

Sind die Karpelle komplett miteinander vereinigt so spricht man von einem **coeno-synkarpen Gynoeceum**. Es besitzt eine der Anzahl der beteiligten Karpelle entsprechende Anzahl

von Fruchtfächern oder Lokulamenten. Es ist auch möglich, dass die Karpelle zwar untereinander verbunden sind, die Ränder der einzelnen Fruchtblätter aber auf der Ventralseite nicht zusammenschliessen. Hierdurch entsteht eine einheitliche, zentrale Ovarhöhle. Es handelt sich dann um ein **coeno-parakarpes Gynoeceum**.

11.5.8 Plazentation

Bei den meisten Pflanzen stehen die Samenanlagen im Fruchtknoten entlang der Karpellränder (marginal oder submarginal). Diesen Bereich der Samenanlageninsertion bezeichnet man als Plazenta.

Bei einige ursprünglichen apokarpen Gynoeceen, wie etwa bei *Butomus umbellatus* (Butomaceae), stehen die Samenanlagen jedoch zerstreut auf der der Blattoberseite entsprechenden inneren Karpellfläche. Man bezeichnet eine solche Plazentation als laminal.

- ☞ Potamogeton alpinus, Zanichellia palustris, Amorpha fruticosa, Astragalus galegiformis; Karpelle im apokarpen Gynoeceum [Weberling, F., 1981: 77]
- ☞ Butomus umbellatus; Blüte
- ☞ Butomus umbellatus; laminal Placentation [Weberling, F. 1981: 93]
- ☞ Clematis cirrhosa; U-förmige Placenta [Weberling, F. 1981: 78]

Die Placentation im coenocarpem Gynoeceum ist **zentralwinkelständig** wenn die Placenten im zentralen Teil des Fruchtknotens in den Winkeln zwischen den Scheidewänden liegen. Dies ist also der Fall beim coeno-synkarpem Gynoeceum.

- ☞ Nigella damascaena; Frucht
- ☞ Nigella damascaena; Frucht quergeschnitten

Liegen die Samenanlagen in einem coenoparakarpen Fruchtknoten - bezüglich des einzelnen Karpell marginal - an der Wand des Fruchtknotens, so spricht man von **parietaler** Placentation.

- ☞ Passiflora edulis; Frucht halbiert
- ☞ Passiflora edulis; Plazentation

Bei der **zentralen** Placentation liegt die Placenta in der Mitte des Fruchtknotens. Die Zentralplazenta entsteht entweder durch nachträglichen Schwund von Septen ("postgenital", z.B. bei den sog. "Centrospermae" = Caryophyllales; z.B. *Agrostemma githago*) oder dadurch, dass von vornherein überhaupt keine Septen ausgebildet werden ("kongenital"; z.B. bei Primulaceae (z.B. *Anagallis arvensis*).

- ☞ Anagallis arvensis; Blüte
- ☞ Anagallis arvensis; Frucht
- ☞ Agrostemma githago; Fruchtknoten halbiert

11.5.10 Stellung des Gynoeceums

Von besonderer Bedeutung für das Aussehen der Blüten ist auch die Stellung des Gynoeceum. Ursprünglich waren die Fruchtblätter in der Blüte ganz oben oder bei flachem Receptaculum (= Blütenboden) innen angeordnet. Im Laufe der Entwicklung kann das Gynoeceum aber auch mehr oder weniger tief in die Blütenachse (**Receptaculum**) eingesenkt worden sein.

(Tafelzeichnung) Stellung des Gynoeceums

Das **oberständige Gynoeceum** sitzt dem Receptaculum oben auf. Die restlichen Blütenorgane liegen tiefer. Man spricht auch von einer **hypogynen Blüte**.

☞ Anemone nemorosa; Blüte

Das **mittelständige Gynoeceum** ist vom becherförmigen Blütenboden umgeben, auf welchem die übrigen Organkreise inserieren. Die Blüte bezeichnet man als **perigyn**.

☞ Prunus sp.; Blüte

☞ Rosa sp.; Frucht

Das **halbunterständige Gynoeceum** ist teilweise in das Receptaculum eingesenkt. Es handelt sich dann ebenfalls um eine **perigyne Blüte**.

☞ Saxifraga granulata; Blüte

Das **unterständige Gynoeceum** ist vollkommen in das Receptaculum eingesenkt. Man bezeichnet die Blüte dieser Pflanzen als **epigyne Blüte**.

☞ Taraxacum sp.; fruchtendes Köpfcchen

Bilden Kelch und Krone eine gemeinsamen Röhre, so bezeichnet man diese als Hypanthium.

☞ Fuchsia magellanica; Blüte mit unterständigem Gynoeceum

13 Die Frucht

Definition: Die Frucht ist eine Blüte im Zustand der Samenreife (Knoll 1939: 136).

Diese Definition ist deshalb sinnvoll, da an der Fruchtbildung nicht nur der Fruchtknoten selbst, sondern oftmals auch noch andere Teile der Blüte mit beteiligt sind.

Die im folgenden angegebenen Fruchtformen stellen nur einen Teil der möglichen Formen dar. Eine etwas eingehendere Darstellung, wobei besonders auf die jeweiligen Diasporen Wert gelegt ist, kann dem am Ende des Kapitels beigefügten Schema entnommen werden.

13.2 Entstehung von Same und Frucht

13.2.2 Der männliche Gametophyt

Das Archespor jedes Pollensackes (= Mikrosporangium) besteht aus einer grossen Anzahl von Pollenmutterzellen (= Mikrosporenmutterzellen), die unter Reduktionsteilung jeweils eine Pollentetrade (= Mikrosporentetrade) bilden. Aus jeder Pollenzellen entwickelt sich noch vor der Öffnung der Anthere das stark reduzierte Mikroprothallium, das bei den Angiospermen zunächst auf zwei Zellen reduziert ist, nämlich der grösseren siphonogenen Zelle (= Pollenschlauchzelle; = vegetative Zelle) und der kleineren antheridialen Zellen (= generative Zelle). Meist erst beim späteren Auswachsen des Pollenschlauches nach der Bestäubung wandert die generative Zelle in den Pollenschlauch und teilt sich in die beiden

Spermakerne. Die Anzahl der Zellen bei der Bestäubung - zwei oder drei - ist ein systematisch verwendbares Merkmal.

(Tafelzeichnung) Pollenmutterzelle, Reduktionsteilung, Pollen, Entwicklung des Gametophyten mit vegetativer Pollenschlauchzelle und generativer Zelle, Spermazellen

{Ende Vorlesung 17}

12.1.3 Samenanlage und weiblicher Gametophyt

Eine Samenanlage besteht aus dem zentralen Nucellus ("Kern") und den diesen umschliessenden Integumenten. Die Integumente lassen eine Öffnung frei, die sog. Mikropyle. Der Stiel der Samenanlage wird als Funikulus bezeichnet.

Im Nucellus (= Megasporangium) wird durch Reduktionsteilung einer Embryosackmutterzelle eine Tetrade von haploiden Embryosackzellen (= Megasporen) gebildet, von denen aber in der Regel 3 zugrundegehen. Die einzige verbleibende primäre Embryosackzelle entwickelt sich zum Embryosack (= Megaprothallium). Sie wächst stark heran und teilt sich in 3 freien Kernteilungen in insgesamt 8 Kerne. Je 3 umgeben sich an den schmalen Enden des Embryosackes mit einer Membran. Der der Mikropyle zugewandte Eiapparat besteht aus der Eizelle und den beiden Synergiden, am gegenüberliegenden Pol liegen die drei Antipoden. Die beiden zentral gelegenen sog. Polkerne verschmelzen zum diploiden sekundären Embryosackkern. Von dieser Entwicklung, dem sog. *Polygonum*-Typ der Embryosackentwicklung gibt es allerdings zahlreiche Abweichungen.

Die Angiospermen haben eine sog. doppelte Befruchtung. Von den beiden im Pollenschlauch befindlichen Spermakernen verschmilzt einer mit der Eizelle zur Zygote. Der andere verschmilzt mit der sekundären Embryosackzelle zum triploiden Endospermkern.

(Tafelzeichnung) Bau der Samenanlage, Entwicklung des Embryosackes, Befruchtung

12.1.5 Der Same

Der fertige Same besteht aus Embryo, Nährgewebe und Samenschale (= Testa).

(Tafelzeichnung) Samen, Samenschale (= Testa), Perisperm, Endosperm, Embryo mit Speicherkotyledonen oder Speicherhypokotyl, Differenzierung der Fruchtknotenwand zur Fruchtwand

Als **Nährgewebe** können unterschiedliche Gewebe des Samens dienen. Das sog. Primäre Endosperm kommt bei den Gymnospermen vor. Es entspricht dem Prothallium und ist ein schon vor der Befruchtung entstandenes, haploides Nährgewebe. Die Angiospermen besitzen demgegenüber ein erst nach der doppelten Befruchtung entstehendes, **Sekundäres Endosperm**. Seine Zellen sind also triploid.

Bei einigen Pflanzen kann auch Nucellusgewebe als Nährgewebe differenziert sein. Ein solches Gewebe wird als **Perisperm** bezeichnet. Es kommt z.B. vor beim Pfeffer (*Piper nigrum*, Piperaceae).

Auch Teile des Embryos können der Stoffspeicherung dienen. So bilden z.B. die Fabaceae **Speicherkotyledonen** aus, und bei der Paranuss (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) entspricht das Speichergewebe dem Hypokotyl.

☞ *Arachis hypogaea* (Erdnuss, Fabaceae); Embryo mit Speicherkotyledonen

☞ *Bertholletia excelsa* (Paranuss, Lecythidaceae); Nuss

12.3 (Einzel-) Früchte

Einzel Früchte entstehen aus coenokarpen (verwachsenblättrige) oder apokarp-unikarpella-

ten Gynoeceen.

12.3.2 Spring- und Streufrüchte

Öffnen sich die Früchte zur Reifezeit und werden allein die Samen ausgebreitet, so werden sie als Spring- oder Streufrüchte bezeichnet.


(b) Balg

Der Balg ist eine Einblatfrucht, die sich an der Karpell-Bauchnaht öffnet. Häufiger sind Bälge allerdings in Sammelfrüchten, nur in wenigen Fällen findet man sie auch einzeln, so z.B. beim Rittersporn (*Consolida regalis*, Ranunculaceae).

 *Consolida regalis* (Feld-Rittersporn, Ranunculaceae); Frucht

(d) Hülse

Im Gegensatz zum Balg öffnet sich die Hülse an der Bauch- und der Rückennaht der Karpelle. Der deutsche Name "Hülsenfrüchtler" deutet auf diesen Fruchttyp bei den Fabaceae hin.

 *Pisum sativum* (Erbsen, Fabaceae); Hülse

(f) Kapsel

Kapseln sind (meist trockene), sich öffnende Mehrblatfrüchte. Sie werden nach ihrer Öffnungsart benannt und eingeteilt.

- Spaltkapsel

Eine Spaltkapsel öffnet sich mit einem oder mehreren längs verlaufenden Öffnungslinien (= Dehiszenzlinien). Diese Öffnungslinien können sich an der Bauchseite der einzelnen Karpelle (= ventricid), an der Rückenseite der Karpelle (= dorsizid, = fachspaltig), senkrecht zu vorhandenen Septen (= septifrag, = scheidewandbrüchig) oder "in" den Septen (= septizid, = scheidewandspaltig) befinden. Kombinationen dieser Öffnungsweisen sind möglich.


Eine rein **ventricide** Öffnung der Karpelle kann nur bei solchen coenokarpen Fruchtknoten zu einer Samenausbreitung führen, deren Karpelle einen mehr oder weniger deutlichen apokarpen Abschnitt besitzen. Bei der Pimpernuss (*Staphylea*) ist dieser Bereich relativ kurz, beim Diptam (*Dictamnus albus*) sogar grösser als der basale, fertile, coenokarpe Teil.

 *Staphylea*; Frucht

 *Dictamnus albus*; Frucht

Die Öffnung wird als **septizid** bezeichnet, wenn die Längstrennung in den Septen bzw. bei coenoparakarpen Fruchtknoten an den Verwachsungsnähten erfolgt (z.B. bei Orchidaceae). Bei ausschliesslich septizider Trennung der Karpelle ergibt sich bei rein coenokarpen Früchten nur dann eine Öffnung, wenn diese wenigstens einen kleinen apikalen parakarpen Abschnitt besitzen (z.B. *Agrostemma githago*, Caryophyllaceae).

 *Agrostemma githago*; Frucht

 *Cerastium arvense* (Acker-Hornkraut, Caryophyllaceae); geschlossene Frucht

☞ *Cerastium arvense* (Acker-Hornkraut, Caryophyllaceae); geöffnete Frucht

Funktionell am einfachsten, wenn auch phylogenetisch abgeleitet erfolgt die Öffnung der Karpelle **lokulizid**, also auf den Karpellaussenflächen (z.B. bei *Tulipa*).

Septifrage Kapseln haben eine Spaltung in den Septen quer zur Vereinigungsfläche der Karpelle. Eine Öffnung erfolgt nur in Verbindung mit einer Septizidie oder eine Lokulizidie. **Septizid-septifrag** sind die Kapseln der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*, Colchicaceae), **septifrag-lokulizid** die von *Iris* oder *Aesculus*.

☞ *Iris pseudacorus*; blühend

☞ *Iris pseudacorus*; Frucht

☞ *Iris foetidissima*; Frucht

☞ *Colchicum autumnale* (Herbst-Zeitlose, Colchicaceae); geöffnete Frucht

- Fensterkapsel

Die Schote ist eine Sonderform der Kapsel. Hier lösen sich Teile der Karpellflächen von einem Rahmen (= Replum) aus den vereinigten Karpellrändern und ihren Plazenten. Man kann diese Fruchtform auch als Fensterkapsel bezeichnen.

☞ *Capsella bursa-pastoris* (Hirtentäschel, Brassicaceae); Schötchen (= "Fensterkapsel")

- Porenkapsel

Bei der Porenkapsel wird keine ausgedehnte Dehiszenzlinie gebildet sondern nur einige begrenzte Poren (z.B. bei *Papaver*).

☞ *Papaver* sp. (Mohn, Papaveraceae); Porenkapsel

- Deckelkapsel

Bei einer Deckelkapsel verläuft die Dehiszenzlinie auf dem Umfang und in sich selbst zurück (z.B. bei *Anagallis arvensis*, *Plantago*)

☞ *Anagallis arvensis*; Deckelkapsel

☞ *Plantago lanceolata*; Deckelkapsel

12.3.4 Schliessfrüchte

Die Schliessfrüchte entlassen die Samen nicht, sondern sie werden als ganzes ausgebreitet. Die Fruchtwand (das Perikarp) kann unterschiedlich differenziert sein und zeigt im "typischen" Falle eine histologische Gliederung in Endo-, Meso- und Exokarp (Innere, mittlere, äußere Fruchtwandschicht).

(b) Beeren

Bei der Beere ist das Perikarp vollständig fleischig-saftig.

Bei vielen Beeren ist die äussere Schicht allerdings lederig fest. Man bezeichnet solche Früchte dann als **Panzerbeeren**. Beispiele hierfür sind etwa Gurke, Kürbis, Apfelsine (und andere *Citrus*-Arten) und die Banane (! aus unterständigem Gynoeceum).

- ☞ *Capsicum annuum*; Beere
- ☞ *Lycopersicon lycopersicum*; Beere
- ☞ *Viscum album*; unterständige Beere
- ☞ *Musa paradisiaca*; unterständige Beere

Eine Sonderform stellt die sog. "**Apfel Frucht**" dar. Sie geht aus einem halbunterständigen Gynoeceum hervor, bei welchem die Karpelle untereinander frei, aber an ihrer Dorsalseite mit der Blütenachse verwachsen sind. Das Fruchtfleisch des Apfels geht aus diesem Achsengewebe hervor, das die pergamentartigen balgähnlichen, sich aber nicht öffnenden Karpelle vollständig einschliesst.

- ☞ *Malus sylvestris*; Frucht [Rauh, W. 1950: 227]

(d) Steinfrüchte

Die Steinfrüchte besitzen ein fleischiges (oder bei *Cocos nucifera* faseriges) Mesokarp und ein sklerifiziertes ("steiniges") Endokarp. Die Früchte besitzen üblicherweise einen einzelnen Samen (z.B. bei *Prunus*), beim Hollunder (*Sambucus nigra*, *Caprifoliaceae*) sind es dagegen mehrere Samen.

- ☞ *Prunus* sp.; Steinfrucht
- ☞ *Sambucus nigra*; Steinfrucht mit mehreren Samen
- ☞ *Cocos nucifera*; Steinfrucht, Mesokarp faserig

(f) Nuss

Bei den Nüssen schliesslich ist das Perikarp vollständig sklerenchymatisch. Die Frucht enthält in der Regel einen einzigen Samen.

Bei einigen Pflanzenfamilien haben die "Nüsse" eine besondere Bezeichnung erhalten. Die aus einem oberständigen Gynoeceum gebildeten Früchte der Poaceae werden als Caryopse, die aus unterständigen Gynoeceen gebildeten Früchte der Asteraceae und Valerianaceae als Achaene bezeichnet. Es sei im übrigen darauf hingewiesen, dass die "typische" Nuss der Haselnuss (*Corylus avellana*) ebenfalls unterständig ist.

- ☞ *Corylus avellana*; Nuss
- ☞ *Zea mays*; Früchte
- ☞ *Taraxacum officinale*; Früchte

12.3.6 Zerfallfrüchte (Spalt- und Bruchfrüchte)

Nussartigen Schliessfrüchte können auch in einzelne Ausbreitungseinheiten (= Diasporen) zerfallen, die dann jeweils meist einen einzigen Samen enthalten.

(b) Spaltfrüchte

Spaltfrüchte (z.B. von *Acer*, *Anthriscus* oder *Malva*) spalten sich an der Karpellnaht längs in einzelne Diasporen auf.

- ☞ *Acer campestre*; Frucht
- ☞ *Anthriscus sylvestris*; Frucht
- ☞ *Malva* sp.; Frucht

(d) Bruchfrüchte

Die Bruchfrüchte brechen dagegen quer in einzelne einsamige Diasporen.

☞ Hedysarum hedysaroides (Alpen-Süßklee, Fabaceae); Frucht

12.5 Sammelfrüchte

Sammelfrüchte entwickeln sich aus apokarpen Gynoeceum mit mehreren Karpellen. Die Perikarpdifferenzierung entspricht der der Einzelfrüchte.

Bei den **Sammelbalgfrüchten** sind die einzelnen Teilfrüchte als Balg ausgebildet.

☞ Caltha palustris; Sammelbalg

Die **Sammelnussfrucht** besteht aus einzelnen "Nüsschen". Diese sitzen bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*) einem fleischigen Blütenboden auf. Bei der Rose sind die einzelnen Früchte urnenförmig von Achsengewebe umhüllt.

☞ Fragaria vesca; Sammelnussfrucht

☞ Rosa sp.; Hagebutte aufgeschnitten

Sammelsteinfrüchte bestehen aus einzelnen Steinfrüchten.

☞ Rubus idaeus (Himbeere, Rosaceae); Sammelsteinfrucht

12.7 Fruchtstand

Die Früchte eines Blütenstandes bilden eine Einheit. Sie werden als ganzes ausgebreitet.

Bei der **Ananas** (*Ananas comosum*, Bromeliaceae) handelt es sich um einen "Beerenfruchtstand" mit unterständigen Gynoeceen. Achse und Brakteen (Deckblätter) sind in die Bildung des fleischigen Gewebes mit einbezogen.

☞ Ananas comosum; Beerenfruchtstand [Rauh 1950: 229]

Bei der **Feige** (*Ficus carica*, Moraceae) ist die Blütenstandsachse urnenförmig gestaltet, die einzelnen Früchte entwickeln sich zu Steinfrüchten.

☞ Ficus carica; Steinfruchtstand

Bei der **Maulbeere** (*Morus* sp., Moraceae) werden die in 2 zweizähligen Wirteln angeordneten Perigonblätter (Blütenhüllblätter) zur Fruchtzeit fleischig und umgeben die einzelnen Steinfrüchte. Die Früchte eines Blütenstandes bleiben zusammen.

☞ Morus sp. (Moraceae); Steinfruchtstand

Phloem		Anomospermum	55	Balsaholz	44
"nichtleitend"	52	Anthemis		Banane	12, 113
Piper		tinctoria	28	Bärlapp	101
carpunya	30	Anthere	109	Basitonie	14
(Verbascum)	67	Anthriscus	114	Bast	51
Abies	23	Apfel Frucht	114	Angiospermen	51
Abschlussgewebe	20, 26	Apfelsine	113	Gymnospermen	51
Acacia	60	Apiaceae	34	Bastfasern	52
Acanthorrhiza	75	Apikalinitialen	21	Batate	75
Acer	66, 114	Apikalmeristeme	20, 21	Bäumchenhaare	67
sp.	14	Wurzel	76	Bäume	14
Acer		Apium		monopodial	14
pseudoplatanus	44	graveolens var. rapaceum		sympodial	14
striatum	28	Apocynaceae	36	Beere	113
Achaene	114	Äquidistanzregel	59	Befruchtung	
Früchte	114	Araceae	34	doppelte	111
Achras		Arachis		Begonia	
zapota	36	hypogaea	20	hispidata var. cucullifera	12
Achsenbulbillen	19	hypogaea	24	Beiknospen	11
Ackerkratzdiestel	12	Araliaceae	34	kollateral	12
Ackerkratzdistel	75	Archaeopteridales	5	serial absteigend	11
Acorus		Archespor	109	serial-absteigend	19
calamus	41	Ardisia	34	Beiknospen	
Adelphien	105, 106	Arecaceae	77, 79	serial aufsteigend	11
Adlerfarn	21	Argemone	36	Beisprosse	11
Adventivsprosse	12	Aristolochia	31, 52	Berberis	
Adventivwurzeln	73	Aristolochia	42	vulgaris	15
Aerenchym	29, 79	sipho	32	Berberis	53
Aesculus	113	Armeria		vulgaris	60
hippocastanum	14	maritima	66	Berberitze	15
Aesculus		Armoracia		Bergflachs	11
hippocastanum	57, 102	lapathifolia	71	Bertholletia	
Agave		Aronstab	73	excelsa	111
americana	27	Arum	70	Bestäubung	110
sisalana	69	Arum		Beta	72
Agropyrum		maculatum	73	vulgaris var. conditiva	10
repens	16	ascidiat	107	Beta	
Agrostemma		Ascidiatae Blätter	58	vulgaris	55
githago	108, 112	Asclepiadaceae	36	Betula	54
Ahorn	14	Asclepias	36	Bewurzelungstypen	70
Ajuga		Asparagus		Allorhizie	71
reptans	15	officinalis	73	Primäre Homorrhizie	70
Akrotonie	14	Assamkautschuk	36	Sekundäre Homorrhizie	
Aktinomorphie	102	Assimilationsparenchym	29		71
Albuminzellen	38	Assimilationswurzeln	75	Bignoniaceae	55
Allium	36, 68, 77	Aster	59	Bindebast	69
sativum	12	Asteraceae	34, 104, 114	Birne	15
Allium		Asteroxylales	4	Blatt	
ursinum	68	Asteroxylon	3	ascidiat	58, 64, 107
Allium cepa	7	Astragalus		Blattform	57
Alpenveilchen	10	sempervirens	60	Blattgrund	56
Alternanzregel	59	Astrosklereiden	69	digitat	57
Amborellaceae	43	Atemwurzeln	74	fussförmig	57
amphistomatisch	66	Ätherische Öle	34	gefiedert	57
Amphitonie	14	Ausläuferknollen	16	gefingert	57
Anacardiaceae	34	Ausläufersprosse	15	Gliederung	56
Anagallis		oberirdisch	15	Oberblatt/Unterblatt	56
arvensis	108, 113	unterirdisch	16	pedat	57
Ananas	115	Ausscheidung		peltat	58, 64
Ananas		ecccrin	34	pinnat	57
comosum	115	granulocrin	34	Stipeln	56
Androeceum	105	holocrin	34	Blattanatomie	
Anemone		Aussenkelch	104	äquifacial	68
nemorosa	17, 102	axilläre Verzweigung	11	bifacial	68
Aneurophytales	5	Azolla	76	invers bifacial	68
Anisophyllie	58	Balg	112	Blattbulbillen	19
Anneau initiale	22			Blattdornen	60
Annulare Kollenchym	30			Blattfolge	56

Blattgrund	56	Bromeliaceae	103	Cichorium	36
Blattkontaktstanz	41	Bruchfrüchte	115	Cichorium	
Blattrandmeristem	21, 62	Brückenbündel	41	infybus var. foliosum	6
Blattranken	60	Brutblatt	12	Circaeaster	70
Blattscheiden	62	Brutzwiebeln	19	Circumnutation	10
Blattstellung	58	Bryonia		Cirsium	
dekussiert	59	dioica	72	arvense	12
Divergenzwinkel	59	Bryophyllum		Cirsium	
gegenständig	59	sp.	12	arvense	75
Limitdivergenzwinkel	59	Buche	66	Cistrose	27
wechselständig	59	Bulbillen	19	Cistus	
wirtelig	59	Achsen-	19	monspeliensis	27
Blüte		Blatt-	19	Citrus	34, 113
achlamydeisch	104	Wurzel-	19	Cladodien	18
aktinomorph	102	Bunium		Clematis	54
azyklisch	101	bulbocastanum	10	Colchicum	
Blütenbau	101	Buschwindröschen	17	autumnale	113
choripetal	104	Cactaceae	23, 24, 28	Coleus	
chorisepal	103	Callose		blumei	29
diplostemon	105	definitive	52	Collenchym	80
disymmetrisch	102	palustris	62, 64	Columniferen	106
dorsiventral	102	Calyptra	78	Commelinaceae	103
epigyn	109	Calystegia		Consolida	
Fruchtknoten	107	sepium	16	regalis	112
gamosepal	103	Calystegia		Convolvulaceae	36
Gynoeceum	107	sepium	104	Convolvulus	36
haplostemon	106	Calyx	103	Copernicia	
hemizyklisch	101	Camellia		cerifera	28
homoioclamydeisch	102	sinensis	86	Corallorhiza	70
Hülle	102	Campanulaceae	36	Corchorus	
hypogyn	109	Cannabinaceae	36	capsularis	32
monosymmetrisch	102	Cannabis	36	Cornales	104
obdiplostemon	105	Cannabis		Corolla	103, 104
Organstellung	101	sativa	30	Corpus lignosum	
Organzahl	101	Cannaceae	102	circumvallatum	55
perigyn	109	Carex	31	compositum	55
primär polyandrisch	105	Carica		interruptum	54
radiärsymmetrisch	102	papaya	35, 36	lobatum	54
sekundär polyandrisch		Caricaceae	36	Corylus	59
strahlig	102	Carnaubapalme	28	avellana	14
Symmetrie	102	Carpinus		sp.	12
sympetal	104	betulus	62	Corylus	
zygomorph	102	Caryophyllaceae	106	avellana	114
zyklisch	101	Caryophyllales	108	Crassulaceae	106
Blütenhülle	102	Caryopse	114	Crataegus	
Bocksbart	70	Casparyschen Streifen	80	monogyna	18
Boehmeria		Casparyscher Streifen	79	Crocus	73
nivea	32	Castanea		Cryptostegia	36
Boerhavia		sativa	14	Cucurbita	40
diffusa	55	Centrospermae	108	pepo	29
Bombacaceae	106	Cerakautschuk	36	Cuticula	27
Bongossi	43	Ceratophyllum	70	Cuticularmembran	27
Borke	54	Chaerophyllum		Cuticularschicht	27
Boronia	69	bulbosum	10	Cycadatae	5
Boswellia		Chamaedorea	63	Cycas	
sacra	34	Chamaerops		revoluta	23, 43
Brachysklereiden	32	humilis	69	Cyclamen	
Brassica		Chelidonium	36	persica	10
napus var. napobrassica		Chemische Röste	32	Cylyptrogen	77
oleracea convar.		Chicoree	6	Cyperaceae	79, 82
acephala var.		Chiloschista		Cyperus	
gongyloides	9	luniferus	75	esculentus	16
Breiapfel	36	Chloranthaceae	43	Dahlia	72
Brennnessel	67	Chlorenchym	29	Daucus	
Brennhaare	67	Chlorenchyms	80	carota	72, 82
Brombeere	16	Choripetalie	104	Deckelkapsel	113
		Chrysalidocarpus	63	Dédoublement	106
				Dekkanhanf-Pflanze	32

Dendrochronologie	42	Epidermis		Fiederblätter	57
Dentaria		Dilatationswachstum	28	Filamentröhren	106
bulbifera	19	Epidermiszellen	26	Filicatae	5
Dermatocalyptrogen	76	Epigäische Keimung	6	Flachs	31, 32
Dermatogen	22	Epikotyl	6	Flachsprosse	18
Diasporen	19	Epipeltation	64	Flankenmeristem	62
Dicentra		epistomatisch	66	Flankenmeristem	22
spectabilis	102	Epitonie	14	Flaschenkork	53, 54
Dichandra	36	Equisetatae	3, 4	Flügelnuss	11
Dichotome Verzweigung		Equisetum	21, 101	Foeniculum	
anisotom	11	Eranthis		vulgare var. azoricum	8
isotom	11	hiemalis	10	Foeniculum	
Dictamnus		Erdbeere	7, 15, 72, 104, 115	officinale	30
albus	112	Erdmandel	16	Folgeblättern	57
Die	38	Erdnuss	20, 24	Folgemeristeme	20
Dioscorea		Erdspresse	17	Folgeperiderm	54
batatas	19	Ericales	104	Foliolum	56
macroura	19	Erneuerungsknospen	15	Fragaria	
Dioscorea		Erstarkung	24	vesca	15
batatas	72	negative	24	Fragaria	
Diospyros	47	Esche	14, 104	vesca	7, 72, 104, 115
Dipsacus		Eschscholzia		Fraxinus	
fullonum	62	californica	103	excelsior	13, 14
Diptam	112	Eucalyptus	34, 103	Fraxinus	104
Divergenzwinkel	59	sp.	87	Frucht	109, 111
Dornen		Euonymus		Früchte	
Kurztriebhornen	18	europaeus	53	Balg	112
Dorsiventralität	102	Euphorbia	35, 36	Beere	113
Doxantha		Euphorbiaceae	23, 36, 60,	Bruchfrüchte	115
unguis-cati	55		106	Caryopse	114
Drimys		exarch	38	Einzelfrüchte	111
winteri	23	Exkretabscheidung		Hülse	112
Dryopteris	23	intracellulär	34	Kapseln	112
Durchlasszellen	80	Exkretausscheidung		Nüsse	114
Ebenales	104	intracellulär	34	Sammelfrüchte	115
Eckenkollenchym	29	Exkretion	34	Schliessfrüchte	113
Efeu	30, 74	Exkretäume		Spalt- und Bruchfrüchte	
Eiche	14	lysigen	34		114
Eichhornia	82	Extraxyläre	31	Spaltfrüchte	114
Einbeere	17	Fabaceae	34, 107	Spring- und Streufrüchte	
Ektodesmen	27	Fadensklereiden	69		112
Ekundäre Homorrhizie	71	Fagus		Steinfrüchte	114
Elaeagnaceae	67	sylvatica	13, 14	Zerfallfrüchte	114
Elaeagnus	67	Fagus		Fruchtstand	115
Elementarprozesse	4	sylvatica	66	Fruchtstiele	24
Elodea		fascikuläres Kambium	20	Fumaria	102
canadensis	23	Faserbanane	69	Futterrübe	6
Embryo	111	Faserbündel	41	Gametophyt	
Embryosack	111	Fasern	30, 38, 80	männlich	109
Emergenz	3	Blatt	69	weiblich	111
Emergenzen	26, 67	septiert	44	Gamopyllie	62
Enationstheorie	3	Fasersklereiden	32	Ganzrosettenpflanzen	7
Encephalarthos	43	Feige	115	mit begrenzter Entwicklung	
endarch	38	Fenchel	30		7
Endodermis	80	Fensterkapsel	113	mit ungebrenzter	
Primär	80	Festigungsgewebe		Entwicklung	7
Sekundär	80	primär	29	Gefingerte Blätter	57
Tertiär	80	Feuerbohne	6, 10	Geissklee	10
Endosperm		Fibonacci-Reihe	60	Geize	17
Primäre	111	Ficus	36, 74	Geleitzellen	38
Sekundäre	111	bengalensis	74	Gentiana	
Endospermkern	111	elastica	36	lutea	72
Ephedra	5	Ficus		Geophyten	15, 73
Epidermis	26	carica	35, 115	Geranium	
"typische" Zelle	26	Fiederbildung		pratense	102
Interzellularen	27	acropetal	63	Geum	
Lebensdauer	28	basipetal	63	urbanum	101
von Früchten	28	divergent	63	Gewebesysteme	20

Ginkgo		Holzkörper		Deckelkapsel	113
biloba	70	gelappt	54	Porenkapsel	113
Ginkgoatae	5	umkleidet	55	Spaltkapsel	112
Gloriosa		unterbrochen	54	Kapseln	112
rothschildiana	60	zusammengesetzt	55	Kapuzinerkresse	66
Gnetatae	5	Homalocladium	18	Karotte	72
Gnetum	5, 43	Hopfen	10	Karpophor	20, 24
Grenadille	17	Hopfen	62	Kartoffel	16
Grundgewebe	20, 26	Hornblatt	70	Kaspel	
Grundgewebesystemen	26	Hottuyunia		Fensterkapsel	113
Gummi	35	cordata	64	Kastanie	14
Günsel	15	Hoya		Kataphylle	57
Guttapercha	36	carnosa	10	Keimblätter	56
Guttation	34	Hülse	112	Keimpflanze	5
Gymnospermen	5	Humulus		Keimung	
Gynoeceum	107	lupulus	10	epigäisch	6
apokarp	107	Humulus		hypogäisch	6
coeno-parakarp	108	lupulus	62, 67	Kelch	103
coeno-synkarp	107	Hydrocharis	77, 82	Kalyptrakelch	103
coenokarp	107	Hypericaceae	34, 105, 106	persistierend	103
halbunterständig	109	Hypogäische Keimung	6	Kermesbeere	72
mittelständig	109	Hypokotylknolle	9	Kernholz	47
oberständig	109	hypostomatisch	66	Kernholzbäume	47
unterständig	109	Hypotonie	14	Kernreihholzbäume	47
Haare	66	Hypsophylle	57	Kingdonia	70
2-5armig	67	Ingwer	17	Kirsche	15
Bäumchenhaare	67	Initialperiderm	53	Kleine Sauerampfer	12
einfach	67	Initialzone	22	Klopstockia	
Schuppenhaare	67	interfasciculäre Kambium	20	cerifera	28
Sternhaare	67	Interkalare Meristeme	23	Knoblauch	12
hadrozentrisch	40	interkalaren Meristeme	20	Knollenfenchel	8
Haematoxylon		Internodiale Streckung	25	Knollenkerbel	10
campechianum	47	Internodienlänge	6	Knollensellerie	9
Hafranken	17	Interpetiolarstipeln	62	Knollenziest	16
Haftwurzeln	74	Interpositionswachstum	25	Knospenschuppen	57
Hainbuche	62	Intrusives Wachstum	30, 44	Kohlrabi	9, 24
Hakea	68	Ipomoea	36	Kohlrübe	9
Halbrosettenpflanzen	6	Ipomoea		kollaterale Beiknospen	12
Hanf	30	batatas	72, 75	Kollenchym	29
Hapaxanth	6	Iris	59	Blatt	68
Harzkanäle	34, 51	sp.	17	Verteilung	30
Hasel	14	Iris	113	Konkauleszenz	11
Haselnuss	114	pseudacorus	103	Korallenwurz	70
Hautgewebe	20	Juglans		Kork	52
Heckenkirsche	11	regia	11, 12	Korkkambium	20
Hedera		Juncaceae	82	Korkleisten	53
helix	30	Juncus	29	Korkwarzen	53
Hedera		Juniperus		Kormus	1
helix	74	communis	59	Korpus	22
Heidelbeere	16	Jussieua		Kotyledonen	56
Helianthus	42	repens	74	Krone	103, 104
Helleborus		Jute	32	Kryptophyten	15
foetidus	57	Kalanchoe		Küchenzwiebel	7
Hemikryptophyten	15	sp.	12	Kurztriebdornen	18
Heparica		Kalkdrüsen	66	Lactuca	36
nobilis	58	Kalyptrakelch	103	Lactuca	
Herbstzeitlose	113	Kambium	42	sativa var. sativa	6
Heterophyllie	58	dipleurisch	42	serriola	36
Hevea		Entstehung in der Achse		Lamina	56, 104
brasiliensis	36	fasciculär	42	Langtrieb/Kurztrieb-Organisation	
Hibiscus		interfasciculär	42	Lärche	15
cannabinus	32	interfasciculär	20	Larix	
Hippuris		Wurzel	82	decidua	15
vulgaris	29, 59	Kambium		Laterale Meristeme	21
Histogenetischen Zone	22	monopleurisch	52	Lateralmeristem	42
Hochblätter	57	Kantenkollenchym	29	Laterotonie	14
Hollunder	15, 114	Kapsel		Lathyrus	
Holz	51				

aphaca	60	glaziovii	36	Nektar	34
pratensis	60	utilissima	72	Nelumbo	35
Laubblätter	57	Manilahanf	69	Neottia	66
Leberblümchen	58	Maniok	72	Nerium	
Leimkraut	103	Markmeristem	22	oleander	36, 53
Lein	32	Maulbeere	115	Nervatur des Blattes	
Leitbündel		Mauritia	75	geschlossen	70
bikollateral	40	Mäusedorn	18	offen	70
kollateral	40	Medianstipel	64	Nessel	32
konzentrisch mit		Medicago		netznervig	70
Innenphloem	40	sativa	30	Neuseeländer Flachs	69
konzentrisch mit Innenxylem		Meerrettich	71	Nicotiana	42
radial	40	Megasporangium	111	Niederblätter	15, 16, 57
Leitbündelsystem		Melandrium		Niederwaldwirtschaft	13
dizyklisch	41	rubrum	104	Nucellus	111
Leitgewebe	20, 26	Melastomataceae	69	Nuphar	69
Lemna	77	Meristeme	20	advena	24
Lemna	82	interkalar	25	Nuss	114
Lenticellen	53	Primäre	20	Nyctaginaceae	55
Leopoldinia		sekundäre	20	Nymphaea	80
piassaba	69	Méristème d'attente	22	sp.	29
Leptom	38	Méristème médullaire	22	Oberblatt	56
leptozentrisch	40	Meristemfraktionierung	62	Ochreae	64
Libriformfasern	43	Meristemfusion	62, 64	Ochroma	
Ligula	64, 104	Meristeminkorporation	62, 64	bicolor	43
Liliaceae	25, 36	Meristemoid	21	Ölbeutel	34
Lilium		mesarch	38	Olea	
martagon	7	Mesotonie	14	europaea	69
Lilium		Metaphloem	37	Oleaceae	105
bulbiferum	19	Metatopie	11	Oligomerisierung	101
candidum	7	konkauleszent	11	Ölweide	67
martagon	73	rekauleszent	11	Opuntia	18
Limitdivergenzwinkel	59	Metaxylem	37	sp.	22
Linde	14	Microphyll	56	Orchidaceae	70, 80
Linum	42	Mikrophylle	3	Orthostichen	59
Linum		Mikrosporangium	109	orthotrop	14
inum usitatissimum	31	Milchröhren	34, 35	Orthotrope Sprossknollen	9
Lobeliaceae	36	gegliedert	35	Osteosklereiden	69
Lonicera	54	ungegliedert	36	Oxalis	72
periclymenum	10	Milchsaff	35	Palaquium	36
xylostemum	11	Monocotyledonenleitbündel		Palisadenparenchym	68
Lophira			41	Palmetta	52
procera	43	monopodialen Rhizome	17	Pandanus	74, 78
Lotte	17	Monotropa	66	Panzerbeeren	113
Löwenzahn	7	Monstera	63	Papaver	35, 36, 113
Lückenkollenchym	30	Moraceae	36	Papaveraceae	36
Luftknöllchen	19	Morus	115	Papillen	66
Lupinus	71	Mouriria	69	Pappus	104
Luzerne	30	Muehlenbeckia	18	Paracorolla	104
Lycopodiatae	3, 4	Musa	36	Parakautschuk	36
Lycopodium	21	x paradisiaca	12	parallelnervig	70
Lycopodium		Musa		Paranuss	111
clavatum	101	textilis	69	Parastichen	60
Lyginopteridatae	5	Musaceae	36, 77	Parenchym	29
Lysimachia	34	Muschelzone	23	Paris	
Maclura	36	Myoporaceae	34	quadrifolia	17, 103
Macrophyll	56	Myosurus		Parthenium	
Macrosklereiden	69	minimus	101	argenteum	35
Magnolia	101	Myrosinzen	37	Parthenocissus	17
Magnoliaceae	105	Myrsine	34	Passiflora	
Malva	114	Myrtaceae	34, 105, 106	edulis	17
Malvaceae	106	Nachbarzellen	64	glandulosa	55
Mangifera		Nagel	104	Passifloraceae	55
indica	35	Narcissus	105	Pelargonium	31
Mango	35	Nebenblattdornen	60	Peltate Blätter	58
Mangrovepflanzen	74	Nebenblätter	56	Peltation	107
Manihot		Nebenkrone	104, 105	Pendelnden Scheitel	23
		Nebenzellen	64		

Peperomia		Platte	104	PTM	24
glabella	23	Plattenkollenchym	29	Punica	53
Perianth	102	Platykladien	18	Pyrus	
doppelt	103	Plazentation	108	communis	15
einfach	102	laminal	108	Pyrus	53
Periblemodermatogen	77	parietal	108	communis	53, 68, 80,
Periblemogen	76	zentral	108		101
Periderm	52	zentralwinkelständig	108	Quecke	16
Initial-	53	Pleromogen	76, 77	Quercus	71
Periderme		plicat	107	sp.	14
Folge-	54	Plumbago	66	Querzone	64, 107
Perigon	102	Poa	73	Quiescent centre	22, 77
choritepal	103	Poa		Radleschen	6, 10
heterotepal	103	alpina var. vivipara	19	Ramiepflanze	32
syntepal	103	Poaceae	79, 82	Rankensprosse	17
Perigonsaum	103	Podostemonaceae	30	Rankenwurzeln	74
Peripheren Zone	77	Pollensack	109	Ranunculaceae	105
Perisperm	111	Pollenschlauch	110	Ranunculus	
Perivascularfasern	31	Polyandrie		ficaria	19
Perizykel	81	primär	105	fluitans	27
Petalen	103, 104	sekundär	106	peltatus	58
Petalenkalyptra	103	Polygonatum		Ravenala	59
Petiolus	56	multiflorum	17	Receptaculum	108
Pfahlwurzeln	71	Polygonum	111	Reifholz bäume	47
Pfeffer	111	bulbiferum	19	Rekauleszenz	11
Phaseolus		Polygonum		Restmeristem	42
coccinea	10	viviparum	19	Restmeristeme	20, 23
Phaseolus		Populus		Rettich	6, 72
multiflorus	6	sp.	12	Rhachis	56
Phellem	52	Porenkapsel	113	Rhachisdornen	60
Phellem	52	Primärblätter	57	Rhaphanus	
Phelloderm	52	Primäre	31	sativus var. radicola	9, 10
Phelloderm	53	Primäre Achse	20	Rhaphanus	
Phellogen	52	Primäre Homorrhizie	70	sativus var. niger	6
Phellogen	52	Primäre Morphogenetische Zone		sativus var. nigra	72
Philodendron	74, 78		62	Rhaphia	
Phleum	77	Primären Morphogenese	22	ruffia	69
Phloem	38	Primäres Dickenwachstum	24	Rhaphia	
sekundäres	51	kambial	24	forinifera	69
Phloemfasern	31	parenchymatisch-cortical		Rhaphidophora	69
Phoenix	23		24	Rhapis	
Phormium		parenchymatisch-medullär		excelsa	41
tenax	69		24	Rhizinus	42
Phyllanthus		Primäres Dickenwachstum		Rhizodermis	26, 78
angustifolius	18	parenchymatisch	24	Rhizome	17
Phyllocladien	18	Primärskulptur	26	monopodial	17
Phyllokonjunkte Verzweigung		Primary thickening meristem		sympodial	17
	11		24	Rhozophora	74
Phytolacca		Primofilices	5	Rhynia	3, 4
americana	72	Primulaceae	108	Rhyniales	4
Piassava	69	Primulales	104	Rhytidom	54
Picea	71	Progymnospermen	5	Ribes	53
Pimpernuss	112	Prokambium	20, 22	Ricinus	42, 68
Pinaceae	43, 51	Protophloem	37	Ricinus	106
Pinatae	5	Protopytales	5	communis	6, 56
Pinus	54, 71	Protopteridales	5	Rinde	
Pinus	66	Protoxylem	37	sekundäre	51
nigra	27	Prunus	114	Rindenmeristem	22
strobilus	59	avium	15	Ringelborke	54
Piper		Prunus	42, 53	Rippenmeristem	22
nigrum	111	spinosa	18	Rittersporn	112
Piperaceae	34	Psilophytatae	3, 5	Robinia	
Pistia	77	Psilotatae	3, 5	pseudacacia	12
Pisum		Psilotum	21	Robinia	60
sativum	60	Pteridium		pseudacacia	51, 75
plagiotrop	14	aquilinum	21	Robinie	12
Plantago	7, 23, 59, 70, 113	Pterocarya		Roggen	78
Platanus	54	fraxinifolia	11	Rosa	59, 67

sp.	12, 15	tau-saghyz	36	Spalt- und Bruchfrüchte	114
Rosettenpflanzen	6	Scorzonera		Spaltfrüchte	114
Rosskastanie	14	hispanica	71	Spaltöffnungsapparat	64
Rotbuche	14	Secale		Spaltöffnungsmutterzellen	21
Rote Beete	10	cereale	78	Spargel	73
Rotte	32	Securidace	55	Speicherkotyledonen	111
Roystonea	52	Sedum	66	Speicherparenchym	29
Rüben	72	Seitensprossbildung	23	Splintholz	47
Rübengeophyten	72	Förderung	14	Splintholzbäume	47
Rübenpflanzen	72	Seitenwurzeln	82	Sprossbürtige Wurzeln	72
Rubus		seitliche Verzweigung	11	Sprossknollen	
fruticosus	16	Sekretidioblasten	37	orthotrop	9
sp.	12	Sekretion	34	plagiotrop	16
Ruhezone	77	Sekretionseinrichtungen		Sprossranken	17
Rumex		externe	26	Sprossrübe	9
acetosella	12	Sekret Räume		Sprossscheitelmeristem	22, 62
Rumex		lysigen	34	Stachys	
acetosella	75	schizogen	34	tuberifera	16
Ruscus		schizolysigen	34, 35	Stamina	105
aculeatus	18	Sekretzellen	37	Staphylaea	112
Ruta		sekundäre Meristeme	20	Staubblätter	105
graveolens	35	Sekundäres Dickenwachstum		Bau	105
Rutaceae	34	anomal	54	Fusionen	105
Saccharum	22	Sekundärskulptur	28	Stauden	15
Salat	6	Sekundärwand	30	Stechginster	18
Salvinia		Sekundärwandverdickung		Steinrüchte	114
natans	58	annular	37	Steinzellen	31, 32
Sambucus		hellicoid	37	Stelzwurzeln	74
nigra	114	reticulat	37	Sterculiaceae	106
Sambucus		Selaginella	21	Sternhaare	67
nigra	15	Selaginella	58	Stipeln	56
Sambucus		Semele		Stipulardornen	60
nigra	29	androgyna	18	Stockausschlag	12
Same	111	Sempervivum	59	Stolone	16
Nährgewebe	111	Sepalen	103	Stolonen	15
Samenanlage	111	septierte Fasern	44	Stomata	26
Samenschale	111	serial absteigende Beiknospen	11	Dichte	66
Sammelbalgfrucht	115	Serial aufsteigende Beiknospen	11	Funktionstypen	65
Sammelfrüchte	115	Serjana	55	haplocheil	66
Sammelnussfrucht	115	Shell zone	23	mesogen	66
Sammelsteinfrucht	115	Siebelemente	38	mesoperigen	66
Sapotaceae	36	Siebfelder	38	morphologischen Typen	65
Sassafras		Siebplatten	38	ontogenetische Typen	66
officinale	28	einfach	38	perigen	66
Saxifraga		zusammengesetzt	38	syndetocheil	66
granulata	19	Siebporen	38	Stomaverteilung	
Saxifragaceae	106	Siebbröhren	38	amphistomatisch	66
Schachtelhalm	101	Lebensdauer	52	epistomatisch	66
Scharbockskraut	19	Siebröhrenelement	38	hypostomatisch	66
Scharzer Hollunder	29	Siebteil	38	Strasburgerzellen	38, 51
Scheitelform	23	Silene		Sträucher	14
Formwechsel	23	vulgaris	103	Streckung	
Scheitelgrösse	23	Sisalagave	69	internodial	25
Scheitelmeristem	11	Sisalhanf	69	Streifenborke	54
Scheitelmeristeme	21	Sium		Suberin	53
Scheitelzelle	21, 76	sisarum	72	Sumpfpypresse	74
Scheuchzeria		Sklereiden	32, 80	Swietania	
palustris	102	Blatt	69	mahagoni	47
Schimper-Braun'sche Hauptreihe	60	Brachysklereiden	32	Sympetalae	
Schlehe	18	Sklerenchym	30	pentacyclicae	104
Schliessfrüchte	113	Wurzel	80	tetracyclicae	104
Schuppenborke	54	Smilax	70	Sympetalie	104
Schuppenhaare	67	Solanum		Symplastisches Wachstum	25
Schwammparenchym	68	dulcamara	53	sympodiale Rhizome	17
Schwammparenchyms	68	tuberosum	16	dichasial	17
Schwarzwurzel	71	Sonneratia	74	sypodiale Rhizome	
Scorzonera	36			monochasial	17

Syringa	42	circular	43	Winterkallose	52
Tacca	70	scalariform	43	Winterling	10
Taeniophyllum		Türkenbundlilie	73	Wirtel	
glandulosum	75	Ulex		anisomer	101
Tamarix	71	europaea	18	isomer	101
Tamarix	43	Ulme	14	pentamer	101
Tanne	23	Ulmus		trimer	101
Taraxacum	36	sp.	14	Wuchsform	6
kok-saghyz	36	Unguis	104	Wurzel	70
Taraxacum		unifacial	68	Hauptwurzel	71
officinale	7, 71	Unterblatt	56	Leitgewebe	81
Taxodiaceae	43	Urtica	36	Primäres Wachstum	77
Taxodium	74	Urtica		Sekundäres Gewebe	82
Tectona		dioica	32, 67	Wurzelbulbillen	19
grandis	47	Urticaceae	36	Wurzeldornen	75
Tee	86	Utricularia	70	Wurzelhaare	78, 79
Tegmente	57	Vaccinium		Wurzelkniee	74
Teichrose	24	myrtilus	16	Wurzeln	
Telomtheorie	4	Valerianaceae	104, 114	sprossbürtige	75
Tepalen	102	Vanilla		sprossbürtige	72
Tertiärskulptur	28	planifolia	74	Wurzelscheitel	
Testa	111	Vegetationskegel	22	geschlossen	76
Tetracentraceae	43	Vegetationspunkt	22	offen	77
Tetracentron	43	vegetative Ausbreitung	19	Wurzelsprosse	12
Tevorium	43	vegetativen Vermehrung	12	Wurzelsysteme	71
Thelocactus		Vermehrung		Xylem	37
bicolor	28	vegetativ	12	Xylemdifferenzierung	
Thesium		Veronica	42	endarch	38
alpinum	11	Verzweigung		exarch	38
bavarum	11	axillär	11	mesarch	38
Thuja	68	dichotom	11	Xylemfasern	31
Thyllen	47	seitlich	11	Xylemparenchym	38
im Bast	52	Verzweigung		Yamswurzel	72
Tiefenperiderm	53	dichotom	11	Yucca	24
Tilia		Vicia		Zamioculcas	
sp.	14	faba	56, 57	zamiifolia	63
Tilia	52	Vinca	36	Zaunrübe	72
cordata	51	Viola		Zaunwinde	16, 104
Tillandsia	74	tricolor	102	Zea	77
Torreya	22	Viscaria		mays	24
Torus	43	vulgaris	28	Zea	
Tracheen	37	Vitis	54	mays	66, 69
Tracheenglieder	37, 44	Vitis	42	Zentralplazenta	108
Ontogenie	44	vinifera	17, 51-53	Zingiber	
Tracheentüpfelung		Vorblätter	57	officinale	17
alternierend	37	addossiert	57	Zingiberaceae	34
opponiert	37	transversal	57	Zone der Primären	
reticulat	37	Wachse		Morphogenese	22
scalariform	37	epicuticulär	28	Zosterophylales	4
Tracheiden	37	Wachstumsverschiebung	11	Zuckerrübe	6
Länge	25	Walnuss	11, 12	Zugwurzeln	73
Tüpfelung	43	Wandersprosse	16	Zusatzsprosse	12
Tracheophyten	37	Washingtonia	23	Zwiebel	7
Tragopogon	70	Wasserpest	23	Schalenzwiebel	7
Trapa	81	Wasserröste	32	Schuppenzwiebeln	7
Trichome	21, 26	Wasserschlauch	70	Zwiebel-Zahnwurz	19
Trimerophytales	4	Wegerich	7, 70	Zwiebelgeophyten	7
Trochodendraceae	43	Weihrauch	34	Zygomorphie	102
Trochodendron	69	Wein	17	schräg	102
Trochodendron	43	Weinraute	35	transversal	102
Tropaeolum		Weissdorn	18	Zyklisierung	101
majus	58, 64, 66	Welwitschia	5, 43		
Tulipa	113	Wilden Wein	17		
Tulpe	102	Windepflanzen			
Tunika	22	linkswindend	10		
Tunika-Korpus-Theorie	22	rechtswindend	10		
Tüpfelung		Windesprosse	10		
alternierend	43	Winteraceae	43		