

# Funktionelle Morphologie und Anatomie der Gefäßpflanzen

*Peter Nick und Joachim W. Kadereit*

## Inhaltsverzeichnis

- 3.1 Morphologie und Anatomie – 140**
  - 3.1.1 Homologie und Analogie – 141
  - 3.1.2 Kormus und Thallus – 146
- 3.2 Sprossachse – 147**
  - 3.2.1 Längsgliederung – 148
  - 3.2.2 Blattstellungen – 150
  - 3.2.3 Rhizome – 154
  - 3.2.4 Lebensformen – 155
  - 3.2.5 Verzweigung der Sprossachse – 157
  - 3.2.6 Besondere Funktionen und Anpassungsformen – 162
  - 3.2.7 Anatomie der Sprossachse im primären Zustand – 164
  - 3.2.8 Sprossachsen im sekundären Zustand – 171
- 3.3 Blattorgane und deren Metamorphosen – 183**
  - 3.3.1 Laubblatt – 183
  - 3.3.2 Blattfolge – 190
  - 3.3.3 Gestaltabwandlungen bei Blättern – 192
- 3.4 Wurzeln – 200**
  - 3.4.1 Wurzelsysteme – 204
  - 3.4.2 Anatomie der Wurzel – 209
- 3.5 Reproduktionsorgane der Samenpflanzen – 212**
  - 3.5.1 Blüten – 212
  - 3.5.2 Blütenstände – 227
  - 3.5.3 Bestäubung – 228

Nick, P und Kadereit, J.W. 2021 Funktionelle Morphologie und Anatomie der Gefäßpflanzen. In: Kadereit JW, Körner C, Nick P, Sonnewald U. Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. Springer Berlin Heidelberg, p. 137–244.

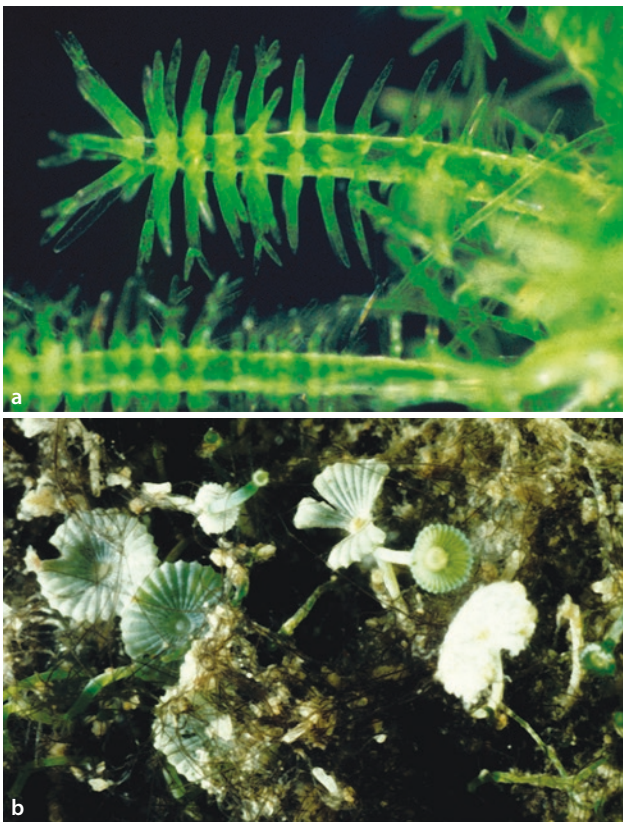
► [https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8_3)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2021  
J. W. Kadereit et al., *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*,  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8_3)

- 3.5.4 Befruchtung – 234
- 3.5.5 Samen – 235
- 3.5.6 Früchte – 236
- 3.5.7 Samen- und Fruchtausbreitung – 239
- 3.5.8 Samenkeimung – 241

**Quellenverzeichnis – 242**

In den vorangehenden Kapiteln wurden Zellen als elementare Lebenseinheiten und Bauelemente von Geweben behandelt. Auch im Vielzeller ist jede einzelne Zelle tatsächlich eine elementare Lebenseinheit, aber sie repräsentiert hier nicht den Organismus, dessen makroskopische Gestaltung vom zellulären Bau genauso unabhängig ist wie die Architektur eines Bauwerks aus Ziegeln und anderen Bauelementen. Man kann (und konnte ja tatsächlich lange Zeit) sinnvoll Morphologie betreiben, ohne von Zellen etwas zu wissen. Komplexe Gestaltbildungen sind auch ohne Zellgliederung möglich (■ Abb. 3.1, ■ Abb. 19.48d und 19.76, ► Abschn. 1.2.4.6). Freilich zeigen die Seltenheit echter Großzeller und die enorme Vielfalt der Vielzeller, dass **Vielzelligkeit** eine günstigere Grundlage für die Evolution großer Organismen bot als die Vergrößerung und Komplizierung einer einzigen Zelle. Dies hat unter anderem mit einem günstigeren Verhältnis Oberfläche zu Volumen zu tun (► Exkurs 2.1). Damit ein vielzelliger



■ **Abb. 3.1** Komplexe Strukturbildung bei Einzellern: Auswüchse an Riesenzellen von Dasycladaceen (vgl. ■ Abb. 19.75). **a** Haarwirtel am Stiel von *Chlorocladus australasicus*. **b** Hutbildende, einzellige Formen von Dasycladaceen in ihrer natürlichen Umgebung (*Acetabularia crenulata*)

Organismus entstehen kann, müssen nicht nur gleichartige Zellen vervielfacht werden, sondern sich auch auf geordnete Weise differenzieren. Die funktionelle Spezialisierung erbgleicher Körperzellen (**Somazellen**; griech. *sóma*, Körper) beruht auf **differenzieller Genaktivierung** (► Abschn. 1.2.4 und 5.2).

Es ist eine zentrale Frage der Entwicklungsbiologie, wie den einzelnen Zellen abhängig von ihrer Lokalisierung unterschiedliche Schicksale zugewiesen werden. Es wäre denkbar, dass dies abhängig von der Abstammungslinie geschieht, etwa dadurch, dass bei der Zellteilung den Tochterzellen verschiedene Entwicklungsfaktoren zugewiesen werden. Während dieser Weg bei der Entwicklung von Insekten oder dem Fadenwurm *Caenorhabditis* nachgewiesen wurde, scheint dies bei Pflanzen aufgrund ihrer offenen Entwicklung eher unwahrscheinlich zu sein. Allerdings wurde in 1990er-Jahren ein solches Abstammungsmodell der Zelldifferenzierung (engl. *cell-lineage model*) für die Wurzelentwicklung der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* vorgeschlagen, da hier die Zelldifferenzierung sehr stereotyp verläuft. Mithilfe von Laserablationsexperimenten konnte dies jedoch widerlegt werden: Über einen Zweiphotonenlaser wurden einzelne Zellen des Wurzelmeristems ohne Beschädigung der Nachbarzellen zerstört. Die Nachbarzellen wanderten dann in die entstandene Lücke ein, sodass man untersuchen konnte, ob sie sich gemäß ihrer Zellabstammung oder gemäß ihrer neuen Position ausdifferenzieren würden. Die Zellen übernahmen vollständig das Verhalten der Zelle, die sie ersetzt hatten. Diese ortsgemäße Entwicklung zeigt, dass selbst in diesem Fall die Differenzierung der einzelnen Zellen von Signalen ihrer Umgebung gesteuert wird, so wie es schon bei der Entstehung pflanzlicher Vielzelligkeit angelegt war (► Exkurs 2.1).

Der vielzellige pflanzliche Organismus kommt also nur durch das richtige Zusammenspiel all seiner Zellen und der interzellulären Signale zustande (► Kap. 11). Als biologische Einheit tritt damit nicht mehr die einzelne Zelle auf, sondern der Funktionsverbund des vielzelligen Vegetationskörpers. Dieser ganzheitliche Systemcharakter unterscheidet den echten Vielzeller bzw. das Blastem grundsätzlich von einem bloßen Zellverband (**Coenobium**).

Die Somazellen erscheinen in der lebenden Ganzheit des Blastems als Bausteine, Glieder, Werkzeuge mit jeweils begrenzter Funktion. Erst nach ihrer Isolierung aus dem Blastem können sie sich als Elementarorganismen manifestieren. Störungen zellulärer Kommunikation im vielzelligen System führen zu abnormen Wachstums- und Differenzierungsleistungen, z. B. zu Tumorbildung.

### 3.1 Morphologie und Anatomie

Die **Makromorphologie** der festgewachsenen und daher besonders leicht beobachtbaren Gefäßpflanzen war lange Zeit die alleinige Grundlage für Systematik und Taxonomie. Nun erscheint allerdings das Alltägliche leicht selbstverständlich, sodass es intellektuellen Einsatz erfordert, die damit verbundenen Probleme zu erkennen. (A. Schopenhauer: „Daher ist die Aufgabe nicht, sowohl zu sehen, was noch keiner gesehen hat, als bei dem, was jeder sieht, zu denken, was noch keiner gedacht hat.“ J.W. von Goethe, Mitbegründer der vergleichenden Morphologie [Entdecker des Zwischenkieferknochens beim Menschen, 1784: *Die Metamorphose der Pflanzen*, 1790]: „Was ist das Schwerste von allem? Was Dir am leichtesten dünkt: / Mit den Augen zu sehen, was vor den Augen Dir liegt.“)

Zurzeit schreitet die Erforschung der ursächlichen Zusammenhänge bei der artgemäßen Entwicklung von Vielzellern (s. Teil III: Entwicklung) explosiv voran, angetrieben unter anderem durch Fortschritte in der Molekularbiologie. Früher hatte man nur beschränkte Einsicht in die **kausale Morphologie** gewinnen können, da die entscheidenden Signalstoffe und Rezeptoren meist nur vorübergehend und in äußerst geringen Konzentrationen gebildet werden und daher nicht experimentell bearbeitet werden konnten. Leichter zugänglich waren Veränderungen der Struktur-/Funktionsbeziehungen und der Gestalt, wenn sie abhängig von Umwelt- und besonderen Lebensbedingungen erfolgten: Durch teleonomische (finale) Betrachtung können Organismengestalten von ihrer biologischen Bedeutung, ihrer Zweckmäßigkeit her verstanden werden.

Dieses Prinzip ist in der Botanik vor etwas mehr als 100 Jahren durch zwei epochale und zunächst entsprechend umstrittene Werke auf breiter Front eröffnet worden: *Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen* von S. Schwendener (1874) und die umfassende *Physiologische Pflanzenanatomie* von G. Haberlandt (1884). Seither werden z. B. die Gewebe der Pflanzen nicht mehr nur gemäß ihrer Gestalt, sondern auch funktionell definiert (Benennung der Gewebe, ► Kap. 2). Schon früher hatte die Frage nach der funktionellen Bedeutung bestimmter Gestaltungen von Organismen erfolgreich als Leitlinie für Beobachtungen gedient, besonders eindrucksvoll etwa bei

C.K. Sprengel (*Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*, 1793). Aber erst durch Darwins Selektionstheorie gelang es, diese funktionelle Anpassung auf die in den Naturwissenschaften übliche kausale Betrachtung zurückzuführen. Freilich wurde das Prinzip der ökonomischen Zweckmäßigkeit bei der Deutung des Körperbaus von Organismen oft überstrapaziert. Besonders häufig erwachsen Missverständnisse aus dem Irrtum, die natürliche Selektion lasse nur Zweckmäßiges überleben, alles in der Welt des Lebens sei daher in höchstem Grade sinnvoll und zweckmäßig eingerichtet. In Wirklichkeit lässt die Selektion auch scheinbar Unzweckmäßiges überleben, weil biologische Strukturen in der Regel in mehrere funktionelle Kontexte eingebunden sind und die daraus resultierenden Zustände daher häufig Kompromisse darstellen. Diese Kompromisse balancieren unterschiedliche Anforderungen auf komplexe (und für die Wissenschaft nicht immer einfach zu durchschauende) Weise aus und sind somit sehr wohl zweckmäßig. Die Selektion wählt aus, stellt also ein restriktives Prinzip dar. Damit sie wirken kann, muss zunächst eine Variation zur Verfügung stehen. Diese entsteht durch zufällige Veränderungen des Erbguts (Mutation, Rekombination, horizontaler Gentransfer) aber auch durch Symbiogenese. Der enorme Artenreichtum und die vielen physiologischen, ökologischen und eben auch morphologischen Problemlösungen in der Organismenwelt konnten nur entstehen, weil durch diese Mechanismen eine große Variationsbreite entsteht.

Die Morphologie arbeitet typologisch, d. h., sie nutzt Vergleiche. Im Grunde legt man die verschiedenen Formen nebeneinander und versucht, den individuellen Unterschieden übergeordnete Gemeinsamkeiten zu finden, um so Gestaltungstypen aufzudecken. Auch bei größeren systematischen Gruppen lassen sich so – bei aller Variation und Proportionsverschiebungen innerhalb der Gattungen, Familien, aber selbst innerhalb der Arten – gleichbleibende, grundsätzliche Organisationsmerkmale definieren, die jeweils den **Typus** der betreffenden systematischen Einheit ausmachen. „Vergleichen“ ist eine hohe wissenschaftliche Kunst und erfordert nicht nur eine sehr gute Kenntnis dessen, was verglichen wird, sondern auch die Fähigkeit, die allgemeinen Gesichtspunkte des Typus von den individuellen Besonderheiten des jeweiligen Exemplars zu abstrahieren (► Exkurs 3.1).

#### Exkurs 3.1 Vergleichen – eine Schlüsseltechnik der Biologie

Lebensformen sind sehr vielfältig und diese Vielfalt stellt bei der Beschreibung von Lebewesen eine große Herausforderung dar. Selbst Individuen einer Art können sehr unterschiedlich aussehen. Bei Pflanzen kommt noch hinzu, dass die Gestalt stark von der Umwelt abhängt. Ein im Dunkeln herangewachsener Keimling unterscheidet sich von einem belichteten so sehr, dass es schwierig ist, beide als Angehörige derselben Art zu erkennen – die manchmal schon weltanschauliche Ausmaße annehmenden Debatten in der Taxonomie legen dafür beredtes Zeugnis ab. Trotz dieser Grenzfälle gelingt es in der Regel jedoch erstaunlich gut, selbst sehr unterschiedlich aussehende Individuen ei-

ner baumartigen Lebensform auf einer Streuobstwiese als Angehörige der Art *Malus domestica* zu erkennen. Das hier (in der Regel unbewusst) angewandte Verfahren ist der Vergleich. Wie geht man bei einem Vergleich vor?

Man stellt sich einen Baum, der potenziell der Art *Malus domestica* angehört, gedanklich neben anderen Apfelbäumen vor, die man bereits kennt und als Apfelbäume eingeordnet hat. Im nächsten Schritt beobachtet man, was von dem Baum mit diesem abstrahierten Bild eines Apfelbaums übereinstimmt und was nicht. So wird man etwa aufgrund der fünfzähligen Blüte eine Ähnlichkeit mit Rosen und deren Verwandten bemerken oder beim Öffnen

der sich entwickelnden Früchte feststellen, dass es keine Steinfrüchte sind und sie daher nichts mit Kirsche oder Pflaume zu tun haben, und man wird den Baum aufgrund der rundlichen Gesamtform der Krone von einem Birnbaum abgrenzen. Hingegen ist der von einem Blitz getroffene Ast, der verdorrt nach unten hängt, für die Zuordnung des Baums als Apfelbaum unerheblich. Das Merkmal wird also ausgeklammert und als Teil der Individualität dieses Baums und nicht als typologisches Merkmal gewertet. Von bestimmten Merkmalen sieht man also ab, man abstrahiert (lat. *ab-strahere*, abziehen; die allgemeinen Merkmale werden vom konkreten Fall wie eine Haut abgezogen, d. h. es geht darum, die Außenhülle eines Phänomens abzuziehen und auf ein anderes Phänomen zu übertragen). Um diese Abstraktion vornehmen zu können, muss man jedoch Wesentliches erkennen. Es ist also Vorwissen nötig, das hilfreich ist, um die Vielzahl der wahrgenommenen Merkmale des Baums zu ordnen. Dieses Wissen erlaubt es, nicht nur die Lebensform als Vertreter einer bestimmten taxonomischen Gruppe zu erkennen, sondern ermöglicht gleichzeitig einen Zugang zu Wissen,

das nicht unmittelbar an der zu vergleichenden Lebensform gewonnen wurde. Handelt es sich um einen Vertreter von *Malus domestica*, dann ist klar, dass man beim Aufschneiden der Frucht im Inneren einen fünfzähligen Stern vorfinden wird, der den fünf Fruchtblättern entspricht. Weiterhin ist bekannt, dass aus den Samen dieser Frucht Keimlinge mit zwei Keimblättern wachsen werden. Dieses Wissen wurde nicht durch konkrete Erfahrung an dem Baum erlangt, sondern durch Folgern aus dem Wissen, dass der Baum ein Apfelbaum ist.

Vergleichen ist also ein Verfahren, um auf der Basis von Vorwissen ohne die Notwendigkeit der unmittelbaren Erfahrung neues Wissen gewinnen zu können. Hier können jedoch sehr leicht fatale Fehler auftreten, wenn nämlich Dinge miteinander verglichen werden, die nicht vergleichbar sind. Bevor also typologisch gearbeitet werden kann, muss erst einmal festgestellt werden, ob die vorliegenden Strukturen überhaupt für einen Vergleich geeignet sind. Vor allem im Laufe des 18. und 19. Jahrhunderts hat sich ein Kriterienkatalog entwickelt, mit dem sich das systematisch feststellen lässt (► Abschn. 3.1.1).

von Goethe sprach in diesem Sinn von einem „Urbild“, entsprechend von einer „Urpflanze“. Später ist dafür oft der Begriff „Bauplan“ benutzt worden. Dieser Begriff ist jedoch der menschlichen Technik entlehnt und damit stark anthropomorph, was leicht zu Missverständnissen Anlass gibt. Wenn es einen Bauplan gibt, dann muss es auch einen Architekten geben. Den gibt es jedoch nicht: Die zweckmäßige Organisation lebender Organismen ist das Ergebnis natürlicher Selektion und nicht das Produkt einer absichtsvollen (finalen) Konstruktion. Dennoch ist der Begriff „bauplan“ in der angelsächsischen Literatur noch gebräuchlich. Nach W. Troll, dem Altmeister der typologischen Morphologie im vorigen Jahrhundert, kann man den Typus einer Organismengruppe „zwar aufzeigen, aber nicht vorzeigen“. Der Typus ist ein intellektuelles Konstrukt, eine Abstraktion, die auf dem Herausstellen von Gemeinsamkeiten beruht: Es geht um die Ähnlichkeit ungleicher Lebewesen. Die **typologische Morphologie** ist zunächst einmal von kausalen oder finalen Betrachtungen unabhängig, bietet jedoch Anlass für solche Betrachtungen. Man kann typologische Morphologie auch sehr erfolgreich ohne die Vorstellung einer Evolution betreiben – George Cuvier (1769–1832) oder Carl v. Linné (1707–1778) sind bekannte Beispiele dafür. Inzwischen werden Morphotypen als Ausdruck hierarchischer phylogenetischer Entwicklungen (Abstammung) verstanden. Die allgemeinen Merkmale einer taxonomischen Gruppe sind dabei früher entstanden und daher in allen Vertretern dieser Gruppe vorhanden. Die während der Evolution dieser Gruppe später entstandenen Merkmale finden sich dann nur in manchen Taxa. Bezeichnenderweise war es Darwin, der äußerte, Morphologie bedeute immer die Frage nach dem Typus.

Für die gewaltige Aufgabe, alle rezenten und fossil erhaltenen Organismenarten möglichst genau zu beschreiben, schon um sie systematisch einordnen und korrekt benennen zu können, wurde eine umfangreiche Terminologie entwickelt. ■ Abb. 3.2 ruft exemplarisch einige Begriffe in Erinnerung, die bei der Beschreibung von Blatt- und Blattrandformen üblich sind. Pflanzenbestimmungsbücher enthalten kurze, balastarme Zusammenfassungen dieser „Gebrauchsmorphologie“.

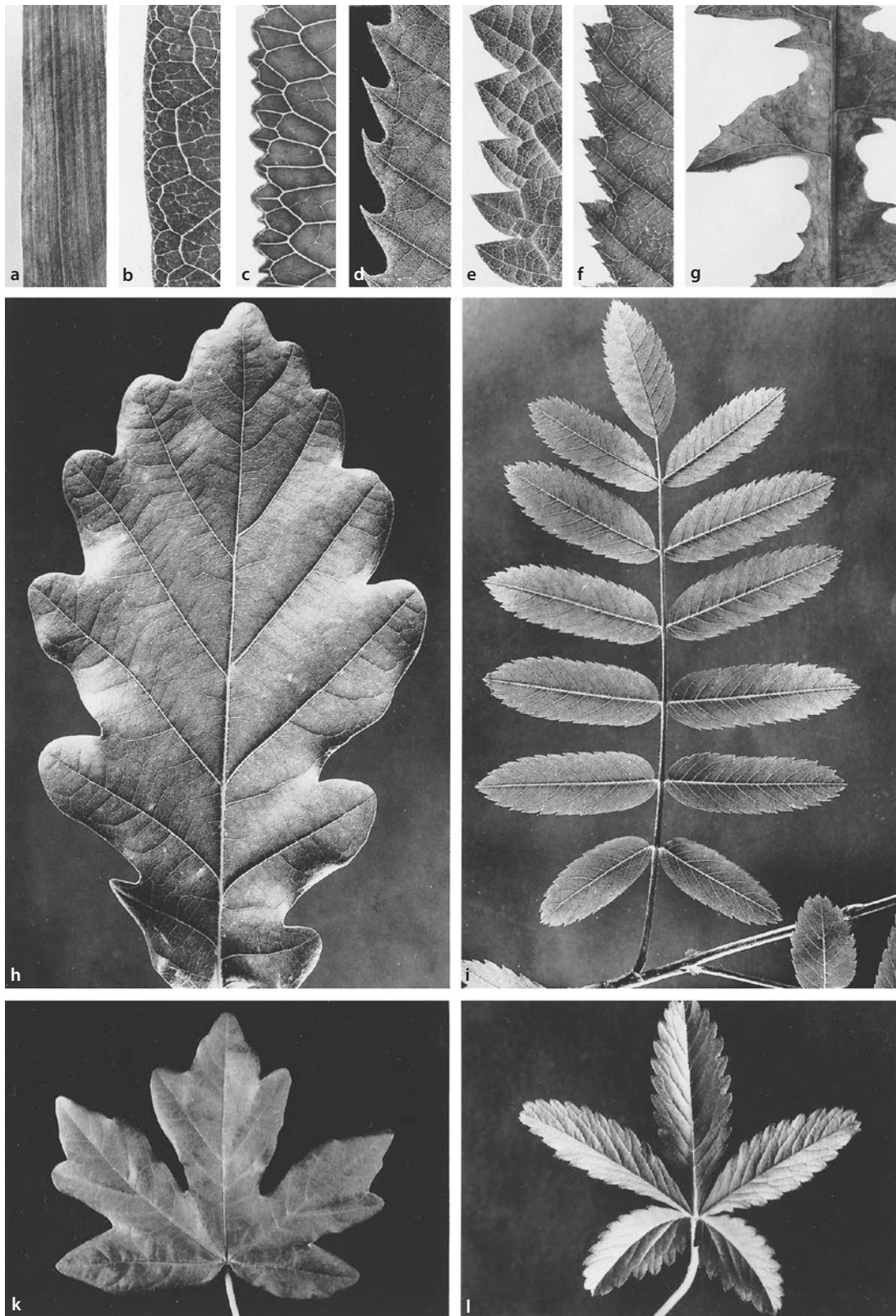
Der Begriff **Anatomie** (griech. *anatémnein*, aufschneiden, sezieren) hat in der Botanik eine andere Bedeutung

als in der Medizin und Zoologie. Während der geschlossenen organisierte Menschen- und Tierkörper buchstäblich aufgeschnitten werden muss, um die inneren Organe sichtbar werden zu lassen, ist das bei den meisten pflanzlichen Vegetationskörpern wegen ihrer offenen Bauweise nicht erforderlich. Unter **Pflanzenanatomie** wird dementsprechend die mikroskopische Untersuchung von Gewebeanordnungen in den Grundorganen verstanden. Anatomie und Makromorphologie bzw. Organografie der Pflanzen hängen eng zusammen, sie werden in diesem Kapitel gemeinsam behandelt.

### 3.1.1 Homologie und Analogie

Ähnlichkeit bedeutet nicht in jedem Fall auch anlagemäßige bzw. stammesgeschichtliche Verwandtschaft. Neben Ähnlichkeiten, die aus Verwandtschaft resultieren (**Homologie**), gibt es auch Ähnlichkeiten, die auf der Anpassung an gleiche Funktionen beruhen (**Analogie**). Homologie bedeutet Anlagengleichheit, Ausdruck ähnlicher genetischer Information. Analogie bedeutet dagegen Funktionsgleichheit.

Beispielsweise haben sich Flugeinrichtungen im Tier- und Pflanzenreich mehrfach unabhängig voneinander entwickelt. Soweit es sich nicht einfach um Schwebvorrichtungen handelt, basieren sie alle auf der Ausnutzung des aerodynamischen Paradoxons und damit auf der Bildung von Flügeln. Alle Flügel von Insekten, Fliegenden Fischen, Vögeln, Fledermäusen, Ahornfrüchten und *Zanonia*-Samen (■ Abb. 3.111d), wie auch die Flügel und Propellerblätter von Flugzeugen, weisen daher grundsätzliche Ähnlichkeiten auf, ohne homolog zu sein. Auch die Stromlinienform von Organismen (und Schiffen), die sich im Wasser



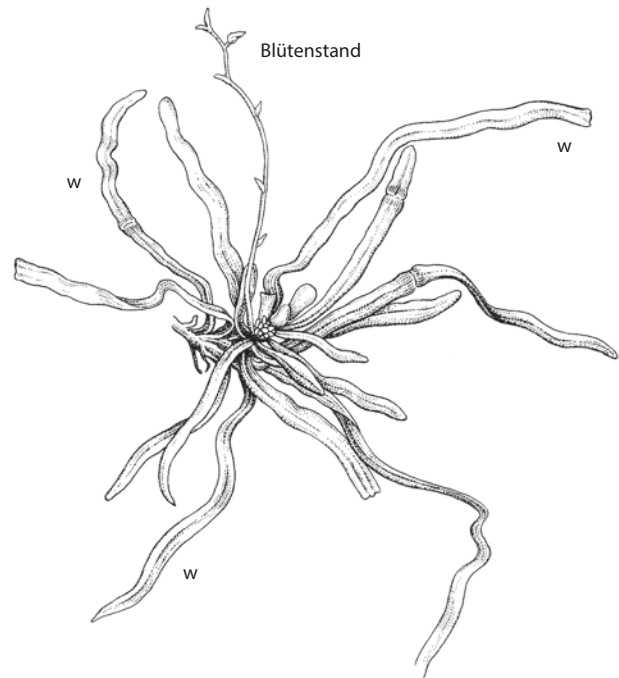
**Abb. 3.2** Einige Blatt- und Blattrandformen. **a–g** Blattränder. **a** Ganzrandig (Mais). Wie bei fast allen Monokotyledonen ist Ganzrandigkeit verbunden mit Parallelnervatur: Die Blattleitbündel verlaufen parallel zum Blattrand (2,8×); **b** Ganzrandigkeit beim eudikotylen Stauden-Knöterich *Reynoutria japonica* mit netznervigen Blättern. Parallelnervatur ist keine Voraussetzung für Ganzrandigkeit (2,8×). **c** Gekerbt (Meerrettich; 2,8×). **d** Gezähnt (Edelkastanie; 1×). **e** Gesägt (Brennnessel; 1,7×). **f** Doppeltgesägt (Kerrie; 1,5×). **g** Schrotsägeförmig (Löwenzahn, *Taraxacum officinale*; 0,7×). **h–l** Einige Blatt- und Blattrandformen. **h–i** Blattformen. **h** Gebuchtet (Eiche *Quercus robur*; 1×). **i** Gefiedert (Eberesche *Sorbus aucuparia*; 1×); **k** Handförmig gelappt (Feld-Ahorn *Acer campestre*; 0,75×). **l** Gefingert (Fingerkraut *Potentilla reptans*; 0,75×). (Aufnahmen: P. Sitte)



■ **Abb. 3.3** Phyllokladien. Flachsprosse als „Blätter“. Zweig des Mäusedorns *Ruscus aculeatus* mit blattähnlichen, blütentragenden Seitensprossen, die aus Achselknospen von Schuppenblättern hervorgegangen sind (vgl. auch ■ Abb. 3.32; 1×). (Aufnahme: W. Barthlott)

schnell fortbewegen, dient stets demselben Zweck: der Minimierung des Reibungswiderstands. Das gilt für einzellige Schwärmer und Gameten ebenso wie für den Riesenwal (dessen analogiebedingte äußere Ähnlichkeit mit Fischen ihn dennoch nicht zu einem Walfisch macht). Die auf Funktionsgleichheit beruhende Ähnlichkeit von Stacheln und Dornen (■ Abb. 3.7) hat zu dem in ► Abschn. 2.3.2.1 erwähnten Durcheinander in der umgangssprachlichen Bezeichnung geführt.

So, wie gleiche Zweckerfordernisse das Ähnlichwerden ungleicher Organe bedingen können, können umgekehrt homologe Strukturen durch unterschiedliche Funktions- und Anpassungszwänge einander unähnlich werden. Beispiele dafür liefert schon die verschiedene Ausbildung gleicher Organe an ein und demselben Organismus, z. B. die Gestaltvariation der Blätter in verschiedenen Regionen des Pflanzenkörpers (■ Abb. 3.5 und 3.6, ► Abschn. 3.3.2 und 3.3.3). Es kann aber auch zu arttypischer Verwendung oder Verformung von Organen kommen. So übernehmen bei manchen Pflanzen Seitensprosse mit begrenztem Wachstum die Funktion von Laubblättern (**Phyllokladien**, griech. *phýllon*, Blatt, und *kládos*, Zweig; ■ Abb. 3.3). Sie gleichen Blättern, sind in Wirklichkeit aber Kurzsprosse (sprosshomolog). Die Ähnlichkeit zu Blättern, etwa die ausgeprägte Spreite, ist funktionell bedingt, also analog. Das äußert sich unter anderem darin, dass Phyllokladien in den Achseln von schuppenartigen oder verdornen Blättern



■ **Abb. 3.4** *Taeniophyllum pusillum*, eine auf Bäumen lebende (epiphytische) Orchidee mit grünen, bandartigen Luftwurzeln, die als Assimilationsorgane dienen (0,5×). – w Luftwurzel. (Nach K. Goebel)

stehen und Blüten tragen können, was bei Blättern nicht vorkommt. Bei anderen Pflanzen übernehmen Luftwurzeln die Rolle von Blättern (■ Abb. 3.4). Sie sind dann flächig gestaltet, durch Chloroplasten grün und ähneln Blättern statt Wurzeln. Solche durch Anpassung an besondere Funktionen bedingte Abwandlungen von Organen werden in der Pflanzenmorphologie als **Metamorphosen** bezeichnet (griech. *metá* und *morphosis*, Umgestaltung; Der Begriff wird auch in der Zoologie benutzt, bedeutet hier aber die Umgestaltung eines ganzen Organismus, etwa der Raupe zum Schmetterling oder der Kaulquappe zum Frosch).

Für die Verwandtschaftsforschung (► Abschn. 18.3) ist die verlässliche Unterscheidung von Homologie und Analogie besonders wichtig. Stammesgeschichtliche (phylogenetische, griech. *phylon*, Stamm) Verwandtschaft wird nur durch homologiebedingte Ähnlichkeit angezeigt. Es gibt verschiedene **Homologiekriterien**, die sich auf molekularer, karyologischer, morphologischer oder physiologischer Ebene aufzeigen lassen (► Exkurs 3.2).

### Exkurs 3.2 Homologiekriterien

Homologien gelten inzwischen als zentraler Pfeiler der Evolutionstheorie. Es ist eine Ironie der Wissenschaftsgeschichte, dass das Konzept der Homologie ursprünglich einer nichtevolutionären Anschauung entsprang. Die vermutlich älteste Verwendung des Begriffs geht auf Owen

(1843) zurück „*the same organ under every variety of form and function*“. Die zentrale Frage der Homologie ist, wie man feststellen kann, dass es sich um das gleiche Organ handelt, obwohl Form und Funktion variieren. Erst später wurde der Begriff der Homologie evolutionär aufgefasst.

Als **Homologie** bezeichnet man inzwischen Ähnlichkeiten im Aufbau von Organismen, die nicht auf eine gleiche Nutzung, sondern auf die Abstammung von gemeinsamen Vorfahren zurückzuführen sind. Um Homologien von Analogien unterscheiden zu können, verwendet die Biologie einen Katalog von Kriterien. Diese Homologiekriterien wurden auf sehr griffige Weise von Remane (1952) formuliert:

- Das **Kriterium der Lage**: Arme und Vogelflügel sehen zwar unterschiedlich aus, befinden sich jedoch an entsprechenden Stellen des Wirbeltierkörpers und sind daher homolog. Mit demselben Kriterium lässt sich der äußere Kronblattkreis der Liliengewächse mit den Kelchblättern anderer Angiospermen homologisieren.
- Das **Kriterium der spezifischen Qualität** (auch als Kriterium der Struktur bezeichnet): Wirbeltierzahn und Haifischschuppe erfüllen zwar unterschiedliche Funktionen, sind aber hinsichtlich ihrer Feinstruktur und vieler zellulärer und chemischer Details so ähnlich, dass es schwer vorstellbar ist, dass sie unabhängig voneinander genau auf dieselbe Weise entstanden sein könnten. Ebenso zeigen viele Details der Antheren wie ein rudimentäres Leitbündelsystem oder die Existenz von Spaltöffnungen, dass sie mit Laubblättern homolog sind, was durch den Begriff „Staubblätter“ ausgedrückt wird.
- Das **Kriterium der Kontinuität** (auch als Kriterium der Stetigkeit bezeichnet): Der Huf eines Pferdes lässt sich auf den ersten Blick nicht mit der fünf-fingrigen Hand der Wirbeltiere in Beziehung bringen, aber fossile Funde im Pariser Becken erlaubten es Georges Cuvier, zahlreiche Zwischenformen zu identifizieren. Diese belegen, dass moderne Pferde auf ihrem Mittelfinger gehen, während die anderen Finger zunehmend reduziert wurden. Mit demselben Argument zeigte von Goethe an den fließenden Übergängen zwischen Niederblatt, Laubblatt, Hochblatt und Blütenorganen, die er an der Stinkenden Nieswurz (*Helleborus foetidus*) beobachten konnte, dass die Blütenorgane den Blättern homolog sind.

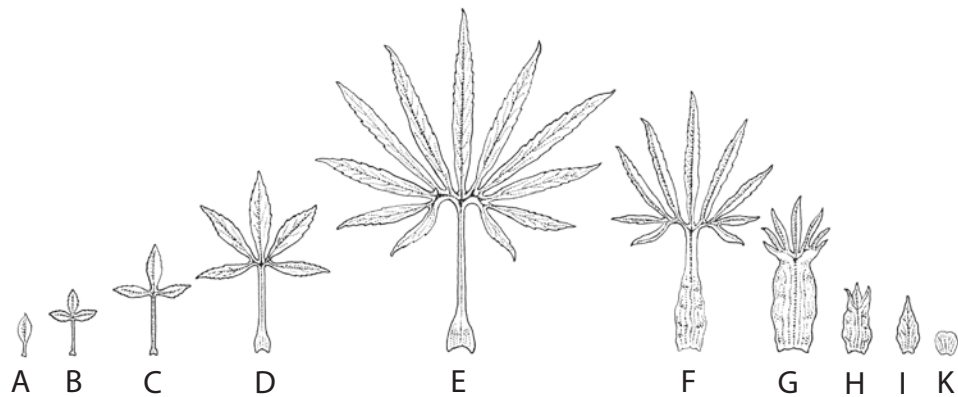
Diese drei Kriterien können nicht nur auf Formen angewandt werden, sondern ebenso auf physiologische Prozesse, Entwicklungsvorgänge und auch auf molekulare Merkmale wie die Nucleotidsequenzen der DNA

oder die Aminosäuresequenzen der Proteine. Um einen molekularen Stammbaum erstellen zu können, werden verschiedene Sequenzen zunächst so nebeneinandergelegt, dass die entsprechenden Nucleotide (oder Aminosäuren) übereinander liegen (engl. *alignment*). Das ist im Grunde der gleiche Vorgang wie beim Vergleich von Angiospermenfamilien anhand ihrer Blütenformen. So, wie sich das geschlossene Schiffchen in der Blüte des Klees aufgrund seiner Position dem Kronblatt einer Rosenblüte zuordnen lässt, kann man Nucleotide oder Aminosäuren aufgrund der übereinstimmenden Lage innerhalb der Sequenz als homolog bezeichnen, selbst wenn sie sich in ihrer chemischen Qualität vollkommen unterscheiden. Um zwei Sequenzen als „*the same sequence under every variety of form and function*“ erkennen zu können, benötigt man jedoch noch das Kriterium der spezifischen Qualität, um die örtliche Zuordnung vornehmen zu können. Beispielsweise lassen sich die sehr zahlreichen und diversen Vertreter der Cytochrom-P450-Monooxygenasen, die für den pflanzlichen Sekundärmetabolismus außerordentlich wichtig sind, aufgrund konservierter Motive (etwa definierte Abfolgen von Cysteinresten, die für die Bindung einer Hämgruppe wichtig sind) als solche erkennen, auch wenn sie sich in Länge, Funktion und vielen Sequenzbereichen sehr deutlich unterscheiden. Auch das Kriterium der Kontinuität kommt nach wie vor zu seinem Recht. Häufig sind homologe Sequenzen im Laufe der Evolution so unterschiedlich geworden, dass es sehr schwierig ist, das Kriterium der spezifischen Qualität noch sinnvoll anzuwenden, weil die entsprechenden Muster kaum noch von zufälligen Änderungen zu unterscheiden sind. Hier sind es dann oft Zwischenformen dieser Sequenzen von Organismen, die evolutionär zwischen den zu vergleichenden Arten vermitteln und die Homologie erkennen lassen.

Bei der Konstruktion von Homologien wird also sehr intensiv auf das typisch biologische Verfahren des Vergleichens zurückgegriffen. Vergleichen lässt sich jedoch nur, was vergleichbar ist. Ob das der Fall ist hängt davon ab, ob man zwei Strukturen überhaupt als homolog ansehen will. Eigentlich handelt es sich also um einen Zirkelschluss. Werden jedoch viele Merkmale von Organismen auf diese Weise verglichen und sind die dabei gezogenen Schlüsse über die Verwandtschaft untereinander konsistent, erreicht man dennoch einen hohen Grad an Verlässlichkeit (auf einer Metaebene wendet man hier also wieder das Kriterium der spezifischen Qualität an).



■ **Abb. 3.5** Blattfolge bei der Nieswurz *Helleborus foetidus* (0,25×). **a** Keimblatt. **b, c** Jugendblätter. **d** Laubblatt des 1. Entwicklungsjahres. **e** Fußförmig geteiltes Laubblatt des 2. Jahres. **f** Übergangsblatt. **g-i** Hochblätter des 3. Entwicklungsjahres. **k** Blütenhüllblatt. (Nach D. von Denffer)

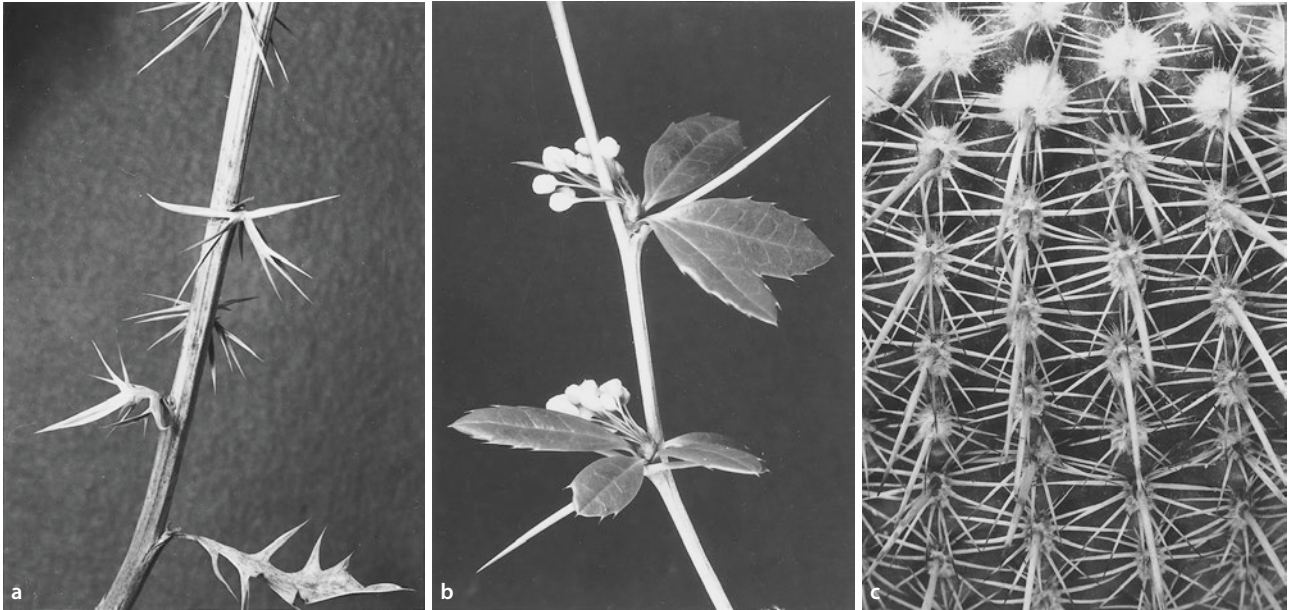


Für die morphologische Homologisierung spielt das Kriterium der Lage die bedeutendste Rolle. Ein Organ ist dann zu einem anderen homolog, wenn es in vergleichbare Strukturgefüge gleich eingeordnet ist, also dieselbe relative Lage einnimmt. So stehen Phyllokladien, wie erwähnt, in den Achseln von Deckblättern, wie das für Seitensprosse typisch ist (■ Abb. 3.3). Auch das Stetigkeitskriterium wird in der Morphologie häufig angewandt. Hier werden unähnliche Gestalten durch Zwischenformen verknüpft. So weisen etwa Übergangsformen zwischen Nieder-, Laub-, Hoch- und Blütenblättern (■ Abb. 3.5), zwischen Blütenblättern und Staubblättern (■ Abb. 3.6) und schließlich zwischen Laubblättern und Blattdornen (■ Abb. 3.7) alle diese recht verschieden aussehenden Bildungen als Blätter aus. In der Phylogenetik spielen fossile Zwischenformen diese Rolle: Sie stehen morphologisch zwischen Vertretern systematischer Einheiten, die in der weiteren Evolution einander unähnlich geworden sind. Besonders wichtig für den Nachweis von Homologie ist schließlich die Untersuchung früher Entwicklungsstadien in der Individualentwicklung (**Ontogenese**). Die meisten Organe üben nur im fertigen Zustand ihre speziellen Funktionen aus und weisen dann die entsprechenden Anpassungen auf, während ihre frühen Anlagen die auf Homologie hinweisende Anlagegleichheit noch erkennen lassen. Dieses Phänomen wurde von Ernst Haeckel in seinem berühmten Biogenetischen Grundgesetz (1866) zusammengefasst: „Die Ontogenese ist die Rekapitulation der Phylogenese.“

Häufig führt die Evolution dazu, dass Formen divergieren, vor allem dann, wenn dies eine verbesserte Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen mit sich bringt. Dabei können manchmal in kurzer Zeit viele neue Arten entstehen (**adaptive Radiation**). Divergente Evolution kann aber auch einfach infolge geografischer Trennung unter ansonsten vergleichbaren Umweltbedingungen erfolgen. Umgekehrt können ähn-



■ **Abb. 3.6** Übergangsformen zwischen unterschiedlichen Blattorganen bei einer Hecken-Rose, *Rosa canina*. **a** Die äußeren Kelchblätter (1 und 2) weisen noch Fiederung auf (ein Anklang an die Gestalt der Laubblätter), die inneren (4 und 5) nicht mehr; Kelchblatt 3 ist bezeichnenderweise nur einseitig gefiedert und zwar auf der 2 zugewandten Flanke (1×). **b** Zwischenformen zwischen Kron- und Staubblättern; Pfeile: Staubbeutel am Rand von Kronblättern (1,3×). (Aufnahme: P. Sitte)



■ **Abb. 3.7** Umwandlung von Blättern in Blattdornen. **a, b** Sauerdorn *Berberis vulgaris*. **a** Fortschreitende Reduktion von Laubblättern zu Blattdornen an einer Zweigbasis (0,6×). **b** Aus der Achsel komplett verdornter Blätter wachsen Kurztriebe aus, die im 1. Jahr gezähnte Laubblätter bilden, im 2. Jahr Blüten (0,9×). **c** Bei den meisten Kakteen (als Beispiel hier *Parodia mueller-melchersii*) sind die Blätter, auch die an achselständigen Kurztrieben (Areolen) stehenden, in verholzte Dornen umgewandelt. Die Blattfunktion wird von der grünen, sukkulenten Sprossachse übernommen (1,9×). (Aufnahmen: P. Sitte)

liche Selektionsbedingungen den umgekehrten Effekt haben (konvergente Evolution). Abstammung und Anpassung können daher in unterschiedlichen Richtungen auf ein Organ einwirken und sich bisweilen sogar überlagern. Da die moderne Systematik den Anspruch hat, „natürlich“ zu sein, also die Abstammungsverhältnisse korrekt widerzuspiegeln (**Kladistik**), ist es wichtig, die unterschiedlichen Wege, die zu einer Ähnlichkeit führen, auch begrifflich zu unterscheiden (► Abschn. 18.1). Die vor allem vom Zoologen Willi Hennig entwickelte und international gebräuchliche kladistische Terminologie verwendet für eine Analogie (also nicht in gemeinsamer Herkunft begründete Ähnlichkeit) die Bezeichnung **Homoplasi**e. Homoplasien (als Gegenbegriff zu Homologien) werden dann noch einmal in Konvergenz und Parallelismus unterschieden. **Konvergenz** in Hennigs Sinn bedeutet eine ähnliche Gestaltung nichthomologer Organe. Beispiele dafür liefern Dornen (■ Abb. 3.7 und 3.34) oder Ranken (■ Abb. 3.36), also Organe, die umgewandelten Blättern aber auch metamorphosierten Sprossen entsprechen können. Unter **Parallelismus** ist dagegen ein phylogenetisch unabhängiges Zustandekommen ähnlicher Umgestaltungen homologer Strukturen in verschiedenen systematischen Gruppen zu verstehen. Ein Beispiel dafür bietet die Entwicklung von Stammsukkulenz in verschiedenen Pflanzenfamilien (■ Abb. 3.33).

### 3.1.2 Kormus und Thallus

Bei allen Farn- und Samenpflanzen lässt sich ein gemeinsamer grundlegender Aufbau erkennen, der durch die drei **Grundorgane** Sprossachse, Blatt und Wurzel charakterisiert ist und als **Kormus** bezeichnet wird (griech. *kormós*, Stamm, Spross). Die Farn- und Samenpflanzen werden daher auch unter dem Begriff **Kormophyten** zusammengefasst und damit auch von den Moospflanzen (Bryophyten) unterschieden, die zwar auch wurzel-, blatt- und stammartige Organe tragen, aber keine Leitgewebe besitzen (► Abschn. 2.3.4). Die Kormophyten werden daher auch als **Gefäßpflanzen** (engl. *vascular plants*) bezeichnet. Sie sind in modularer Weise aus gleichartig aufgebauten Bausteinen, den **Telomen**, zusammengesetzt, die aus einem von Parenchym (► Abschn. 2.3.1) umgebenen Leitbündel bestehen, das von Abschlussgewebe (► Abschn. 2.3.2) umschlossen ist. Diese Telome sind nicht mit den modularen Bausteinen der Sprossachse, den Phytomeren, gleichzusetzen, die aus einem Achsenabschnitt und einem anhängenden Blatt bestehen. In einem Phytomer sind nämlich mehrere bis viele Telome verbaut. Telome können nach Art von Legobausteinen über fünf Elementarprozesse (■ Abb. 19.143) miteinander kombiniert werden: Sie können flächig miteinander verschmelzen, einander übergipfeln oder sich sogar zu räumlichen Gebilden ver-

binden, wie von Zimmermann (1965) in seiner Telomtheorie über fossile Belege nachgewiesen wurde. Auch die Individualentwicklung rezenter Kormophyten, vor allem die durch einen gerichteten Auxinstrom ausgezeichnete Bildung von Leitbündeln, lässt sich im Rahmen der Telomtheorie als Rekapitulation der Phylogenese (biogenetisches Grundgesetz) deuten. Die gegenseitige Zuordnung der Grundorgane ist bei den Gefäßpflanzen stets gleich: Blätter stehen immer an Sprossachsen, niemals an Wurzeln. Wurzeln bilden endogen Seitenwurzeln, während Sprosse auf völlig andere Weise Seitensprosse (Verzweigung) hervorbringen. Wurzeln können auch an Sprossen entstehen (sprossbürtige Wurzeln) sowie umgekehrt Sprosse an Wurzeln (Wurzelsprosse). Dabei gilt es zu beachten, dass die **Blüte** der Blütenpflanzen *kein* echtes Grundorgan ist, sondern ein Kurzspross, der Sporophylle (also umgewandelte Blätter) trägt und der Fortpflanzung dient.

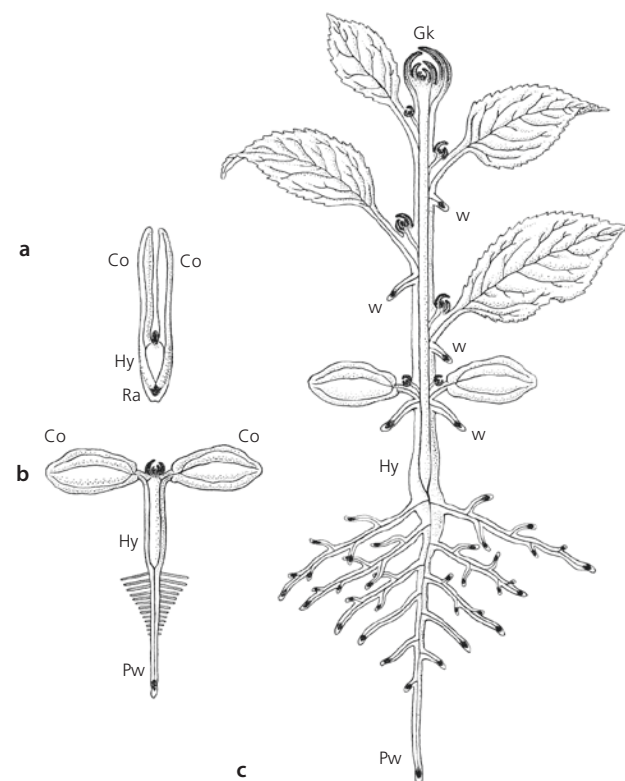
Die unterschiedlichen Vegetationskörper vielzelliger Algen und Flechten sowie der Lebermoose sind nicht mit einem Kormus homologisierbar. Sie werden summarisch als Thalli bezeichnet (Einzahl **Thallus**; griech. *thallós*, Laub). Dieses Kapitel beschränkt sich auf die Morphologie und Anatomie der Gefäßpflanzen als der bekanntesten und bestuntersuchten, artenmäßig zahlreichsten, wirtschaftlich bedeutendsten, erd- und lebensgeschichtlich jüngsten und am höchsten entwickelten Pflanzengruppe.

### 3.2 Sprossachse

Der Kormus baut sich aus **drei Grundorganen** auf: **Spross**, **Blatt** und **Wurzel**. Diese Grundorgane üben verschiedene Basisfunktionen aus und werden häufig als nicht untereinander homologisierbar dargestellt. Diese Aussage ist jedoch fragwürdig und ignoriert den bei allen Grundorganen feststellbaren modularen Aufbau. Beispielsweise sind Blätter evolutiv aus gabelig verzweigten Seitenachsen urtümlicher Landpflanzen entstanden (■ Abb. 19.143). Im typischen Fall sind die zylindrischen Sprossachsen und Wurzeln **unifacial** (mit ringsum ähnlicher Oberfläche; lat. *facies*, Aussehen), im Querschnitt radiärsymmetrisch und durch apikale Scheitelzellen bzw. Vegetationspunkte zu theoretisch unbegrenztem Längenwachstum befähigt. Blattorgane sind dagegen in der Regel flächig **bifacial** gestaltet, Ober- und Unterseite unterscheiden sich oft (aber eben nicht immer) in der Häufigkeit von Spaltöffnungen und/oder in der Behaarung. Außerdem wachsen viele Blattorgane nur begrenzt, etwa durch zweischneidige Scheitelzellen oder lineare Randmeristeme. Der äußeren Bifacialität des Blatts entspricht normalerweise eine Dorsiventralität der Gewebeanordnung im In-

neren. Trotz dieser typischen Unterschiede gibt es zahlreiche Übergänge und Ausnahmen – etwa Sprosse, die ebenfalls dorsiventral gestaltet sind, oder aber Blätter, die vollkommen radiärsymmetrisch sind. Ob ein Organ begrenzt oder unbegrenzt wächst, hat mit dem Verhältnis der Nachbildung von Stammzellen zur Differenzierung meristematischer Zellen zu tun. Auch hier gibt es viele Übergänge. Die klassische Unterscheidung zwischen Sprossen und Blättern ist zwar sinnvoll und praktisch, aus entwicklungsbiologischer Sicht ist eine klare Abgrenzung zwischen beiden oberirdischen Organen der Pflanze jedoch nicht überzeugend darstellbar.

Die grundsätzlichen Entsprechungen im Körperbau aller Kormophyten treten an jungen Sporophyten besonders klar hervor (als Sporophyt wird der aus der Zygote auswachsende, diploide Vegetationskörper verstanden). Das soll hier am Beispiel des Embryos dargelegt werden, wie er sich in den Samen der Spermatophyten (Samenpflanzen) findet (■ Abb. 3.8; vgl. auch ■ Abb. 2.3). Der



■ **Abb. 3.8** Typischer Aufbau einer zweikeimblättrigen Pflanze. **a** Reifer Embryo mit Kotyledonen, Radicula und Hypokotyl. **b** Keimpflanze mit Primärwurzel. **c** Pflanze im vegetativen Stadium mit Seitenwurzeln, sprossbürtigen Wurzeln, Laubblättern und Gipfelknospe. – Ko Kotyledonen, Gk Gipfelknospe, Hy Hypokotyl, Pw Primärwurzel, Ra Radicula, w sprossbürtige Wurzeln. (Nach J. Sachs und W. Troll)

typische **Embryo** besteht aus der Keimwurzel (**Radicula**) und einem Achsenstück, das ein Keimblatt bzw. zwei oder mehrere **Keimblätter (Kotyledonen)** trägt (griech. *kotylédon*, Vorwölbung). Durch die Ausbildung von Spross- und Wurzelpol ist eine Bipolarität vorgegeben, die für die weitere Entwicklung der Pflanze bestimmend bleibt. Die Zone, in der sich Spross und Wurzel treffen, wird als Wurzelhals bezeichnet. Zwischen Wurzelhals und der Ansatzstelle der Kotyledone(n) befindet sich das **Hypokotyl**; den Abschnitt darüber bis zum Ansatz des ersten Primärblatts nennt man **Epikotyl**. Das Achsenstück endet am Sprosspol mit einer terminalen Knospe (Plumula). Die Kotyledonen sind wie alle Blattorgane seitliche Auswüchse der Achsenoberfläche, sie entstehen an dieser exogen (■ Abb. 2.5). Wie alle Blätter, die sich später an der auswachsenden Sprossachse bilden, stehen auch die Keimblätter von der Achse schräg in Richtung zum Sprossscheitel ab, sie übergipfeln ihn und schützen ihn so vor widrigen Umweltbedingungen. Zwischen Blattoberseite und Achse wird an der Blattbasis in der Regel ein spitzer Winkel ausgebildet. In dieser **Blattachsel** steht (mindestens) eine **Achselknospe (Axillärknospe)**, die später zu einem Seitentrieb auswachsen kann. Diese Lagebeziehung zwischen Blattansatzstellen und Seitenknospen ist bei Blütenpflanzen, vor allem bei Bedecktsamern (Angiospermen), überall gegeben. Daher spiegelt sich in der Verzweigung von Sprossystemen häufig die Blattstellung der Mutterachse wider (**axilläre Verzweigung**). Viele Farnpflanzen verhalten sich in dieser Hinsicht allerdings abweichend. Auch bei Samenpflanzen können unter besonderen Umständen, z. B. bei Regenerationsleistungen nach Verstümmelung, an fast beliebiger Stelle in jedem Grundorgan durch Reembryonalisierung neue Spross- oder Wurzelvegetationspunkte entstehen und zu Adventivsprossen bzw. Adventivwurzeln auswachsen.

Die typischen Ausbreitungseinheiten der Spermatophyten sind die **Samen**, der im Inneren des Samens liegende Embryo ist im Grunde ein junger Sporophyt, der durch das Hormon **Abscisinsäure** ruhiggestellt wurde. Erst nach der Samenkeimung beginnen sich Spross- und Wurzelsystem weiterzuentwickeln. Die Blätter werden entlang der fortwachsenden Sprossachse in verschiedenen Formen ausgebildet (**Blattfolge**). Auf die besonders einfach gebauten Kotyledonen folgen Übergangsblätter (Primärblätter) und schließlich **Laubblätter**, die Hauptorgane für die Photosynthese und die Transpiration der Pflanze. In den Blütenständen werden einfachere **Hochblätter** gebildet, aus deren Achseln Blüten oder blütentragende Seitentriebe des Blütenstands entspringen können. In der Blüte selbst kommt es zu besonders starken Veränderungen der Blattform und -funktion, die in der Bildung von Staub- und Fruchtblättern gipfeln. Mit der Blütenbildung verbraucht sich der Vegetationspunkt eines Triebs: Blüten terminieren die Sprossachsen. Die

Stammzellen des Apikalmeristems werden also nach Umstellung auf die Blütenbildung nicht mehr nachgebildet.

Beim Keimling wachsen Spross und Wurzel nicht nur in die Länge, sondern durch Zellteilungen des Rindengewebes (also nicht durch Verdickung des Leitgewebes) auch in die Dicke (primäres Dickenwachstum). Längen- und Dickenwachstum kommen bei ein- und zweijährigen Pflanzen (Kräutern), die nach Fruchtreife und Samenbildung gemäß einem inneren Entwicklungsprogramm absterben, während der späteren Entwicklung wieder zum Erliegen. Bei ausdauernden Gewächsen (Sträucher, Bäume) wird dagegen das Wachstum in beiden Richtungen über viele Jahre oder sogar Jahrhunderte fortgesetzt. Das betrifft vor allem die terminalen Vegetationspunkte an Wurzeln bzw. Sprossachsen und ihren Seitentrieben (bei großen Bäumen allein im Kronenbereich mehr als 100.000). Daneben bleibt bei Holzpflanzen eine noch wesentlich größere Zahl von Axillärknospen inaktiv. Diese als schlafende Augen bezeichneten Knospen bleiben inaktiv, solange der terminale Vegetationspunkt aktiv ist (**Apikaldominanz**), fällt der terminale Vegetationspunkt aus (etwa durch Verwundung) werden sie aktiv und bilden ein eigenes Apikalmeristem. Dieses Phänomen wird im Obst- und Weinbau aktiv genutzt, um die Architektur der Pflanze und damit die Fruchtbildung gezielt zu steuern (Obstschnitt, Rebschnitt). Das Längenwachstum von Achsenorganen ist vor allem bei ausdauernden Gewächsen begleitet von sekundärem Dickenwachstum, das auf der Tätigkeit lateraler Meristeme (Cambien) beruht (► Abschn. 2.2.2). Der morphologische und anatomische Status, den eine Pflanze vor dem Einsetzen der Cambiumaktivität erreicht hat (und in dem krautige Pflanzen zeitlebens verharren), wird als **primärer Zustand** bezeichnet. Werden die Kambien aktiv, bildet sich zunehmend ein **sekundärer Zustand** heraus.

### 3.2.1 Längsgliederung

Alle Formen von Sprossachsen – auch Erdsprosse (Rhizome) – tragen grundsätzlich Blätter. Diese können allerdings unauffällig sein, wie die schuppenartigen Niederblätter vieler Erdsprosse. Bei ausdauernden Holzgewächsen fehlen Blätter an älteren Achsensegmenten, weil die Phyllome im Vergleich zur Achse kurzlebig sind. Senescente Blätter fallen nach Ausbildung besonderer Trenngewebe ab (■ Abb. 12.33), bei laubwerfenden Holzgewächsen am Ende jeder Vegetationsperiode.

Die Insertionsstellen von Blättern, an denen die Sprossachsen vieler Pflanzen verdickt sind, werden als **Knoten (Nodi)** bezeichnet (oft auch Nodien; Singular: Nodus), die Achsenbereiche zwischen den Knoten als **Internodien** (Singular: Internodium). Die Sprossachse ist also aus modularen Bausteinen aufgebaut, die jeweils

aus einem Internodium und dem nach oben abschließenden Knoten bestehen. Diese Bausteine werden als **Phytomere** bezeichnet.

Im Normalfall liegen die Internodienlängen im Zentimeterbereich. An der Plumula stehen die jungen Blattanlagen, die Blattprimordien, aber dicht an dicht. Die Internodien wachsen also erst nachträglich durch Zellstreckung in die Länge, häufig zusätzlich durch interkalares Wachstum. Dieses beruht auf der zeitlich begrenzten Tätigkeit von Interkalarmeristemen, typischen Restmeristemen (► Exkurs 2.2).

Häufig variiert die Internodienlänge im Sprosssystem ein und derselben Pflanze erheblich. Gegenüber dem typischen **Langtrieb** bilden sich dabei durch Stauung Kurztriebe, Blattrosetten oder Zwiebeln. Durch Streckung können aber auch Schäfte oder Ausläufer entstehen.

Bei **Kurztrieben** folgen die Nodi und daher auch die Blätter unmittelbar aufeinander. Meist handelt es sich um Seitentriebe. Ein bekanntes Beispiel sind die Nadelbüschel an zwei- bis mehrjährigen Zweigsegmenten der Lärche (► Abb. 3.9b und 3.20). Bei ausgewachsenen Kiefern stehen grüne Nadeln überhaupt nur an Kurztrieben, bei der heimischen Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*) zu je zweien, bei der Zirbel-Kiefer (*P. cembra*) zu fünf. In funktioneller Hinsicht vertreten diese Kurztriebe Blätter, was sich auch darin zeigt, dass sie zuletzt komplett abgeworfen werden. Kurztriebe treten auch im Kronenbereich vieler Laubbäume auf, z. B. bei der Buche und verschiedenen Obstbäumen. Bei der Kirsche

tragen die Kurztriebe zunächst nur Blätter, aus deren Achselknospen aber erneut Kurztriebe entstehen, die nunmehr Blüten tragen (Infloreszenzkurztriebe, Fruchtholz; ► Abb. 3.9). Diese sterben nach dem Fruchten ab, während die Laubkurztriebe über viele Jahre hinweg langsam weiterwachsen (wie bei der Lärche).

Extrem kurze Internodien sind schließlich charakteristisch für manche Blütenstände (z. B. die der Korbblütler, Asteraceae) und die meisten Blüten – sie sind aus morphologischer Sicht typische Kurztriebe.

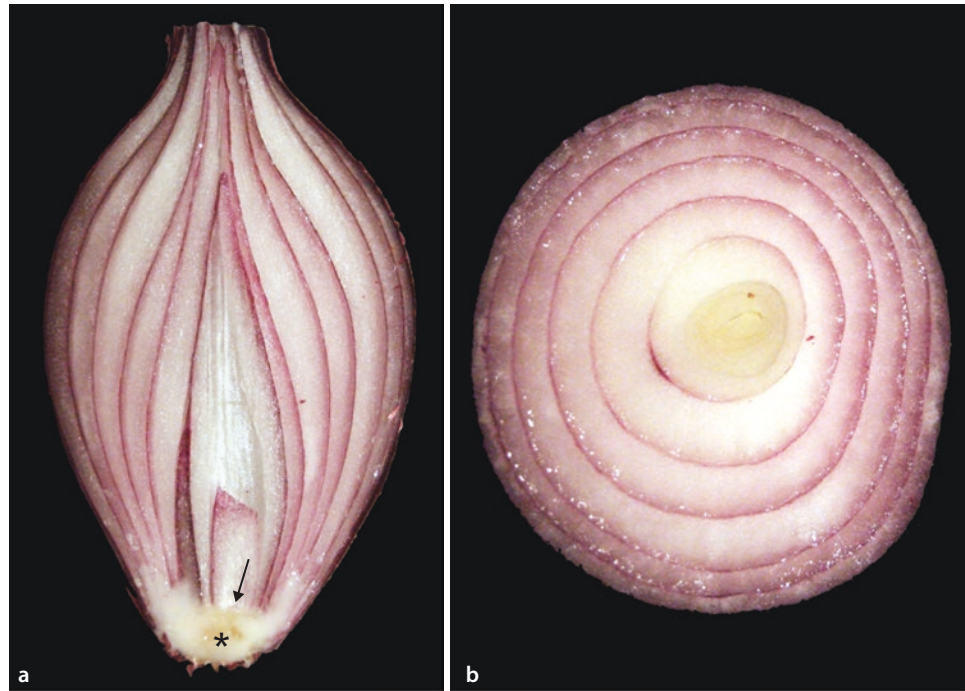
**Blattrosetten** (► Abb. 3.14a und 3.16b) werden von manchen Rhizompflanzen gebildet (z. B. vielen Primel-Arten) vor allem aber von Polsterpflanzen (► Abb. 3.21), sowie von vielen ein- und zweijährigen Kräutern. Dabei entstehen in einem ersten Schritt nach dem Auskeimen zunächst das Wurzelsystem und eine dem Boden flach aufliegende, grundständige Rosette von Laubblättern. Erst in einem zweiten Schritt (der bei zweijährigen Kräutern erst in der nächsten Vegetationsperiode folgt) wächst dann ein blütentragender Langtrieb aus (so z. B. bei der Königskerze und dem Fingerhut).

Unterirdische Achsenorgane (Erdsprosse, **Rhizome**) erfüllen oft eine Speicherfunktion und können dementsprechend knollig verdickt sein (z. B. Aronstab, *Arum*). Häufig erfolgt die Stoffspeicherung aber nicht in der Sprossachse selbst, sondern in nichtgrünen, verdickten (fleischigen) Niederblättern. Unterbleibt in solchen Fällen die Internodienstreckung, entsteht eine **Zwiebel**. Dies ist typisch für viele Lauchgewächse wie Küchenzwiebel (► Abb. 3.10) und Knoblauch, aber auch für



► **Abb. 3.9** Lang- und Kurztriebe. Bei der Lärche *Larix decidua* sind die diesjährigen Zweige Langtriebe **a**, während an älteren Zweigen aus den Axillärknospen dicht benadelte Kurztriebe erwachsen sind **b**. Bei der Kirsche stehen die Ringelzonen, die Jahreszuwachsgrenzen markieren, an Kurztrieben (**c**, 0,9×) nahe beisammen (vgl. dazu Abb. 3.20). (Aufnahmen: P. Sitte)

■ **Abb. 3.10** Zwiebel von *Allium cepa* (Küchenzwiebel), längs **a** und quer **b**. Die Hauptmasse der Zwiebel wird von fleischigen Niederblättern bzw. dem röhrenförmigen Blattgrund von Laubblättern gebildet. Beim Auswachsen und Ergrünen der Zwiebel bilden die zweitgenannten einen hohlen Scheinspross, durch den schließlich die blütenbildende Sprossachse hochwächst. – \* Gestauchte Sprossachse; Pfeil, Sprossvegetationspunkt



Blumenzwiebeln, unter anderem Hyazinthen, Narzissen und *Amaryllis*-Arten.

Während die Blattorgane an Kurztrieben sehr eng benachbart bleiben, können die Organe durch Internodienverlängerung auch weit auseinander gerückt werden. Bei den einheimischen Primeln wächst z. B. aus der bodennahen Blattrosette ein unverzweigter, scheinbar unbeblätterter Vertikaltrieb aus, der erst an seinem oberen Ende Hochblätter und Blüten trägt. Bei diesem **Blütenschaft** handelt es sich um ein stark verlängertes Internodium. Von vielen anderen Pflanzen (z. B. Erdbeere, Kriechender Günsel [*Ajuga reptans*], Kriechender Hahnenfuß [*Ranunculus repens*], Schilfrohr usw.) werden **Sprossausläufer (Stolonen)** gebildet, dünne Seitentriebe mit stark verlängerten Internodien. Sie wachsen entweder von vornherein dem Boden entlang oder biegen sich unter ihrem eigenen Gewicht zur Erde zurück, bewurzeln sich in einiger Entfernung von der Mutterpflanze an einem Knoten und können dort, oft nach Bildung einer Blattrosette, zu neuen Pflanzen auswachsen. Da die Ausläufersegmente zwischen Mutter- und Tochterpflanze schließlich absterben, handelt es sich dabei um eine Form der vegetativen, nichtsexuellen Vermehrung, die in der gärtnerischen Praxis eine wichtige Rolle spielt. Solche vegetativ entstandenen (also klonalen) Tochterpflanzen werden in der gärtnerischen Fachsprache als Absenker bezeichnet und sind von großer praktischer Bedeutung. Beispielsweise werden Erdbeeren ausschließlich über solche Absenker vermehrt. Die Enden von Stolonen können sich auch verdicken und Speicherfunktion übernehmen. Das bekannteste Beispiel dafür ist die Kartoffel (■ Abb. 3.11): Die im Boden liegenden, stärke-

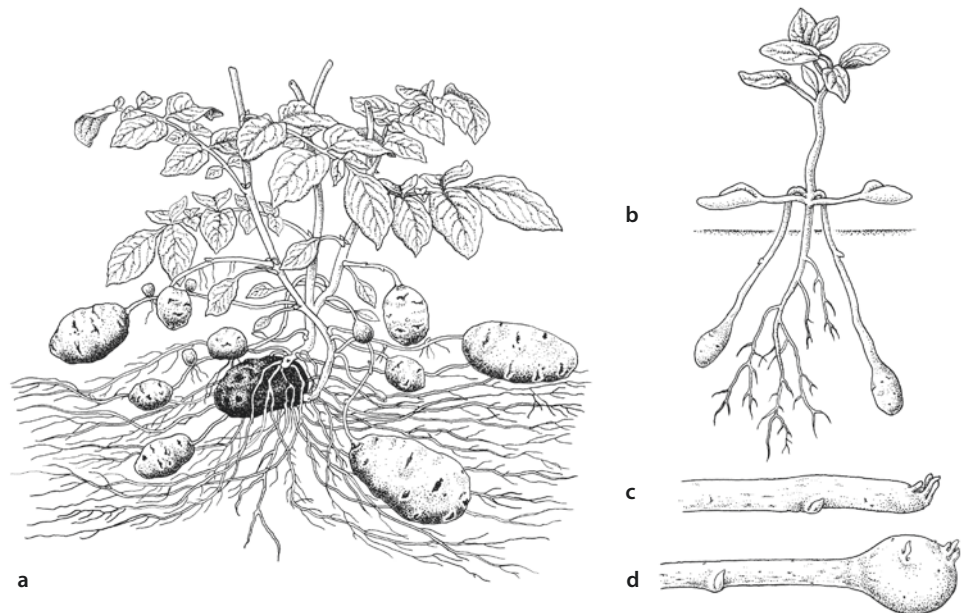
speichernden Enden der Ausläufer schwellen zu Knollen an, deren Augen Sprossknospen entsprechen und nach dem Austreiben zu neuen Pflanzen heranwachsen können (vegetative Vermehrung durch Setzkartoffeln).

Bei einigen Pflanzen wechseln verlängerte und kurz bleibende Internodien entlang der Achse regelmäßig miteinander ab. Das führt hinsichtlich der Blätter zur Bildung von Scheinwirteln, wie sie z. B. bei der Türkenbund-Lilie (*Lilium martagon*) zu beobachten sind.

### 3.2.2 Blattstellungen

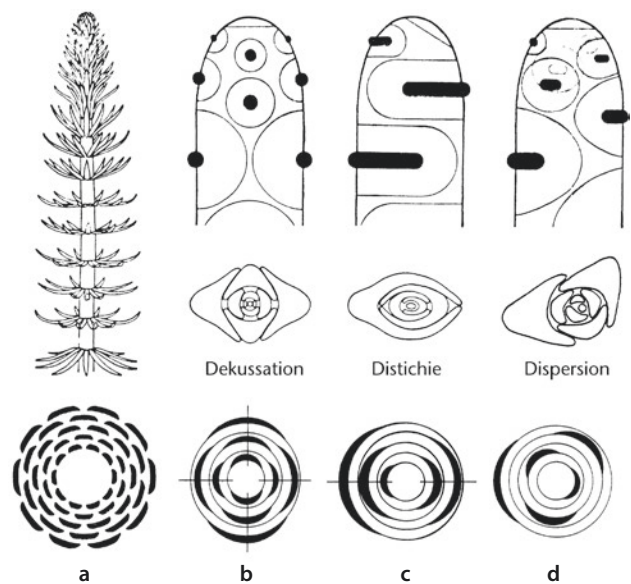
Die Stellung der Blattorgane entlang der Sprossachse ist für viele Arten charakteristisch und dient daher als wichtiges taxonomisches Merkmal. Es gibt also genetische Faktoren, die an der Ausbildung der Blattstellung (**Phyllotaxis**; griech. *táxis*, Anordnung) beteiligt sind. Traditionell wird zwischen wirteliger, zweizeiliger (disticher) und schraubiger (zerstreuter; disperser) Blattstellung unterschieden. Bei der wirteligen Blattstellung trägt jeder Knoten mehr als ein Phylloem, im einfachsten und häufigsten Fall sind es zwei (gegenständige Blattstellung). Bei disticher und disperser Blattstellung steht dagegen nur ein Blatt an einem Knoten. Entwicklungsgeschichtlich bedeutet das, dass bei wirteliger Blattstellung am Sprossvegetationspunkt jeweils zwei oder mehr Blattprimordien gleichzeitig entstehen, bei disticher und disperser Phyllotaxis dagegen alle Blattanlagen sukzessive (einzeln nacheinander) gebildet werden. Zur übersichtlichen schematischen Darstellung der Phyllotaxis

■ **Abb. 3.11** Kartoffelpflanze *Solanum tuberosum*. **a** Ausgewachsenes Exemplar (dunkel die Mutterknolle, aus der sich die Pflanze entwickelt hat). An den Ausläuferknollen (Kartoffeln) sind Niederblätter mit Axillärknospen (Augen) sichtbar. **b** Keimpflanze. Achselsprosse der Keimblätter bereits mit kleinen Endknollen. **c, d** Beginnende Knollenbildung an Ausläuferenden. (a nach H. Schenck; b nach Percival; c, d nach W. Troll)

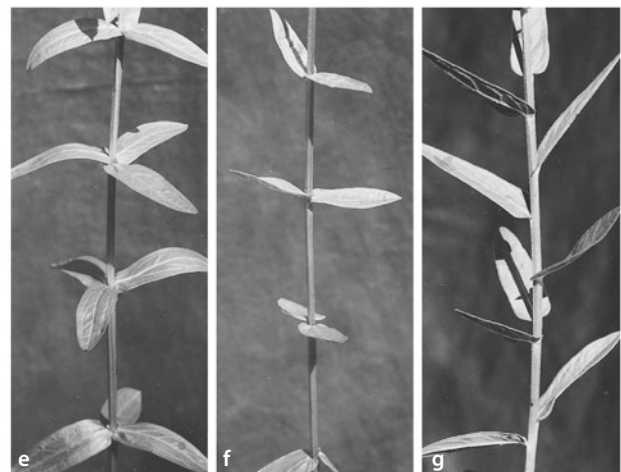


werden gewöhnlich Blattstellungsdiagramme benutzt (■ Abb. 3.12). Es handelt sich dabei um Grundrisse der Sprossachse, in denen aufeinanderfolgende Nodi als konzentrische Ringe dargestellt werden, der älteste mit dem größten Durchmesser. Die Ringe entsprechen gedachten Querschnitten durch die Achsenknoten.

- Die **wirtelige Blattstellung** folgt zwei Gesetzmäßigkeiten:
- **Äquidistanzregel:** Die Winkel zwischen den Blattanlagen, meist auch zwischen den Blättern selbst, sind an einem Knoten stets gleich, die Blätter stehen äquidistant.
- **Alternanzregel:** An aufeinanderfolgenden Knoten stehen die Blätter auf Lücke zwischen den nächstälteren und nächstjüngeren. Erst an jedem zweiten Knoten stehen die Blätter übereinander. Daraus ergeben sich an der Achse charakteristische Längsreihen von Blattorganen, die als **Orthostichen** (Geradzeilen; griech. *orthós*, gerade; *stichos*, Reihe) bezeichnet werden. Die Zahl der Orthostichen ist doppelt so groß wie die Zahl der Blätter an einem Knoten.



■ **Abb. 3.12** Blattstellungstypen. **a** Vielzählig-wirtelige Blattstellung beim Tannenwedel *Hippuris vulgaris* (Spross und Diagramm). **b, c** und **d** Anordnung der Blattanlagen (schwarz) mit Hemmfeldern, in denen sich keine weiteren Blattanlagen bilden können; darunter Knospenquerschnitte und Diagramme. **b** Dekussation (Flieder). **c** Distichie (*Bupleurum rotundifolium*, Doldenblütler). **d** Dispersion (*Centaurea benedicta*, Körbchenblütler). **e–g** Bei manchen Pflanzen kommen am selben Individuum Achsen mit unterschiedlicher Blattstellung vor. Als Beispiel hier dreizählig-wirtelig, dekussiert und dispers beblätterte Achsen des Blut-Weiderich *Lythrum salicaria*. Die Durchbrechung der Alternanzregel in **e** und **f** ist nur scheinbar. Die Sprossachse ist in einzelnen Internodien leicht tordiert (0,5×)



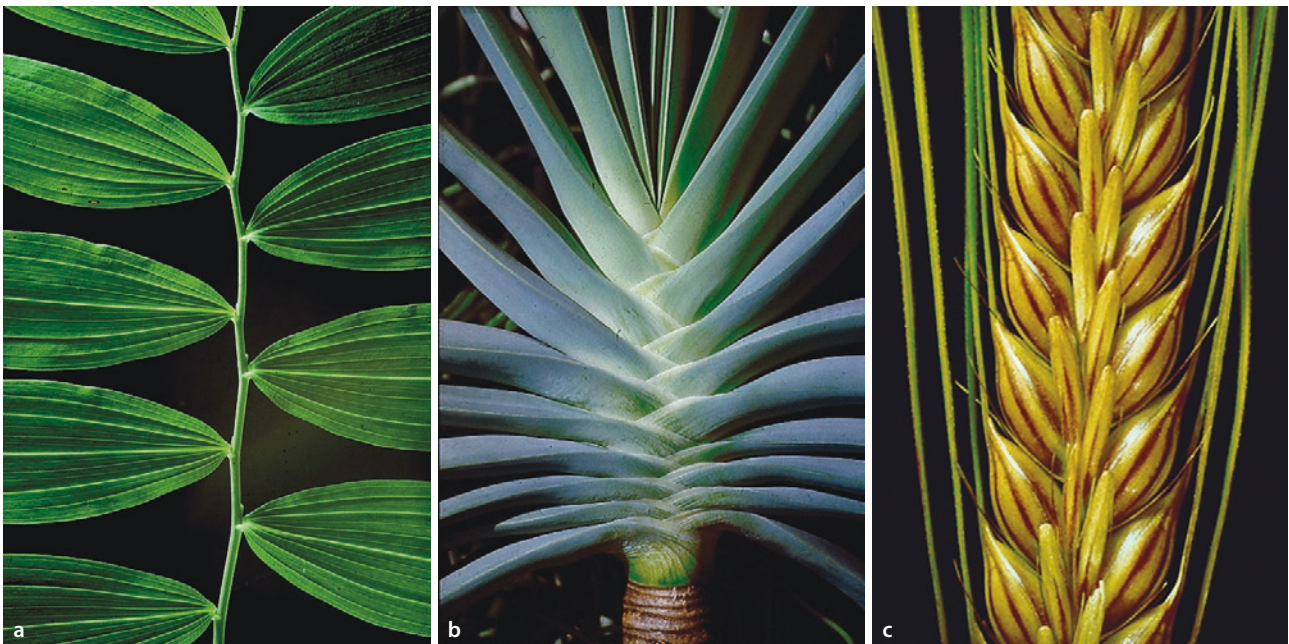


■ **Abb. 3.13** Kreuzgegenständige Blattstellung (Dekussation).  
Strauchveronica *Veronica pinguifolia* (2×)

Äquidistanz- und Alternanzregel gelten unabhängig von der Zahl der Phyllome pro Knoten. Bei gegenständiger Blattstellung ergibt sich **Kreuzgegenständigkeit (Dekussation)**, ■ Abb. 3.13), wie sie z. B. für alle Lippenblütler (Lamiaceen) charakteristisch ist, aber auch für Brennnessel, Ahorn, Esche und Rosskastanie. Bei der Dekussation gibt es vier Orthostichen.

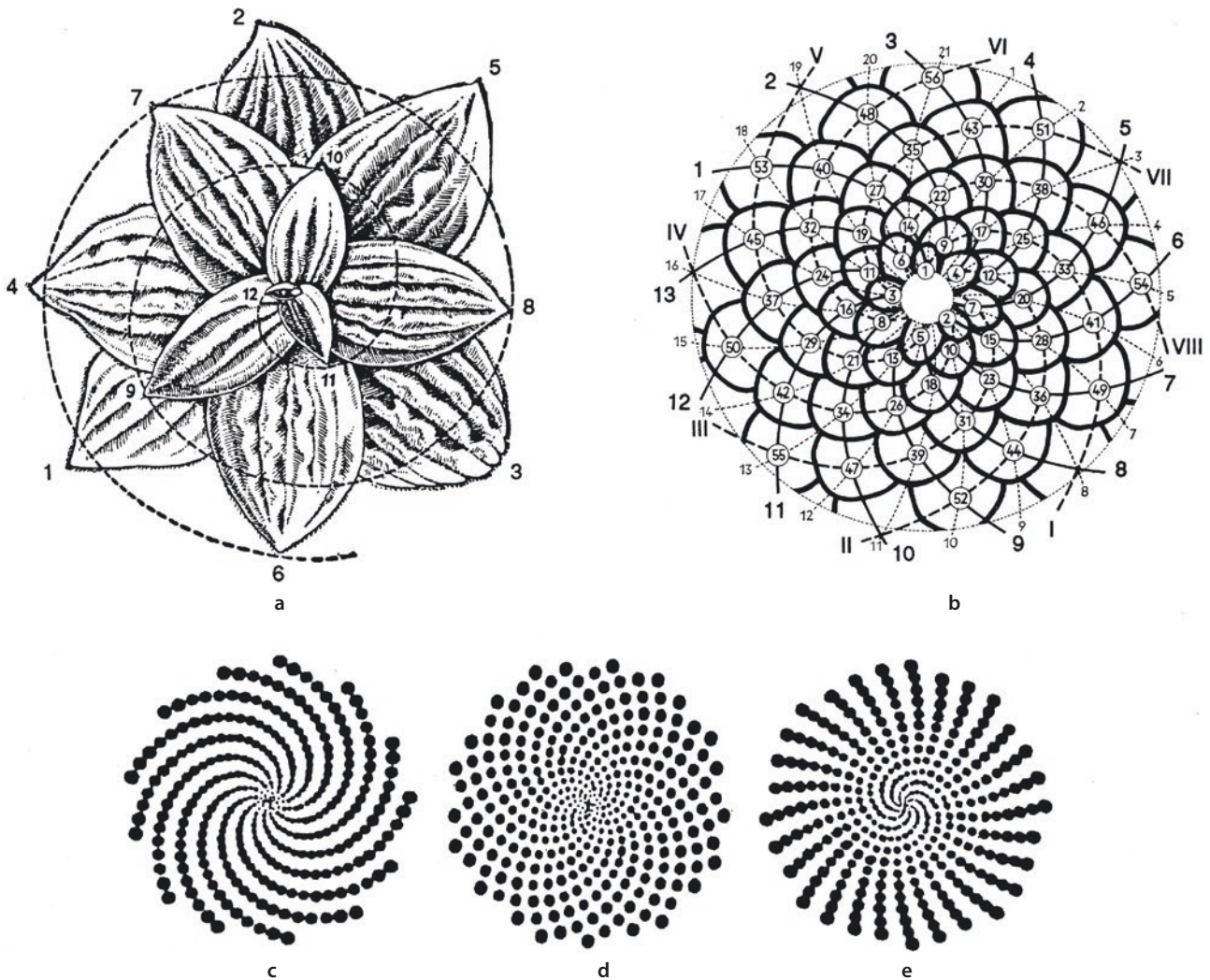
Auch bei der **distichen Blattstellung** gibt es Orthostichen, hier aber nur zwei, denn die Blätter (je eines pro Nodus) stehen an aufeinanderfolgenden Knoten abwechselnd, z. B. rechts/links (■ Abb. 3.14). Der Divergenzwinkel zwischen den Blättern benachbarter Knoten ist also  $180^\circ$ . Distiche Beblätterung ist für viele Monokotyledonen (Gräser, *Iris*, *Gasteria*), viele Fabaceen (z. B. *Vicia*) und für die Ulmen typisch. Außerdem ist sie häufig bei waagrecht wachsenden Zweigen vieler sonst dispers beblätterter Holzgewächse (z. B. Hasel, Linde, Buche). Beim Efeu sind die an Baumstämmen oder Mauern emporwachsenden, mit Haftwurzeln in ihrer Unterlage verankerten Sprosse (► Exkurs 3.5, ■ Abb. 3.77) distich beblättert, die später gebildeten, frei in den Luftraum hinausragenden und blütentragenden Äste dagegen dispers.

Bei **disperser Blattstellung** gibt es keine eindeutigen Orthostichen. Die Blattansatzstellen aufeinanderfolgender Nodi bilden vielmehr eine Schraubenlinie, die bei Internodienstauchung (Blattrosetten, Zapfen, Blütenstände von Korbbblütlern usw.) als Spirale erscheint (■ Abb. 3.15 und 3.16). Der Divergenzwinkel beträgt meistens etwas mehr als  $130^\circ$ , oft ca.  $135^\circ$ . Auch an dispers beblätterten Achsen stehen Blätter entfernter Knoten immer wieder ungefähr übereinander, was man



■ **Abb. 3.14** Beispiele für Distichie. **a** Vielblütige Weißwurz *Polygonatum multiflorum* (0,4×). **b** *Aloe plicatilis*. Die Sprossachse wird erst nach Abfall der fleischigen Blätter sichtbar (0,4×). Bei anderen *Aloe*-Arten, auch bei vielen Lilien, Gräsern, Orchideen usw. werden die beiden Orthostichen durch Drehwuchs der Achse zu Schraubenlinien (Spirodistichie). **c** Gerstenähre (2×). (Aufnahmen: P. Sitte)





**Abb. 3.15** Disperse Blattstellung. **a** Blattrosette des Wegerichs *Plantago media*. Aufeinanderfolge der Blätter entlang der Grundspirale (Divergenzwinkel ca.  $135^\circ$ , entsprechend etwa 38-Stellung;  $0,7\times$ ). **b** Schuppen eines Kiefernzapfens in Reihenfolge ihrer Entstehung nummeriert (1–56). Ausgezogene Linien 1–13 und gestrichelte Linien I–VIII: die für disperse Blattstellungen charakteristischen, zahlreichen Parastichen (Schragzeilen, nicht zu verwechseln mit der einen Grundspirale = Spirostiche). Orthostichen werden nicht gebildet, die dünnen gestrichelten Linien 1–21 sind deutlich gekrümmt. **c–e** Computersimierte Blütenböden. Zwei aufeinanderfolgende Blätter sind jeweils durch den gewählten Divergenzwinkel getrennt, der in D dem Goldenen Winkel von  $137,5^\circ$  entspricht, in C  $136,5^\circ$ , in E  $138^\circ$ . Ein Vergleich mit B oder Abb. 3.16a zeigt, dass bei ungestörter disperser Blatt- bzw. Blütenstellung der dem Goldenen Schnitt entsprechende Winkel genau eingehalten wird. (a nach W. Troll; c–e nach P.H. Richter und H. Dullin)

traditionell mit dem Begriff **Spirostichen** (Schraubenzeilen) bezeichnet und den Orthostichen gegenüberstellt. Freilich sind die Übergänge nicht so klar abgegrenzt, wie diese Begrifflichkeit nahelegt. Häufig kommen bei ein- und derselben Pflanze, abhängig vom Durchmesser der Sprossachse, unterschiedliche Blattstellungen vor. Auch der Windungssinn der Spirale kann selbst bei Trieben ein und derselben Pflanze unterschiedlich sein.

Welche Blattstellungstypen ausgebildet werden, hängt letztendlich von den geometrischen Verhältnissen im Vegetationspunkt ab. Hier entstehen neue Blattprimordien abhängig von der Position der zuvor angelegten, älteren Blattanlagen. Das entstehende Muster wird also von der jeweiligen Größe der entstehenden Blattanlage, aber auch von der Größe des gesamten

Vegetationspunkts bestimmt. Auch wenn die Primordien auf der Oberfläche des Vegetationskegels, die in der morphogenetischen Zone verfügbar ist, so eng wie möglich beisammenliegen und daher häufig hexagonale Muster (hexagonale Dichtestpackung; **Abb. 3.17, 1**) ausbilden, wird doch ein Mindestabstand eingehalten. Ein neues Primordium entsteht also „auf Lücke“ zwischen den bereits angelegten Primordien, nachdem der Vegetationskegel zuvor durch weiteres Wachstum größer geworden ist. Es gibt eine intensive Debatte darüber, worauf das Hemmfeld in der Nachbarschaft eines Primordiums zurückgeht. Ein Modell geht von mechanischen Spannungen in dem durch die straffe Epidermis begrenzten Vegetationskegel als ordnendes Prinzip aus. In der Tat konnte man durch Auftragen



■ **Abb. 3.16** Beispiele für disperse Blattstellung. **a** Blütenkorb der Sonnenblume *Helianthus annuus*. Die über 1000 Röhrenblüten des scheibenförmigen Blütenstands blühen nacheinander von außen nach innen (morphologisch: von „unten“ nach „oben“). Sie stehen in den Achseln von Spreublättern und geben daher deren disperse Stellung mit zahlreichen Parastichen wieder (0,25×). **b** Blattrosette von *Aeonium manriqueorum* (1,2×). **c** Zweige der Tanne (von unten gesehen). Charakteristische Wachsstreifen an den Nadelblättern sind zweizeilig benadelt (gescheitelt). Das erscheint auf den ersten Blick als Distichie, ein genauer Blick auf die Ansatzstellen zeigt jedoch die disperse Stellung, die nur später durch entsprechende Wachstumsbewegungen in zwei Reihen angeordnet wird (2×). (Aufnahmen: P. Sitte)

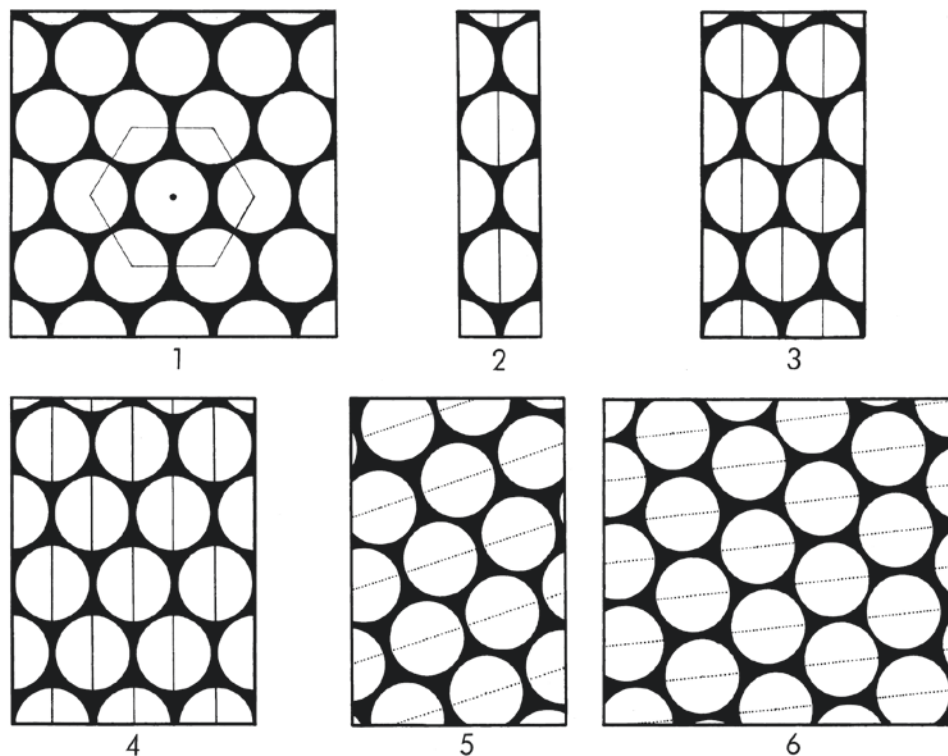
von expansinbeschichteten Mikropartikeln Primordien auch ektopisch (also außerhalb des natürlichen Orts) erzeugen (Expansin ist ein Protein, das die Wasserstoffbrücken zwischen den Cellulosemikrofibrillen

auflöst und so die Dehnbarkeit der Zellwand erhöht). Inzwischen ließ sich jedoch zeigen, dass die jungen Primordien untereinander um das Pflanzenhormon Auxin konkurrieren, sodass in der Nachbarschaft eines bereits gebildeten Primordium keine neue Blattanlage entstehen kann. Welche Blattstellung aus dieser **iterativen Musterbildung** hervorgeht, hängt damit ab vom Größenverhältnis zwischen Blattanlage und Umfang des Vegetationskegels, der Größe des Hemmfeldes und vom zeitlichen Verhältnis zwischen Zellteilung und Zelldifferenzierung (das durch die Aktivität der Stammzellen gesteuert wird). Je nach Verhältnis dieser drei Parameter können mehrere Primordien gleichzeitig angelegt werden, was sich später in der Bildung von Orthostichen niederschlägt. Gibt es dagegen einen deutlichen zeitlichen Unterschied, entstehen dagegen spirale Anordnungen.

**Musterbildungen** der hier beschriebenen Art sind bei Pflanzen (und Tieren) häufig. Bekannte Beispiele auf Ebene der Gewebe sind die Anordnung von Spaltöffnungen oder von Haaren an Blattepidermen. Meistens berühren sich dabei allerdings die Musterelemente nicht unmittelbar und Anordnungen ähnlich hoher Regelmäßigkeit und Symmetrie wie bei den Blattprimordien kommen nur selten zustande. Dennoch liegt solchen Mustern stets das gleiche Bildungsprinzip zugrunde: Jedes einmal entstandene Musterelement verhindert in seiner unmittelbaren Umgebung (innerhalb eines begrenzten **Hemmfeldes**) die Entstehung weiterer gleichartiger Elemente. Solche können sich also nur außerhalb vorhandener Hemmfelder bilden, was bei gegebener Bildungstendenz auch tatsächlich im kleinstmöglichen Abstand geschieht. So entsteht schließlich eine Dichtestlage von Hemmfeldern und damit ein Muster, das sich durch annähernd gleiche Abstände zwischen benachbarten Elementen als regelmäßiges Muster (**Sperreffektmuster**) ausweist und von Zufallsmustern (z. B. ausgestreute Körner) leicht unterschieden werden kann (► Abschn. 15.2).

### 3.2.3 Rhizome

Viele krautige Pflanzen besitzen unterirdische Sprossachsen, die als Rhizome (Erdsprosse, Wurzelstöcke) bezeichnet werden. Diese wachsen im Boden vorwiegend horizontal und können von Wurzeln durch ihre Genese und den Bau ihres Vegetationspunkts unterschieden werden. Außerdem sind die Leitbündel im Gegensatz zu Wurzeln peripher angeordnet. Als weiteren Unterschied weisen Rhizome Blattorgane bzw. Blattnarben auf. Die Blätter von Rhizomen sind meistens schuppenartige und/oder vergängliche **Niederblätter**. Rhizome ermöglichen eine sichere Überwinterung im schützenden Boden und dienen deshalb oft der Stoffspeicherung (Weißwurz, Schwertlilie; ■ Abb. 3.18b, c, e). Rhizome bilden sprossbürtige Wurzeln und verzweigen sich von Zeit zu Zeit. Da ältere Rhizomsegmente nach und nach absterben, führt das zu vegetativer Vermehrung: Von einer Rhizompflanze ausgehend kann sich ein weit verzweigtes Netzwerk von Tochterrhizomen bilden, das schließlich große Bodenflächen durchwuchert und unter Umständen sehr alt wird,



■ **Abb. 3.17** Blattstellungen können auf hexagonale Dichtestlage der Blattanlagen am Vegetationskegel zurückgeführt werden. Wird vereinfachend angenommen, dass alle Blattprimordien gleich groß und kreisrund sind, während der Vegetationskegel ein Zylinder ist, dessen Oberfläche längs aufgeschnitten und flach ausgebreitet wird, dann stellen die Teilbilder folgende Situationen dar: 1 hexagonales Muster bzw. vierzählige Wirtel an fünf aufeinanderfolgenden Knoten; 2 Distichie; 3 Dekussation; 4 dreizählige Wirtel (z. B. Oleander, Balsamine); 5, 6 Dispersion: 38- bzw. 25-Stellung. Orthostichen (durchgezogene Linien) treten bei wirteligen Blattstellungen und Distichie auf (1–4), nicht aber bei Dispersion, wo das hexagonale Primordienmuster schräg zur Sprossachse steht (punktierte Linien in 5 und 6: Grundspirale). (Nach P. Sitte)

obwohl die oberirdischen Pflanzenteile alljährlich absterben (z. B. Einbeere, Maiglöckchen, Schilf; Busch-Windröschen, Wald-Bingelkraut, viele Primeln; Adlerfarn). Hier zeigt sich, dass sich die Definition des Begriffs „Individuum“ bei Pflanzen grundsätzlich von der bei Tieren unterscheidet, was auch evolutionäre Folgen hat (► Abschn. 17.1.3.3).

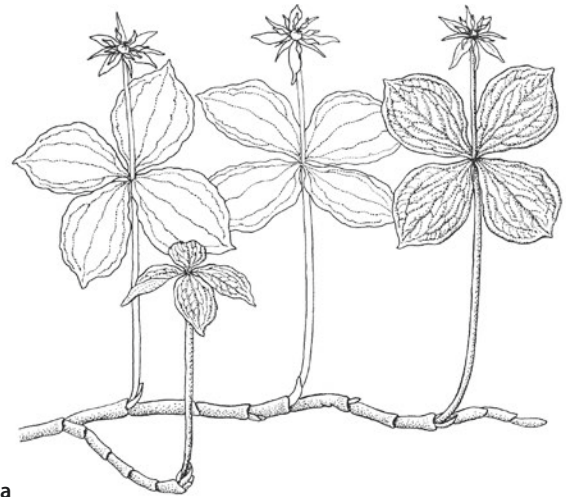
### 3.2.4 Lebensformen

Die Rolle der Rhizome als Überwinterungsorgane weist auf ein ökomorphologisches Problem aller Pflanzen in Zonen mit ausgeprägten Jahreszeiten hin: die Anpassung an sich regelmäßig ändernde Umweltbedingungen. Je nach geografischen Gegebenheiten stehen dabei unterschiedliche Umweltfaktoren im Vordergrund. Besonders wichtig sind in der Regel die Verfügbarkeit von Wasser (► Abschn. 22.5) und/oder die Temperatur (► Abschn. 22.3). Für die mitteleuropäische Flora und andere Floren in entsprechenden Klimaten hat der Temperaturwechsel zwischen Winter- und Sommermonaten zu einer Reihe besonderer Anpassungsstrategien geführt, die unter dem Begriff Lebensformen zusam-

mengefasst werden. Diese Lebensformen haben nichts mit taxonomischen Einheiten zu tun und spiegeln daher auch nicht die Verwandtschaftsverhältnisse wider. Es handelt sich letztlich um rein konvergente Formen. Entscheidend ist dabei, in welcher Weise die empfindlichen Sprossvegetationspunkte winterliche Frostperioden überstehen können. Folgende Lebensformen werden unterschieden (■ Abb. 3.19):

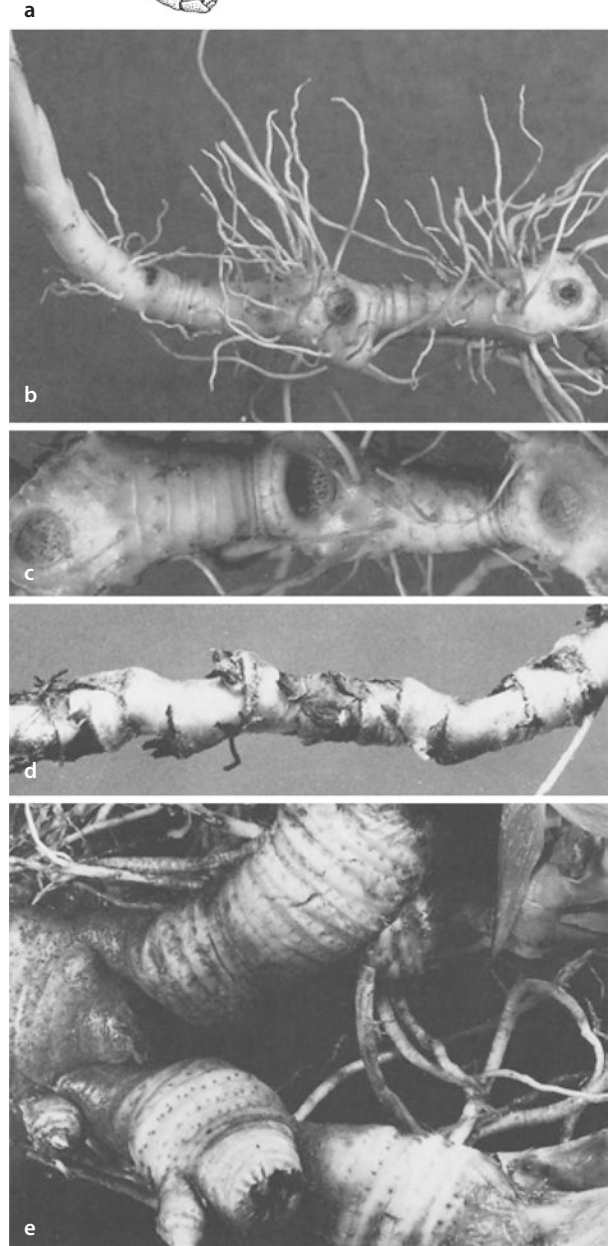
— **Phanerophyten** sind Bäume und Sträucher (Holzgewächse), deren Sprossknospen nicht nur oberhalb des Bodens, sondern auch noch über der schützenden Schneedecke überwintern (griech. *phanerós*, offen sichtbar). Die Apikalmeristeme sind frostresistent. Vor dem Vertrocknen sind sie durch fest zusammenschließende Knospenschuppen geschützt. Diese trockenen, derben und besonders einfach gebauten Blattorgane sind häufig durch Harze bzw. gummiartige oder schleimige Ausscheidungen von Drüsenhaaren verklebt und fallen im Frühjahr ab. Die dadurch entstehenden dichtstehenden Narben bilden an den fortwachsenden Trieben charakteristische Ringelzonen, die die Grenzen der jährlichen Zuwächse markieren (■ Abb. 3.20). Je nachdem, ob auch die Blattorgane frostfest sind oder nicht, wer-

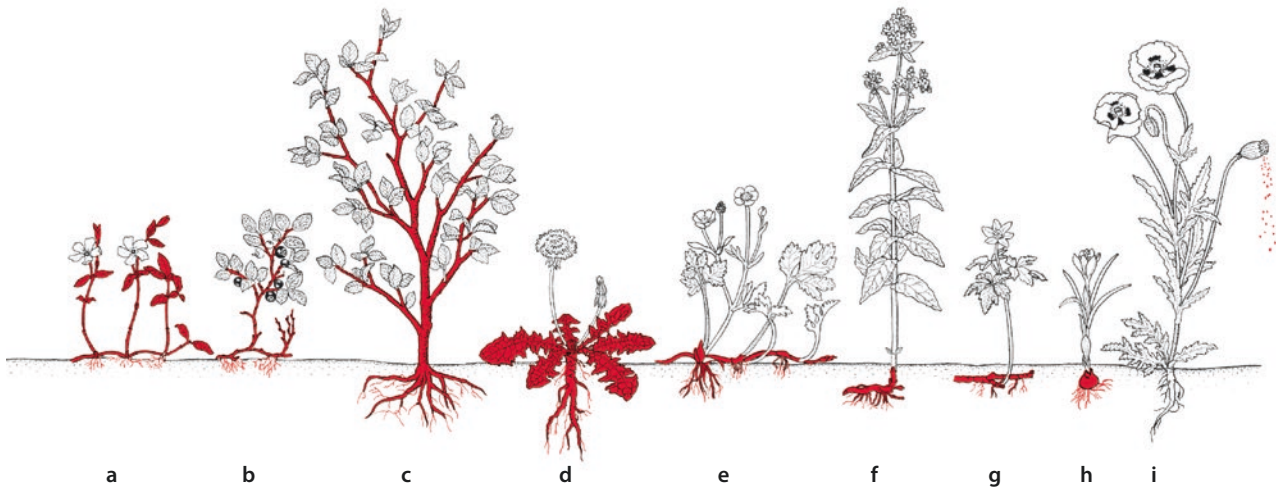
■ **Abb. 3.18** Rhizome. **a** Bei der Einbeere *Paris quadrifolia* sind die oberirdischen, grünen Triebe Seitenachsen des Rhizoms. *Paris* ist eine monopodiale Rhizomstaude (▶ Abschn. 3.2.4). **a-c**: Blütentriebe von drei aufeinanderfolgenden Jahrgängen. **b, c** Bei der Vielblütigen Weißwurz *Polygonatum multiflorum* bildet dagegen die Terminalknospe des Rhizoms alljährlich einen oberirdischen, blühenden Trieb, der zuletzt abstirbt und die charakteristischen Narben hinterlässt (C, 1,5×), denen die Pflanze ihren volkstümlichen Namen (Salomonsiegel) verdankt. Das Rhizom wächst sympodial weiter, d. h. durch Austreiben einer Seitenknospe. **d** Rhizom von *Viola odorata* mit dunklen Resten von Niederblättern und deutlicher Metamerie von Knoten und Internodien (2×). **e** Verzweigtes Speicherrhizom von *Iris* mit dichtstehenden, queren Blattnarben und darin noch erkennbaren Leitbündelstümpfen (0,6×). (a nach A. Braun; Aufnahmen: P. Sitte)



den immergrüne und sommergrüne Phanerophyten unterschieden. Bei ausdauernden Pflanzen mit Verbreitungsgebieten außerhalb frostgefährdeter Zonen, z. B. am Mittelmeer, überwiegen immergrüne Gewächse.

- **Chamaephyten**, die Halb- und Zwergsträucher, tragen ihre Erneuerungsknospen knapp über dem Boden (griech. *chamaiphýēs*, niedrig wachsend). Sie genießen so einen wirksamen Frostschutz durch die winterliche Schneedecke (Schnee ist wegen seines hohen Luftgehalts ein sehr schlechter Wärmeleiter). In diese Gruppe gehören viele niederliegende und kriechende Holzpflanzen (**Spaliersträucher**) sowie die **Polsterpflanzen** (■ Abb. 3.21, ■ Abb. 24.12g und 24.28a) der nordischen Tundra und des Hochgebirges, aber auch z. B. *Erica carnea* und das Heidekraut *Calluna*.
- **Kryptophyten** (griech. *kryptós*, verborgen; **Geophyten** oder Staudengewächse) besitzen unterirdische Achsenorgane, d. h. ihre Erneuerungsknospen liegen im Boden. Nach den häufigsten Formen werden Rhizom- und Zwiebelgeophyten unterschieden. Die oberirdischen Triebe (Schäfte) mit Laubblättern und Blüten werden jedes Jahr neu gebildet (wofür die Speicherstoffe der Rhizome/Zwiebeln benötigt werden) und gehen spätestens bei Winteranbruch wieder zugrunde. Oft überlebt allerdings eine grundständige Blattrosette.
- **Hemikryptophyten** nehmen eine Zwischenstellung zwischen Chamae- und Kryptophyten ein. Ihre Erneuerungsknospen liegen unmittelbar an der Bodenoberfläche und sind durch Schnee, abgefallenes Laub oder Grasbüschel im Winter geschützt. Zu ihnen zählen viele Gräser (auch das Wintergetreide), Rosettenpflanzen (Wegerich, Löwenzahn) und Ausläufergewächse (Erdbeere, Kriechender Hahnenfuß), sowie hochwüchsige Stauden, deren Erneuerungsknospen an der Basis absterbender oberirdischer Achsen liegen (Schaftpflanzen wie die Brennnessel, Gewöhnlicher Gilbweiderich *Lysimachia vulgaris*).

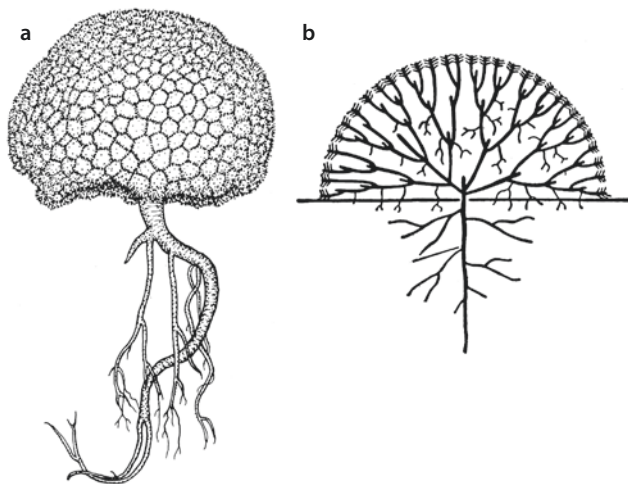




■ **Abb. 3.19** Lebensformen. Die rot gezeichneten Pflanzenteile überwintern, während die übrigen im Herbst absterben. **a, b** Chamaephyten: Immergrün *Vinca* und Heidelbeere *Vaccinium*. **c** Phanerophyt: Buche. **d–f** Hemikryptophyten. **d** Rosettenpflanze: Löwenzahn *Taraxacum*. **e** Ausläuferstaude: *Ranunculus repens*. **f** Schaftpflanze: *Lysimachia*. **g, h** Kryptophyten. **g** Rhizomgeophyt: *Anemone*. **h** Knollengeophyt: *Crocus*. **i** Therophyt: Klatsch-Mohn *Papaver rhoeas*. (Nach H. Walter)



■ **Abb. 3.20** Ringelzonen an einem Buchenzweig, der sieben Jahre lang als Kurztrieb gewachsen war, dann aber als Langtrieb weiterwuchs (mit seitlichem Kurztrieb; 2,4×; vgl. auch ■ Abb. 3.9c). (Aufnahme: P. Sittte)



■ **Abb. 3.21** Polsterwuchs. **a** *Azorella selago*, ein Doldenblütler der Kerguelen-Inseln im stürmischen südlichen Indischen Ozean (0,2×). **b** Sympodiales Sprosssystem bei Polsterpflanzen. (a nach A.F.W. Schimper; b nach W. Rauh)

– **Therophyten** (griech. *théros*, Sommer) verzichten auf ausdauernde Achsenorgane und überwintern als Samen. Diese sind durch ihren geringen Wassergehalt besonders kälteresistent. Zugleich enthalten sie die für das Auskeimen erforderlichen Nährstoffe im Embryo selbst (Kotyledonen) oder in einem besonderen Nährgewebe, dem Endosperm bzw. Perisperm. Die Therophyten sind die eigentlichen **Kräuter**: Sie sterben nach der Samenreife gemäß einem internen Entwicklungsprogramm ganz ab. Unter ihnen gibt es einjährige (**Annuelle**) und zweijährige (**Bienne**; lat. *ánnus*, Jahr) Pflanzen. Während die einjährigen Kräuter vor allem als Ruderalpflanzen in Erscheinung treten, d. h. als Pflanzen, die unbebaute Äcker, Schuttplätze oder ähnliche Habitate rasch besiedeln (lat. *rudus*, Schutt), finden sich zweijährige Rosettenpflanzen auch in stabileren Pflanzengesellschaften. Viele unserer Kulturpflanzen stammen von therophytischen Vorfahren ab, die daher mit diesen Kulturpflanzen als sogenannte Unkräuter um dasselbe Habitat, die vom Menschen geschaffenen, baumfreien Äcker, konkurrieren.

### 3.2.5 Verzweigung der Sprossachse

#### 3.2.5.1 Dichotome und axilläre Verzweigung

Im Gegensatz zu den Samenpflanzen kommt bei Farne eine axilläre Verzweigung nur selten vor. Auch bei Farnen zeichnen sich solche Verzweigungen aber meist durch eine feste Lagebeziehungen zwischen Blattbasen und Seitenknospen aus (**phyllomkonjunkt**): Knospen befinden sich z. B. schräg unterhalb der Blattansatzstellen.

■ **Abb. 3.22** Seriale Beiknospen stehen an der Achse übereinander, wobei entweder die obersten am größten sind (absteigend: **a** Forsythie, 3,5×; **b** Brombeere, 2×) oder die untersten (aufsteigend: **c** *Lonicera xylosteum*, 5×). Nebeneinanderstehende Beiknospen (wie sie z. B. als „Hände“ des Bananenfruchstands hervortreten oder an Knoblauchzwiebeln beobachtet werden können, wo die „Zehen“ aus ihnen hervorgehen) werden als laterale Beiknospen bezeichnet. (Aufnahmen: P. Sitte)



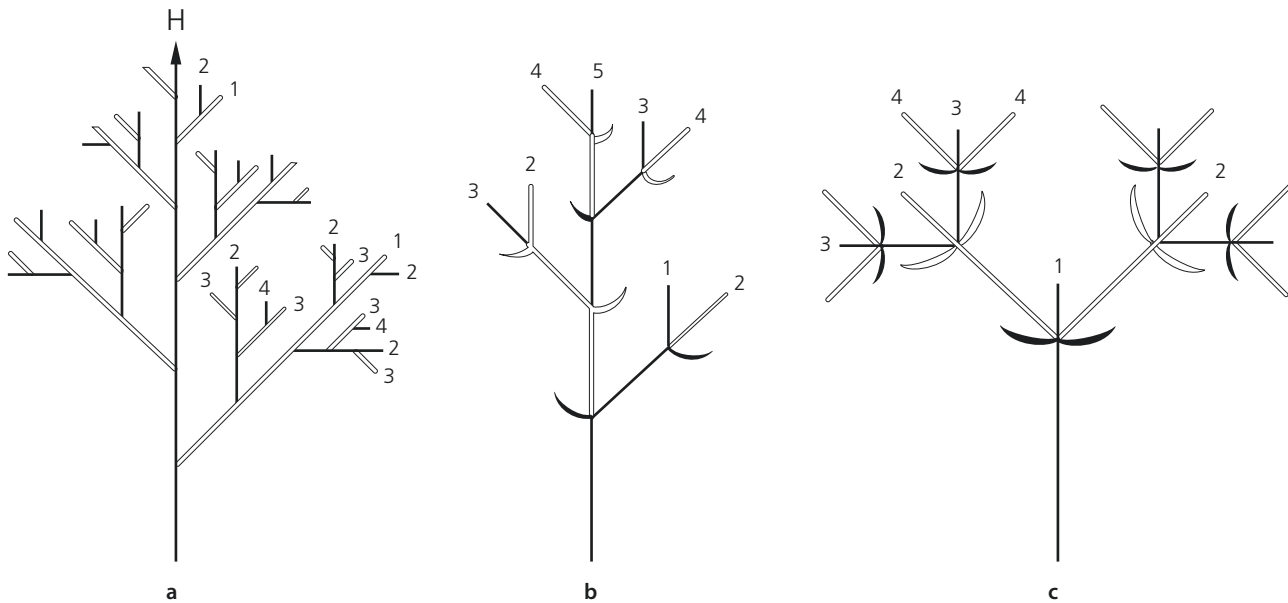
Eine grundsätzlich andere Verzweigungsart ist die **Dichotomie**, die auf einer Teilung des Scheitelmeristems beruht (■ Abb. 19.51). Während die phyllomkonjunkte Verzweigung in der Zone der Blattprimordien und damit seitlich am Vegetationskegel angelegt wird, erfolgt die Dichotomie direkt in der Initialenzone des Scheitelmeristems. Dichotomie kommt häufig bei den Bärlappgewächsen vor (■ Abb. 19.112g), ist aber gelegentlich auch bei Farnen anzutreffen. Durch Dichotomie entstehende Verzweigungssysteme heißen **Dichokladien** (griech. *dichós*, zweifach, und *kládion*, Zweig).

### 3.2.5.2 Axilläre Verzweigungssysteme

Bei Samenpflanzen ist **axilläre** (achselständige) **Verzweigung** die Regel: Seitentriebe wachsen aus den Achseln von Blättern hervor. Die betreffenden Blätter werden im vegetativen Bereich als Trag- oder Deckblätter bezeichnet, in Blütenständen als Hochblätter. Während sich Achselknospen bei Nadelhölzern

nur über den Ansatzstellen relativ weniger Nadeln befinden, sind bei Angiospermen im vegetativen Bereich alle Blattachsen mit Seitenknospen besetzt. Manchmal werden in einer Blattachsel sogar mehrere Knospen angelegt, man spricht dann von **Beiknospen** (■ Abb. 3.22).

Welche Achselknospen austreiben und wie stark sich die dabei entstehenden Seitenachsen entwickeln und ihrerseits verzweigen, ist bei allen Gefäßpflanzen in artgemäßer Weise umweltabhängig reguliert und steht unter hormoneller Kontrolle (► Kap. 17). Solche systemisch kontrollierten Entwicklungsprozesse, sogenannte **Korrelationen** (► Kap. 16), entscheiden auch über aufrechtes (**orthotropes**), schräges oder waagrechtes (horizontales, **plagiotropes**) **Wachstum** von Trieben. Aus der Gesamtheit dieser Entwicklungsprozesse ergeben sich charakteristische, artgemäße Verzweigungssysteme, die den Gesamteindruck einer Pflanze, ihren **Habitus** (lat. Aussehen, Gestalt), wesentlich prägen.



■ **Abb. 3.23** Verzweigungstypen. **a** Monopodialer Sprossachsenbau mit seitlicher (racemöser) Verzweigung: H Hauptachse, 1–4 Seitenachsen 1.–4. Ordnung, sympodiale Verzweigung. **b** Monochasium. **c** Dichasium: 1 Primärachse, 2–5 Seitenachsen

Bei vielen Verzweigungssystemen bleiben die Seitentriebe in ihrem Wachstum gegenüber der Mutterachse zurück. Solche Verzweigungssysteme sind hierarchisch aufgebaut (Hauptachse, Seiten- oder Nebenachsen 1., 2., ...,  $n$ . Ordnung) und werden als **monopodiale Systeme** bezeichnet (■ Abb. 3.23a). Physiologisch geht diese Hierarchie auf eine Unterdrückung der Seitenachsen durch das Apikalmeristem der Hauptachse zurück (**Apikaldominanz**). Diese hängt mit dem gerichteten Transport des Phytohormons Auxin zusammen. Besonders eindrücklich lässt sich das bei der Fichte beobachten: Der orthotrope, radiärsymmetrische Stamm ist die beherrschende Hauptachse (das Monopodium) während die Seitentriebe (als Äste und Zweige ihrerseits wieder monopodial verzweigt) plagiotrop (also in einem bestimmten Winkel zur Schwerkraft) wachsen. Der Gesamtumriss des Baumes ist wegen der Dominanz der Apikalknospe spitz-kegelförmig. Die meisten Nadelhölzer sind im Grunde ähnlich gestaltet (und monopodial verzweigt). Auch in den Kronen vieler Laubbäume herrscht trotz des anderen Habitus monopodiale Verzweigung (z. B. bei Pappel, Esche, Ahorn).

In anderen Fällen wachsen die Seitenachsen stärker als die Mutterachse. Häufig verkümmert in solchen Fällen die Terminalknospe oder sie bildet eine Blüte, einen Blütenstand oder eine endständige Ranke, sodass kein weiteres Längenwachstum möglich ist. Die Fortsetzung des Achsensystems wird dann von Seitenknospen bzw. ihren Trieben übernommen: Es bildet sich ein **sympodiales System** aus (■ Abb. 3.23b, c).

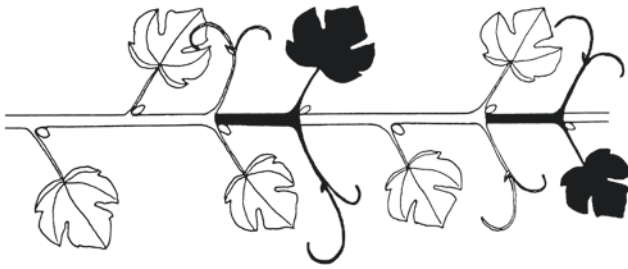
Das griechisch-lateinische Wort Podium (Ständer) hat in diesem Zusammenhang die Bedeutung „Achsglied“. Bei Sympodien ist das Verzweigungssystem aus gleich kräftigen Achsgliedern (Phytomere) unterschiedlicher Ordnung zusammengesetzt, während es bei Mono-

podien eine dominierende Hauptachse gibt und die Seitenachsen ihrem abnehmenden Rang (ihrer zunehmenden Ordnungszahl) entsprechend immer schwächer ausgebildet werden. Dieser Zustand bleibt auch bei fortgesetztem Wachstum des Gesamtsystems erhalten.

Der häufigste Fall eines Sympodiums ist das **Monochasium**, bei dem ein einziger Seitentrieb die blockierte Hauptachse übergipfelt und so das Wachstum des Gesamtsystems fortsetzt. Nach begrenztem Längenwachstum bleibt aber auch dieses Achsglied aus gleichen Gründen stecken wie die ursprüngliche Hauptachse. Es kommt erneut zur Übergipfelung durch eine Seitenachse der Seitenachse usw. (■ Abb. 3.23b). Meist stellen sich die Übergipfelungstribe in die Wachstumsrichtung der Mutterachse, sodass Monochasien oft nur durch genauere Untersuchung von Monopodien unterschieden werden können.

Stämme und Äste vieler Laubbäume sind Sympodien. Das gilt z. B. für Linde, Buche, Hainbuche, Ulme, Edelkastanie und Hasel. Die an den Triebenden winterlicher Zweige dieser Holzgewächse kräftig ausgebildete, vermeintliche Terminalknospe ist in Wirklichkeit eine (fast) terminal stehende Seitenknospe. Die Endknospe ist verkümmert und meist abgefallen. Ein weiteres Beispiel für sympodial-monochasiale Sprosssysteme liefert die Weinrebe (■ Abb. 3.24). Natürlich können nicht nur oberirdische Sprossachsen, sondern auch Rhizome monopodial oder sympodial-monochasial verzweigt sein (■ Abb. 3.18a–c).

Seltener als Monochasien sind **Dichasien** und **Pleiochasien**, bei denen zwei bzw. mehrere gleichrangige Seitentriebe die blockierte Mutterachse übergipfeln (■ Abb. 3.23c). Bekannte Beispiele für Dichasien sind die Achsensysteme von Flieder und Mistel (■ Abb. 19.214), sowie die Verzweigungssysteme vieler Nelkengewächse, bei denen Terminalknospen regelmäßig mit der Bildung von Blüten verbraucht werden (■ Abb. 19.217d). Der enge Zusammenhang, der bei axillärer Verzweigung zwi-



■ **Abb. 3.24** Monochasium der Weinrebe *Vitis vinifera*. Aufeinanderfolgende Sympodialglieder, abwechselnd hell und dunkel gezeichnet, enden als Ranken. Die in den Achseln terminaler Blätter von Sympodialgliedern stehenden Knospen sind serielle Beiknospen – die Geizen der Winzer, deren Entfernung, das Ausgeizen, eine wichtige, arbeitsintensive Maßnahme der Rebpflege darstellt. (Nach A.W. Eichler, verändert)

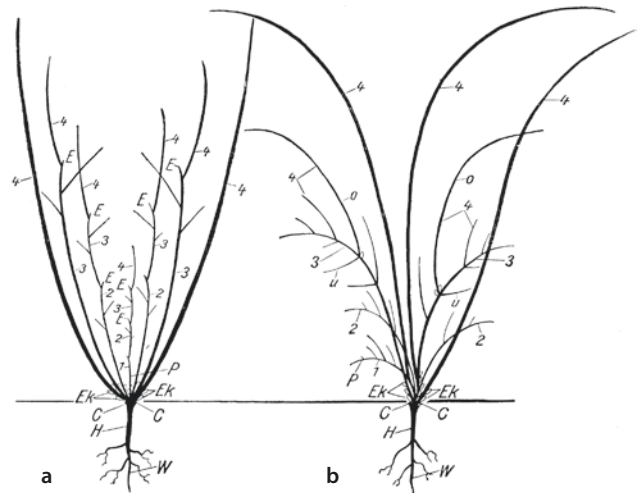
schen Phyllotaxis und Achsenverzweigung besteht, wird hier dadurch unterstrichen, dass Dichasien bei Pflanzen mit dekussierter Blattstellung auftreten.

Wird bei Monopodien die Terminalknospe durch äußere Einflüsse zerstört, übernimmt gewöhnlich die nächstliegende Seitenknospe deren Rolle. Das weitere Wachstum erfolgt danach an dieser Stelle zwangs- und ausnahmsweise monochasial. Viele Pflanzen wechseln aber auch unter normalen Umständen in Abhängigkeit von inneren Faktoren zwischen mono- und sympodialer Verzweigung. Besonders häufig kommt das beim Übergang von der vegetativen in die florale Entwicklungsphase vor.

Dass die primäre Achse eines Keimlings monopodial bis zur Bildung einer terminalen Blüte fortwächst, ist selten (z. B. beim Mohn). Viel häufiger werden Blüten erst von Seitentrieben höherer Ordnung gebildet, sodass sich charakteristische **Sprossfolgen** ergeben. Beispielsweise trägt der Breitwegerich, *Plantago major*, an seiner ersten Achse nur eine grundständige Blattrosette, an den Seitenachsen 1. Ordnung unscheinbare Hochblätter und erst an den Enden der in den Hochblättern entstehenden kurzen Axillärtriebe die Blüten. Der Wegerich ist eine dreiachsige Pflanze. Bei vielen Bäumen können erst Achsen sehr viel höherer Ordnung Blüten bilden. Es dauert daher oft mehrere Jahre, bis Holzgewächse zur Blühreife herangewachsen sind.

### 3.2.5.3 Wuchsformen bei Holzgewächsen: Strauch und Baum

Der Habitus von **Sträuchern**, die Buschform, ergibt sich dadurch, dass die an der Basis von Trieben stehenden Knospen bzw. Seitentriebe in ihrem Wachstum stärker gefördert sind als die weiter oben sitzenden (**Basitonie**) (■ **Abb. 3.25**). Sträucher können sich daher in jeder Vegetationsperiode von unten her durch kräftige Neutriebe (Schösslinge) verjüngen: Sie verfügen über eine basale Erneuerungs- oder Innovationszone. Die Äste verzweigen sich besonders gegen ihre Enden hin nur schwach. Sie haben in den meisten Fällen eine begrenzte Lebensdauer und Wuchshöhe. Die holzige Strauchbasis (der Schoss), aus dem alljährlich neue Schösslinge austreiben, wächst nach und nach zu einem zwar kurzen, aber dickknorrigen **Xylopodium** (griech. Holzständer) heran. Das Verzweigungssystem der Sträucher ist grundsätzlich sympodial.



■ **Abb. 3.25** Wuchsform und Verzweigung bei Sträuchern. **a** Hasel *Corylus avellana*. **b** Holunder *Sambucus nigra*. Wurzelsystem mit Hauptwurzel nur angedeutet. – P Primärsprosse, 1–4 einzelne Jahrestriebe, o geförderte oberseitige Äste, u gehemmte unterseitige Äste, E abgestorbene Triebenden der Sprossgenerationen, Ek Knospen in der Erneuerungszone des Xylopodiums, C Kotyledonarknoten, H Hypokotyl, W Hauptwurzel. (Nach W. Rauh)

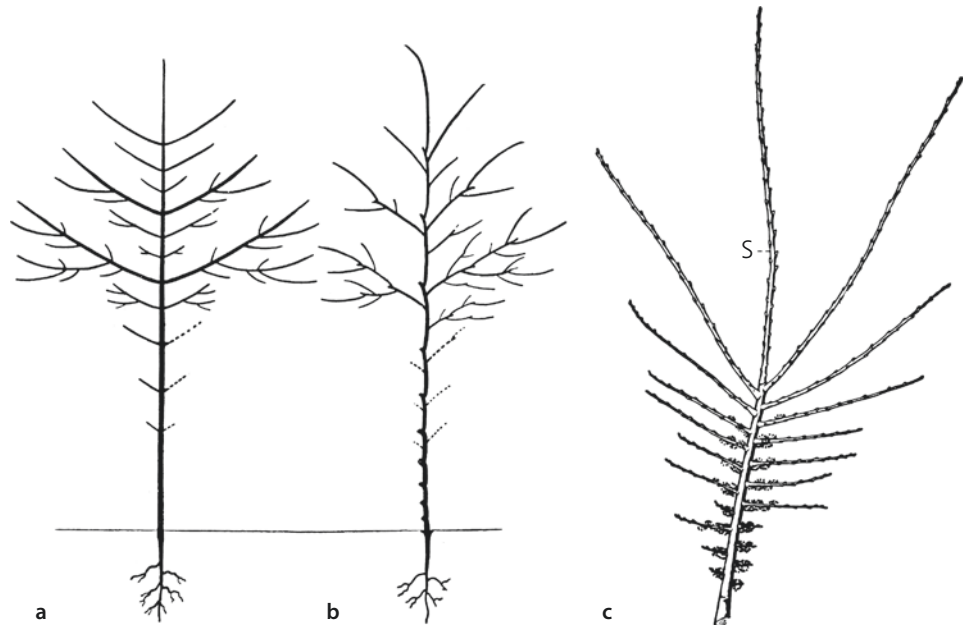
Monopodiale oder monochasiale Achsensysteme der **Bäume** zeigen **Akrotonie**. Hier werden im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Sträuchern die Terminalknospen und die ihnen nächst stehenden oberen bzw. äußeren Seitenknospen am stärksten gefördert (■ **Abb. 3.26**; griech. *ákros*, oberst, äußerst; *tónos*, Spannung, Betonung). Der jährliche Zuwachs erfolgt also überwiegend in den peripheren Bereichen der Krone, die von einem einheitlichen Stamm getragen wird.

Der unterschiedliche Habitus der Nadelbäume (Gymnospermenbäume) und der Laubbäume (Angiospermen-, genauer Eudikotyledonenbäume) beruht darauf, dass sich bei Laubbäumen die ältesten Seitentriebe bzw. Äste aus frühen Wachstumsperioden (die am Stamm unten stehen) nur schwach entwickeln. Sie verdorren schließlich und werden abgestoßen. Durch eine solche übergreifende Akrotonie kommt ein weitgehend astloser Stamm zustande, der meistens nach einigen Jahren/Jahrzehnten das weitere Höhenwachstum einstellt und eine breite Krone mit rundem Umriss trägt. Dagegen wachsen bei den monopodialen Nadelbäumen auch tief stehende, ältere Seitenäste ständig weiter, sodass die bekannte pyramidale Kronenform entsteht. In zu dichten Nadelholzbeständen bekommen allerdings die unteren Äste nicht genug Licht und sterben aus diesem Grund ab. Sie werden aber nicht abgeworfen, sondern bleiben als nadelloses, starres Ästegewirr erhalten. Dieser Zustand wird heute in vielen Forsten durch Dichtpflanzung ohne spätere Durchforstung bewusst provoziert, um eine bessere industrielle Verwertbarkeit der schlank aufgeschossenen Stämme und damit höhere Erlöse zu erzielen.

Eine eigenartige Zwischenstellung zwischen Strauch und Baum nimmt der Flieder (*Syringa*) ein. Sein Achsensystem ist akroton, seine Verzweigung aber sympodial und entsprechend der dekussierten Blattstellung dichasial. Daher kommt es an den Enden der Jahrestriebe stets zu einer Gabelung in zwei gleich starke Fortsetzungstrieb, sodass sich ein einheitlicher Stamm nicht ausbilden kann.



■ **Abb. 3.26** Wuchsform und Verzweigung eines monopodialen **a** und eines sympodialen **b** Baumes. **c** Zweijähriger Zweig der Feld-Ulme *Ulmus minor* mit ausgeprägter Akrotonie: Der oberste Seitentrieb setzt als neues Sympodialglied die Hauptachse fort, während an den basalen Abschnitten der unteren und mittleren Seitentriebe Blüten gebildet werden ( $0,1\times$ ). – S oberster Seitentrieb. (a, b nach W. Rauh; c nach W. Troll)



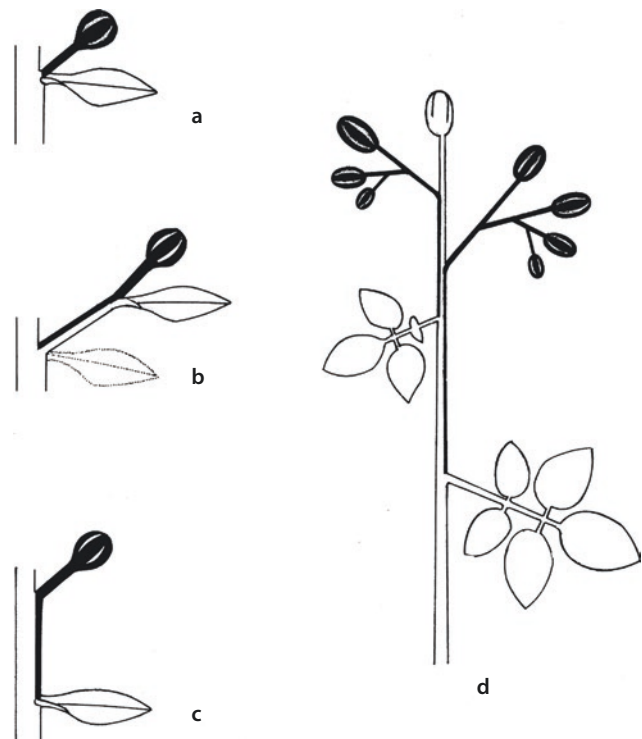
### 3.2.5.4 Metatopie, Cauliflorie, Brutknospen, Adventivsprosse

Bei einigen Blütenpflanzen wird das Prinzip der axillären Verzweigung scheinbar verlassen, indem Achselknospen bzw. die Ansatzstellen von Seitentrieben infolge von Verwachsungen entweder entlang der Mutterachse verschoben werden (Concauleszenz; griech. *kaulós*, Stengel) oder auf dem Tragblatt zu liegen kommen (Recauleszenz). In solchen Fällen spricht man von **Metatopie** (griech. Verlagerung; ■ Abb. 3.27). Concauleszenz ist bei den Nachtschattengewächsen verbreitet, zu denen auch die Kartoffel zählt.

Auch bei der Stammblütigkeit (**Cauliflorie**) wird die axilläre Verzweigung scheinbar aufgegeben. Aus Ästen oder kräftigen Stämmen brechen unvermittelt blüten- bzw. fruchttragende Kurztriebe hervor, die ihre Entstehung dem Austrieb zunächst ruhender Knospen verdanken (■ Abb. 3.28 und ■ Abb. 19.213d).

Bei manchen Pflanzen werden entsprechend ausgebildete Achselknospen als **Brutknospen** abgeworfen (■ Abb. 3.29), die sich im Boden bewurzeln und zu neuen Pflanzen austreiben.

Es gibt allerdings auch bei Blütenpflanzen Knospen/Sprosse, die tatsächlich nicht in Blattachseln angelegt wurden. Das gilt einmal für die Bildung von Embryonen, aber auch für **Adventivknospen** und **-sprosse**, die an Wurzeln (Wurzelbrut) oder Blättern entstehen (■ Abb. 3.30). Oft steht die Bildung von Adventivsprossen in Zusammenhang mit Verletzungen des Pflanzenkörpers. Das gilt z. B. für die bekannten Stockausschläge an Baumstümpfen oder für die Neubildung



■ **Abb. 3.27** Metatopie. **a** Zum Vergleich der Normalfall: Seitentrieb in der Achsel des Tragblatts. **b** Recaleszenz. **c** Concauleszenz. **d** Blütenstand der Kartoffelpflanze *Solanum tuberosum*. Concauleszenz zweier Seitentriebe mit Schraubeln. (Nach W. Troll, verändert)

von Sprossvegetationspunkten im Kallusgewebe, die bei der Anzucht von Pflanzen aus Zellkulturen ausgenutzt wird (■ Abb. 12.4).



▣ **Abb. 3.28** Cauliflorie. **a** Bei *Pavonia cauliflora*, einem Malvengewächs, stehen die Blüten in den Achseln bereits abgefallener Blätter, deren Stellung an der Achse durch die Blattnarben noch erkennbar ist. **b** Bei dem rund um das Mittelmeer häufigen Judasbaum *Cercis siliquastrum* stehen Blüten an älteren Achsen, die bereits Borke ausgebildet haben, sodass keine Blattnarben mehr zu sehen sind. (Aufnahmen: A. W. Barthlott, B. D. Zissler)

### 3.2.6 Besondere Funktionen und Anpassungsformen

Als Metamorphosen der Sprossachse wurden die Ausläufer als Mittel der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung sowie die Ausläuferknollen der Kartoffel (▣ Abb. 3.11) schon erwähnt.

Durch ungewöhnliche Lebensweise und/oder Anpassung an besondere Lebensbedingungen kommt es zu einer Reihe weiterer Metamorphosierungen von Sprossachsen. Die häufigsten sind:

- **Speicherachsen:** In allen Sprossachsen kommt dem parenchymatischen Füllgewebe Speicherfunktion zu. Bei bestimmten Pflanzen wird diese Funktion besonders betont. Durch die Ausdehnung und Vermehrung des Grundgewebes verdicken sich Achsen lokal mehr oder weniger stark, sodass **Sprossknollen** entstehen.

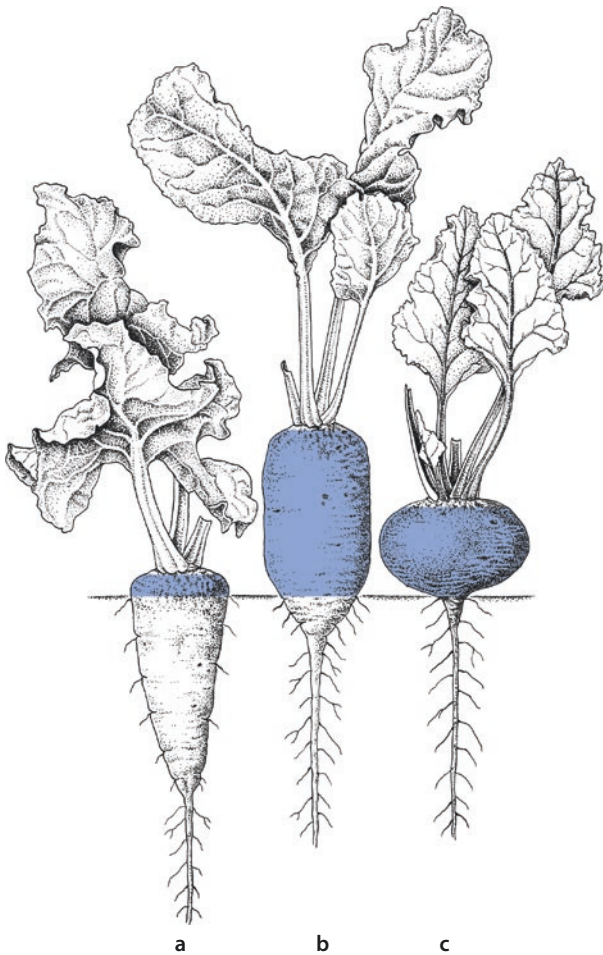
Vor allem das Hypokotyl ist davon nicht selten betroffen (Hypokotylknollen; z. B. *Cyclamen*, Radieschen, Rote Rübe). Von **Rüben** wird in der Pflanzenmorphologie üblicherweise dann gesprochen, wenn die Speicherung vor allem über die Wurzel erfolgt, wobei Teile des Sprosses mit einbezogen werden können (▣ Abb. 3.31; ► Exkurs 3.5, ▣ Abb. 3.80 und 3.81). Manchmal werden beblätterte Sprossabschnitte zu Knollen umgewandelt (z. B. beim Kohlrabi). Bei Stauden



▣ **Abb. 3.29** Zu Brutknospen umgebildete Axillärknospen bei der Zahnwurz *Cardamine bulbifera*. (Aufnahme: P. Sitte)



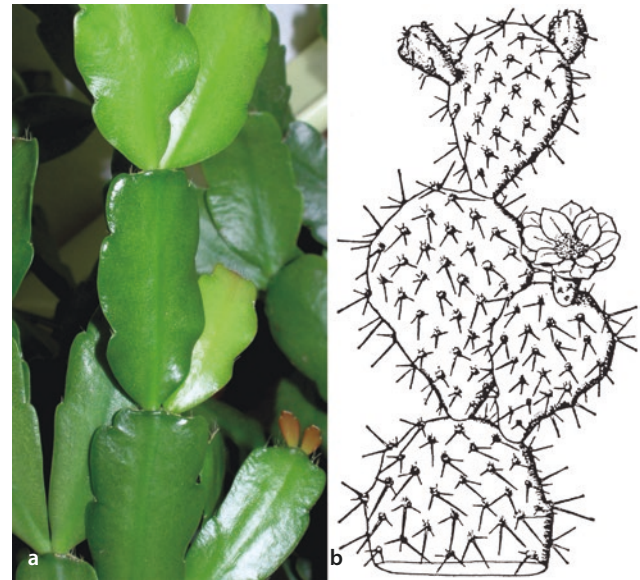
▣ **Abb. 3.30** Brutknospen bei *Kalanchoe daigremontiana*, einer sukkulenten Crassulacee. An den Zähnen des Blattrandes gebildete Adventivknospen wachsen zu jungen Pflänzchen aus, die schließlich abfallen. Axillärknospen sind bei *K. daigremontiana* zwar vorhanden, aber bei dieser Pflanze äußerlich nicht sichtbar



■ **Abb. 3.31** Beteiligung von Primärwurzel und Hypokotyl (blau) an der Bildung von Rüben bei verschiedenen Rassen von *Beta vulgaris*. **a** Zuckerrübe. **b** Futterrübe. **c** Rote Bete. (Nach W. Rauh)

mit einjährigen Erdknollen (z. B. Herbstzeitlose und Krokus) schwillt die in der Erde verborgene Sprossbasis zur überwinternden Knolle an. Im nächsten Frühjahr treibt eine Seitenknospe zum Erneuerungsspross aus, dessen Basis dann zur neuen Knolle wird.

- **Sprossachsen mit Blattfunktion:** Im durch Chloroplasten grün gefärbten Rindenparenchym krautiger Sprosse findet auch Photosynthese statt. Diese Funktion, kann bei manchen Schmetterlingsblütlern (z. B. dem Ginster) hervortreten und so weit verstärkt werden, dass ein blättriger Flachspross, ein **Platykladium** (griech. *platýs*, flach), entsteht. Diese zu Blättern umgeformten Sprossachsen können entweder aus Kurzsprossen hervorgehen (**Phyllokladien**, ■ Abb. 3.3) oder aber Langsprossen entsprechen (**Kladodien**, ■ Abb. 3.32). Die eigentlichen Blätter sind in beiden Fällen auf Schuppen oder Dornen reduziert oder fallen frühzeitig ab.
- **Stammsukkulenz:** Pflanzen sehr trockener Standorte (Xerophyten) sind stark darauf angewiesen, ihre Transpiration einzuschränken. Da Laubblätter nicht nur Photosynthese-, sondern auch Transpirations-



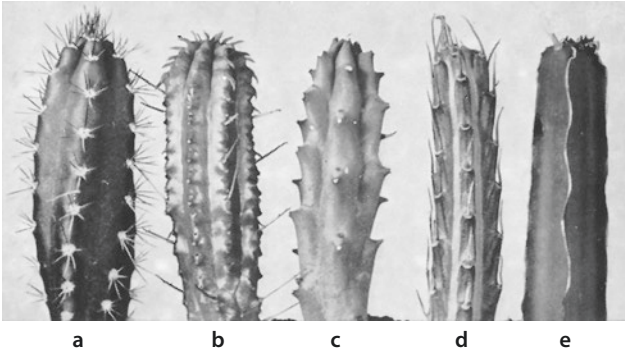
■ **Abb. 3.32** Flachsprosse von Kakteen als Beispiele für Kladodien. **a** Weihnachtskaktus *Schlumbergera truncata* (0,5×). **b** Feigenkaktus *Opuntia* mit Blüte und zwei Früchten. Die disperse Blattstellung prägt sich im regelmäßigen Parastichenmuster der Areolen aus (0,3×). (b nach Schumann, verändert)

organe sind, geschieht das bevorzugt durch Umwandlung der Blätter zu Dornen, die zugleich vor Tierfraß schützen. Die Photosynthese muss dann in die Sprossachse verlagert werden. Bei aktiv dürreresistenten Gewächsen wird die grüne Sprossachse zusätzlich sukkulent (lat. *succus*, Saft), d. h. zu einem Wasserspeicher mit großem Volumen und geringer Oberfläche metamorphosiert.

Für Stammsukkulenz sind vor allem Kakteen bekannt. Ihre Keimlinge sehen denen anderer eudikotiler Pflanzen sehr ähnlich, wie schon von Goethe erstaunt festgestellt hat. Bei der weiteren Entwicklung schwillt das Rindenparenchym zu einem Hydrenchym an, die Blätter werden zu Dornen und die Seitenknospen zu Haar- oder Dornbüscheln, den Areolen. Kugel- und Säulenkakteen bilden prominente Längsrippen aus, deren Flanken wegen ihrer unterschiedlichen Sonnenexposition deutliche Temperaturunterschiede aufweisen und mit diesem thermischen Potenzial kühlende Luftströme in Gang halten.

Stammsukkulenz ist nicht auf Kakteen beschränkt. Sie tritt als konvergente Anpassung bei Pflanzen aus ganz verschiedenen Ordnungen auf (■ Abb. 3.33). Bei aller äußeren Ähnlichkeit kann dabei der innere Bau variieren. Anstelle der Rinde kann z. B. das Mark zum Hydrenchym werden, sodass die Leitbündel im sukkulenten Stamm nicht zentral liegen wie bei den Kakteen, sondern peripher.

- **Sprossdornen:** Nicht nur Blätter können zu Dornen werden (■ Abb. 3.7), sondern auch verholzte Kurztriebe (■ Abb. 3.34). Bekannte Beispiele sind die unverzweigten Dornen von Schlehe, Weißdorn und Feuerdorn oder die verzweigten Sprossdornen der Gleditschie. Den Dornen analog, aber nicht



■ **Abb. 3.33** Stammsukkulenz als Beispiel für phylogenetischen Parallelismus unter dem Einfluss trockener Klimate mit kurzen, aber ergiebigen Regenperioden. **a** *Eulychnia iquiquensis* (Cactaceae). **b** *Euphorbia mammillaris* (Euphorbiaceae). **c** *Huernia verekeri* (Apocynaceae). **d** *Kleinia stapeliiformis* (Asteraceae). **e** *Cissus cactiformis* (!) (Vitaceae). (Alle 0,5×.) (Nach D. von Denffer)

homolog, sind die Stacheln der Rosen und Brombeeren, bei denen es sich um Emergenzen handelt (► Abschn. 2.3.2.1, ■ Abb. 3.35). Die stechende/verletzende Wirkung von Dornen und Stacheln beruht (wie bei Krallen, Zähnen) darauf, dass an harten Spitzen schon bei minimalen Kräften ein hoher Druck entsteht (Druck = Kraft/Fläche).

- **Sprossranken:** Sprosse können, wie Blätter (■ Abb. 3.36), zu Ranken umgestaltet sein und damit Haltefunktion bei Kletterpflanzen übernehmen. Spross- und Blattranken wachsen unter ständigen Suchbewegungen und reagieren sehr empfindlich auf Berührungsreize (Thigmonastie, ► Abschn. 15.3.2.4). Sprossranken sind ausnahmslos umgeformte Enden von Seitentrieben, entweder von Axillärtrieben eines Monopodiums (z. B. *Passiflora*) oder Monochasialglieder wie bei der Weinrebe (■ Abb. 3.24). Bei der Jungfernrebe (*Parthenocissus*) bilden sich die Enden der Ranken zu Haftscheiben um (■ Abb. 3.36c).

**Kletterpflanzen** wurzeln im Boden und klimmen mit dünnen Achsen an anderen Gewächsen, Felsen oder Mauern empor. Sie verbessern so die Lichtausbeute ihrer Blätter, ohne tragende Stämme entwickeln zu müssen. In Anbetracht der zentralen Bedeutung des Lichts (neben Wasserversorgung und Temperatur) für das Leben der Pflanzen überrascht es nicht, dass im Lauf der Evolution zahlreiche analoge Formen von Ranken entstanden sind (■ Tab. 3.1).

- **Haustorien:** Haustorien sind Saugorgane (lat. *haurere*, einsaugen), mit denen z. B. parasitische Gefäßpflanzen Anschluss an die Leitungsbahnen von Wirtspflanzen finden. Unter den kormophytischen **Parasiten** überwiegen Wurzelparasiten, welche die Wurzeln des Opfers anzapfen. Ihre Haustorien sind umgebildete Parasitenwurzeln. Auch manche Sprossparasiten (z. B. die Mistel) zapfen ihre Wirte mit ihrem Wurzelsystem an (■ Abb. 3.37). Allerdings gibt

es auch Parasiten mit sprossbürtigen Haustorien. Zu ihnen zählen die als Teufelszwirn, Flachs- oder Klee-seide bekannten *Cuscuta*-Arten (■ Abb. 3.38 und ■ Abb. 19.237d).

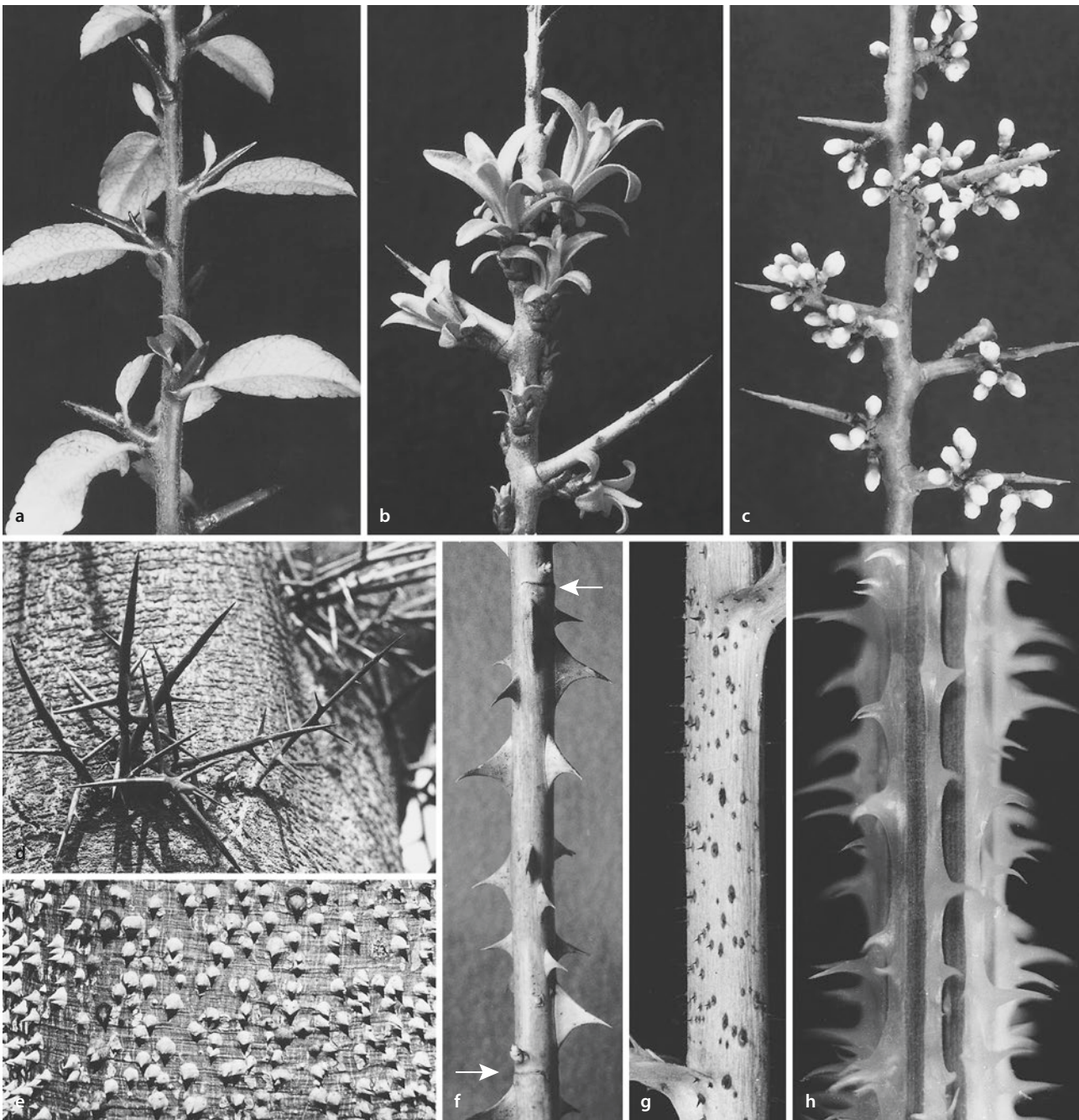
*Cuscuta* gehört zu den Vollparasiten (= Holoparasiten; griech. *hólos*, ganz). Ihre bleichgelben bis roten Sprosse enthalten bei den meisten Arten fast kein Chlorophyll und sind daher unfähig zur Photosynthese. Die Blätter sind dementsprechend auf winzige Blattschuppen reduziert. Die Keimlingswurzel stirbt früh ab und wird nicht ersetzt. Der Keim sprosst wächst unter kreisenden Bewegungen ausschließlich in die Länge, bis er (durch Wahrnehmung von flüchtigen Substanzen, die die jeweilige Wirtspflanze im Zuge ihres Wachstums abgibt) ein geeignetes Opfer erspürt hat und dessen Spross umwinden kann. An Berührungsstellen wächst das Rindenparenchym des Parasiten papillenartig aus und dringt schließlich mithilfe der eigentlichen Haustorien in das Wirtsgewebe ein. Über „suchhyphen“ wird der Kontakt mit Siebröhren des Opfers hergestellt (■ Abb. 3.37a).

## 3.2.7 Anatomie der Sprossachse im primären Zustand

### 3.2.7.1 Entwicklung

Am Vegetationskegel des Sprossscheitels folgt auf die apikale, nur 10–50 µm hohe **Initialenzone** und den organogenetischen Bereich (**Differenzierungs-, Determinationszone**), in dem die Blattprimordien entstehen, die **histogenetische Zone** (► Abschn. 2.2.1.1). Sie beginnt 50–150 µm hinter dem Scheitel. In ihr gliedert sich das Flankenmeristem, das seinerseits das zentrale Markmeristem rings umschließt, in Procambium und Rindenmeristem. Die Zellen im **Procambium** werden rasch prosenchymatisch. Sie unterscheiden sich als schlanke, längsorientierte und plasmareiche Zellen von den isodiametrischen, bereits deutlich vakuolisierten Zellen der benachbarten Grundmeristeme (■ Abb. 3.39). Besonders in Richtung der Blattanlagen entstehen schon sehr frühzeitig Procambiumstränge, die sich später zu Blattspuren entwickeln. (Als **Blattspuren** werden jene Leibündelstränge bezeichnet, die vom Bündelsystem der Achse abzweigen und es mit dem Bündelsystem von Blättern verbinden.) Analoges gilt für **Zweigspuren**, über die Seitenknospen bzw. Seitentriebe an das Leitgewebe der Achsen angeschlossen sind.

Ab der Determinationszone ist das weitere Schicksal der Zellen und damit die künftige Gewebegliederungen der Achse festgelegt: Das außen liegende Dermatogen liefert die Epidermis, das Rindenmeristem die primäre Rinde, vom Procambium stammt das Leitgewebe und vom Markmeristem das Mark. Die histogenetische Zone geht basal in die **Streckungszone** über, in der die Teilungstätigkeit nach und nach erlischt und die Zellen ihre endgültigen Formen und Abmessungen ausdifferenzieren. Aus Abkömmlingen des Procambiums bil-



**Abb. 3.34** Sprossdornen und Stacheln. **a** Verholzte Kurztriebe beim Feuerdorn *Pyracantha coccinea*. **b** Beblätterte neben verdornen Kurztrieben beim Sanddorn *Hippophae rhamnoides*. **c** Verdornte Kurztriebe der Schlehe *Prunus spinosa* (lat. *spina*, Dorn) mit Blütenknospen. **d** Total verholzte, verzweigte Seitentriebdornen am Stamm von *Gleditsia triacanthos*. Von diesem Baum gibt es eine Rasse (*inermis*) ohne Dornen, die entsprechende Seitentriebe nicht ausbildet. **e–h** Stacheln. **e** Emergenzen am Stamm von *Ceiba*, deren sehr scharfe, verholzte Spitzen ein Beklettern des Baumes ausschließen. **f** Rose; die Stellung der Stacheln ist ohne Bezug zu den Nodi der Achse (Pfeile). **g** Himbeere (1,5×). **h** Karde *Dipsacus fullonum* (1,5×). (Aufnahmen: P. Sitté)

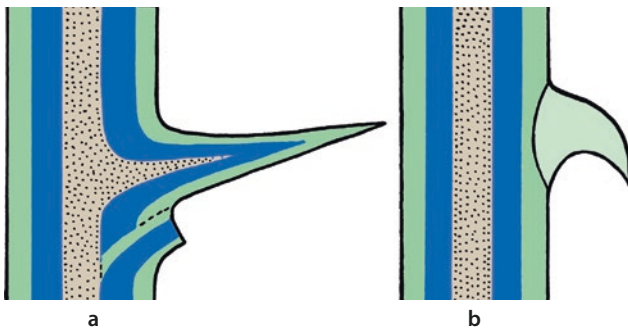
den sich hier die ersten Phloem- und (meist etwas später) Xylemelemente: das **Protophloem** und **Protoxylem**. Die Leitelemente in diesen Geweben, die Phloem- und Xylemprimanen, machen das Streckungswachstum der jungen Achse nicht mit – sie werden zunächst passiv

gedehnt und später häufig zerrissen oder eingedrückt. Sobald Längenwachstum und primäres Dickenwachstum abgeschlossen sind, treten die dauerhaften, größeren und effektiveren Leitelemente des **Metaxylems** und **Metaphloems** in Funktion.

### 3.2.7.2 Der primäre Zustand

■ Abb. 3.40 zeigt Querschnitte durch einen Eudikotyledonenstengel. Er ist etwa radiärsymmetrisch. Von innen nach außen lassen sich folgende Gewebe erkennen:

- **Markparenchym** füllt das Zentrum. Es fungiert als Speichergewebe oder ist abgestorben und enthält gasgefüllte Zellen (z. B. bei Sonnenblume und Holunder). In manchen Fällen entsteht durch Zerreißen oder Auflösen von Gewebe eine **Markhöhle**.
- **Leitgewebe** (► Abschn. 2.3.4). Bei krautigen Eudikotyledonen sind die einzelnen Leitbündel rund um das Mark angeordnet. Die offen-kollateralen Leitbündel (Xylem innen, Phloem außen) sind dabei durch parenchymatische **Markstrahlen** voneinander

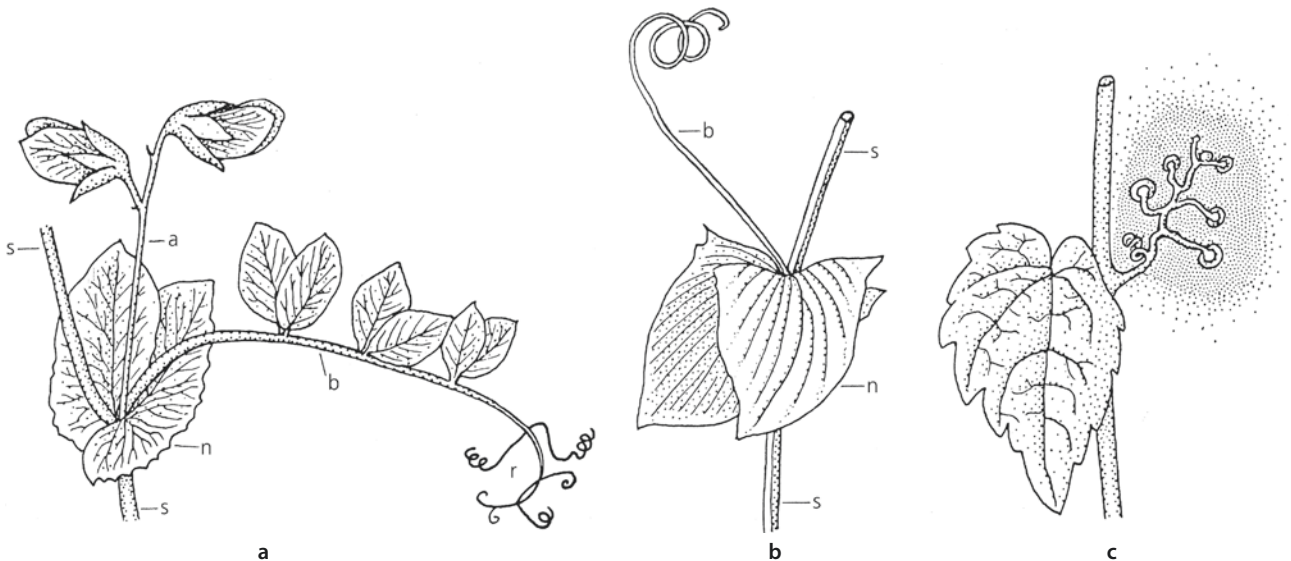


■ Abb. 3.35 Schematische Längsschnitte von Dorn **a** und Stachel **b**. Der Holzkörper eines Dorns, der in der Achsel eines Tragblatts bzw. dessen Blattnarbe steht, entspringt aus dem Holzkörper des Tragastes. Im Gegensatz dazu wird ein Stachel als Emergenz ausschließlich von Rindengewebe gebildet und lässt sich meist leicht abbrechen

getrennt (interfaszikuläres Parenchym). Die Siebteile sind nach außen hin oft von dicht gepackten Phloemfasern umstellt. Wegen der charakteristischen Umrissform dieses Festigungs- und Schutzgewebes im Sprossquerschnitt wird vielfach von Sklerenchymsicheln gesprochen.

- Der Leitbündelkranz ist oft von einer Gewebescheide, der **Sprossendodermis**, umgeben. Die Zellen dieses einschichtigen, inneren Abschlussgewebes (► Abschn. 2.3.2.3) schließen lückenlos aneinander und enthalten oft viele Amyloplasten (Stärkescheide). Bei manchen Pflanzen (z. B. Primeln, Korbblütler) lassen sich in den antiklinen Zellwänden der Sprossendodermen Caspary-Streifen nachweisen. Bei anderen ist dagegen die Sprossendodermis schwer erkennbar.
- **Rindenparenchym** ist das Füllgewebe zwischen Leitbündelkranz und Epidermis. Es ist häufig ein Chlorenchym. Die peripheren Zonen der primären Rinde sind oft als Kollenchym ausgebildet.
- **Epidermis** mit Cuticula bildet den Abschluss nach außen (► Abschn. 2.3.2.1). Sie enthält fast immer Idioblasten. In der Regel finden sich auch auf diesen Achsenepidermen Spaltöffnungen und Trichome (oft mit Drüsencharakter).
- Primäre Rinde und Epidermis bilden den **Cortex** (lat. Rinde).

Dieses Querschnittschema kann erheblich variieren. Bei eudikotylen Holzgewächsen und Gymnospermen, bei denen der primäre Zustand der Sprossachse später durch sekundäres Dickenwachstum massiv verändert

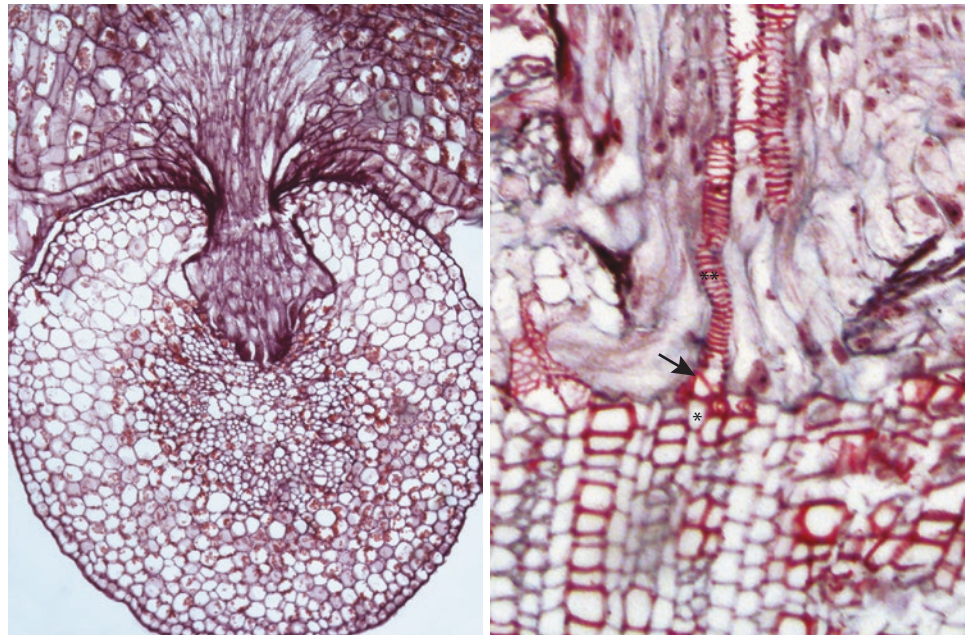


■ Abb. 3.36 Ranken. **a** Fiederblattranke der Erbse *Pisum sativum*. **b** Blattranke von *Lathyrus aphaca*. **c** Sprossranke mit Haftscheiben der Jungfernenrebe *Parthenocissus tricuspidata*. (Alle 0,6:1.) – a blüentragender Achselspross, b Rhachis, n Nebenblätter, r zu Ranken umgewandelte Blattdiern, s Sprossachse. (a, b nach H. Schenck; c nach F. Noll)

Tab. 3.1 Kletterpflanzen (Lianen) und ihre Halteorgane

Klassifikation	Halteorgan	ausgewählte Beispiele
Schlingpflanzen	Sprossachse mit verlängerten Internodien, um Stützen windend	– Rechtsschrauben: viele Hülsenfrüchtler (Bohne, <i>Wisteria</i> = Blauregen) und Kürbisgewächse (Kürbis, Gurke usw.), Windengewächse (Acker-Winde usw.), <i>Cuscuta</i> (Abb. 3.38)
		– Linksschrauben: Hopfen, Geißblatt, Schmerwurz <i>Dioscorea communis</i>
Rankenkletterer	Ranken: fadenförmige Organe	– Sprossranken: Wein (Abb. 3.24 und 3.36c), <i>Passiflora</i>
		– Blattranken: viele Kürbisgewächse (Kürbis, Zaunrübe <i>Bryonia</i> , Abb. 19.201a)
		– Fliederblattranken: viele Fabaceen (Erbsen, Wicke usw., Abb. 3.36a, b), Waldrebe <i>Clematis</i> ; verlängerte Blattspitzen: <i>Gloriosa</i> , Blattstielranken: <i>Nepenthes</i> (Exkurs 3.4, Abb. 3.70)
		– Wurzelranken: <i>Vanilla</i>
Wurzelkletterer	mit kurzen Haftwurzeln	– Efeu (Exkurs 3.5, Abb. 3.77)
Spreizklimmer	durchwachsen vorhandenes Geäst, verhindern Zurückrutschen durch Kletthaare, Stacheln, Dornen oder Seitensprosse	– Kletthaare: Klebkraut <i>Galium aparine</i>
		– Stacheln: Kletterrosen, Brombeeren
		– Dornen: Bougainvillea
		– Seitensprosse: Nachtschatten <i>Solanum dulcamara</i>

Abb. 3.37 a *Cuscuta europaea* auf einer Wirtspflanze. Der Parasit (oben) hat ein Haustorium in einen Blattstiel des Wirts getrieben und in dessen Parenchym „suchhyphen“ entwickelt (40×). b Detailaufnahme. Zwischen einer Trachee des Wirts (\*) und den aus Parenchymzellen hervorgegangenen Kurztracheen im Haustorium (\*\*\*) besteht eine leistungsfähige Verbindung (Pfeil) (200×). – H Haustorium, S Suchhyphen

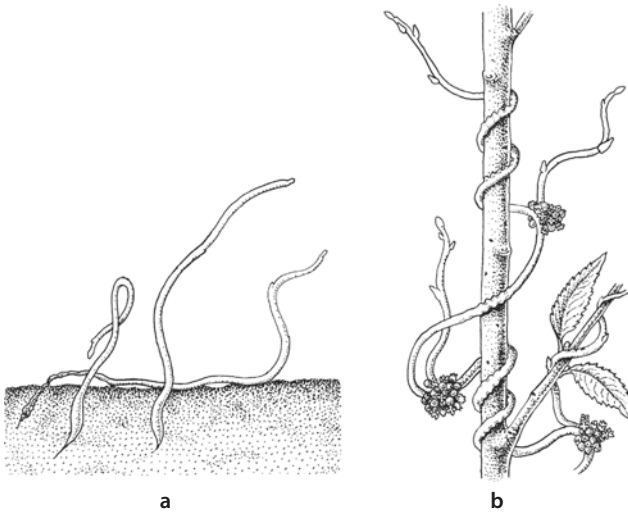


wird, ist der Leitbündelkranz durch einen Ring (Hohlzylinder) von Leitgewebe ersetzt, der nur stellenweise von schmalen Markstrahlen geringer Höhe durchbrochen wird (Abb. 3.46c).

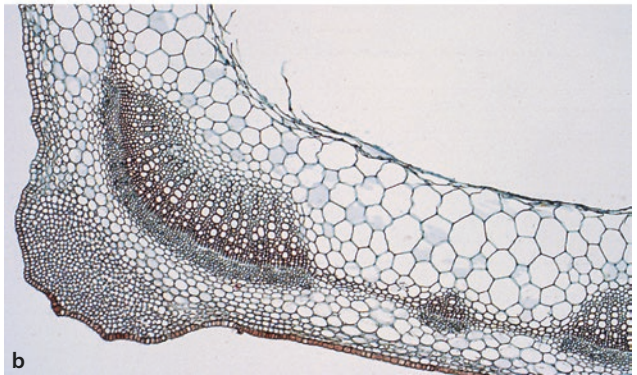
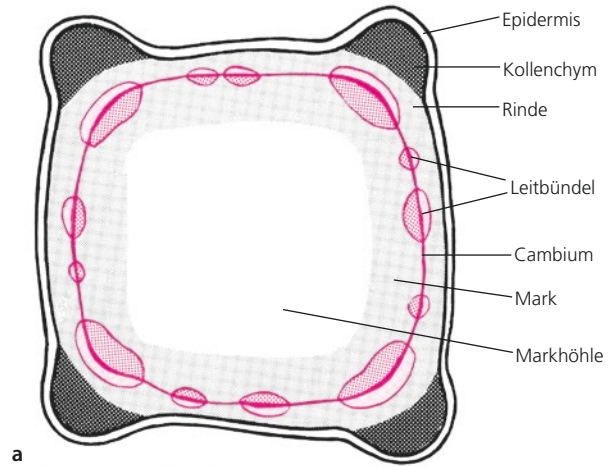
Stärker sind die Abweichungen bei den Monokotyledonen. Ihre geschlossen-kollateralen Leitbündel sind meist nicht ringförmig angeordnet, sondern über den

gesamten Sprossquerschnitt verteilt (Abb. 3.41), so dass weder Mark noch Cortex als abgegrenzte Gewebereiche erkennbar sind.

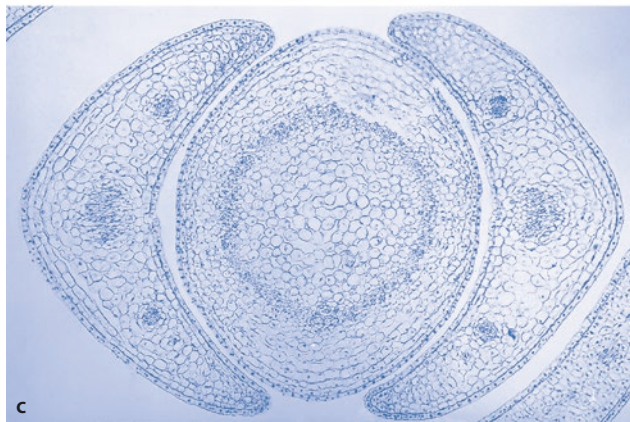
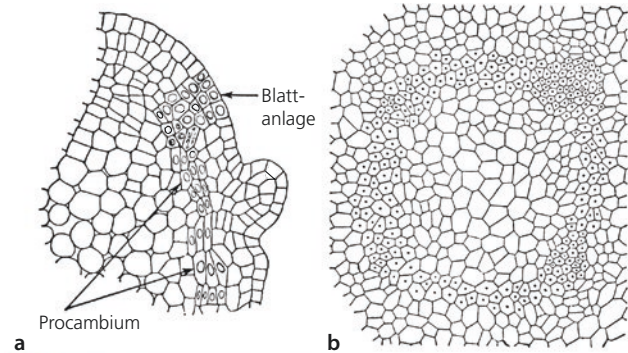
Die Leitbündel von Achsen und Wurzeln einer Pflanze bilden anatomisch und funktionell ein zusammenhängendes System, das als **Stele** bezeichnet wird (Exkurs 3.3).



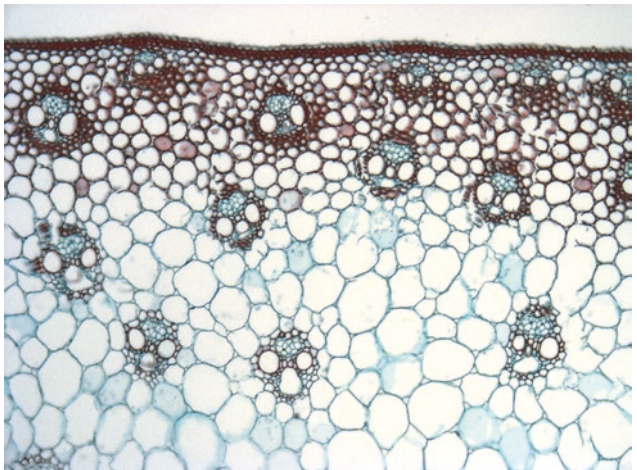
■ **Abb. 3.38** *Cuscuta europaea* (0,5×). **a** Keimlinge, der längste dem Boden entlangwachsend und am Hinterende absterbend. **b** Von blühender *Cuscuta* umwundener Weidenzweig. (Nach F. Noll)



■ **Abb. 3.40** Sprossachse einer krautigen eudikotylen Pflanze im Querschnitt. **a** Schema. Zwischen den Leitbündeln parenchymatische Markstrahlen; in den Leitbündeln vom Cambium nach innen Xylem, nach außen Phloem. **b** Ausschnitt aus Achsenquerschnitt der Weißen Taubnessel *Lamium album* (60×)



■ **Abb. 3.39** Procambium. **a** Längsschnitt durch Sprossspitze des Leins *Linum*. Unter der Blattanlage differenziert sich ein Procambiumstrang (107×). **b** Querschnitt durch den Vegetationskegel des Hahnenfußes *Ranunculus acris* dicht unter dem Scheitel. Zellen des Procambiumrings sind durch Punkte gekennzeichnet; an vier Stellen Beginn der Leitbündeldifferenzierung (90×). **c** Querschnitt durch den Vegetationskegel von *Veronica traversii* mit deutlich sichtbarem Procambiumring zwischen Mark und Rinde (60×). (a nach K. Esau; b nach Helm)



■ **Abb. 3.41** Bei Monokotyledonen sind die Leitbündel über den gesamten Achsenquerschnitt verteilt. Teil eines Querschnitts durch eine Maisachse (50×; vgl. ■ **Abb. 2.28a**). Die Xylempole sind ausnahmslos nach innen (im Bild unten) orientiert, das Protoxylem ist vielfach durch Verdehnung zerrissen



## Exkurs 3.3 Ausbildungsformen der Stele

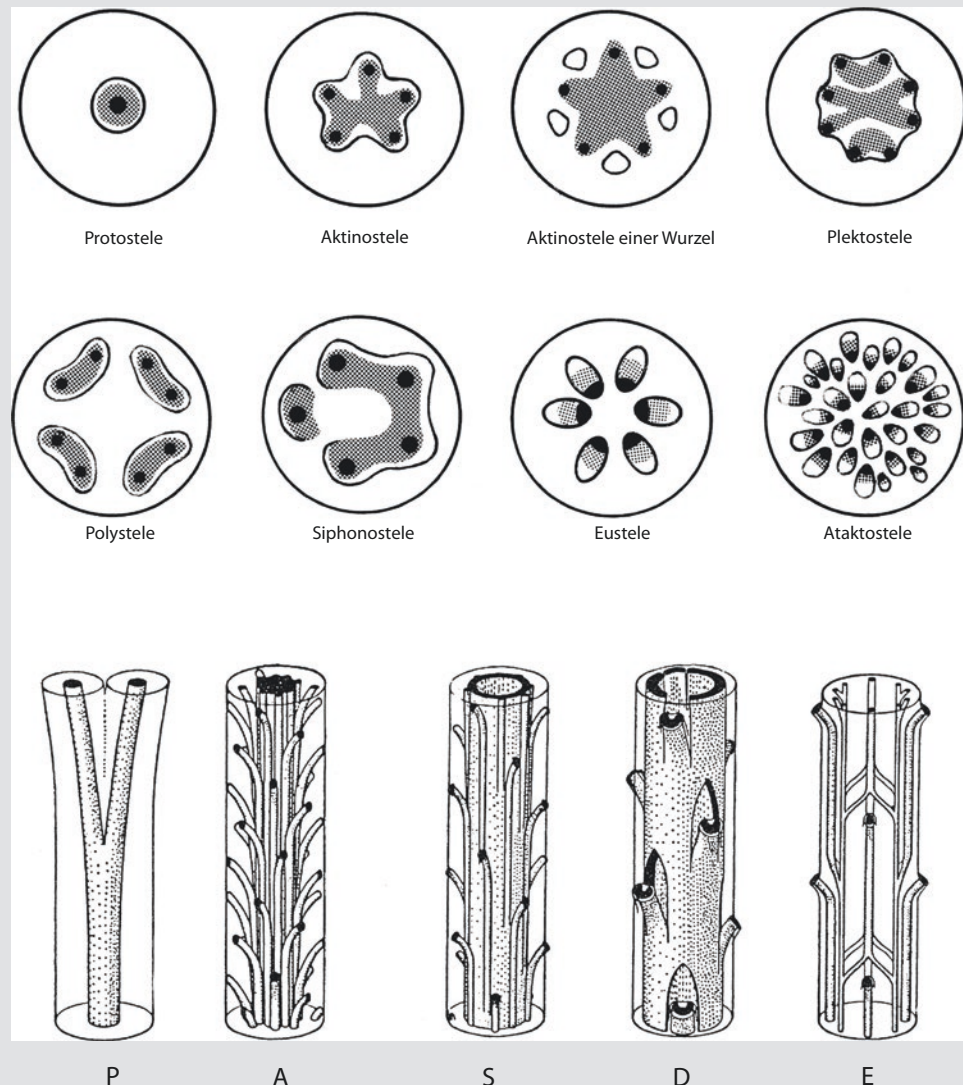
Als Stele (griech. Säule) wird das gesamte Leitbündelsystem von Achsenorganen und Wurzeln im primären Zustand bezeichnet. Die Stele ist bei verschiedenen Kormophyten unterschiedlich ausgebildet. Insbesondere bei den Farnpflanzen variiert sie stark. Dennoch konnte schon im 19. Jahrhundert eine systematische Typisierung aller Stelenformen durchgeführt werden, deren spätere phylogenetische Interpretation Hinweise auf einen einheitlichen stammesgeschichtlichen Ursprung der verschiedenen Stelentypen lieferte (Stelärtheorie). Folgende Stelentypen werden üblicherweise unterschieden (Abb. 3.42):

— **Protostele:** ein zentrales, konzentrisches Leitsystem, oft (aber nicht immer) mit Innenxylem. Die Protostele gilt als besonders urtümlich. Sie war typisch für die ältesten Landpflanzen (Abb. 19.142c) und findet sich heute noch z. B. bei Jugendformen vieler Farne.

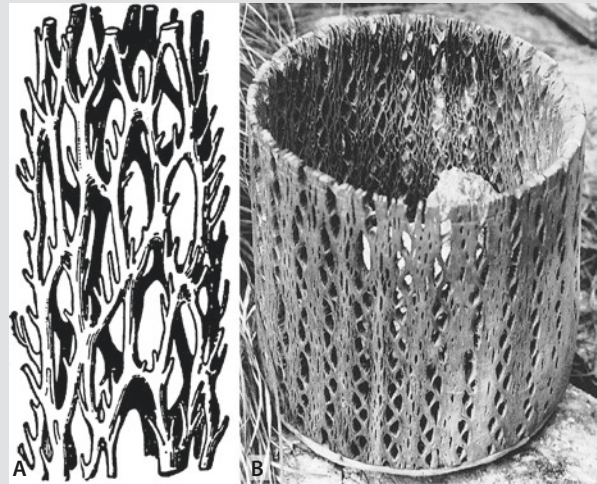
— **Aktinostele:** kräftiges, zentral liegendes Bündel, dessen (Innen-)Xylem im Querschnitt sternförmig ist und zwischen seinen Strahlen Phloem birgt (griech. *aktinotós*, von Strahlen umgeben). Die Aktinostele kam schon bei Urfarnen vor und ist heute besonders bei den Psilotophytina (Abb. 19.125b) und den Bärlappgewächsen verbreitet. Auch der Zentralzylinder von Wurzeln entspricht diesem Stelärtyp (Abschn. 3.4.2.1).

Bei beiden oben genannten Stelentypen wird das Achsenzentrum von Leitgewebe eingenommen, es gibt daher normalerweise kein Mark. Bei allen weiteren Formen ist dagegen das Zentrum des Achsenorgans nicht von Leitgewebe besetzt, sodass ein Markgewebe bzw. Markhöhlen entstehen.

■ **Abb. 3.42** Typen der Leitgewebeanordnung in Sprossachsen. Oben Querschnitte, Xylem grau, Protoxylem schwarz; unten räumliche Darstellung. – A Aktinostele, D von Blattlücken durchbrochenes Leitbündelrohr (Dictyostele, vgl. Abb. 3.43), E Eustele, P Protosteale, S Siphonosteale. (Nach D. von Denffer)



- **Polystele:** ein System von achsenparallelen, meist konzentrischen Leitbündeln, die über den gesamten Sprossquerschnitt verteilt sind. Die Polystele ist von der Aktinostele durch fortschreitende Längszerklüftung abzuleiten. Als Zwischenform kann die Plektostele aufgefasst werden.
- **Plektostele:** die häufigste Stelenform bei den Bärlapparten (▣ Abb. 19.112; griech. *plektós*, geflochten)
- **Siphonostele:** röhrenförmiger Leitbündelstrang mit zentralem Mark, wie er bei bestimmten Farnfamilien auftritt (▣ Abb. 19.140a; griech. *siphon*, Schlauch). Der Hohlzylinder aus Leitgewebe weist überall dort begrenzte Lücken auf, wo Leitgewebestränge (**Blattspuren**) aus der Stele in die Blätter hinein abzweigen.
- **Dictyostele:** steht der Siphonostele sehr nahe. Dictyostele bezeichnet das typische Bündelrohr der meisten Farne (▣ Abb. 3.43). Dieses netzförmige Bündelsystem (griech. *diktyon*, Netz) wird von konzentrischen Leitbündeln mit umhüllender Gewebescheide aus Perizykel und Endodermis gebildet. Dadurch unterscheidet sich die Dictyostele von der Eustele.
- **Eustele:** typischer Stelärtyp der basalen Angiospermenordnungen und der Eudikotyledonen (▣ Abb. 3.40). Die Eustele entspricht in ihrer Gesamtheit einem einzigen konzentrischen Leitsystem mit eingeschlossenem Mark, wobei das Leitgewebe aber durch Markstrahlen in mehrere scheinbar unabhängige Leitbündel aufgespalten ist. Jedes dieser Leitbündel ist dann verständlicherweise nicht konzentrisch, sondern kollateral. Die gesamte Stele ist aber von einer gemeinsamen Endodermis umhüllt. Bei den Holzgewächsen unter den Eudikotyledonen ist die Zerteilung des einen konzentrischen Leitsystems in mehrere bis viele kollaterale Teilbündel noch nicht so weit fortgeschritten.



▣ **Abb. 3.43** Bündelrohr **a** des Wurmfarne *Dryopteris filix-mas* (durch künstliche Mazeration isoliert) als Beispiel einer Dictyostele (die schräg abstehenden Blattspurstränge gekappt), **b** des Kaktus *Echinopsis atacamensis* subsp. *pasacana* als Abfallkorb. (a nach J. Reinke; b Aufnahme: W. Barthlott)

- **Ataktostele:** bei Monokotyledonen (▣ Abb. 3.41; griech. *átaktos*, ungeordnet). Sie kann letztlich ebenfalls auf ein einziges konzentrisches Leitsystem zurückgeführt werden, denn auch hier sind die Einzelbündel kollateral, ihre Xylempole sind nach innen orientiert und eine gemeinsame Gewebescheide für die gesamte Stele ist manchmal angedeutet. Die Ähnlichkeit mit einer Polystele ist also nur äußerlich und zeugt daher nicht von enger phylogenetischer Verwandtschaft. Übrigens erschöpft sich hier (wie auch bei den Farnleitbündeln) das Procambium ganz in der Bildung von Phloem und Xylem, sodass geschlossene Einzelbündel entstehen.

### 3.2.7.3 Primäres Dickenwachstum und Erstarkungswachstum

Durch Zellvermehrung und postembryonale Zellvergrößerung wächst die Sprossachse nicht nur in die Länge, sondern auch im Durchmesser. Man spricht von **primärem Dickenwachstum**. Dem Zusammenwirken von axialem (Verlängerung) und transversalem (Umfangzunahme) Wachstum verdankt der Vegetationskegel seine Gestalt. Diese kann stark variieren. Überwiegt das Längenwachstum, wird der Vegetationskegel schmal und spitz (▣ Abb. 2.5a, c), bei überwiegendem Dickenwachstum dagegen stumpf oder flach. In Extremfällen (z. B. Palmen, Kakteen, Rosettenpflanzen) bilden sich sogar **Scheitelgruben**.

Bei großen Palmen, die ohne sekundäres Dickenwachstum immerhin Stammhöhen bis über 50 m erreichen, führt das primäre Dickenwachstum mithilfe eines lange Zeit aktiven Meristemmantels zu teller-

förmigen Scheitelgruben, deren Durchmesser über 30 cm betragen kann. Dadurch ist auch der Stammdurchmesser festgelegt, der während des weiteren Längenwachstums unverändert bleibt. Der Palmenstamm ist deshalb überall gleich dick. Er bleibt in der Regel unverzweigt und muss keine Laubkrone tragen, sondern nur ein endständiges Büschel großer Blätter (Wedel).

Auch bei verschiedenen Eudikotyledonen kommt es zu massivem primärem Dickenwachstum, das schwerpunktmäßig entweder die Rinde betrifft (cortikale Form: Kakteen) oder das Mark (medulläre Form: Sellerie, Kohlrabi, Kartoffelknolle). In beiden Fällen wird dadurch eine massive Vermehrung von Speicherparenchym bewirkt.

Während der Entwicklung einer Gefäßpflanze ändert auch der Vegetationspunkt seine Größe. Am Embryo ist die Initialzone des Sprossscheitels meist winzig. Sie vergrößert sich aber im Keimling nach und nach durch Vermehrung der Zellzahl im ursprünglichen Meristem. Dadurch nimmt (bei konstantem primärem

Dickenwachstum) der Achsenumfang entsprechend zu. Man spricht von **Erstarkungswachstum**. Der Querdurchmesser des Vegetationspunkts durchläuft schließlich ein Maximum und schrumpft dann wieder beim Übergang in die Blühphase. Die primäre Sprossachse erhält durch diese Veränderungen eine doppelkegelförmige Gestalt, die besonders bei einjährigen Monokotyledonen deutlich erkennbar ist, weil sie bei ihnen nicht nachträglich durch sekundäres Dickenwachstum maskiert wird.

### 3.2.8 Sprossachsen im sekundären Zustand

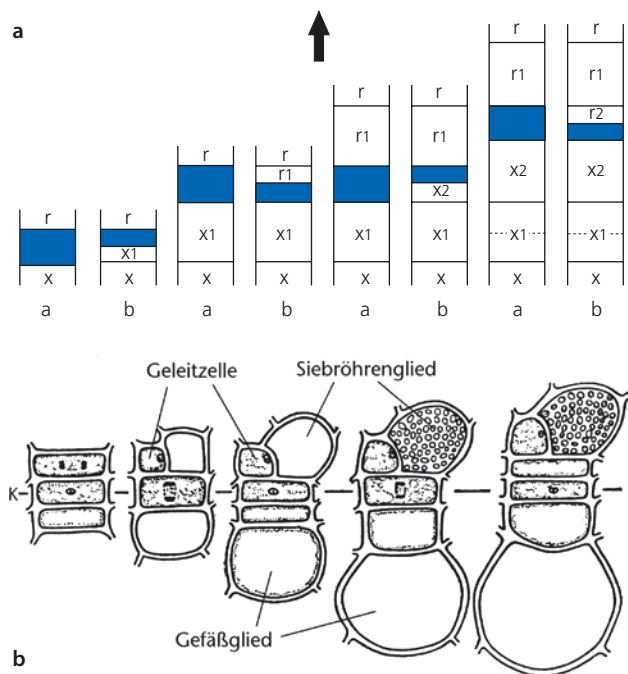
#### 3.2.8.1 Funktionelle Bedeutung des sekundären Dickenwachstums

Alte Nadel- und Laubbäume sind die größten Landlebewesen. Die Wipfel von Mammut- und Eukalyptusbäumen können mehr als 100 m vom Erdboden entfernt sein. Baumstämme tragen in vielen Fällen ein Kronengewicht von mehr als einer Tonne und müssen darüber hinaus bei starkem Wind enormen Hebelkräften standhalten. Genauso wie sich das Sprossystem im Luftraum verzweigt, verzweigt sich auch das Wurzelsystem im Boden: ein Ausdruck der bipolaren Organisation aller Gefäßpflanzen. Der gesamte Stoffaustausch zwischen Spross- und Wurzelsystem muss durch den Stamm erfolgen, der die beiden Verzweigungssysteme miteinander verbindet und ein echtes Zentralorgan darstellt (meist das einzige in ansonsten offen, dezentral organisierten Pflanzen). Die Doppelfunktion als Stütze und Transportbahn erfordert eine Verdickung des Stammes, die auf das Ausmaß von Wurzelsystem und Blatt- bzw. Nadelmasse abgestimmt ist. Die Stammverdickung wird durch **sekundäres Dickenwachstum** erreicht, das auf der Tätigkeit des Sprosscambiums beruht (► Abschn. 2.2.2). Bei diesem Dickenwachstum wird überwiegend sekundäres Xylem (**Holz**) gebildet. Es macht in späteren Stadien voluminmäßig mehr als 45 % des sekundären Zuwachses und damit des Stammes aus.

Die größeren Seitenachsen im Verzweigungssystem des Sprosses wachsen ebenfalls wie oben beschrieben durch sekundäres Dickenwachstum zu kräftigen Ästen heran. Auch bei Wurzeln/Seitenwurzeln gibt es sekundäres Dickenwachstum (► Abschn. 3.4.2.3).

#### 3.2.8.2 Cambium, Holz und sekundäres Phloem

Im vollständig entwickelten Baumstamm bildet das Sprosscambium eine hohlzylindrische, einlagige Stammzellschicht. Sie entwickelt sich aus dem Procambium des Sprossvegetationskegels. Im Sprosscambium gibt es zwei verschieden gestaltete Arten von Stammzellen (**Cambiuminitialen**): isodiametrische Strahlinitialen und lang gestreckte Fusiforminitialen. Die **Strahlinitialen**



▣ **Abb. 3.44** Cambiuminitialen als Stammzellen. **a** Schema der Teilungsfolge (Querschnitt). Initiale blau: a vor einer Teilung, b danach. Pfeil: weist zur Sprossperipherie. **b** Unterschiedliche Differenzierung der von der Initiale abgegliederten Zellen. – V Holzzellen, r Bastzellen, K Initiale. (a nach L. Jost; b nach Holman und Robbins)

liefern das Parenchym der Holz- und Markstrahlen und damit das transversale (horizontale) Leitsystem verholzter Achsen. Die **Fusiforminitialen** (lat. *fuscus*, Spindel, wegen der Umrissform der Initialen) bilden durch ihre Teilungstätigkeit das axilläre (vertikale) Leitsystem. Bei den Fusiforminitialen handelt es sich um lang gestreckte, an den Enden zugespitzte, insgesamt jedoch flache Zellen, die im Spross längs ausgerichtet sind und deren Flachseiten tangential (periklin) liegen. Sie sind vakuolisiert und relativ groß. Bei Nadelbäumen erreichen sie Längen bis 5 mm.

Die Cambiuminitialen teilen sich überwiegend so, dass die neu gebildete Wand periklin orientiert ist. Das bedeutet, dass vom Cambium (das in Querschnitten als Ringzone erscheint) in radialer Richtung neue Zellen abgegliedert werden, und zwar abwechselnd nach innen und nach außen (▣ Abb. 3.44). Es entstehen radiale Zellreihen, wie sie allgemein für Gewebe charakteristisch sind, die ihre Entstehung der Aktivität von Cambien verdanken. Die Gesamtheit der nach innen abgegebenen Zellen bildet das **Holz**, das histologisch einem **sekundären Xylem** entspricht, welches von Mark- bzw. Holzstrahlen durchzogen ist. Die nach außen abgegliederten Zellen entwickeln sich zum **sekundären Phloem**. Die Differenzierung der Abkömmlinge von Cambiuminitialen erfolgt sehr schnell. Das ist deshalb möglich, weil die Fusiforminitialen des Cambiums bereits massiv vakuolisiert sind, sodass ein postembryonales Streckungswachs-

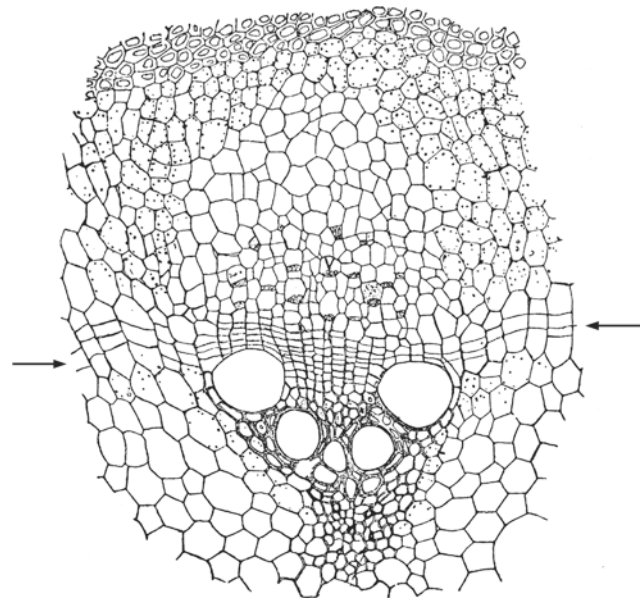
tum entfällt. Im Gegensatz zu der Situation in primären Meristemen zeigen im Sprosskambium die Stammzellen selbst die höchste Teilungsfrequenz, während sich ihre Abkömmlinge nur selten überhaupt noch einmal teilen. Sprosskambien enthalten das Hormon Auxin in hohen Konzentrationen (■ Abb. 12.14), insbesondere am Beginn jeder neuen Vegetationsperiode, wenn die Bildung von Frühholz einsetzt (► Abschn. 3.2.8.5).

Der Umfang des Cambiumzylinders (Cambiummantel) wird infolge des sekundären Dickenwachstums nach und nach größer. Man spricht von **Dilatationswachstum**. Bei den meisten Bäumen wächst der Cambiumumfang auf etwa das 1000-Fache des primären Ausgangszustands an, während bei Baumriesen sogar noch höhere Werte erreicht werden. Da die Größe der Cambiuminitialen dabei im Wesentlichen konstant bleibt, muss die Zahl dieser Zellen entsprechend zunehmen.

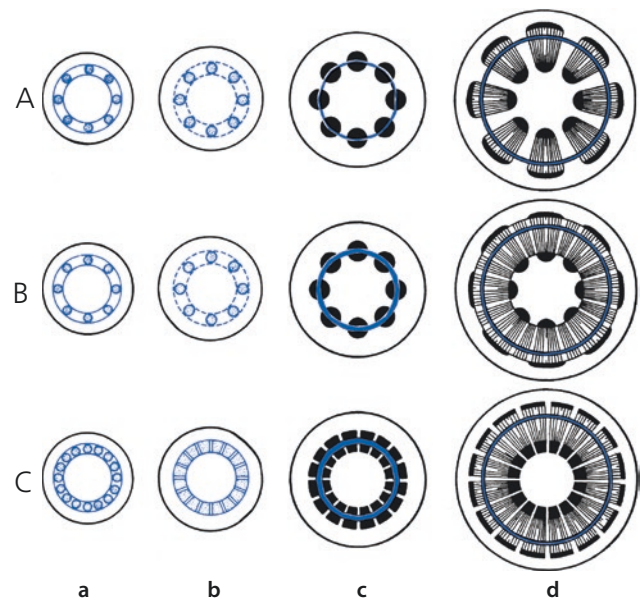
Die erforderliche Zellvermehrung kann durch antikline Längsteilungen erreicht werden, bei denen radial und längs ausgerichtete Trennwände eingezogen werden. In diesem Fall entstehen **Etagencambien**, wie sie für viele tropische Bäume typisch sind. Bei den Bäumen gemäßigter und kalter Zonen erfolgt dagegen zunächst eine Querteilung von Cambiuminitialen. Die entlang der Längsachse oberen und unteren Tochterzellen wachsen dann mit ihren Enden in axialer Richtung zwischen die Nachbarinitialen hinein – ein Beispiel für intrusives Wachstum (► Abschn. 2.2.2). Dadurch entstehen Cambien, deren Zellmuster in Flächenansicht weniger geordnet erscheint als bei Etagencambien. Man spricht von nicht etagierten oder **Fusiformcambien**.

Obwohl das ursprünglich angelegte Procambium einem ringsum geschlossenen Zylinder entspricht, ist das Cambium im primären Zustand von Sprossachsen oft als **faszikuläres Cambium** auf die Leitbündel beschränkt, die durch parenchymatische Markstrahlen voneinander getrennt sind. Setzt in so organisierten Sprossen sekundäres Dickenwachstum ein, wird zunächst durch Induktion von **interfaszikulärem Cambium** ein geschlossener Cambiummantel gebildet (■ Abb. 3.45). Dieser Prozess ist mit der Reembryonalisierung bereits ausdifferenzierter Parenchymzellen in den Markstrahlen verbunden. Der so entstehende, geschlossene Zylinder ähnelt auf den ersten Blick dem geschlossenen Zylinder des ursprünglichen Procambiums, wurde jedoch sekundär gebildet. Dies ist entwicklungsbiologisch interessant, weil bereits differenzierte Zellen wieder in den Stammzellzustand zurückkehren.

Bei Lianen, deren verholzte Sprosse (die ja keine Stützfunktion haben) nur mäßig verdickt sind, bilden sekundär entstehende Markstrahlinitialen auch weiterhin parenchymatisches Markstrahlgewebe. Die primären Markstrahlen bleiben also prominent und trennen in jedem Internodium gut definierte Leitbündel voneinander (*Aristolochia*-Typ, ■ Abb. 3.46a; vgl. auch ■ Abb. 3.50c und ■ Abb. 2.23l). Die einzeln von elastischem Grundgewebe umfassten Leitbündel wirken hier wie die Faserstränge eines Seils: Lianenachsen sind reißfest, aber zugleich flexibel. In vielen verholzenden Sprossachsen werden allerdings die meisten in Markstrahlen neu entstandenen Cambiuminitialen zu Fusiforminitialen, die prosenchymatische Zellen des Leit- und Festigungsgewebes abgliedern. Die Markstrahlen werden in diesem Fall auf schmale Parenchymstreifen eingeschränkt (*Ricinus*-Typ, ■ Abb. 3.46b). Bei den Bäumen schließlich geht das Procambium direkt in einen dichten Leitbündelzylinder mit geschlossenem Cambiummantel über (*Ti-*



■ Abb. 3.45 Entstehung von interfaszikulärem Cambium (Pfeile) beidseits des Leitbündelcambiums durch Reembryonalisierung und erneute Teilungsaktivität von Parenchymzellen in Markstrahlen bei der Liane *Aristolochia macrophylla* (80×). (Nach E. Strasburger)



■ Abb. 3.46 Typen des sekundären Dickenwachstums bei Eudikotyledonen. **a** *Aristolochia*-Typ. **b** *Ricinus*-Typ. **c** *Tilia*-Typ. **a–c** Ausbildung des primären Zustands, **d** sekundäres Dickenwachstum. Cambium vollblau. (Nach D. von Denffer)

*lia*-Typ, ■ Abb. 3.46c). Lediglich über Abzweigungen von Blatt- und Zweigspursträngen sind zunächst begrenzte Blatt- bzw. Zweiglücken ausgebildet, die später geschlossen werden.

Die **primären Markstrahlen**, die vom Mark bis zur Rinde reichen, rücken mit fortschreitendem sekundärem Dickenwachstum in der Peripherie des Holzkörpers, am Cambiummantel und besonders im sekundären Phloem immer weiter auseinander und können schließlich ihre Funktionen als transversales (radiales) Transport- und

Speichersystem nicht mehr erfüllen. Unter diesen Umständen kommt es zur Bildung von **Holzstrahlen**, die sich ins sekundäre Phloem fortsetzen, indem sich im Cambiummantel lokal begrenzt Fusiforminitialen in Markstrahlinitialen umwandeln. Die von diesen Markstrahlinitialen gebildeten Parenchymstrahlen wurden früher irreführend als sekundäre Markstrahlen bezeichnet, obwohl sie nicht vom Mark bis zur Rinde reichen, sondern blind im Holz bzw. sekundären Phloem beginnen. Sie sind umso kürzer, je später die Initialenumwandlung erfolgte. Die Orte solcher Umwandlungen liegen so, dass die Markstrahlen bei Tangentialansicht regelmäßige Muster bilden (▣ Abb. 3.51). Überall dort, wo der Abstand von Markstrahlen infolge des sekundären Dickenwachstums einen bestimmten Wert überschreitet, wird ein neuer Parenchymstrahl angelegt. Auch hier muss man also, wie bei anderen pflanzlichen Phänomenen der **Musterbildung**, davon ausgehen, dass von den bereits gebildeten Markstrahlen eine hemmende Wirkung ausgeht, die sich mit zunehmender Distanz abschwächt (► Abschn. 3.2.2).

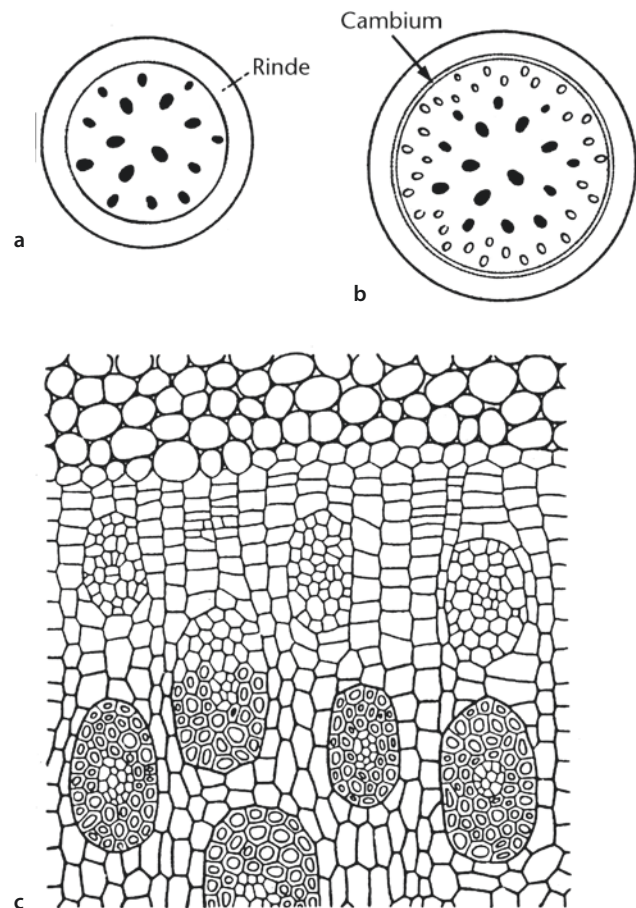
Bei Nadelhölzern ist dieses Strahlengewebe gewöhnlich einige Zellen hoch, aber nur eine Zellreihe breit. Der Volumenanteil des Strahlengewebes im Holz liegt unter 1/10. Bei Laubhölzern sind parenchymatische Strahlen oft viele Zellen breit und über 100 Zellen hoch. Ihr Volumenanteil liegt deutlich über 10 % und kann 1/5 des Holzvolumens erreichen (▣ Abb. 3.51d).

### 3.2.8.3 Sekundäres Dickenwachstum bei Monokotyledonen

Einkeimblättrige Pflanzen sind eigentlich nicht zu sekundärem Dickenwachstum in der Lage: Ihre Leitbündel sind ungleichmäßig über den Sprossquerschnitt verteilt (Ataktostelen), sodass kein Cambiumring entstehen kann. Vor allem jedoch sind ihre Leitbündel geschlossen, zwischen Xylem und Phloem fehlt also die Zellschicht, aus der das Cambium hervorgehen könnte. Tatsächlich gehören fast alle Baum- und Straucharten den Gymnospermen oder den basalen Ordnungen und Eudikotyledonen an. Wie oben beschrieben erreichen Palmen ihren endgültigen Stammdurchmesser durch primäres Dickenwachstum (► Abschn. 3.2.7.3). Nur bei einigen baumartigen Liliengewächsen (u. a. beim Drachenbaum *Dracaena* sowie bei bestimmten *Yucca*- und *Aloe*-Arten) gibt es ein sekundäres Dickenwachstum, das allerdings ganz anders verläuft als bei Gymnospermen und Eudikotylen (▣ Abb. 3.47): In diesen Pflanzen wird als Cambium ein sekundäres Verdickungsmeristem aktiv, das die gesamte Stele umfasst und vor allem nach innen Parenchym mit sekundären Leitbündeln bildet. Diese Form des Wachstums ist also dem sekundären Dickenwachstum der Eudikotylen nicht homolog, sondern muss konvergent entstanden sein.

### 3.2.8.4 Holzkörper

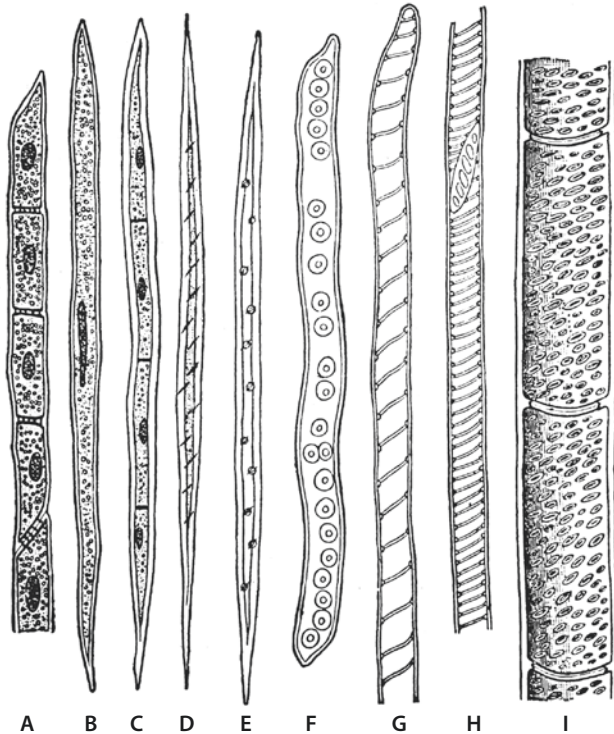
Holz erfüllt im lebenden Baum und Strauch drei Basisfunktionen, die überwiegend, aber nicht ausschließlich, von bestimmten Zell- und Gewebetypen vermittelt wer-



▣ **Abb. 3.47** Sekundäres Dickenwachstum beim Monokotylenbaum *Dracaena* (Drachenbaum). **a** Primärer Bau der Achse im Querschnitt (Leitbündel schwarz). **b** Sekundärer Bau. Der Cambiumring hat nach innen Parenchym mit sekundären Leitbündeln (hell) gebildet. **c** Vergrößerter Ausschnitt im Bereich des Cambiums; im sekundären Parenchym konzentrische Leitbündel in verschiedenen Reifungsstadien (90×). (a, b nach W. Troll; c nach G. Haberlandt)

den: die **mechanische Festigung**, da bei Landpflanzen der Auftrieb des Wassers entfällt und so die durch Schwerkraft, aber auch durch Wind ausgelöste Belastung aufgefangen werden muss, den **Transport** von Wasser- und Nährsalzen und die **Speicherung** von Assimilaten. Unter den zellulären Elementen des Holzes (▣ Abb. 3.48) lassen sich vier Formen unterscheiden und diesen drei Funktionen zuordnen:

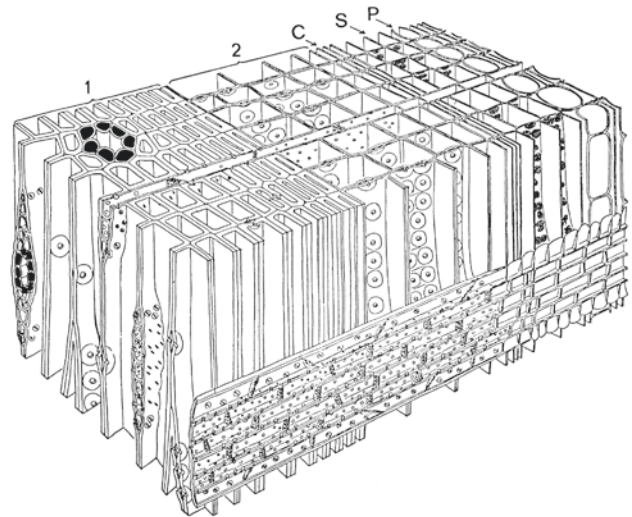
- **Tracheiden** sind 1–5 mm (extrem bis 8 mm) lange, tote Röhrenzellen mit stark verdickten, lignifizierten Wänden und spitz-keilförmigen Enden, an denen gehäuft Hoftüpfel auftreten (▣ Abb. 1.70c–h). Sie sind vor allem für die Festigung und den Transport verantwortlich. Die maximale Strömungsgeschwindigkeit in Tracheiden liegt bei  $0,4 \text{ mm s}^{-1}$ .
- **Tracheenglieder** sind ebenfalls tote, wassergefüllte Röhrenzellen mit Hoftüpfeln, die aber wesentlich kürzer und weiterlumiger sind als Tracheiden. Ihre verholzten Wände sind nur mäßig verdickt und die zwischen übereinanderstehenden Tracheengliedern



■ **Abb. 3.48** Zelltypen im Holz von Laubbäumen (150×). **a** Holzparenchym. **b, c** ungeteilte bzw. unterteilte Ersatzfaser. **d** Holz-(Libriform-)faser. **e** Fasertracheide. **f, g** Hoftüpfel- bzw. Schraubentracheide. **h, i** Gefäße. **h** Leitertrachee. **i** Tüpfelgefäß mit aufgelösten Querwänden zwischen den Tracheengliedern (vgl. ■ **Abb. 2.26**). (Nach E. Strasburger)

zunächst vorhandenen schrägen Querwände sind aufgelöst (in manchen Fällen porös oder leiterartig durchbrochen, ■ **Abb. 2.26**). Axial in Serie aufeinanderfolgende Tracheenglieder bilden also lange Röhrensysteme, die **Tracheen** oder (besser) **Gefäße**. Ihre Bedeutung für die Festigung ist daher eher untergeordnet, sie sind fast ausschließlich mit dem Wassertransport betraut. Ihre Querdurchmesser können Werte über 0,7 mm erreichen. Der Strömungswiderstand ist entsprechend gering: Es werden Strömungsgeschwindigkeiten bis  $15 \text{ mm s}^{-1}$  (in Extremfällen über  $40 \text{ mm s}^{-1}$ ) erreicht (► **Abschn. 19.2.5**, ■ **Tab. 14.10**).

- **Holzfasern** ähneln nach Form und Größe den Tracheiden, aber ihre Wände sind noch dicker und frei von Hoftüpfeln. Die Cellulose der Sekundärwand liegt in steiler Schraubentextur vor (■ **Abb. 2.22d**). Zwischen Tracheiden und Holzfasern gibt es Übergänge in Gestalt von **Fasertracheiden**. Auch zwischen Holzfasern und Holzparenchym lassen sich Zwischenformen finden: lebende, ein- oder mehrzellige „Ersatzfasern“.



■ **Abb. 3.49** Blockschema eines Nadelholzstamms im Cambiumbereich. Schnittrichtung bei Blick von oben: quer; von rechts vorne: radial; von links vorne: tangential. **1** Spätholz mit vertikalem und (im Holzstrahl) horizontalem Harzgang (Drüsenzellen schwarz). **2** Frühholz. Die großen Hoftüpfel zwischen den Tracheiden erscheinen nur im Radialschnitt in Aufsicht (vgl. ■ **Abb. 1.70c–f**). Unten im Radialschnitt: längs aufgeschlitzter Markstrahl, oben und unten von je einer Reihe Holzstrahltracheiden begrenzt, die sich im sekundären Phloem als Reihen von Strasburger-Zellen fortsetzen. Dazwischen: vier Reihen von Holz-(Bast-)strahlparenchymzellen (250×). – C Cambium, S aktives sekundäres Phloem mit Siebparenchym, P nach außen kollabierte Siebelemente. (Nach K. Mägdefrau)

Holzfasern sind in der Regel tot und gehören dann ausschließlich dem Festigungssystem an. Gelegentlich vorkommende lebende Holzfasern sind zusätzlich auch Teil des Speichersystems. Tracheiden, Tracheen und Holzfasern sind in Stämmen und Zweigen normalerweise längsorientiert (axial). Eine Ausnahme stellen die Holzstrahltracheiden der Nadelhölzer dar (s. u.).

- **Holzparenchymzellen** sind die lebenden Zellen des Holzes. Sie dienen der Speicherung von Stärke und/oder Öl, bei Bedarf auch dem Transport organischer Nährstoffe, und spielen eine Schlüsselrolle bei der Reparatur von Luftembolien in Xylemgefäßen.

### 3.2.8.5 Gymnospermenholz

Das **Holz der Nadelbäume** ist ein relativ einfach aufgebautes, im Wesentlichen aus Tracheiden bestehendes Gewebe (■ **Abb. 3.49**). Die bei den Angiospermen zu beobachtende Differenzierung in verschiedene Zelltypen, die auf verschiedene Funktionen spezialisiert sind, fehlt noch weitgehend. Dicht gepackte Tracheiden übernehmen gleichermaßen Festigungs- und Leitungsfunktion. Tracheen fehlen und das Parenchym ist beschränkt auf Holzstrahlen und das Drüsenepithel der Harzgänge (soweit vorhanden).

Zwischen den Tracheiden und den Parenchymzellen von Holzstrahlen sind einseitig behöft Tüpfel ausgebildet. Bei der Kiefer findet man besonders große solcher Tüpfel (dafür jeweils nur einen pro Zellkontakt), die Fenstertüpfel genannt werden (■ Abb. 3.51c). An der oberen und unteren Grenze von Holzstrahlen verlaufen vielfach Holzstrahltracheiden. Dabei handelt es sich um lang gestreckte und tote, mit Hoftüpfeln ausgestattete Zellen, die radialen Wassertransport vermitteln.

**Harzkanäle** (■ Abb. 2.30) verlaufen teils axial, teils radial in Holzstrahlen und bilden insgesamt ein zusammenhängendes Röhrensystem im Nadelholzstamm. Sie entstehen schizogen, also durch das Auseinanderweichen von Zellen. Das Harz muss also durch die Plasmamembran hindurch transportiert werden und bildet bei Verwundung aseptische Wundverschlüsse. Bei Verletzung werden dementsprechend zusätzliche Harzgänge gebildet. Auch bei der Tanne, in deren Holz sich normalerweise keine Harzkanäle befinden, treten nach Verletzungen solche Kanäle auf.

Das sekundäre Dickenwachstum beschränkt sich bei Holzgewächsen der gemäßigten Breiten mit ausgesprochenen Jahreszeiten auf die Zeitspanne von Ende April bis Anfang September, d. h. es erfolgt in diskreten Jahresrhythmen. Dabei wird bis Juli **Frühholz** gebildet, danach bei auslaufender Cambiumaktivität **Spätholz**. Die Tracheiden des Spätholzes haben dickere Wände und sind entsprechend englumiger als die des Frühholzes. Der Übergang von Frühholz- zu Spätholztracheiden erfolgt jedoch allmählich. Die schon mit freiem Auge erkennbaren, scharfen Grenzen der **Jahresringe**, auf denen die Maserung von geschnittenem oder gedrehtem Holz beruht, ergeben sich dadurch, dass die zuletzt gebildeten Spätholztracheiden besonders dickwandig und englumig sind, die in der nächsten Vegetationsperiode zuerst gebildeten Frühholztracheiden dagegen extrem dünnwandig und weitlumig.

Auch außerhalb der gemäßigten Breiten werden in Baumstämmen Jahresringe gebildet, wenn es z. B. saisonale Schwankungen der Niederschläge gibt (Regenzeiten). In den immerfeuchten Tropengebieten entstehen dagegen keine Jahresringe.

### 3.2.8.6 Angiospermenholz

Das **Holz der Laubbäume und -sträucher** ist viel komplizierter gebaut als das der Nadelbäume. Es enthält zusätzlich zu Tracheiden auch Holzfasern und Tracheen, die jeweils für die Festigung und die Wasserleitung zuständig sind.

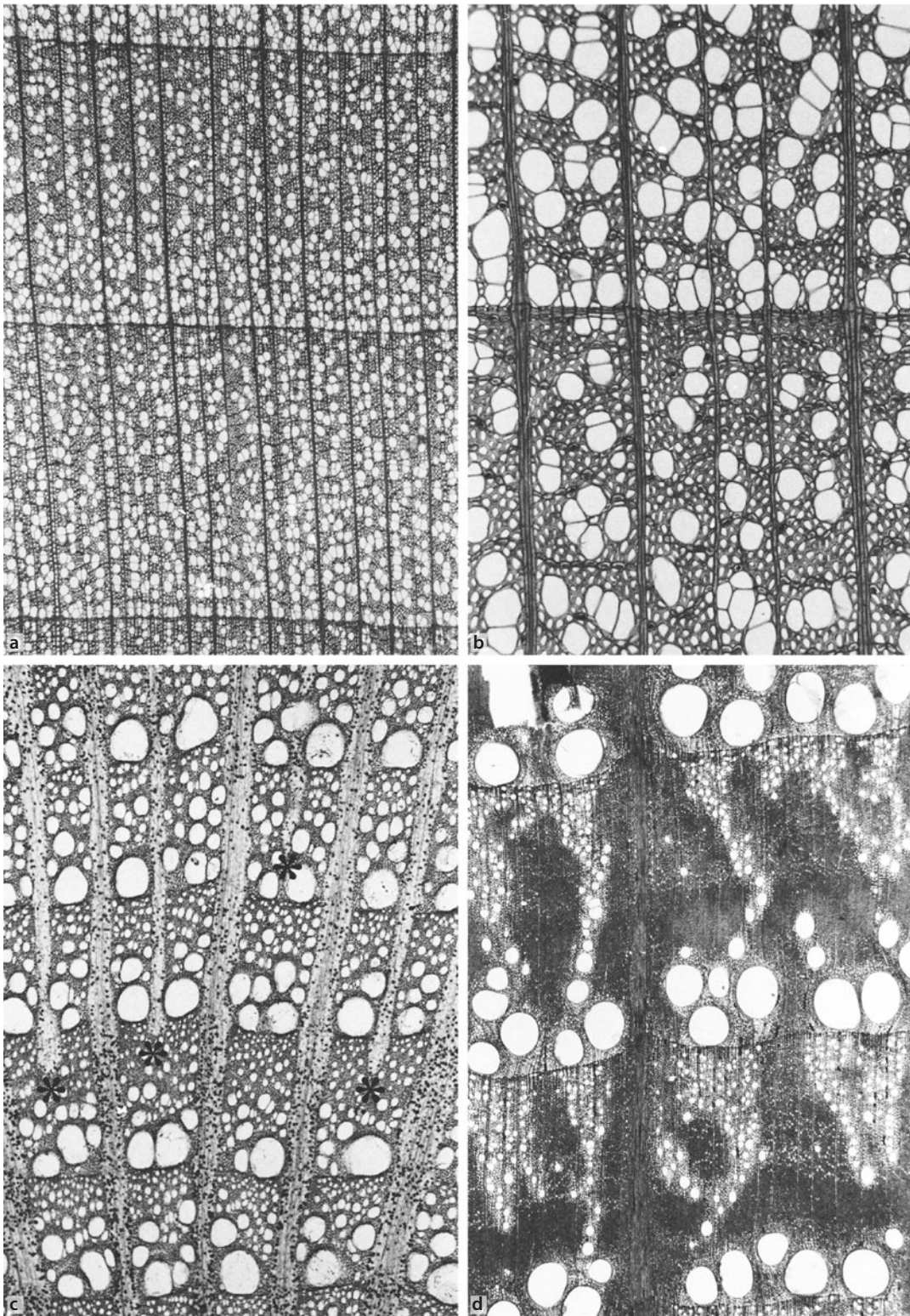
Die fortschreitende Evolution des Angiospermenholzes kann an heute lebenden Vertretern rekonstruiert werden. Neben relativ „primitiven“ Holzsorten, deren Hauptgewebe noch weitgehend Tracheidengewebe ist (z. B. Edelkastanie), gibt es Übergänge zu Holzformen, in denen das Tracheidengewebe teilweise (z. B. Eiche, Ulme, Walnussbaum, Rosskastanie) oder ganz durch Holzfasergewebe mit eingeschlossenem Speicherparenchym (Faserparenchym, interfibrilläres Parenchym) ersetzt ist (z. B. Esche, Ahorn).

Gefäße verlaufen nicht streng parallel zur Stammachse, sondern folgen leichten Schlangenlinien und nähern sich dadurch innerhalb eines Jahreszuwachses immer wieder

gegenseitig an. In Berührungszonen sind Hoftüpfel (bei den Laubbälzern meistens mit schlitzförmigem Porus und ovalem Hof, ■ Abb. 1.70g, h) besonders zahlreich, sodass ein funktionelles **Gefäßnetz** entsteht.

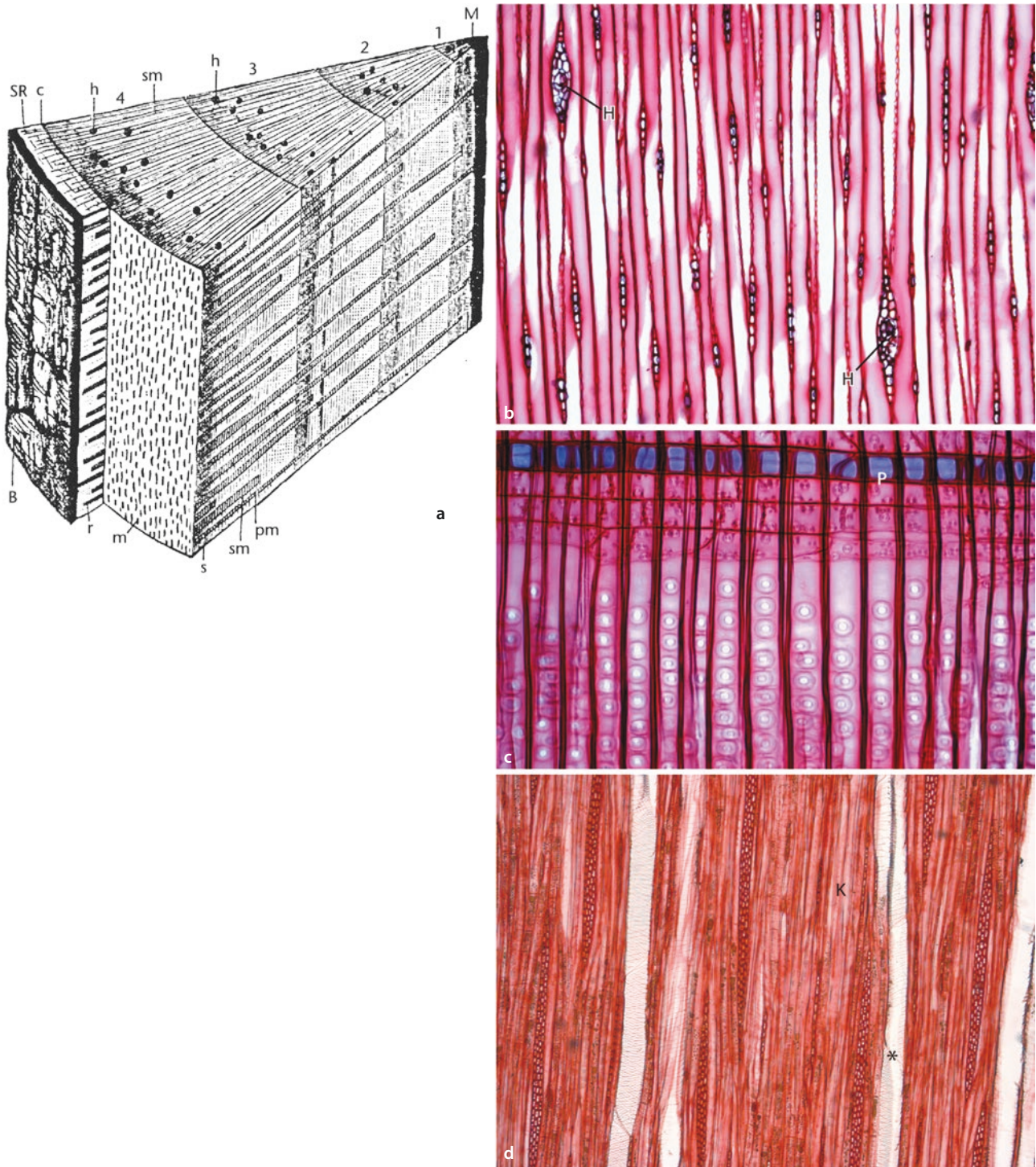
Im Holz vieler europäischer Laubbäume sind mikropore Gefäße (Durchmesser bis 100 µm) in großer Zahl über die jährlichen Zuwachszonen verteilt: **zerstreutporiges Holz** (z. B. bei Buche, Birke, Erle, Weide, Pappel, Ahorn, Rosskastanie, Sommer-Linde; ■ Abb. 3.50a, b). In anderen Fällen (z. B. bei Eiche, Ulme, Esche, Edelkastanie) werden dagegen im Frühholz wenige, eher makropore Gefäße gebildet (Querdurchmesser >100 µm: schon mit bloßem Auge erkennbar): **ringporiges (zykloporiges) Holz** (■ Abb. 3.50c, d). Die Gefäße werden (besonders bei ringporigen Hölzern) von paratrachealem Parenchym begleitet, das wegen der vielen Tüpfelverbindungen zu den Tracheengliedern **Kontaktparenchym** genannt wird. Die Zellen dieses Parenchyms haben den Charakter von Drüsenzellen.

Tatsächlich können die Zellen Zucker und andere organische Stoffe in die Gefäße sezernieren, wenn bei hoher Luftfeuchtigkeit der Transpirationssog ausbleibt und die Versorgung rasch wachsender Triebe mit Nährsalzen stockt. Die ins Xylem sezernierten Stoffe saugen osmotisch Wasser nach, das in den Gefäßen nur nach oben steigen kann (ein Absinken der Wassersäule wird durch die Wurzelendodermen verhindert). Im Kronenbereich kann das zuckerhaltige Wasser über Hydathoden durch Guttation (► Abschn. 14.2.4.2) ausgepresst werden, nachdem sich die Blattzellen mit den erforderlichen Nährsalzen versorgt haben. Aufgrund dieser Funktionsbeziehungen wird verständlich, dass besonders in den Stämmen großer Bäume des tropischen Regenwalds das paratracheale Kontaktparenchym massiv entwickelt ist und die einzelnen Gefäße als vielschichtiger Mantel umgibt. Auch die makroporen Gefäße der ringporigen Holzarten sind von Kontaktparenchymscheiden umhüllt (■ Abb. 3.51d). Die entsprechenden Baum- und Straucharten sind an das mediterrane Klima mit seinen kurzen Wachstumszeiten zwischen mild-feuchten Wintern und trockenheißen Sommern besonders angepasst. Bei zerstreutporigem Holz ist das Kontaktparenchym nur schwach entwickelt. Solches Holz ist für Baumarten jener Gebiete typisch, in denen die Böden feucht sind, während die Luft nur selten dampfgesättigt ist. Aber auch bei diesen (z. B. den mitteleuropäischen) Baumarten wird im Frühjahr, unmittelbar vor dem Laubaustrieb, das paratracheale Kontaktparenchym aktiv. In dieser Zeit „kommen die Bäume in Saft“: Organische Speicherstoffe (vor allem Zucker und Aminosäuren) im Holzparenchym werden mobilisiert und noch vor dem Einsetzen der Blatttranspiration in die Gefäße verlagert, in denen dadurch Überdruck entsteht. Bei Verletzung tritt die Gefäßflüssigkeit mitunter in erheblichen Mengen als **Blutungssaft** aus. Während der später einsetzenden eigentlichen Vegetationszeit liefert dann die Transpiration der inzwischen entfaltenen Blätter die Energie für das Aufsteigen des Gefäßinhalts gegen Schwerkraft und Reibung. In den Gefäßen herrscht dann Unterdruck. Die **Mark-** und **Holzstrahlen** des Angiospermenholzes sind meistens umfangreicher (d. h. höher und breiter) als die der Gymnospermen und aus mehreren Zelllagen aufgebaut (■ Abb. 3.51d). Das Strahlparenchym nimmt über besondere Kontaktstellen Verbindung mit den Gefäßen auf. Außerdem bildet es zusammen mit paratrachealem und (wo vorhanden) interfibrillärem Parenchym ein lockeres, lebendes Maschenwerk, das das Holzgewebe in alle Richtungen durchzieht und volumenmäßig 1/4 bis 1/3 des gesamten Holzkörpers ausmachen kann.



**Abb. 3.50** Zerstreut- und ringporige Hölzer im Querschnitt. **a, b** Die Linde *Tilia platyphyllos* besitzt zerstreutporiges Holz mit relativ engen Gefäßen (Durchmesser 100  $\mu\text{m}$ ). Jahresringgrenzen: **a** drei (25 $\times$ ), **b** eine (70 $\times$ ). Zyklopore Hölzer: **c** *Aristolochia macrophylla*, eine Liane; Holzporen nur im Frühholz jedes Jahreszuwachses, breite Mark- und Holzstrahlen (die dunklen Punkte darin sind Oxalatdrüsen), \* Startstellen neuer Holzstrahlen (25 $\times$ ). **d** Drei Jahresringgrenzen bei der Eiche *Quercus robur*. Die großen Gefäße des Frühholzes (Durchmesser bis 500  $\mu\text{m}$ ) sind von Kontaktparenchym umgeben, die mikroporen Gefäße des Spätholzes liegen in Tracheidengewebe eingebettet. Die dunklen Zonen entsprechen dichtgepackten Holzfasern (25 $\times$ ). Eichenholz ist histologisch durch seine hohe Dichte an Wandmaterial als typisches Hartholz ausgewiesen





**Abb. 3.51** Markstrahlen und Holzstrahlen. **a–c** Kiefer *Pinus sylvestris*. **a** Stück eines vierjährigen Zweiges. Oben Querschnitt (Hirnschnitt, rechts Längsschnitt radial (Spiegel- oder Riftschnitt), links tangentielle Längsansicht (Flader- oder Herzschnitt; 6×). **b** Tangentialschnitt. Zahlreiche einreihige Holzstrahlen (quer) zwischen längsgeschnittenen Tracheiden; in den steilen Schrägwänden zwischen diesen Hoftüpfelreihen; zwei dickere Holzstrahlen führen Harzkanäle (75×). **c** Radialschnitt durch Holz. Tracheiden mit großen Hoftüpfeln; unten Markstrahl längs mit zentraler Reihe von parenchymatischen Kontaktzellen, die über große quadratische Fenstertüpfel mit Tracheiden verbunden sind; darüber und darunter horizontale Holzstrahltracheiden mit kleinen Hoftüpfeln (150×). **d** Tangentialschnitt durch Eichenholz (*Quercus robur*) mit einem Gefäß (\*), einer Zone von paratrachealem Kontaktparenchym und zahlreichen einreihigen Holzstrahlen in dichtem Holzfasergewebe; rechts mehrere dicke „zusammengesetzte“ Holzstrahlen, die dadurch zustande kommen, dass im Cambium zwischen benachbarten Holzstrahlen Fusiforminitialen ausfallen. Dieser Prozess geht gerade bei der Eiche sehr weit, wodurch außergewöhnlich hohe und breite Holzstrahlen entstehen (75×). – B Borke, c Cambium, h und H Harzkanäle, K paratracheales Kontaktparenchym, M Mark, m Holzstrahlen quer; P parenchymatische Kontaktzellen, pm (primäre) Markstrahlen, r Phloemstrahlen, SP sekundäres Phloem mit Periderm, sm Holzstrahlen längs, SR sekundäre Rinde, 1–4 aufeinanderfolgende Jahresringe. (a nach E. Strasburger)

Auch im Holz jener Angiospermen, die in Gegenden mit ausgeprägten Jahreszeiten wachsen, bilden sich wie in Nadelhölzern auffällige **Jahresringe** aus, die den jährlichen Zuwachszonen entsprechen. Auch mit Laubholzstämmen kann daher **Dendrochronologie** betrieben werden.

Koniferen und dikotyle Angiospermen mit sekundärem Dickenwachstum bilden in saisonalen Klimaten jährlich abgegrenzte, auf ökologische Bedingungen reagierende radiale Zuwächse. Dendrochronologisch auswertbar sind Bäume, Sträucher, Zwergsträucher und Kräuter mit einem Alter von 1–5000 Jahren. Auf der Basis von Jahresringbreiten und Dichten ermöglicht die Technik des **crossdating** die globale Synchronisierung und Rekonstruktion von Keimungs- und Absterbedaten von Pflanzen und den herrschenden Umweltbedingungen in den letzten 14.000 Jahren. Aus Verteilung, Anzahl und Durchmesser von Gefäßen, Fasern und Parenchymzellen sowie Dicke, Struktur, Isotopenverhältnisse und chemische Zusammensetzung von Zellwänden lassen sich wertvolle Informationen über ökologische Schwankungen zwischen verschiedenen Jahren und sogar innerhalb von Jahren ableiten. Voraussetzung zur Erfassung der Jahresringdaten sind Jahresringbreitenmessgeräte, röntgendensitometrische Anlagen, Mikrotome, elektronische Bilderfassungsanlagen sowie chemische Analyseverfahren und Massenspektrometer. Auswertungen basieren auf Chronologien, d. h. auf Mittelwerten mehrerer synchroner individueller Zeitreihen. Langfristige ökologische Einflüsse können mit Korrelationsanalysen (Hauptkomponentenanalyse) ermittelt werden. Kurzfristige Ereignisse finden ihren Ausdruck in extremen Strukturwechsellern, den positiven und negativen abrupten Zuwachsveränderungen und der Weiserjahre (klimatisch besonders markante Jahre, die in den meisten Bäumen einer Region charakteristische Jahresringe hinterlassen haben). Dank der nahezu globalen Präsenz und Nützlichkeit von Gehölzen in terrestrischen Biomen bilden Jahresringe ein fast unerschöpfliches Archiv zur Rekonstruktion menschlicher Aktivitäten und ökologischer Dynamik. Der Vergleich früherer Umweltveränderungen mit denen der heutigen Zeit steht im Fokus der dendrochronologischen Forschung. Da sich in Mitteleuropa die Eichen-Kiefern-Chronologie mehr als 12.000 Jahre kontinuierlich zurückverfolgen lässt, kann anhand dieser Chronologie auch die relative Skala der Radiocarbonmethode geeicht und in absolute Zahlen überführt werden, vorausgesetzt, man berücksichtigt variable Sonnenwindaktivitäten, Veränderungen des Erddachs, variable Emissionen von fossilem CO<sub>2</sub> oder Atomexplosionen, die zu Verschiebungen führen. Sogar geodynamische Prozesse wie Erosionsprozesse an Flüssen, Felsstürze, Küstenverschiebungen und Permafrostdynamik sind anhand von Stammverletzungen, der Bildung von Reaktionsholz und abrupten Strukturänderungen in Stämmen und Wurzeln lokal rekonstruierbar. Aus solchen Untersuchungen weiß man, dass es um das Jahr 1000 v. Chr. schon einmal eine globale Wärmephase gegeben hat, die der heutigen klimatisch ähnelt. Aus den heutigen eisfreien alpinen Gletschervorfeldern konnte man Baumstämme ausgraben, die belegen, dass die Gletscher im Atlantikum (6000–8000 v. Chr.) weit geringere Ausmaße hatten als heute. Die Ursachen für diese früheren Wärmephasen waren jedoch ganz anderer Natur, da die Freisetzung von Kohlendioxid aus fossilen Brennstoffen damals natürlich noch keine Rolle spielte. Die Kenntnis absoluter Jahresringdaten spielt natürlich auch für die Datierung und daher letztlich für die Erhaltung historischer Bausubstanz eine große Rolle. Daher wird kaum eine Renovierung historischer Gebäude ohne dendrochronologisches Gutachten durchgeführt.

### 3.2.8.7 Splintholz und Kernholz

Holz ist ein Gewebe, das überwiegend aus toten Zellen (Tracheiden, Tracheenglieder, zum Teil Holzfasern) besteht. Auch die Lebensdauer des Holzparenchyms ist begrenzt: Es stirbt in älteren Jahresringen ab. Bei fortgesetztem sekundärem Dickenwachstum finden

sich im Zentralbereich von Baumstämmen, dem **Kernholz**, überhaupt keine lebenden Zellen mehr. Demgegenüber wird das „lebende“ Holz der äußeren Stammarten als **Splintholz** bezeichnet. Während bei vielen zerstreutporigen Hölzern die Wasserleitfähigkeit der Gefäße bis über 20 Jahre lang erhalten bleibt, ist sie bei ringporigen Hölzern (Esche, Edelkastanie, Ulme, Robinie) auf wenige Jahre beschränkt (z. B. bei der Eiche auf zwei Jahre). Verkernung tritt aber auch bei diesen Bäumen erst später ein, sodass zwischen einem äußeren **Leitsplint**, der noch aktiv Wasser leitet, und einem inneren, auf Speicher- und Stützaufgaben beschränkten **Speichersplint** unterschieden werden muss.

Bäume mit schmalen Leitsplint sind gegen äußere Störungen (z. B. starke Temperaturerhöhung des Stammes bei langer Sonneneinstrahlung), sowie gegen mechanische Beschädigung oder Pilzbefall besonders empfindlich. Das äußert sich immer wieder in verheerenden Epidemien von kontinentalem Ausmaß (Eichen- und Kastaniensterben in Nordamerika; Ulmensterben, hervorgerufen durch einen Ascomyceten, der von Borkenkäfern verbreitet wird).

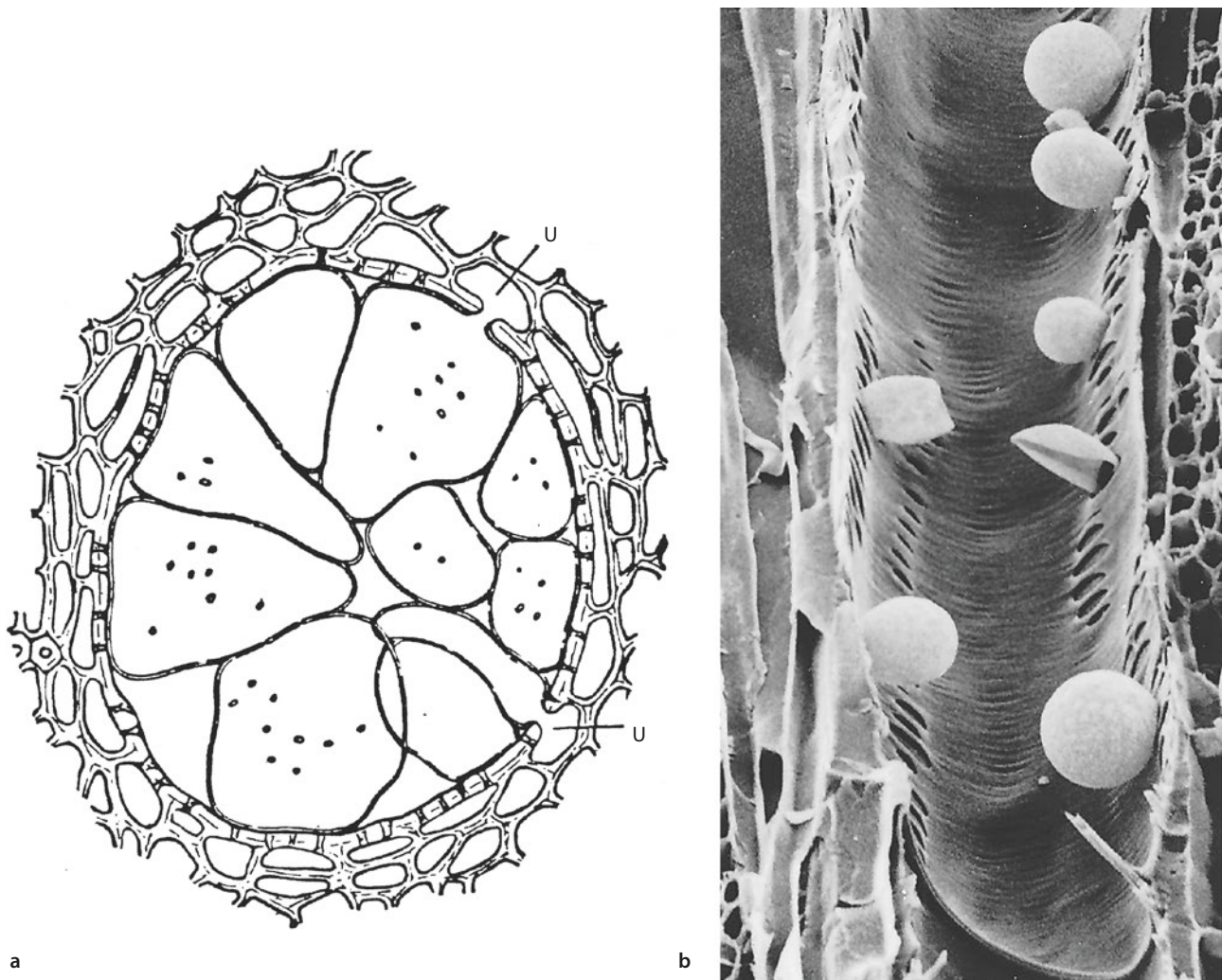
Die **Verkernung** von Holz ist kein passives Absterben, sondern ein aktiver Vorgang. Vielfach füllen sich dabei die Gefäße mit Luft und verstopfen zusätzlich, indem benachbarte Holzparenchymzellen durch Tüpfel in sie einwachsen (**Thyllenbildung**, ■ Abb. 3.52; griech. *thyllis*, Beutel). Im Parenchym noch vorhandene Reservestoffe werden mobilisiert und abtransportiert oder aber zur Bildung von Thyllen und Kernholzstoffen (vor allem Gerbstoffe, Harze) verbraucht. Ebenso werden wertvolle Nährelemente (P, K, S) in den Splint verlagert, während überschüssiges Calcium oder Silicium im Kern deponiert werden.

Das Teakholz verdankt seine außergewöhnliche Festigkeit und Widerstandsfähigkeit einer massiven Verkieselung (Siliciumeinlagerung). Generell ist das Kernholz vieler Nadel- und Laubhölzer der technisch wertvollste Teil des Holzes. Durch die Luftfüllung der Gefäße können die eingelagerten Gerbstoffe, die Schädlingsresistenz vermitteln, nach und nach zu kräftig gefärbten Phlobaphenen oxidiert werden. Das ergibt mitunter prächtige, natürlich gefärbte und imprägnierte Hölzer, die sich durch hohe Beständigkeit auszeichnen. Besonders wertvolle ausländische Kernhölzer sind Mahagoni (*Swietenia mahagoni*), Palisander (*Dalbergia*), Teakholz (*Tectona grandis*) und das tiefschwarze Ebenholz (verschiedene *Diospyros*-Arten).

### 3.2.8.8 Sekundäres Phloem

Wie das Holz ist auch das **sekundäre Phloem (Bast)** aus verschiedenen Zell- und Gewebetypen aufgebaut (■ Abb. 3.53), die unterschiedliche Funktionen wahrnehmen: axialer Ferntransport von Assimilaten (Siebelemente: Siebzellen bzw. Siebröhrenglieder, ► Abschn. 2.3.4.1), Assimilatspeicherung und radialer Nahtransport (Phloemparenchym und Phloemstrahlen) oder Festigung bzw. mechanischer Schutz (Sklerenchym: Phloemfasern und Steinzellen; Kristallzellen).

— Die **Siebelemente** des sekundären Phloems setzen jene des primären Phloems fort, sodass von Triebspitzen und Blättern ununterbrochene Leitungsbahnen bis in die Wurzeln führen. Die kernlosen Sieb-



■ **Abb. 3.52** Gefäßverschluss durch Thyllen. **a** Holzparenchymzellen sind durch Tüpfel in das Lumen eines Gefäßes eingewachsen und verschließen es weitgehend (Querschnitt, Kernholz der Robinie, 250×). **b** In Gefäß einwachsende Thyllen beim tropischen Laubbaum *Nectandra pichurim*, einer Lauracee (170×). – U Holzparenchymzellen. (a nach H. Schenck; b REM-Aufnahme: S. Fink)

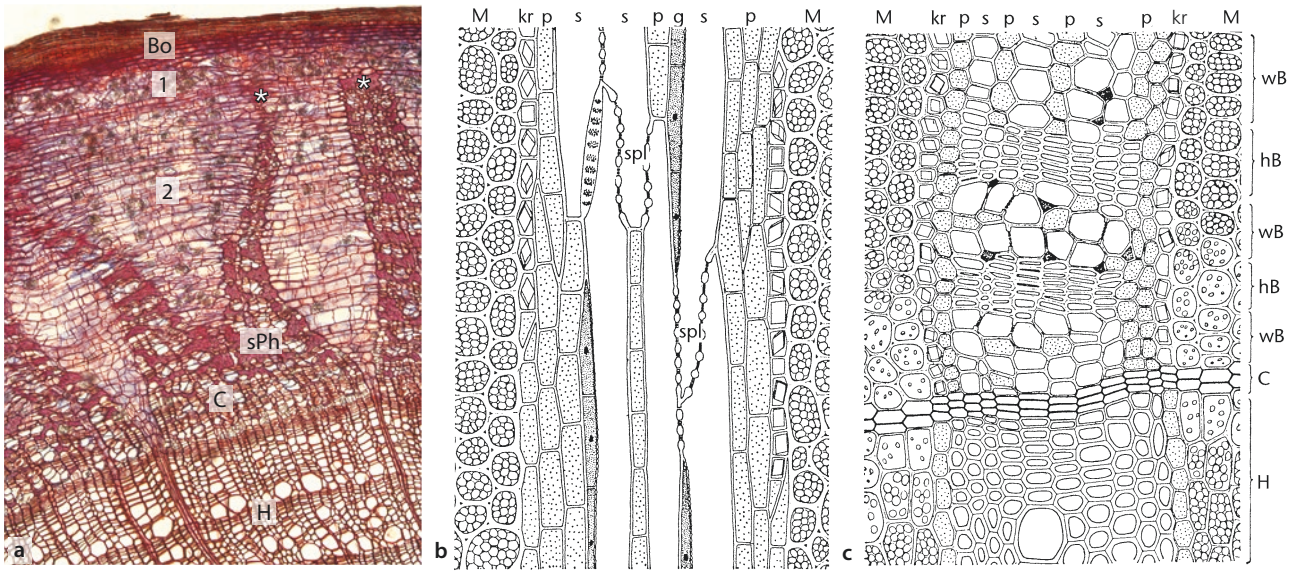
elemente werden durch reich getüpfelte Zellwände hindurch von Parenchymzellen mit Drüsencharakter am Leben erhalten und durch Be- bzw. Entladung in ihrer Funktion als Leitungsbahnen unterstützt (Laubhölzer: Geleitzellen; Gymnospermen: Strasburger-Zellen).

- Die **Phloemstrahlen** sind die Fortsetzung der Holzstrahlen nach außen. Sie stellen über das Cambium hinweg Querverbindungen zwischen Holz und sekundärem Phloem her. Die Parenchymzellen der Phloemstrahlen sind meistens mit Stoffreserven (Stärke, Öl) angefüllt. Dasselbe gilt für axial orientierte Verbände von Zellen des Phloemparenchyms.
- **Phloemfasern** werden oft extrem lang (► Abschn. 2.3.3). Diese Zellen schieben sich während ihrer Entwicklung durch intrusives Spitzenwachstum zwischen Hunderte von anderen Zellen. Ihnen verdankt der gesamte Gewebekomplex seinen Namen. Phloemfa-

serstreifen aus Weiden- und Lindenzweigen lieferten einst den Bindebast der Gärtner.

Gemäß der Lage des Cambiums zwischen Holz und sekundärem Phloem wächst der Holzkörper an seiner äußeren Peripherie, das sekundäre Phloem dagegen an seiner Innenseite in die Dicke. Während sich beim Holz die ältesten Teile innen und die jüngsten außen befinden, ist es beim sekundären Phloem umgekehrt.

Die Siebelemente sind normalerweise nur für ein Jahr funktionstüchtig. Das bedeutet, dass der gesamte Assimilattransport auch in einem mächtigen Baumstamm auf eine nur ca. 1 mm dünne Lage von **leitendem sekundärem Phloem** unmittelbar außerhalb des Cambiummantels beschränkt ist, die volumenmäßig nicht einmal 5 % des Stammes ausmacht. In älteren Phloembereichen, dem **speichernden sekundären Phloem**, sterben die Siebelemente zusammen mit ihren unmittelbaren Begleitzellen ab und werden vom Nachbargewe-



**Abb. 3.53** Sekundäres Dickenwachstum. **a** Querschnitt durch mehrjährigen Zweig der Linde *Tilia platyphyllos*. 1 Primäre Rinde und primäres Phloem (an zwei Stellen durch \* bezeichnet); 2 sekundäres Dickenwachstum mit sekundärem Phloem, dieses mit tangentialen Lagen von Hartbast (dunkel) und Weichbast (hell); zwischen sekundärem Phloem keilförmige helle Parenchymzonen (Baststrahlen), deren Breite sich erst in der letzten Saison auf jene der Holzstrahlen verringert hat. Im Rindenparenchym zahlreiche schwarze Kristallzellen, ausgefüllt von Calciumoxalatdrusen (23×). **b**, **c** Sekundäre Rinde des Weinstocks *Vitis vinifera* im Längs- und Querschnitt (200×). – Bo Borke, C Cambium, H Holz, hB Hartbast (Bastfasern), g Geleitzellen, kr Kristallzellen, M Rindenstrahlparenchym mit Reservestärke, p Parenchym, sPh sekundäres Phloem, s Siebröhren, spl Siebplatten, wB Weichbast (Siebröhren + Geleitzellen). (b, c nach D. von Denffer)

webe zerdrückt. Benachbarte, einzelne Parenchymzellen vergrößern sich dagegen beträchtlich (Parenchymzelleninflation) und füllen nicht nur den vorher von den Siebelementen eingenommenen Raum aus, sondern bewirken auch eine Dilatation dieses Gewebes, das dadurch dem weiteren sekundären Dickenwachstums der Sprossachse einigermaßen folgen kann, ohne zu reißen. Bei den meisten Holzgewächsen findet nicht nur eine Inflation, sondern auch eine Vermehrung der Phloemparenchymzellen statt. Viele Parenchymzellen entwickeln sich außerdem zu Steinzellen und übernehmen dadurch Schutzfunktionen.

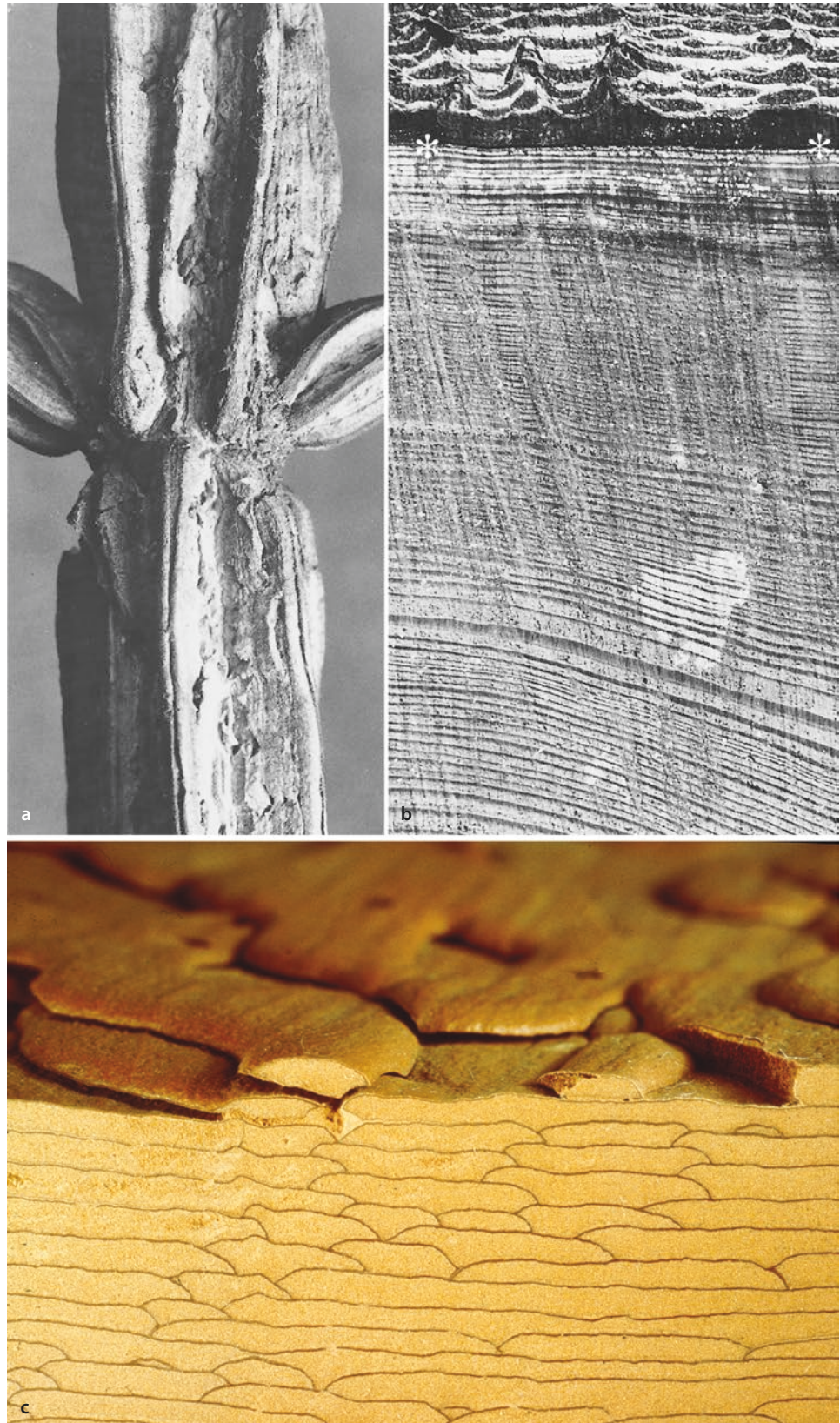
### 3.2.8.9 Periderm

Die Vergrößerung des Sprossumfangs bei sekundärem Dickenwachstum wird von manchen peripheren Geweben durch ein entsprechendes Dilatationswachstum aufgefangen. Das gilt z. B. für die Sprossperidermen bestimmter Pflanzen (z. B. *Ilex*, *Cornus*, Kerrie, Rosen und Kakteen), deren Äste über längere Zeit grün bleiben. Normalerweise nimmt aber die Epidermis an der Dilatation nicht teil. Sie reißt auf und wird durch **Periderm** (das sekundäre Abschlussgewebe) ersetzt (► Abschn. 2.3.2.2). Es besteht aus drei Gewebeschichten (von außen nach innen): dem toten Phellem (Kork), dem cambialen Phellogen und dem parenchymatischen Phellogen. Da Kork (**Phellem**) sehr undurchlässig ist, sind Gewebe, die außerhalb von Peridermen liegen, von der Wasser- und Nährstoffzufuhr aus dem Spross abgeschnitten. Sie sterben ab und trocknen aus. Das macht

sich äußerlich durch eine braune oder graue Verfärbung der Sprossoberfläche bemerkbar.

Das erste Periderm, das funktionell die Epidermis ersetzt, entsteht in der äußersten Rinde und wird als **Oberflächenperiderm** bezeichnet. Bei einigen Bäumen bleibt das Phellogen dieses ersten Periderms über viele Jahre aktiv und expandiert durch Dilatationswachstum zusammen mit der Vergrößerung der Achsenoberfläche. Auf diese Weise entstehen die glatten Stammoberflächen der Buchen und Hainbuchen sowie junger Birken. Bei den meisten Bäumen wird aber auch das Oberflächenperiderm infolge der andauernden Stammverdrickung aufgerissen. Das geschieht überwiegend in Längsrichtung, weil Stämme und Astpartien ihr Längenwachstum einstellen, sobald das sekundäre Dickenwachstum begonnen hat. Die so entstehenden Risse werden abgedichtet durch die Bildung neuer Peridermen (**Tiefenperidermen**) in tieferen, noch lebenden Zonen der Rinde oder (in älteren Bäumen) des sekundären Phloems. Das Phellogen von Tiefenperidermen ist gewöhnlich nur für kurze Zeit aktiv, sodass ständig weitere und noch tiefer innen liegende Peridermen angelegt werden müssen. An der Achsenoberfläche entsteht so nach und nach ein immer dickerer Mantel aus totem Gewebe, das von vielen dünnen, periklinen Korklagen durchzogen ist und in das von außen her immer tiefere Risse einschneiden. Dieser tote, sich von innen her aber ständig ergänzende Gewebekomplex (► Abb. 3.54) wird als **tertiäres Abschlussgewebe** oder **Borke** bezeichnet. Die jüngsten Peridermen werden bei alten Bäumen knapp außerhalb des Cam-

■ **Abb. 3.54** Borkenbildung. **a** Korkleisten an Zweig des Feld-Ahorns *Acer campestre* (1,6×). **b** Querschnitt durch 96-jährigen Stamm einer Douglasie; zwischen den \*\*: Cambium und eine sehr dünne Lage aus lebendem sekundärem Phloem; außerhalb dunkle Borke, von hellen konvexen Korklagen durchsetzt (Schuppenborke; 0,2×). **c** Korklagen (dunkel) zwischen totem Rindengewebe in der Schuppenborke der Kiefer *Pinus ponderosa* (2,6×)





■ **Abb. 3.55** Borke. **a** Streifenborke bei *Vitis vinifera*. **b**, **c** Typische Schuppenborke bei Platanen (Platanaceae) und Kiefer *Pinus sylvestris*. **d** Eiche *Quercus robur*. **e** Korkbaum *Phellodendron amurense*. (Aufnahmen: P. Sitte)

biums im lebenden sekundären Phloem angelegt und schränken dieses auf eine sehr schmale pericambiale Zone ein.

An größeren Baumstämmen erreicht die Borke oft eine Dicke von mehreren Zentimetern. Sie ist elastisch und kann dadurch mechanischen Beschädigungen des empfindlichen und lebenswichtigen sekundären Phloems entgegenwirken. Die Borke ist wasserarm und daher besonders leicht. Durch ihre Dicke und die eingelagerten Gerbstoffe bzw. Phlobaphene, denen die Borke ihre dunkle Färbung verdankt, bietet sie hervorragenden Schutz gegen Pilze und parasitische Insekten. Beispielsweise ist ein Befall verborkter Stämme durch phloemsaugende Läuse vollkommen ausgeschlossen. Borken sind auch in trockenem Zustand schwer entflamm- und

kaum brennbar (vgl. ■ Abb. 22.7a und 22.9) und bieten außerdem Strahlungsschutz und thermische Isolation, die auf ihrem hohen Luftgehalt und ihrer Pigmentierung beruhen.

Bäume die keine Borke bilden, sondern ihre Stämme zeitlebens nur durch ein Oberflächenperiderm schützen, sind besonders empfindlich. Das trifft vor allem auf die Buche zu. Buchen, deren Stämme infolge von Durchforstungsmaßnahmen, Straßenbauten oder anderen Einwirkungen plötzlich frei stehen, können dem Sonnenrindenbrand zum Opfer fallen. Im Gegensatz dazu sind die „Lichthölzer“ sonnenexponierter Hänge (z. B. Eichen) durch dicke Borken und schattenspendende Zweige auf verschiedenen Stammniveaus besonders gut vor Strahlung geschützt (■ Abb. 3.55d). An Borkenrissen bilden

sich durch die unterschiedliche Sonnenexposition deutliche Temperaturunterschiede auf kleinstem Raum, die eine kühlende Luftzirkulationen aufrechterhalten.

Die meisten Borken (■ Abb. 3.55) werden von relativ kleinflächigen, konkaven Tiefenperidermen gebildet, die zwischen älteren Korklagen liegen (■ Abb. 3.54c und 3.55b, c). Durch solche Periderme entstehen **Schuppenborken**. Ältere Borkenschuppen blättern ab, was bei Kiefer, Platane und Berg-Ahorn durch besondere Trennschichten gefördert wird. Tiefenperiderme sind in manchen Fällen konvex und strikt oberflächenparallel angelegt, sodass geschlossene Peridermzylinder und **Ringelborken** entstehen (junge Wacholder- und Zypressenstämme/-äste). Bei vielen Kletterpflanzen (Geißblatt, *Clematis*, Weinrebe) geht die ursprünglich gebildete Ringelborke durch Längsrisse in **Streifenborke** über.

Verletzungen an verholzten Stämmen und dicken Ästen sind auch in ungestörter Natur nicht selten, weil diese (im Gegensatz zu flexiblen Zweigen oder krautigen Sprossachsen) der Wucht eines Anpralls nicht ausweichen können. Wenn entstandene Wunden bis zum Holzkörper reichen, bilden sich am Wundrand Zellwucherungen, die ungeordnetes **Kallusgewebe** produzieren (lat. *callus*, Schwiele, Schwarte). Der langsam wachsende, nach und nach verholzende Wundkallus, dessen Oberfläche durch ein Periderm geschützt ist, überwächst schließlich die Wunde und kann sie ganz verschließen, wenn sie nicht zu groß war. An solchen von Kallusgewebe verschlossenen Wunden wird später meistens wieder normales Holz, sekundäres Phloem und Borkengewebe gebildet.

### 3.3 Blattorgane und deren Metamorphosen

Die Vielfalt der Blattformen ist enorm. Sie reicht von unscheinbaren Schuppenblättern bis zu meterlangen, vielfach gefiederten Wedeln von Baumfarnen und Palmen, von grünen Nadel- und Laubblättern verschiedenster Form bis zu leuchtend gefärbten Blumenkronblättern,

und von Blattdornen bis zu den raffinierten Kannenfallen insektenfangender Pflanzen. Dennoch handelt es sich in allen Fällen um unterschiedliche Ausbildungen eines einzigen Organtyps, des **Phylloms**. Seine ursprünglichen Funktionen sind Photosynthese und Transpiration, die vor allem von seiner wichtigsten Erscheinungsform, dem **Laubblatt**, ausgeführt werden. In morphologischer Hinsicht stellt das Laubblatt die am weitesten entwickelte Blattform dar. Die übrigen Blattformen lassen sich durch Reduktion vom Laubblatt ableiten.

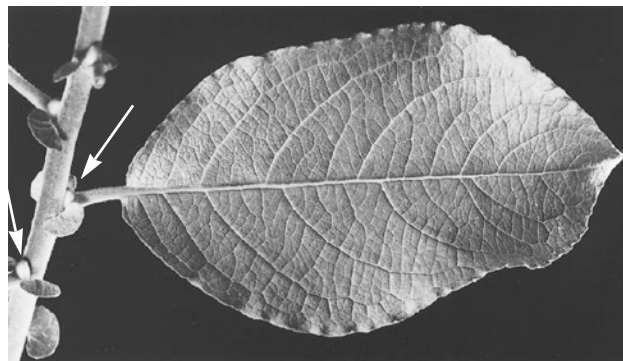
#### 3.3.1 Laubblatt

##### 3.3.1.1 Gliederung und Symmetrie

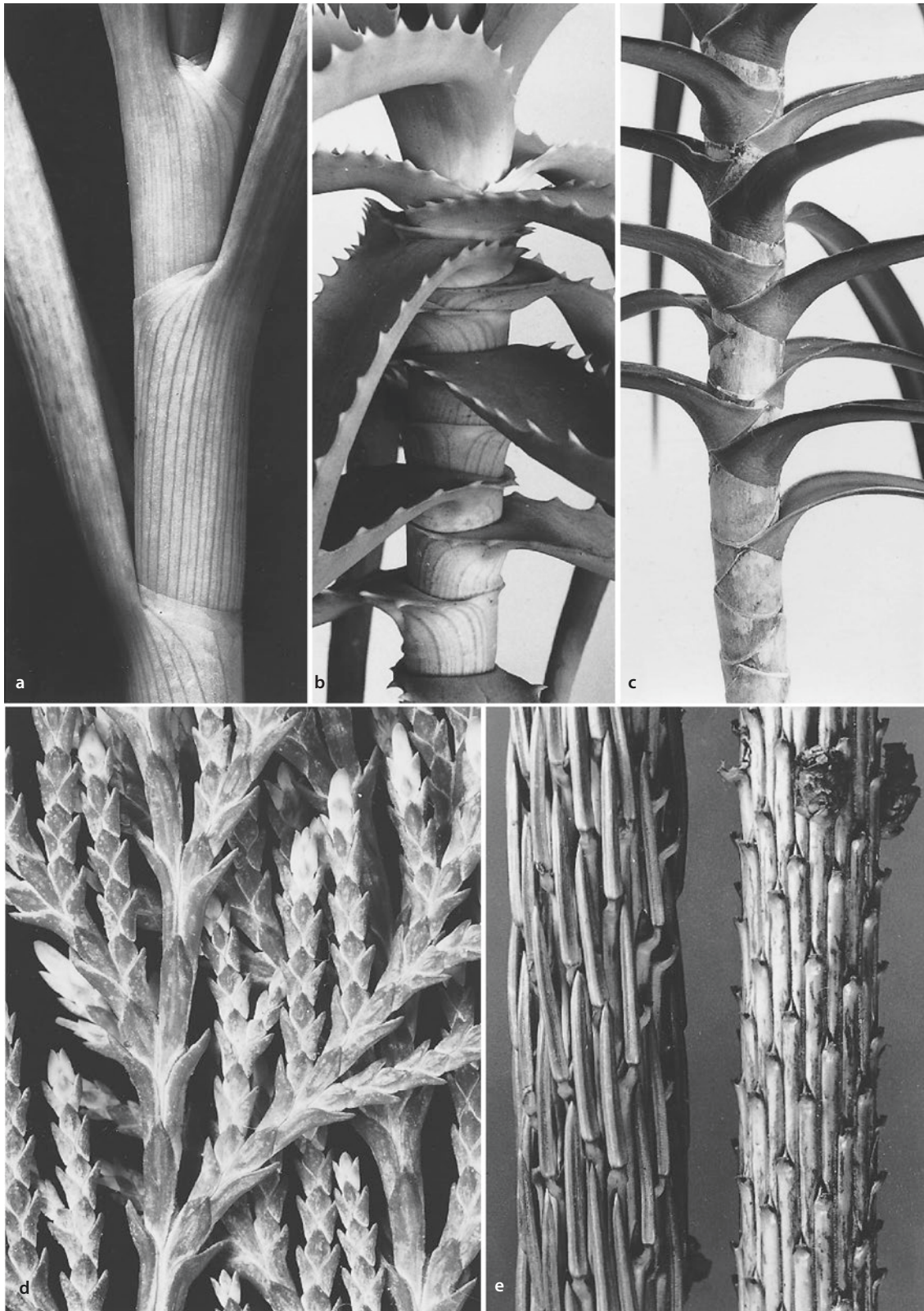
■ Abb. 3.56 zeigt die morphologische, sich aus der Entwicklungsgeschichte ergebende Längsgliederung eines typischen Laubblatts mit ungeteilter Spreite.

Das **Unterblatt** umfasst den Blattgrund und (soweit vorhanden) die Nebenblätter (**Stipulae**, Sing. Stipula, eingedeutscht Stipel(n); lat. *stipula*, Stoppel). Der **Blattgrund** tritt oft nur als eine Verbreiterung der Blattstielbasis in Erscheinung. Besonders bei Monokotyledonen ist er jedoch häufig so breit, dass er die Sprossachse an einem Knoten ganz umfasst. In solchen Fällen ist das Unterblatt oft zu einer röhrenförmigen **Blattscheide** verlängert, wie sie z. B. bei den meisten Gräsern zu beobachten ist.

Solche Blattscheiden fungieren als Stützorgane für den Halm, die schlanke Sprossachse der Gräser. Verdickte Blattscheiden bilden auch die Speicherblätter der Zwiebeln. In anderen Fällen entsteht aus verlängerten, ineinandergeschachtelten Blattscheiden ein **Scheinstamm** (■ Abb. 3.57a), wie er z. B. bei Bananen typisch ausgeprägt ist, aber auch bei einheimischen Monokotyledonen in der Frühphase der vegetativen Entwicklung beobachtet werden kann (z. B. Germer, *Veratrum*; oder Pfeifengras, *Molinia*). Die eigentliche, blütentragende Achse wächst durch den röhrenförmigen Scheinstamm nach oben durch. Bei vielen Nadelhölzern ist der Blattgrund zwar nicht achsenumfassend ausgebildet, aber entlang der Sprossachse verlängert und mit ihr verwachsen. Wenn sich zudem diese Blattbasen ringsum gegenseitig be-



■ **Abb. 3.56** Laubblatt der Weide *Salix caprea* als Beispiel für ein typisches Laubblatt. Es sitzt mit verbreitertem Blattgrund an der Achse. Dieser ist beidseits von Nebenblättern (Stipeln) flankiert, unmittelbar über ihm befindet sich die Axillärknospe (Pfeil). Blattgrund und Stipeln bilden das Unterblatt. Das Oberblatt setzt sich aus Blattstiel und Blattspreite zusammen (1,2×). Bei Fiederblättern (vgl. Abb. 3.21) setzt sich der Blattstiel als Blattspindel (Rhachis) in den Spreitenbereich hinein fort und trägt die einander gegenüberstehenden Fiederblättchen und eine Endfieder



■ **Abb. 3.57** Scheinsprosse und Sprossberindung. **a** Aus hohlzylindrischen Blattscheiden gebildeter Scheinspross der Küchenzwiebel *Allium cepa* (0,6×). **b, c** Ein achsenumfassender Blattgrund ist für viele Monokotyledonen typisch. Die eigentliche Sprossachse bleibt oft unsichtbar (als Beispiele hier die beliebten Zimmerpflanzen *Aloe × spinosissima* und *Dracaena reflexa*; 0,6×). **d, e** Sprossberindung durch Blattbasen bei Nadelhölzern. **d** *Platycladus orientalis* (dekussierte Blattstellung; 2,1×). **e** Vertikaltrieb der Fichte *Picea abies* mit disperser Blattstellung, links benadelt, rechts nach Abfall der Nadeln. Die verlängerten Blattbasen schließen lückenlos aneinander. Im Gegensatz dazu berinden bei der Tanne die kreisrunden Blattbasen die Achse nicht (vgl. Abb. 3.16c). (Aufnahmen: P. Sitte)



rühren und so ein dichtes Flächenmuster auf der Achsenoberfläche bilden, spricht man von **Sprossberindung** durch Blattbasen (■ Abb. 3.57d, e).

**Stipeln** werden bei vielen Pflanzen überhaupt nicht ausgebildet oder sind kurzlebig und fallen frühzeitig ab (wie bei Hasel und Hainbuche, wo sie auch die Rolle von Knospenschuppen spielen). Sie können aber auch sehr prominent werden und die Laubblattfunktionen übernehmen (■ Abb. 3.58). Nicht selten sind sie in Stipulardornen umgewandelt (z. B. Robinie).

Das **Oberblatt** umfasst Blattstiel (**Petiolus**) und Blattspreite (**Lamina**). Der **Blattstiel** hält die Blattspreite, die das eigentliche Assimilation-/Transpirationsorgan darstellt, auf Distanz zur Sprossachse und kann die Blattspreite durch Wachstums- bzw. Turgorbewegungen in optimale Stellung zum Lichteinfall bringen. Als Träger besitzt der Blattstiel oft einen mehr oder weniger rundlichen Querschnitt und gleicht daher einem Spross. Der Blattstiel kann aber auch flächig verbreitert sein und Spreitenfunktion übernehmen (■ Abb. 3.59). Man spricht in solchen Fällen von **Phyllodien**. Wenn der Blattstiel fehlt, werden die Blätter als sitzend bezeichnet.

Die Mannigfaltigkeit der Phyllome manifestiert sich vor allem in der Gestaltenvielfalt der **Blattspreiten** (**Lamina**, lat. Scheibe; ■ Abb. 3.2). Abgesehen von der Form ist auch die Größe der Blätter extrem variabel. Sie reicht von millimeterkleinen Blattspreiten bis zu den fast 20 m langen Fiederblättern der Palme *Raphia farinifera*.

Morphologisch besonders interessant sind die **Fiederblätter**. Bei ihnen setzt sich der Blattstiel in eine Blattspindel (**Rhachis**) fort, die mehrere Paare von seitlich abstehenden Fiedern und (meistens) eine Endfieder trägt. Besonders bei Farnwedeln kommt mehrfache Fiederung vor, indem die Fiedern 1. Ordnung, in einigen Fällen sogar 2. oder 3. Ordnung, ihrerseits noch einmal gefiedert sind. Wenn bei einfach gefiederten Blättern das Längenwachstum der Rhachis unterdrückt ist, scheinen die Fiederblättchen alle vom Ende des Blattstiels auszugehen und es ergeben sich fingerförmig gefiederte Blätter.

Das typische Blatt ist **bilateralsymmetrisch**: Es besitzt eine Symmetrieachse in der Richtung des Blattstiels bzw. der Rhachis, in der auch die kräftigste Blattrippe verläuft. Abweichungen von der Bilateralsymmetrie sind selten und fallen daher besonders auf (z. B. Begonie, auch Schiefblatt genannt). Laubblätter sind meistens auch **dorsiventral**. Ihre (wenigstens ursprünglich) der Sprossachse zugewandte (adaxiale) Oberseite unterscheidet sich in vielen Eigenschaften von der abaxialen Unterseite. Unterschiede zwischen den beiden Blattseiten gibt es z. B. in der Häufigkeit von Spaltöffnungen (die meisten Blätter sind hypostomatisch: >90 % der Stomata sind in der unteren Epidermis zu finden), der Behaarung und der Farbstoffeinlagerung in den Vakuolen der Epidermiszellen. Deutlich sind auch anatomische Unterschiede: Das kompakte, sehr chloroplastenreiche Palisadenparenchym ist überwiegend adaxial, während das lockere Schwammparenchym vor allem

abaxial lokalisiert ist. In den Blattleitbündeln weist das Xylem nach oben und das Phloem nach unten.

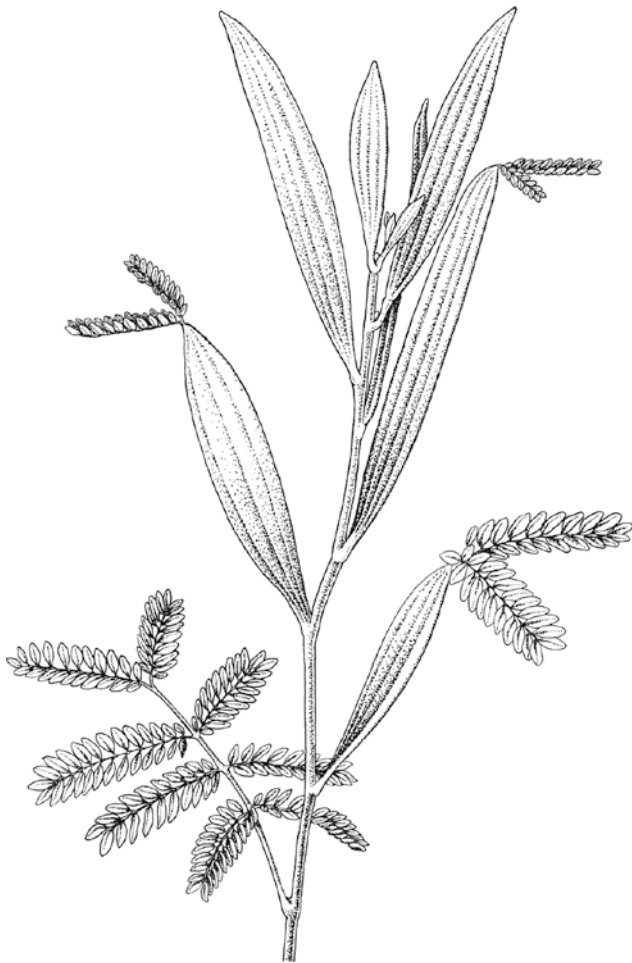
Schon bei Betrachtung mit bloßem Auge fällt an vielen Blättern ihre **Nervatur** auf, das Muster der Leitbündel in den Blattspreiten (■ Abb. 3.60). Die stärkeren Bündel (**Hauptadern**, engl. *major veins*) dienen der Anlieferung von Wasser in die Blätter bzw. dem Abtransport von Photosyntheseprodukten aus den Blättern. Sie sind von **Bündelscheiden** umhüllt, die den Kontakt mit dem Interzellularensystem des Mesophyllgewebes unterbinden und den Stoffaustausch zwischen Leitbündeln und Mesophyllzellen kontrollieren. Solche Bündelscheiden reichen mitunter an die Epidermen heran und übernehmen damit auch Stützfunktion. Hauptadern sind oft an der Blattunterseite als **Blattrippen** vorgewölbt, die der Aussteifung der Lamina dienen. Ein extremes Beispiel dafür sind die riesigen Schwimmblätter von *Victoria amazonica* (■ Abb. 3.61). Die Hauptfunktion der Gefäßbündel des Blatts bleibt aber die Versorgung der photosynthetisch bzw. transpirativ besonders aktiven Mesophyllzellen mit Wasser und Nährsalzen sowie der effektive Abtransport von Photosyntheseprodukten. Während sich in den Leitbündeln Massenströme bewegen, ist der Stofftransport außerhalb der Bündel auf Diffusion beschränkt. Da die Effizienz der Diffusion mit dem Quadrat der zu überwindenden Strecke abnimmt, reicht sie nur wenige Zellen weit. Selbst Wasser strömt etwa eine Million Mal leichter durch Gefäße als durch lebendes Gewebe. Dementsprechend bilden die zarten Leitbündel, die **minor veins**, die den unmittelbaren Kontakt mit dem Mesophyllgewebe vermitteln, in der Blattspreite so dichte Muster aus, dass in den zwischen ihnen liegenden **Areolen** (**Intercostalfelder**; lat. *costa*, Rippe) keine Zelle mehr als sieben weitere Zellen vom nächsten Leitbündel entfernt ist (zu beachten: der Begriff Areole wird auch noch mit völlig anderer Bedeutung verwendet, vgl. ■ Abb. 3.7c). Die Gesamtlänge der Leitbündel eines Buchenblatts beträgt rund 30 m.

Laubblätter können sehr unterschiedliche Nervaturen aufweisen, was ein wichtiges taxonomisches Merkmal darstellt. Bei Monokotyledonen überwiegt **Parallelnervatur**: Alle Hauptleitbündel verlaufen längs. Besonders ausgeprägt ist diese Leitbündelanordnung in den Blättern der Gräser. In den Lanzettblättern der meisten anderen Monokotyledonen verlaufen die Hauptbündel in glatten Bögen, in klarer Beziehung zum ebenfalls glatten Blattrand, wie er für Monokotyledonenblätter typisch ist (■ Abb. 3.14a). Die Hauptbündel sind bei Parallelnervatur durch schwächere Querbündel miteinander verbunden, sodass in Wirklichkeit ein regelmäßiges Adernetz vorliegt (das ist z. B. bei *Clivia*-Blättern makroskopisch gut sichtbar).

Bei Eudikotyledonen sind kompliziertere Leitbündelnetze ausgebildet: die **Netzernatur**. Diese lässt eine fast beliebige Gestaltung der Blattspreiten und insbesondere ihrer Randpartien zu. Unterschiedliche Nervaturen korrelieren bezeichnenderweise mit speziellen Anordnungen der Stomata, die bei monokotylen Pflanzen meistens parallel orientiert vorliegen, während sie bei basalen Ordnungen und Eudikotyledonen unregelmäßig angeordnet sind (■ Abb. 2.15). Ein dritter Typ

**Abb. 3.58** Blattgrund und Nebenblätter. **a** Blättchenartige Nebenblätter der Nelkenwurz *Geum urbanum* (1,6 $\times$ ). Bei manchen Pflanzen übernehmen Nebenblätter die Blattfunktionen vollständig (z. B. Ranken-Platterbse; vgl. Abb. 3.36). **b** Das Labkraut *Galium mollugo* scheint wirtelständige Blätter zu haben. Allerdings ist die Sprossachse vierkantig und nur aus zwei der gegenüberstehenden Blattachsen wachsen Axillärtriebe aus. Nur diese Blätter sind wirklich solche, die übrigen ihnen gleichgestaltete Nebenblätter. Alternativ könnte man auch von sitzenden, d. h. stiellosen gefingerten Blättern sprechen (2,1 $\times$ ). **c** Blattgrund ohne Nebenblätter beim Nussbaum *Juglans regia* (1,6 $\times$ ). **d, e** Holzig-verdornete Nebenblätter (Stipulardornen) der Robinie (D 0,3 $\times$ ; E 1,7 $\times$ )





■ **Abb. 3.59** Phyllodien bei *Acacia heterophylla*. Nach doppelt gefiederten Primärblättern wurden zunächst Fiederblätter mit geflügelten Blattstielen gebildet und danach Folgeblätter, deren Blattstiele als Phyllodien die Blattfunktionen übernehmen. (Nach J. Reinke)

der Nervatur (Aderung), die **Gabel- oder Fächeraderung**, findet sich bei Farnen und bei dem zu den Gymnospermen zählenden Ginkgo. Hier sind die kräftigeren Leitbündel dichotom verzweigt und enden blind am vorderen Blattrand. Deshalb wurde diese Aderung früher als offene Nervatur der vermeintlich geschlossenen bei Mono- und Eudikotylen gegenübergestellt. Allerdings enden die feinsten Verästelungen des Bündelnetzes auch bei Netznervatur blind im Mesophyll.

### 3.3.1.2 Entwicklung und Sonderformen

Die Blattanlagen (**Blattprimordien**) werden durch Meristemaufteilung am Vegetationskegel exogen als seitliche Höcker gebildet (■ Abb. 2.5 und 2.7).

Bei Farnen entstehen dabei zunächst in einer kleinzelligen Zone des Flankenmeristems zweischneidige Scheitelzellen. Diese entwickeln eine Initialenkante, d. h. ein lineares Randmeristem, in dem die ursprüngliche Scheitelzelle nicht weiter hervortritt. Die meisten Farnblätter wachsen an der Spitzenregion noch weiter, wenn die Zellen an der Blattbasis schon ausdifferenziert sind. Die Fiederung von Farnblättern beruht auf Meristemaufteilung im Randmeristem durch stellenweise Einstellung der Teilungsaktivität.

Bei den Angiospermen zeigen frisch gebildete Blattprimordien eine ausgeprägte Tendenz zur Verbreiterung ihrer Basis senkrecht zur Sprossachse. So entsteht der breite Blattgrund, der die Achse ganz umfassen und zur Bildung von Blattscheiden führen kann. Das wulstförmige Randmeristem bildet dann weiterhin die Blattspreite. Im Gegensatz zu den Farnen erlischt die Aktivität des Randmeristems zuerst an der Spitze und zuletzt an der Spreitenbasis. Fiederblätter entstehen wie bei den Farnen meistens durch Aufteilung des Randmeristems. Während sich die Hauptleitbündel von der Basis her differenzieren, werden die zarten *minor veins* zunächst in den distalen Bereichen der Lamina voll ausgebildet.

Blattstiele kommen durch **interkalares Wachstum** zustande, also durch ein Meristem, das zwischen bereits ausdifferenzierten Bereichen aktiv wird. In entsprechender Weise verdanken die paralleladrigen, ganzrandigen Blattspreiten der meisten Monokotyledonen, z. B. der Gräser, ihre Entstehung einem basalen, interkalaren Meristem. Das gilt auch für die von ihren Enden her kontinuierlich langsam absterbenden, an der Basis aber über 500 Jahre weiterwachsenden Blätter der eigenartigen Gymnosperme *Welwitschia* (■ Abb. 19.152a).

Die Dorsiventralität der Blattspreite äußert sich darin, dass die meisten Blätter **bifacial** sind: Ober- und Unterseite sind unterschiedlich ausgebildet (lat. *facies*, Aussehen; ■ Abb. 3.62a–d). Besonders bei Pflanzen sehr sonniger Standorte finden sich aber auch **äquifaciale** Blätter, deren beide Seiten gleich beschaffen sind (gleiche Besetzungsdichte mit Spaltöffnungen, Palisadenschicht auch unter der abaxialen Epidermis; ■ Abb. 3.62f, i). Solche Blätter sind oft verdickt oder nadelförmig. Bei zusätzlicher Sukkulenz entstehen äquifaciale Rundblätter wie die Blätter des Mauerpfeffers *Sedum* (■ Abb. 3.63a). Eine weitere Form der Rundblattbildung besteht darin, dass die Blattunterseite stärker wächst als die Oberseite, bis diese schließlich verschwindet. Auf diese Weise entstehen **unifaciale Blätter**. Blattstiele nähern sich vielfach der Unifacialität und kommen so zu ihren rundlichen, achsenähnlichen Querschnittformen. Aber auch die Blattspreiten mancher Monokotyledonen (Binsen; bestimmte Lauch-Arten, z. B. Schnittlauch) sind unifacial und radiärsymmetrisch. Einen Sonderfall stellen die Blätter der Schwertlilie (*Iris*) dar, die zum unifacialen Typ gehören, sekundär aber wieder zu Flachblättern geworden sind (■ Abb. 3.62e).

Bei peltaten Blättern (**Schildblätter**; griech. *pélte*, Schild) setzt der Blattstiel nicht am unteren Ende, sondern etwa in der Mitte der Blattspreite an (■ Abb. 3.64). Das kommt dadurch zustande, dass das Randmeristem der Spreite unmittelbar am Stielansatz stark wächst, wobei rechter und linker Blattrand hier wegen der Unifacialität des Blattstiels unmittelbar nebeneinander zu liegen kommen und miteinander verwachsen. Entsprechend entstehen die Schlauchblätter einiger tierfangender Ernährungsspezialisten aus den Familien der Sarracenaceen und Nepenthaceen (► Exkurs 3.4, ■ Abb. 3.70). Bei einigen



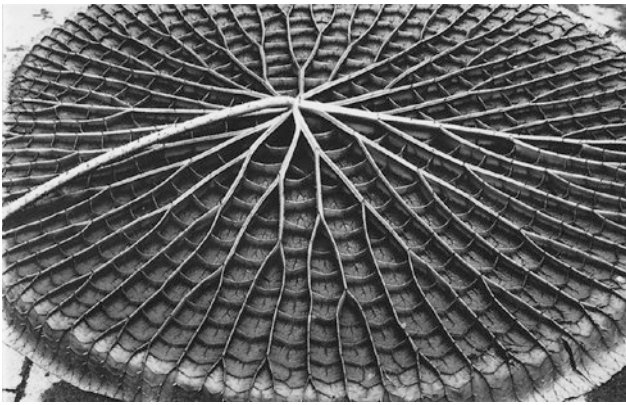
■ **Abb. 3.60** Blattaderung (Nervatur). Leitbündelmuster in Blattspreiten. **a** Gabeladerung in Farnblättern (*Adiantum pedatum*; 4×). **b** Kombination von Parallel- und Netzaderung beim Gitterblatt *Maranta*. Das gesamte Blatt (hier ein Ausschnitt) ahmt einen beblätterten Spross nach (vermutlich Mimikry zur Vermeidung einer Eiablage von Schadinsekten; 2×). **c** Paralleladerung bei der Palme *Sabal bermudana* (0,7×). **d** Netznervatur bei der Jungfernebe *Parthenocissus tricuspidata* (3,5×). (Aufnahmen: P. Sitte)

Pflanzen verwachsen nicht die Blattränder ein und desselben Blatts, sondern die Blattränder verschiedener Blätter eines Knotens (**Gamophyllie**). Diese Erscheinung, die gelegentlich auch im vegetativen Bereich vorkommt, ist bei Blüten weit verbreitet. Verwachsene Kelch- und Kronblätter sowie coenokarpe Fruchtknoten sind bekannte Beispiele dafür.

### 3.3.1.3 Anatomie

■ **Abb. 3.65** zeigt das typische Querschnittsbild eines bifacialen Laubblatts. Die einschichtigen Epidermen

umfassen das Chlorenchym des Mesophylls, das sich in Palisaden- und Schwammparenchym gliedert. Das dichtere, ein- bis dreischichtige **Palisadenparenchym** enthält etwa 45 % aller Blattchloroplasten und ist daher für den Großteil der Assimilation verantwortlich, während das sehr lockere **Schwammparenchym** (■ **Abb. 2.9b**) vor allem die Zufuhr von Kohlendioxid und die Abgabe von Wasserdampf vermittelt, also als Transpirationsgewebe funktioniert. Durch die zahlreichen, teilweise sehr großen Interzellularräume, die bis zu 90 % des

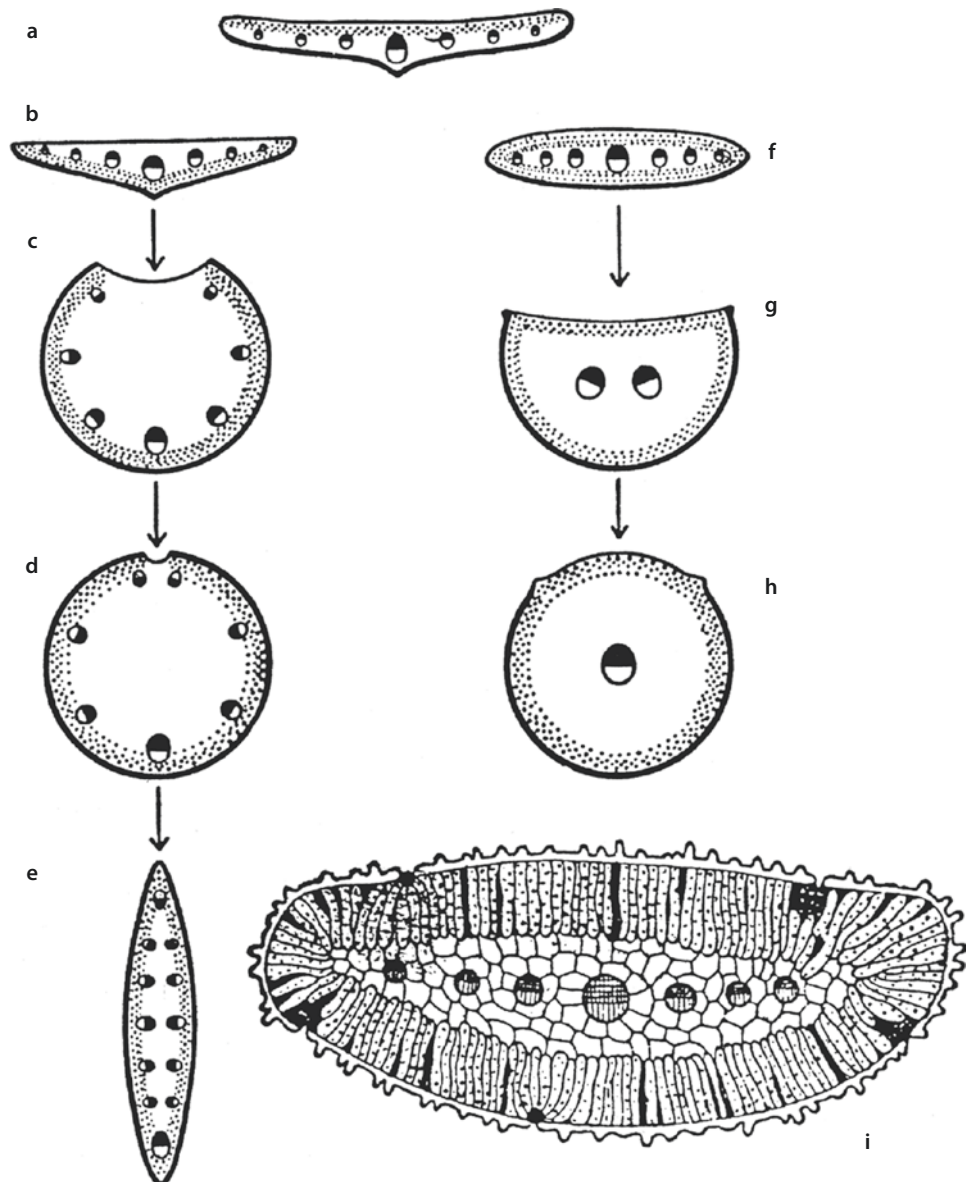


■ **Abb. 3.61** Blattrippen an der Unterseite eines Schwimmblatts von *Victoria amazonica* (= *regia*); das Blatt hat einen Durchmesser von fast 2 m. (Aufnahme: W. Barthlott)

Mesophyllvolumens ausmachen, ist die Gesamtoberfläche aller Mesophyllzellen oft fast 40-mal größer als die Blattfläche. Die Epidermiszellen enthalten Leukoplasten, manchmal mit einigen wenigen Thylakoiden und geringem Chlorophyllgehalt. Die größeren Leitbündel sind von Endodermen umgeben, die als **Bündelscheiden** bezeichnet werden. Nach innen schließt sich häufig ein Ring von Transferzellen an, der einem Perizykel entspricht (► Abschn. 3.4.2.1). Diese Zellschicht hat, wie auch die Bündelscheide selbst, Drüsencharakter und dient dem kontrollierten Stoffaustausch zwischen Bündel und Mesophyll. Oft werden Bündel von Sklerenchymfasern begleitet.

Eine besondere Anatomie zeigen die Blätter von  $C_4$ -Pflanzen, deren Photosynthese an die Bedingungen trockener Standorte mit starker Sonneneinstrahlung besonders angepasst ist (► Abschn. 14.4.8). Bei

■ **Abb. 3.62** Querschnitte durch verschiedene Blatttypen. Palisadenparenchym punktiert; Blattunterseite als dicke Linie; Holzteile der Leitbündel schwarz. **a** Normales bifaciales Flachblatt (vgl. ■ Abb. 3.65). **b** Invers bifaciales Flachblatt (z. B. Bärlauch *Allium ursinum*). **c, d** Ableitung des unifacialen Rundblatts (z. B. *Allium sativum*, *Juncus effusus*). **e** Unifaciales Schwertblatt (*Iris*). **f** Äquifaciales Flachblatt. **g** Äquifaciales Nadelblatt (■ Abb. 3.66a). **h** Äquifaciales Rundblatt (z. B. *Sedum*, ■ Abb. 3.63a). **i** Querschnitt durch äquifaciales Blatt der Wüstenpflanze *Reaumuria hirtella*, einer Tamariaceae (30×). (Schemata a–h in Anlehnung an W. Troll und W. Rauh; i nach Volkens)





■ **Abb. 3.63** Blattsukkulenz **a** beim Mauerpfeffer *Sedum rubrotinctum* und **b** bei der Hauswurz *Sempervivum fauconnetii* (B Rosetten mit disperser Blattstellung). (Alle 0,75×)

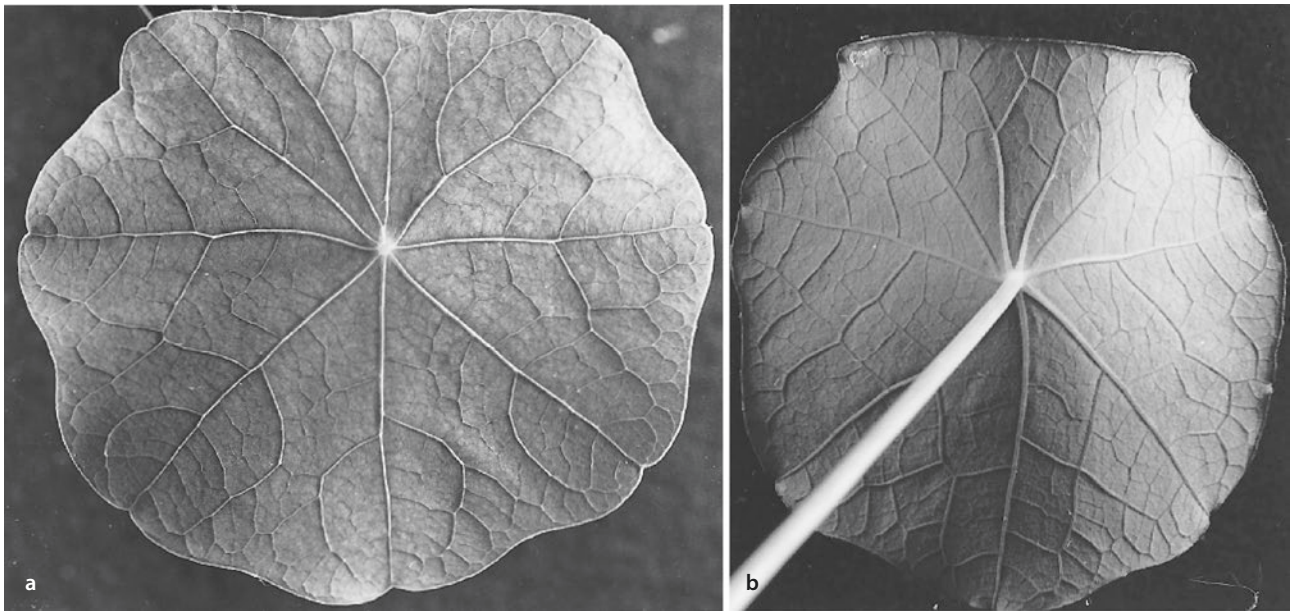
diesen Pflanzen erfolgt die endgültige Fixierung von  $\text{CO}_2$  in den Bündelscheidenzellen, die dementsprechend besonders groß und reich an Plastiden sind (**Kranztyp** der Blattleitbündel, ■ Abb. 14.57). Die Bündelscheidenplastiden bilden keine Grana aus, enthalten aber viel Assimilationsstärke, während die Mesophyllchloroplasten auch der  $\text{C}_4$ -Pflanzen Grana besitzen, aber keine Stärke enthalten (Chloroplastendimorphismus, ■ Abb. 14.58). Bündelscheiden- und Mesophyllzellen sind über zahlreiche Plasmodesmen miteinander verbunden. Der gesamte Gewebekomplex wirkt wie eine  $\text{CO}_2$ -Pumpe: Die Bündelscheidenplastiden werden auch dann optimal mit  $\text{CO}_2$  versorgt, wenn die Stomata zur Transpirationsminderung verengt werden und daher die  $\text{CO}_2$ -Konzentration in den Interzellularen absinkt. Die  $\text{C}_4$ -Photosynthese ist während der Evolution der Angiospermen vermutlich 30-mal unabhängig voneinander entstanden. Sogar innerhalb derselben Gattung kann es vorkommen, dass nur einige Arten diesen Photosynthesetyp aufweisen. Durch einen einfachen Blattquerschnitt lässt sich bei nichtsukkulenten Pflanzen anhand der Kranzanatomie unmittelbar feststellen, ob es sich um eine  $\text{C}_4$ -Pflanze handelt.

Bei manchen Pflanzen weicht die Gewebeanordnung in der Lamina von der in ■ Abb. 3.65 gezeigten mehr oder weniger stark ab (■ Abb. 3.62b–i). Nicht selten findet sich auch im Anschluss an die untere Epidermis ein Palisadenparenchym (■ Abb. 3.72a). In den steil stehenden Blättern von Gräsern ist das Mesophyll einheitlich, also nicht in Palisaden- und Schwammparenchym unterteilt, und Spaltöffnungen sind an Ober- und Unterseite gleich häufig. Die Blätter von Wasserpflanzen (z. B. Wasserpest *Elodea*) bestehen oft nur aus einer zweizelligen Schicht. Bei Pflanzen extrem feuchter Standorte kommen sogar Blätter vor, die nur aus einer Zellschicht bestehen (*Hymenophyllum*).

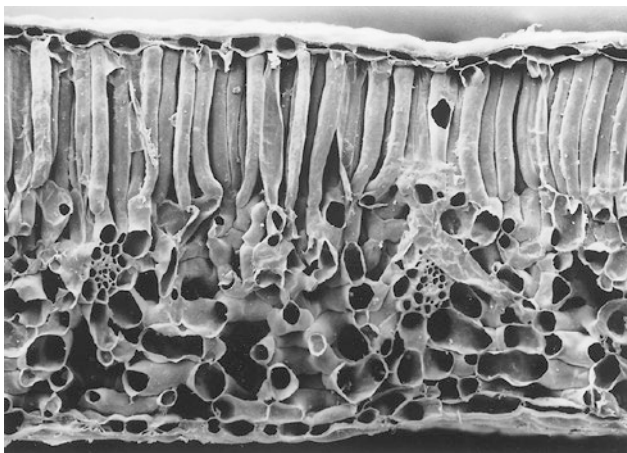
Der innere Bau eines äquifacialen Blatts wird in ■ Abb. 3.66 am Beispiel eines Nadelblatts illustriert. Bei äquifacialen Blättern ist im Allgemeinen die Gliederung in Schwamm- und Palisadenparenchym nur undeutlich oder fehlt sogar ganz (wie im dargestellten Fall). Im Nadelquerschnitt zeigen die Mesophyllzellen einen polygonalen Umriss. Die Zelloberfläche wird durch leistenförmige Wandverdickungen vergrößert, die gegen das Zellinnere vorspringen (Armpalisadenparenchym). Interzellularen scheinen zu fehlen. Scheibenförmige Lagen von Assimilationsgewebe, die senkrecht zur Nadellängsachse orientiert und nur eine Zellschicht dick sind, werden durch Interzellularspalten voneinander getrennt. Zwischen dem Assimilationsgewebe und der Epidermis, deren Zellen nach extremer Wandverdickung abgestorben sind, befindet sich totes sklerotisches Festigungsgewebe (**Hypoderm**). Die Spaltöffnungen, deren Schließzellen Anschluss an lebendes Gewebe brauchen, sind bis zum Assimilationsgewebe eingesenkt. Im Mesophyll verlaufen in Längsrichtung der Nadel mehrere schizogen entstandene Harzkanäle. Die ein bis zwei unverzweigten Leitbündel des Nadelblatts sind von einer gemeinsamen Endodermis locker umfasst. Den Stofftransport zwischen Leitelementen und Mesophyll vermittelt ein **Transfusionsgewebe** aus lebenden Parenchymzellen (u. a. direkt am Phloem liegende typische Strasburger-Zellen mit ausgeprägtem Drüsencharakter) und toten, kurzen Tracheiden.

### 3.3.2 Blattfolge

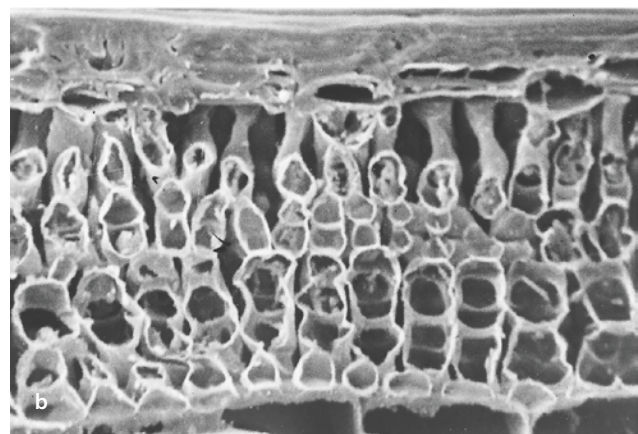
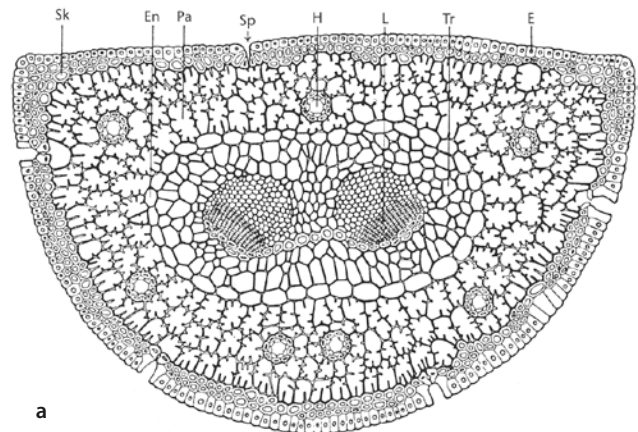
Wie bereits oben dargestellt (■ Abb. 3.5 und 3.6), können die Phyllome abhängig von der Entwicklung sehr unterschiedliche Formen annehmen. Dies bedeutet, dass während der Anlage des Blattprimordiums unterschiedliche Gene aktiviert werden. Dieses Phänomen der unterschiedlichen Blattformen war von von Goethe am Beispiel der Nieswurz (*Helleborus foetidus*), einer ursprünglichen Eudikotylen, in seinem *Versuch die Meta-*



▣ **Abb. 3.64** Schildblatt der Kapuzinerkresse *Tropaeolum majus* (0,7×) von oben **a** und unten **b**

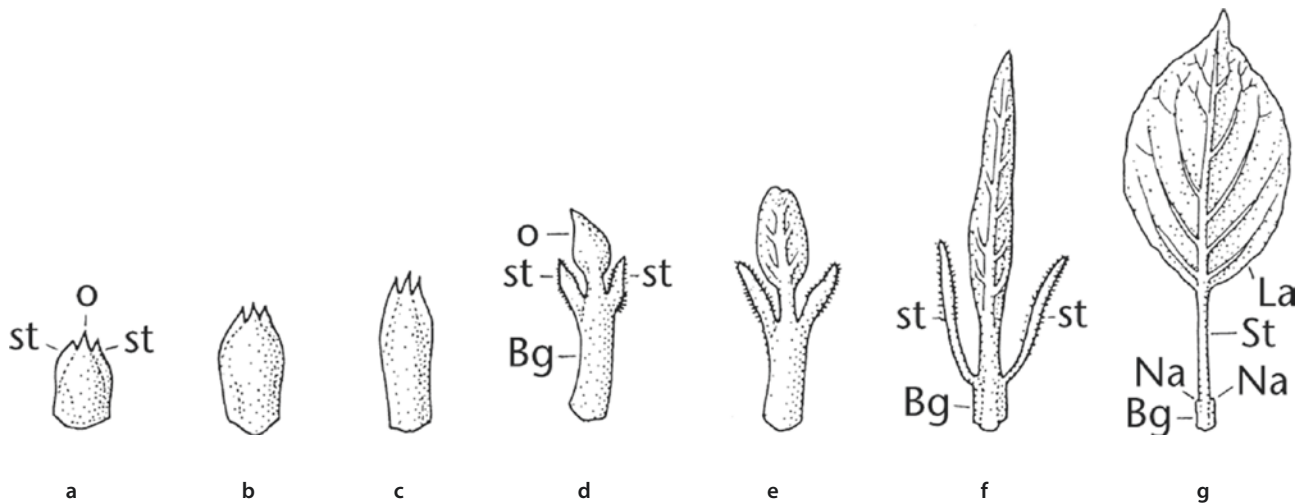


▣ **Abb. 3.65** Anatomie des bifacialen Laubblatts. Querschnitt durch Blatt der Nieswurz *Helleborus foetidus* (100×). Unter der oberen Epidermis das Palisadenparenchym, darunter das lockere Schwammparenchym mit zwei quergeschnittenen Leitbündeln, unten begrenzt von der unteren Epidermis. Volumenmäßig entfallen in solchen Blättern auf die Epidermen rund 12 %, auf Leitgewebe 5 %, auf das gesamte Mesophyll-, Palisaden- und Schwammparenchym 68 % und auf Interzellularen ca. 16 %. (REM-Aufnahme: H.D. Ihlenfeldt)



▣ **Abb. 3.66** **a** Querschnitt durch das äquifaciale Nadelblatt der Schwarz-Kiefer *Pinus nigra* (40×). **b** Ein Längsschnitt zeigt im Assimilationsparenchym Luftspalten zwischen den vorhangartig angeordneten Assimilationszellen (REM-Aufnahme, 285×). – E Epidermis, En Endodermis, H Harzkanal, L Leitbündel, Xylem oben, Pa Assimilationsparenchym, Sk hypodermales Sklerenchym, Sp Spaltöffnung, Tr Transfusionsgewebe. (a nach R. von Wettstein)

*morphose von Pflanzen zu erklären* (1790) beschrieben worden. Mit dem Begriff „Metamorphose“ versuchte er auszudrücken, dass dieselbe Grundform (ein Blatt) sich zu unterschiedlichen Gestalten umbilden kann. Entwicklungsgenetisch durchlaufen alle Blattformen ein ähnliches Entwicklungsprogramm, jedoch durch jeweils differenziell exprimierte Gene (die in der Regel Transkriptionsfaktoren codieren) abgewandelt. Die unterschiedlichen Formen korrelieren hierbei mit Verschiebungen im zeitlichen Verlauf der Expression dieser steuernden Gene



■ **Abb. 3.67** Zunehmende Entwicklung des Oberblatts beim Übergang von Knospenschuppen a–c zum Laubblatt g bei *Malus baccata*. d, e Übergangsblätter. f Laubblatt vor der Entfaltung. (a–f fast 1×; g 0,2×). – Bg Blattgrund, La Lamina, Na Narben abgefallener Stipeln, o Oberblatt, st Stipeln, St Blattstiel. (Nach W. Troll)

Ein Vergleich der verschiedenen Blätter in der Blattfolge (■ Abb. 3.67) zeigt, dass einfachere Blattformen wie Niederblätter, Tegmente, Hoch- und Blütenblätter durch Hemmung des Oberblatts und Förderung des Unterblatts entstehen können. Die Blattfolge ist demnach eine eindrucksvolle Demonstration der Wandlungsfähigkeit eines Organtyps durch Verschiebung von Proportionen.

Dienen **Keimblätter** im Samen als fleischige Reservestoffbehälter, bleiben sie während der Keimung gewöhnlich innerhalb der aufreißenden Samenschale und damit an oder unter der Erdoberfläche: **hypogäische Keimung** (z. B. Eiche, Roskastanie, Erbse, Feuer-Bohne; griech. *hypó*, unten; *gaia*, Erde). Weit häufiger ist die Keimung aber **epigäisch**. Die Kotyledonen gelangen durch Hypokotylstreckung ans Licht und ergrünen (z. B. Fichte, Buche, Senf, Ahorn, Sonnenblume, Garten-Bohne).

Die Komplexität von Blattfolgen kann zunehmen, wenn sich Jugend- und Altersformen von Laubblättern unterscheiden, wie z. B. beim Efeu. Von **Anisophyllie** wird gesprochen, wenn benachbarte Blätter oder sogar solche desselben Knotens aufgrund einer Dorsiventralität plagiotroper Sprossachsen verschieden groß bzw. kräftig entwickelt sind (■ Abb. 3.68). Unter **Heterophyllie** ist dagegen die Erscheinung zu verstehen, dass in Abhängigkeit von äußeren oder inneren Bedingungen vollkommen unterschiedlich gestaltete Laubblätter mit verschiedenen Funktionen gebildet werden (■ Abb. 3.69; vgl. dazu die besonderen Verhältnisse beim Schwimmpflanz *Salvinia*; ■ Abb. 19.137). Heterophyllie findet sich häufig bei amphibisch lebenden Pflanzen, wo abhängig davon, ob das Blatt innerhalb oder außerhalb des Wassers auswächst, unterschiedliche Formen mit unterschiedlicher Anatomie entstehen. Inzwischen zeigte sich, dass gar nicht das Wasser selbst relevant ist. Vielmehr wird mithilfe des Phytochromsystems das je nach Wassertiefe vorherrschende Verhältnis von dunkelrotem zu hellrotem Licht gemessen und dann das neu angelegte Primordium entsprechend ausgebildet. Dabei können in klaren Gewässern auch innerhalb des Wassers Luftblätter entstehen.

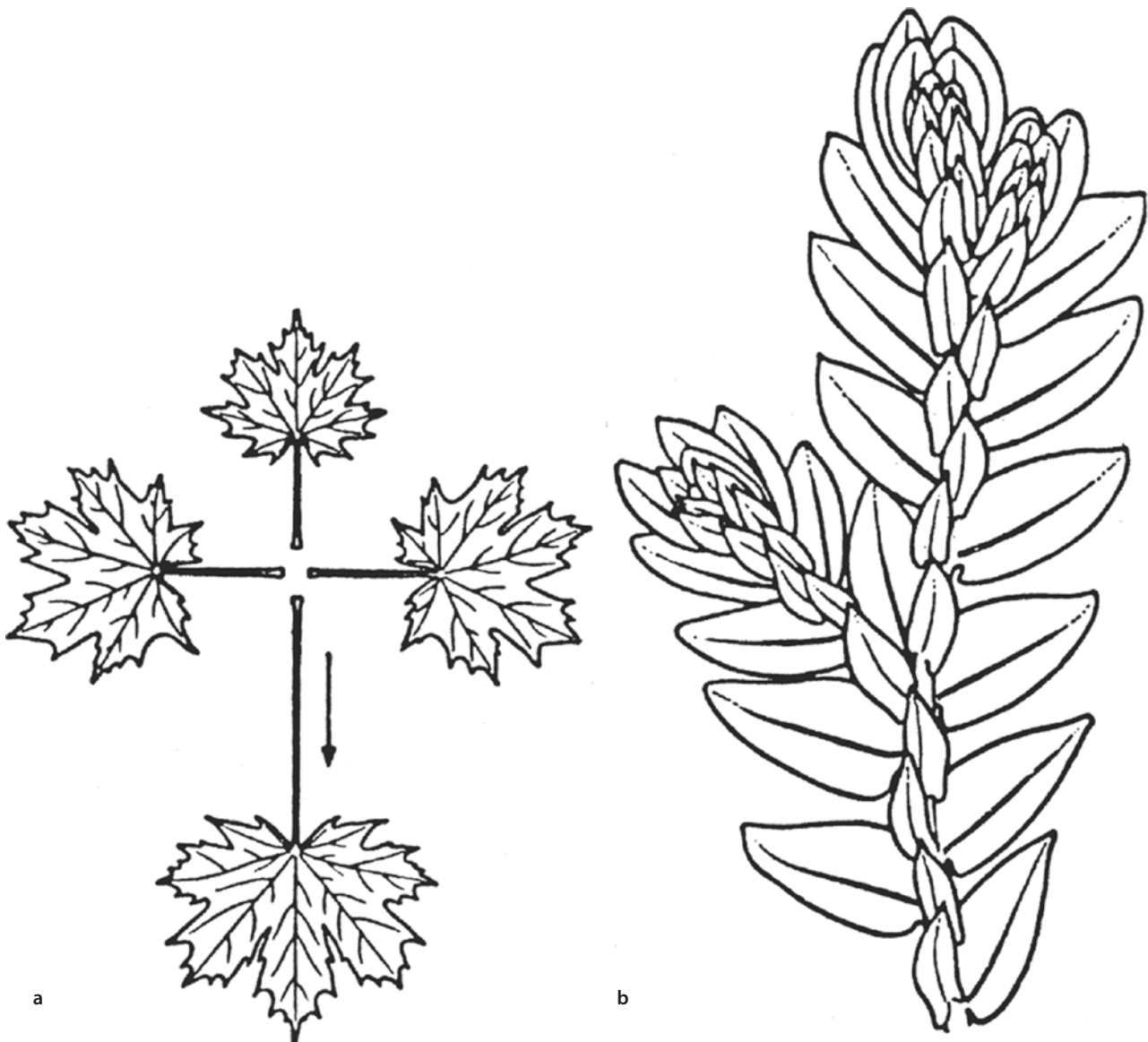
Die einzelnen Blattorgane einer Blattfolge weichen nicht nur in Gestalt und Funktion voneinander ab, sondern auch in ihrer **Lebensdauer**. Besonders kurzlebig sind im Allgemeinen Keimblätter und die Blätter der Blütenhülle. Stark reduzierte, meist bald abfallende Hochblätter werden als Brakteen bezeichnet (lat. *bractéa*, Blättchen). Laubblätter ausdauernder, aber sommergrüner Gewächse (Laubbäume, Lärche) fallen am Ende einer Vegetationsperiode ab. Vor dem Laubfall werden vor allem stickstoffhaltige Verbindungen abgebaut und abtransportiert. Im Zuge dieser dramatischen Veränderungen werden aus Chloroplasten Gerontoplasten, die durch zurückbleibende, häufig mit Fettsäuren veresterte Carotinoide gelb gefärbt sind. Dieser Vorgang ist der Grund für die gelbe Herbstfärbung unserer Wälder. Die gleichzeitig auftretende Rotfärbung rührt daher, dass der für Pflanzen sehr kostbare, bioverfügbare Stickstoff mobilisiert und in den Stamm transferiert wird. Dies geschieht unter anderem durch Desaminierung der Aminosäure Phenylalanin, wodurch ein Sekundärstoffwechsel aktiviert wird, der in der Bildung der rot gefärbten Anthocyane mündet. Die Blätter bzw. Nadeln immergrüner Bäume und Sträucher überdauern dagegen mehrere Jahre (Kiefer 2 Jahre; Tanne 5–6 Jahre; Araukarie bis 15 Jahre). Der Blattfall erfolgt durch Vermittlung eines besonderen Trenngewebes (■ Abb. 12.33).

### 3.3.3 Gestaltabwandlungen bei Blättern

#### 3.3.3.1 Metamorphosen

Organe sind aus verschiedenen Geweben zusammengesetzte, funktionelle Einheiten. Umwandlungen eines Organs (wie in diesem Fall des Blatts), die mit einem Funktionswechsel verbunden sind, werden in Anlehnung an den von Goethe geprägten Begriff der **Metamorphose** bezeichnet (der Begriff wurde von ihm allerdings viel allgemeiner verwendet). Gerade bei Blättern sind solche Metamorphosen sehr ausgeprägt und eindrucksvoll. Es wurde bereits erwähnt, dass Blätter wie auch





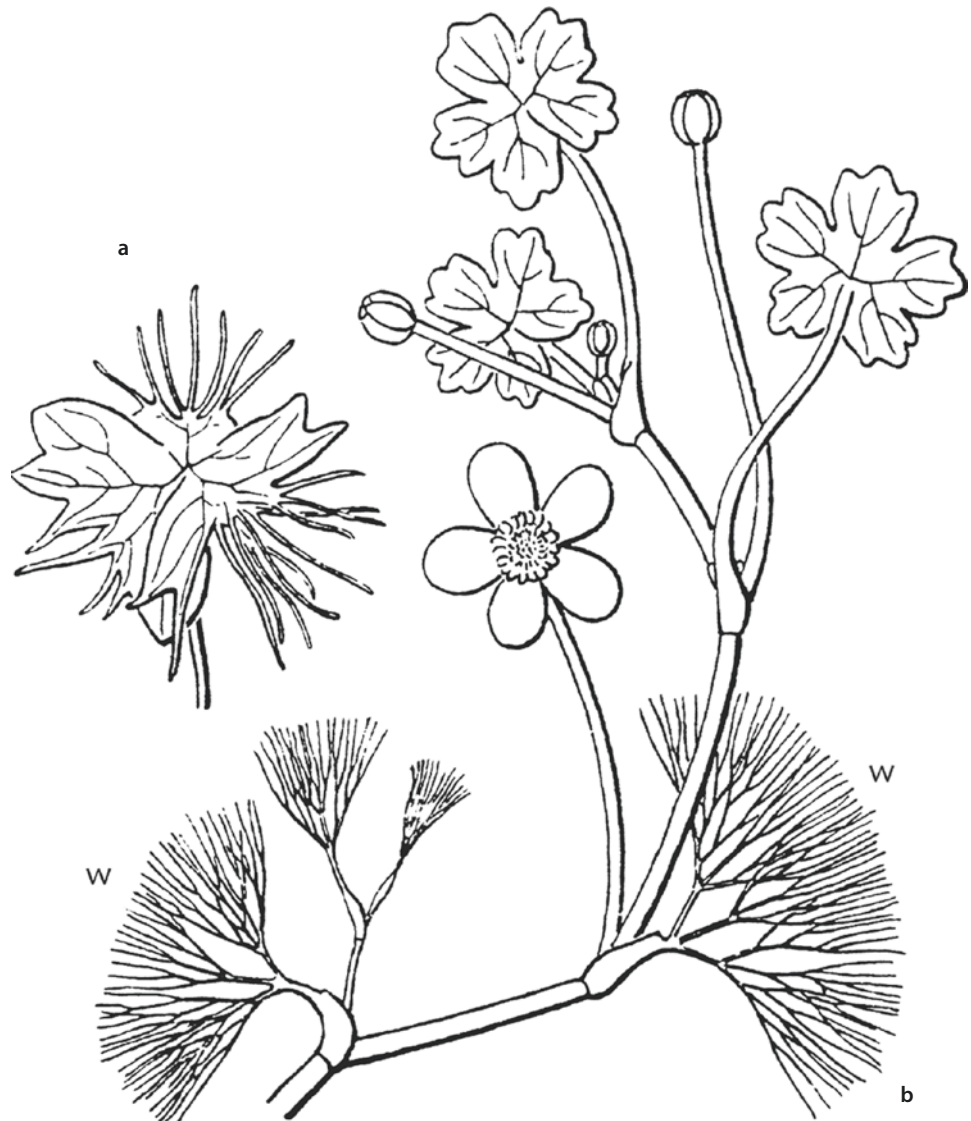
■ **Abb. 3.68** Anisophyllie. **a** Durch die Schwerkraft hervorgerufene Anisophyllie beim Spitz-Ahorn, *Acer platanoides*. Blätter von zwei benachbarten Wirteln eines schrägwachsenden Zweiges; Pfeil: Schwerkraftvektor (0,25 $\times$ ). **b** Endogen erzeugte Anisophyllie bei einem Moosfarn, *Selaginella douglasii*. Jeder Knoten trägt ein großes Ventral- und ein kleines Dorsalblatt (5 $\times$ ). (a nach W. Troll; b nach K. Goebel)

Sprossachsen zu **Dornen** (► Abschn. 3.1.1) oder **Ranken** (► Abschn. 3.2.6) werden können. Oft fungieren Blätter auch als **Speicherorgane**: Neben Stammsukkulenz kommt auch **Blattsukkulenz** vor. Große Wasserspeicherzellen treten dabei entweder in subepidermalen Zellschichten auf oder im Blattinneren (z. B. *Lithops*, die Lebenden Steine der südafrikanischen Wüsten, ► Abschn. 24.2.6).

Bei manchen Pflanzen sind Mesophyllzellen durch ungewöhnlich voluminöse Vakuolen vergrößert. Dabei handelt es sich um die morphologische Ausprägung einer besonderen Anpassung der Photosynthese an sonnenreiche, heiße und trockene Standorte, die als Crassulaceen-Säuremetabolismus bekannt geworden ist (CAM, ► Abschn. 14.4.9) und

mit dessen Hilfe, ähnlich wie mit der  $C_4$ -Photosynthese, die Photorespiration verhindert werden kann. Erreicht wird dies bei der  $C_4$ -Photosynthese durch räumliche Trennung von Lichtreaktion und Kohlenstofffixierung und bei der CAM-Photosynthese durch eine zeitliche Trennung der beiden Prozesse. Crassulaceen sind Dickblattgewächse (lat. *crassus*, dick), zu denen unter anderem Hauswurz (*Sempervivum*) und Fetthenne (*Sedum*, ■ Abb. 3.63) zählen. CAM-Pflanzen gibt es nicht nur bei den Crassulaceen, sondern auch in 27 weiteren Familien (sogar bei sukkulenten Farnen). Sie speichern in der Nacht bei geöffneten Stomata  $CO_2$  in vorläufiger Form. Dabei entsteht Äpfelsäure, die in den großen Vakuolen der Mesophyllzellen gespeichert wird. Am Tag werden die Spalten wegen der Gefahr zu hoher Wasserverluste geschlossen. Mithilfe von Lichtenergie wird dann das aus Äpfelsäure wieder freigesetzte  $CO_2$  endgültig assimiliert.

■ **Abb. 3.69** Modifikatorische Heterophyllie beim Wasser-Hahnenfuß *Ranunculus aquatilis*. **a** Blühender, sympodial verzweigter Spross mit Schwimmblättern und fein fiederteiligen Unterwasserblättern. **b** Übergangsform. – w Unterwasserblätter. (Nach W. Troll)



Metamorphosierte Blätter finden sich vor allem bei Pflanzen, die sich an außergewöhnliche Standortbedingungen oder spezielle Lebensweisen angepasst haben. Meistens sind in diesen Fällen nicht nur die Blattoorgane besonders ausgebildet, sondern die ganze Pflanze weist

Veränderungen auf, d. h., es liegt ein **Anpassungssyndrom** vor. Drei solcher Syndrome, die wesentlich auch den Blattbau betreffen, werden in den beiden folgenden Abschnitten und in ► Exkurs 3.4 aus morphologischer Sicht kurz vorgestellt (**Ökomorphologie**).

#### Exkurs 3.4 Blätter tierfangender Pflanzen

Auf nährstoffarmen, insbesondere stickstoffarmen Substraten (z. B. in Hochmooren) kommen Ernährungsspezialisten vor, die zwar photoautotroph leben können, zusätzlich aber mit Einrichtungen zum Fangen und Festhalten kleiner Tiere (vor allem Insekten) ausgestattet sind. Gefangene Insekten werden von diesen **Insektivoren** (**Carnivoren**, lat. *vóvere*, verschlingen, fressen) extrazellulär verdaut und als zusätzliche Stickstoffquelle ausgebeutet

(► Abschn. 16.1.2). Für den Tierfang sind die Blätter in verschiedenster, oft geradezu skurriler Weise umgestaltet.

Vergleichsweise einfach funktionieren die **Klebfallen** des Sonnentaus *Drosera*. Auf seinen Blättern stehen von einem Tracheidenstrang durchzogene Emergenzen, die Tentakel (vgl. ■ Abb. 2.33). Ihre Drüsenköpfchen sondern glitzernde Tropfen eines klebrigen Sekrets ab, das kleine Tiere anlockt. Diese bleiben an den Drüsen hängen,

kommen bei ihren Befreiungsversuchen mit weiteren Drüsen in Berührung und werden dadurch umso fester gehalten. Veranlasst durch den Berührungsreiz werden an der Plasmamembran über Ionenkanäle Veränderungen des elektrischen Potenzials ausgelöst und weitergeleitet (allerdings deutlich langsamer als die Aktionspotenziale in Nervenzellen), wodurch Wasser zwischen den Flanken der Tentakel verschoben wird, sodass sich die Tentakel krümmen und das gefangene Insekt gegen die Blattfläche drücken. Dort wird es durch sezernierte Proteasen chemisch aufgeschlossen und in gelöster Form resorbiert, sodass nur noch die chitinhaltige Außenhülle übrigbleibt.

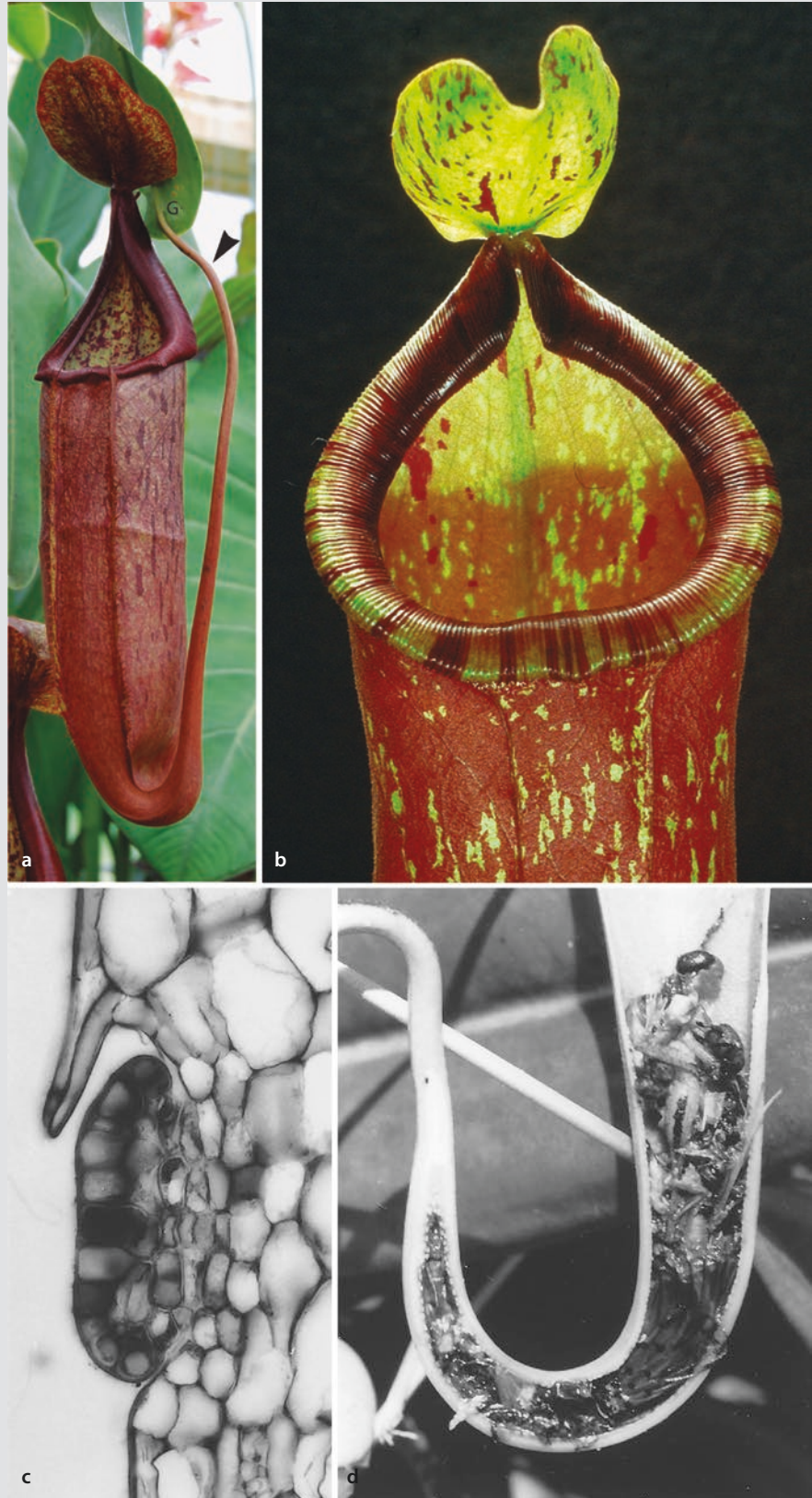
Sekundenschnell kann die Venusfliegenfalle *Dionaea* (■ Abb. 15.24e, f) die **Klappfalle** ihrer Spreitenhälften schließen. Die Bewegung wird durch ein osmotisch gesteuertes Scharniergelenk an der Hauptrippe bewerkstelligt. Sie erfolgt, sobald ein Insekt, das auf dem offenen Blatt gelandet ist, eine der Fühlborsten berührt (► Abschn. 15.3.2.4). Auch in diesem Fall erfolgt die Reizleitung elektrisch, wobei ein echtes Aktionspotenzial ausgelöst wird. Von den wie Tellereisen gezähnten Spreitenhälften werden selbst kräftige Insekten wie Wespen und Hummeln festgehalten und durch sezernierte Enzyme verdaut.

Bei *Nepenthes*, *Cephalotus*, *Sarracenia* und *Darlingtonia* dienen kannen- oder tütenförmige Schlauchblätter als **Gleitfallen**. Die *Nepenthes*-Kannen (■ Abb. 3.70) enthalten eine von wandständigen Drüsen abgeschiedene wässrige, saure Verdauungsflüssigkeit. Angelockte Tiere rutschen am glatten, mit Wachsplättchen besetzten Kannenrand ab, ertrinken in der Kanne und werden enzymatisch abgebaut. Erst in den letzten Jahren gelang es, den Mechanismus der Anlockung aufzuklären: Die Pflanze bildet einen Cocktail von flüchtigen Komponenten, die

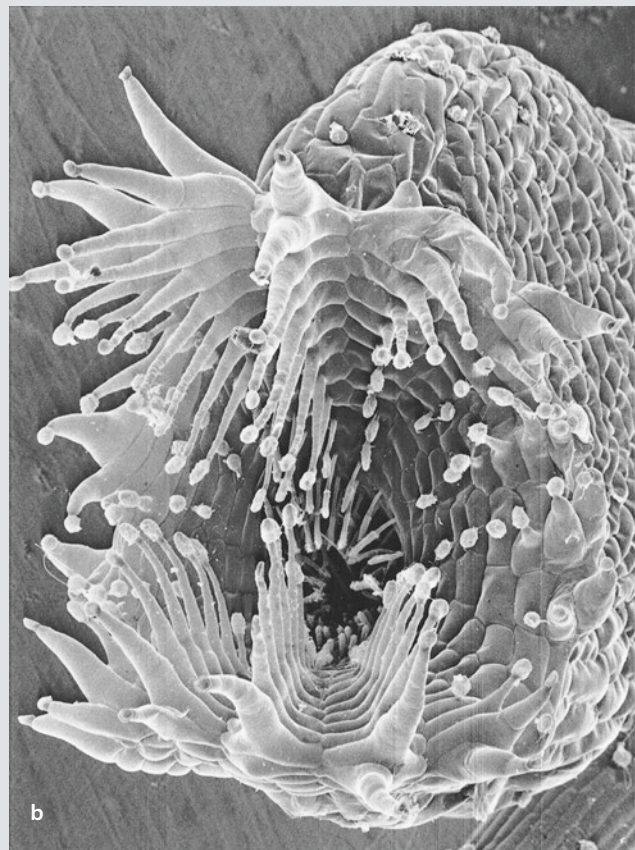
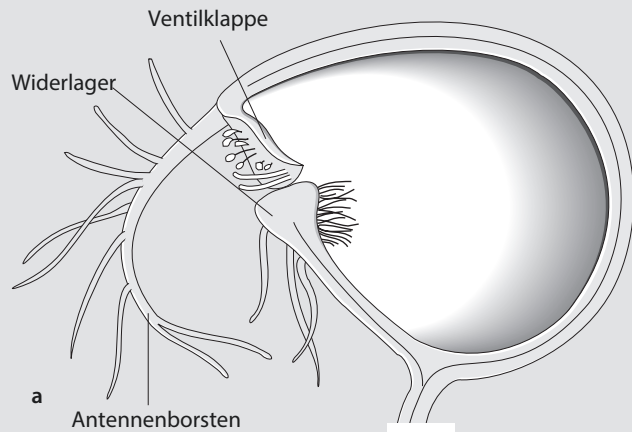
Pheromone des Opfers nachahmen und oft sogar effizienter sind als das Original. Häufig handelt es sich dabei um Sexuallockstoffe. Besonders kurios sind die Riesenfallen der erst 2005 im Regenwald von Borneo entdeckten *N. raja*, die mit einer am Deckel der Kanne abgesonderten Paste Spitzhörnchen anlockt, die sich, um an den begehrten Köder zu gelangen, auf die Kanne setzen müssen. Trotz ihrer gewaltigen Größe (manche Kannen fassen ein Volumen von mehreren Litern) verzichtet die Pflanze darauf, die Spitzhörnchen zu fangen und zu verspeisen. Vielmehr wirkt die Paste als extrem starkes Abführmittel, das seine Wirkung unmittelbar entfaltet, noch während das Spitzhörnchen auf der Kanne sitzt. Aus den in die explosionsartig in die Kanne entleerten Exkrementen kann die Pflanze für einige Wochen ihren Stickstoffbedarf decken. Dieses Beispiel zeigt eindrücklich, dass Metamorphosen nicht nur morphologische, sondern auch metabolische Veränderungen umfassen.

Die in mitteleuropäischen, stehenden Gewässern untergetaucht lebenden Arten des Wasserschlauchs (*Utricularia*) tragen an zerschlitzten Blättern kleine, grüne Blasen (■ Abb. 3.71), die mit Wasser gefüllte **Schluck-(Saug-)fallen** darstellen. Ihr „Mund“ ist mit einer Ventilklappe zunächst wasserdicht verschlossen. Stoßen kleine Wassertiere gegen eine der hebelartig wirkenden Borsten auf der Außenseite der Klappe, öffnet sich diese und die Beutetiere (vor allem Kleinkrebse, Insektenlarven, Rädertiere und Protozoen) werden mit einem Wasserschwall in die etwa 2 mm große Blase hineingesaugt. Der Schluckvorgang kommt durch Entspannung der zunächst elastisch eingedellten Blasenwände zustande. Darauf springt die Klappe in ihre Ausgangsstellung zurück und verschließt die Falle wieder.

**Abb. 3.70** Die Kannenfalle von *Nepenthes* wird von der zu einem Schlauch umgestalteten Blattspreite gebildet. In der viele Zentimeter hohen Kanne (a, 0,3×) sammeln sich einige Milliliter Verdauungssekret, das von schildförmigen Drüsen (c, 260×) abgeschieden wird. In ihm ertrinken die Opfer (d, 1×). Die Beutetiere (meistens Insekten) fliegen den auffällig gefärbten, durch epicuticulare Wachsplättchen glatten Rand der Kanne (b, 1,2×) an, unter dem sich Nektardrüsen befinden, und stürzen in die Falle ab. Der Kannendeckel ist während der Entwicklung der Falle geschlossen und verhindert das Eindringen von Regenwasser. Später bleibt er ständig geöffnet. Der Blattstiel kann als Ranke fungieren (Pfeil in 1) und die schwere Kanne im Geäst aufhängen. Der verlängerte Blattgrund übernimmt die Funktionen der Blattspreite. – G Blattgrund. (d Aufnahme: W. Barthlott)



■ **Abb. 3.71** Schluckfallen von *Utricularia*. **a** Fangblase von *U. vulgaris* im Längsschnitt (10×). **b** Komplexer Antennenborstenapparat von *U. sandersonii* (100×). (b REM-Aufnahme: W. Barthlott)



### 3.3.3.2 Skleromorphe Blätter

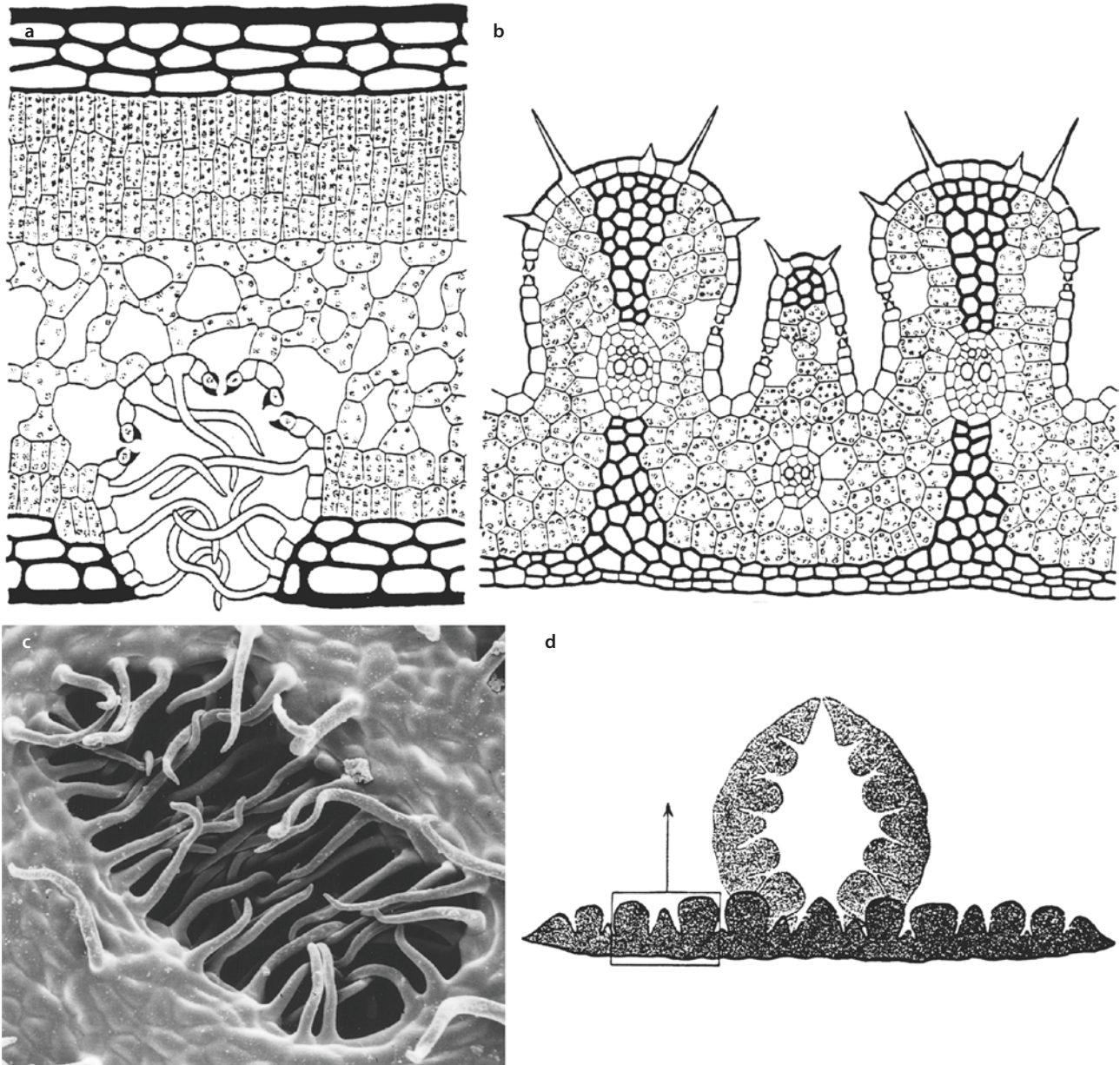
Der Überbegriff für Hartlaubigkeit ist Sklerophyllie, die vielen Zwecken dienen kann. Sie ist immer mit Langlebigkeit der Blätter assoziiert und tritt häufig unter nährstoffarmen Bedingungen auf. Sind diese Bedingungen eindeutiger mit Trockenheit verbunden, spricht man auch von Xeromorphie (griech. *xerós*, trocken).

Für Pflanzen trockener (arider) Gebiete (Steppen, Wüsten) oder Standorte (Felsen, Sandböden) ist der Wasserhaushalt kritisch. Da er nicht durch Vermehrung der Wasseraufnahme stabilisiert werden kann, bleibt nur eine Einschränkung der Wasserabgabe, d. h. der Transpiration. Wie oben besprochen, sind die Blätter vieler Xerophyten als Dornen oder kleine Schuppen ausgebildet, während die Photosynthese in Platykladien abläuft, die kein Transpirationsgewebe enthalten und eine wesentlich kleinere spezifische (auf das Volumen bezogene)

Oberfläche haben. Die cuticuläre Transpiration wird extrem eingeschränkt, in vielen Fällen werden Wasserspeicher angelegt (Stamm-sukkulenz; ■ Abb. 3.33).

Zahlreiche Sklerophyten behalten Blätter als Assimilationsorgane bei. Diese Blätter unterscheiden sich allerdings sehr deutlich von denen der Mesophyten und Hygrophyten, den Bewohnern mittelfeuchter bzw. feuchter Standorte. Die Blätter von Hygrophyten (übrigens auch die Schattenblätter etwa der Buche, ■ Abb. 13.7) sind

besonders dünn, meistens unbehaart und besitzen nicht eingesenkte, manchmal sogar über Epidermisniveau erhobene Spaltöffnungen. Im Gegensatz dazu sind skleromorphe Blätter im Allgemeinen derb-lederig, saftarm (**Hartlaubgewächse** wie Lorbeer, Myrte, Ölbaum) und bilden eingesenkte Stomata aus (■ Abb. 3.72). Blätter von manchen Pflanzen rollen sich bei Trockenheit ein und etablieren so ein feuchteres Mikroklima für ihre Stomata. Die Wasserabgabe kann auch durch stark



■ **Abb. 3.72** Anatomie xeromorpher Blätter. **a** Oleander, mit mehrschichtiger Epidermis (schwarz), dreischichtigem Palisadenparenchym und tief eingesenkten Spaltöffnungen; in den Vertiefungen (Krypten) werden Luftkonvektionen durch Haare verhindert (80×). **b** Außenansicht einer Krypte (170×). **c, d** Die Blätter des Pfriemgrases *Stipa capillata* sind epistomatisch, d. h. Spaltöffnungen sind auf die Oberseite beschränkt. Bei Trockenheit rollen sie sich nach oben ein und schließen damit die Stomata von der Außenluft ab. Bei guter Wasserversorgung sind die Spreiten flach ausgebreitet. Eine Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchym fehlt, wie bei Gräsern allgemein (C 80×, D 10×). (a, c, d nach O. Stocker; b REM-Aufnahme: W. Barthlott)

verdickte Cuticulae mit massiver Wachseinlagerung und durch dichte Behaarung (Schaffung konvektionsfreier Räume unmittelbar an der Blattoberfläche, in denen sich feuchtere Luft staut) eingeschränkt werden. Die Derbheit von Sklerophytenblättern, die verhindert, dass sie bei Wasserverlust welken, beruht auf der Einlagerung von Sklerenchymfasern oder einzeln liegenden, sternförmigen Sklereiden.

Das äquifaciale Nadelblatt (■ Abb. 3.66) ist typisch hartlaubig (skleromorph) mit spezifischen Anpassungen an Xeromorphie, so z. B. die Ausbildung einer Endodermis, die die zentralen Leitbündel vom umgebenden Mesophyllgewebe trennt. Die massive sklerotisierte Hypodermis ist typisch für skleromorphe Blätter.

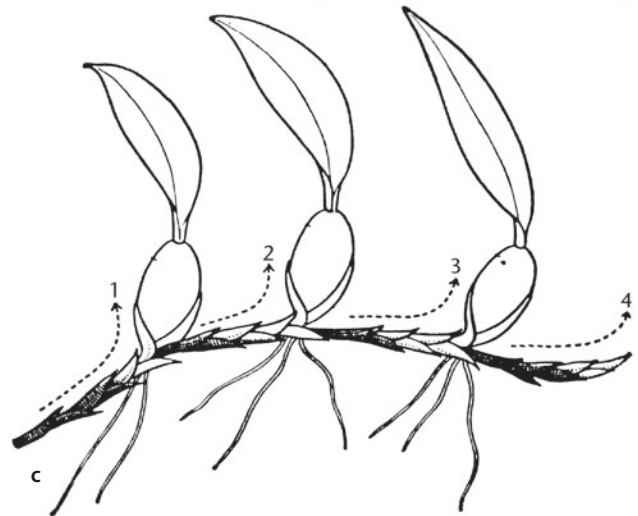
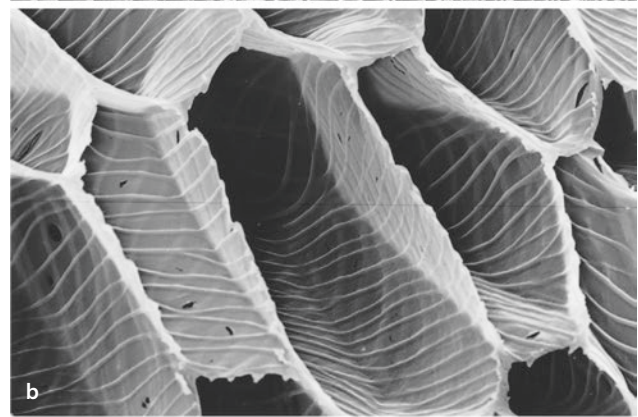
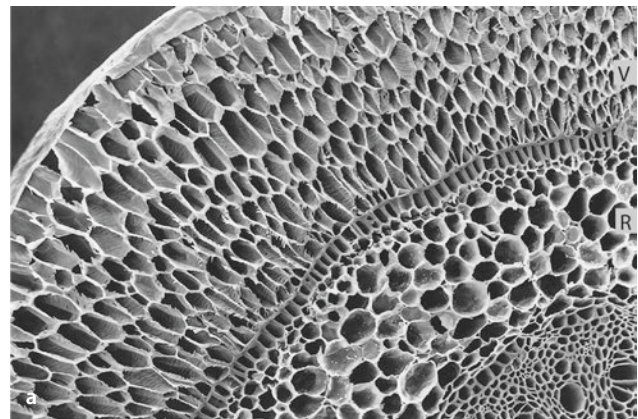
Durch die Drosselung der Transpiration wird zwar der Wasserhaushalt stabilisiert, aber die Gefahr einer Überhitzung des Blatt-(Stamm-)parenchyms vergrößert. Transpiration hat wegen der relativ hohen Verdunstungskälte des Wassers von  $41 \text{ kJ mol}^{-1}$  einen starken Kühleffekt. Übermäßige Erwärmung von Blattspreiten wird bei manchen Pflanzen durch Profilstellung vermieden. Bekannt sind die schattenlosen Wälder australischer Eukalyptusbäume, deren sichelförmige Blätter lotrecht abwärts hängen. Kühlend wirken an Stämmen vorspringende Rippen und tiefrissige Borken (■ Abb. 3.54a und 3.55d, e).

### 3.3.3.3 Blätter von Epiphyten

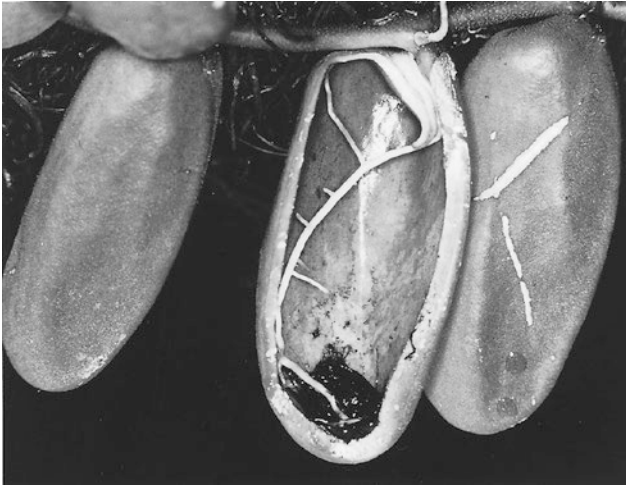
Im Gegensatz zu den Kletterpflanzen, die stets im Erdboden wurzeln, siedeln sich die Epiphyten (Aufsitzerpflanzen) von vornherein in Baumkronen an, um sich einen Platz an der Sonne zu sichern. Die Bäume dienen ihnen lediglich als Unterlage – sie können durch Felsen, Dächer, selbst Telefonleitungen ersetzt werden. Die meisten Epiphyten sind also keine Parasiten. Allenfalls können sie ihre Unterlage bei üppiger Entwicklung erdrücken. Nur wenige Epiphyten sind Parasiten wie die Mistel.

Für größere, kormophytisch organisierte Epiphyten stellt die Beschaffung von Wasser und Nährsalzen das entscheidende Problem dar. Deshalb finden sie günstige Lebensbedingungen nur in Gebieten mit häufigen ergiebigen Regenfällen und hoher Luftfeuchtigkeit, insbesondere also in tropischen Regenwäldern. Epiphyten weisen einen umso stärker xeromorphen Bau auf, je trockener die Luft ist, in der sie wachsen.

An frei herabhängenden, oft grünen Luftwurzeln ist häufig ein besonderes Wasserabsorptionsgewebe entwickelt, das **Velamen** (■ Abb. 3.73a, b). Bei anderen Epiphyten bilden aufwärts wachsende Luftwurzeln ein reich verzweigtes Gespinnst, in dem sich Humus und Feuchtigkeit anreichern. Der Vogelneestfarn, *Asplenium nidus*, formt aus großen Wedeln dichte Rosetten, deren trichterförmiger Innenraum sich nach und nach mit Humus füllt. Beim Geweihfarn *Platynerium* werden in regelmäßigen Zeitabständen besondere Mantel- oder Nischenblätter ausgebildet, hinter denen sich Wasser und Humus ansammeln kön-



■ **Abb. 3.73** Anpassungen epiphytischer Orchideen des tropischen Regenwalds. **a** Querschnitt durch Luftwurzel von *Dendrobium nobile*. Zwischen dem Velamen (lat. Hülle) aus toten, bei Regen wassergefüllten Zellen und der Rinde befindet sich eine einschichtige Exodermis mit Durchlasszellen. Das Rindenparenchym wird gegen das zentrale Leitgewebe (im Bild rechts unten) durch eine einschichtige Endodermis abgegrenzt (60 $\times$ ). **b** Zellen des Velamens mit Wandausstüpfungen (460 $\times$ ). (Analoge Hyalinzellen in Torfmoosblättchen, vgl. ■ Abb. 19.94g). **c** *Coelogyne* sp. Sympodialsystem der mit Knollen abschließenden Sprossgenerationen 1–4 (0,2 $\times$ ). – V Velamen, R Rinde. (a, b, REM-Aufnahmen: S. Porembski und W. Barthlott; c nach W. Troll)



■ **Abb. 3.74** Urnenblätter der Urnenpflanze (*Dischidia major*). Das mittlere längs aufgeschnitten mit sprossbürtiger Wurzel, die durch die obere Öffnung der Urne in diese hineinwächst (0,8×). (Aufnahme: W. Barthlott)

nen – ein Fall von Heterophyllie (■ Abb. 19.111). Noch weiter ist ein Teil der Blätter der Apocynacee *Dischidia* umgebildet: Durch extrem verstärktes Flächenwachstum bei gleichzeitiger Hemmung des Randwachstums wandeln sich einzelne Blätter in engmündige Schläuche um (■ Abb. 3.74). In ihnen leben Kolonien von Ameisen, die Erde einschleppen. Auch Feuchtigkeit kann sich hier durch Kondensation von Wasserdampf ansammeln. In jede Urne wächst eine dem zugehörigen Achsenknoten entspringende Adventivwurzel hinein. Die Pflanze schafft sich so gewissermaßen eigene Blumentöpfe.

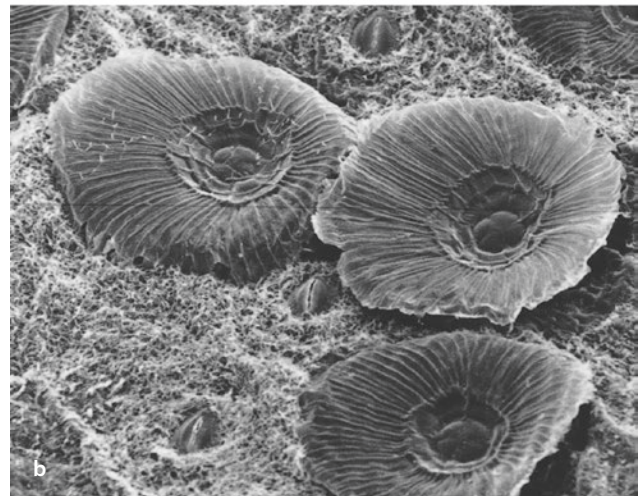
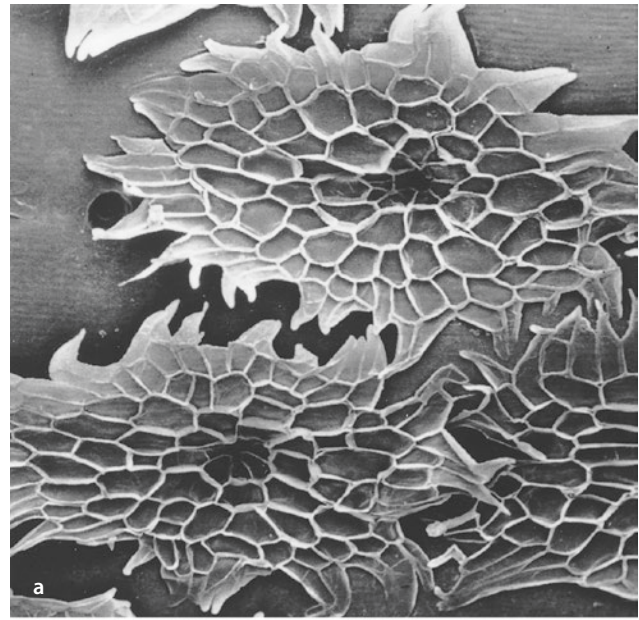
In anderen Fällen werden Sprossknollen als Wasserspeicher angelegt, die bei Regenfällen gefüllt werden (■ Abb. 3.73c). Besondere Einrichtungen, um Niederschläge effektiv aufzufangen, sind weit verbreitet. Bei den Bromeliaceen stellen die Wurzeln nur noch kurze, drahtige Haftorgane dar, die bei manchen Arten sogar ganz fehlen (z. B. bei den oft von Telefonleitungen herabhängenden *Tillandsia*-Arten). Das Wasser wird von diesen Epiphyten ausschließlich durch Absorptionshaare der Blätter aufgenommen (■ Abb. 3.75). Außerdem bilden bei diesen Pflanzen häufig die dicht aneinanderschließenden Blattbasen der Rosettensprosse Zisternen, in denen sich Regenwasser ansammelt.

Allgemein stellen Wasseransammlungen an Epiphyten Lebensräume für Mikroorganismen, aber auch Schnecken, Insekten und Frösche dar. In den von der jamaikanischen Bromelie gebildeten kleinen Wasserbehältern lebt sogar eine Süßwasserkrabbe (*Metopaulias depressus*).

### 3.4 Wurzeln

Das Wurzelsystem hat im Normalfall eine doppelte Funktion zu erfüllen: **Verankerung** der Pflanze im Boden und **Aufnahme** von Wasser und mineralischen Nährstoffen.

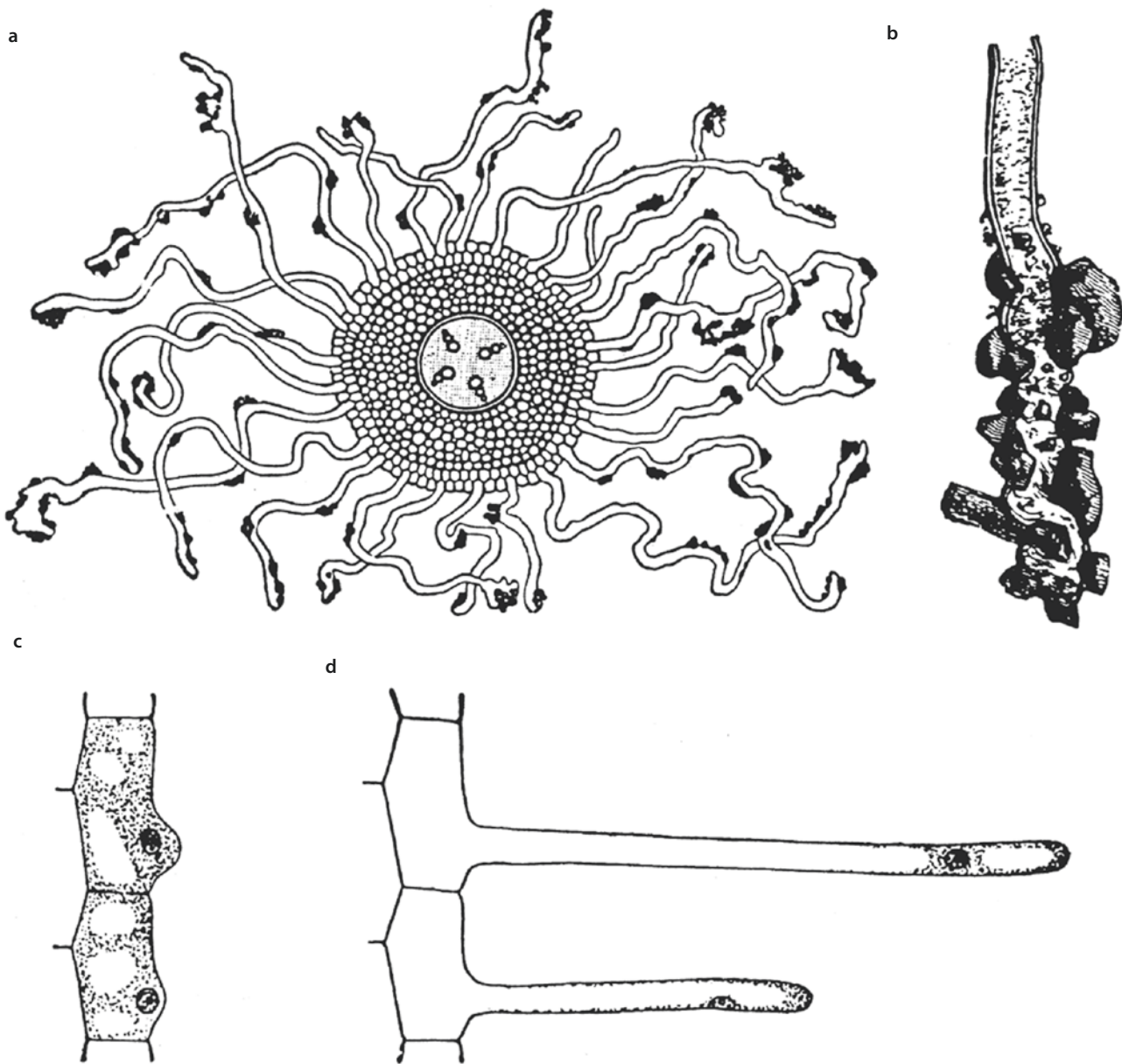
Dieser zweiten Aufgabe entspricht eine oft enorme Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche von Wur-



■ **Abb. 3.75** Schildförmige Absorptionshaare (Saugschuppen) von epiphytischen Bromeliaceen (170×). **a** *Tillandsia rauhii*. **b** *Acanthostachys*. Die toten Zellen der Haare füllen sich bei Regen mit Wasser, das von lebenden Stielzellen ins Blatt geleitet wird. (REM-Aufnahmen: W. Barthlott)

zeln. Viele Zellen der nichtcutinisierten äußersten Zellschicht, der **Rhizodermis** (Wurzelepidermis), wachsen zu einigen Millimeter langen **Wurzelhaaren** aus (■ Abb. 3.76). Wurzelhaare zeigen Spitzenwachstum und können daher gut zwischen Bodenteilchen vordringen. Sie sind kurzlebig (3–9 Tage), die Wurzelhaarzone wachsender Wurzeln ist deshalb nur 1–2 cm lang. Man hat errechnet, dass eine ausgewachsene Roggenpflanze dennoch über 10 Mrd. Wurzelhaare aufweist, deren Gesamtlänge 10.000 km erreicht, und deren Gesamt-





**Abb. 3.76** Wurzelhaare. **a** Querschnitt durch die Resorptionszone einer Wurzel mit tetrarchem Zentralzylinder (Wurzelhaare mit Bodenpartikeln; 10×). **b** Spitze eines Wurzelhaars stärker vergrößert (50×). **c, d** Rhizodermis längs, mit beginnender Wurzelhaarbildung (zu beachten ist die Position der Zellkerne) und später (50×). (a nach Frank; b nach F. Noll; c, d nach Rothert)

oberfläche einem Quadrat von 20 m Seitenlänge gleichkommt. Das entspricht etwa dem 50-Fachen der Oberfläche des gesamten, doppelt so schweren Sprosssystems einschließlich der Blätter.

Neben Verankerung und Nährstoffaufnahme übernehmen Wurzeln oft noch andere Funktionen. Sie sind beispielsweise Syntheseorte wichtiger Pflanzenstoffe, unter anderem von Hormonen (Cytokinine, Gibberelline, ► Abschn. 12.2 und 12.4). Häufig fungieren sie auch als Speicherorgane (► Exkurs 3.5).

## Exkurs 3.5 Metamorphosen der Wurzeln

Auch von Wurzeln sind zahlreiche Anpassungen an besondere Funktionen bekannt. Schon die Aufgabe der Verankerung einer Pflanze kann unter besonderen Umständen abweichende Wurzelformen bedingen. Bekannte Beispiele sind die sprossbürtigen **Haftwurzeln** bei Kletterpflanzen (■ Abb. 3.77) und Epiphyten. Die **Stelzwurzeln** der Mangrove-Pflanzen verleihen diesen Pflanzen im Treibschlick der Gezeitenzonen tropischer Meeresküsten

Halt (■ Abb. 3.78). Eine ähnliche Funktion üben auch die Adventivwurzeln bei hochwachsenden Gräsern aus, allerdings unter ganz anderen Standortbedingungen. **Brettwurzeln** entstehen durch exzessives sekundäres Dickenwachstum der Oberseite von unmittelbar unter der Erdoberfläche horizontal wachsenden Wurzeln. Sie sind bei bestimmten großen Tropenbäumen in Stammnähe als meterhohe Stützstreben ausgebildet (■ Abb. 24.8e).



■ **Abb. 3.77** Sprossbürtige Haftwurzeln. **a** Beim Efeu dienen die Haftwurzeln nicht der Wasser- und Nährionenaufnahme, sondern ausschließlich der Befestigung an einer beliebigen Unterlage (hier Beton; 0,7×). Die distiche Beblätterung des Triebes ist typisch für die Jugendform des Efeus. **b** Bei der Klettertrompete *Campsis radicans* entspringen Haftwurzeln nur an den Knoten (2,6×)



▣ **Abb. 3.78** Stelzwurzeln **a** bei *Rhizophora mucronata*, einer eudikotylen Mangrove-Pflanze, am überfluteten Meeresstrand (Tonga-Inseln, SüdwestPolynesien), und **b** dem zu den Monokotyledonen gehörenden westafrikanischen Schraubenbaum *Pandanus candelabrum*. (Aufnahmen: a D. Lüpnitz; b W. Barthlott)

Eine eigenartige Funktion üben **Zugwurzeln** aus, die Erdsprosse (Rhizome, Knollen oder Zwiebeln) tiefer in den Boden verlagern (▣ Abb. 3.79). Die Kontraktion dieser Wurzeln beruht darauf, dass die Wände der axial gestreckten Rindenzellen Längstextur aufweisen, sodass sich die Zellen über eine Erhöhung des Turgors muskelartig verkürzen und gleichzeitig verdicken.

Nicht wenige Pflanzen bilden besondere **Speicherwurzeln** aus (▣ Abb. 3.80). Auch die Speichergewebe vieler Rüben gehören überwiegend der Wurzelregion an (▣ Abb. 3.81). Durch anomales sekundäres Dickenwachstum entstehen verdickte, aber nur schwach verzweigte Wurzelbereiche. In manchen Fällen bilden sich kugelige Wurzelknollen, die überhaupt keine Seitenwurzeln tragen. Als Speicherstoffe treten überwiegend Di-, Oligo- und Polysaccharide auf (Saccharose; Stärke, Inulin).

**Wurzeldornen** sind kurze, total verholzte und spitz endende Seitenwurzeln an sprossbürtigen Luftwurzeln. Sie dienen bei bestimmten Palmen dem Schutz der Stammbasis.

**Luftwurzeln** übernehmen oft die Funktion der Stabilisierung von Sprosssystemen. Aber auch die Wasseraufnahme bei Epiphyten, die ja nicht das Wasserreservoir des Bodens anzapfen können, wird in vielen Fällen durch Luftwurzeln gewährleistet (in anderen freilich durch Blätter). Solche Wurzeln sind mit einer besonderen Außenschicht ausgestattet, dem **Velamen** (vgl. ▣ Abb. 3.73a, b). Dieses entsteht aus dem Protoderm durch perikline Zellteilungen. Das Velamen enthält zahlreiche frühzeitig absterbende, große Zellen mit Wandausstüpfungen und -öffnungen. Ähnlich den Wasserzellen in den Blättchen der Torfmoose laufen diese leeren Zellen bei Befeuchtung mit Wasser voll, sodass Regenwasser vom Velamen wie von einem Schwamm aufgesogen und festgehalten werden kann. In ständig durchnässtem Erdreich wird für größere Wurzelsysteme wegen der geringen Löslichkeit von Sauerstoff in

Wasser die  $O_2$ -Versorgung der Wurzelzellen problematisch. Besonders von Bäumen und Großsträuchern tropischer Sumpfwälder sowie von der Mangrove werden daher nach oben wachsende (negativ gravitrope) **Atemwurzeln** gebildet, die bis über die Boden-(Wasser-)Oberfläche reichen, sodass das Interzellularensystem des Rindengewebes Luftkontakt bekommt. Eine Sonderform sind die **Wurzelknie**, an denen sich Wurzeln, die zunächst aufwärts gewachsen sind, nach Erreichen der Bodenoberfläche wieder abwärts krümmen. An solchen Wurzelknien werden häufig durch einseitiges Dickenwachstum (wie bei Brettwurzeln) in die Luft aufragende Wucherungen gebildet, die als Wurzelknorren bezeichnet werden.

Wurzeln von epiphytischen Orchideen können sogar Blattfunktion übernehmen (▣ Abb. 3.4). Wurzeln können sich auch abhängig von anderen Lebewesen morphologisch stark verändern (s. auch ► Abschn. 16.2 und 16.3):

**Halbschmarotzer (Hemiparasiten)** sind grüne Pflanzen, die selbst Photosynthese treiben, sich aber Wasser und Nährsalze von Wirtspflanzen beschaffen, deren Xylem sie mit **Wurzelhaustorien** anzapfen. In diese Kategorie gehören z. B. die Orobanchaceen Augentrost, Klappertopf, Wachtelweizen und Läusekraut sowie die immergrüne Mistel. Sie keimt als schmarotzender Epiphyt auf den Ästen bestimmter Bäume. Ihr Wurzelsystem breitet sich in Form von Rindenwurzeln im Bast des befallenen Astes aus, von denen dann Senker in das Splintholz vordringen, wo sie über charakteristische Kurztracheen direkten Anschluss an das Wasserleitensystem des Astes bekommen (▣ Abb. 3.37b).

Als **Vollschmarotzer (Holoparasiten)** gelten parasitische Pflanzen, die keine Chloroplasten ausbilden, sondern sich auf Kosten ihrer Wirtspflanzen von organischen Stoffen ernähren. Die Schuppen-

wurz *Lathraea* versorgt sich über Wurzelhaustorien mit Blutungs-saft aus dem Xylem von Baumwurzeln. Die als Würger bekannten *Orobanche*-Arten zapfen dagegen das Phloem in den Wurzeln ihrer Opfer an. Die Haustorien dieser gelblich, rötlich oder lila gefärbten Holoparasiten brechen seitlich in die Wirtswurzeln ein, bringen aber deren distale Abschnitte durch massive Ausbeutung zum Absterben und sitzen daher zuletzt scheinbar an Wurzelnenden. Da eine solche Lebensweise voraussetzt, dass Abwehrreaktionen des Wirts mithilfe chemischer Signale unterdrückt werden, sind die *Orobanche*-Arten häufig an bestimmte Wirtsarten angepasst. Die Spezifität der Wirtsbeziehung hat daher eine umfangreiche Artaufspaltung des Parasiten bewirkt.

Für die menschliche Zivilisation von entscheidender Bedeutung ist die Symbiose der Leguminosen mit stickstofffixierenden Bakterien (Rhizobien, ▶ Exkurs 19.9). Dabei kommt es zur Bildung von **Wurzelknöllchen**, lokalen Wucherungen des Rindengewebes (▶ Abschn. 16.2.1). In vergrößerten, polyploiden Parenchymzellen überleben die prokaryotischen Symbionten als Bakterioide in besonderen Vakuolen und versorgen ihren Wirt mit Ammonium,

den sie mithilfe des Enzyms Nitrogenase aus dem Luftstickstoff gewinnen. Im Gegenzug werden die Bakterien von der Wirtspflanze mit Zucker versorgt. Die Leguminosen werden daher, im Gegensatz zu anderen Pflanzen, gut mit Ammonium versorgt, sodass sogar der Embryo in den Speicherkeimblättern Proteine als Vorrat einlagern kann. Die Domestizierung von Leguminosen erlaubte den Menschen daher, ihren Proteinbedarf unabhängig von tierischen Quellen zu decken – eine entscheidende Voraussetzung für den Übergang zu einer sesshaften Lebensweise.

Viel weiter verbreitet als die nur bei den Leguminosen vorkommenden Wurzelknöllchen ist die als **Mykorrhiza** (Pilzwurzel) bezeichnete Symbiose mit dem Hyphengeflecht von Bodenpilzen (▶ Abschn. 16.2.3), die bei 80 % aller Landpflanzen vorkommt. Dabei wird vor allem die enorme Absorptionsfähigkeit der Pilzhyphen zur Versorgung mit Nährionen (vor allem Phosphat) ausgenutzt. Bezeichnenderweise werden von Wurzeln mit Hyphenkontakt keine Wurzelhaare ausgebildet.

### 3.4.1 Wurzelsysteme

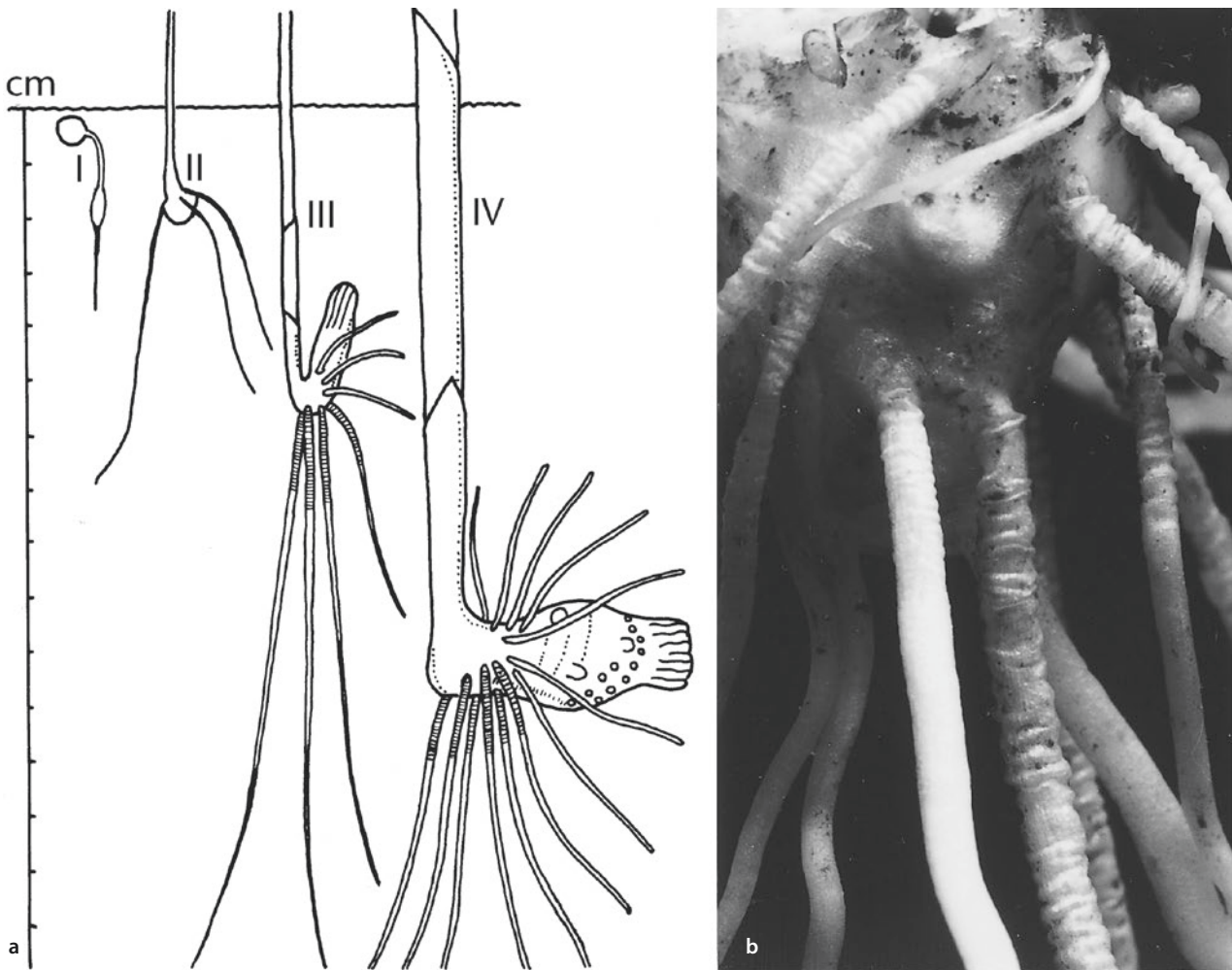
Wie die Achsensysteme sind auch die Wurzelsysteme verschiedener Pflanzen in Abhängigkeit von ihren bevorzugten Standorten recht unterschiedlich ausgebildet. Bei jungen oder sich durch Ausläufer rasch ausbreitenden Pflanzen ist das Wurzelsystem oft umfangreicher als das Sprosssystem (■ Abb. 3.82). Besonders schwach ist das Wurzelsystem dagegen bei vielen Kakteen entwickelt, die an trockenen, heißen Standorten wachsen, an denen der Boden immer wieder (zumindest tagsüber) völlig austrocknet. Hinsichtlich der vertikalen Ausdehnung der Wurzeln können **Flachwurzler** und **Tiefwurzler** unterschieden werden. Extreme Tiefwurzler finden sich an Orten mit oberflächlich trockenen Böden, die über tiefen Grundwasseradern liegen (z. B. *Welwitschia*, ■ Abb. 19.152a). Die Pfahlwurzeln von Tamarisken reichen angeblich bis 30 m tief, die des nordamerikanischen Wüstenbaums *Prosopis juliflora* sogar über 50 m. Bei Bäumen ist allgemein die Ausbreitung des Wurzelsystems auf das Kronenwachstum abgestimmt: Die äußersten Zonen des Wurzelsystems reichen in der Regel in horizontaler Ausdehnung etwas über die von der Krone überdachte Bodenfläche hinaus. Dieser Aspekt wird erst seit wenigen Jahren in der Stadtbegrünung berücksichtigt, indem man mehr als früher versucht, die Fläche unterhalb der Krone nicht zu versiegeln.

Gemäß ihrer Architektur werden Wurzelsysteme in allorrhize oder in homorrhize Systeme eingeteilt. Kriterium für die Einteilung ist das Vorhandensein einer Hauptachse (Allorrhizie) bzw. das Auswachsen von vielen gleichartigen Wurzeln ohne Hierarchie (Homorrhizie)

**Allorrhize Wurzelsysteme** Allorrhize Wurzelsysteme (griech. *állos*, andersartig, verschieden; *rhiza*, bzw. lat. *radix*, Wurzel; ■ Abb. 3.82a). Bei vielen Pflanzen wächst die Keimwurzel (Radicula) zur Hauptwurzel (Primärwurzel) heran und bildet eine vertikal in den Boden vordringende **Pfahlwurzel**. Diese trägt Sekundärwurzeln (Seitenwurzeln 1. Ordnung), die im Erdreich schräg oder horizontal fortwachsen und sich dabei weiter verzweigen (Seitenwurzeln 2., 3. oder höherer Ordnung). Spätestens die Seitenwurzeln höherer Ordnung wachsen ohne bestimmte Beziehung zum Schwerkraftvektor und können daher den Boden in alle Richtungen durchdringen. Allorrhize Systeme sind also hierarchisch organisiert. Man spricht daher manchmal auch von heterogener Radication.

Die meisten Bäume sind allorrhiz. Manche behalten das zunächst entwickelte Pfahlwurzelsystem auch später bei (z. B. Tanne, Kiefer, Eiche). Bei anderen Baumarten (z. B. Lärche, Birke, Linde) werden nach und nach zusätzlich zur ursprünglichen Hauptwurzel ähnlich kräftige, schräg im Boden stehende Wurzeln ausgebildet, sodass unter der Stammbasis ein halbkugeliges Wurzelsystem entsteht, das als **Herzwurzelsystem** bezeichnet wird. Die Flachwurzler unter den Bäumen (z. B. Fichte und Esche) besitzen ein Senkerwurzelsystem: Von kräftigen, knapp unter der Bodenoberfläche horizontal wachsenden Sekundärwurzeln dringen wesentlich schwächere und kürzere **Senkerwurzeln** vertikal in den Boden vor.

**Homorrhize Wurzelsysteme** Homorrhize Systeme sind ganz oder überwiegend aus gleichrangigen und ähnlich gestalteten, nicht oder nur mäßig verzweigten Wurzeln aufgebaut (homogene Radication; griech. *homós*, gleich, ähnlich; ■ Abb. 3.82b, c). Alle Farnpflanzen besitzen derartige Wurzelsysteme. Als Sporenpflanzen bilden sie keine Samen und damit auch keine Radicula. Ihr Achsenkörper besitzt keinen Wurzelpol und ist unipolar ange-

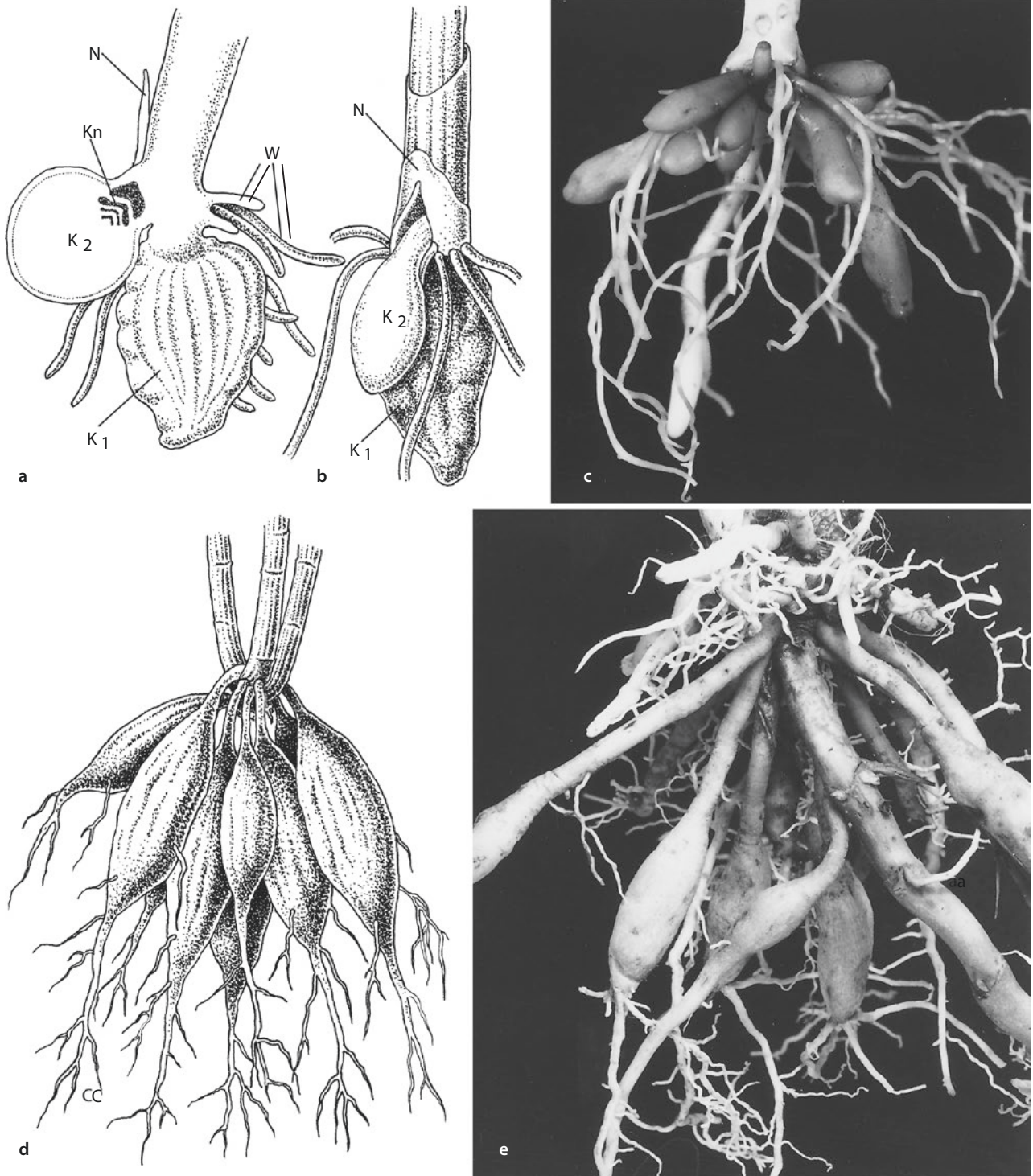


■ **Abb. 3.79** Zugwurzeln beim Aronstab *Arum maculatum*. **a** Zunehmende Tiefenverlagerung der Knolle durch Wurzelkontraktion: I Keimung; II Beginn des 2. Jahres, III Ende dieses Jahres; IV erwachsene Pflanze: Knolle 10 cm unter Bodenoberfläche (0,4×). **b** Knolle und Zugwurzeln, deren Oberfläche die Verkürzung des Wurzelkörpers nicht mitmacht und passiv in Querfalten gelegt wird (1,8×). (a nach Rimbach)

legt. Bei Farnpflanzen sind daher alle Wurzeln grundsätzlich sprossbürtig (**primäre Homorrhizie**). Außerdem sind die Wurzeln einzelnen Blättern lagemäßig präzise zugeordnet: Unmittelbar unter jeder Blattbasis entspringt mindestens eine Wurzel (bei großen Baumfarnen über 100). Bei den Gametophyten der Farne gibt es gar keine Wurzeln, sondern es bilden sich, wie bei den Moospflanzen, Rhizoide aus. Inzwischen hat man herausgefunden, dass die Bildung dieser Rhizoide von besonderen Kinesinmotoren abhängt, den ARKs (engl. *Armadillo repeat-kinesins*), die bei den Gefäßpflanzen für die Bildung von Wurzelhaaren verantwortlich sind.

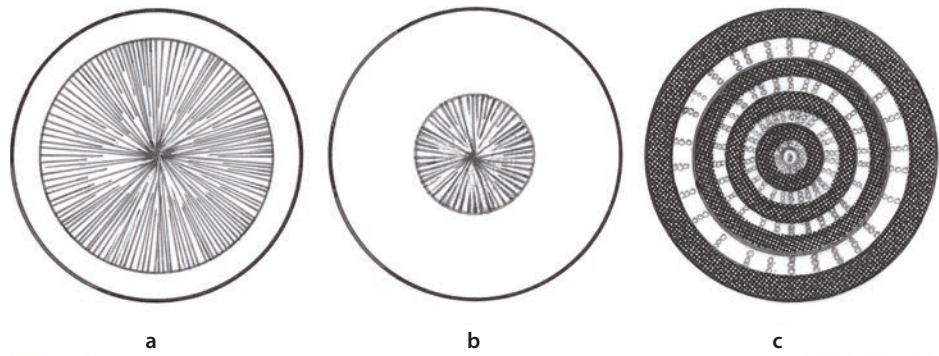
Primäre Homorrhizie ist typisch für Farnpflanzen. Bei Samenpflanzen mit ihren bipolaren Embryonen gibt es keine primäre, wohl aber **sekundäre Homorrhizie**. Bei den Monokotyledonen kommt sie dadurch zustande, dass aus den unteren Sprossknoten zahlreiche gleich-

rangige Wurzeln auswachsen. Sie ergänzen funktionell das schwach entwickelte primäre Wurzelsystem, das (wie auch die Sprossbasis) Erstarkungs- bzw. primäres Dickenwachstum der Achse aufweist. Diese sekundär angelegten Wurzeln, die oft wesentliche Stützfunktionen wahrnehmen (z. B. beim Mais; s. auch ► Exkurs 3.5, ■ Abb. 3.78), entstehen also auf der Basis von Umdifferenzierungen und sind damit ein Beispiel für **Adventivwurzeln** (■ Abb. 11.13 und 11.15). Auch bei Eudikotyledonen finden sich häufig sprossbürtige Adventivwurzeln, z. B. an Ausläufern, und bei allen Rhizompflanzen. Spektakuläre Sonderfälle stellen Mangrovepflanzen (*Rhizophora*, ► Exkurs 3.5, ■ Abb. 3.78) dar sowie der tropische Feigenbaum *Ficus benghalensis*, dessen breit ausladende Krone mit einem Durchmesser von 170 m bis zu 2 ha überdeckt und von Hunderten sprossbürtigen, säulenartigen Luftwurzeln abgestützt wird.

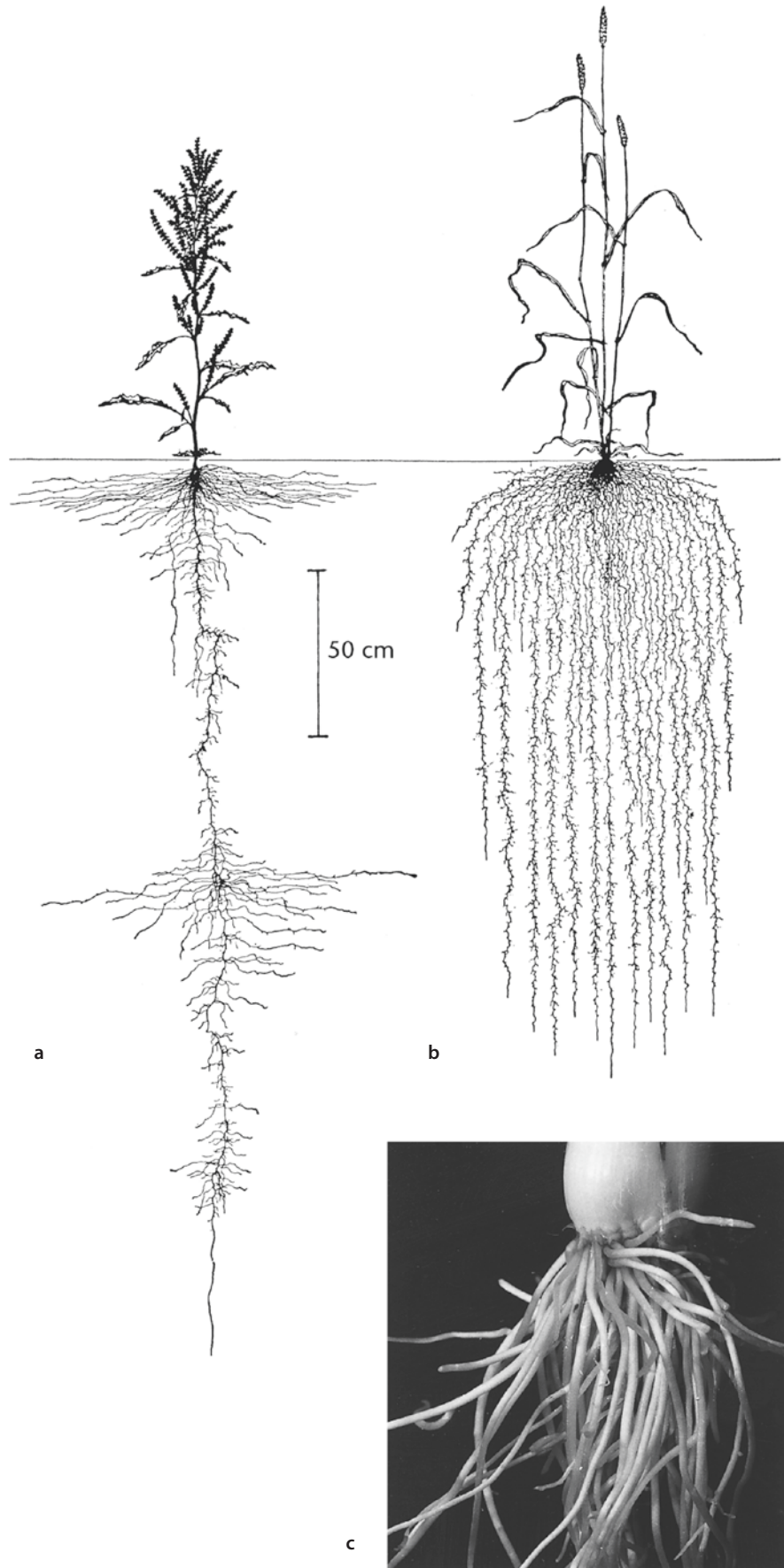


**Abb. 3.80** Wurzeln als Speicherorgane. **a, b** Wurzelknollen bei *Orchis militaris* (0,7×). K<sub>1</sub>, vorjährige Knolle, aus der der diesjährige Blütenspross entspringt. In der Achsel des untersten, schuppenförmigen Niederblatts entwickelt sich am Achseltrieb eine neue Wurzelknolle K<sub>2</sub>. **c** Sprossbürtige Speicherwurzeln einer Dahlie (0,15×). **d** Sprossbürtige Wurzelknollen im homorhizen Wurzelsystem des Scharbockskrauts *Ficaria verna*. Die Knollen brechen an der Basis leicht ab und wachsen dann wieder zu ganzen Pflanzen aus (2×). **e** Weniger ausgeprägt als bei der Dahlie sind die Wurzelknollen bei *Hemerocallis*. Auch hier werden aber Seitenwurzeln nur im nichtspeichernden distalen Bereich gebildet (0,5×). – a Rhizomausläufer, Kn Sprossknospe des Achseltriebs für die nächste Vegetationsperiode, N Niederblatt, W normale Nebenwurzeln. (a, b nach R. von Wettstein; c nach Weber)

■ **Abb. 3.81** Anatomie von Rüben (Querschnitte). **a** Bei Holzrüben wird vor allem das Xylem massiv entwickelt, das aber überwiegend aus Holzparenchym besteht (Beispiel: Rettich). **b** Bei anderen Rüben wird umgekehrt das sekundäre Phloem zum Speichergewebe (Beispiel: Möhre). **c** Bei den Beta-Rüben (Kulturformen von *Beta vulgaris*: Zucker-, Futter- und Rote Rübe) bilden sich konzentrische Ringe aus Xylem (hell) und Phloem bzw. Parenchym (dunkel), die durch anomales sekundäres Dickenwachstum mit wiederholter Cambiumbildung in der Rinde zustande kommen. Wie das im LM aussieht, zeigt **d** (unten: ursprünglicher Zentralzylinder; 48×)



■ **Abb. 3.82** Allorrhizie und Homorrhizie. **a** *Rumex crispus*, eine eudikotyle Pflanze, bildet ein heterogenes (allorrhizes) Wurzelsystem, dessen Primärwurzel über 3 m tief in den Boden eindringt. **b** Sekundär homorrhizes Wurzelsystem des Weizens mit den für viele Gräser charakteristischen Büschelwurzeln. **c** Ausgeprägte Homorrhizie findet sich bei Zwiebelpflanzen (als Beispiel hier eine junge Lauchzwiebel *Allium fistulosum*). Die zahlreichen, etwas fleischigen Wurzeln sind alle gleich dick und weitgehend unverzweigt (0,7×). (a, b nach L. Kutschera)





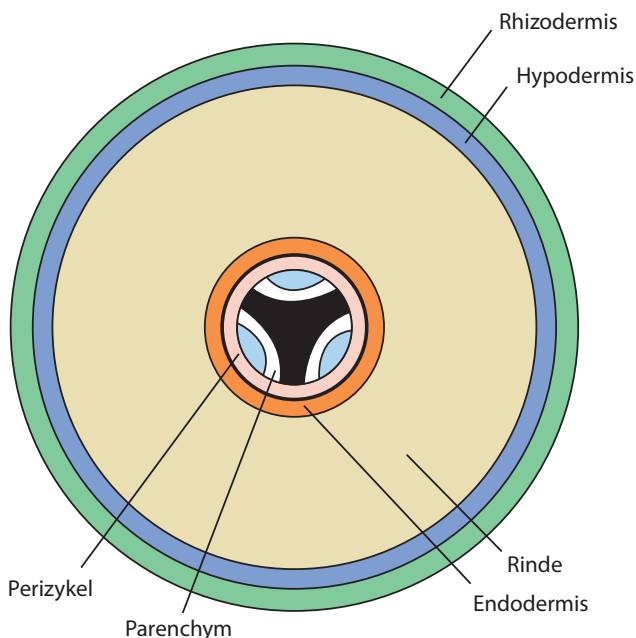
Eine ähnlich strenge Zuordnung von Wurzeln zu Blättern, wie sie bei den Farnpflanzen zu beobachten ist, kommt bei Samenpflanzen selten vor. Allerdings entspringen auch bei den Samenpflanzen sprossbürtige Wurzeln oft bevorzugt den Knoten der Sprossachse. Von dieser Regel gibt es aber viele Ausnahmen, vgl. z. B. ▶ Exkurs 3.5, ■ Abb. 3.77.

### 3.4.2 Anatomie der Wurzel

#### 3.4.2.1 Der primäre Bau

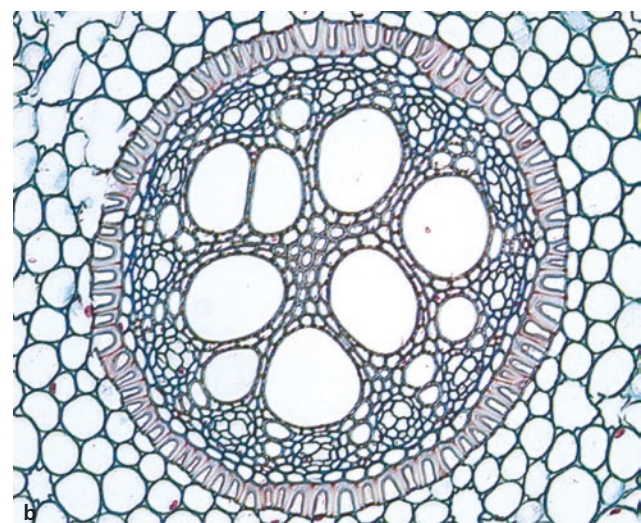
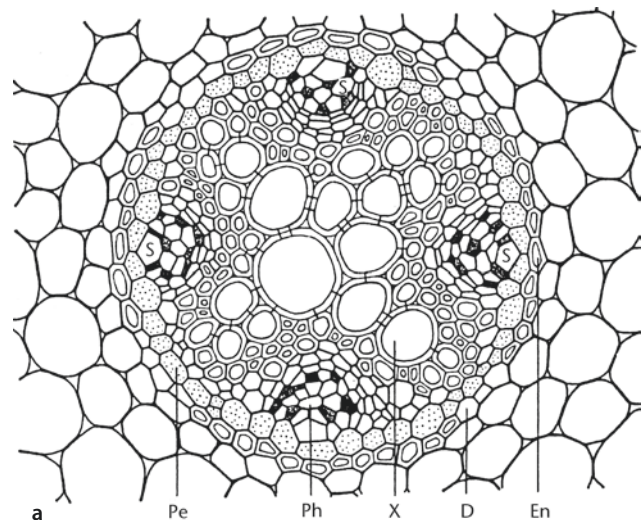
Das Querschnittschema in ■ Abb. 3.83 gibt die radiär-symmetrische Anordnung der Gewebe einer Wurzel im primären Zustand wieder. Die zarte **Rhizodermis** wird nach innen zu von einer derberen, längerlebigen und oft schwach verkorkten Zellschicht gefolgt, der **Hypodermis**. In dieser Zellschicht sind oft Caspary-Streifen ausgebildet, wodurch sie zur **Exodermis** wird. Sie umschließt das massiv entwickelte Rindenparenchym, das innen von der **Endodermis** begrenzt wird (▶ Abschn. 2.3.2.3). Diese umkleidet als morphologische und physiologische Scheide den **Zentralzylinder**, in dem die Festigungs- und Leitelemente der Wurzeln zusammengefasst sind. Die zentrale Lage dieser Gewebe in einer weniger festen Hülle gewährleistet Biegsamkeit bei hoher Zugfestigkeit (**Kabelbauweise**, ▶ Abschn. 2.3.3).

Die äußerste Zelllage des Zentralzylinders, der **Perizykel**, besteht aus zartwandigen, plasmareichen Zellen, die über lange Zeit teilungsfähig bleiben. Daher wird

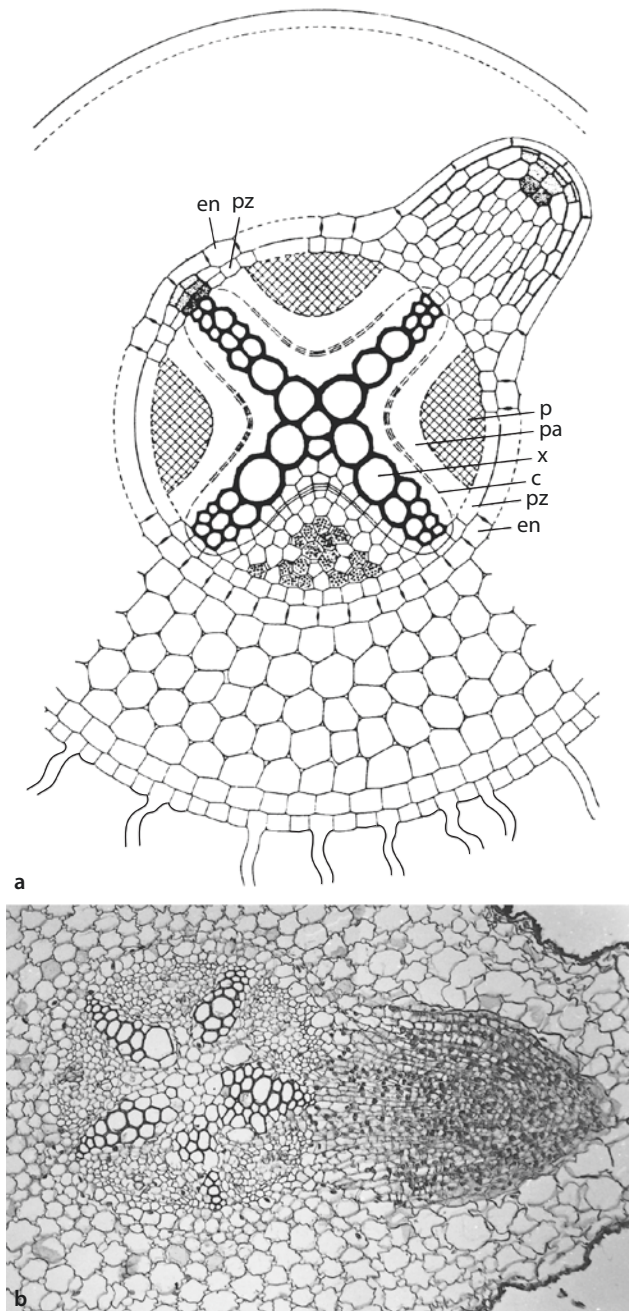


■ Abb. 3.83 Gewebeanordnung im Wurzelquerschnitt. Zentralzylinder vom Perizykel (Pericambium) umschlossen, Xylem schwarz, Phloem blau, dazwischen Parenchymrinnen. Das Xylem ist hier drei-strahlig, der Zentralzylinder triarch

diese röhrenförmige Zellschicht, in der es ebenso wenig wie in Rhizo-, Exo- und Endodermis Interzellularen gibt, auch als **Pericambium** bezeichnet (▶ Abschn. 3.4.2.2). Die Mitte des Zentralzylinders, der als Aktinostele (ein einzelnes, zentrales Leitbündel mit sternförmigem Querschnitt) organisiert ist, ist normalerweise von Xylem besetzt. Dieses reicht mit zwei bis vielen radiär angeordneten Leisten (**Xylempole**) bis an das Pericambium heran. Nach der Zahl solcher Xylempole sind zwei-, drei- bis vielstrahlige (di-, tri- bis polyarche) Zentralzylinder zu unterscheiden. Bei Farnpflanzen, basalen Ordnungen und Eudikotyledonen überwiegen zwei- bis vierstrahlige Zentralzylinder (■ Abb. 3.84a und 3.85a), während



■ Abb. 3.84 Zentralzylinder. a Querschnitt durch tetrarches Leitbündel der Wurzel des Hahnenfußes *Ranunculus acris* (160×). b Querschnitt durch dodekarchen Zentralzylinder einer Wurzel von *Iris germanica*. Die in a beschrifteten Gewebe können leicht wiedererkannt werden. Ausnahme: Phloempartien, die mit zarten Zellwänden zwischen den zwölf Xylempolen unmittelbar unter dem Pericambium liegen. – En Endodermis mit Durchlasszellen D; X Holzteil mit Tracheen, Ph Siebteil mit Siebröhren S und dunkel gezeichneten Geleitzellen, Pe Pericambium. (a nach d. von Denffer; b LM-Aufnahme: G. Neuhaus)



**Abb. 3.85** Endogene Entstehung von Seitenwurzeln. **a** Querschnitt durch Eudikotylenwurzel. Über einem Xylempol des Zentralzylinders (links oben) bildet sich aus einer Zellwucherung des Pericambiums der Vegetationspunkt einer Seitenwurzel, die später (rechts oben) durch das Rindengewebe nach außen wächst (120×). **b** Querschnitt durch die Wurzel von *Vicia faba* mit pentarchem Zentralzylinder und auswachsender Seitenwurzel. Die embryonalen Zellen weisen im Vergleich zu den stark vakuolisierten Dauergewebszellen eine dichte Struktur auf (75×). – c Cambium in Parenchym pa, en Endodermis, p Phloem, pz Perizykel, V Xylem. (a nach O. Stocker)

Monokotylen oft polyarche besitzen (Abb. 3.84b). In den Bereichen zwischen den Xylemleisten liegt Phloem. Xylem und Phloem sind durch Parenchymlagen vonein-

ander getrennt, die beidseits der Xylempole an das Pericambium heranreichen.

Bei der Bildung des Zentralzylinders schreitet die Differenzierung (im Gegensatz zur Situation in Sprossachsen) von außen nach innen fort. Protophloem und Protoxylem liegen daher unmittelbar unter dem Pericambium, während die größten Gefäße des Metaxylems im Zentrum entstehen. Manchmal kommt die Ausbildung des Metaxylems vor Erreichen des in Abb. 3.83 und 3.84 gezeigten Zustands zum Erliegen. In solchen Fällen findet sich auch bei Eudikotylenwurzeln in der Mitte des Zentralzylinders ein parenchymatisches Wurzelmark, wie es bei Monokotyledonen häufig anzutreffen ist. In den besonders kräftigen Wurzeln hochwüchsiger Monokotyledonen enthält der Zentralzylinder auch Sklerenchym.

Im Hypokotyl, der Grenzzone zwischen Wurzel und Sprossachse, geht die Aktinostele des Zentralzylinders der Wurzel über in die Eustele bzw. Ataktostele der Sprossachse (Exkurs 3.3). Diese **Übergangszone** ist bei verschiedenen Angiospermen unterschiedlich strukturiert. Häufig wird folgende Situation beobachtet: Von der Wurzel her aufsteigend kommt es zunehmend zu einer Zerklüftung des Zentralzylinders in einzelne Leitgewebesektoren mit je einem Xylempol und zwei benachbarten Phloemhälften, die sich seitlich über dem Xylempol zusammenschließen. Diese Sektoren werden gegen die Peripherie des Achsenorgans hin verschoben, wobei zwischen ihnen Parenchym (Markstrahlen und zentrales Mark) zu liegen kommt. Das Xylem jedes der so individualisierten Leitbündel wird zusätzlich so gedreht, dass die im Zentralzylinder peripher gelegenen Protoxylembereiche schließlich nach innen weisen (zum Mark hin), während das Metaxylem entsprechend nach außen verschoben wird.

Der Längsgliederung von Wurzeln, die keine Blätter tragen, fehlt die für Sprossachsen charakteristische Metamerie (Segmentierung) in Knoten und Internodien. Hinter dem von der **Wurzelhaube (Kalyptra)**, (Abschn. 2.2.1.2) umhüllten, also subapikalen Vegetationspunkt mit dem ruhenden Zentrum folgt zunächst eine Zellteilungs- und dann eine Zellstreckungszone (Länge der Streckungszone: 3–10 mm). Die Häufigkeitsmaxima der Zellteilungen liegen in der sich herausbildenden Wurzelrinde (dem **Periblem**) nahe am Vegetationspunkt, im entstehenden Zentralzylinder (**Plerom**) weiter hinten und in der jungen Rhizodermis (**Dermatogen** oder Epiblem) am weitesten von den Initialen entfernt. Auch in der Streckungszone finden noch viele Zellteilungen statt. An sie schließt sich die **Wurzelhaarzone** an und dahinter der Bereich der Seitenwurzelbildung, die **Verzweigungszone**. In der Wurzelhaarzone ist der primäre Endzustand erreicht und das Längenwachstum abgeschlossen. Wurzeln wachsen also nur an ihren äußersten Enden (Abb. 11.5).

### 3.4.2.2 Seitenwurzeln

Seitenwurzeln entstehen im Gegensatz zu Seitensprossen **endogen**, d. h. im Inneren des Wurzelkörpers genau an der Grenze zwischen Zentralzylinder und Rinde (Abb. 3.85). Dabei werden Zellen des Pericambiums (Perizykels) reembryonalisiert und bilden durch peri- und antikline Teilungen einen neuen Wurzelvegetations-

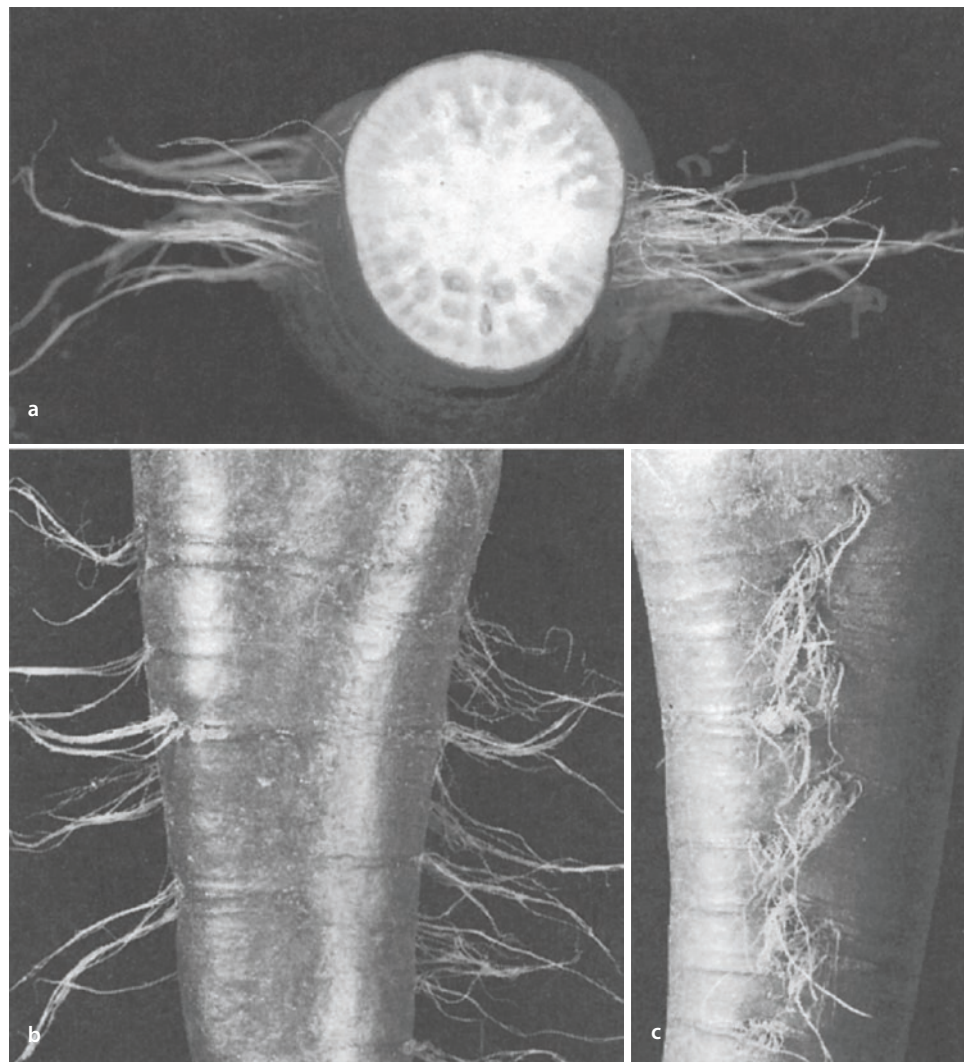
punkt. Das geschieht immer hinter der Wurzelhaarzone. Es handelt sich also um eine echte Neubildung von Vegetationspunkten: Eine Meristemfraktionierung wie im Sprosssystem findet hier nicht statt. Vielmehr werden bereits differenzierte Zellen in den Stammzellzustand zurückgeführt. Als einer der ersten zellulären Vorgänge bei der Anlage einer künftigen Seitenwurzel wird der Längstransport von Auxin so umgelenkt, dass die betreffende Zelle des Pericambiums von ihren Nachbarzellen Auxin aufnimmt. Das so entstehende Auxinmaximum scheint (ähnlich wie im Cambium des Sprosses) für den Übergang zu einem Stammzellschicksal notwendig zu sein. Auch sprossbürtige Wurzeln werden innerhalb der Sprossrinde angelegt. Das Leitgewebe der Seitenwurzeln hat dadurch frühzeitig Anschluss an das Leitgewebe des Mutterorgans, dessen Rindengewebe allerdings von der neuen Wurzel beim Auswachsen durchbrochen werden muss. An ihrer Austrittsstelle sind Seitenwurzeln oft von dem vorgestülpten Rand der durchbrochenen Wurzel- oder Sprossrinde wie von einem Kragen umgeben.

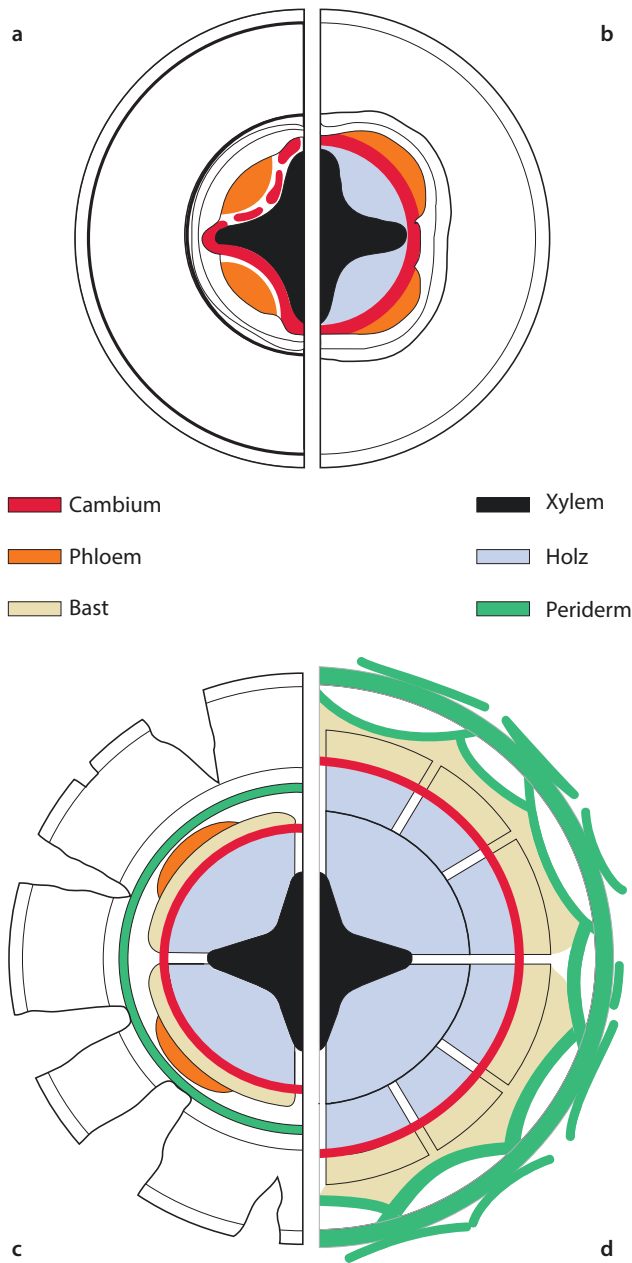
Seitenwurzeln stehen an Primärwurzeln oft in auffälligen Längsreihen, den **Rhizostichen** (■ Abb. 3.86), weil die Neubildung von Wurzelvegetationspunkten durch das Pericambium meistens über den Xylempolen des Zentralzylinders erfolgt. Aus der Zahl der Rhizostichen kann daher oft schon von außen auf die Zahl der Xylempole im Zentralzylinder einer Wurzel geschlossen werden.

### 3.4.2.3 Der sekundäre Bau

Bei ausdauernden Holzgewächsen weisen die Hauptwurzeln ein ähnlich massives sekundäres Dickenwachstum auf wie die Stämme (■ Abb. 3.87). Zunächst bilden sich in den konkaven Parenchymrinnen zwischen primärem Phloem und Xylem durch Reembryonalisierung Cambiumstreifen aus, die nach innen Holzgewebe liefern. Ein ringsum geschlossenes Cambium kommt dadurch zustande, dass die Cambiumstreifen durch teilungsaktive Pericambiumbereiche über den Xylempolen seitlich miteinander verbunden werden. Das ursprünglich nur aus

■ **Abb. 3.86** Rhizostichen beim Rettich (a quer, 1,2×; b, c Außenansichten, 0,8×). Jede der beiden Wurzelzeilen, die einen diarchen Zentralzylinder anzeigen, ist in Wirklichkeit doppelt, da bei den Brassicaceen (zu denen der Rettich gehört) über jedem Xylempol des Zentralzylinders zwei eng benachbarte Wurzelzeilen gebildet werden. Der Durchmesser der als Holzrübe ausgebildeten Hauptwurzel ist 100-mal größer als der der Seitenwurzeln. (Aufnahmen: P. Sitte)





**Abb. 3.87** Sekundäres Dickenwachstum bei Wurzeln (Querschnitte). **a** Bildung eines geschlossenen Cambiummantels durch Reembryonalisierungen im Parenchym zwischen Xylem und Phloem, sowie über den Xylempolen des tetrarchen Zentralzylinders. **b** Abrundung des Cambiums durch Holzbildung unter den Phloemstreifen. **c** Beginnende Bastbildung. Über den Xylempolen entstehen Holz- und Baststrahlen. Rinde und Endodermis sterben ab und reißen auf. Im jetzt mehrschichtigen Pericambium sind Phellogene entstanden und gliedern nach außen Korklagen ab. **d** In weiteren Jahresringen werden sekundäre Holz- und Baststrahlen angelegt, durch Folgephellogene entstehen Borkenschuppen im Bast

einer Zelllage bestehende Pericambium ist inzwischen mehrschichtig geworden. An der Cambiumbildung beteiligen sich aber nur seine innersten Zellschichten. Das komplettierte Cambium erscheint im Querschnitt zu-

nächst sternförmig, doch rundet es sich bald dadurch ab, dass unter den Phloemsträngen verstärkt Holzgewebe gebildet wird. Über den Xylempolen werden erste Holzstrahlen angelegt (echte Markstrahlen gibt es in der Wurzel nicht). Die zarte Rhizodermis ist meist schon vor Einsetzen des sekundären Dickenwachstums abgestorben und durch die Hypodermis ersetzt worden, aber weder diese noch die Wurzelrinde oder die Endodermis machen das sekundäre Dickenwachstum mit: Nacheinander reißen alle diese Gewebe auf und werden nach dem Absterben ihrer Zellen abgestoßen. Borkenbildung, wie sie an stark verdickten, älteren Wurzeln zu beobachten ist, geht also nicht wie in der Sprossachse von Peridermbildung im Rindengewebe aus, sondern vom Pericambium, das als geschlossener Gewebering auch nach dem Einsetzen des Dickenwachstums erhalten bleibt.

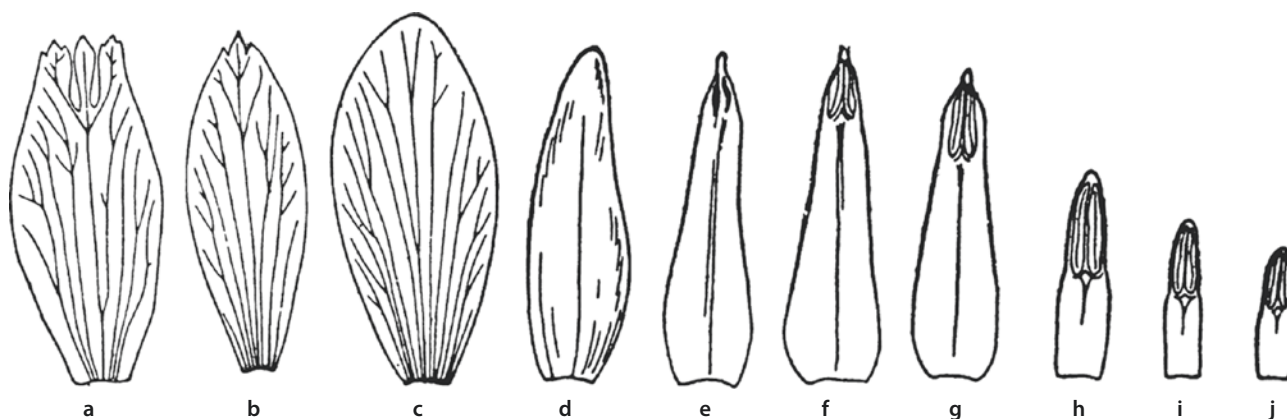
Sekundäres Xylem und Phloem der Wurzel zeigen einen ähnlichen histologischen Bau wie in der Sprossachse. Das gilt auch für die Holzstrahlen. Der Querschnitt durch eine Wurzel, die jahrelang in die Dicke gewachsen ist, unterscheidet sich kaum noch von einem entsprechenden Stammquerschnitt. Nur im Zentrum, wo der Primärzustand konserviert ist, bleiben die anatomischen Differenzen deutlich.

## 3.5 Reproduktionsorgane der Samenpflanzen

### 3.5.1 Blüten

Blüten sind Sporophyllstände, also mit Mikro- und/oder Megasporophyllen besetzte Kurzspore begrenzten Wachstums. Unter den rezenten Samenpflanzen hat nur *Cycas* im weiblichen Bereich Strukturen, die man nicht als Kurzspore begrenzten Wachstums bezeichnen kann. Hier werden nach Ausbildung zahlreicher Megasporophylle entlang der Achse wieder normale Laubblätter ausgebildet. Blüten können entweder eingeschlechtig (**unisexuell**) mit nur Mikro- oder Megasporophyllen sein oder zwittrig (**bisexuell/hermaphroditisch**) mit Mikro- und Megasporophyllen. Eingeschlechtige Blüten können auf getrennten Individuen vorkommen (**Zweihäusigkeit/Diözie**), aber auch auf einem Individuum (**Einhäusigkeit/Monözie**). Es besteht auch die Möglichkeit, dass zwittrige und eingeschlechtige Blüten in unterschiedlicher Verteilung auftreten (z. B. **Gynomonözie**, **Andromonözie**: zwittrige und weibliche bzw. männliche Blüten auf derselben Pflanze; **Gynodiözie**: zwittrige und weibliche Blüten auf unterschiedlichen Pflanzen).

Die Blüten der Samenpflanzen dienen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Dazu gehört die Bildung der männlichen und weiblichen Gametophyten, die Beteiligung am Transport der Pollenkörner zu den Sa-



■ **Abb. 3.88** Übergang von Hochblättern **a, b** zu Perigonblättern **c** bei *Helleborus niger*. Übergang von Staubblättern **j–f** zu Perianthblättern **e, d** bei *Nymphaea*. (Nach W. Troll)

menanlagen oder Karpellen (Bestäubung), der Befruchtungsvorgang selbst sowie die Versorgung der Entwicklung der Zygote zum Embryo, der Samenanlage zum Samen, und, bei den Angiospermen, des Fruchtknotens zur Frucht.

### 3.5.1.1 Blütenhülle

Eine außerhalb der Sporophylle angeordnete aber funktionell eindeutig zur Blüte gehörende Hülle steriler Blattoorgane haben nur die Gnetales und Angiospermen. Die Funktion der Blütenhülle der Angiospermen liegt einerseits im Schutz der übrigen Blütenorgane im Knospenstadium. Andererseits kann sie im Blütenstadium eine wichtige Funktion in der Attraktion von Bestäubern haben, in Zusammenhang mit der Bestäubung noch weitere Funktionen übernehmen und nach der Blüte auch an der Fruchtausbreitung beteiligt sein.

Bei den Gnetales besteht die Hülle der männlichen und weiblichen Blüten aus ein oder zwei Paaren meist wenigstens basal miteinander verwachsener Brakteen. Die Blütenhülle ist durch Verwachsung der Brakteen manchmal röhrig ausgebildet (■ Abb. 19.152).

Die Blütenhülle der Angiospermen wird allgemein als **Perianth** bezeichnet und ist in unterschiedlichster Form ausgebildet. Sind alle Blütenhüllblätter gleichartig, wird die Blütenhülle **Perigon** genannt und die einzelnen Blütenhüllblätter **Perigonblätter** oder **Tepalen**. Ein Perigon besteht aus nur einem Kreis von Tepalen (monochlamydeisch), aus zwei oder mehr Kreisen oder (bei schraubiger Anordnung der Tepalen) aus zwei oder mehr Schraubenumläufen (homoiochlamydeisch). Bei Blüten mit ungleichartigen Blütenhüllblättern (**doppeltes Perianth**, Blüten heterochlamydeisch) werden die äußeren, meist grünen Blütenhüllblätter als **Kelchblätter** oder **Sepalen** bezeichnet, sie bilden den **Kelch (Calyx)**. Die inneren, meist anders als grün gefärbten Blütenhüllblätter sind die **Kronblätter** oder **Petalen** und bilden

die **Krone (Corolla)**. Die Unterscheidbarkeit von Kelch- und Kronblättern ist nicht immer eindeutig. Übergänge zwischen Hoch- und Perigonblättern lassen sich z. B. bei *Helleborus* beobachten und zwischen Staub- und Perianthblättern bei *Nymphaea* (■ Abb. 3.88).

Die Organe des Perianths der Angiospermen können schraubig und/oder in Kreisen angeordnet sein. Die Platzierung in Kreisen ermöglicht die kongenitale (während ihrer Entwicklung erfolgte) Verwachsung von Blütenhüllorganen. Beispiele für **Syntepalie** (miteinander verwachsene Tepalen) sind *Polygonatum*, für **Synsepalie** ein Teil der Caryophyllaceae oder die Fabaceae und für **Sympetalie** die allermeisten Asteriden. Blütenhüllorgane können auch postgenital (nach ihrer Entwicklung) z. B. durch Verzahnung oder Verkleben der Epidermen miteinander „verwachsen“.

Neben der Schutzfunktion im Knospenstadium und der Attraktion von Bestäubern durch auffällige Färbung im Blühstadium kann die Blütenhülle sowohl mit dem Kelch als auch mit der Krone z. B. durch die Bildung und/oder Speicherung von Nektar, durch die Ausbildung von Landeplätzen für Bestäuber z. B. in Lippenblüten oder die sekundäre Präsentation von Pollen am Funktionieren des Bestäubungsvorgangs beteiligt sein. An der Frucht verbleibende und manchmal vergrößerte Kelchblätter können auch zur Fruchtausbreitung beitragen.

Besonders in Zusammenhang mit Blütenverkleinerung (z. B. bei Autogamie oder bei Pseudanthienbildung) und Windbestäubung kann die Blütenhülle aber auch sehr vereinfacht oder völlig reduziert sein (achlamydeisch).

### 3.5.1.2 Mikrosporophylle (Staubblätter)

Die Mikrosporophylle der einzelnen Samenpflanzen sind sehr unterschiedlich gebaut und angeordnet. Auf der Unterseite der meist schuppenförmigen Mikrosporophylle der Cycadopsida (■ Abb. 19.146) findet man zwischen fünf und 1000 meist in deutlichen Gruppen von je drei bis fünf angeordnete Pollensäcke (Mikrosporangien). Die zahlreichen Mikrosporophylle

der männlichen Blüte haben eine schraubige Stellung entlang einer gestauchten Achse. Bei den Ginkgopsida besteht ein Mikrosporophyll aus einem Stiel mit zwei an der Spitze hängenden Pollensäcken (■ Abb. 19.147). In der männlichen Blüte sind zahlreiche Mikrosporophylle schraubig an einer gestreckten Achse angeordnet. Die männlichen Blüten der rezenten Coniferopsida (exkl. Gnetales) sind zapfenartig und bestehen aus einer meist großen Zahl von entweder schraubig oder seltener dekussiert angeordneten Mikrosporophyllen. Das einzelne Mikrosporophyll trägt auf seiner Unterseite 2–20 häufig miteinander verwachsene Pollensäcke (■ Abb. 19.148). Nur bei *Taxus* (■ Abb. 19.151) sind die Pollensäcke am Ende eines Stiels radiär angeordnet. Bei den Gnetales stehen die Mikrosporophylle entweder wirtelig oder endständig. Wirtelig ist die Stellung bei *Welwitschia*, wo die sechs an der Basis miteinander verwachsenen Mikrosporophylle an der Spitze eines Stiels je drei miteinander verwachsene Pollensäcke tragen (■ Abb. 19.152). In der männlichen Blüte von *Gnetum* ist nur ein endständiges Mikrosporophyll mit stielähnlicher Basis und einem oder zwei endständigen Pollensäcken vorhanden (■ Abb. 19.152) und bei *Ephedra* findet man in endständiger Position einen an der Spitze häufig gegabelten Stiel mit zwei bis acht Gruppen aus fast immer zwei miteinander verwachsenen Pollensäcken (■ Abb. 19.152).

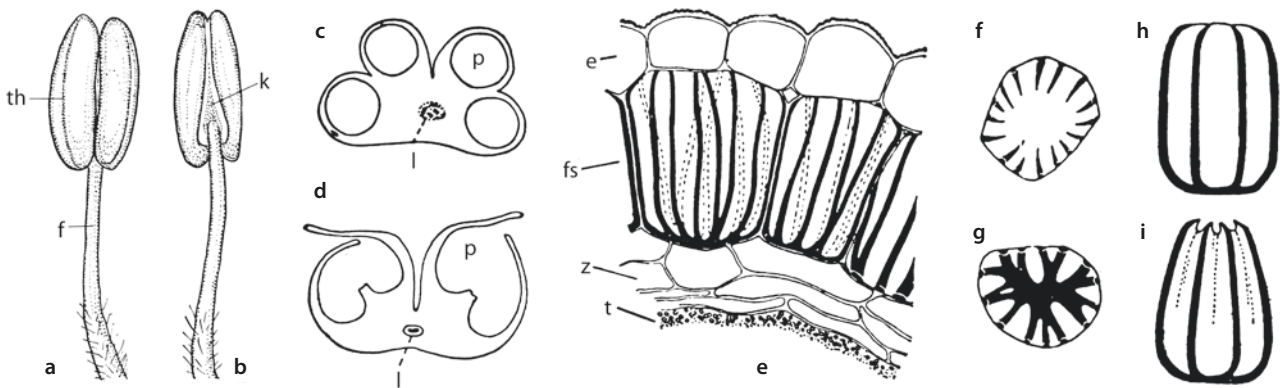
Die Mikrosporophylle (**Staubblätter/Stamina**) der Angiospermen (■ Abb. 3.89) sind meist in einen stielähnlichen **Staubfaden**, das **Filament**, und den häufig terminal stehenden **Staubbeutel**, die **Anthere**, gegliedert. Die Anthere besteht aus zwei durch das **Konnektiv** miteinander verbundenen Hälften (**Theka/Theken**), die aus je zwei miteinander verwachsenen Pollensäcken bestehen.

Diese Grundstruktur des Angiospermenstaubblatts wird relativ selten abgewandelt. Das Mikrosporophyll kann blattartig abgeflacht sein

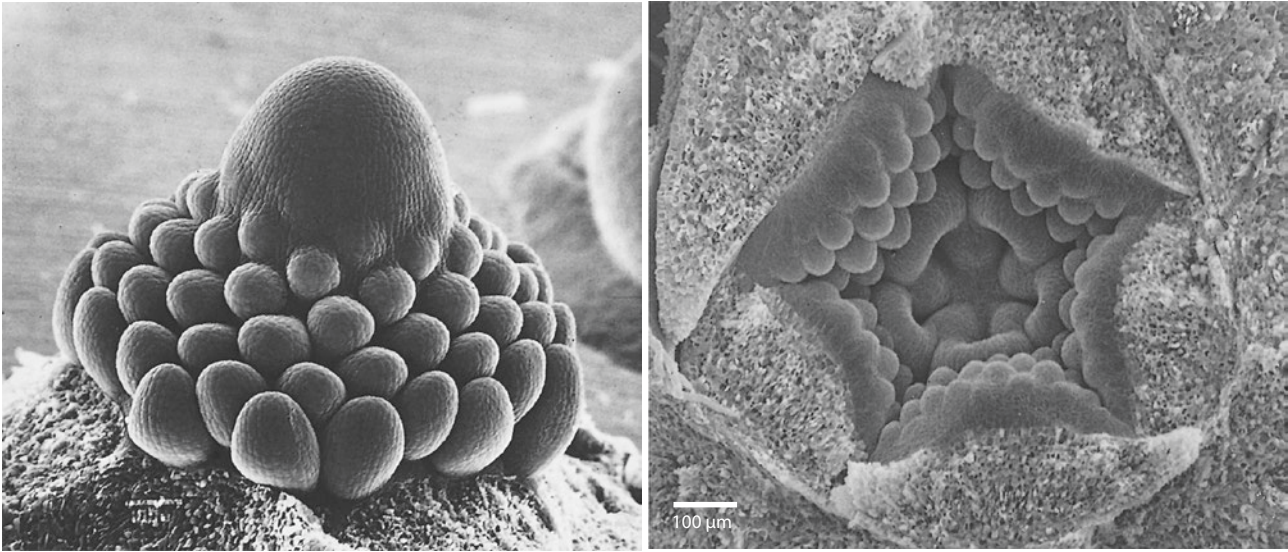
und keine deutliche Gliederung in Filament und Anthere erkennen lassen. Aber auch hier ist meist die Anordnung von je zwei miteinander verwachsenen Pollensäcken in zwei Gruppen deutlich erkennbar. Das Filament kann nicht nur an der Basis der Anthere (basifix), sondern auch auf seiner Dorsal- (dorsifix) oder Ventralseite (ventrifix) ansetzen. Gelegentlich kann die Zahl der Pollensäcke pro Theka auf einen reduziert sein oder die Pollensäcke können in mehrere, durch steriles Gewebe voneinander getrennte Kammern untergliedert sein (z. B. *Viscum*).

Auch wenn üblicherweise, so auch in diesem Buch, die Begriffe „Mikrosporangium“ und „Pollensack“ synonym benutzt werden, erfordert nach Ansicht mancher Autoren z. B. das eben beschriebene Vorkommen gekammerter Pollensäcke eine differenziertere Terminologie. Danach würde der Begriff „Pollensack“ nur bei Angiospermen verwendet und die Hälfte einer Theka bezeichnen. Gymnospermen hätten Mikrosporangien, die als ein von einem Tapetum umgebenen Bereich sporogenen Gewebes definiert wären. Ist bei den Angiospermen ein Pollensack gefächert, enthielte er nach dieser Definition mehrere Mikrosporangien.

Die Zahl der Staubblätter in einer Blüte variiert bei den Angiospermen zwischen 1 und ca. 2000. Die Gesamtheit der Staubblätter wird als **Androeceum** bezeichnet. Die Staubblätter können entweder schraubig oder wirtelig angeordnet sein, oder seltener in komplizierteren Mustern oder ungeordnet stehen (■ Abb. 3.90). Während bei schraubiger Anordnung häufig die Zahl der dann meist zahlreich vorhandenen Staubblätter nicht genau fixiert ist (**primäre Polyandrie**), ist eine wirtelige Anordnung der Staubblätter meist mit Verringerung (Oligomerisierung) und Festlegung der Zahl der Staubblätter verbunden. Die Zahl der Wirtel ist unterschiedlich. Eine Blüte mit zwei Staubblattkreisen ist **diplostemon**, eine mit einem Staubblattkreis **haplostemon**. Ausgehend von solchen Blüten mit einer festgelegten Zahl von Staubblättern in einem oder wenigen Kreisen kann es aber auch durch Aufgliederung der Staubblattprimordien zur Vermehrung von Staubblättern kommen (**sekundäre Polyandrie/Dédoublement**). Dabei können anfänglich



■ **Abb. 3.89** Staubblatt der Angiospermen und sein Bau. Gesamtansicht von *Hyoscyamus niger* von vorne (adaxial, **a**) und hinten (abaxial, **b**) (vergrößert). Querschnitte durch Antheren von *Hemerocallis fulva* mit noch geschlossenen **c** und bereits geöffneten **d** Pollensäcken sowie Leitbündel. **e–g** *Lilium pyrenaicum*. **e** Querschnitt durch die Antherenwand mit Epidermis, Faserschicht, Zwischenschichten und Resten des Tapetums; einzelne Faserzelle von außen **f** und von innen **g** (150×). **h, i** Schema einer Faserzelle vor und während des Schrumpfens. – **e** Epidermis, **f** Filament, **fs** Faserschicht, **k** Konnektiv, **l** Leitbündel, **p** Pollensack, **t** Tapetum, **th** Theken, **z** Zwischenschicht. (**a, b** nach A.F.W. Schimper; **c, d** nach E. Strasburger; **e–j** nach F. Firbas)



▣ **Abb. 3.90** Frühe Entwicklungsstadien von Angiospermenblüten (Blütenhülle entfernt) mit zahlreichen Staubblattanlagen. Links: Primäre Polyandrie bei *Magnolia denudata* (Magnoliaceae). Anlagen schraubig an der kegelförmigen Blütenachse. Rechts: Sekundäre Polyandrie bei *Stewartia pseudocamellia* (Theaceae). Zentrifugale Ausgliederung zahlreicher Staubblattanlagen aus fünf zwischen Kron- und Karpellanlagen liegenden Sektoren an der schüsselförmig eingesenkten Blütenachse. (REM-Aufnahmen C. Erbar; P. Leins)

deutlich erkennbare Primordien entweder von innen nach außen (**zentrifugal**; ▣ Abb. 3.90) oder von außen nach innen (**zentripetal**) in zahlreiche Staubblattanlagen aufgetrennt werden, oder ein Ringprimordium gliedert sich zentrifugal oder zentripetal. Durch Spaltung von Staubblättern während der Entwicklung können auch Staubblatthälften entstehen. Schließlich können Staubblätter auch als sterile **Staminodien** ausgebildet sein, die z. B. als Nektarblätter die Nektarbildung zur Aufgabe haben oder kronblattartig (petaloid) optisch Bestäuber anlocken. Es besteht auch die Möglichkeit der morphologischen Differenzierung von Staubblättern einer Blüte (**Heterantherie**). Wirtelig angeordnete Staubblätter können besonders im Bereich der Filamente, teilweise aber auch im Bereich der Antheren lateral miteinander verwachsen (**Syndrie**) oder postgenital miteinander verkleben. Verwachsungen zwischen Organen unterschiedlicher Organkreise (**seriale Verwachsungen**) sind z. B. zwischen Kronblättern und Staubblättern oder Staubblättern und Fruchtblättern ebenfalls möglich.

Die das **Archospor** als pollenbildendes Gewebe umschließenden Pollensackwände sind immer mehrschichtig. Bei den Cycadopsida und Coniferopsida einschließlich der Gnetales ist die äußerste Wandschicht der Pollensäcke als **Exothecium** (▣ Abb. 19.146) für die Öffnung verantwortlich. Bei den Ginkgopsida und Angiospermen ist es das unmittelbar unter der Epidermis liegende **Endothecium** (= Faserschicht, ▣ Abb. 3.89), das aber z. B. bei den Ericaceae auch fehlen kann. Sowohl beim Exo- als auch beim Endothecium führt Wasserverlust durch die ungleichmäßige Verdickung der Zellwände ganz ähnlich wie beim Anulus der Farnspor-

angien (▣ Abb. 15.33) zu einer tangentialen Verkürzung der Außenwände. Dadurch reißen die Pollensäcke meist mit einem Längsschlitz (**Stomium**) an einer fast immer präformierten Stelle auf. Beim Endothecium (Faserschicht) der Angiospermen besitzen die Zellen in den Antiklinalwänden Verdickungsleisten, die oft zur Innenwand hin dicker werden und dort miteinander verschmelzen. Bei den Angiospermen öffnen sich die zwei Pollensäcke einer Theka meist mit einem gemeinsamen Längsschlitz. Dieser entsteht, nachdem sich die Zellschicht, die die beiden Pollensäcke voneinander trennt, aufgelöst hat (▣ Abb. 3.89).

Abhängig von der Orientierung der Öffnungsschlitz in Bezug auf das Blütenzentrum unterscheidet man zwischen **intorsen** (nach innen öffnend), **extrorsen** (nach außen öffnend) und **latrorsen** (zur Seite öffnend) Antheren. Es gibt aber auch Pollensäcke, die sich mit Poren (z. B. Ericaceae) oder Klappen (z. B. Lauraceae) öffnen. Manchmal sind die Verdickungen der Faserzellen auch umgekehrt orientiert, sodass sich der Pollensack beim Austrocknen zusammenzieht (z. B. *Welwitschia* und Araceae) und den Pollen aus der Öffnung herausquetscht.

Exothecium oder Endothecium sind durch eine mindestens einzellschichtige, bei den Angiospermen (▣ Abb. 3.89) vergängliche Zwischenschicht vom **Tapetum** als innerster Schicht der Pollensackwand getrennt. Das Tapetum besteht aus meist plasmareichen Zellen mit häufig endopolyploiden Zellkernen und ist an der Ernährung der Pollenkörner, der Bildung von Teilen der Pollenkornwand und der Bildung von der Pollenkornwand aufgelagerten oder eingelagerten Substanzen (z. B. Pollenkitt; für Selbstinkompatibilität wichtige Substanzen) beteiligt. Als **Sekretionstapetum** bleibt das Tapetum als Gewebe lange intakt, während ein **Peri-**

**plasmodialtapetum** nach Auflösen der Zellwände und Fusion der Protoplasten amöboid zwischen die sich entwickelnden Pollenkörner eindringen kann.

Auch wenn die Hauptfunktion der Mikrosporophylle in der Pollenbildung liegt, haben sie vor allem in Zusammenhang mit der Bestäubung weitere Funktionen. Sie tragen zur optischen Attraktivität der Blüten bei oder sind sogar als einzige Organe hierfür verantwortlich, produzieren Düfte und unterstützen damit die olfaktorische Anlockung von Bestäubern, bilden Nektar oder beeinflussen durch ihre räumliche Anordnung die Bewegungsmöglichkeiten von Bestäubern in der Blüte und beeinflussen damit den Bestäubungsvorgang. Mikrosporophylle sind schließlich auch wichtige Komponenten unterschiedlicher Mechanismen der sekundären Pollenpräsentation.

Aus dem Archespor entstehen in größerer Zahl Pollenmutterzellen, aus deren Meiose je vier einkernige Pollenkörner hervorgehen. Bei **simultaner Pollenbildung** entstehen bei dieser Meiose alle Zellwände zur selben Zeit, bei **sukzedaner Pollenbildung** bildet sich die erste Zellwand schon nach der Meiose I.

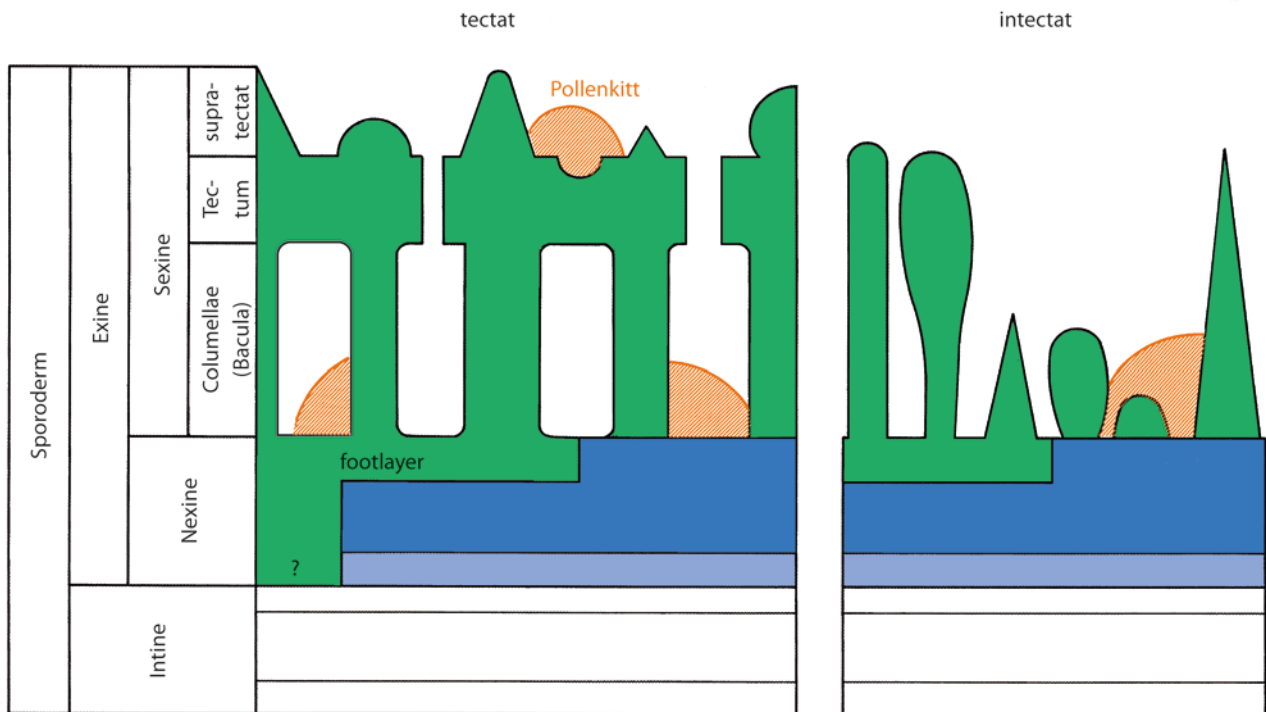
### ■ Pollen

Die Pollenkörner sind beim Transport zu den weiblichen Blütenorganen durch die Luft oft längere Zeit extremen Bedingungen ausgesetzt. Der Schutz ihres Inhalts ist aber für die Fortpflanzung überaus wichtig. Er wird im Wesentlichen durch die Pollenkornwand, das **Sporoderm**, gewährleistet, das aus zwei Schichtkomplexen, der äußeren **Exine** und der inneren **Intine** besteht (■ Abb. 3.91). Die Exine wird im Wesentlichen von den

chemisch sehr widerstandsfähigen **Sporopolleninen** gebildet.

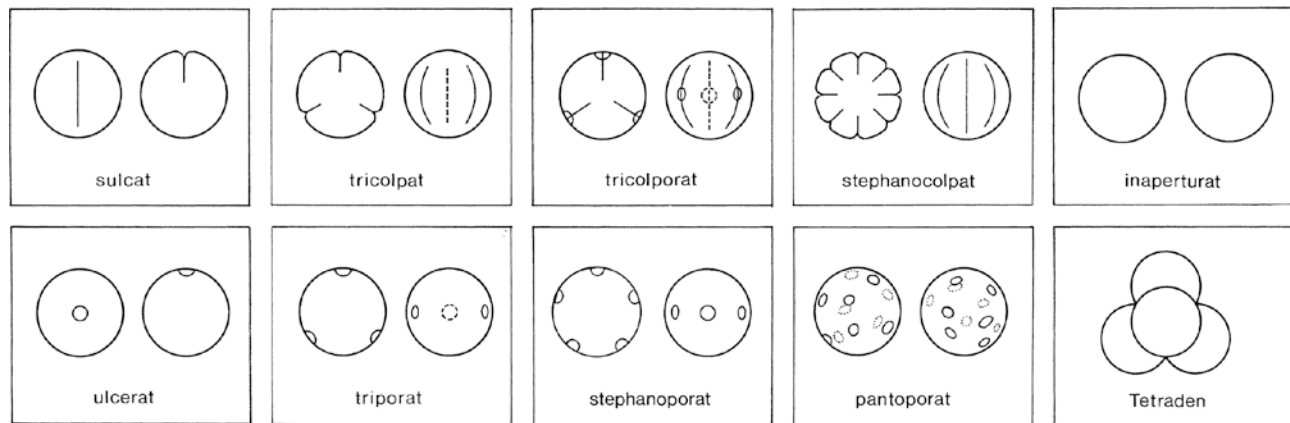
Bei den Gymnospermen ist die Exine in eine innere **Endexine** mit lamellärer Struktur und eine äußere **Ektexine** gegliedert. Die Endexine der Angiospermen ist vielfältig: lamellär, kompakt oder porös. Die Endexine zusammen mit der innersten Schicht der Ektexine, der dichten und homogenen footlayer, wird bei den Angiospermen (■ Abb. 3.91) auch **Nexine** genannt. Die als **Sexine** bezeichneten äußeren Bereiche der Ektexine der Angiospermen sind meist stark strukturiert. Bei **intectaten Pollenkörnern** sitzt die Sexine nur in Form von Stäbchen, Keulen, Kegeln, Warzen oder als Netz der Nexine auf. Die säulchenförmigen Bauelemente (**Columellae**, **Bacula**) können jedoch am äußeren Ende verbunden sein und so eine zusätzliche äußere Schicht, das **Tectum**, aufbauen (**tectate Pollenkörner**). Das Tectum kann von Poren verschiedenster Form durchbrochen und selbst wieder mehrschichtig und außen (supratectat) skulpturiert sein. In den Tectumhohlräumen können Inkompatibilitätsproteine, Pollenkitt usw. eingelagert sein. Sehr selten, z. B. bei der submarin bestäubten *Zostera*, fehlt eine Exine völlig. Bei den Pinaceae können durch lokales Abheben der äußeren von den inneren Exineschichten auch Luftsäcke (■ Abb. 19.148) entstehen.

Pollenkörner unterscheiden sich hinsichtlich Form, Lage und Zahl der Keimöffnungen (**Aperturen**; ■ Abb. 3.92). Pollenkörner ohne Aperturen sind in-



■ **Abb. 3.91** Schema des Feinbaus der Pollenkornwand in verschiedenen Ausbildungsformen bei Angiospermen. – grün: Ektexine, hellblau: Endexine, weiß: Intine, orange: Pollenkitt. (Entwurf: H. Teppner, nach G. Erdtman, K. Faegri u. a)





■ **Abb. 3.92** Übersicht über einige häufige Pollentypen mitteleuropäischer Samenpflanzen. Links jeweils distale Polansicht, rechts Äquatoransicht. Monaden (Einzelkörner): sulcat (monocolpat; viele basale Ordnungen), ulcerat (monoporat; Poaceae), tricolpat (Ranunculaceae z. T., *Quercus*, *Acer*, Brassicaceae, *Salix*, Lamiaceae z. T.), triporat (*Betula*, *Corylus*, Urticaceae, Onagraceae), tricolporat (*Fagus*, Rosaceae z. T., Apiaceae, *Tilia*, Asteraceae), stephanocolpat (Rubiaceae, Lamiaceae z. T.), stephanoporat (*Alnus*, *Ulmus*), pantoporat (*Juglans*, Großteil der Caryophyllaceae, Amaranthaceae, Plantaginaceae), inaperturat in sonst äquatorial-aperturaten Formenkreisen (*Populus*, *Callitriche*). Tetraden: in Formenkreisen, wo sonst Monaden vorkommen (Orchidaceae z. T., *Typha* z. T., Ericaceae). (Nach K. Faegri, I. Iversen, G. Erdtman, zusammengestellt von H. Teppner bzw. M. Hesse)

**aperturat**. Den zum Zentrum einer tetraedrischen Pollentetrade weisenden Pol eines Pollenkorns bezeichnet man als **proximal**, den nach außen gerichteten als **distal**. Senkrecht zur Achse, die die beiden Pole verbindet, steht die **Äquatorebene**. Bei den Pollenkörnern der Samenpflanzen gibt es distale, äquatoriale oder über die gesamte Oberfläche verteilte Aperturen. Die bei Farnpflanzen vorkommenden proximalen Aperturen sind hier unbekannt. Lang gestreckte (Länge:Breite >2:1) Aperturen (**Keimfalten**) werden als **Sulcus** (distal) oder **Colpus** (äquatorial, senkrecht zur Äquatorebene) bezeichnet (manche Autoren unterscheiden Sulcus und Colpus nicht, sondern verwenden nur den Begriff Colpus) und rundliche (Länge:Breite <2:1) **Keimporen** als **Ulcus** (distal) bzw. **Porus** (äquatorial oder auf der gesamten Oberfläche).

Bei den Gymnospermen sind die Pollenkörner meist **sulcat** mit einer Keimfalte am distalen Ende. Solche Pollenkörner findet man unter den Angiospermen auch bei den meisten basalen Ordnungen und Einkeimblättrigen, wo es aber auch **ulcerate** oder **inaperturate** Pollenkörner gibt. Die große Teilgruppe der Eudikotyledonen der Angiospermen ist primär durch **tricolpate** Pollenkörner mit drei Keimfalten senkrecht zur Äquatorebene gekennzeichnet. Sulcate Pollenkörner sind also bei den Angiospermen ursprünglich. Keimfalten können dabei durch Keimporen (z. B. triporat) ersetzt werden. Sind mehr als drei Keimfalten oder -poren in der Äquatorebene anzutreffen, spricht man von **stephanocolpaten** bzw. **stephanoporaten** (= zonocolpaten, zonoporaten) Pollenkörnern. Aperturen, die über die gesamte Pollenoberfläche verteilt sind (**pantotrem**, z. B. **pantoporat**) findet man z. B. bei den Cactaceae oder Caryophyllaceae. Dabei kann die Aperturzahl auf bis zu 100 erhöht

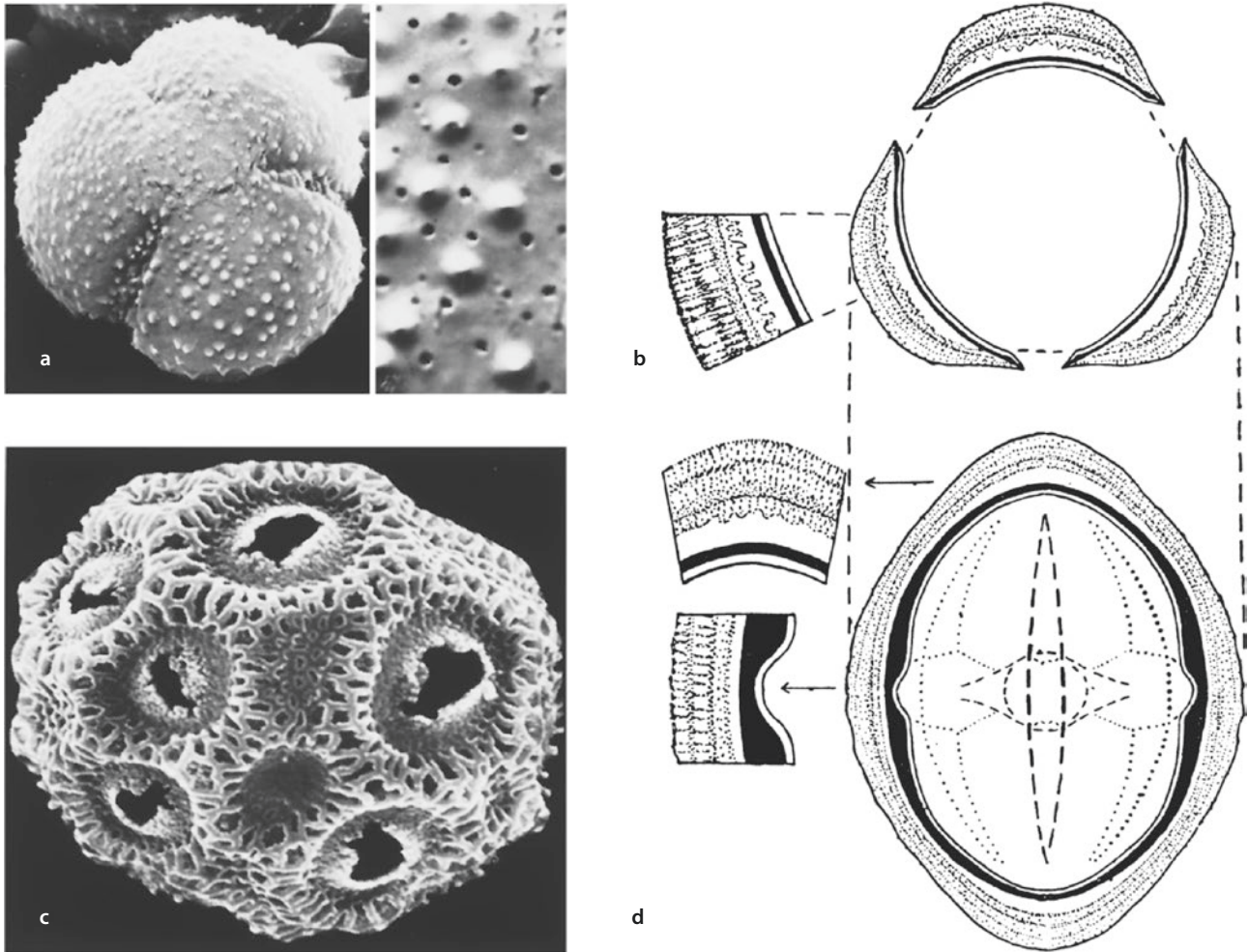
sein (z. B. Amaranthaceae). Pollenkörner, bei denen die Colpi im Zentrum porenartig differenziert sind, werden als **colporat** bezeichnet. Infolge z. B. der Variation des Aperturrandes oder der Ausbildung deckelartiger Verschlüsse können hoch komplizierte Keimöffnungen entstehen.

Zusätzlich zur Variation der Aperturen gibt es noch viele Unterschiede in der Symmetrie, Form und Größe von Pollenkörnern sowie in der Feinstruktur ihrer Exine. Die Struktur von Pollenkörnern kann in Palynogrammen bzw. durch elektronenmikroskopische Bilder deutlich gemacht werden (■ Abb. 3.93).

Während die Pollenkörner heranwachsen, bildet sich aus dem Tapetum eine besonders lipid- und carotinoidhaltige, klebrige Substanz, der **Pollenkitt**. Bei tierbestäubten Arten wird er vor allem auf der Pollenoberfläche abgelagert und ermöglicht das Zusammenkleben mehrerer Pollenkörner und ihr Anhaften am Bestäuber.

Eine Funktion im Zusammenhalt von Pollenkörnern haben auch die **Viscinfäden**, die meist innerhalb des Pollensacks gebildet werden und Sporopollenin, Cellulose oder Proteine enthalten. Auch Sekrete anderer Blütenorgane können für das Zusammenkleben von Pollenkörnern verantwortlich sein. Einrichtungen für das Zusammenkleben von Pollenkörnern fehlen z. B. bei windbestäubten Samenpflanzen zum Teil ganz.

Die Pollenkörner einer Tetrade werden nicht immer nur als **Monaden**, d. h. einzeln, ausgebreitet. Neben der Möglichkeit des Zusammenklebens durch Pollenkitt oder Viscinfäden können die Tochterzellen einer Pollenmutterzelle auch dauerhaft als **Tetrade** zusammenbleiben und so ausgebreitet werden (z. B. Ericaceae, *Drosera* u. a.). Durch fehlende Zellteilung bei der Meiose und Eliminierung von drei der vier Zellkerne können auch **Pseudomonaden** entstehen (z. B. Cyperaceae). Bleiben aus mehreren Pollenmutterzellen hervorgegangene Pollenkörner miteinander vereinigt, so entstehen **Polyaden**,



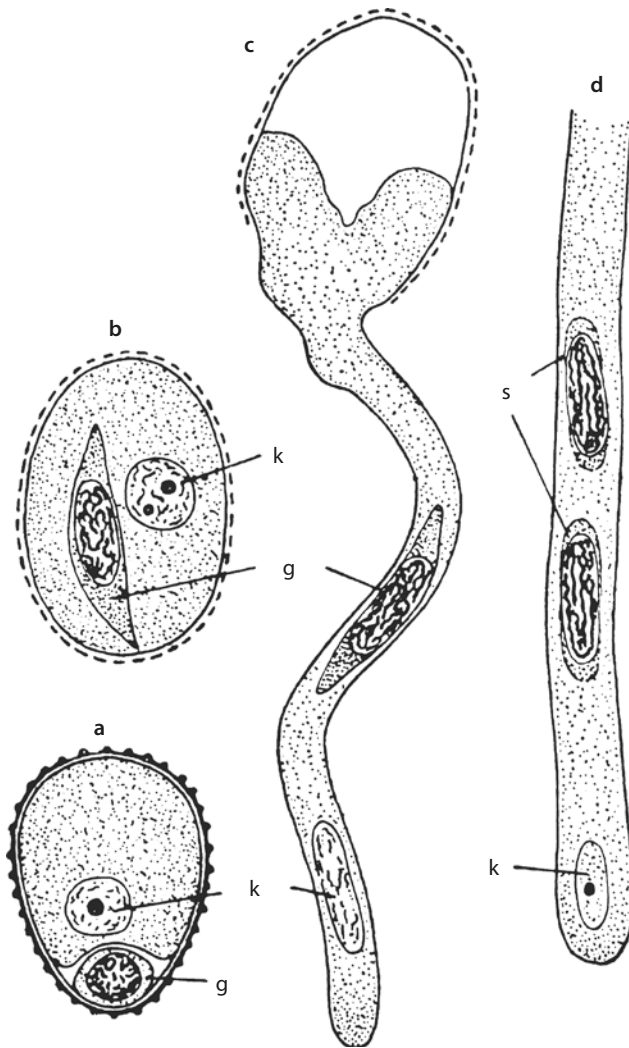
■ **Abb. 3.93** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Pollenkörner verschiedener Kakteen. **a** *Gymnocalycium mihanovichii* (tricolpat, Übersicht: 500×; Detail des spitzwarzigen und poredurchsetzten Tectums: 5000×). **c** *Opuntia* sp. (pantoporat: 1000×). **b, d** Palynogramm der Pollenkörner von *Centaurea scabiosa* (tricolporat): Äquatoransicht, optischer Querschnitt und Details der Wandstruktur (Lichtmikroskop, 1500× bzw. 3000×). (a, c nach W. Klaus; b, d nach G. Erdtman)

die aus 8, 16 oder 32 Pollenkörnern bestehen (z. B. bei einigen Fabaceae-Caesalpinioideae). Schließlich kann auch der gesamte Inhalt eines Pollensacks zu einem **Pollinium** vereinigt bleiben. Von einem **Pollinarium** spricht man, wenn zwei oder mehr Pollinien, die durch ein Sekret des Gynoeceums oder Gewebe der Anthere miteinander verbunden sind, zu einer Transporteinheit für die

Pollenübertragung werden (z. B. bei einigen Apocynaceae, Orchidaceae; ■ Abb. 19.169 und 19.227).

#### ■ Männlicher Gametophyt

Der männliche Gametophyt der Samenpflanzen besteht aus nur wenigen Zellen (maximal ca. 50, meist fünf oder weniger) und hat keine Antheridien. Seine Entwicklung



■ **Abb. 3.94** Entwicklung des ♂ Gametophyten bei den Angiospermen (*Lilium martagon*). Vegetative Zelle mit Kern und generative Zelle im Pollenkorn **a–b** bzw. Pollenschlauch **c**. Im Vorderende des Pollenschlauchs **d** hat sich die generative Zelle in die beiden Spermazellen geteilt. – g generative Zelle, k Kern der vegetativen Zelle, s Spermazelle. (Nach E. Strasburger, in Anlehnung an I.L.L. Guignard)

findet weitestgehend innerhalb des Pollenkorns und nur manchmal nach der Pollenkeimung statt.

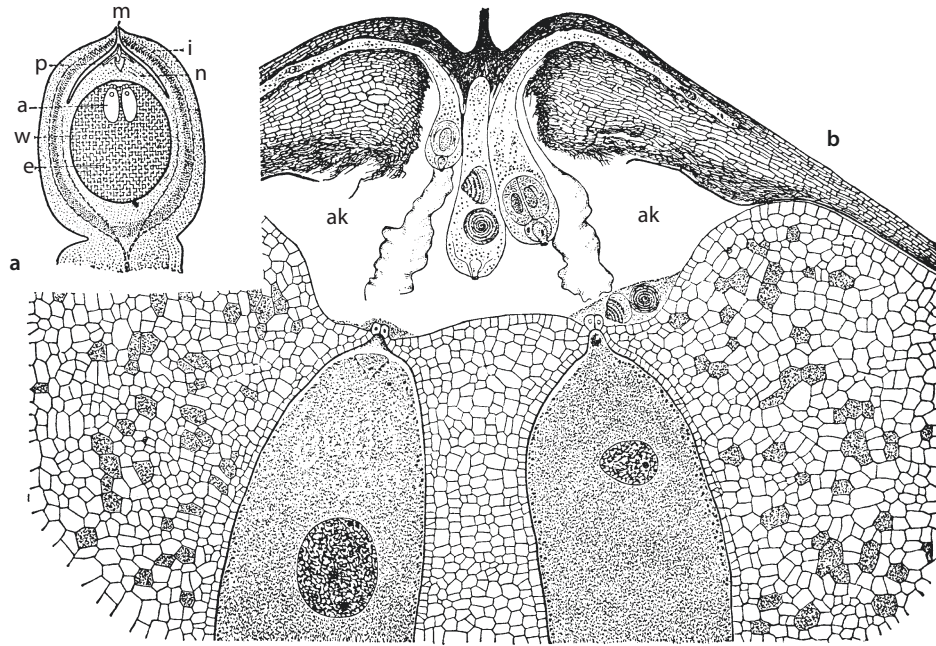
Der männliche Gametophyt der Angiospermen besteht nur aus der Pollenschlauchzelle, die hier auch als **vegetative Zelle** bezeichnet wird, und einer zweiten, als **generative Zelle** bezeichneten Zelle, aus der die zwei Spermazellen hervorgehen (■ Abb. 3.94). Die Teilung der generativen Zelle kann vor oder nach der Pollenkeimung stattfinden, und dieser Zeitpunkt ist mit dem Selbstinkompatibilitätssystem korreliert (► Abschn. 17.1.3.1).

Pollenkörner keimen in jedem Fall mit einem Pollenschlauch, an dessen Bildung nur die Intine beteiligt ist. Dieser hat einerseits die Funktion, die männlichen Keimzellen in die Nähe der Eizellen zu transportieren. Andererseits besitzt er aber auch eine Verankerungsfunktion und nimmt als Haustorium Nährstoffe für seine Entwicklung und sein Wachstum auf (■ Abb. 3.95). Bei den Cycadopsida und Ginkgopsida werden als Keimzellen Spermatozoide gebildet, die durch Geißeln eigenbeweglich sind (■ Abb. 3.95, 3.96 und 19.147), bei den Coniferopsida inkl. Gnetales und Angiospermen sind es unbewegliche Spermazellen (■ Abb. 3.94).

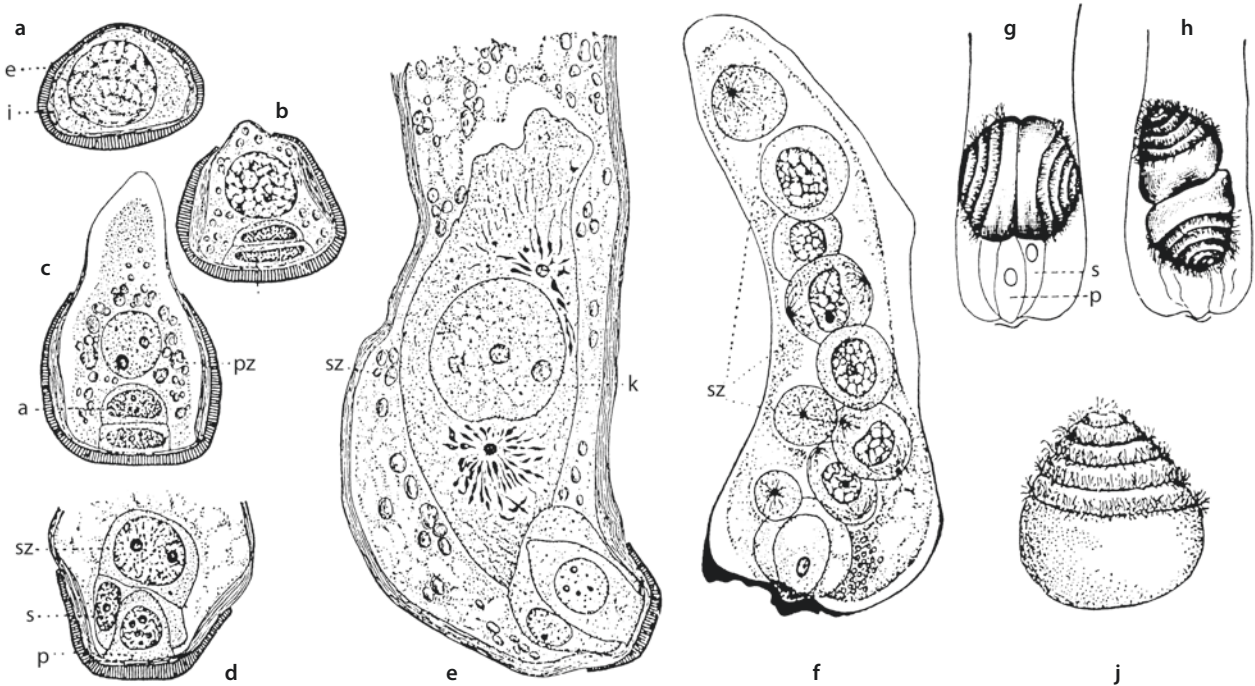
### 3.5.1.3 Megasporophylle

Die Samenanlagen der Samenpflanzen sind in der Blüte auf sehr unterschiedliche Art angeordnet. Die Strukturen, welche die Samenanlagen tragen, werden **Megasporophylle** genannt, auch wenn sie keineswegs immer blattartig sind. Der Begriff **Karpell** bzw. Fruchtblatt wird für die Megasporophylle der Angiospermen benutzt.

Eindeutig blattständig (phyllospor) sind Samenanlagen bei den Cycadopsida (■ Abb. 19.145). Hier befinden sich meist zwei Samenanlagen am unteren Rand der Spreite eines Megasporophylls. Ein an der Spitze deutlich gefiedertes oder wenigstens gezähntes Megasporophyll mit bis zu acht Samenanlagen findet man in der Gattung *Cycas*. Die nur zwei Samenanlagen von *Ginkgo* stehen an den Spitzen eines sich apikal gabeln-



■ **Abb. 3.95** Samenanlage und Befruchtung bei den Cycadopsida. **a** Längsschnitt einer Samenanlage von *Ceratozamia* mit Mikropyle, Integument, Nucellus und Pollenkammer mit auskeimenden Pollenkörnern; gekeimte Megaspore: ♀ Gametophyt (= Embryosack) mit Wand und zwei Archegonien (mit je zwei Halswandzellen und Eikern; 2,5×). **b** Oberer Teil des Nucellus zur Zeit der Befruchtung bei *Dioon edule*. Pollenschläuche im Nucellusgewebe verankert, in die Archegonienkammer vorgedrungen, Spermatozoide bereits teilweise entlassen, das linke der beiden Archegonien schon befruchtet (etwa 100×). – a Archegonien, ak Archegonienkammer, i Integument, m Mikropyle, e Embryosack, n Nucellus, p Pollenkammer, w Wand. (a nach F. Firbas, b nach Ch. Chamberlain)



■ **Abb. 3.96** Entwicklung des ♂ Gametophyten bei den Cycadopsida. **a–e** Keimung des Pollenkorns bei *Dioon edule* (A–C 840×, D 667×, E 420×). **f** Gekeimtes Pollenkorn von *Microcycas calocoma* mit neun spermatogenen Zellen (etwa 200×). **g–i** Pollenschlauch und Spermatozoid von *Zamia floridana*. (G, H 50×, J 75×). – a Antheridiumzelle, e Exine, i Intine, k Kern, p Prothalliumzelle, pz Pollenschlauchzelle, s Stielzelle, sz spermatogene Zelle. (a–e nach Ch. Chamberlain; f nach O.W. Caldwell; g–j nach H.J. Weber)

den Stiels (■ Abb. 19.147). Bei den rezenten Coniferopsida (exkl. Gnetales) findet man zwischen einer und ca. 20 Samenanlagen auf der Oberseite einer flächigen **Samenschuppe** (■ Abb. 19.149). Selten scheinen Samenanlagen endständig an Kurztrieben zu stehen (z. B. *Taxus*; ■ Abb. 19.151). Sowohl angesichts der Stellung der Samenschuppe in der Achsel einer **Deckschuppe** als auch der morphologischen Verhältnisse in der fossilen Verwandtschaft der rezenten Coniferopsida ist klar, dass die Samenschuppe ein modifizierter Kurztrieb ist. Bei den Gattungen der Gnetales hat jede Blüte nur eine Samenanlage in endständiger Stellung (■ Abb. 19.152).

Während bei den Gymnospermen (Nacktsamer) die Samenanlagen für den Pollen direkt zugänglich sind, sind sie bei den Angiospermen (Bedecktsamer) in ein **Karpell** eingeschlossen. Die Gesamtheit der Karpelle einer Angiospermenblüte einschließlich der in ihnen enthaltenen Samenanlagen bildet das **Gynoeceum**.

Die Struktur eines einzelnen Karpells lässt sich aus seiner Entwicklung heraus verstehen. Dabei entsteht in der frühen Entwicklung meist ein sesselförmiges Stadium (■ Abb. 3.97), dessen niedrigerer, auch als **Querzone** bezeichneter Rand zum Blütenzentrum orientiert ist. Die Ränder des Karpells wachsen eine gewisse Zeit gemeinsam in die Höhe, wodurch ein schlauchförmiger (**ascidiater**) Bereich entsteht (■ Abb. 3.98). Stellt das Karpell sein Wachstum auf der Innenseite ein und wachsen weiterhin nur seine Flanken und Rückseiten, so entsteht ein durch den **Ventralspalt** (Bauchnaht) zur Blütenmitte hin offener, als **plicat** oder **conduplicat** bezeichneter Bereich, an dem sich als häufig stielartiger Endabschnitt der **Griffel** und an unterschiedlicher Stelle des Griffels eine meist papillöse **Narbe** als Empfangnisfläche für die Pollenkörner entwickelt. Der Griffel ist gewöhnlich kein massives Gewebe, sondern enthält einen **Transmissionskanal**, durch den auf unterschiedliche Art die Pollenschläuche zu den Samenanlagen ge-

langen. In einem sich so entwickelnden Karpell findet man also von unten nach oben eine **Stielzone**, eine von Anfang an geschlossene **Schlauchzone** (ascidiate Zone) und eine durch den Ventralspalt anfangs offene und erst postgenital entweder durch Sekrete und/oder durch Epidermisverzahnung geschlossene plicate Zone. Der Bereich eines einzelnen Karpells oder des gesamten Gynoeceums, der hohl ist und die Samenanlagen enthält, wird auch als **Ovar** bezeichnet.

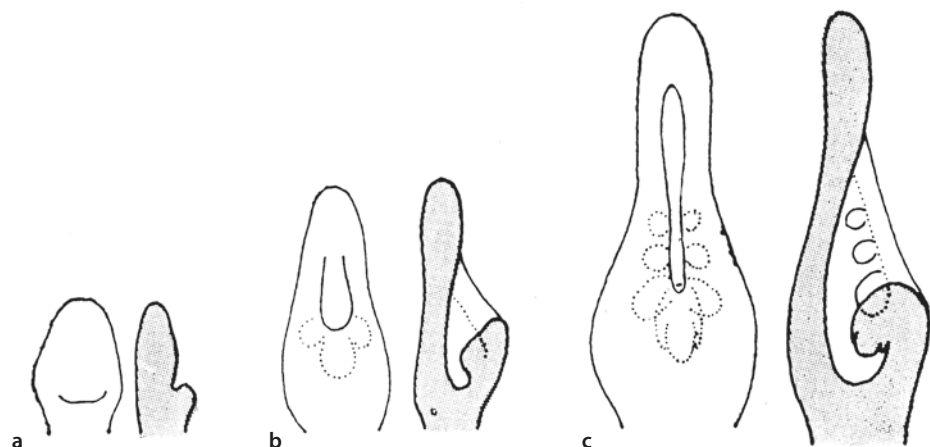
Der relative Umfang von Schlauchzone und plicater Zone kann sehr unterschiedlich sein. Ist im Extremfall oberhalb der Stielzone nur eine Schlauchzone ausgebildet, ist das Karpell vollständig ascidiat, fehlt eine Schlauchzone und ist nur eine plicate Zone ausgebildet, ist das Karpell vollständig plicat (conduplicat).

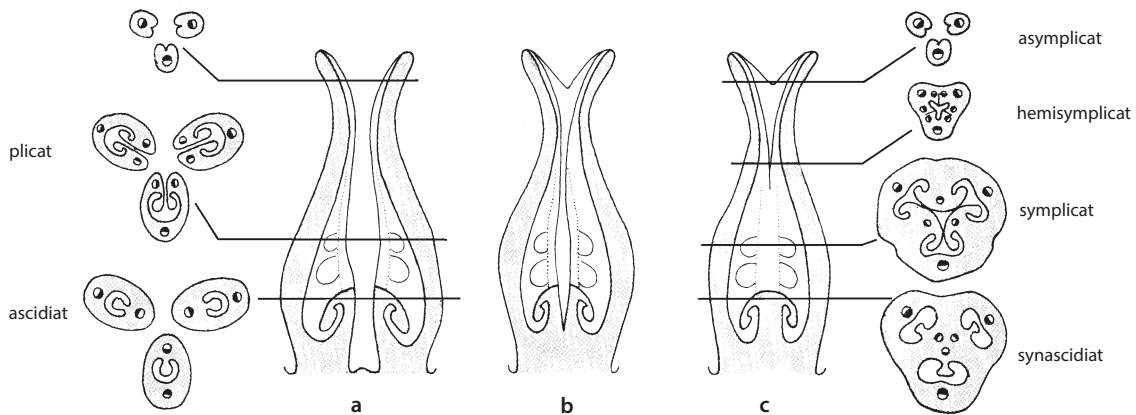
**Placenten** sind die Bereiche der inneren Oberfläche eines Karpells, an denen Samenanlagen stehen. Dabei liegen die flachen oder aufgewölbten Placenten meist nahe dem Rand des Ventralspalts (**submarginal**). Samenanlagen können aber auch auf der gesamten Innenfläche des Ovars (**laminal**; ■ Abb. 3.99) angeordnet sein. Die Zahl der Samenanlagen pro Karpell kann von einer bis einige Millionen variieren.

Die Zahl der Karpelle in einer Blüte reicht von 1 bis ca. 2000. Dabei können die Karpelle entweder schraubig oder wirtelig angeordnet sein. Wie für die Mikrosporophylle gilt auch hier, dass bei schraubiger Anordnung die Zahl der dann meist zahlreich vorhandenen Karpelle häufig nicht genau fixiert und die wirtelige Anordnung meist mit einer Verringerung (Oligomerisierung) und Festlegung der Zahl der Karpelle verbunden ist.

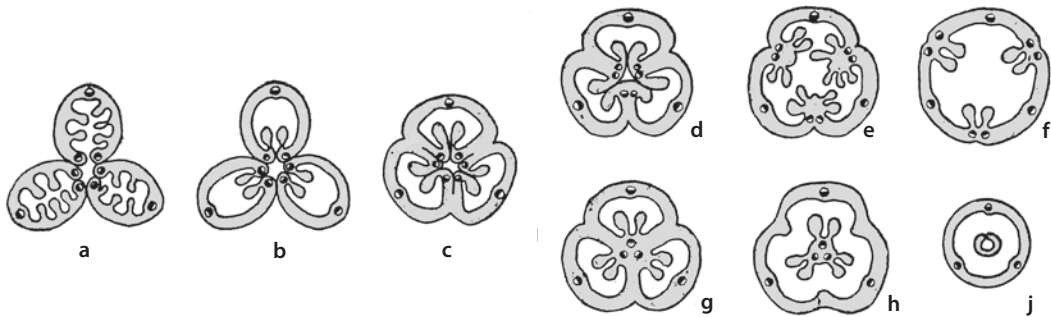
Sind die Karpelle voneinander frei, so ist das Gynoeceum **chorikarp** (apokarp). Sind die Karpelle miteinander verwachsen – dies setzt in der Regel ihre wirtelige Stellung voraus – ist das Gynoeceum **synkarp** (coenokarp). Das Ausmaß der Verwachsung kann unterschiedlich sein und z. B. nur die Basis der Ovarien der einzel-

■ **Abb. 3.97** Schema der Ontogenese typischer Karpelle der Angiospermen. Vorderansichten und Längsschnitte (grau)





■ **Abb. 3.98** Schema des Baues von Gynoeceen. Längs- (a, b, c) und Querschnitte (a, c) eines **a** chorikarpen, **b** hemisympkarpen, **c** sympkarpen Gynoeceums mit ascidiaten, plicaten bzw. synasciatiaten, symplicaten, hemisymplicaten und asymplicaten Zonen. (Nach W. Leinfellner)



■ **Abb. 3.99** Verschiedene Typen des Gynoeceums, Querschnitte aus der fertilen Hauptzone ausgewachsener Fruchtknoten. **a** Chorikarp, laminale Placentation. **b** Chorikarp, submarginale Placentation. **c** Hemisympkarp, zentralwinkelständige Placentation. **d, g** Synkarp, zentralwinkelständige Placentation. **e, f** Synkarp, parietale Placentation. **h, j** Synkarp, Zentralplazenta, zahlreich bzw. eine basale Samenanlage. (Teilweise nach A.L. Takhtajan und Englers Syllabus)

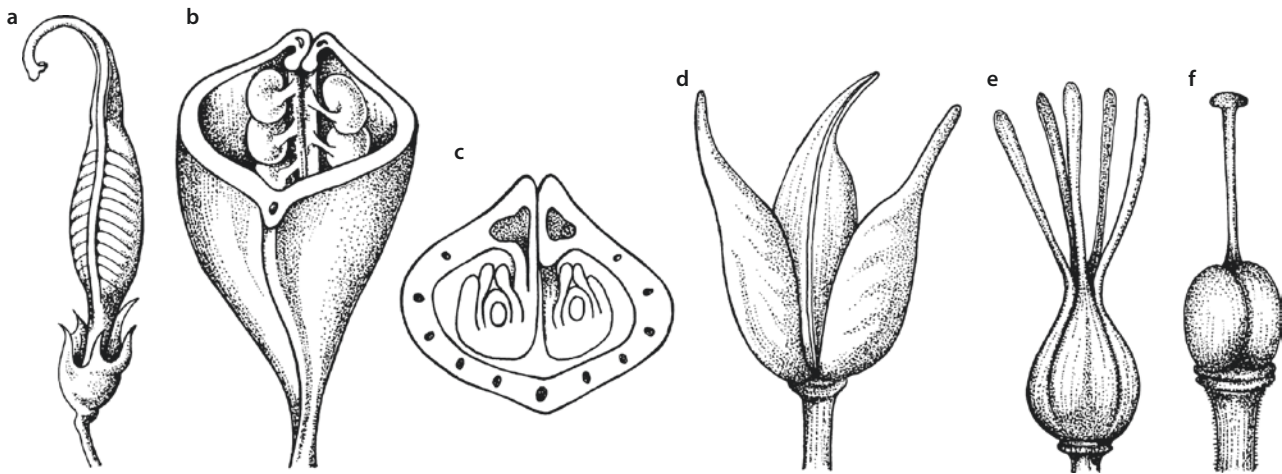
nen Fruchtblätter, die gesamten Ovarien oder auch die Griffel umfassen (■ Abb. 3.100). Häufig ist die Zahl der an einem sympkarpen Gynoeceum beteiligten Karpelle äußerlich nur noch an der Zahl der Narben erkennbar und selbst die Narbe kann eine einheitliche Struktur sein. Beträchtliche Variation gibt es in der inneren Struktur sympkarper Gynoeceen (■ Abb. 3.99). Sind die einzelnen Karpelle vollständig mit Rücken- und Flankenbereich ausgebildet, so ist das Gynoeceum dementsprechend durch die Flanken der einzelnen Karpelle (**Scheidewände, Septen**) septiert (sympkarp septiert = sympkarp im engeren Sinne). Sind die Karpellränder im Zentrum des Gynoeceums voneinander frei, ist das Gynoeceum unvollständig septiert (**hemisympkarp**). Die Placentation nahe dem Rand der einzelnen Karpelle wird als **zentralwinkelständig** bezeichnet. Sind die Flankenbereiche der einzelnen Karpelle in ihrer Entwicklung gehemmt, entsteht ein Gynoeceum ohne Scheidewände (sympkarp unseptiert = **parakarp**). Die Placenten liegen dabei entweder **parietal**, d. h. dort, wo die Ränder benachbarter Karpelle aneinanderstoßen, oder man findet

an der Basis des Ovars eine **freie Zentralplazenta**, bei der die Samenanlagen an einer mehr oder weniger großen Gewebesäule ohne Kontakt zur Ovarwand sitzen. In unseptierten Gynoeceen können aber auch nur einzelne, an der Basis stehende oder von der Spitze herabhängende Samenanlagen ausgebildet sein.

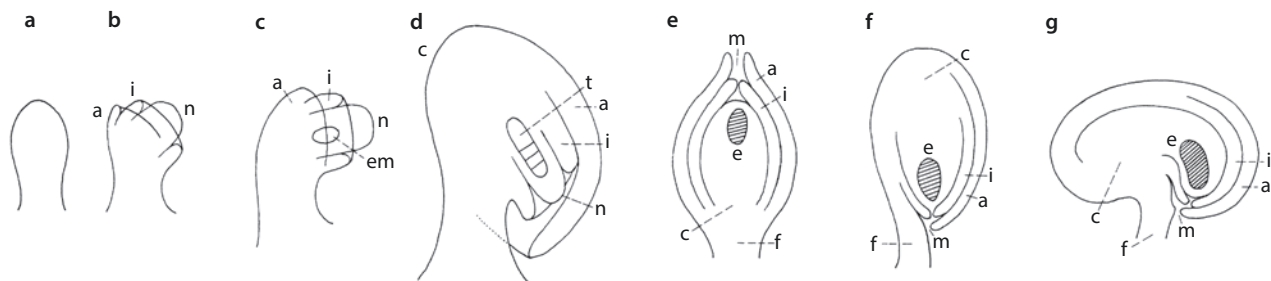
In sympkarpen Gynoeceen kann es auch zur Bildung zusätzlicher, „falscher“ **Scheidewände** (■ Abb. 19.211, 19.226 und 19.231) kommen. Als pseudomonomer werden bei oberflächlicher Betrachtung scheinbar einkarpellige Gynoeceen bezeichnet, die aber tatsächlich mehrkarpellig sind.

Eine funktionell wichtige Struktur von sympkarpen Gynoeceen ist das **Compitum**. Darunter versteht man das allen Karpellen im Griffel- bzw. symplicaten Bereich gemeinsame Transmissionsgewebe, das z. B. bei Gynoeceen mit getrennten Narben die Verteilung von nur auf einer Narbe angelangten Pollenkörner bzw. ihrer Pollenschläuche auf alle Karpelle ermöglicht.

Karpelle können wie auch die Blütenhülle und die Mikrosporophylle z. B. durch die Bildung von Nektar oder als Organe sekundärer Pollenpräsentation am Bestäubungsvorgang beteiligt sein.



■ **Abb. 3.100** Bau der Karpelle a–c und unterschiedliche Verwachsung d–f. a Gesamtansicht eines heranreifenden, einzelnen und freien Karpells von der Ventralseite mit geschlossener Bauchnaht (an der Basis der Kelch; etwa 3×), b, c im Querschnitt, mit Dorsal- und zwei Ventralbündeln, zweiteiliger Placenta und Samenanlagen (etwa 10×). d Chorikarpes, e, f synkarpes Gynoeceum mit freien bzw. verwachsenen Griffeln (vergrößert). (a, b *Colutea arborescens*, c, d *Delphinium elatum*, e *Linum usitatissimum*, f *Nicotiana rustica*). (a–d nach W. Troll, e, f nach O.L. Berg und L.F. Schmidt)



■ **Abb. 3.101** Entwicklung und Position von Samenanlagen bei Angiospermen. a–d Entwicklung. e Orthotrope, f anatrophe, g campylo trope Samenanlage. – a äußeres, i inneres Integument, c Chalaza, e Embryosack (schraffiert), em Embryosackmutterzelle, f Funiculus, m Mikropyle, n Nucellus, t Megasporentetrade. (a–d nach W. Troll, schematisch; e–g nach G. Karsten)

Die ursprünglichsten Angiospermen haben meist ein chorikarpes Gynoeceum mit einer nicht genau festgelegten Zahl aber meist mehr als fünf schraubig angeordneter Karpelle. Der Verschluss des Ventralspalts erfolgt hier durch Sekrete.

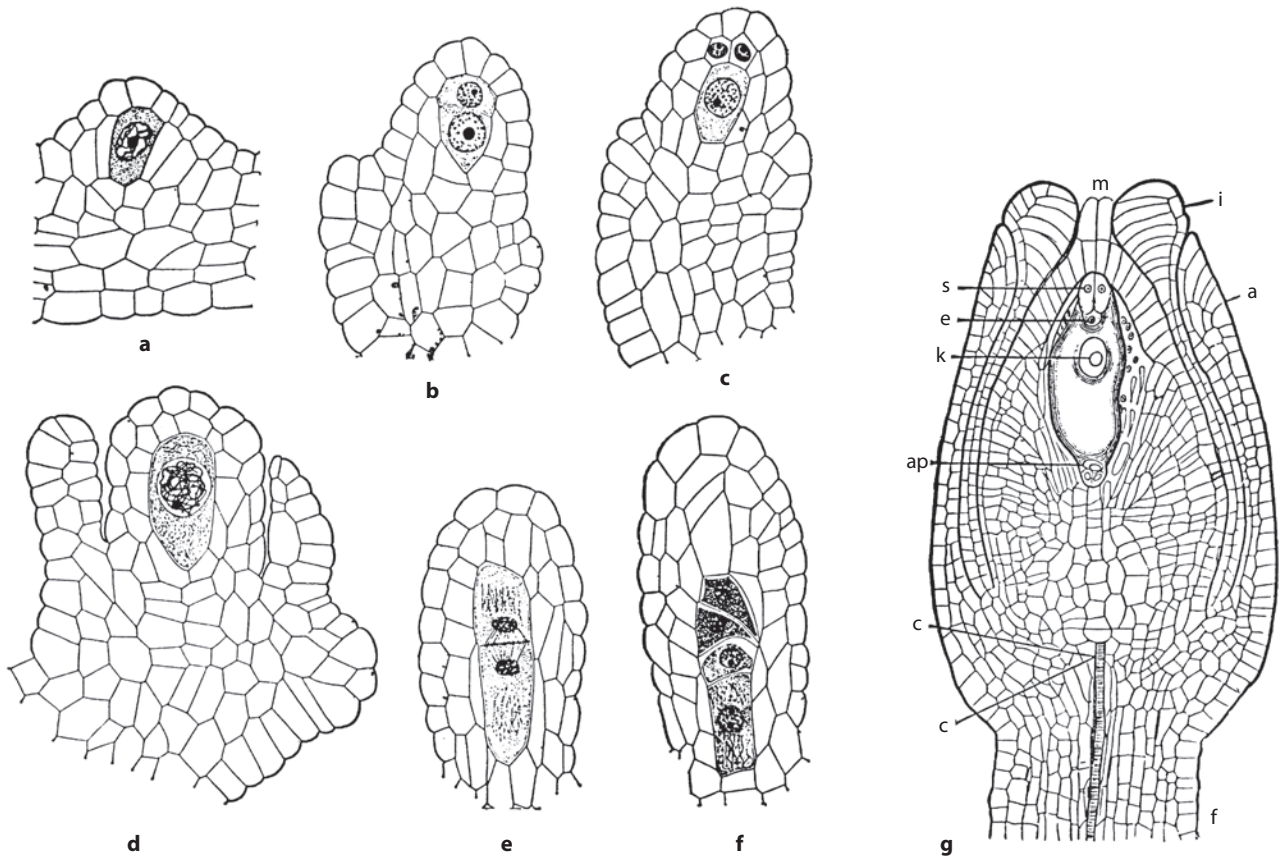
### ■ Samenanlagen

**Samenanlagen** (Ovula, Singular: Ovulum) sind die von einer Hülle eingeschlossenen Megasporangien der Samenpflanzen (■ Abb. 3.101). Sie bestehen aus einem Stiel, dem **Funiculus**, aus meist einer oder zwei (selten drei) Hüllen, den **Integumenten** (Samenanlagen **uni-** oder **bitegmisch**) sowie dem von den Integumenten umhüllten Megasporangium, dem **Nucellus**. Der Übergangsbereich von Funiculus zu Nucellus wird als **Chalaza** bezeichnet und die Integumente lassen am der Chalaza gegenüberliegenden Ende der Samenanlage eine Öffnung, die **Mikropyle**, frei.

Bei den Gymnospermen ist grundsätzlich nur ein Integument vorhanden, bei den Angiospermen ein oder zwei. Nucellus und Integumente fehlen bei einigen parasitischen Angiospermen (z. B. Loranthaceae). Bei ihnen wird der Embryosack direkt im kompakten, undifferenzierten Ovar ausgebildet.

Samenanlagen lassen sich auch hinsichtlich der Orientierung ihrer Längsachse unterscheiden (■ Abb. 3.101). Liegen Funiculus und Mikropyle in einer geraden Linie, sind die Samenanlagen ungekrümmt (**orthotrop** oder auch **atrop**). In **anatropen** Samenanlagen kommt die Mikropyle durch Umbiegen des Chalaza-, Integument- und Nucellusbereichs um 180° in der Nähe des Funiculus zu liegen. Dabei bleibt der Nucellus gerade. **Campylo trope** Samenanlagen sind dagegen nierenförmig um das obere Ende des Funiculus gekrümmt. Bei den Gymnospermen findet man ausschließlich orthotrope Samenanlagen.

Im Bereich des apikalen Pols des Nucellus entsteht meist eine Megasporenmutterzelle (Embryosackmutterzelle). Aus der Meiose dieser Zelle geht eine meist lineare



■ **Abb. 3.102** Entwicklung des ♀ Gametophyten der Angiospermen. **a–f** *Hydrilla verticillata*, Hydrocharitaceae. Im heranwachsenden Nucellus der Samenanlage differenziert sich eine hypodermale Zelle **a**, gliedert sie sich weiter teilende Deckzelle ab **b**, **c**, vergrößert sich zur Embryosackmutterzelle **d** und bildet nach der Meiose **e**, **f** vier Embryosackzellen, von denen sich nur die unterste zu einem Embryosack weiterentwickelt. **g** *Polygonum divaricatum*. Reife Samenanlage mit Mikropyle, äußerem und innerem Integument, Chalaza und Funiculus. Der Embryosack enthält die Synergiden, die darunter hervorragende Eizelle, den sekundären Embryosackkern und die drei Antipoden (200×). – ap Antipoden, a äußeres, i inneres Integument, c Chalaza, e Eizelle, f Funiculus, k sekundärer Embryosackkern, m Mikropyle, s Synergiden. (a–f nach P. Maheshwari; g nach E. Strasburger)

Tetrade von Megasporen (Embryosackzellen) hervor. Die Megasporen der Gymnospermen haben eine Zellwand, in der Sporopollenin nachgewiesen werden kann. Das ist bei den Megasporen der Angiospermen nicht der Fall.

Liegt die Megasporenmutterzelle direkt unter der Epidermis des Nucellus (subepidermal), ist eine Samenanlage **tenuinucellat**. Ist dagegen die Megasporenmutterzelle durch mindestens eine Zelle von der Epidermis des Nucellus getrennt, ist eine Samenanlage **crassinucellat** (Abb. 3.102). Bei spermatozoidbefruchteten Samenpflanzen (Cycadopsida, Ginkgopsida) ist am apikalen Ende des Nucellus eine als **Pollenkammer** bezeichnete Vertiefung ausgebildet (Abb. 3.95).

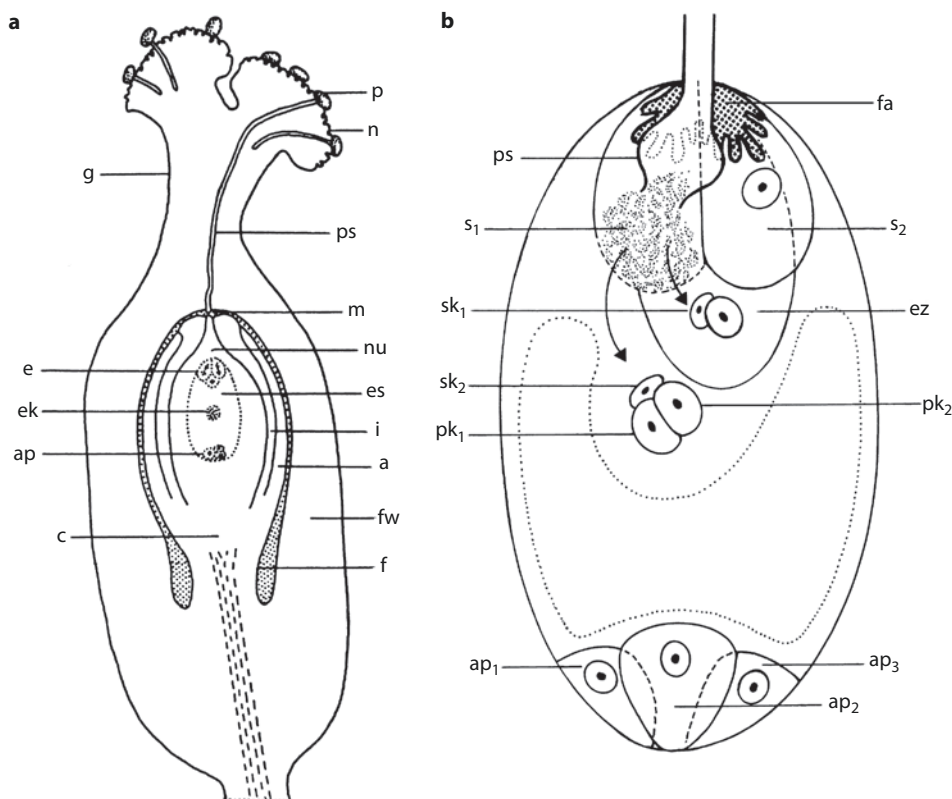
#### ■ Weiblicher Gametophyt

An der Entwicklung des weiblichen Gametophyten (Embryosack) sind meist nur eine Megaspore (**monosporischer Embryosack**), seltener zwei (**disporischer Embryosack**; einige Angiospermen) oder alle vier Me-

gasporen (**tetrasporischer Embryosack**; *Gnetum*, *Welwitschia*, einige Angiospermen) beteiligt. Der weibliche Gametophyt der unterschiedlichen Samenpflanzen ist in unterschiedlichem Maß reduziert. Bei den Gymnospermen gibt es weibliche Gametophyten mit bis zu einigen Tausend Zellen (Abb. 3.95) und (außer bei *Gnetum* und *Welwitschia*) einer unterschiedlich großen Zahl von **Archegonien** (Abb. 3.95). Bei den spermatozoidbefruchteten Samenpflanzen (*Ginkgo*, Cycadopsida) ist das obere Ende des Embryosacks vom umgebenden Nucellus durch eine (unter der Pollenkammer liegende) **Archegonienkammer** (Abb. 3.95) getrennt.

Am häufigsten entstehen bei den Angiospermen aus der einkernigen Megaspore in drei aufeinanderfolgenden freien Kernteilungen zwei, vier und schließlich acht Zellkerne (Abb. 3.103). Je drei umgeben sich am oberen und unteren Ende des Embryosacks mit eigenem Plasma und bilden so selbstständige, erst nur mit einer Membran, später auch mit einer dünnen Zellwand um-





▣ **Abb. 3.103** Bestäubung und Befruchtung bei den Angiospermen. **a** Fruchtknoten von *Fallopia (Polygonum) convolvulus* mit orthotroper Samenanlage (schematischer Längsschnitt, 48×). Fruchtknotenwand, Griffel, Narbe mit keimenden und pollenschläuchtreibenden Pollenkörnern, Samenanlage mit Funiculus, Chalaza, äußerem und innerem Integument, Mikropyle und Nucellus sowie Embryosack mit Eiapparat, sekundärem Embryosackkern und Antipoden. **b** Schema des Embryosacks während der Befruchtung. Beim Eindringen des Pollenschlauchs im Bereich des Filiiformapparats wird eine der beiden Synergiden zerstört; von den beiden Spermakernen verschmilzt einer ( $sk_1$ ) mit dem Kern der Eizelle, der andere ( $sk_2$ ) mit den beiden fusionierenden Polkernen; an der Basis die drei Antipoden. – a äußeres, i inneres Integument,  $ap_1$ ,  $ap_2$ ,  $ap_3$  Antipoden, c Chalaza, e Eiapparat, ek sekundärer Embryosackkern, es Embryosack, ez Eizelle, f Funiculus, fa Filiiformapparat, fw Fruchtknotenwand, g Griffel, m Mikropyle, n Narbe, nu Nucellus, p Pollenkorn,  $pk_1$ ,  $pk_2$  Polkerne, ps Pollenschlauch,  $s_1$ ,  $s_2$  Synergiden,  $sk_1$ ,  $sk_2$  Spermakerne. (a nach H. Schenck; b nach A. Jensen, stark verändert)

hüllte Zellen. Die drei oberen bezeichnet man als den **Eiapparat**. Von ihnen wird die mittlere zur oft deutlich größeren **Eizelle**, die beiden anderen zu den **Synergiden** (Hilfszellen). Die drei unteren Zellen bilden die **Antipoden**. Die beiden in der großen Zentralzelle verbleibenden Kerne sind die **Polkerne**. Sie verschmelzen vor oder nach Eindringen des Pollenschlauchs zum **sekundären Embryosackkern**, der dann diploid ist.

Von diesem Entwicklungsmodus bei den Angiospermen gibt es zahlreiche Abweichungen, sodass ausgewachsene Embryosäcke aus 4–16 Zellen bzw. Kernen bestehen können.

### 3.5.1.4 Nektarien

Nektar ist eine wichtige Möglichkeit der Belohnung von Blütenbestäubern. Während bei tierbestäubten Gymnospermen ein an der Mikropyle abgeschiedener Bestäubungstropfen diese Funktion übernehmen kann, findet man bei den Angiospermen nektarabsondernde

Drüsen, die **Nektarien**. Diese können zu mehreren vorliegen und voneinander getrennt sein (▣ Abb. 19.207) oder als Bildungen der Blütenbasis meist zwischen Androeceum und Gynoeceum einen ringförmigen **Diskus** bilden (▣ Abb. 19.209). Sepalen und Petalen können manchmal auch in lokalisierten Bereichen Nektar bilden. Staubblätter können z. B. am Filament Nektarien besitzen oder sind **staminodial** ausgebildet und dienen als Nektarien oder Nektarblätter (▣ Abb. 19.180). Im Gynoeceum können die Sekrete der Narben Nektarfunktion übernehmen, und in einem synkarpen Gynoeceum können zwischen den Karpellen kanalartige **Septalnektarien** (▣ Abb. 19.171) mit Verbindung nach außen ausgebildet sein. Auch Nektarbildung an der Außenseite des Fruchtknotens ist möglich.

Nektarien außerhalb von Blüten werden als **extraflorale Nektarien** bezeichnet und dienen z. B. der Verköstigung von Ameisen, die eine Pflanze beschützen.

### 3.5.1.5 Anordnung der Blütenorgane

Die Stellung der Blütenorgane zueinander bietet in den Angiospermen verschiedene Variationsmöglichkeiten. In einer vollständigen Angiospermenblüte ist die Reihenfolge der Organe von außen nach innen fast immer Blütenhülle, Androeceum und Gynoeceum. Abhängig von der Zahl und Stellung der Blütenorgane kann die Blütenbasis (**Receptaculum**) mehr oder weniger gestreckt sein. Die Blütenbasis ist gelegentlich aber auch scheibenartig verbreitert bzw. werden Blütenbecher oder Blütenröhren (**Hypanthien**) ausgebildet. Es besteht auch die Möglichkeit, dass sich die Internodien innerhalb der Blüte strecken. Ist das Internodium zwischen Androeceum und Gynoeceum gestreckt, liegt ein **Gynophor** (Abb. 19.211) vor, bei Streckung des Internodiums zwischen Blütenhülle und Androeceum/Gynoeceum ein **Androgynophor**. Durch die unterschiedliche Lokalisation der Wachstumsaktivität des Gynoeceums kann dessen relative Lage in der Blüte verändert sein (Abb. 3.104). Wachsen vor allem die freien Rückenseiten (und Flanken), entsteht ein **oberständiger** Fruchtknoten. Da Perianth- und Staubblätter dann an der Basis des Gynoeceums ansetzen, werden solche Blüten auch als **hypogyn** bezeichnet. Wachstum in der Blütenbasis unterhalb des peripheren Gynoeceumansatzes führt zu einem **unterständigen** Fruchtknoten. Wegen des Ansatzes der Perianth- und Staubblätter oberhalb des Fruchtknotens werden solche Blüten auch als **epigyn** bezeichnet. In einer intermediären Ausprägung ist der Fruchtknoten **halbunterständig**. Steht der Fruchtknoten frei in einem Blütenbecher, ist er **mittelständig** (**perigyn**).

In wirtelig aufgebauten Blüten stehen die Organe eines Wirtels meist in den Lücken zwischen den Organen des vorangegangenen Wirtels und die Organe aufeinanderfolgender Wirtel alternieren miteinander (**Alternanz**). Abweichend davon können die Organe aufeinanderfolgender Organwirtel auf den gleichen Radien stehen und sind damit superponiert (**Superposition**). In einer Angiospermenblüte mit fünf Organkreisen (Peri-

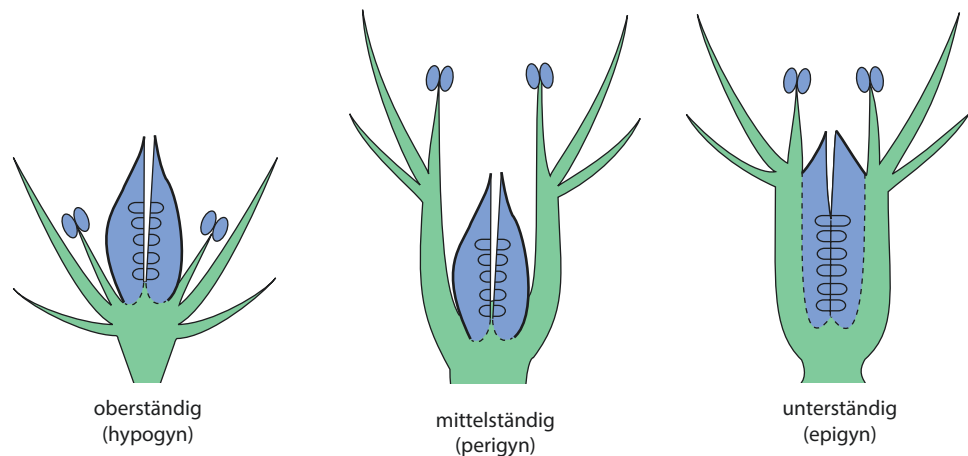
anth mit Kelch und Krone, zwei Staubblattkreise, Gynoeceum) stehen bei Alternanz z. B. die Staubblätter des äußeren Staubblattkreises auf Radien, die mit den Kronblättern alternieren, und über den Kelchblättern (**antesepal**); die Staubblätter des inneren Staubblattkreises stehen auf Radien, die mit den äußeren Staubblättern alternieren (**antepetal**). Diese Alternanz kann dadurch gestört werden, dass Kreise ausfallen. Betrifft das z. B. den äußeren von zwei Staubblattkreisen, steht der einzige Staubblattkreis antepetal. Durch Alternanzstörung im Gynoeceum können die inneren Staubblätter in einer Blüte mit zwei Staubblattkreisen durch die sich ausdehnenden antepetal angeordneten Karpelle nach außen rücken. In der fertigen Blüte liegt dann der scheinbar äußere Staubblattkreis antepetal und der scheinbar innere antesepal. Dieses Phänomen wird als **Obdiplostemonie** bezeichnet.

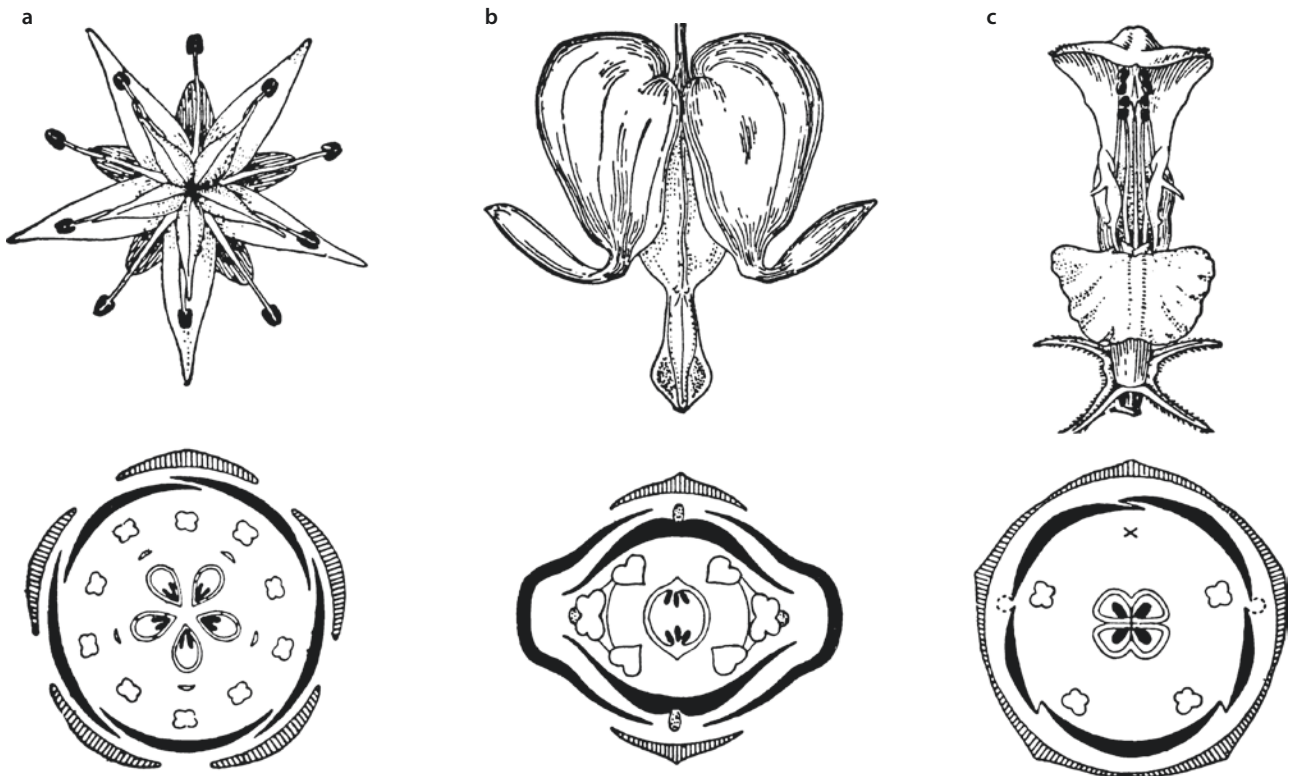
In den Blüten der Angiospermen ist wirtelige (zyklische) Stellung der Blütenorgane bei Weitem am häufigsten. Dabei kann die Zahl der Wirtel pro Blüte verschieden sein. Besonders häufig (bei Eudikotyledonen) sind **pentazyklische** Blüten mit fünf Wirteln (zwei Perianthkreise, z. B. Kelch und Krone, zwei Staubblattkreise, ein meist nichtalternierender Karpellkreis) und, durch Ausfall eines Staubblattkreises, **tetrazyklische** Blüten. Es gibt aber auch **di-** oder **monozyklische** Blüten mit nur zwei oder einem Organkreis.

Aus der Stellung der Blütenorgane und ihrer Ausbildung in der fertigen Blüte resultieren unterschiedliche Möglichkeiten der **Blütensymmetrie** (Abb. 3.105). Blüten mit schraubiger Stellung der Organe sind primär **asymmetrisch**. Bei Blüten mit wirteliger Stellung der Organe unterscheidet man **radiärsymmetrische** (polysymmetrische, aktinomorpe, strahlige) Blüten mit mehr als zwei Symmetrieebenen von **disymmetrischen** Blüten mit zwei Symmetrieebenen und **zygomorphen** (monosymmetrischen) Blüten mit nur einer Symmetrieebene. Wirtelig gebaute Blüten können sekundär auch asymmetrisch sein.

Bei der genaueren Betrachtung der Symmetrieverhältnisse wird die Ebene, die sich durch Abstammungssache, Blütenachse und Tragblatt

Abb. 3.104 Lage des Fruchtknotens in der Blüte der Angiospermen. (Nach Leins 2000)





■ **Abb. 3.105** Blütensymmetrie und Blütendiagramme (Grundrisse). **a** *Sedum sexangulare*: polysymmetrisch (radiär). **b** *Dicentra spectabilis*: disymmetrisch. **c** *Lamium album*: monosymmetrisch (dorsiventral). (Teilweise nach A.W. Eichler sowie G. Hegi)

der Blüte legen lässt, als **Mediane** bezeichnet. Darauf senkrecht steht die **Transversale** und andere Ebenen sind schräg. Danach lassen sich z. B. median-, transversal- oder schräg-zygomorphe Blüten unterscheiden.

Der Bau von Blüten lässt sich am besten durch Grundrisse (**Blütendiagramme**; ■ Abb. 3.105) darstellen. Empirische Diagramme stellen tatsächliche Gegebenheiten dar, theoretische enthalten Interpretationen und geben z. B. an, dass bestimmte zu erwartende Organe nicht ausgebildet sind. **Blütenformeln** enthalten Information zur Blütensymmetrie ((Spirale) = schraubig, \* = radiär, ((Strich)) bzw. † = disymmetrisch, ↓ bzw. → oder ↙ = zygomorph, ((Blitz)) = wirtelig-asyymmetrisch), zu den vorhandenen Blütenorganen (P = Perigon, K = Kelch, C = Corolla/Krone, A = Androeceum, G = Gynoeceum), zur Zahl der Blütenorgane pro Wirtel (z. B. A5 + 5 = zwei Staubblattkreise mit je fünf Staubblättern; ∞ = zahlreich und unbestimmt), zur Veränderung einzelner Organe (z. B. A3<sup>st</sup> = Staminodien, 3° = ausgefallen, 5<sup>∞</sup> = sekundär vermehrt), zur Verwachsung von Organen (Zahlen in Klammer, z. B. C(5) = Kronblätter verwachsen), zur Stellung des Fruchtknotens (z. B. G(5) = ober-, G(-5) = mittel-, G(5) = unterständig), zur Bildung falscher Scheidewände im Gynoeceum (z. B. G(2) oder zu unterschiedlichen Ausprägungen (z. B. \*/((Spirale))) = radiärsymmetrisch oder schraubig). Einige Beispiele für Blütenformeln sind

*Adonis*: \*/((Spirale)) K5 C6–10 A ∞ G ∞

*Sedum*: \* K5 C5 A5 + 5 G 5

*Dicentra*: ((Strich)) K2 C2 + 2 A2 + 2 bzw. (gespaltene und verwachsene Staubblätter!) (½–1–½) + (½–1–½) G(2)

*Lamium*: ↓ K(5) [C(5) A1° :4] G(2)

*Iris*: \* P3 + 3 A3 + 3° G(3).

### 3.5.2 Blütenstände

Ein Individuum hat meist mehrere bis viele Blüten, die in einem Blütenstand (**Infloreszenz**) stehen. Die genaue Definition eines Blütenstands ist deshalb schwierig, weil vielfach keine klar erkennbare Grenze zwischen dem vegetativen und reproduktiven Teil einer Pflanze erkennbar ist. Hier soll der Blütenstand als reproduktives Achsensystem verstanden werden, das nach Abschluss der Blüte und Fruchtbildung nicht weiter wächst und meist abgeworfen wird.

In Blütenständen sind die Blätter häufig nicht als Laubblätter, sondern als mehr oder weniger unscheinbare Hochblätter (**Trag-** und **Vorblätter**) ausgebildet oder fehlen ganz. Blütenstände sind **brakteos**, wenn die Blätter des Blütenstands im Vergleich zu den normalen Laubblättern klein und einfach sind. Sind sie, was viel seltener ist, den normalen Laubblättern ähnlich, wird ein Blütenstand als **frondos** bezeichnet.

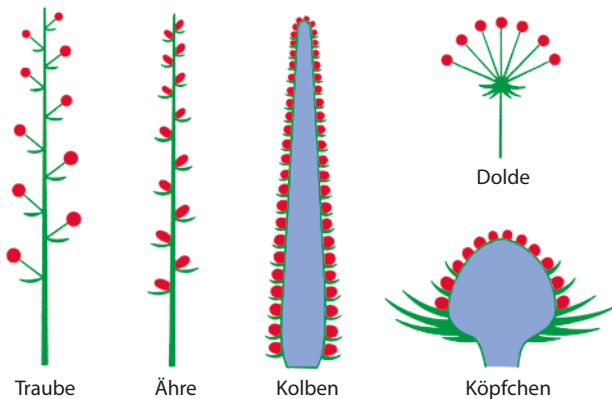
Im Folgenden sollen einige Blütenstände im Wesentlichen auf der Grundlage ihrer Verzweigung (Blüten-

standsachse unverzweigt oder verzweigt, Verzweigung monopodial oder sympodial) und der Beschaffenheit der Blütenstandsachse beschrieben werden.

Bei **einfachen Infloreszenzen** (■ Abb. 3.106) ist die Blütenstandsachse unverzweigt. Bei der **Traube** sind die entlang der Blütenstandsachse meist in der Achsel von Tragblättern sitzenden Blüten gestielt. Rücken alle Blüten einer Traube durch entsprechende Verlängerung der Stiele der unteren Blüten in eine Ebene, spricht man von einer Doldentraube. Bei der **Ähre** sind die Blüten ungestielt. Ist die lang gestreckte Achse eines unverzweigten Blütenstands mit sitzenden Blüten stark verdickt, spricht man von einem **Kolben**. Ist sie darüberhinaus auch verkürzt, liegt ein **Köpfchen** vor. Als **Dolde** bezeichnet man einen Blütenstand, in dem die Stiele aller Blüten von einem Punkt ausgehen.

In **zusammengesetzten Infloreszenzen** (■ Abb. 3.107) kommen mehr als zwei Verzweigungsgrade vor und es können z. B. **Doppeltrauben** und **Doppeldolden** ausgebildet werden. Bei der **Rispe** sind die Seitenachsen monopodial (**racemös**) verzweigt, wobei der Verzweigungsgrad der Seitenachsen der Rispe häufig von oben nach unten zunimmt. Rücken alle Blüten infolge entsprechender Verlängerung der Seitenachsen in eine Ebene, entsteht eine **Schirm-** oder **Doldenrispe** (Ebenstrauss). Sind die Blüten unterer Seitenachsen höher positioniert als die Blüten oberer Seitenachsen, entsteht eine **Spirre**.

Beim **Thyrus** sind die Seitenachsen der monopodialen Hauptachse nicht monopodial (**racemös**) sondern sympodial (**zymös**) verzweigt (■ Abb. 3.107). Zymöse Verzweigung ist eine Verzweigung aus den Achseln der Vorblätter, die als letzte Blattorgane unterhalb der Blüte



■ **Abb. 3.106** Einfache Blütenstände. Bekannte Beispiele für traubige Blütenstände finden sich bei vielen Liliengewächsen (Liliaceen) und Kreuzblütlern (Brassicaceen) sowie bei den Weidenröschen und beim Sauerdorn. In Ähren stehen die Blüten der Nachtkerzen, Wegerich-Arten, Rapunzeln und der meisten Orchideen. Kolben finden sich bei Mais und Aronstab. Dolden werden von der Sterndolde *Astrantia*, dem Efeu und den Primeln gebildet. Köpfchen und die ihnen entsprechenden, aber flach geformten Körbchen gibt es bei Skabiosen und Knautien, sowie bei den Korbbütlern (Asteraceen). (Nach F. Weberling und H.O. Schwantes)

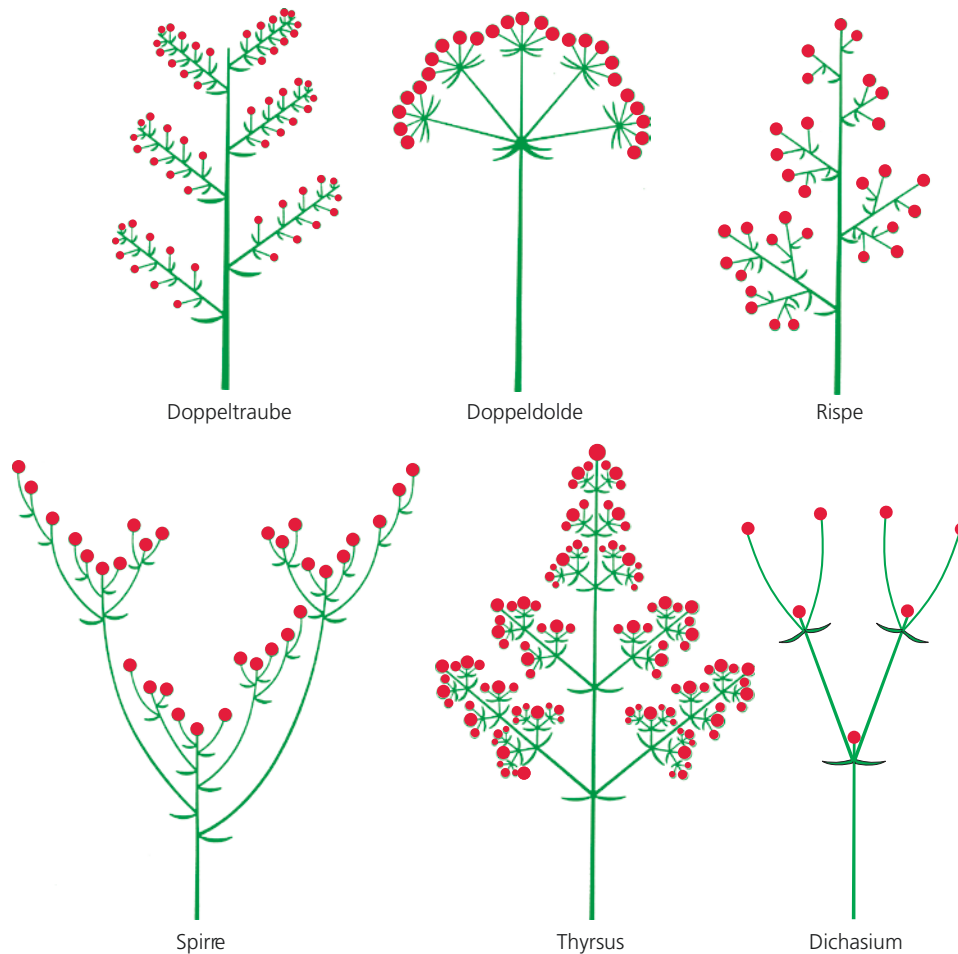
gebildet werden und bei den Eudikotyledonen meist in Zweizahl und in transversaler Stellung auftreten, bei den Monokotyledonen meist in Einzahl und der Abstammungsachse zugewandt (adossiert). Erfolgt die Verzweigung aus den Achseln zweier transversaler Vorblätter, so entsteht ein **Dichasium** (■ Abb. 3.107 und 3.108), bei dem sich die in den Achseln der Vorblätter gebildeten Achsen wiederholt in zwei die Mutterachse übergipfelnde Seitenäste weiterverzweigen können. Statt dieser dichasialen Verzweigung ergibt sich eine monochasiale Verzweigung, wenn jeweils eine Vorblattachsel keine Seitenachse hervorbringt. Entwickeln sich dabei an den auseinander hervorgehenden Ästen abwechselnd die Anlagen in den linken und rechten Vorblattachsen, so entsteht eine **Wickel** (■ Abb. 3.108), bringt immer nur das linke oder das rechte Vorblatt (jeweils bezogen auf die durch das zugehörige Tragblatt und die Abstammungsachse verlaufende Mediane) eine Seitenachse hervor, so resultiert eine **Schraubel** (■ Abb. 3.108). Geschieht dies an beiden Ästen eines anfänglich dichasial verzweigten Teilblütenstands, so spricht man von einer **Doppelwickel** bzw. einer **Doppelschraubel**. Ist, wie bei vielen Monokotyledonen, nur ein adossiertes Vorblatt vorhanden, resultiert eine dem Wickel entsprechende Verzweigung in einem **Fächel** (z. B. bei *Iris*-Arten), bei dem alle Achsen und Blüten in einer Ebene angeordnet sind.

Vielfach wird für die Klassifikation von Blütenständen das Vorhandensein oder Fehlen einer die Achse (oder die Achsen) abschließenden Blüte herangezogen. Bei den **monotelnen** Infloreszenzen schließen Haupt- und Seitenachsen mit Endblüten ab, während bei den **polytelnen** Infloreszenzen diese Endblüten fehlen. Dementsprechend gibt es z. B. Trauben, Ähren oder Dolden mit oder ohne Endblüte.

Die Schauwirkung kleiner Einzelblüten einer Infloreszenz kann durch deren enges Zusammenrücken, die Vergrößerung (z. B. *Iberis*) dann oft steriler (z. B. *Hydrangea*, *Viburnum opulus*) Randblüten oder durch hinzutretende, gefärbte Hochblätter (z. B. *Astrantia*, *Cornus suecica*) erhöht werden. So können durch Arbeitsteilung der Einzelblüten und Hinzutreten akzessorischer Achsen- und Blattgebilde blütenbiologisch funktionelle Einheiten (**Blumen**) entstehen, die Einzelblüten analog sind und als **Pseudanthien** bezeichnet werden. Beispiele hierfür sind die Cyathien von *Euphorbia*, die Köpfchen der Dipsacaceae und Asteraceae oder die Kesselfallenblumen des Aaronstabs (*Arum*). Umgekehrt können allerdings auch Teilblüten (**Meranthien**) eine blütenbiologisch-funktionelle Einheit darstellen (z. B. *Iris*).

### 3.5.3 Bestäubung

Bei der **Bestäubung** (engl. *pollination*) werden die Pollenkörner auf die Mikropyle der Samenanlagen von Gym-



■ **Abb. 3.107** Zusammengesetzte Infloreszenzen. Doppeltrauben finden sich bei vielen Klee-Arten, während Doppel dolden für die meisten Doldengewächse typisch sind (Apiaceen). Beispiele für Rispen liefern Flieder, Liguster und Weinrebe. Eine Schirmrispe (Ebenstrauch, Corymbus) entsteht, wenn die Blüten einer Rispe durch Verlängerung der tieferstehenden Seitenachsen ungefähr in eine Ebene zu stehen kommen (Holunder, Eberesche, Hortensie). Bei den Rispengräsern stehen die als Ährchen bezeichneten, kleinen Teilblütenstände in Rispen (z. B. Hafer, Wiesen-Rispengras). Analoges gilt für Ährengräser, deren Ährchen in Ähren stehen (Weizen, Gerste, Roggen; *Lolium*, *Agropyrum*). Spirren (= Trichterrispen) werden am besten veranschaulicht durch *Filipendula*, das Mädesüß. Dem Thyrsus entsprechen die Blütenstände der Rosskastanie, der großen Königskerzen und des Boretsch sowie vieler Lippenblütler (z. B. Salbei). Dichasien sind typisch für die Nelkengewächse (besonders ausgeprägt z. B. bei Sternmiere, Hornkraut und Sandkraut; vgl. ■ Abb. 19.217d) sowie für die Erdbeere und die Linde. (Nach W. Troll und F. Weberling)

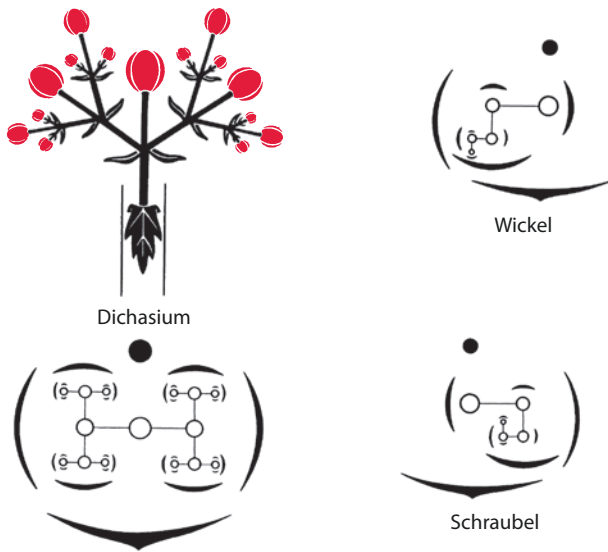
nospennen bzw. auf die Narbe der Karpelle von Angiospermen transportiert.

Grundsätzlich kann man zwischen Selbstbestäubung (**Autogamie**) als Bestäubung innerhalb einer Blüte oder zwischen zwei Blüten eines Individuums (**Geitonogamie**) und Fremdbestäubung (**Allogamie**) als Bestäubung zwischen Blüten zweier Individuen unterscheiden. Allogamie ist die einzige Möglichkeit der Bestäubung, wenn sich die männlichen und weiblichen reproduktiven Strukturen wie bei den Cycadopsida, *Ginkgo*, vielen Coniferopsida und einem kleinen Prozentsatz der Angiospermen auf unterschiedlichen Individuen befinden (**Diözie**). Befinden sich eingeschlechtige Blüten auf der gleichen Pflanze (**Monözie**) oder sind wenigstens einige Blüten hermaphrodit, ist Autogamie im Prinzip möglich. Die wichtigsten Mechanismen für die Unterbindung der aus einer evolutionsbiologischen Perspektive meist nachteiligen Autogamie und Selbstbefruchtung sind **Selbstinkompatibilität**, **Heteromorphie**, **Dichogamie** und **Herkogamie** (► Abschn. 17.1.3.1 und 17.1.3.2). Eine extreme Mög-

lichkeit der Autogamie ist die **Kleistogamie** als Selbstbestäubung und -befruchtung schon in der (sich dann häufig nicht öffnenden) Blütenknospe. Beispielsweise bildet ein Individuum bei einigen *Viola*-Arten und bei *Oxalis acetosella* sowohl kleistogame als auch sich öffnende (**chasmogame**) Blüten aus. Bei *Lamium amplexicaule* findet man kleistogame Blüten besonders am Anfang und Ende der Vegetationsperiode.

Die wichtigsten Vektoren der Bestäubung sind Wind, Wasser und unterschiedliche Tiere.

Windblütigkeit (**Anemophilie**) erfordert, dass eine genügend große Pollenmenge erzeugt und ausgestreut wird, dass sich die Pollenkörner in der Luft rasch und möglichst gleichmäßig verteilen und möglichst lange schweben und dass die Narben so frei liegen und so groß sind, dass eine Bestäubung häufig genug zustande kommt. Windbestäubte Blüten sind optisch meist unauf-



■ **Abb. 3.108** Einige Formen zymöser Verzweigung bei Infloreszenzen. Dichasium in Seitenansicht und Diagramm. Wickel: z. B. Natternkopf, Petunie. Schraubel: z. B. Johanniskraut. (Nach W. Troll und F. Weberling)

fällig und duft- und nektarlos und häufig eingeschlechtlich. Die männlichen Blüten (bzw. Staubblätter) sind im Vergleich zu den weiblichen Blüten (bzw. Samenanlagen) stark in der Überzahl, die Pollenkörner sind oberflächlich mehr oder weniger glatt und infolge fehlenden oder schnell austrocknenden Pollenkitts pulvrig.

Angesichts dieser Anforderungen ist bei windbestäubten Arten ein Komplex typischer Merkmale (Syndrom) entstanden. Die Pollenkörner vereinzeln sich leicht und haben entweder wegen ihrer geringen Größe oder wegen des Besitzes von Luftsäcken (einige Coniferopsida) eine gute Schwebefähigkeit. Ihre Massenproduktion kann durch Vergrößerung der Antheren und/oder starke Vermehrung von männlichen Blüten bzw. Staubblättern zustande kommen. Bei *Corylus* z. B. stehen einer Samenanlage 2,5 Mio. Pollenkörner gegenüber. Das Verhältnis von der Zahl der Pollenkörner zur Zahl der Samenanlagen in einer Blüte wird auch als **P/O-Ratio** (engl. *pollen/ovule-ratio*) bezeichnet. Das Ausschütteln des Pollens wird durch die Beweglichkeit der Filamente (z. B. Poaceae; ■ Abb. 19.175), Blütenstiele (z. B. Hanf: *Cannabis*; ■ Abb. 19.199) oder Blütenstandsachsen (z. B. männliche Kätzchen von Hasel: *Corylus*, Erle: *Alnus*, Eiche: *Quercus*; ■ Abb. 19.203 und 19.204) erleichtert. Die männlichen Blüten von *Urtica* (■ Abb. 15.30) und *Pilea* entlassen ihren Pollen explosionsartig durch elastisch gespannte Filamente. Die Dauer des Aufenthalts von Pollen in der Luft und damit auch die von ihnen zurücklegbare Entfernung ist in starkem Maß von der Höhe der männlichen Blüten über dem Erdboden sowie der Struktur der umgebenden Vegetation abhängig. Die Griffel und Narben der weiblichen Blüten windbestäubter Angiospermen sind meist stark vergrößert, um die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung zu erhöhen. Die Zahl der Samenanlagen im Fruchtknoten ist meist stark reduziert und die Blüten stehen in exponierter Lage. Die die Bestäubung letztlich nur behindernde Blütenhülle ist reduziert oder fehlt. Schließlich wird die Bestäubung durch die frühe, in einem temperaten Klima vielfach vor der Blattentfaltung liegende Blütezeit erleichtert (z. B. Erle, Hasel, Ulme, Pappel, Esche).

Wasserblütigkeit (**Hydrophilie**) als Transport des Pollens oder männlicher Blüten durch Wasser findet man nur bei wenigen Angiospermen.

Bei aufrechten Blüten kann etwa Regenwasser Selbstbestäubung, seltener vermutlich auch Fremdbestäubung verursachen. Bei Wasserpflanzen ist Hydrophilie nicht allgemein verbreitet. Meist tauchen ihre Blüten über die Wasseroberfläche auf und werden tier- oder windbestäubt (z. B. *Potamogeton*; ■ Abb. 19.163). Bei *Vallisneria* (■ Abb. 19.163) und *Elodea* erreichen losgelöste männliche Blüten, bei *Callitriche* schwimmender Pollen die zeitweise an der Wasseroberfläche befindlichen Narben. Unter Wasser und durch das Wasser übertragen wird der Pollen z. B. bei *Ceratophyllum*, *Najas* und *Zostera* (■ Abb. 19.163). *Zostera* hat fädige, bis über 0,5 mm lange Pollenkörner ohne Exine. Bei vielen wasserbestäubten Arten ist in der Ausbildung der Blütenmerkmale eine gewisse Parallelität zur Windbestäubung erkennbar.

Die enorme Vielfalt der Blüten von Angiospermen lässt sich nur in Zusammenhang mit Tierbestäubung (**Zoophilie**) verstehen. Zoophilie kann nur dann funktionieren, wenn ein Bestäuber auf die Blüten aufmerksam wird und die Blüten regelmäßig und ausreichend lange besucht, und wenn die Blüten so konstruiert sind, dass der Bestäuber Pollen und Narbe berührt und dabei auch Pollen transportiert. Um die Aufmerksamkeit eines potenziellen Bestäubers zu erregen, verfügen Blüten über **Reizmittel** (engl. *advertisement*) und die Regelmäßigkeit des Besuchs wird meist über **Lockmittel** (engl. *reward*) erreicht.

Die Reizmittel der Blüten sind vor allem optischer und chemischer Natur: Farbe und Duft. **Blütenfarbe** wird vor allem durch in den Vakuolen (Anthocyane: blau, violett, rot; Anthoxanthine: gelblich, weiß, UV; Betalaine: rot-violett, gelb; Chalone und Aurone: gelb, UV) oder Plastiden (Carotinoide: orangefarbene Carotine, gelbe Xanthophylle) lokalisierte Farbstoffe erreicht. Diese Farben können durch die relative Lage der farbstoffführenden Zellschichten im Organ, durch die Überlagerung von Schichten unterschiedlicher Farbe, durch die Häufigkeit und Größe von Interzellularen und durch die Oberflächenstruktur der Epidermis modifiziert werden. Während z. B. glatte Epidermiszellen glänzende Oberflächen hervorrufen, erzeugen papillöse Epidermiszellen samtige Oberflächen. Weiße Blütenfarbe entsteht durch die Totalreflexion von Licht vor allem durch Interzellularen.

Die Blütenfarbe kann sich im Lauf der Alterung der Blüten verändern. Beispielsweise verfärben sich nach der Bestäubung Farbmaie in den Blüten von *Aesculus* von Gelb zu Rot. Das ist so interpretiert worden, dass potenzielle Bestäuber durch das viel weniger auffällige Rot von dem „unnützen“ Besuch einer schon bestäubten Blüte abgehalten werden.

Das Verständnis der optischen Wirkung von Blüten setzt die Kenntnis der Sinnesphysiologie der Bestäuber voraus. Honigbiene und Hummel nehmen reines Rot nicht gut wahr, wohl aber das für den Menschen nicht sichtbare Ultraviolett von 310–400 nm und unter den üb-

rigen Blütenfarben nur eine Gelbgruppe von 520–650 nm, eine Blau-Violett-Gruppe (mit Purpur) von 400–480 nm und Weiß, das wie Blaugrün wahrgenommen wird. Die optische Wahrnehmung von Vögeln ist der des Menschen ähnlicher. Für sie ist vor allem Rot sehr auffällig. Dressurversuche mit bestäubenden Insekten haben gezeigt, dass auch verschiedene Sättigungs- und Helligkeitswerte, Helligkeits- und Farbkontraste und die Form von Blütenteilen die Wirksamkeit der optischen Attraktion mitbestimmen können. Damit konnte auch die Bedeutung von Blütenzeichnungen und Farbflecken bewiesen werden, die als Saftmale schon lange für Wegweiser zum Nektar gehalten wurden, wie der orangegelbe Gaumen in den sonst zitronengelben Blüten von *Linaria vulgaris*. Von Saftmalen nimmt man vielfach an, dass sie z. B. Antheren oder Pollen imitieren. Häufig sind Saftmale auch nur für UV-empfindliche Insekten erkennbar (z. B. an den uns einheitlich gelb erscheinenden Perigonblättern von *Caltha palustris*).

**Blütenduft** entsteht durch unterschiedlichste Substanzen. Vom Menschen meist als angenehm empfundene Düfte gehen meist auf Terpene und Benzenoide, aber auch auf einfache Alkohole, Ketone, Ester z. B. organischer Säuren, Phenylpropane und viele andere Substanzen zurück. Einige dieser Verbindungen können z. B. bei *Ophrys* auch Pheromone weiblicher Insekten imitieren und so männliche Insekten zu Kopulationsversuchen anregen. Unangenehme Düfte vieler von z. B. Aas- oder Kotfliegen bestäubter Blüten oder Blütenstände entstehen beispielsweise durch Amine, Ammoniak oder Indole.

Duft kann im Prinzip von allen Blütenorganen gebildet werden. Viele Blüten besitzen den Saftmalen ähnliche und zum Teil denselben Bereich einnehmende Duftmale. Beispiele hierfür sind die Nebenkronen von *Narcissus* (■ Abb. 19.171) und die Schuppen an der Basis der Platte von Kronblättern einiger *Silene*-Arten (■ Abb. 19.217).

Belohnung von Bestäubern kann durch unterschiedlichste Mittel erfolgen. Pollen und Nektar als Nahrung für den Bestäuber haben die größte Bedeutung. In **Pollenblumen** wird der an Protein, Fett, Kohlenhydraten und Vitaminen reiche Pollen im Überschuss gebildet. Pollenblumen, die vielfach auch primitiven Insekten mit beißenden Mundwerkzeugen offenstehen, finden sich bei vielen Vertretern der basalen Ordnungen (z. B. Winteraceae, *Victoria*) und Ranunculales (*Anemone*), aber auch bei Taxa mit sekundär vermehrtem Androeceum (z. B. *Papaver*, *Rosa*). Bestimmte Pollenblumen haben meist nur wenige Stamina und poricide Antheren (z. B. *Solanum dulcamara*), aus denen der Pollen z. B. durch Vibration des besuchenden Insektes (engl. *buzz pollination*) herausgeholt wird.

Der Nektar von **Nektarblumen** ist im Wesentlichen eine wässrige Zuckerlösung (Saccharose, Fructose, Glucose), enthält meist aber auch Aminosäuren. Das Angebot von Nektar ist für die Pflanze weniger aufwendig als das Angebot von stickstoff- und phosphorreicher Pollen. Nektar kann von unterschiedlichen Teilen der Blüten gebildet werden und ist dem bestäubenden Tier unterschiedlich leicht zugänglich. Er kann offen – z. B. am Blütenboden bei vielen Rosaceae – liegen, wird

aber auch tief in einer Kronröhre oder in Blütensternen (z. B. *Viola*, *Linaria*, *Corydalis*) gespeichert, wo er nur bestimmten Tieren mit entsprechend langen Mundwerkzeugen zugänglich ist.

Die Ölblumen mancher Angiospermen (z. B. *Lysimachia*; *Calceolaria*; viele Malpighiaceae) bieten dem Bestäuber in besonderen Drüsen Öl als Nahrung und eventuell auch als Baumaterial an. Harze als Nestbaumaterial werden z. B. von *Dalechampia* (Euphorbiaceae) und *Clusia* (Clusiaceae) gebildet (**Harzblumen**). Bei **Parfümblumen** (z. B. *Stanhopea*: Orchidaceae; *Gloxinia*: Gesneriaceae) sammeln Männchen euglossiner Bienen von den Blüten gebildete Düfte, die Pheromone der Bestäuber imitieren, und nutzen sie möglicherweise für Paarungszwecke.

Blüten können auch den Fortpflanzungstrieb von Tieren auf unterschiedliche Weise ausnutzen. Die Blütenstände von *Ficus* und die Blüten von *Zamia* (Cycadopsida), *Yucca* oder *Siparuna* dienen bestäubenden Insekten als **Brutplatz**.

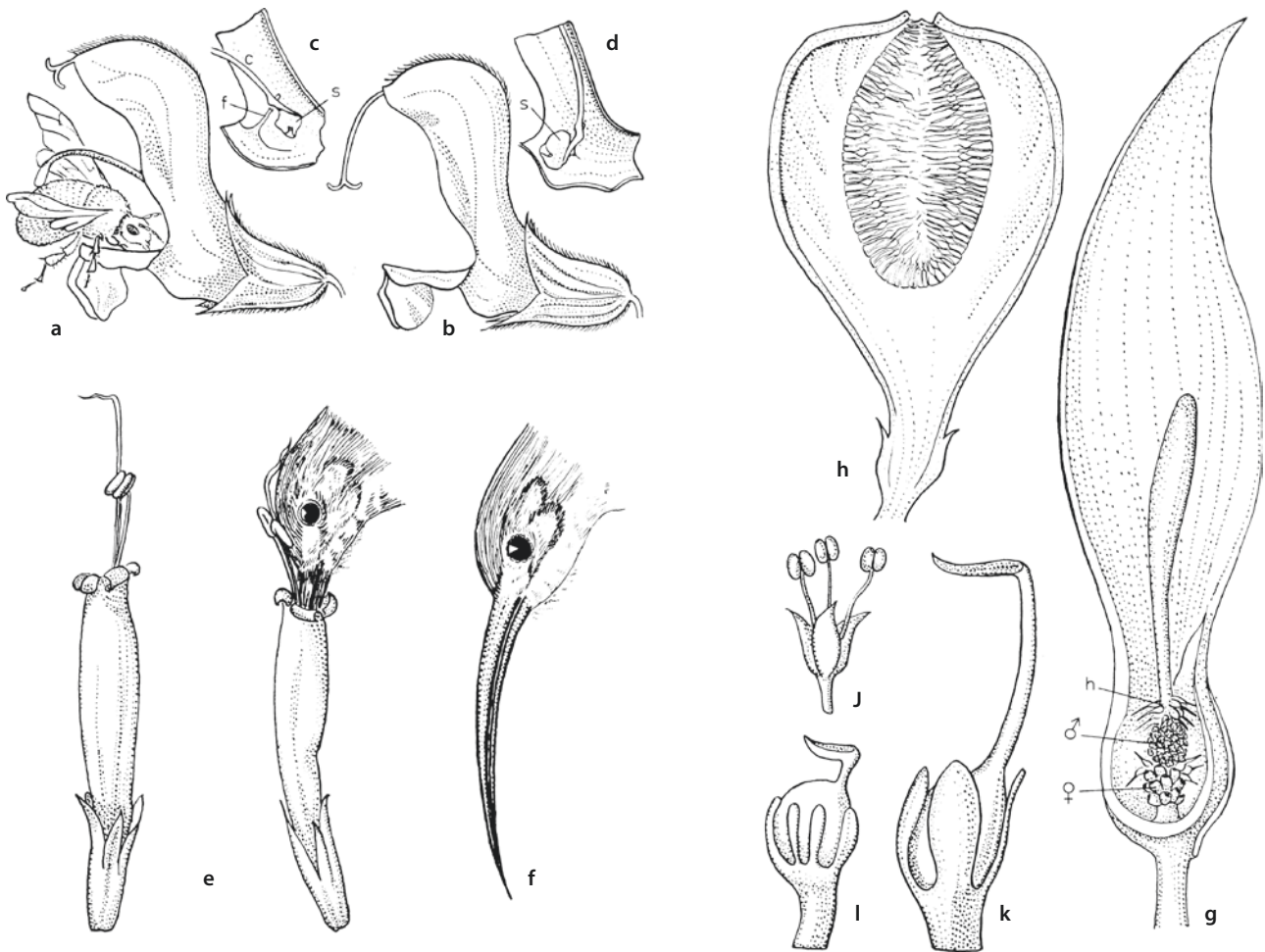
Bei *Ficus carica* findet man in den ganzjährig vorhandenen krugförmigen Blütenständen dreierlei Blüten in unterschiedlicher Kombination (■ Abb. 3.109). Neben den männlichen gibt es noch weibliche Blüten mit langem oder kurzem Griffel. Während die langgriffeligen Blüten Samen bilden, dienen die kurzgriffeligen der Eiablage und Larvenentwicklung der Gallwespe (*Blastophaga psenes*). Die Aufblühfolge der Blüten im Lauf des Jahres und in der Infloreszenz stellt sicher, dass einerseits Bestäubung und Befruchtung stattfindet und sich andererseits die Gallwespen fortpflanzen können.

In der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) imitieren die Lippen der Blüten durch Form, Duft und Behaarung die Weibchen z. B. bestimmter Bienen und Grabwespen und veranlassen die Männchen zu Kopulationsversuchen, die zu einer Bestäubung führen können. Für einige Arten konnte man zeigen, dass der Duft der Blüten die Pheromone der entsprechenden Insekten imitiert. Da *Ophrys* den Bestäuber letztlich nicht belohnt, hat man es hier mit einer **Täuschblume** zu tun.

Die Konstruktion (Gestalt) einer Blüte muss gewährleisten, dass der Bestäuber seinem Körperbau entsprechend mit Pollen und Narbe in Berührung kommt. Dabei kann Pollen auch durch bestimmte Hebel-, Klebe-, Klemm- oder Schleudermechanismen auf den Bestäuber gebracht werden.

Die protandrischen Blüten von *Salvia pratensis* sind wegen ihres wirkungsvollen, schon 1793 von C.K. Sprengel beschriebenen Hebelmechanismus bekannt (■ Abb. 3.109). Sie besitzen nur zwei Staubblätter. Jedes trägt ein zu einem langen, der Oberlippe der Blüte anliegenden Hebel ausgezogenes Konnektiv, das mit dem kurzen Filament durch ein Gelenk verbunden ist. Nur am vorderen, längeren Arm des Hebels befindet sich eine fertile Theka. Die andere, sterile Theka bildet den hinteren, kürzeren Arm, der mit dem entsprechenden Teil des zweiten Staubblatts zu einer Platte verbunden ist, die den Zugang zum Nektar am Grund der Kronröhre verdeckt. Drückt eine Hummel gegen diese Platte, werden die längeren Enden des Hebels herabgebogen und ihre Theken mit dem Pollen dem Rücken der Tiere angedrückt. In der gleichen Position, in die die Theken geraten, befindet sich in älteren Blüten die Narbe, die dann bestäubt werden kann.

Ein Beispiel für einen besonders komplizierten Bestäubungsmechanismus sind die als **Gleitfallenblumen** funktionierenden Blütenstände ver-



▣ **Abb. 3.109** Tierblütigkeit bei verschiedenen Angiospermen. **a** Hummel als Blütenbesucher und **b** Blüte von *Salvia pratensis* (violettblau, leicht vergrößert). **c**, **d** Hebelmechanismus bei *Salvia pratensis*. Jedes der zwei Staubblätter trägt ein zu einem langen Hebel ausgezogenes Konnektiv, das mit dem kurzen Filament durch ein Gelenk verbunden ist. Nur am vorderen, längeren Arm des Hebels befindet sich eine fertile Theka. Die andere, sterile Theka bildet den kürzeren Arm, der mit dem entsprechenden Teil des zweiten Staubblatts zu einer Platte verbunden ist. **e**, **f** Der Honigvogel *Arachnothera longirostris* als Bestäuber bei *Sanchezia nobilis* (Acanthaceae, Blüten gelb, Brakteen purpurn, etwa 0,75×). **g** Aufgeschnittener Blütenstand (Gleitfallenblume) von *Arum maculatum* mit hellgrüner Spatha und unscheinbaren ♂, ♀ und Hindernisblüten im weiblichen Entwicklungszustand (0,67×). **h** Blütenstand von *Ficus carica* im Längsschnitt (leicht vergrößert) mit **j** ♂ und **k** langgriffeligen ♀ fertilen Blüten sowie **i** kurzgriffeligen ♀ Gallenblüten (vergrößert). – **f** Filament, **h** Hindernisblüten, **k** Konnektiv, **s** sterile Theka

schiedener *Arum*-Arten (▣ Abb. 3.109). Die eingeschlechtigen Blüten stehen am unteren Ende eines dicken Kolbens (Spadix), der von einem hellen Hochblatt (Spatha) umhüllt wird, das unten zu einem bauchigen Kessel erweitert ist. Im Kessel stehen zuunterst weibliche Blüten, darüber männliche Blüten, und dann sterile, in dicke Borsten auslaufende Hindernisblüten. Beispielsweise bei *A. nigrum* entwickelt sich schon am ersten Morgen nach Öffnen der Spatha ein kotähnlicher Duft. Die Freisetzung der Duftstoffe aus dem Kolben wird durch Wärmeentwicklung im Kolben gefördert. Durch den Duft werden verschiedene kottliebende, zum Teil schon mit Pollen aus anderen Blütenständen beladene Fliegen und Käfer angelockt. Versuchen diese, sich auf der Innenfläche der Spatha oder auf der Keule niederzulassen und festzuhalten, rutschen sie an der glatten und mit Öl überzogenen Epidermis leicht ab und fallen in den Kessel. Ein Entkommen ist zunächst nicht möglich, da die in die Kesselerengung hineinragenden Hindernisblüten den Ausgang weiter verengen und wie der obere Teil der Kesselwand ebenfalls glatt sind. Nun werden die weiblichen Blüten mit

dem mitgebrachten Pollen bestäubt. Während der folgenden Nacht entlassen die oben stehenden männlichen Blüten ihren Pollen und beladen so die Insekten. Gleichzeitig hört die Geruchsentwicklung auf. Schließlich wird der Ausgang aus dem Kessel durch Welken der Hindernisblüten frei, sodass die pollenbeladenen Tiere die Falle am folgenden Tag wieder verlassen und eine neue Infloreszenz aufsuchen können. Auch die Blüten verschiedener *Aristolochia*-Arten sind Gleitfallen.

Der Bestäuber nimmt Pollen nicht nur aus den Antheren auf. Bei **sekundärer Pollenpräsentation** können vielmehr andere Blütenorgane den Pollen von den Antheren übernehmen und dem Bestäuber präsentieren. Ein Beispiel hierfür sind die proterandrischen Asteraceae (► Exkurs 19.11), bei denen der Pollen in eine von den miteinander verklebten Antheren gebildete Röhre entleert und aus dieser durch den sich verlängernden Griffel herausgeschoben wird. Der Bestäuber nimmt den Pollen dann von der Spitze des Griffels auf.



Dem Anhaften von Pollen an die Oberfläche des Bestäubers dienen vor allem Pollenkitt und Viscinfäden, teilweise aber sicher auch die z. B. mit Stacheln und ähnlichen Strukturen versehene Oberfläche der Exine.

Hinsichtlich der eng mit dem Bestäuber verbundenen Form von Blumen lassen sich verschiedene **Blumentypen** unterscheiden. Diese können durch Teilblüten, Blüten oder Blütenstände realisiert sein. Bei flachen **Scheiben- und Napf(Schalen-)blumen** (z. B. *Anemone*: Einzelblüte, *Matricaria*: Blütenstand) ist der Zugang zur Blütenmitte und zu der vorhandenen Belohnung mehr oder weniger unbeschränkt. Dieser Zugang verengt sich zunehmend bei **Becher- und Glockenblumen** (z. B. *Hyoscyamus*, *Crocus*) und **Röhren- und Stieltellerblumen** (z. B. *Silene*, *Nicotiana*). Bei **Spornblumen** ist Nektar in einem Sporn verborgen (z. B. *Linaria*, *Viola*) und bei **Revolverblumen** gibt es mehrere Zugänge zu den Nektarbehältnissen (z. B. *Gentiana acaulis*). Zygomorph gebaut sind **Fahnen-, Rachen-, Masken- und Lippenblumen**. Bei den Fahnenblumen (z. B. *Pisum*, *Polygala*) ist die adaxiale Seite der Blüte stark vergrößert, bei den Rachenblumen (z. B. *Digitalis*) kriecht der Bestäuber in den Schlund der Blüte hinein, bei den Maskenblumen (z. B. *Antirrhinum*) ist dieser Schlund durch eine Aufwölbung des abaxialen Teils der Krone verschlossen, die der Bestäuber überwinden muss, und bei den Lippenblumen (z. B. *Lamium*) dient die Unterlippe der Krone dem Bestäuber als Lande- und Sitzfläche. In **Pinselfblumen** (Bürstenblumen) werden meist zahlreiche Staubblätter weit aus der Blume herausgestreckt (*Syzygium*, *Acacia* und *Salix*: Blütenstände) und **Fallenblumen** schließlich fangen Insekten vorübergehend (z. B. *Asclepias*: Klemmfallen; *Arum*: Gleit-/Kesselfallen).

Diese Klassifikation lässt sich noch verfeinern und manche Blumen haben Elemente unterschiedlicher Blumentypen. Dementsprechend ist die Zuordnung einer Blume zu einem Typ nicht immer leicht möglich.

Viele der blütenbestäubenden Tiere stellen mit ihrem Körperbau, ihren Mundwerkzeugen, ihrem Verhalten und ihren Nahrungsbedürfnissen spezifische Anforderungen an die von ihnen besuchten Blumen und haben diese besonders bei den Angiospermen auch selektiv verändert. So lassen sich durch bestimmte Merkmalskomplexe (Syndrome) gekennzeichnete **Blumenstile** voneinander unterscheiden.

Die Richtigkeit der Ansicht, dass Blumenstile das Ergebnis von Selektion durch Bestäuber sind, wird untermauert durch die experimentelle Analyse der großen Unterscheidungsfähigkeit vieler Blumenbesucher und der Tatsache, dass funktionell sehr ähnliche Stiltypen aus völlig verschiedenen Blütenorganen von Einzelblüten (Euanthien) bzw. aus Teilblüten (Meranthien) oder Blütenständen (Pseudanthien) entstanden sind. Vielfach konnten auch aus dem Blumenstil abgeleitete Vorhersagen über Bestäuber durch spätere Beobachtungen bestätigt werden. Bei der Analyse der selektiven Beeinflussung des Blumenbaus durch die Blumenbesucher ist zu berücksichtigen, dass die meisten Blumen von einer größeren Zahl verschiedener Bestäuberarten be-

stäubt werden und damit **polyphil** sind. Um einen selektiven Einfluss auf den Blumenstil haben zu können, müssen diese verschiedenen Bestäuberarten zu einer funktionellen Gruppe gehören. Zunehmende Spezialisierung hat aber auch zur Entstehung **oligo-** oder **monophiler** Blumen mit nur wenigen oder einer Bestäuberart geführt. Unter der Voraussetzung gegenseitiger selektiver Beeinflussung kann man von **Coevolution** zwischen Pflanze und Tier sprechen.

Unter den **Insektenblumen (Entomophile)**; Bestäubung durch Insekten ist dementsprechend die Entomophilie sind die **Käferblumen (Cantharophile)** meist leicht zugängliche, robuste Scheiben- und Napfblumen mit weißen, gelblichen, bräunlichen oder roten Farben ohne Saftmale, meist mit starkem fruchtigen Duft und viel Pollen. Das entspricht dem Verhalten von Käfern als relativ unbeholfenen Blumentieren mit beißenden Mundwerkzeugen, die die Blütenorgane vielfach zerstören. Käferblumen finden sich bei vielen Vertretern der basalen Ordnungen, aber auch bei Scheibenblumen abgeleiteter Taxa (z. B. *Cornus*, *Viburnum*: Pseudanthien). Heterogen sind die **Fliegenblumen (Myiophile)**. Zu ihnen gehören einerseits kleine, mehr oder weniger geruchlose Scheibenblumen mit frei zugänglichem Nektar (z. B. *Apiaceae*, *Ruta*), andererseits aber auch Aasfliegenblumen (**Sapromyiophile**), die besonders mit grün-purpurn gefleckten Farben und Aasgeruch (aber auch z. B. Zitronenduft) Futterquellen und Brutplätze der Bestäuber nachahmen. Meist sind Aasfliegenblumen Täusch- und/oder Fallenblumen und nutzen den Bestäuber aus (z. B. *Aristolochia*: Blüte; *Arum*: Blütenstand). Besonders vielfältig und häufig sind **Bienenblumen (Melittophile)**. Ihr Stil ist häufig durch zygomorphe Fahnen-, Rachen- und Lippenblumen mit Landeplatz (aber auch Glocken-, Stielteller- und Pinselfblumen), häufig gelben, violetten oder blauen Farben, angenehmem Duft, Saftmalen und mäßig tief verborgenem Nektar geprägt (z. B. *Salvia*). Meist wird der Bestäuber auch mit Pollen versorgt. **Tagfalterblumen (Psychophile)** fallen besonders durch aufrechte Stellung, engen Röhrenbau, häufig intensiv rosa oder rote (manchmal blaue oder violette) Farben und tief verborgenem Nektar sowie süßen aber meist nicht starken Duft auf (z. B. *Dianthus carthusianorum*, *Nicotiana tabacum*). Im Gegensatz zu den tagsüber offenen Blumen von Psychophilen entfalten sich die **Nachtschwärmer- und Mottenblumen (Sphingo- und Phalaenophile)** am Abend. Sie umfassen waagerechte oder hängende, enge Röhrenblüten mit bleichen Farben und tief verborgenem Nektar (z. B. *Oenothera*, *Silene*) und manchmal auch mit starkem Parfümgeruch (*Lonicera periclymenum*). Bemerkenswert ist die Orchidee *Angraecum sesquipedale* aus Madagaskar mit einem bis zu 43 cm langen Sporn. Für sie wurde schon von Darwin ein Nachtschwärmer als Bestäuber vorausgesagt und dann auch tatsächlich beobachtet. Darauf geht der Name des Nachtschwärmers (*Xanthopan morgani praedicta*) zurück.

Die genannten Blumenstile sind Beispiele und in sich so heterogen wie auch die genannten Bestäubergruppen (z. B. Fliegen, Bienen) heterogen sind. Unter den Insekten können auch Orthopteren, Hemipteren, Thysanopteren und Vertreter anderer Taxa als Bestäuber tätig sein.

**Vogelblumen (Ornithophile)** heben sich deutlich von Insektenblumen ab. Landeplätze in den tagblütigen Blüten selbst fehlen meist, denn die weitaus schwereren Vögel müssen den Besuch entweder frei schwebend (Kolibris) oder von einem festeren Sitz außerhalb der Blüte aus vornehmen. Häufig gehören die großen Blüten dem Becher-, Röhren- oder Bürstentyp an, die Farben und Farbkontraste sind vielfach grelles Rot, daneben auch Blau, Gelb oder Grün („Papageienfarben“). Duft fehlt wegen des schlecht ausgebildeten Geruchssinns der Blumenvögel, dafür ist aber reichlich dünnflüssiger, meist tief liegender Nektar vorhanden, der durch Röhren- oder Pinselzungen aufgenommen wird. Der Pollen wird manchmal am Schnabel, aber häufiger an anderen Teilen des Kopfes und selten an den Füßen haftend übertragen (Abb. 3.109). Vogelblumen finden sich in fast allen tierblütigen Familien der Tropen (z. B. *Erythrina*, *Fuchsia*, *Hibiscus tiliaceus*, *Tropaeolum majus*, *Salvia splendens*, *Aloe* als auch in Mitteleuropa kultivierte Taxa). Wichtige Blumenvögel sind die Kolibris in den Neotropen und Nektar- und Honigvögel in den Paläotropen. In beiden Gebieten sind aber auch Vögel aus zahlreichen anderen Familien als Bestäuber aktiv.

**Fledermausblumen (Chiropterophile)** sind auf die Tropen beschränkt und werden besonders durch alt- und neuweltliche Langzungen-Flughunde und -Vampire besucht. Ihr Stil ist durch exponierte Blumenposition, robusten, meist becher-, breit rachen- oder büstentypigen Bau, nächtliche Anthese, die Farben Weiß, Cremefarben, Ocker-gelblich, schmutziges Grün oder schmutziges Violett, starken Frucht- oder Gärungsgeruch und sehr viel Nektar sowie Pollen gekennzeichnet (z. B. *Carnegiea*, Arten von *Adansonia*, *Cobaea*, *Musa* und *Agave*).

Andere kleine Säuger, z. B. Nager, und vor allem Beuteltiere können ebenfalls Bestäuber sein.

Bei den heute lebenden Gymnospermen findet man neben Windbestäubung in den meisten Gruppen auch gelegentlich Insektenbestäubung durch z. B. Rüsselkäfer (*Zamia furfuracea*: Cycadopsida) oder Motten (*Gnetum gnemon*). Die ersten Angiospermen wurden möglicherweise von Käfern, Motten, Wespen und kurzrüsseligen Fliegen bestäubt. Bestäuber wie viele Lepidopteren (Tagfalter, Nachtschwärmer), Vögel, Fledermäuse und höher entwickelte Bienen sind erst in der späten Kreide oder im Känozoikum entstanden bzw. haben sich erst dann gemeinsam mit den von ihnen bestäubten Angiospermen diversifiziert.

### 3.5.4 Befruchtung

Nachdem ein Pollenkorn durch die Bestäubung entweder in die Pollenkammer am oberen Ende des Nucellus

(Cycadopsida, *Ginkgo*), in die Mikropyle (Coniferopsida inkl. Gnetales) oder auf die Narbe (Angiospermen) gelangt ist, beginnt der Befruchtungsvorgang mit der Pollenkeimung. Bestäubung und Befruchtung können besonders bei einigen Gymnospermengruppen bis zu mehrere Monate voneinander getrennt sein. Bei der Pollenkeimung wächst der Pollenschlauch durch eine Keimöffnung der Pollenkornwand aus.

Die Funktion des Pollenschlauchs besteht bei den Samenpflanzengruppen mit Spermatozoiden (Cycadopsida, *Ginkgo*) im Wesentlichen darin, durch sein Eindringen in den Nucellus den männlichen Gametophyten zu verankern und als Haustorium Nährstoffe aufzunehmen (Abb. 3.95). Allerdings wächst der Pollenschlauch auch unter Auflösung des Nucellus auf die Archegonien zu. Nach Eindringen der Spermatozoide in die Archegonien kommt es schließlich zur Befruchtung mit Zellverschmelzung (**Plasmogamie**) und Kernverschmelzung (**Karyogamie**). Die Befruchtung durch Spermatozoide bei den Cycadopsida und *Ginkgo* wird als **Zoidiogamie** bezeichnet.

Bei Pollenschlauchbefruchtung ohne eigenbewegliche Spermatozoide (**Siphonogamie**; Coniferopsida inkl. Gnetales, Angiospermen) muss der Pollenschlauch die Spermazellen bis zu den Eizellen transportieren (Abb. 3.103).

Bei den Angiospermen muss der Pollenschlauch nach Ankunft auf der Narbe Karpellgewebe wie den Griffel durchwachsen, um zu den Samenanlagen zu gelangen. Dieses Wachstum findet auf der Oberfläche oder in den oberen Zellschichten des Pollenschlauchtransmissionskanals statt.

Bei den Coniferopsida inkl. *Welwitschia* kommt nur eine der zwei Spermazellen zur Befruchtung. **Doppelte Befruchtung** findet man bei den Angiospermen.

Ist der Pollenschlauch der Angiospermen bis an den Eiapparat des weiblichen Gametophyten vorgedrungen (Abb. 3.103), entleert er seinen Inhalt in eine der beiden Synergiden, die dabei zerstört wird. Während nun der Pollenschlauchkern zugrunde geht, wandern die beiden Spermazellen bzw. ihre Kerne wahrscheinlich durch amöboide Bewegung weiter. Aus der Fusion eines Spermazellkerns mit der Eizelle entsteht die Zygote. Der andere Spermazellkern dringt in die Zentralzelle des Embryosacks ein und verschmilzt hier normalerweise mit dem sekundären Embryosackkern bzw. mit den beiden Polkernen. Daraus resultiert der triploide **Endospermkern**, der Ausgangspunkt des typischen Nährgewebes, dem triploiden Endosperm, der Samen der Angiospermen ist. Die seltenere Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit nur einem haploiden Kern in einem vierkernigen Embryosack führt zur Entstehung eines diploiden Endosperms. Da ein diploides Endosperm bei den Nymphaeales und Austrobaileales, nicht aber bei *Amborella* vorkommt, ist unklar, ob das Endosperm der

Angiospermen ursprünglich diploid oder triploid war. Ein Endosperm fehlt z. B. den Orchideen und bei den Onagraceae ist das Endosperm durch Vorhandensein nur eines Polkerns diploid.

Bei *Ephedra* und *Gnetum* entstehen durch doppelte Befruchtung zwei Zygoten, von denen sich aber meist nur eine weiterentwickelt.

### 3.5.5 Samen

Nach der Befruchtung entwickelt sich eine Samenanlage zum Samen, der meist aus der Samenschale, einem Nährgewebe und dem Embryo besteht. Die **Samenschale (Testa)** entsteht aus der Samenoberfläche unter Beteiligung der Integumente und kann sehr unterschiedlich ausgebildet sein. Am reifen Samen lässt sich äußerlich meist die Abrissstelle vom Funiculus, das **Hilum** (Samennabel), und bei Samen, die aus ana- oder campylo-tropen Samenanlagen hervorgehen, der das Leitbündel enthaltende Teil, die **Raphe**, erkennen (Abb. 3.110).

Bei den Cycadopsida und *Ginkgo* entwickeln sich die äußeren Bereiche der Samenschale zu einer fleischigen und häufig auffällig gefärbten **Sarcotesta** und die inneren Teile zu einer harten **Sclerotesta**. Die Samenschale der Coniferopsida exkl. Gnetales ist hart. Bei Angiospermen mit zwei Integumenten sind entweder beide oder nur ein Integument an der Bildung der Samenschale beteiligt. In beiden Fällen besteht wieder die Möglichkeit der Differenzierung der Samenschale in eine fleischige Sarcotesta und eine harte Sclerotesta (z. B. Magnoliaceae, Paeoniaceae, *Punica granatum*).

Die Samenschale kann zusätzlich zur Differenzierung in Sarco- und Sclerotesta besonders bei den Angiospermen vielfältig variieren. So können z. B. nur einige Bereiche einer sonst harten Samenschale fleischig sein. Entstehen diese Bereiche aus dem Übergang von Funiculus zu Integument, liegt ein **Arillus** vor, der den Samen entweder fast vollständig einschließt (z. B. *Euonymus*), zerschließt ist (z. B. *Myristica*; Abb. 19.158) oder als lufthaltiger Schwimmsack ausgebildet ist (z. B. *Nymphaea*; Abb. 3.111). Ist die Samenschale im Bereich der Mikropyle fleischig, spricht man von einer **Caruncula** (Abb. 3.110), ist sie im Bereich der Raphe fleischig, von einer **Strophiole**. Solche Anhangsgebilde sind als fett-, protein- bzw. zuckerreiche **Elaiosomen** (Abb. 3.111) für die Ausbreitung von Samen durch Ameisen wichtig (z. B. *Corydalis*, *Chelidonium*). Vielfach verschleimt die Samenschale (z. B. verschiedene Brassicaceae, *Linum*, Tomate, *Plantago*) und ist als **Myxotesta** ausgebildet. Aus einer trockenen Testa können auch Haare (z. B. *Epilobium*, Baumwolle) oder flügelartige Fortsätze (z. B. *Zanonia*) auswachsen (Abb. 3.111). In Schließfrüchten, wo die Schutzfunktion der Samenschale vielfach durch die Fruchtwand übernommen wird (z. B. Apiaceae, Asteraceae, Poaceae), ist die Samenschale häufig nur sehr dünn.

Die Größe von Samen schwankt beträchtlich. So wiegen die Samen der Seychellen-Nuss (*Lodoicea*: Areaceae) mehrere Kilogramm, während die winzigen Samen z. B. der Orchidaceae nur ein Gewicht von einigen Tausendstel Milligramm haben. Samengröße, -form und -oberfläche sind nur in Zusammenhang mit Samenausbreitung, Samenkeimung und Keimlingsetablierung zu verstehen.

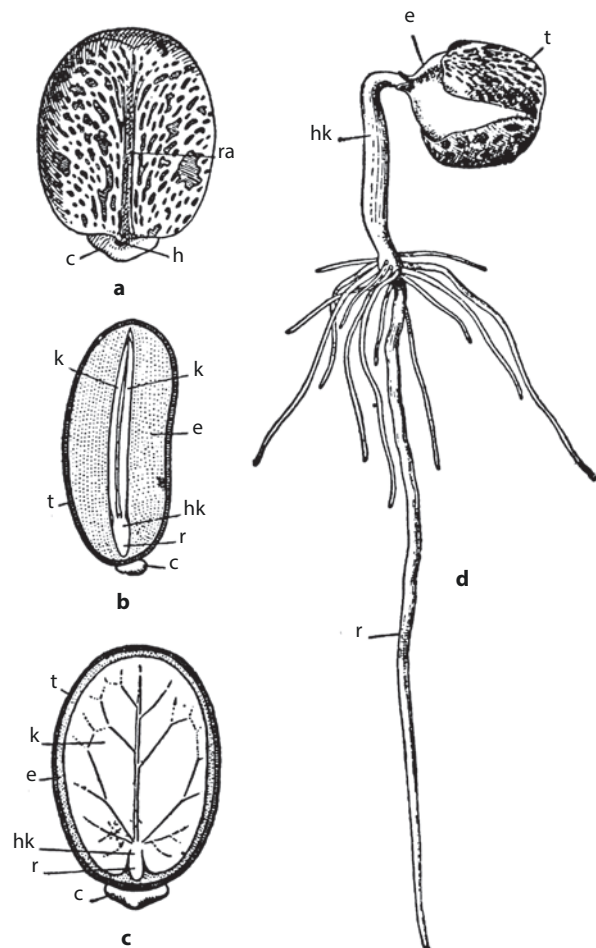
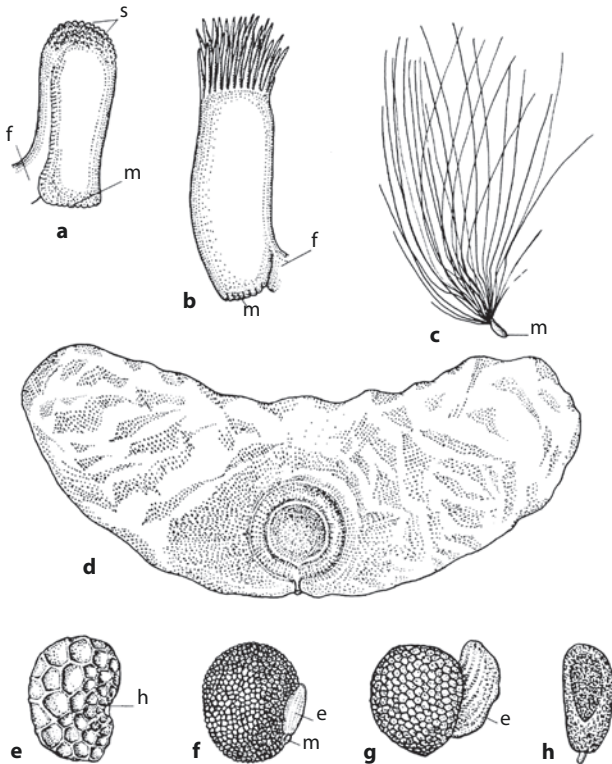


Abb. 3.110 Same und Keimung (*Ricinus communis*). a Ventralansicht. b Medianer, c transversaler Längsschnitt des Samens (A–C 2×). d Keimling (1×). – c Caruncula (Elaiosom), e Endosperm, h Hilum, hk Hypokotyl, k Kotyledonen, r Radicula, ra Raphe, t Testa. (Nach W. Troll)

Das Nährgewebe der Samen ist meist ein Endosperm. Bei den Gymnospermen entsteht das **primäre Endosperm** aus dem haploiden Gewebe des weiblichen Gametophyten. Das Nucellusgewebe ist im reifen Samen nur noch sehr zusammengedrückt erkennbar. Bei den Angiospermen entsteht das **sekundäre Endosperm** meist durch die Befruchtung des sekundären Embryosackkerns durch eine der zwei Spermazellen und ist damit triploid. Seltener entsteht ein diploides sekundäres Endosperm durch Befruchtung nur eines haploiden Kerns in vierkernigen Embryosäcken (s. Befruchtung). Der Nucellus ist entweder kaum noch oder überhaupt nicht mehr erkennbar.

Die Bildung des sekundären Endosperms der Angiospermen erfolgt entweder **nucleär** (zuerst freie Kernteilungen), **zellulär** (Zellwandbildung von Anfang an) oder **helobial** (oberer Teil des Embryosacks nucleär, unterer Teil zellulär). Bei manchen Samen, z. B. der Muskatnuss



■ **Abb. 3.111** Samen und ihre Entwicklung. **a, b** Samenanlagen unterschiedlichen Alters (70×). **c** Reifer Same (9×) von *Epilobium angustifolium*. Samen von **d** *Zanonja javanica* (Cucurbitaceae, geflügelt, 0,5×), **e** *Papaver rhoeas*, **f** *Pseudofumaria alba* und **g** *Chelidonium majus* mit Elaiosom sowie **h** *Nymphaea alba* mit sackartigem Arillus (vergrößert). – e Elaiosom, f Funiculus, h Hilum, m Mikropyle, s Anlage der Samenhaare. (a–c nach K. v. Goebel; d nach F. Firbas; e–h nach P.E. Duchartre)

und der *Areca*-Palme, wachsen vom Nucellus, und bei einigen Annonaceae von den Integumenten faltenartige Gewebewucherungen in das Endosperm hinein und zerfurchen es. Dadurch entsteht ein **ruminierendes Endosperm** (■ Abb. 19.158).

Außer dem sekundären Endosperm kann bei den Angiospermen auch der Nucellus als Nährgewebe dienen. Ein derartiges **Perisperm** findet sich zusätzlich zum Endosperm z. B. bei den Nymphaeaceae, Piperaceae (■ Abb. 19.160), Zingiberales und als alleiniges Nährgewebe bei den Caryophyllales im engeren Sinne. Schließlich besteht auch die Möglichkeit, dass die Nährstoffspeicherung vom Embryo selbst z. B. in den Keimblättern (Speicherkotyledonen) übernommen wird (z. B. Fabaceae, *Quercus*, *Juglans*, *Aesculus*) oder dass die Samen überhaupt kein Endosperm enthalten (z. B. Orchidaceae).

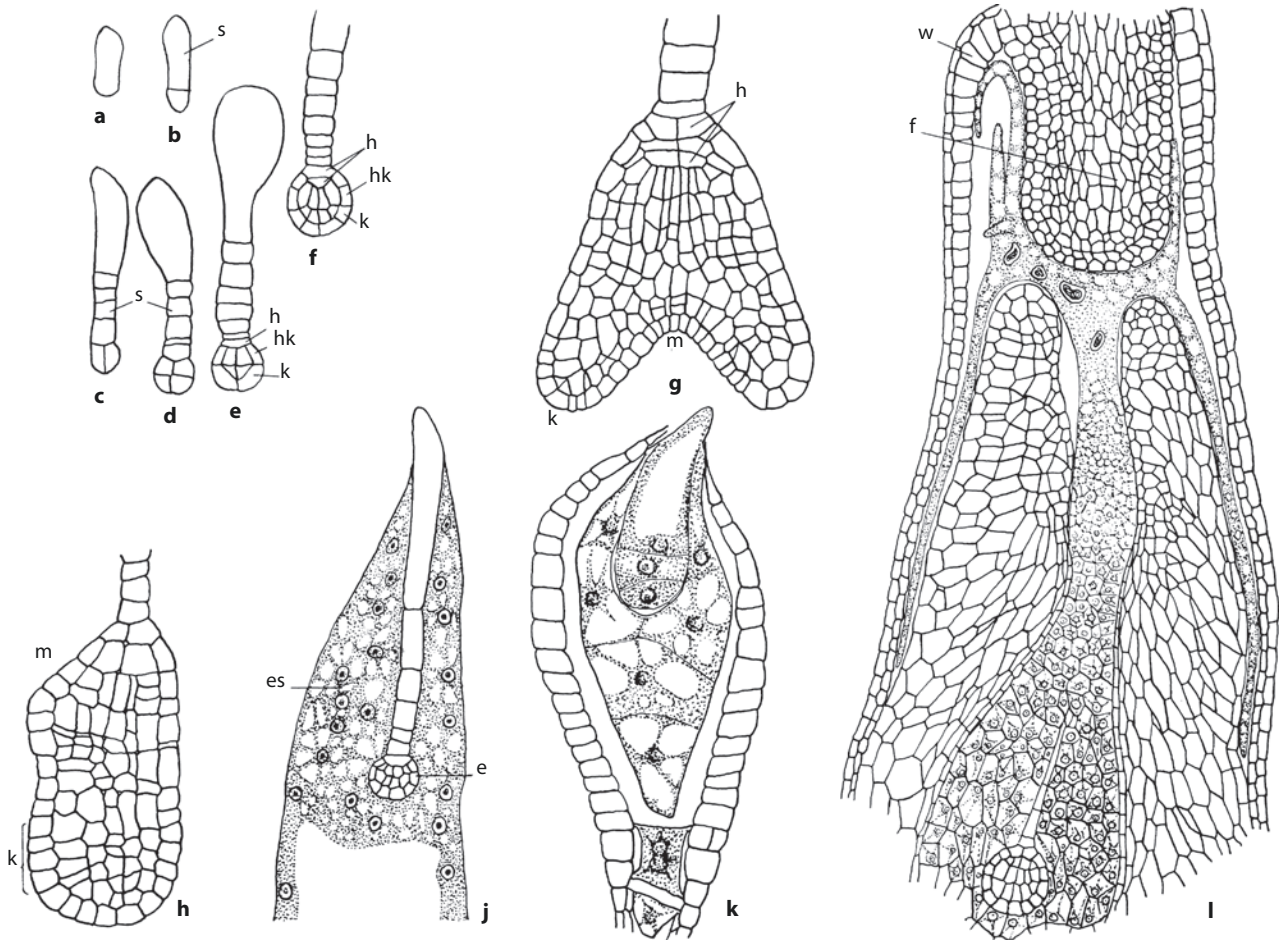
Die Nährstoffe der Samen sind entweder Stärke, Protein oder Öl im Zellinneren oder Reservecellulose in den Zellwänden. Demnach sind das Endosperm oder andere Speichergewebe eher mehlig wie bei den Gräsern, fettig wie bei *Cocos* oder hornartig bis steinig wie bei vielen Liliales und bei manchen Palmen (z. B. *Phytelephas*: „vegetabilisches Elfenbein“).

Die Entwicklung des **Embryos** aus der Zygote kann sehr unterschiedlich verlaufen (■ Abb. 2.3 und Abb. 3.112). Der fertige Embryo besteht meist aus dem **Suspensor** und dem Embryo im engeren Sinne. Dieser besteht aus der Wurzelanlage (**Radicula**), einem unterhalb der Keimblätter gelegenen Achsenabschnitt (**Hypokotyl**), den in unterschiedlicher Zahl vorhandenen Keimblättern (**Kotyledonen**) und dem Sprossmeristem (**Plumula**). Während der Entwicklung wird der eigentliche Embryo durch den Suspensor in das Nährgewebe hineingeschoben und der Suspensor ist im reifen Samen meist nicht mehr sichtbar.

Die fertigen Embryonen der Angiospermen können sehr unterschiedlich groß und differenziert sein. So sind die Embryonen z. B. bei den Orchidaceae nur wenigzellig und völlig ungegliedert. Schließlich kann die Embryobildung bei den Angiospermen auch ohne Befruchtung stattfinden (Agamospermie; ▶ Abschn. 17.1.3.3). Bei agamospermen Arten kann es selten auch zur Polyembryonie mit mehreren auskeimenden Embryonen pro Same kommen.

### 3.5.6 Früchte

Bei den Angiospermen sind die Samenanlagen in Karpelle eingeschlossen. So wie sich nach der Befruchtung die Samenanlagen zu den Samen entwickeln, entsteht aus den Karpellen sowie manchmal anderen Teilen der Blüte und der Blütenachse die **Frucht**, die einerseits die Samen bis zur Reife einschließt und andererseits deren Ausbreitung dient. Die Struktur der reifen Frucht hängt von der Struktur des Gynoeceums, der Anatomie der Fruchtwand und dem Öffnungsverhalten der Frucht bei der Reife ab. Gehen Früchte aus dem einzigen Karpell einer Blüte hervor, handelt es sich um **Einblatfrüchte**. **Chorikarpe Früchte** entstehen aus mehreren Karpellen eines chorikarpen Gynoeceums. Aus synkarpen Gynoeceen können unterschiedliche **synkarpe Früchte** entstehen. Die Fruchtwand (**Perikarp**) ist bei der Frucht reife in die äußere Epidermis und ihre Abkömmlinge (**Exokarp**), die innere Epidermis und ihre Abkömmlinge (**Endokarp**) und dazwischenliegende Zellschichten unterschiedlicher Zahl (**Mesokarp**) gegliedert. Das Endokarp kann in Form von fleischigen Haaren als **Pulpa** auch in die Ovarhöhle hineinwachsen (z. B. *Citrus*). Die unterschiedlichen Schichten der Fruchtwand werden allerdings vielfach auch anders definiert. Liegt z. B. bei Steinfrüchten ein mehrzellschichtiger Steinkern vor, wird dieser Teil der Fruchtwand häufig als Endokarp und der fleischige äußere Teil als Exokarp bezeichnet. Abhängig von fehlender bzw. wenigstens teilweise vorhandener Fleischigkeit des Perikarps kann zwischen **Trocken-** und **Saftfrüchten** unterschieden werden. Weiterhin ist zwischen Öffnungs- und Schließfrüchten zu differenzieren. **Öffnungsfrüchte** liegen vor, wenn sich



▣ **Abb. 3.112** Entwicklung von Embryo und sekundärem Endosperm bei den Angiospermen. **a–g** *Capsella bursa-pastoris*. **a** Zygote. **b–f** Entwicklung des Suspensors und jungen Embryos mit Hypophyse sowie den Anlagen von Hypokotyl und Kotyledonen. **g** Embryo mit Hypophyse, Keimblattanlagen und Apikalmeristem des Sprosses. **h** *Alisma plantago-aquatica*. Embryo mit Hypophyse, Keimblattanlagen und Apikalmeristem des Sprosses (etwa 200×). **j, k** Junger Embryo mit Suspensor im nucleären bzw. zellulären Endosperm (*Lepidium* sp. bzw. *Ageratum mexicanum*). **l** Längsschnitt eines jungen Samens von *Globularia cordifolia*. Aus dem Endosperm hat sich durch die Mikropyle ein schlauchförmig verzweigtes Haustorium entwickelt, das teils der Fruchtknotenwand, teils dem Funiculus anliegt. Im Embryosack ist auch der Embryo mit Suspensor erkennbar. – e Embryo, es Endosperm, f Funiculus, h Hypophyse, hk Hypokotyl, k Keimblattanlagen, m Apikalmeristem des Sprosses, s Suspensor, w Fruchtknotenwand. (a–h nach I. Hanstein und R. Souèges; j nach I.L.L. Guignard; k nach R.M.T. Dahlgren; l nach I.H. Billings)

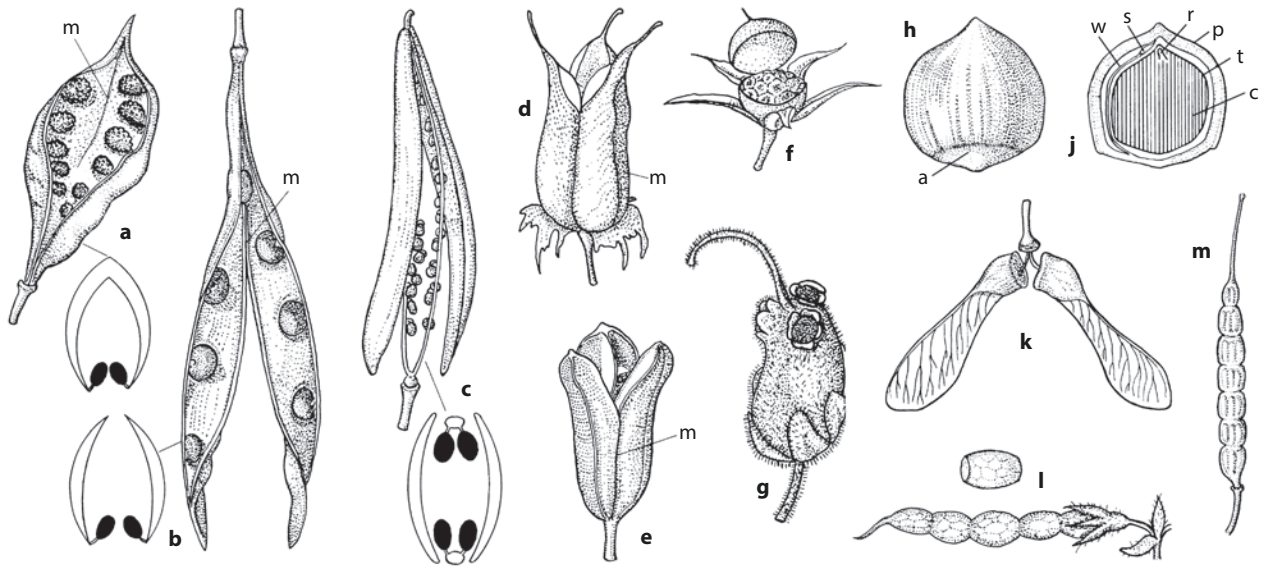
die Frucht bei der Reife öffnet und die Samen entlässt. **Schließfrüchte** öffnen sich nicht.

Die Vielfalt von Früchten als Ausbreitungseinheiten erhöht sich durch die mögliche Beteiligung anderer Organe oder Organteile als dem Gynoeceum an ihrem Aufbau sowie durch die Bildung von Fruchtbländen. Bei vielen Rosaceae kann der Blütenbecher (*Rosa*) oder die Blütenbasis (*Fragaria*) fleischig werden. An der Fruchtbildung beteiligt sein können das Perigon (z. B. fleischig im Fruchtstand von *Morus*; haarig bei *Eriophorum*), der Kelch (z. B. stark vergrößert und gefärbt bei *Physalis alkekengi*; als Pappus bei Valerianaceae und Asteraceae), Vor- und Tragblätter (z. B. flügelartig bei *Carpinus* oder *Humulus*, schlauchförmig bei *Carex*), Fruchtsiele (z. B. fleischig bei *Anacardium occidentale*) sowie Achsen- und Blattorgane der Fruchtstände (z. B. Cupula der Fagaceae, Fleischigkeit von Achse und Tragblättern bei *Ananas*).

Im Folgenden werden unterschiedliche Früchte im Wesentlichen funktionell nach ihrem Öffnungsverhalten und der anatomischen Struktur der Fruchtwand geordnet (▣ Abb. 3.113).

### 3.5.6.1 Öffnungsfrüchte

Bei **Balgfrüchten** ist das einzelne Karpell eines chorikarpen Gynoeceums bei der Reife meist trocken und öffnet sich entlang der Bauchnaht (**ventrizid**). Bei *Consolida* z. B. ist in der Blüte nur ein Karpell und dementsprechend ein Balg vorhanden. Bei z. B. *Paeonia*, *Delphinium*, *Trollius* oder *Spiraea* (▣ Abb. 19.198) entstehen in der Blüte zahlreiche Bälge, sodass man die Frucht auch als Sammelbalgfrucht bezeichnen kann.



■ **Abb. 3.113** Trockene Öffnungs- und Schließfrüchte. **a, b** Einblatfrüchte. **a** Balgfrucht (*Consolida regalis*; 4×). **b** Hülse (*Laburnum anagyroides*). **c–j** Synkarpe Früchte. **c** Schote (*Chelidonium majus*) (B, C 1×). **d** Septizide Kapsel (*Hypericum perforatum*). **e** Dorsizide Kapsel (*Iris sibirica*) (D, E 3×). **f** Deckelkapsel (*Anagallis arvensis*; 2×). **g** Porenkapsel (*Antirrhinum majus*; 0,75×). **h, j** Nuss von *Corylus avellana*. **h** Gesamtansicht, **j** Längsschnitt (H, J 1×). **k–m** Zerfallfrüchte. **k** Spaltfrucht (*Acer pseudoplatanus*, mit zwei einsamigen Teilfrüchten; 1×). **l** Gliederhülse (*Ornithopus sativus*, Einblatfrucht, mit einsamigen Bruchfrüchtchen). **m** Gliederschote (*Raphanus raphanistrum*; synkarpe Bruchfrucht). (L, M 0,67×.) – a Abbruchstelle, k Keimblatt, l Leitbündel zu den Samenanlagen, m dorsale Mittellinie der Karpelle, r Radicula, s verkümmerte Samenanlage, t Testa, w Fruchtwand. (a nach G. Beck-Mannagetta; b, d, e, h–m nach F. Firbas; c nach R. v. Wettstein; f, g nach A.F.W. Schimper)

**Hülsen** sind ebenfalls meist trocken und entstehen aus einem Karpell, öffnen sich aber an Bauch- und Rückenseite (**dorsizid**). Hülsen findet man z. B. bei den Leguminosen.

**Kapsel Früchte** sind meist trocken und entwickeln sich aus synkarpen Gynoeceen. Bei Öffnung der Früchte an den Grenzen benachbarter Karpelle liegen **septizide** (scheidewandspaltige) Kapseln vor. **Dorsizide** (**lokulizide**; rücken-, fachspaltige) Kapseln öffnen sich entlang des Karpellrückens. Bei **poriziden** Kapseln entstehen Poren als relativ kleine Öffnungen, und Querbrüche über eine gesamte synkarpe Frucht hinweg resultieren in **Deckelkapseln**. Je nach Mehr- oder Einfächrigkeit und der Art des Öffnens unterscheidet man dementsprechend verschiedene Kapselarten (■ Abb. 3.113). Zu den Kapseln gehört auch die **Schote** der Brassicaceae (■ Abb. 19.211). Sie besteht aus zwei miteinander verwachsenen Karpellen, die sich klappig von ihren placententragenden Rändern ablösen, zwischen die eine „falsche“ Scheidewand gespannt ist. Auch die Katapultfrucht von *Geranium* (■ Abb. 19.206) ist eine Kapsel. Fleischige Kapsel Früchte sind besonders in den Tropen häufig. Mitteleuropäische Beispiele sind *Euonymus* und die Explosionsfrüchte von *Impatiens*.

### 3.5.6.2 Schließfrüchte

**Nüsse** bzw. **Nüsschen** mit vollständig holzigem Perikarp und ohne Öffnung können sowohl aus den einzelnen Karpellen eines chorikarpen Gynoeceums (Nüsschen, z. B. *Anemone*, *Ranunculus*) als auch aus einem synkarpen Gynoeceum entstehen (Nüsse, z. B. *Betula*, *Ulmus*, *Fraxinus*). Bei den Nüsschen von *Clematis* und *Pulsatilla* ist der sich verlängernde fedrige Griffel und bei *Geum* ein widerhakiger Griffel an der Ausbreitung beteiligt. Diese Funktion wird bei vielen Dipsacaceae vom Außenkelch übernommen (■ Abb. 19.245). Eng aneinandergedrückt sind die Samenschale und die Fruchtwand bei den **Karyopsen** der Poaceae (■ Abb. 19.176) und den **Achänen** der Asteraceae (■ Abb. 19.238), die ebenfalls Nüsse sind. In Sammelnussfrüchten können mehrere Nüsschen eines chorikarpen Gynoeceums z. B. durch eine fleischige Blütenbasis (*Fragaria*) oder einen fleischigen Blütenbecher (*Rosa*) zusammengehalten werden (■ Abb. 19.198).

Zu den trockenen Schließfrüchten gehören auch die **Zerfallfrüchte**. Bei den aus einem synkarpen Gynoeceum entstehenden **Spaltfrüchten** lösen sich die vielen (z. B. *Malva*) oder nur zwei (z. B. *Acer*; ■ Abb. 3.113) Teilfrüchte (**Merikarp**) septizid voneinander. Bei den

meisten Apiaceae (■ Abb. 19.244) bleiben die zwei Teilfrüchte an einem zentralen Fruchthalter (Karpophor) stehen. Quer oder längs zerbrechende Karpelle kennzeichnen die **Bruchfrüchte**. Diese können entweder aus synkarpen Gynoeceen (z. B. die quer zerbrechenden **Gliederschoten** einiger Brassicaceae, ■ Abb. 3.113, und die längs zerbrechenden und senkrecht dazu spaltenden **Klausenfrüchte** vieler Lamiaceae und Boraginaceae, ■ Abb. 19.226 und 19.231) oder aus dem einzigen oder den einzelnen Karpellen eines chorikarpen Gynoeceums (z. B. quer zerbrechende **Gliederhülsen** einiger Leguminosen; ■ Abb. 3.113) entstehen.

Steinfrüchte sind dadurch charakterisiert, dass die äußeren Teile des Perikarps fleischig und die inneren holzig werden. Aus nur einem Karpell entsteht z. B. die Steinfrucht von *Prunus* (Kirsche, Pflaume usw.; ■ Abb. 19.198). Synkarpe Steinfrüchte bilden z. B. *Olea* oder *Sambucus*. Bei *Cocos* ist das Mesokarp faserig und lufthaltig (■ Abb. 19.172) und ermöglicht den Früchten effektive Ausbreitung durch Wasser. Brombeere und Himbeere haben Sammelsteinfrüchte.

**Apfel Früchte** (z. B. *Malus*; ■ Abb. 19.198) gehen aus einem unterständigen synkarpen Gynoeceum hervor. Die Außenteile ihres Perikarps sind fleischig, die Innenteile papierartig oder ledrig.

Fleischigkeit des gesamten Perikarps kennzeichnet **Beeren**. Viele Annonaceae, *Actaea* oder die Dattel haben Einblattbeeren. Synkarpe Beerenfrüchte findet man z. B. bei *Ribes*, *Vitis*, *Vaccinium*, *Atropa* oder *Convallaria*. Die Zitrusfrüchte haben eine fleischige Pulpa. Ist die Außenwand der Beere wie bei Gurke und Kürbis (Cucurbitaceae; ■ Abb. 19.201) ziemlich hart, wird manchmal auch von Panzerbeeren gesprochen.

### 3.5.6.3 Fruchtstände

Auch ganze Fruchtstände können Ausbreitungseinheiten sein. Beispiele hierfür sind Maulbeere und Feige (letztere mit krugförmigen Blüten- und Fruchtständen) sowie andere Gattungen der Moraceae (■ Abb. 19.199) oder *Ananas* mit fleischigem Perianth, Blütenachsen und Früchten. Bei *Tilia* werden mehrere Nüsse durch ein als Flügel dienendes Vorblatt zusammengehalten (■ Abb. 19.213), bei *Arctium* dient ein sich nichtöffnendes Köpfchen mit widerhakigen Involucralblättern als Ausbreitungseinheit. Schließlich kann auch das gesamte oberirdische Sprosssystem einer Pflanze als Steppenroller zur Ausbreitungseinheit werden, wenn es sich an der Basis löst, durch den Wind bewegt wird und dabei die Früchte verliert. Hierbei hilft eine steif-kugelige Form der Pflanze.

### 3.5.7 Samen- und Fruchtausbreitung

Die räumliche Verteilung von Ausbreitungseinheiten (**Diasporen**) erfüllt verschiedene Funktionen. Bei der Kolonisierung neuer, d. h. vom Mutterindividuum

nicht besiedelter Standorte ist die Ausbreitung über kurze Entfernungen für den Erhalt einer Population und die Ausbreitung über größere Entfernungen für die Gründung neuer Populationen wichtig. Durch die Ausbreitung vom Mutterindividuum weg wird intraspezifische Konkurrenz mit dem Mutterindividuum und mit den Geschwisterindividuen verringert. Allerdings gelangt die Mehrheit der Ausbreitungseinheiten fast immer in die unmittelbare Nähe der Mutterpflanze (► Abschn. 17.1.3.4). Die Ausbreitung von Diasporen kann auch als Strategie der Vermeidung von Herbivoren und Pathogenen betrachtet werden, deren Verhalten dichteabhängig ist, und schließlich ist Diasporenausbreitung auch eine Komponente des Genflusses innerhalb und zwischen Populationen.

In der folgenden Übersicht verschiedener Ausbreitungsmechanismen ist zu berücksichtigen, dass Spezialisierung in diesem Bereich vielfach geringer ist als bei der Bestäubung. Dementsprechend sind viele Diasporen **polychor** und werden auf verschiedene Weise ausgebreitet. Verschiedene Möglichkeiten der Ausbreitung werden auch durch die Differenzierung der Diasporen innerhalb eines Individuums (**Heterospermie**, **Heterokarpie**) erreicht. So gibt es in den Köpfchen mancher *Leontodon*-Arten Achänen mit und ohne Pappus und bei verschiedenen Asteraceae haben die äußersten Achänen keinen Pappus und werden zusätzlich von den sie umschließenden Involucralblättern in den reifen Köpfchen zurückgehalten. Manche Pflanzen deponieren viele oder alle ihre Früchte in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft, z. B. durch aktives Wachstum in Felsspalten (*Cymbalaria muralis*) oder durch Versenken in den Boden (z. B. Erdnuss, *Arachis hypogaea*, *Trifolium subterraneum*). Die Früchte bzw. Teilfrüchte von *Stipa* und *Erodium* (■ Abb. 15.32) bohren sich nach der Ausbreitung in den Boden. Der Ausbreitung über größere Entfernungen entgegenstehende Mechanismen findet man gehäuft bei Pflanzen arider Gebiete.

Die Beobachtung von Ausbreitungsphänomenen ergibt meist, dass die von der Mehrheit der Diasporen eines Individuums überwundenen Distanzen eher gering sind und vielfach nur im Bereich weniger Meter liegen. Eine ausnahmsweise stattfindende Ausbreitung von Diasporen über wirklich große Entfernungen ist jedoch von großer evolutionärer Bedeutung. Dieses zeigt sich z. B. in der relativ schnellen Besiedlung auch abgelegener ozeanischer Inseln durch viele Arten. Molekulare Methoden der Verwandtschaftsanalyse zeigen darüber hinaus zunehmend häufig, dass geografisch weit voneinander entfernt lebende Pflanzentaxa sehr eng miteinander verwandt sein können und ihre Verbreitungsgebiete durch Fernausbreitung (engl. *long distance dispersal*) erreicht haben.

Tier-, Wind-, Wasser- und Selbstausbreitung sind die wichtigsten Ausbreitungsmechanismen. Die Ausbreitung durch Tiere (**Zoochorie**) kann unterschiedliche Formen annehmen. Bei der **Endozoochorie** werden Diasporen gefressen und wieder ausgeschieden und dadurch ausgebreitet.

Voraussetzung für Endozoochorie ist, dass die Diasporen über Lockmittel (Nahrungsstoffe wie Kohlenhydrate, Proteine, Fette und Öle wie auch Vitamine, organische Säuren, Mineralstoffe), Reizmittel (z. B. Farbe und Duft) und Schutzeinrichtungen (Sclerotesta, harte Perikarpteile) gegen die Zerstörung der Samen im Kauapparat oder Darm des ausbreitenden Tiers verfügen. Sowohl Samen als auch Früchte können diesen Bedingungen entsprechen. Während fleischige Samen oder Früchte meist rasch gefressen werden, eignen sich tro-

ckene auch zur Vorratsbildung. Ursprünglich waren wohl Fische und Reptilien wichtige Samen- (und Frucht-)ausbreiter (Ichthyo-, Saurochorie), später kamen dann Vögel (Ornithochorie) und Säugetiere hinzu. Ähnlich wie bei der Bestäubung ist es auch bei der Endozochorie vielfach zu einer engen Bindung zwischen Pflanze und Tier gekommen. Dementsprechend lassen sich bei fleischigen Diasporen je nach Hauptausbreiter charakteristische Merkmalsyndrome erkennen. Bei Vogelausbreitung sind die Diasporen meist grell- bzw. kontrastfärbig (rot, gelb, glänzend schwarz), duftlos, mäßig groß bis klein, weichschalig und nicht abfallend. Beispiele hierfür sind fleischige Samen (*Magnolia*, *Paeonia*), Steinfrüchte (*Prunus avium*, *Ligustrum*, *Olea*, *Sambucus*), Beeren (*Ribes*, *Vitis*, *Vaccinium*), Sammelfrüchte (*Rosa*, *Rubus*) und Fruchtstände (*Morus*). Säugetiere sind besonders in den Tropen für die Endozochorie wichtig. Wegen ihrer andersartigen Sinnesleistungen und Mundwerkzeuge sind die Diasporen bei Säugetierausbreitung meist nicht so auffällig gefärbt, dafür aber stark duftend, oft größer, hartschaliger und von der Pflanze abfallend. Hierher gehören z. B. die Steinfrüchte von *Prunus persica*, viele Apfelfrüchte, vielfach relativ hartschalige Beeren (Kakao, *Citrus*, Kaki, Cucurbitaceae, Banane) und Fruchtstände (*Ficus*, *Artocarpus*). Fledermausfrüchte sind ähnlich, bleiben aber in exponierter Lage an der Pflanze hängen (Mango).

Auch bei trockenen Diasporen findet man kleinere, die besonders von körnerfressenden Vögeln ausgebreitet werden, und größere (z. B. *Quercus*, *Fagus*, *Corylus*, *Juglans*), die vor allem von Nagetieren gesammelt und gehortet werden, wobei immer ein Teil dem Verzehr entgeht.

Ameisenausbreitung (**Myrmekochorie**) beruht darauf, dass verschiedene Ameisenarten solche Samen und Früchte aufnehmen und verschleppen, an denen Lock- und Nährstoffe enthaltende Anhängsel (Elaiosomen) ausgebildet sind.

Die Elaiosomen können aus verschiedenen Samenteilern (z. B. *Asarum*, *Chelidonium*, *Corydalis*, *Viola*-Arten, *Cyclamen purpurascens*, *Melampyrum*, *Allium ursinum*, *Galanthus nivalis*) oder an Nussfrüchten oder Klausen entstehen (z. B. *Anemone nemorosa*, *Hepatica*, *Lamium*, *Knautia*). Myrmekochore sind hauptsächlich in temperaten Laubwäldern und in australischen und anderen Trockengebieten anzutreffen. Wie ein Vergleich nahe verwandter Arten ohne und mit Myrmekochorie zeigt, sind auch andere Merkmale mit dieser Ausbreitungsform verbunden. So hat *Primula elatior* ohne Elaiosomen eine langsame Samenreife in steif aufrechten Schüttelkapseln mit vertrockneten Kelchen auf langen Schäften, und *P. vulgaris* mit Elaiosomen hat eine schnelle Samenreife in schlaff am Boden liegenden Kapseln mit einem grünen, assimilierenden Kelch auf kurzen Schäften.

Die Samen einiger tropischer Fabaceae mit rot-schwarz kontrastierender Farbe scheinen Arillen zu imitieren und könnten somit als Täuschdiasporen interpretiert werden.

**Epizochorie** liegt vor, wenn sich Diasporen auf unterschiedlichste Art an die Oberfläche von Tieren anheften.

Während die Samen vieler Sumpf- und Wasserpflanzen wegen ihrer geringen Größe zusammen mit Schlamm z. B. an Wasservögeln haften und weltweit verschleppt werden können, ist diese Möglichkeit bei Samen oder Früchten, die in feuchtem Zustand klebrig-schleimig werden (z. B. *Plantago*, *Juncus*) noch verbessert. Vielfach bleiben Diasporen mit Drüsenhaaren (z. B. *Salvia glutinosa*), besonders aber mit Wider-

haken an Tieren hängen. Kletteinrichtungen können als Haare oder Emergenzen der Karpelle auftreten (z. B. *Medicago*, *Circaea*, *Galium aparine*) oder aus Griffeln (z. B. *Geum urbanum*), Kelch- (und Außenkelch) bzw. Köpfchenhüllblättern (z. B. *Arctium*, *Xanthium*) entstehen. Während die zarter gebauten Klettfrüchte besonders im Fell kleiner Tiere ausgebreitet werden, sind die besonders robusten Trampelkletten (z. B. *Tribulus*, viele Pedaliaceae) an Anheftung und Transport an den Füßen großer Huftiere angepasst. Eine besondere Form der Ausbreitung durch Tiere findet man bei Tierballisten. Ihre elastischen Sprossachsen bleiben an vorbeistreichenden Tieren hängen und katalysieren beim Zurückschnellen Samen und Früchte (z. B. verschiedene Kapselträger, Lamiaceae, *Dipsacus*).

In der jüngsten Erdgeschichte ist der Mensch als wichtiger Faktor der Diasporenausbreitung in Erscheinung getreten (**Anthropochorie**). Viele Unkräuter wurden besonders mit Saatgut, Wolle und Viehfutter unabsichtlich verschleppt und Kulturpflanzen wurden absichtlich weltweit verbreitet. Als Ergebnis dominieren Anthropochore in manchen Gegenden (z. B. in Teilen Neuseelands oder Kaliforniens) die dortige Flora.

Windausbreitung (**Anemochorie**) kann mittelbar sein, indem Diasporen aus Früchten an beweglichen Achsen ausgeschüttelt werden (z. B. Samen aus Kapseln: *Papaver*; Achänen aus Köpfchen: *Bellis*), oder unmittelbar, indem die Diasporen verblasen werden.

In der zweiten Gruppe findet man winzige und leichte Körnchenflieger (z. B. *Orobanchae*, Orchideen), Blasenflieger (z. B. ballonartige Kelche bei *Trifolium fragiferum*), Haarflieger (z. B. Samenhaare, Federschwänze aus Griffeln: *Clematis*; Grannen: *Stipa*; Pappushaare: Asteraceae), Flügelflieger (Samen, geflügelte Nüsse, Spaltfrüchte: *Acer*; Fruchtstände: *Tilia*; Außenkelchschirme: *Scabiosa*) und Steppenroller.

Wasserausbreitung (**Hydrochorie**) besteht meist im Transport von Diasporen durch Wasser. Bei Regenballisten wird die Kraft fallender Regentropfen beispielsweise durch schaufelartig geformte und an federnden Stielen sitzende Früchte in eine Schleuderbewegung übertragen, wobei Samen aus Schötchen (z. B. *Iberis*, *Thlaspi*) oder Klausen aus Kelchen (z. B. *Prunella*, *Scutellaria*) ausgeworfen werden. Die Samen werden durch Regentropfen allerdings auch direkt aus entsprechend gebauten Früchten herausgeschleudert.

Feuchtigkeit kann z. B. bei *Sedum acre* und vielen Aizoaceae zur hydrochastischen Öffnung von Kapseln führen. Bei eigentlichen Schwimmern wird die Schwimmfähigkeit dadurch erreicht, dass die Diasporen unbenetzbar sind oder Luftsäcke (z. B. an den Samen von *Nymphaea*, Schläuche verschiedener *Carex*-Arten) oder ein Schwimmgewebe bilden (z. B. *Cocos*, *Iris pseudacorus*, *Potamogeton*, *Cakile maritima*).

Bei Selbstausbreitung (**Autochorie**) sind keine von außen einwirkenden Kräfte am Ausbreitungsvorgang beteiligt.

Während viele Diasporen einfach zu Boden fallen (**Barochorie**), werden sie von Selbststreuern aktiv ausgeschleudert. Die Mechanismen



beruhen auf Turgor (z. B. bei den Explosionskapseln von *Impatiens*, Rückstoßschleudern von *Oxalis* und der ihre Samen bis über 12 m weit herausschießenden Spritzgurke, *Ecballium*; ■ Abb. 15.31) oder hygroskopischen Bewegungen (z. B. Torsion bei Kapseln: *Dictamnus*; Katalpulkapseln bei *Geranium*; Quetschschleudern bei verschiedenen *Viola*-Arten). Autochor bzw. achor sind auch solche Arten, bei denen Diasporen direkt neben der Mutterpflanze im Boden versenkt werden (*Cymbalaria muralis*, *Arachis hypogaea*).

Alle genannten samen- und fruchtbiologischen Differenzierungen können am besten in Zusammenhang mit dem Lebensraum der Arten verstanden werden. Dies wird z. B. daran deutlich, dass in mitteleuropäischen Laubwäldern in der niedrigen Krautschicht Myrmekochorie dominiert, bei höheren Stauden Epizoochorie, in der Strauchschicht Endozoochorie und in der Baumschicht Anemochorie, was der vertikalen Verteilung der Ausbreitungsmedien (Ameisen, Säugetiere, Vögel, Wind) entspricht.

Auch wenn die Gymnospermen keine Früchte bilden, können bei den Coniferopsida inkl. Gnetales nicht vom Samen gebildete Strukturen an dessen Ausbreitung durch Wind oder Tiere beteiligt sein. Die z. B. bei *Pinus* vorhandenen Samenflügel sind keine Bildungen der Samenschale, sondern der Samenschuppe (■ Abb. 19.148). Fleischige Strukturen entstehen bei den Coniferopsida dadurch, dass entweder fast der gesamte weibliche Zapfen außer den Samen fleischig wird (z. B. *Juniperus*; ■ Abb. 19.150), dass eine fleischige Samenschuppe als Epimatium den Samen einhüllt oder Teile der Zapfenachse fleischig werden (Podocarpaceae), oder dass Auswüchse der Achse unterhalb des Samens den Samen einhüllen (z. B. *Taxus*; ■ Abb. 19.151). Bei den Gnetales wird die Funktion der Samenschale von dem Brakteenpaar, das die Samenanlage direkt umgibt und in jedem Fall hart wird, übernommen. Das äußere Brakteenpaar kann fleischig werden (*Gnetum*) bzw. zu Flügeln auswachsen (*Welwitschia*). Bei *Ephedra* mit nur einem die Samenanlagen umgebenden Brakteenpaar können andere Brakteen des Blütenstands fleischig werden und Teil der Ausbreitungseinheiten sein.

### 3.5.8 Samenkeimung

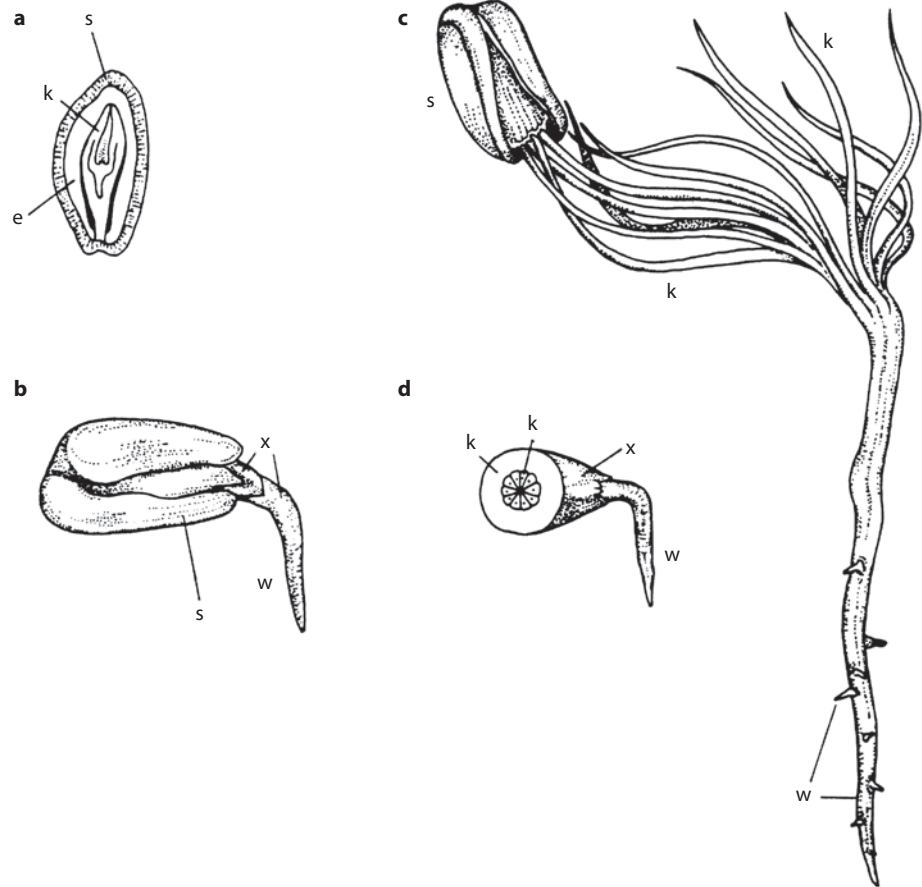
Durch die Ausbreitung gelangen Samen, nackt oder von der Fruchtwand umhüllt, auf oder in die obersten Bodenschichten. Hier erfolgt unter geeigneten Bedingungen (► Kap. 13) und nach Überwindung einer eventuell vorhandenen **Samenruhe** (Dormanz) die Kei-

mung wenigstens einiger Samen. Ein Teil der Samen, insbesondere von Arten früher Sukzessionsstadien, kann aber auch ungekeimt im Boden verbleiben und seine Keimfähigkeit über teilweise beträchtlich lange Zeiträume (nachgewiesenermaßen bis 1700 Jahre z. B. bei *Chenopodium album* und *Spergula arvensis*) beibehalten. So entstehen teilweise sehr große **Bodensamenbanken**. Bei der Keimung nimmt der Same Wasser auf und quillt und die inneren Gewebe sprengen die Samenschale (oder auch Fruchtwand). Gleichzeitig beginnt der Embryo zu wachsen und das Nährgewebe abzubauen. Dabei scheiden besonders die Keimblätter Enzyme ab und bleiben wenigstens eine Zeit lang innerhalb der Samenschale. Da der Embryo immer so im Samen liegt, dass die Radicula der Mikropyle zugewandt ist, tritt bei der Keimung immer zuerst die Keimwurzel mit dem Hypokotyl durch die Mikropyle aus dem Samen aus (■ Abb. 3.110 und 3.114). Bei der **epigäischen** Keimung werden danach die Keimblätter aus der Samenschale herausgezogen und durch Streckung des Hypokotyls über den Boden gehoben. Bei der **hypogäischen** Keimung bleiben die großen, oft nährstoffspeichernden Keimblätter innerhalb der Samenschale und nur das Epikotyl tritt aus dem Boden heraus (z. B. *Vicia faba*, *Pisum*, *Quercus*, *Juglans*). Viele Einkeimblättrige verhalten sich ähnlich. Ihr einziges Keimblatt ist häufig als Saugorgan ausgebildet und baut innerhalb des Samens die Nährstoffe ab.

Die Ausbreitungs- und Keimungsbiologie vieler Arten weist Besonderheiten auf. So müssen z. B. die endospermlosen Samen der Orchidaceae bei der Keimung Kontakt mit Mykorrhizapilzen haben, bei Wurzelparasiten mit ebenfalls häufig sehr kleinen Samen (z. B. *Orobancha*) müssen die Samen zur Keimung an die Oberfläche von Wirtswurzeln gelangen und bei Sprossparasiten müssen die Samen bzw. Früchte über Eigenschaften wie Klebrigkeit (z. B. *Viscum*) verfügen, die es ihnen ermöglicht, an den Achsen ihres Wirts zu haften. Ähnliches gilt auch für Epiphyten, die entweder durch Kleinheit der Samen (z. B. Bromeliaceae) oder Klebrigkeit der Samen und Früchte (z. B. *Rhipsalis*) haften.

Ungewöhnlich ist die Samenkeimung bei viviparen Vertretern der als Mangrove bezeichneten tropischen Küstengehölze wie die Gattung *Rhizophora* (■ Abb. 19.189). In ihren einsamigen Früchten keimt der Same bereits auf der Mutterpflanze und der Embryo wächst mit der Radicula und dem mächtig entwickelten, bis 1 m langen, keulenförmigen Hypokotyl aus der Frucht heraus. Bei der Reife lösen sich Radicula, Hypokotyl und Plumula von den Keimblättern und der Frucht und fallen herab. Dabei verankert sich der Embryo dank seines beträchtlichen Gewichts im Boden oder wird verspült und wurzelt, wenn der Standort trockenfällt.

**Abb. 3.114** Same und Samenkeimung bei Coniferopsida (*Pinus pinea*). **a** Same (Längsschnitt). **b–d** Samenkeimung. Embryo bzw. Keimling mit Kotyledonen, Hypokotyl, Haupt- und Nebenwurzeln. – e primäres Endosperm, k Kotyledonen, s Samenschale, w Haupt- und Nebenwurzeln, x ausgestülpter und zerrissener Embryosack. (Nach I. Sachs)



## Quellenverzeichnis

- von Goethe JW (1790) Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Ettingersche Buchhandlung, Gotha
- Haberlandt G (1884) Physiologische Pflanzenanatomie. Engelmann, Leipzig
- Häckel E (1866) Generelle Morphologie der Organismen, Bd 2. Reimer, Berlin.
- Leins P (2000) Blüte und Frucht – Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart
- Owen R (1848) On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. John van Voorst, London
- Remane A (1952) Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Geest & Portig, Leipzig
- Schwendener S (1874) Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Engelmann, Leipzig
- Sprengel CK (1793) Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Vieweg sen., Berlin
- Zimmerman W (1965) Die Telomtheorie. Gustav Fischer, Stuttgart

## Weiterführende Literatur

- Barkoulas M, Galinha C, Grigg SP, Tsiantis M (2007) From genes to shape: regulatory interactions in leaf development. *Curr Opin Plant Biol* 10:660–666
- Barnett JR, Bonham VA (2004) Cellulose microfibril angle in the cell wall of wood fibres. *Biol Rev Camb Philos Soc* 79:461–472
- Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot (Lond)* 99:375–407
- Bell AD (1991) Plant form. Oxford University Press, Oxford
- Carlquist S (2001) Comparative wood anatomy, 2. Aufl. Springer, Berlin
- Carlsbecker A, Helariutta Y (2005) Phloem and xylem specification: pieces of the puzzle emerge. *Curr Opin Plant Biol* 8:512–517
- Corner EJH (1976) The seeds of the dicotyledons. Cambridge University Press, Cambridge
- Davis GL (1966) Systematic embryology of the angiosperms. Wiley, New York
- Endress PK (1996) Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge (paperback ed. with corrections)
- Erdtman G (1966) Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms. Almqvist & Wiksell, Stockholm
- Eschrich W (1995) Funktionelle Pflanzenanatomie. Springer, Berlin
- Evert RF, Eichhorn SE (2006) Esau's plant anatomy. Wiley & Sons, New York
- Gifford EM, Foster AS (1989) Morphology and evolution of vascular plants, 3. Aufl. Freeman, New York
- Groover A, Robischon M (2006) Developmental mechanisms regulating secondary growth in woody plants. *Curr Opin Plant Biol* 9:55–58

- Harder LD, Barrett SCH (2006) Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press, Oxford
- Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS (1992) Comparative embryology of angiosperms. Springer, Berlin
- Leins P, Erbar C (2010) Flower and fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology, 2. Aufl. Schweizerbart, Stuttgart
- Metcalf CR, Chalk L (1979ff) Anatomy of the dicotyledons, 2. Aufl. Clarendon, Oxford
- Nogueira FT, Sarkar AK, Chitwood DH, Timmermans MC (2006) Organ polarity in plants is specified through the opposing activity of two distinct small regulatory RNAs. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 71:157–164
- Owen R (1848) On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. Van Voors, London
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) The natural history of pollination. Timber, Portland
- Punt W, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A (1994) Glossary of pollen and spore terminology. LPP Foundation, Utrecht
- Remane A (1952) Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Geest & Portig, Leipzig
- Richards AJ (1997) Plant breeding systems, 2. Aufl. Chapman & Hall, London
- Schweingruber FH, Börner A, Schulze E-D (2008) Atlas of woody plant stems. Springer, Heidelberg
- Sieburth LE, Deyholos MK (2006) Vascular development: the long and winding road. *Curr Opin Plant Biol* 9:48–54
- Sporne KR (1974a) The morphology of gymnosperms, 2. Aufl. Hutchinson, London
- Sporne KR (1974b) The morphology of angiosperms. Hutchinson, London
- Troll W (1937–1943) Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Borntraeger, Berlin
- Van der Pijl L (1982) Principles of dispersal in higher plants, 3. Aufl. Springer, Berlin
- Weberling F (1981) Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Ulmer, Stuttgart
- Zimmermann W (1965) Die Telomtheorie. Fischer, Stuttgart

### Internetadresse

- Farabee MJ (1992–2007) On-line biology book. <http://www2.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/biobooktoc.html>. Zugegriffen am 26.03.2019