

Bau und Funktion der Pflanzen - Abbildungstexte

1. Einleitung

Abb. 3-2: Zunehmende Integration von Strukturen und Funktionen in Pflanzen. Von unten nach oben:

- Elektronen eines Pigmentmoleküls im Grundzustand und im angeregten Zustand.
- Membran mit Lipid- und Protein-Molekülen.
- Vereinfachtes Schema einer kompartimentierten Pflanzenzelle; die Pfeile zeigen Koordinationen durch Transportprozesse zwischen den Kompartimenten an. C, Cytoplasma; Ch, Chloroplast; ER, Endoplasmatisches Reticulum; K, Kern; M, Mitochondrien; Th, Thylakoid; V, Vakuole.
- Zellen in einem Gewebe; die Pfeile geben Transportwege wieder. A, Apoplast; S, Symplast; V, Vakuole.
- Panaschierte Pflanze als Beispiel für die Wechselwirkungen zwischen Geweben in einem Organ; die weißen Blattteile müssen durch Photosynthese der grünen Blattteile ernährt werden.
- Junge Gerstenpflänzchen; die Pfeile zeigen Koordinationen durch Transport innerhalb der ganzen Pflanze und Wechselwirkungen mit der Umgebung an.
- Das Ökosystem des tropischen Regenwalds.

Abb. 1-14: Domänen (ARCHAEA, BACTERIA, EUCARYA) und Reiche (z. B. Plantae, Fungi, Animalia) der Organismen.

Abb. 3-3: Skalierungsebenen biologischer, vornehmlich pflanzlicher Prozesse in Raum und Zeit und Stufenleiter der Betrachtung mit den großen Disziplinen biologische Physik, Zellbiologie, organismische Biologie und Ökologie/Geobotanik.

2. Cytologie

Abb. 1-2: Schema einer Bakterienzelle.

Abb. 1-11: Kompartimentierungsschema der Eukaryontenzelle nach E. SCHNEPF mit wässrigen Phasen und drei plasmatischen Phasen: nucleocytoplasmatische Mischphase, Mitoplasma (= „Matrix“ der Mitochondrien) und Plastoplasma (= „Stroma“ der Chloroplasten). Ch, Chloroplast; D, Dictyosom; ER, Endoplasmatisches Reticulum; M, Mitochondrium; N, Zellkern (Nucleus); V, Vakuole.

Abb. 1-12: Phagocytose eines Nahrungspartikels.

Abb. 4-1: Membranmodell nach SINGER und NICOLSON.

Abb. 4-2: Schematischer Bauplan einer Transmembranhelix mit einem hydrophoben Kernbereich, einem Bereich aromatischer Aminosäuren zur Verankerung und geladenen Aminosäuren im Grenzbereich zwischen Membran und wässriger Lösung. (Nach DE PLANQUE und KILLIAN, 2003).

Abb. 4-4: Konfokalmikroskopische Aufnahmen von Schließzellen von *Vicia faba*, die entweder den GFP-markierten Kaliumkanal KAT1 oder die H⁺-ATPase aus *Arabidopsis* exprimieren. Der Kanal bildet ein streifenförmiges Muster (links), während die ATPase gleichmäßig über die Plasmamembran verteilt ist (rechts). (Originaldaten: T. MECKEL.)

Abb. 4-8: Schematischer Schnitt durch ein Porin in einer Membran. Der Anschnitt zeigt vorne links und rechts zwei der 16 β -Faltblatt-Proteine, die das Porin aufbauen, mit je 7 hydrophilen, die eigentliche Pore auskleidenden Aminosäure-Seitenketten (blau) und 6 die Verankerung in der Membran bedingenden, hydrophoben Aminosäure-Seitenketten (rot).

Abb. 5-1: Vereinfachter schematischer Überblick über Exo- und Endocytose in Pflanzenzellen. In einem späten Schritt des sekretorischen Weges schnüren sich vom Transgolginetzwerk Transportvesikel ab. Die Vesikel werden zur Plasmamembran transportiert, wo sie mit der Membran fusionieren. Die Vesikelmembran dient dabei der Vergrößerung der Plasmamembranfläche. Über diesen Weg gelangen ferner die Proteine der Plasmamembran an ihren Wirkungsort. Sie werden cotranslational am rauen endoplasmatischen Reticulum gebildet und gelangen über den GOLGI-Apparat, wo sie ihre richtige Faltung ausbilden, an ihren Zielort. Auch der Inhalt der Vesikel, der in den Apoplasten sezerniert wird, stammt aus dem GOLGI-Apparat. Dort reifen die Hemicellulosen und Pektine, die für den Aufbau der Zellwand benötigt werden, heran.

Im Verlauf der Endocytose werden Vesikel aus der Plasmamembran herausgelöst. Das Herauslösen von Vesikelmembran ist in der Lage, die Oberfläche der Zellen zu verkleinern und Membranproteine aus der Plasmamembran auszubauen. Unvermeidlich wird dabei auch extrazelluläre Lösung mit aufgenommen. Der weitere Weg der endocytierten Vesikel ist noch Inhalt vieler Forschungsarbeiten. Sicher ist jedoch, dass einige der endocytierten Proteine in ein Kompartiment gelangen, das man als Endosom bezeichnet. Von dort können Proteine zum Abbau in die zentrale Vakuole geleitet werden.

Abb. 5-6: Dreidimensionale Rekonstruktion von glattem und rauem ER. Das raue ER bildet Stapel abgeflachter Zisternen, an deren Außenseiten viele Ribosomen sitzen. Die Membran des glatten ER ist mit diesen Zisternen verbunden und bildet eine feine netzförmige Struktur von Röhren.

Abb. 5-7: Übersicht über die Proteinsortierung in eukaryotischen Zellen. Proteine der Mitochondrien, des Chloroplasten, des Kerns und der Peroxisomen werden von freien Ribosomen gebildet, von Chaperonen aufgenommen und über kanalförmige Proteinkomplexe in die Zielorganellen eingeschleust. Proteine des sekretorischen Weges (ER, GOLGI, Plasmamembran und Vakuole) werden von Ribosomen am rauen ER gebildet.

Abb. 13-8: Die Kompartimentierung der Teilprozesse der Zellwand-Biosynthese (in Anlehnung an BUCHANAN et al., 2000). Die farbige Markierung der Kompartimente entspricht den Farben der Rahmen. Die Struktur und Funktionsweise der Dictyosomen sind im Text und in Abbildung 13-9 näher erläutert.

Abb. 13-3: Der Aufbau der Pectinsäure.

Abb. 13-17: Modell der Struktur der Primärwand. (A) Modell für ein Netz im Netz. In das übergeordnete Netz (ockerfarbig) ist ein zweites Netz (blau) geknüpft, ohne an irgendeiner Stelle mit Ersterem direkt verbunden zu sein. (B) Stark vereinfachtes Modell der „Netz im Netz“-Struktur der

Primärwand (in Anlehnung an **WEILER** und **NOVER**, verändert). In die Komponenten des übergeordneten Netzes (Cellulosefibrillen, C, Xyloglucanmoleküle, X, mit Wasserstoffbrückenbindung an die Cellulose) sind die Komponenten des zweiten Netzes eingeflochten (Protopectin, P, mit bindendem Ca^{2+} und Mg^{2+} (grüne Kreise); Extensin, E, mit Isotyrosinbindung). Auf der linken Seite ist das Frühstadium der Bildung der Primärwand gezeigt, in dem zunächst nur das übergeordnete Netzwerk mit Cellulose und Xyloglucanen angelegt ist. Das stark vereinfachte Modell zeigt aus Gründen der Übersichtlichkeit nur die Hauptkomponenten und berücksichtigt weder deren Mengen noch die Größenverhältnisse.

Abb. 13-16: Texturen in der Primärwand (A) und Sekundärwand (B) einer pflanzlichen Zelle. Die Cellulosemikrofibrillen sind in der Primärwand regellos angeordnet (Streuungstextur), während sie in der Sekundärwand parallel zueinander liegen (Paralleltextur). Dabei überkreuzen sich mehrere Schichten mit unterschiedlicher Streichrichtung der Fibrillen. (In Anlehnung an EM-Aufnahmen von **STEWART** und **MÜHLETHALER**.)

Abb. 13-11: Modell der gerichteten Synthese von Cellulose durch Komplexe der Cellulose-Synthase im Plasmalemma. Jede der sechs Untereinheiten eines Komplexes erzeugt gleichzeitig Cellulosemoleküle (grüne Fäden), die sich sofort zu Elementarfibrillen und diese zu Mikrofibrillen zusammenlagern. Diese bilden ein steifes Widerlager, von dem sich die sich an der Basis verlängernden Cellulosemoleküle abdrücken. Dadurch werden die Cellulosesynthase-Komplexe in der fluiden Membran nach rückwärts, also in Richtung der Pfeile, verschoben. Die mit dem Plasmalemma assoziierten peripheren Mikrotubuli im Cytoplasma dienen dabei als „Führungsschienen“. (Einschub links oben) Elektronenmikroskopische Darstellung (Gefrierbruchtechnik) der Rosetten der Cellulose-Synthasekomplexe (Pfeil) am Plasmalemma der Jochalge *Spirogyra spec.* (Kap. 21.2.6.3, Abb. 21-49). (Originalaufnahme **W. HERTH**.)

Abb. 13-21: Schema der Struktur eines Tüpfels. Die Plasmodesmen sind hier im Vergleich zu Abbildung 13-19 vereinfacht dargestellt.

Abb. 13-22: Räumliches Modell eines Hoftüpfels in den verholzten Zellwänden der Coniferen.

Abb. 19-2: Kernhülle mit Kernporenkomplexen. (A) Kernporen eines Zellkerns in Falschfarbendarstellung nach Anfärbung durch einen Antikörper und anschließender Fluoreszenzmarkierung. (Gesamtdurchmesser des Bildes: 22 μm ; Originalaufnahme **U. KUBITSCHECK**). (B) – (D): Jeder Komplex besteht aus acht Gruppen von je drei Proteingranula, die peripher um die Pore herum angeordnet und wahrscheinlich miteinander verbunden sind. In der Mitte mancher der Poren findet man ein Zentralgranulum, von dem man noch nicht sicher weiß, ob es zum Kernporenkomplex gehört oder ob es sich um ein Partikel handelt, das im Moment des Durchtritts durch die Kernhülle beobachtet wurde. (B) Dreidimensionaler Ausschnitt aus der Kernhülle, mit Aufsicht von außen. (C) Zentraler Längsschnitt durch einen Kernporenkomplex (schematisch). (D) Aufsicht auf einen Kernporenkomplex (schematisch).

Abb. 19-3: Schematische Darstellung einiger der wichtigsten Ordnungsprinzipien der Chromatinpackung und der Entstehung eines hochgradig kondensierten mitotischen Chromosoms. (aus **ALBERTS** et al., 2004).

Abb. 19-5: Zellzyklus gesteuert durch Zellzyklusgene und Cycline (braune Pfeile). Nach Überschreiten des Kontrollpunkts KP erfolgt DNA-Replikation (S-Phase), darauf folgen eine Zwischenphase (G_2 : Vorbereitung der Mitose), die Mitose selbst mit Pro (P)-, Pro-Meta (PM)-, Meta (M)-, Ana (A)- und Telo (T)- Phase und die Zellteilung. In der G_1 -Phase wächst die Zelle bis zur nächsten Teilung oder dem Ausscheren aus dem Zyklus durch Differenzierung (D) (G_0 -Phase). R = Re-Embryonalisierung.

Abb. 19-7: Mitosestadien und Chromosomenbilder von Zellen der Wurzelspitze der Küchenzwiebel (*Allium cepa*) (Originalaufnahmen: D. KRÄMER). (A) Prophase; (B–C) Metaphase; (D–E) sukzessive Stadien der Anaphase; (F–H) sukzessive Stadien der Telophase. P = Phragmoplast. ZP = Zellplatte. (Aufnahmen: D. KRÄMER.)

Abb. 19-6: Schema des Verlaufs der Mitose. Die angegebenen Phasen sind im Text charakterisiert.

Abb. 10-1: Schema der Entwicklung verschiedener Typen von Plastiden. Der wichtigste Trend verläuft von der Plastideninitiale und vom Proplastiden zum photosynthetisch aktiven Chloroplasten. Dieser kann einerseits zu einem vor allem der Stärkespeicherung dienenden Amyloplasten umgewandelt werden. Er kann aber auch zum Chromoplasten degenerieren (reifende Früchte). Im Dunkeln entwickeln sich Etioplasten, die sich bei Belichtung in Chloroplasten umwandeln. In den chlorophyllfreien Geweben entstehen aus Plastideninitialen und Proplastiden direkt Amyloplasten, Leukoplasten oder Chromoplasten. (In Anlehnung an H. K. LICHTENTHALER.)

Abb. 10-2: Chloroplasten der Zellen eines Laubmoos-Blättchens (*Plagiomnium undulatum*). Die Pfeile zeigen auf sich teilende Chloroplasten.

Abb. 10-3: Der Feinbau von Chloroplasten. Schemazeichnung, oben: Querschnitt, darunter ein räumliches Chloroplastenmodell mit einem stärker vergrößerten Ausschnitt; unten rechts: ein Modell der Bildung von Thylakoiden durch Membraneinstülpung (nach ALBERTS, BRAY, LEWIS, RAFF, ROBERTS und WATSON). Das elektronenmikroskopische Bild zeigt den Querschnitt durch einen Chloroplasten von *Noea mucronata* (Aufnahme: D. KRÄMER).

Abb. 10-6: Aktionsspektrum der Photosynthese (dicke schwarze Linie) und Absorptionsspektren der wichtigsten Photosynthesepigmente bei einem Buchenblatt.

Abb. 10-29: Experiment zur Demonstration der Bildung von transitorischer Stärke. Kapuzinerkresse wurde für 16 Stunden abgedunkelt, um in dieser Zeit die transitorische Stärke zu mobilisieren und abzubauen. Ein derart stärkefrei gemachtes Blatt wurde mit einer Schablone aus Aluminiumfolie bedeckt und für mehrere Stunden belichtet (links). Anschließend wurde das Chlorophyll mit heißem Alkohol extrahiert und das Blatt in eine verdünnte Iod-Kaliumiodid-Lösung eingetaucht. Das Iod färbt Stärke blau-schwarz. An den vom Licht getroffenen Stellen des Blattes (ausgeschnittene Teile der Schablone) hat sich durch Photosynthese erneut transitorische Stärke gebildet. Diese Stellen erscheinen durch die Anfärbung der Stärke dunkel, während die stärkefreien Partien hell bleiben.

Abb. 9-1: Der Feinbau von Mitochondrien. (A) Oben: schematischer Längsschnitt; unten: räumliches Modell (Cristae-Typ); Mitte: vergrößerte Ausschnitte aus einem räumlichen Modell, mit Gestaltung der Innenmembran nach dem Cristae-Typ (links) bzw. Tubulus-Typ (rechts). (B) Schnitte durch Mitochondrien von Zellen aus einer Suspensionskultur von Tabakzellen (EM-Aufnahme: D. G. ROBINSON). (C) Ausschnittvergrößerung aus (B), auf der die Doppelmembran des Mitochondriums mit

Einstülpung der Innenmembran (Pfeil) deutlich zu sehen ist. (D) Schnitte durch Mitochondrien aus Zellen der Bündelscheide von *Moricandia arvensis*. (EM-Aufnahme: D. KRAMER). (E) Isoliertes und mit NH_4 -Molybdat kontrastiertes Mitochondrium aus dem Blattgewebe von *Kalanchoë daigremontiana*. Die äußere Membran ist teilweise aufgeplatzt. Man beachte die große Dichte der Tubuli im Inneren des Organells. (Präparat: V. FRIEMERT; EM-Aufnahme: D. KRAMER.)

Abb. 11-1: Oleosomen und Glyoxysomen aus den Keimblättern eines Sonnenblumenkeimlings (Aufnahme: D. KRAMER).

Abb. 11-6: (A) Peroxisom, Ps, mit Proteinkristall, Pk, aus *Ricinus communis*. W, Zellwand; ER, -endoplasmatisches Reticulum; V, Vakuole. (B) Peroxisomen, Ps, Chloroplasten, Ch, und -Mitochondrien, Mi, in einer Mesophyllzelle von *Ricinus communis*. Diese Organellen bilden eine Funktionseinheit bei der Photorespiration. V, Vakuole; W, Zellwand. (EM-Aufnahmen: D. KRAMER.)

Abb. 7-2: Der Saft von Vakuolen in Mesophyllzellen kann unterschiedlich sauer sein. Mesophyllzellen von *Mesembryanthemum crystallinum* wurden mit dem pH-sensitiven Fluoreszenzfarbstoff Lyso-tracer beladen, der im Sauren gelbes und im Neutralen blaues Licht emittiert.

Abb. 7-4: Osmotisches System.

Abb. 7-5: Turgor und Plasmolyse. Die Photographien zeigen Zellen der unteren Blattepidermis von *Rhoeo discolor*. A, Apoplast und Außenlösung; V, Vakuole; W, Zellwand.

Abb. 8-1: Aufgrund molekularer Daten angefertigte maßstabsgetreue Zeichnung eines Ausschnittes aus dem Cytoplasma (nach D. S. GOODSSELL, aus ALBERTS et al., 2004). Die Darstellung zeigt nur Makromoleküle. Das Bild vermittelt einen Eindruck davon, dass es bereits ohne die Elemente des Cytoskeletts, Vesikel, Zellorganellen und andere Kompartimente im Cytoplasma sehr eng zugeht. Blau: Diverse Sorten von RNA; grün: Ribosomen; rot: Proteine.

Abb. 8-4: Mikrotubuli. Rechts ein räumliches Modell eines Mikrotubulus und seines Aufbaus aus Tubulinuntereinheiten. Links ein schematischer Querschnitt durch einen Mikrotubulus (in Anlehnung an B. ALBERTS et al. 2004). Das Titelbild zu Kapitel 8 zeigt in einer maßstabsgerechten Zeichnung die Dissoziation der Heterodimeren des Tubulins am Minus-Ende eines Mikrotubulus (D. S. GOODSSELL, mit freundlicher Genehmigung).

Abb. 8-5: Modell der Aggregation von G-Actin- Einheiten zu F-Actin am (+)-Ende und Dissoziation des F-Actins an seinem (-)-Ende (funktionelle Polarität). Die Tertiärstruktur des G-Actins weist eine tiefe Kerbe auf, in der die Bindestelle für ATP lokalisiert ist. Unter Hydrolyse der ATP polymerisieren die G-Actin-Einheiten zu F-Actin-Filamenten, die einen schraubig verwundenen Doppelstrang darstellen, von dem hier ein kurzer Abschnitt gezeigt ist. Bei der Polymerisation ändert sich die Konformation des G-Actins, sodass sich die Kerbe mit der Nucleotid-Bindestelle verschließt. Dadurch wird verhindert, dass das bei der ATP-Hydrolyse entstandene ADP die gebundenen Untereinheiten verlassen kann. ADP bleibt also am Filament gebunden. Man beachte, dass das (+)-Ende bzw. das (-)-Ende durch die räumliche Orientierung der Untereinheiten eine unterschiedliche Form haben (strukturelle Polarität).

3. Histologie

Abb. 26-13: Vereinfachte Darstellung des SAM-Regelkreises. Einzelheiten sind im Text und in Kompakt 26-3 dargestellt.

Abb. 26-19: Elemente des Phloems. Die Abbildung zeigt einen stark schematisierten Längsschnitt durch das Phloem der Passionsblume (*Passiflora* spec.) (nach KOLLMANN). Links daneben sind stärker vergrößerte Ausschnitte zu sehen. Oben: Aufsicht auf eine zusammengesetzte Siebplatte mit durch Zellwandstege unterteilten Tüpfelfeldern. Darunter: Längsschnitt durch die Geleitzelle und Siebröhren trennende Zellwand. Diese Wand ist von vielen verzweigten Tüpfeln durchbrochen. Unten: Längsschnitt durch eine Siebplatte. Die von Kallose ausgekleideten Siebporen sind mit fibrillärem P-Protein durchsetzt.

Abb. 27-39: Hydathoden und Guttation. (A) Schematisierter Längsschnitt durch eine Epithemhydathode von *Saxifraga lingulata* (nach TROLL). Unter der Wasserspalte liegt ein Resorptionsgewebe (Epithem), welches Salze und organische Stoffe aus dem Guttationswasser rückresorbiert, ehe dieses aus der Spalte ausgeschieden wird. (B) Aufsicht auf die Wasserspalte am Blattrand der Kapuzinerkresse (nach STRASBURGER). (C) Guttationstropfen am Rand eines Blattes des Frauenmantels (*Alchemilla*). Einige Tropfen haben sich zu größeren vereinigt, die dann zur Mitte der dank des Lotuseffekts (Kap. 42.2.2) unbenetzbaren Blattspreite abgerollt sind. (D) Guttationstropfen an der Spitze der Primärblätter von *Triticum aestivum* (Weizen).

Abb. 42-7: Der Lotuseffekt. A: Abperlende Wassertropfen auf der Blattoberfläche der Akelei (*Aquilegia* spec.).

4. Sprossachse

Abb. 26-1: Modell einer dikotylen Pflanze im Zustand bald nach der Keimung.

Abb. 26-3: Interkalares Wachstum des Sprosses durch Wachstumszonen an der Basis noch nicht völlig gestreckter Internodien.

Abb. 26-14: Die Differenzierungsebenen, die bei der vom SAM ausgehenden Entwicklung durchschritten werden (in Anlehnung an SONNEWALD in STRASBURGER, 2008).

Abb. 26-15: Räumliches Modell der Sprossachse eines Kormophyten mit sukzessiven Ausschnitten in Höhe des Vegetationskegels, des primären Sprosses, des beginnenden sekundären Dickenwachstums und des sekundären Sprosses.

Abb. 26-21: Anordnung der Leitbündel im Querschnitt durch den Stängel eines Urfarns (*Psilotum* spec., links), einer monokotylen (*Zebrina pendula*, Mitte) und einer dikotylen Pflanze (*Kalanchoë tubiflora*, rechts). Der Urfarn besitzt ein zentrales Leitbündel (Lb) mit Innenxylem und Außenphloem. Bei der Monokotylen sind die Leitbündel zerstreut, bei der Dikotylen ringförmig angeordnet.

Abb. 26-22: Leitbündelverlauf bei Monokotyledonen (Längsschnitt), bei Dikotyledonen mit wechselständiger und bei Dikotyledonen mit wirteliger Blattstellung.

Abb. 26-15: Räumliches Modell der Sprossachse eines Kormophyten mit sukzessiven Ausschnitten in Höhe des Vegetationskegels, des primären Sprosses, des beginnenden sekundären Dickenwachstums und des sekundären Sprosses.

Abb. 26-23: Das Sprosskambium und seine Derivate. Rechts: Schema der zeitlichen Abfolge tangentialer Teilungen einer Kambiumzelle (grün) nach innen und nach außen (in Anlehnung an JOST). Links: Möglichkeiten der Differenzierung einer Kambiumzelle (grau) in unterschiedliche Zelltypen des Bastes und des Holzes. (In Anlehnung an STOCKER.)

Abb. 26-26: Jahresringe im Holz. (A) Mikroskopischer Querschnitt durch das zerstreutporige Holz einer Linde (*Tilia cordata*, Maßstab 250 µm) mit sechs Jahrringgrenzen. (B) Mikroskopischer Querschnitt durch das ringporige Holz einer Eiche (*Quercus robur*, Maßstab 250 µm) mit zwei Jahrringgrenzen. (Aufnahmen (A) und (B): D. KRAMER.) (C) Ausschnitt aus dem Stammquerschnitt einer Fichte. (D) Querschnitt durch den Stamm des Goldregens (*Laburnum anagyroides*). Hier hebt sich das dunkle Kernholz (KH) besonders deutlich vom hellen Splintholz (SH) ab. (E) Querschnitt durch versteinertes Holz (wahrscheinlich *Araucaria*) aus der Trias (vor ca. 230 Millionen Jahren; Fundort: Mahajanga, Madagaskar). Der Querschnitt zeigt deutliche Jahresringe, die durch die Versteinerung hier allerdings nicht so scharf voneinander abgegrenzt sind wie in rezentem Holz. (F) In Lava versteinertes Holz (Mittleres Miozän, vor ca. 14 Millionen Jahren; Fundort: Columbia River, Washington, USA) in Queransicht. Hier sind nicht nur die Jahresringe, sondern bei stärkerer Vergrößerung sogar noch einzelne Gefäße zu erkennen.

Abb. 26-24: Räumliches Modell eines Ausschnitts aus dem Holzkörper einer Gymnosperme (Beispiel: Kiefer, *Pinus spec.*). Die Schnittfläche oben ist der Querschnitt, die Fläche links der radiale Längsschnitt und rechts der tangentielle Längsschnitt. (Nach BRAUNE, LEMAN und TAUBERT.)

Abb. 26-25: Räumliches Modell eines Ausschnitts aus dem Holzkörper einer Angiosperme (Beispiel: Winter-Linde, *Tilia cordata*). (A) Die obere Schnittfläche ist der Querschnitt, links der radiale Längsschnitt, rechts der tangentielle Längsschnitt. (Nach BRAUNE, LEMAN und TAUBERT.) (B) Querwanddurchbrechung einer Tüpfeltrachee aus dem Holz von *Tilia cordata*. Die Hoftüpfel sind einfacher aufgebaut als bei den Gymnospermen und besitzen keinen Torus (vgl. Abb. 13-10). (Raster-EM-Aufnahme: R. STELZER.)

Abb. 26-28: Der Aufbau verkorkter Zellwände (oben) und Schema der Tätigkeit des Korkkambiums bei der Bildung des Periderms (unten).

Abb. 26-29: Lentizellen. (A) Raster-EM-Bild einer Lentizelle von *Avicennia marina* (Aufnahme: R. STELZER). (B) Schematischer Schnitt (radial) durch eine Lentizelle. (C) Lentizellen an einem jungen Ast der Wildkirsche.

Abb. 26-31: *Dracaena draco* (Drachenbaum) auf Teneriffa. Der mächtige Stamm dieser monokotylen Pflanze wird durch sekundäres Dickenwachstum gebildet. Der Verlauf des sekundären Dickenwachstums bei Monokotyledonen ist in dem schematischen Sprossquerschnitt dargestellt (unten).

Abb. 26-32: Metamorphosen des Sprosses. (A) Rhizom des Buschwindröschens (*Anemone nemorosa*). (B) Rhizom der Schwertlilie (*Iris pseudacorus*). (C) Sprossranke des Weins (*Vitis vinifera*).

(D) Zu Assimilationsorganen umgewandelte Flachsprosse (Phyllocladien) des Mäusedorns (*Ruscus aculeatus*). In der Mitte einiger Phyllocladien sind Blüten zu sehen, die ja immer an Sprossen und nicht auf Blättern stehen. (E) Ableitung eines stammsukkulenten, blattlosen (rechts) von einem ursprünglichen, noch Laubblätter tragenden Kaktus (Gattung *Pereskia*) (links) (in Anlehnung an TROLL). Die Achselknospen sind zu Blattdornen tragenden Gebilden („Areolen“) umgewandelt. (F) Sprossknolle bei der Kartoffel (*Solanum tuberosum*). (G) Kriechspross der Erdbeere (*Fragaria*). (H) Sprossdornen bei *Gleditsia*, einer aus Nordamerika stammenden Leguminose.

Abb. 26-33: Stacheln am Spross der Bibernelle-Rose (*Rosa spinosissima*).

5. Wurzel

Abb. 25-1: Der Vegetationspunkt einer Farnwurzel (mit räumlicher Darstellung der vierschneidigen Scheitelzelle) und einer Angiospermenwurzel.

Abb. 25-3: Beispiele für allorhize und homorhize Wurzelsysteme (nach L. KUTSCHERA).

Abb. 25-9: Die Entwicklung der Endodermis. Die Abbildung zeigt in der Mitte jeweils einen schematischen Querschnitt durch eine primäre Wurzel im Bereich der Endodermis. Rechts sind die schematischen Darstellungen der radialen Zellwände der Endodermis zu sehen, links mikroskopische Bilder von Wurzelquerschnitten im Endodermisbereich. Die Bilder der primären und sekundären Endodermis stammen vom Mais (*Zea mays*), die der tertiären Endodermis von der Schwertlilie (*Iris germanica*).

Abb. 25-16: Die Wege beim Radialtransport von Wasser und Nährsalzen in der primären Wurzel, in Höhe der Wurzelhaarzone. Weiß gepunktete Linien: apoplasmatischer Transport, ausgezogene schwarze Linien: symplasmatischer Transport. Die roten Pfeile symbolisieren den Eintritt von Wasser und darin gelösten Ionen in die Wurzel. Der Detailausschnitt unten rechts zeigt die Unterbrechung des apoplasmatischen Transportes am CASPARY'schen Streifen. Das dreidimensionale Schema oben rechts zeigt die räumliche Anordnung des CASPARY'schen Streifens (= orangerotes Band), wobei vorne die Rinde und hinten der Zentralzylinder zu denken sind. (Aus U. LÜTTGE und N. HIGINBOTHAM (1979) *Transport in Plants*. Springer, New York.)

Abb. 25-13: Verlauf des sekundären Dickenwachstums einer Wurzel.

Abb. 25-17: Speicherwurzeln. (A) Wasser speichernde Wurzel (Wurzelsukkulenz) bei *Kedrostis spec.*, einem in den Trockengebieten Kenias beheimateten Kürbisgewächs. (B) Keulenartig verdickte Speicherwurzeln des Scharbockskrautes (*Ranunculus ficaria*).

Abb. 25-18: Beteiligung von Wurzel, W, und Hypokotyl, Hy, an Rüben, gezeigt bei verschiedenen Varietäten der Art *Beta vulgaris*: (A) Zuckerrübe, (B) Futterrübe, (C) Rote Rübe.

Abb. 25-19: Der Befestigung dienende Metamorphosen der Wurzel. (A) Haftwurzeln beim Efeu (*Hedera helix*). (B) Wurzelranke bei einer sich mit ihrer Hilfe an die Unterlage klammernden epiphytischen Orchidee (*Angraecum eichleriana*). (C) Brettwurzeln bei einem *Ficus*-Baum aus dem Regenwald (Singapur).

Abb. 25-22: (A) Luftwurzeln bei einem *Ficus*-Baum aus dem Regenwald im Nordosten Australiens. (B) Luftwurzeln des Baumwürgers *Clusia*. Die Pflanze beginnt ihren Lebenszyklus als Epiphyt (Kap. 31.2.1), der schnell wachsende Luftwurzeln zum Boden sendet. Andere Wurzeln klammern sich an den Trägerbaum. Diese Wurzeln führen dabei starkes sekundäres Dickenwachstum durch. Es entstehen so mächtige stammartige Gebilde, welche die inzwischen zu einer regelrechten Baumkrone herangewachsene *Clusia* tragen und die Unterlage letztlich zum Absterben bringen, vor allem durch Abschnüren („Ringeln“) der Rinde mit dem Phloem. St, Stamm des Trägerbaums; Cl, verdickte Luftwurzel der *Clusia*.

Abb. 25-25: Assimilationswurzeln bei der epiphytischen Orchidee *Dendrophylax funalis*. Am Ende eines alten Blütenstandes (AB) hat sich eine neue Pflanze mit Assimilationswurzeln (W) und einer neuen Blüte gebildet. Auffallend ist der lange Sporn (S) dieser Blüte. Blätter werden nicht ausgebildet, und die Sprossachse ist extrem reduziert. Die grüne Farbe der Photosynthese betreibenden Assimilationswurzeln ist nur an den Wurzelspitzen sichtbar, in trockenem Zustand aber vom Weiß des mit Luft gefüllten Velamens überdeckt (vgl. Abb. 25-23).

6. Blatt

Abb. 27-2: Formen von Laubblättern. (A) Einfach, ganzrandig (*Fagus*); (B) herzförmig, gezähnt (*Urtica*); (C) gelappt (*Quercus*); (D) gespalten (*Acer*); (E) gefingert (*Potentilla*); (F) unpaarig gefiedert (*Geranium*); (G) unpaarig gefiedert (*Cosmea*); (H) paarig gefiedert (*Acacia*).

Abb. 27-3: Schema eines Sprosses mit den Ansatzstellen der verschiedenen Typen von Blättern. Niederblätter sind nicht gezeigt, da sie nur rudimentär auftreten.

Abb. 27-22: Beispiele für Blattstellungen. (A) Zerstreute Blattstellung bei *Pandanus spec.* (Schraubenbaum). Der deutsche Name bezieht sich auf die Anordnung der Blätter, die den Stamm in drei Zeilen schraubenförmig umlaufen. Die Ziffern bezeichnen aufeinanderfolgende Blätter. (B) Blattrosette (*Aeonium percarneum*), die durch zerstreute Blattstellung an einer gestauchten Sprossachse entsteht. (C) Dekussierte (gekreuzt gegenständige) Blattstellung bei *Honckenya peploides* (Salzmiere). Jedes Nodium ist mit zwei Blättern besetzt. (D) Wirtelige Blattstellung bei *Hippuris vulgaris* (Tannenwedel). Jedes Nodium ist mit mehreren Blättern besetzt. Durch die Blattwirtel wird die Gliederung der Sprossachse in Nodien und Internodien besonders betont (vgl. Kap. 26.1). (E) Scheinbar vielzählige Blattwirtel bei *Galium mollugo* (Gemeines Labkraut). In Wirklichkeit trägt jeder Wirtel der vierkantigen Sprossachse nur zwei Blätter, die sich kreuzweise gegenüber stehen und in deren Achseln Seitensprosse entstehen. Die übrigen „Blätter“ des Wirtels sind gleich gestaltete Nebenblätter (Stipeln). (F) Distiche (zweizeilige) Blattstellung bei *Arundo donax* (Pfahlrohr, Poaceae).

Abb. 27-21: Blattstellungsmuster. Links ist die schraubige Blattstellung (3/8) dargestellt, und zwar links oben: Kegelmodell, dessen Achse der Sprossachse mit den Ansatzstellen der Blätter entspricht. Die Blätter sind beginnend mit dem jüngsten mit arabischen Ziffern durchnummeriert. Auf dem Kegelmantel ist die Blattspirale eingezeichnet. Die römischen Ziffern bezeichnen die Orthostichen. Unter dem Kegelmodell ist dessen Grundriss mit eingezeichneten Blättern und der Blattspirale dargestellt. Darunter die Aufsicht auf die Blattrosette des Wegerichs, für den das Modell gilt. Mitte:

Wirtelige Blattstellung („kreuzgegenständig“) bei *Kalanchoë daigremontiana*. Rechts: Zweizeilige - Blattstellung bei *Tradescantia navicularis*.

Abb. 27-23: Zusammenhang zwischen optimalem Lichtgenuss und Divergenzwinkel bei schraubiger Blattstellung, mathematisch modelliert aufgrund empirischer Messdaten von *Adenocaulon bicolor* (gestrichelte Kurve) und rein theoretischer Annahmen (ausgezogene Kurve). Zusätzlich zum Hauptmaximum in der Nachbarschaft des Goldenen Winkels ($137^{\circ}30'$) erscheint bei beiden Berechnungen übereinstimmend ein zweites Maximum bei 103° . (Nach PEARCY und YANG (1969) *Oecologia* 80, 1 und KING et al. (2004) *Plant, Cell and Environment*, 27, 685.)

Abb. 27-7: Heterophyllie. *Hedera helix* (Efeu): Blätter am juvenilen, kriechenden und kletternden Spross (A) und am blühenden Spross (B). *Eucalyptus globulus* (C): elliptische Primärblätter (oben), sichelförmige Folgeblätter (unten), Übergangsform (Mitte).

Abb. 27-9: Verschiedene Typen der Blattaderung. (A,B) Dichotomer Typ der Blattaderung bei einem Farn (*Adiantum*, A) und bei *Ginkgo biloba* (B). Die Pfeile zeigen auf die dichotome Verzweigung der Blattadern. (C) Parallele Blattaderung bei einer einkeimblättrigen Pflanze (*Arundo donax*). (D) Netzförmige Blattaderung einer zweikeimblättrigen Pflanze (*Fittonia verschaffeltii*).

Abb. 27-1: (A) Die Entwicklung eines Laubblattes. Die Abbildung zeigt oben die Lage der Meristeme und die Streckungszone an einer Blattanlage (in Anlehnung an LAETSCH) und unten ein Schema des voll entwickelten Blattes. (B) Bei peltaten Blättern (Schildblättern), hier *Tropacolum major*, inseriert der Blattstiel etwa in der Mitte der Blattspreize.

Abb. 27-15: Haare. (A) Schildhaar (Aufsicht) einer epiphytischen Bromeliacee (Ananasgewächs). Diese Haare dienen der Wasseraufnahme. (B) Schematische Längsschnitte durch ein solches Schildhaar. Bei Bewässerung ist der Zwischenraum zwischen Epidermiszellen und den Zellen des Schildhaars mit Wasser ausgefüllt (oben). Durch die oberen, nicht cutinisierten Stielzellen werden das Wasser und die darin gelösten Nährsalze aufgenommen und über die anderen Stielzellen und die Basiszellen weitergeleitet. Bei Trockenheit (darunter) die Zellwände der toten Schildhaarzellen entquellen, und diese legen sich dadurch fest an die Oberfläche und verschließen, vergleichbar einem Ventil, die Eintrittsstellen für Wasser. (C) Drüsenhaar eines Blattes von *Uncaria spec.* (Scrophulariaceae). Das Haar ist fünfzellig (eine Stielzelle und vier Köpfcenzellen) (Aufnahme: W. BARTHLOTT). (D) Brennhaar der Brennnessel (*Urtica urens*) auf der Epidermis der Blattoberseite (Raster-EM-Aufnahme: R. STELZER) und schematisierte Darstellung des Feinbaus eines Brennhaars.

Abb. 27-13: Modell der Struktur der pflanzlichen Cuticula und der Verteilung ihrer chemischen Komponenten. (Nach BARGEL et al., 2006.)

Abb. 27-14: Verschiedene Formen der Ausscheidung epicuticulärer Wachse. (A) *Lecythis chartaceae*; (B) *Williamodendron quadriocellatum*; (C) *Columellia oblonga*; (D) *Ledum glandulosum*. (Nach BARGEL et al., 2004, verändert.)

Abb. 27-16: Räumliches Modell einer Spaltöffnung.

Abb. 27-17: Markierung der Mikrotubuli, die die Orientierung der Zellulosefibrillen bedingen, in einer Schließzelle von *Vicia faba* mit GFP („green fluorescent protein“). Die Markierung beruht auf der

Expression von TOR1::GFP in den Schließzellen. TOR1 ist ein für Pflanzen spezifisches, mit den Mikrotubuli assoziiertes Protein. (Originalaufnahme: J. HEWING.)

Abb. 34-5: Inäquale Teilung einer Zelle in der Blattepidermis von *Kalanchoë beharensis* (1), die zur Bildung von Schließzellen führt (2–5). Nach mikroskopischen Aufnahmen gezeichnet.

Abb. 27-35: Xeromorphe Blätter (Querschnitte). *Nerium oleander* (Oleanderstrauch): Hartlaubblatt mit eingesenkten Stomata. *Festuca ovina* (Schafschwingelgras): Rollblatt. Die nur auf der Blattoberseite liegenden Stomata befinden sich in einem Raum mit geringer Luftkonvektion und damit größerer Wasserdampfsättigung. *Abies alba* (Tanne): Nadelblatt. *Clivia nobilis* (Clivia): - Epidermiszellen mit stark verdickten äußeren Zellwänden und dicker Cutinauflagerung.

Abb. 27-28: Sonnen- und Schattenblätter. (A) Schematische Querschnitte durch ein Sonnen- und ein Schattenblatt der Buche. (B) EM-Aufnahme eines Chloroplasten aus einer im Schwachlicht kultivierten Pflanze (*Raphanus sativus*). CH, Chloroplastenhülle; G, Granum; PG, Plastoglobulus; S, Stroma. (C) Chloroplast aus einer in Starklicht kultivierten Pflanze (*Raphanus sativus*). Im Gegensatz zu den Chloroplasten der Schwachlichtpflanze enthalten die Chloroplasten in Starklicht viel Stärke (St), und die Zusammenlagerung der Thylakoide zu Grana ist weitaus geringer ausgeprägt. W, Zellwand. (Aufnahme: H. LICHTENTHALER.)

Abb. 27-25: Metamorphosen des Blattes. (A) Laubblattdornen am Langtrieb von *Berberis spec.* (Berberitze); (B) Blattdornen am Stamm eines Kaktus (*Echinocactus grusonii*); (C) Nebenblattdornen am Spross einer sukkulenten Euphorbie (*Euphorbia grandicornis*); (D) Blattranken bei *Lathyrus latifolius* (Platterbse). Nur das untere Fiederjoch der gefiederten Laubblätter ist als flächiges Photosyntheseorgan ausgebildet. Die anderen Fiederjoche sind hingegen zu Ranken umgewandelt. (E) Blattsukkulenz bei *Sedum stahlii*. (F) Phyllodien bei *Kalanchoë tubiflora*. Die Blattspreite ist auf einen kleinen Bereich am Ende der sukkulenten, Photosynthese betreibenden Blattstiele reduziert. An ihr bilden sich Adventivpflänzchen, die im ausgereiften Zustand zu Boden fallen und dort Wurzeln schlagen. Wir haben hier ein besonders markantes Beispiel für vegetative Vermehrung bei höheren Pflanzen vor uns.

Abb. 16-6: Nitratreduktase-Aktivität in Blättern und Wurzeln von Erbsenpflanzen in Abhängigkeit von der NO_3^- -Konzentration im Wurzelmilieu. (Nach Daten von WALLACE und PATE (1967) *Ann. Bot.*, **31**, 213.)

7. Blüte und Frucht

Abb. 24-39: Staubblatt (Mikrosporophyll, männliches Sporophyll) der Angiospermen.

Abb. 24-40: Oben: Querschnitt durch eine Angiospermen-Anthere. (Originalaufnahme D. KRAMER.) Unten: Querschnitt durch die Antherenwand; E = Epidermis, F = Faserschicht, Z = Zwischenschicht, T = Tapetum.

Abb. 24-41: Pollenkörner von Angiospermen mit den deutlich erkennbaren Aperturen. (A) *Pulsatilla vulgaris*; (B) *Tussilago farfara*. Die länglichen Strukturen, die die Pollenkörner kreuzen, gehören zu den Fiederhaaren von Pollen sammelnden Wildbienen. (Präparate und Originalaufnahmen: T. ESCHÉ und A. KRATOCHWIL.)

Abb. 24-38: Entwicklungsgang einer bedecktsamigen Pflanze (Eudicotyledonae, Angiospermae, U. Abt. Spermatophytina) mit Generationswechsel und Kernphasenwechsel. Kernphasenwechsel von der diploiden zur haploiden Phase erfolgt bei der Reduktionsteilung. In den Pollenkammern der Staubblätter erfolgt die Reduktionsteilung bei der Bildung der primären Pollenzellen (Mikrosporen) aus den Pollenmutterzellen (Mikrosporenmutterzellen). Der haploide männliche Gametophyt ist stark reduziert; er entspricht dem gekeimten Pollenkorn mit nur noch einer vegetativen Zelle. In den Samenanlagen erfolgt die Reduktionsteilung im Nucellus bei der Bildung der Megaspore aus der Megasporenmutterzelle. Dabei degenerieren drei der vier meiotisch gebildeten haploiden Kerne. Die Megaspore entwickelt sich weiter zum achtkernigen Embryosack, der den stark reduzierten weiblichen Gametophyten darstellt. Kernphasenwechsel von der haploiden zur diploiden Phase erfolgt bei der Zygotenbildung nach Befruchtung der Eizelle durch einen der beiden Spermakerne. Aus der Zygote entwickelt sich die diploide Sporophytengeneration. Der zweite Spermakern führt zur Bildung des triploiden Endosperms (s. auch Kompakt 24-7). (Nach STRASBURGER, SHARP, MELCHIOR und NULTSCH, verändert.)

Abb. 24-42: Einfache Beispiele und schematische Zeichnungen chorikarper Gynoecien (Trollblume, Fam. Ranunculaceae) und synkarper (coenokarper) Gynoecien (Fruchtknoten: Tulpe, Fam. Liliaceae).

Abb. 24-43: Typen von Samenanlagen (Zeichnungen) und Entwicklung von Samenanlagen (Photographien) bei Angiospermen. Die Photographien zeigen von (a) bis (e) zunehmend ältere Samenanlagen von *Capsella bursa-pastoris* (Hirtentäschelkraut, Fam. Brassicaceae). Man beachte hier, dass die anatrophe Samenanlage aus einem der atropen Samenanlage entsprechenden Stadium (a; auch Pfeifenkopfstadium genannt) über ein der kampylotropen Samenanlage entsprechendes Stadium (c) entsteht. In (e) erkennt man den Embryo im Vierzellstadium, der etwas nachgezeichnet wurde. Es ist wichtig zu beachten, dass der Suspensor des Embryos (s. auch Abb. 24-44) zur Mikropyle hin gerichtet ist und den wachsenden Embryo in das Nährgewebe der Samenanlage hineindrückt. (Vergrößerungen: (a) 640fach, (b) 560fach, (c) 290fach, (d) 270fach, (e) 180fach.)

Abb. 24-38: Entwicklungsgang einer bedecktsamigen Pflanze (Eudicotyledonae, Angiospermae, U. Abt. Spermatophytina) mit Generationswechsel und Kernphasenwechsel. Kernphasenwechsel von der diploiden zur haploiden Phase erfolgt bei der Reduktionsteilung. In den Pollenkammern der Staubblätter erfolgt die Reduktionsteilung bei der Bildung der primären Pollenzellen (Mikrosporen) aus den Pollenmutterzellen (Mikrosporenmutterzellen). Der haploide männliche Gametophyt ist stark reduziert; er entspricht dem gekeimten Pollenkorn mit nur noch einer vegetativen Zelle. In den Samenanlagen erfolgt die Reduktionsteilung im Nucellus bei der Bildung der Megaspore aus der Megasporenmutterzelle. Dabei degenerieren drei der vier meiotisch gebildeten haploiden Kerne. Die Megaspore entwickelt sich weiter zum achtkernigen Embryosack, der den stark reduzierten weiblichen Gametophyten darstellt. Kernphasenwechsel von der haploiden zur diploiden Phase erfolgt bei der Zygotenbildung nach Befruchtung der Eizelle durch einen der beiden Spermakerne. Aus der Zygote entwickelt sich die diploide Sporophytengeneration. Der zweite Spermakern führt zur Bildung des triploiden Endosperms (s. auch Kompakt 24-7). (Nach STRASBURGER, SHARP, MELCHIOR und NULTSCH, verändert.)

Abb. 24-45: (A) Bananenblütenstand und Einzelblüte mit Nektar, (B) *Norantea*, Marcgraviaceae, (C) *Angraecum sesquipedale* mit Bestäuber *Xanthopan morgani-predicta* (Originalaufnahme: WASSERTHAL), (D) *Nesocodon mauritianum*, (E) *Phyteuma*, (F) *Clusia hilariana*.

Abb. 24-47: Blüten einer Berberitze (*Berberis*): Stellung der fünf Staubblätter (A) vor und (B) nach mechanischer Reizung, wie es auch auf den Photographien der Blüten zu sehen ist (Pfeile).

Abb. 24-49: Täuschblumen der Orchideengattung *Ophrys* (Fam. Orchidaceae), die das Abdomen von Insektenweibchen nachahmen.

Abb. 24-50: Blütenstand des einheimischen Aronstabs, *Arum maculatum* (Fam. Araceae). Das Spathagewebe wurde zur Sichtbarmachung des unteren Kolbenteils mit den einzelnen Blütentypen und der Kesselöffnung auf der dem Beschauer zugewandten Seite entfernt.

Abb. 24-53: Bewegungsmechanismen bei der Selbstverbreitung von Samen. Oben: Schleudermechanismus von *Impatiens* (Fam. Balsaminaceae) (nach TROLL und OVERBECK). Mitte: Explosionsmechanismus der Spritzgurke (*Ecballium*, Fam. Cucurbitaceae) (nach OVERBECK). Unten: Hygroskopische Bewegung beim Ginster (Fam. Fabaceae).

Abb. 42-6: Der Klettverschluss. A: Die Große Klette (*Arctium lappa*); B: Elastische Häkchen an der Oberfläche der Früchte der Großen Klette. C: Elastische Nylon-Häkchen auf der Oberfläche eines textilen Klettverschlusses; D: Härchenstruktur auf der Gegenseite des gleichen Klettverschlusses.