

EINFÜHRUNG IN DIE BOTANIK: BAU UND FUNKTION DER PFLANZEN

Skriptum zur Vorlesung

Stefan Mayr
Institut für Botanik
Universität Innsbruck

Markus Nolf & Stefan Mayr
Dezember 2011



INHALT

1. EINLEITUNG	1
2. CYTOLOGIE	4
2.1. Die Zelle - Übersicht	4
2.2. Biomembranen (und Endoplasmatisches Reticulum)	6
2.3. Zellwand	8
2.4. Zellkern	11
2.5. Plastiden	13
2.6. Mitochondrien	15
2.7. Microbodies: Glyoxisomen und Peroxisomen	16
2.8. Vakuole	16
2.9. Cytoplasma und Cytoskelett	18
3. HISTOLOGIE	21
3.1. Allgemeines	21
3.2. Meristeme	21
3.3. Dauergewebe	22
4. SPROSSACHSE	26
4.1. Allgemeines	26
4.2. Primäre Sprossachse	27
4.3. Sekundäre Sprossachse	28
4.4. Metamorphosen der Sprossachse	30
5. WURZEL	32
5.1. Allgemeines	32
5.2. Primäre Wurzel	32
5.3. Sekundäre Wurzel	34
5.4. Wurzelmetamorphosen	34
5.5. Unterschiede Wurzel-Sprossachse	35
6. BLATT	36
6.1. Allgemeines	36
6.2. Bau des Laubblattes	37
6.3. Blattmetamorphosen	40
7. BLÜTE und FRUCHT	42
7.1. Blüte	42
7.2. Frucht	44

Die Abbildungen, auf die in Folien und Skriptum verwiesen wird, stammen aus dem folgenden Buch:

Botanik (2010) Lüttge, Kluge, Thiel, Verlag Wiley-VCH
ISBN 978-3-527-32030-1

1. EINLEITUNG

Warum beschäftigen wir uns mit Pflanzen, warum mit deren Bau und Funktion?

Bedeutung von Pflanzen

- Die Zusammensetzung der **Atmosphäre** geht auf pflanzliche Photosynthese zurück. Die Uratmosphäre besaß eine 20-fach höhere CO₂-Konzentration und nur wenig Sauerstoff.
- Pflanzen sind der Startpunkt aller **Nahrungsketten**.
- Pflanzen liefern **Rohstoffe**
- Pflanzen sind wichtige **Energieträger**
- Pflanzen spielen eine wichtige Rolle in natürlichen und anthropogenen **Ökosystemen**
- u.v.m.

Es besteht immer eine enge Beziehung zwischen Strukturen und ihren Funktionen. Die Evolution hat im Lauf der Zeit Strukturen aufgrund von Selektionsdrücken hinsichtlich bestimmter Funktionen hervorgebracht. Die Frage, **wozu** eine Struktur o.ä. dient ist evolutionstheoretisch eigentlich falsch, und müsste korrekt lauten, **warum** sich diese Struktur entwickelt hat.

Merkmale biologischer Systeme

Biologie bezeichnet die Erforschung des Lebens bzw. die Lehre von lebenden Systemen. Für die Definition von „Leben“ gibt es aufgrund vieler Ausnahmen allerdings keine eindeutige, fixe Liste von Merkmalen. Stattdessen müssen mehrere der folgenden Merkmale zutreffen.

Organisation und Emergenz

Biologische Systeme weisen immer hierarchische Strukturebenen (Organisation, Folie 1-03) auf, wobei die wichtigste biologische Einheit immer die **Zelle** ist.

- bei Einzellern:
Moleküle > Zellen > Organismen (Einheiten des Lebens)
- bei mehrzelligen Organismen:
Moleküle > Zellen > Gewebe > Organe > Organsysteme > Organismen
- über den Organismus hinweg:
... > Population > Lebensgemeinschaft > Ökosystem > Landschaft

Die Erforschung von biologischen Prozessen ist meist sehr komplex, da häufig viele Ebenen gleichzeitig beteiligt sind.

Emergenz: Die Ausprägung neuer Eigenschaften und Funktionen, die sich aus der Zusammenwirkung von einzelnen Komponenten neu ergeben. „Das Ganze ist mehr als die Summe seiner Teile“ (Aristoteles 384-322 v. Chr.)

Wachstum und Entwicklung

Lebende Systeme sind nicht konstant, sondern wachsen und entwickeln sich nach einem genetischen Programm.

Evolution

Veränderung und Weiterentwicklung des genetischen Programms, durch die sich Arten anpassen und neue Arten bilden können.

Fortpflanzung

Lebende Systeme pflanzen sich fort und erhalten sich damit selbst.

Reizbarkeit und Reaktion

Lebende Systeme können die Umwelt wahrnehmen und auf Bedingungen reagieren. Diese beiden Aspekte sind immer miteinander vernetzt.

Energienutzung

Viele biologische Prozesse (und viele der hier genannten Punkte) sind energieabhängig. Biologische Systeme müssen daher Energie in irgendeiner Form nutzen.

Homöostase

Durch Abgrenzung von der Umwelt kann das innere Milieu eines Organismus unabhängig davon geregelt und konstant gehalten werden (z.B. pH-Wert, Temperatur).

Aufgrund der Komplexität biologischer Systeme verfolgen Wissenschaftler häufig die Forschungsstrategie des **Reduktionismus**: Einzelsysteme werden zergliedert und einzeln untersucht.

Wissenschaftsgebiete der Botanik (Folie 1-06)

- **Molekularbiologie**: Prozesse auf der Ebene organischer Moleküle im lebenden System
- **Genetik**: Vererbung und Verarbeitung der genetischen Information
- **Biochemie**: Stoffwechsel in Zellen
- **Physiologie**: Wachstum, Stoffwechsel, Bewegung, Entwicklung von der Zelle bis zur Gesamtpflanze
- **Morphologie**: Gestalt der Pflanze
- **Anatomie**: Innerer Bau der Pflanze
- **Cytologie**: Bau der Zelle
- **Histologie**: Bau der Gewebe
- **Geobotanik**: Standortlehre
- **Systematik**: Verwandtschaftsbeziehungen (Taxonomie: Benennung)
- **Ökologie**: Beziehung der Pflanzen zur Umwelt
- **Angewandte Botanik**: Anwendungsorientierte Forschung an Pflanzen (z.B. Agrar)
- **Biophysik**: Physikalische Prozesse an/in Pflanzen
- usw.

Eigenschaften von Pflanzen

Wenn ein Organismus mehrere der folgenden Eigenschaften aufweist, handelt es sich wohl um eine Pflanze.

Ernährung

Pflanzen ernähren sich **autotroph**, d.h. sie können über Photosynthese (unter Nutzung des Lichts = **photoautotroph**) organische Moleküle selbst herstellen, anorganische Moleküle und alle anderen Nährelemente müssen dagegen aus der Umgebung aufgenommen werden.

Wachstum

Pflanzen im aktiven Lebenszyklus wachsen **unbegrenzt**, und können dadurch auf die Umwelt reagieren.

Aufbau

Pflanzen wachsen **modular**, d.h. sie können eine beliebige Anzahl ähnlich aussehender Module (z.B. Blätter) bilden.

Mechanik

Pflanzliche Zellen erlangen durch feste Zellwände und den Innendruck mechanische Stabilität, aber auch eingeschränkte Beweglichkeit.

Weitere Betrachtungsweisen:

Welche wesentlichen **Funktionen/Anforderungen** muss eine Pflanze erfüllen?

- **Ernährung:** photoautotroph oder parasitisch.
- **Reproduktion:** Bildung von Verbreitungsstadien, z.B. Sporen, Samen, Früchte
- **Mechanik:** Statische Belastung z.B. in Bäumen, dynamische Belastung durch Wind etc.
- **Hydraulik:** Zentrale Herausforderung an Landpflanzen.

Welche Möglichkeiten der **Anpassung** haben Pflanzen?

- **Genetisch:** Anpassung durch Variation und Selektion
- **Modifikativ:** Kurzfristig, reversibel, verändert den Organismus an sich nicht.
- **Modulativ:** Anpassung während der Entwicklung eines Moduls, z.B. Sonnen- oder Schattenblatt. Diese Ebene fehlt bei Tieren.

Im Skriptum wird wiederholt auf die folgenden Hauptgruppen innerhalb der höheren Pflanzen Bezug genommen:

Nacktsamer (= **Gymnospermae**; , wichtigste Gruppe: Koniferen)

Bedecktsamer (= **Angiospermae**), diese können weiter untergliedert werden in:

Einkeimblättrige Pflanzen (= **Monocotyledonae**)

Zweikeimblättrige Pflanzen (= **Dicotyledonae**)

2. CYTOLOGIE

Zellbiologie (=Cytologie), die Lehre von Bau und Funktion der Zellen, basiert in ihren Ursprüngen vor allem auf mikroskopischen Untersuchungen (Licht- bis Elektronenmikroskop).

2.1. DIE ZELLE - ÜBERSICHT

PROKARYONTEN (Folie 2-01) sind ursprüngliche, einzellige Organismen (z.B. Bakterien). Diese besitzen:

- **Membranhülle:** Begrenzung zur Umwelt (Abgrenzung und Kontakt)
- **Makromoleküle:** Speicherung und Weitergabe von Information (z.B. DNA), Bildung von Strukturen, katalytische Vorgänge (Enzyme, Proteine)
- **Redoxsysteme:** Energie-Bereitstellung, an Membranen gebunden

Aus den Prokaryonten gingen im Lauf der Evolution die **EUKARYONTEN** (Folie 2-02) hervor. Diese haben zusätzlich:

- **Endomembransysteme:** Interne Kompartimentierung (Organellen, räumliche Abgrenzung vom Grundplasma)
- **Zellkern:** Zentrale Steuerung der Gesamtzelle
- **Plastiden:** Verschiedene Zellorganellen, z.B. Chloroplasten (Photosynthese), Amyloplasten (Stärkespeicher), ...
- **Mitochondrien:** Hochspezialisierte Organellen zur Atmung (Energieproduktion).
- und viele andere Strukturen, die bereits im Lichtmikroskop sichtbar sind.

Während die DNA der Prokaryonten aus einem großen zirkulären Molekül, dem **Plasmid**, besteht, ist sie in Eukaryonten in Form von linearen **x** organisiert.

Jede Membran trennt jeweils eine wässrige von einer plasmatischen Phase.

Das Innere der Zelle (Cytoplasma mit organischen Molekülen etc.) wird durch die Membranhülle von der wässrigen Phase der Umgebung abgegrenzt. Zell-Kompartimente mit einfacher Membran, z.B. die Vakuole, enthalten wässrige Lösungen. Der Inhalt von Organellen mit doppelter Membran (z.B. Zellkern, Mitochondrien und Plastiden) ist plasmatisch, zwischen den beiden Membranen befindet sich wässrige Phase.

Endosymbiontentheorie

Die Nahrungsaufnahme von Prokaryonten erfolgt über **Phagocytose** (Umfließen von Nahrungspartikeln mit dem Cytoplasma, Einschluss in eine Nahrungsvakuole und Verdau im Zellinneren; Folie 2-03). Die Membranen von Nahrungsvakuolen werden nicht immer vollständig abgebaut, sondern können auch im Zellinneren verbleiben und interne Membransysteme bilden.

Es gibt Hinweise/Beweise dafür, dass Prokaryonten andere Prokaryonten „verschluckt“ haben ohne sie zu verdauen. Diese eingeschlossenen Prokaryonten übernahmen im Lauf der Evolution bestimmte Aufgaben innerhalb der Zelle

(= **Endosymbiose**), z.B. Atmung (Mitochondrien) oder Photosynthese (Chloroplasten, wahrscheinlich ehem. Cyanobakterien).

Hinweise aus Merkmalen der Organellen

- **Doppelmembran** (innere Membran vom phagozytierten Organismus, äußere Membran von der „Wirtszelle“).
- Mitochondrien und Chloroplasten **teilen** sich **unabhängig vom Kern**.
- Sie enthalten **eigene, ringförmige DNA** (vgl. Plasmid), die nicht mit Proteinen belegt ist und keine für Eukaryonten typischen repetitiven Sequenzen enthält.
- Der Bau der **Ribosomen** (für die Proteinbiosynthese) ähnelt dem von Prokaryonten.
- Es gibt bei Algen sogar Organismen mit **Drei- und Vierfachmembranen** bei Chloroplasten (durch Phagozytose von Eukaryonten).

Im Lauf der Evolution entwickelten sich immer engere Beziehungen und eine bessere Arbeitsteilung zwischen der Zelle und den Mitochondrien bzw. Chloroplasten (= **Symbiogenese**). Teile der Erbinformation wurden vom Kern der Wirtszelle übernommen (= intrazellulärer Gentransfer). Außerdem gibt es durch spezielle Mechanismen (z.B. Transporter) eine sehr genaue Koordination zwischen Zelle und Organellen.

Ausstattung einer typischen Pflanzenzelle

PROTOPLAST (beinhaltet alles innerhalb der Zellmembran)

- **Cytoplasma**, umgeben von **Plasmamembran** (= Plasmalemma)
- **Zellkern**
- **Plastiden**
- **Mitochondrien**
- **Microbodies: Glyoxisomen** und **Peroxisomen**
- **Vakuolen**, umgeben vom **Tonoplast** (Membran)
- **Endoplasmatisches Reticulum (ER)**: Flexibles Membransystem, das die äußeren und internen Membranen verknüpft, verbunden mit Zellkern und anderen Zellen über **Plasmodesmen**
 - **Raues ER** mit Ribosomen, für Proteinbiosynthese und Membranproduktion
 - **Glattes ER** ohne Ribosomen, für verschiedene metabolische Prozesse, Synthese von Lipiden, Kohlehydrat-Stoffwechsel, ...
- **Golgi-Apparat** (= Gesamtheit aller Dictyosomen)
- **Cytoskelett**
- **Ribosomen**
- **Speicherstoffe** (Stärke, Lipidtröpfchen), Kristalle, Vesikel
- **Zellwand** (liegt außerhalb auf der Zellmembran auf)

Zum **Protoplasten** (= lebendes System innerhalb der Zelle) gehören Cytoplasma, Zellkern, Plastiden, Mitochondrien, ER, Dictyosomen, Cytoskelett und Ribosomen, nicht aber Zellwand, Vakuole, Speicherstoffe oder Kristalle („tote“ Bestandteile).

Innerhalb einer Pflanze:

- **SYMPLAST:** Gesamtheit aller Bereiche innerhalb des Plasmalemmas, untereinander verbunden über ER
- **APOPLAST:** Gesamtheit der Bereiche einer Pflanze außerhalb des Plasmalemmas z.B. Zellwände, Hohlräume, abgestorbene Zellen

2.2. BIOMEMBRANEN (UND ENDOPLASMATISCHES RETICULUM)

Die Aufgabe von Biomembranen besteht in der räumlichen Trennung unterschiedlicher Bereiche – einerseits zwischen Zelle und Umwelt, andererseits zwischen Cytoplasma und Organellen. Dadurch werden die Herstellung unterschiedlicher Milieus (z.B. pH-Wert, Ionenkonzentrationen) innerhalb der Zelle und der gleichzeitige Ablauf verschiedener Reaktionen in einer Zelle ermöglicht.

Aufbau der Biomembranen (Folie 2-06)

- **Phospholipide** mit hydrophoben (apolaren, ungeladenen) „Schwänzen“ und hydrophilen (polaren, geladenen) „Köpfen“, lagern sich, mit den Köpfen nach außen, zu einer Doppelschicht zusammen (Achtung: Jede Doppelmembran besteht aus zwei Doppelschichten).

Die einzelnen Phospholipide einer Membran sind innerhalb der Schicht leicht beweglich (Stichwort „**fluid mosaic model**“, Flüssigmosaikmodell).

Chemie: Glycerin plus Phosphatgruppe plus sog. Kopfgruppe (z.B. Serin, Cholin, Inositol), an den anderen beiden Kohlenstoff-Atomen des Glycerins hängen die Fettsäuren („Fettsäure-Schwänze“).

Plastiden verwenden anstelle von Phospholipiden sogenannte Phosphoglyceride (Phosphatgruppe fehlt, Kopfgruppe aus z.B. Galactose, Digalactose).

Diese Schichten sind sehr flexibel und gleichzeitig sehr dicht gegen Durchdringung von größeren Molekülen und geladenen Molekülen. Membranen ermöglichen also die Trennung unterschiedlicher Räume, daraus entstehen jedoch Probleme beim notwendigen Stoffaustausch.

- **Proteine**, als zweiter, wichtiger Bestandteil einer Membran, „schwimmen“ in der Lipidschicht, entweder auf einer Seite (periphere Proteine) oder sie durchdringen die ganze Membran (integrale Proteine). Die Lage der Proteine in der Membran wird durch entsprechend geladene Aminosäuren stabilisiert. Proteine können entweder gleichmäßig verteilt oder in bestimmten Regionen angeordnet sein, die Proteinausstattung bestimmt die Eigenschaft einer Membran!

Wichtige Aufgabe von Proteinen: Ionen-transport

- **Aktiver Transport** unter Energieverbrauch (ATP), zur Überwindung von elektrochemischen Gradienten, z.B. sog. Ionenpumpen.
- **Passiver Transport:** Diffusion entlang von Gradienten, kein Energieaufwand. Hier unterscheidet man weiter:

Uniport

Ionenkanäle besitzen Strukturen im Protein, die dieses in der Membran verankern (Alpha-Helices). Mehrere Proteine lagern sich zu Polymeren zusammen und bilden in der Mitte eine Pore, an einer Engstelle in der Pore sind die Aminosäuren so angeordnet, dass nur bestimmte Ionen die Stelle passieren können („reaktive Gruppen“). Uniporter können zwischen aktivem und inaktiven Zustand wechseln („ein-/ausgeschaltet werden“).

Porine bilden eine wassergefüllte Pore, diese ist weiter und weniger selektiv, aber wichtig z.B. für den Wasseraustausch zwischen Zellen.

Co-Transport

Hier ist der Transport einer Substanz an den einer anderen gekoppelt. Werden beide Substanzen in eine Richtung transportiert, spricht man von Symport, bei entgegengesetzten Richtungen von Antiport.

Dynamik von Membranen

Membranen sind keine konstanten Gebilde sondern können sich zeitlich und räumlich verändern. Wichtige Vorgänge sind die **Endocytose** (Aufnahme von Stoffen in die Zelle durch Abschnüren von Vesikeln) und **Exocytose** (Stoffabgabe nach außen, Folie 2-08). Bei Endocytose verkleinert sich die Membranfläche, bei Exocytose wird sie größer.

Exocytose

Die Fusion von Membranen ist ein komplexer Prozess, da der Wasserfilm zwischen den Membranen nicht einfach durchbrochen werden kann. **SNARE-Proteine** sind spezielle Proteine, die diesen Prozess gezielt ermöglichen: In einem Vesikel befindet sich der v-SNARE Typ (vesicle) und in der Zielmembran der t-SNARE Typ (target). Alpha-Helices der Proteine ragen aus den Membranen heraus und interagieren bei Kontakt (exergonische Reaktion): Sie winden sich umeinander und ziehen die beiden Membranen zusammen. Wenn die Membranen verschmolzen sind, werden die Proteine unter Energieverbrauch wieder entwunden.

Endocytose

Die Abschnürung von Vesikeln nach Innen erfordert Energie, da der Turgor (Innendruck) überwunden werden muss. Vesikel sind meist von einem Proteinmantel umgeben (wichtigstes Protein: **Clathrin**), deren Proteine sich exergonisch zu fußballähnlichen Gebilden zusammen lagern und die Aufwölbung der Membran gegen den Innendruck ermöglichen.

Endoplasmatisches Reticulum

Das ER ist ein wichtiges Membran-**Netzwerk** innerhalb der Zelle, bei dem das ER-Lumen (wässrige Phase) durch eine einfache Membran vom Cytosol (Cytoplasma) abgegrenzt ist. Es steht in Verbindung zum Plasmalemma und liefert auch die Membranen für alle anderen Organellen mit einfacher Membran.

Im Elektronenmikroskop lassen sich zwei Formen unterscheiden ([Folie 2-09](#)): Am **rauen ER** sitzen **Ribosomen**, die Proteine z.B. für Membranen und Vakuolen synthetisieren. Die entstehende Peptidkette wird direkt in die Membran oder in das Lumen des ER entlassen (**Cotranslation**). Das **glatte ER** besitzt keine Ribosomen, und bildet vor allem neue Membranbausteine und Vesikel.

Proteine für Organellen mit Doppelmembran (z.B. Chloroplasten, Mitochondrien, Microbodies) werden an freien Ribosomen im Cytoplasma gebildet und dann an den Zielort transportiert.

2.3. ZELLWAND

Pflanzen (auch Pilze, nicht jedoch Tiere) besitzen rund um ihre Zellen eine feste Zellwand. Diese wird vom Protoplasten gebildet, ist aber nicht Bestandteil der lebenden Zelle. Die Statik der Pflanzelle funktioniert nur mit Zellwand: Pflanzliche Zellen sind osmotische Systeme mit großem Innendruck (**Turgordruck**, bis 1 MPa = 10 bar). Die Zellwand ist aus mehreren Komponenten, v.a. einer amorphen Matrix (Elastizität) und einem eingelagerten Fasernetz (Form, Struktur), aufgebaut.

Chemie

Die Zellwand setzt sich aus folgenden Bestandteilen zusammen ([Folie 2-10](#)):

- **Pectinstoffe:** Negativ geladene Polysaccharide aus Zuckersäuren, am wichtigsten ist die Pectinsäure (Makromolekül aus D-Galacturonsäure). Pectinstoffe haben eine hohe Quellfähigkeit (können sehr viel Wasser aufnehmen), die Zellwand weist dadurch einen hohen Wassergehalt auf.
- **Hemicellulosen:** Ungeladene Polysaccharide, v.a. Pentosane und Hexosane.
- **Cellulose:** Sie besteht aus nur einem Zucker-Molekül (β -D-Glucose), das durch β -1,4-Bindung lange Ketten bildet (bis zu 300 Moleküle). Durch Zusammenlagerung solcher Cellulose-Ketten werden faserige, fibrilläre Strukturen gebildet: Elementarfibrillen bestehen aus ca. 100 parallelen Cellulosemolekülen, ca. 20 dieser Elementarfibrillen lagern sich zu einer Mikrofibrille zusammen, und diese verbinden sich weiter zu Makrofibrillen (Durchmesser ca. 400 nm). Cellulose-Makrofibrillen können sich in Form von Streu- oder Paralleltexturen anordnen. In ausdifferenzierten Zellwänden findet man häufig mehrere Cellulose-Schichten mit Paralleltextur und von Schicht zu Schicht wechselnder Orientierung.
- **Kallose** (manchmal): Besteht ebenfalls aus β -D-Glucose, ist aber über β -1,3-Bindungen verknüpft und bildet dadurch langgestreckte, schraubige Fasern, die eine amorphe Masse bilden. Kallose wird zur Auskleidung von Plasmodesmen, oder bei Verletzungen von Zellen als „Kitt“ verwendet.

- **Zellwandproteine**
 - **Enzyme:** z.B. Peroxidasen (Polymerisierungen), Expansine (Kontrolle der Plastizität).
 - **Strukturproteine:** HRGP (Hydroxyprolinreiche Glycoproteine, stabförmige Proteine mit großer Ähnlichkeit zu tierischem Kollagen, am häufigsten: Extensin), PRGP und GRGP (prolinreiche und glycinreiche Glycoproteine, auch PRP und GRP).

Synthese

Die Synthese der Zellwandbestandteile erfolgt an drei verschiedenen Orten in der Zelle, diese werden anschließend koordiniert angeliefert und vor Ort „zusammengebaut“. Syntheseorte ([Folie 2-11](#)):

- **Plasmalemma:** Cellulose und Kallose.
- **Golgi-Apparat:** Pectinstoffe, Hemicellulosen (Vesikeltransport über Dictyosomen und Exocytose), Glycosylierung von Proteinen (z.B. HRGP).
- **Raues Endoplasmatisches Reticulum:** Proteine.

Entwicklung der Zellwand

Bei der Zellteilung ([Folie 2-11](#)) bilden sich zuerst zwei Tochterkerne. Zur Orientierung in der Zelle und zum Auseinanderziehen der duplizierten Zellbestandteile kommen spezielle Hilfsstrukturen aus Actinfilamenten und Mikrotubuli (Cytoskelett) zum Einsatz.

Die Vorstufen der Tochterzellen heißen entweder **Phycoplast** (bei Grünalgen, Anordnung parallel zur Teilungsebene) oder **Phragmoplast** (bei Armleuchteralgen und höheren Pflanzen, Anordnung senkrecht zur Teilungsebene).

Golgivesikel mit Pectinstoffen wandern zum Zentrum der Teilungsebene und fusionieren dort zu einer **Zellplatte**. Die Pectinstoffe bilden eine homogene Schicht, die beidseitig von einer einschichtigen Membran umschlossen ist (neues Plasmalemma). Durch weitere ankommende Vesikel wächst die Zellplatte von innen nach außen bis zur Wand der Mutterzelle. Die tatsächliche Abgrenzung der Zelle in zwei Tochter-Bereiche erfolgt beim Verbinden der Membran der Zellplatte mit dem Plasmalemma der Mutterzelle.

Weiteres Zellwandmaterial wird von jeder Tochterzelle angelagert (= **primäre Zellwand**), die ursprüngliche Zellplatte wird eingeschlossen (= **Mittellamelle**) und sorgt für das Zusammenhalten der Zellen.

Primäre Zellwand

Die Primärwand besteht vor allem aus Pectinstoffen und Hemicellulosen (amorphe Matrix), Cellulose (nur 10-15 %) und verschiedenen Proteinen.

Strukturell sind **zwei Netze** ausgebildet, die ineinander – aber nicht miteinander – verwoben sind (Netz im Netz, [Folie 2-12](#)):

1. **Cellulosefibrillen** (in Streutextur) **und Xylocglucan-Moleküle** (Hemicellulosen), verbunden über Wasserstoffbrückenbindungen

2. Pectinstoffe und HRGP (v.a. Expansine)

Sie ist stark elastisch dehnbar und plastisch verformbar, weil die Cellulosefibrillen-Netze dehnbar sind (Elastizität) und durch Enzyme (**XET Xyloglucan-Endotransglycosylase** und **Expansine**, auch der **pH-Wert** spielt eine Rolle) gelockert werden. Damit die primäre Zellwand bei der Ausdehnung nicht dünner wird, werden ständig neue Celluloseschichten aufgetragen.

Sekundäre Zellwand

Wenn die Streckung einer Zelle (nach Ausdifferenzierung) abgeschlossen ist, wird die sekundäre Zellwand (**Folie 2-13**) aufgebaut. Diese bietet eine wesentlich **geringere Elastizität und Plastizität**, ist meist **mächtiger** als die Primärwand, und besteht vor allem aus **Cellulose** (Makrofibrillen in **Paralleltextrur**).

Bildung des Cellulosenetzwerkes und Steuerung der Textur

Cellulose wird vom Enzym **Cellulose-Synthase** direkt im Plasmalemma polymerisiert und nach außen abgegeben. Jeweils sechs Synthase-Moleküle sind rosettenförmig zu **Hexameren** angeordnet und jedes synthetisiert einen Einzelstrang. Die 6 Einzelstränge verbinden sich zu **Mikrofibrillen** und vernetzen mit dem bereits vorhandenen Netzwerk. Dadurch schiebt sich die Rosette bei der Cellulose-Synthese wie auf Schienen durch die **Mikrotubuli** des Cytoskeletts (**Folie 2-14**) weiter. Die **Textur** wird durch **Umorientierung** dieser Schienen bestimmt.

Interfibrilläre Räume können mit **Inkrusten** gefüllt werden: Die wichtigste Inkruste ist das **Lignin** (Verholzung), das auf Kosten der Verformbarkeit für hohe **mechanische Festigkeit** sorgt und die **Wasserpazierbarkeit** parallel zur Zellwandfläche stark **herabsetzt**. Lignin ist das zweithäufigste Makromolekül der Welt und sorgt für Druckfestigkeit, während Cellulose für Zugfestigkeit verantwortlich ist.

Weiters können Mineralien (**Calciumcarbonat**, **Kieselsäure**) und sekundäre Pflanzenstoffe (**Gerbstoffe**, **Tannine**) eingelagert werden, Nach außen aufgelagert gibt es auch noch zusätzliche Schichten, sogenannte **Adkrusten**, häufig auf Abschlussgeweben zur Herabsetzung der Wasserpazierbarkeit (Transpirationsschutz senkrecht zur Zellwandfläche). Beispiele für Adkrusten sind die Cutine (wasserabweisende Polymere) an der Cuticula, oder Suberine (Korkstoff) an Abschlusschichten von Achsen. Eine vollständig suberinisierte Zelle ist komplett nach außen abgeschottet und stirbt.

Manchmal kann noch eine weitere, dünne Schicht innen zur Zelle hin aufgebaut werden: **Tertiäre Zellwand**.

Zellwände sind aber keine durchgehenden „Panzer“, sondern haben **Poren** zur Verbindung zwischen den Zellen, die über 30-60 nm weite **Plasmodesmen** verbunden sind (Symplast).

Tüpfel (**Folie 2-15**) sind größere, bereits im Lichtmikroskop sichtbare Poren, an denen die sekundäre Zellwand ausgespart ist. Mittellamelle und Primärwand bilden eine sog. „(Tüpfel-)Schließhaut“, die von Poren mit Plasmodesmen durchsetzt ist. Neben **einfachen Tüpfeln** gibt es auch **Hoftüpfel** (**Folie 2-15**), die durch Aufwölbung

der sekundären Zellwand einen Hohlraum (Hof) bilden. Hoftüpfel treten bei Zellen im Wassertransportsystem auf, besonders komplex sind sie bei Koniferen.

2.4. ZELLKERN

Der Zellkern ist das Kontrollzentrum der Zelle mit der genetischen Information. Jede Zelle einer Pflanze benötigt einen Zellkern, einzige Ausnahme bilden die Siebzellen (siehe „Leitgewebesystem“).

Aufbau des Zellkerns

- **Kernmembran**
- **Kernplasma**
- **Chromatin**
- **Nucleolus** (einer oder mehrere)

Chemische Zusammensetzung: 50-70 % Proteine, DNA (variabel), RNA

Kernmembran

Bei der Kernmembran handelt es sich um eine Doppelmembran, die im ER gebildet wird und mit diesem in Verbindung steht. **Kernporen** (20-100 nm) ermöglichen den Stoffaustausch zwischen Kern und Cytoplasma. 8 Proteinkomplexe bilden den Porus, ein zusätzliches **Zentralgranulum** in der Mitte kontrolliert den gesamten Austausch: RNA und Ribosomen werden im Kern gebildet und ins Cytoplasma exportiert, Proteine werden im Cytoplasma synthetisiert und in den Kern importiert.

Chromatin

Chromatin ist die Sammelbezeichnung für DNA und assoziierte Proteine, die zusammen in einzelnen Strängen (= **Chromosomen**) organisiert sind. DNA-Moleküle können bis zu einige Meter lang sein und sind sehr komplex organisiert. Sie sind mehrfach um Histon-Octamere gewunden (**Nucleosomen**) und anschließend immer weiter verpackt und gefaltet ([Folie 2-16](#)). In den Chromosomen liegt die DNA schließlich in stark komprimierter Form vor, im Zentrum liegt das **Centromer** (bei kondensierten Chromosomen als zentrale Einschnürung sichtbar) mit **Kinetochor** (Angriffsstelle für das Cytoskelett bei der Zellteilung).

Nucleolus

Ort der Ribosomen-Produktion, beinhaltet RNA, DNA und Proteine. Der Nucleolus ist besonders gut färbbar und dadurch im Lichtmikroskop sichtbar.

Aufgaben des Zellkerns

- **Arbeitskern:** Bereitstellung der genetischen Information, und in weiterer Folge der benötigten Enzyme, Membranbausteile, Plastiden, ...
- **Teilungskern:** Reduplikation der genetischen Information für die Zellteilung

Kern- und Zellteilung

Ablauf

Der **Zellzyklus** (Folie 2-17) wird sehr genau kontrolliert (z.B. durch **Cycline**) und besteht aus den 2 Hauptphasen **Mitose** und **Interphase** (G₁-Phase (Gap), S-Phase (Synthese) und G₂-Phase), der wichtigste Kontrollpunkt (point of no return) liegt vor der S-Phase.

Der erste Teil ist die Kernteilung (**Mitose**), gefolgt von der eigentlichen Zellteilung (**Cytokinese**).

INTERPHASE

- Proteinsynthese und Zellwachstum (RNA-Synthese im Kern)
- Verdopplung der DNA als Vorbereitung für die nächste Mitose
- „Ruhephase“ vor Mitose (trotzdem viel Aktivität – Umlagerungen, Vorbereitungen)

MITOSE (Folie 2-18, 02-19)

- **Prophase**
Chromosomen (bereits gegliedert in Chromatiden = Chromosomenhälften) werden in eine möglichst kompakte Form aufspiralisiert (kondensiert).
Cytoskelett: Mikrotubuli ordnen sich um den Zellkern an.
- **Metaphase**
Chromosomen ordnen sich in der Äquatorialplatte im Zentrum der Zelle an.
Kernhülle und Nucleolus lösen sich auf.
Mikrotubuli bilden die Kernspindeln mit Polkappen zu beiden Seiten der Äquatorialplatte, angeheftet an die Kinetochore der Chromatiden.
Chromatiden hängen nur mehr am Centromer aneinander.
- **Anaphase**
Chromatiden sind maximal kontrahiert.
Chromatiden werden getrennt und an die entgegengesetzten Pole gezogen.
- **Telophase**
Die Tochterchromosomen dekondensieren.
Das ER bildet eine neue Kernhülle.

Anschließend folgt die Zellteilung (**Cytokinese**): Im Phragmoplast werden Zellplatte und Mittellamelle gebildet, und die Tochterzellen bilden die primären und sekundären Zellwände (siehe auch: „Entwicklung der Zellwand“).

Eine Mitose dauert zwischen 2 und 4 Stunden, ein kompletter Zellzyklus mit Interphase dauert in teilungsfähigen Geweben (Meristemen) ca. 24 h.

Ausdifferenzierte Zellen beenden ihre Teilungsaktivität, sie bleiben in der G₀-Phase (Teil der Interphase). Bei Pflanzenzellen ist auch der umgekehrte Weg, die Entdifferenzierung mit Wiedereintritt in die G₁-Phase, möglich.

2.5. PLASTIDEN

Plastiden kommen ausschließlich in pflanzlichen Eukaryontenzellen vor. Alle Plastiden entwickeln sich aus **Proplastiden** und können sich auch ineinander umwandeln (z.B. in ergrünenden Kartoffeln, [Folie 2-20](#)).

Einteilung

- CHROMATOPHOREN: Photosynthetische Pigmente vorhanden
 - **Chloroplasten** (enthalten Chlorophyll, grün)
 - **Phaeoplasten** (Braunalgen, bräunlich)
 - **Rhodoplasten** (Rotalgen, rötlich)
- CHROMOPLASTEN: Färbung, ohne Photosynthese
Carotinoide (gelb bis orange) führen z.B. zur Färbung von Früchten. Sie werden bei der Fruchtreife aus Chloroplasten umgewandelt.
- LEUKOPLASTEN: Unpigmentierte Speicherplastiden
 - **Elaioplasten**: Speicherung von Fetten/Ölen, enthalten Fetttröpfchen (= **Plastoglobuli**)
 - **Proteinoplasten**: Speicherung von Proteinen
 - **Amyloplasten**: Speicherung von Stärke
- GERONTOPLASTEN: Entstehen, wenn Blätter altern und Chloroplasten abgebaut werden. Da zuerst grüne Pigmente abgebaut werden, werden die roten und gelben Pigmente sichtbar (Herbstfärbung).

Aufbau

Doppelmembran

Alle Plastiden sind von einer Doppelmembran umgeben. Die äußere Membran ist relativ einfach gebaut und durchlässig, die innere Membran ist dagegen wesentlich komplexer aufgebaut (viele Proteine) und bietet eine strengere Kontrolle von Import und Export in den Plastiden. Die innere Membran ist zur Oberflächenvergrößerung häufig stark gefaltet.

Innenraum = Stroma

Im Stroma befinden sich die ringförmige DNA (vgl. Endosymbiontentheorie), mRNA (m = messenger), tRNA (t = transfer) und Ribosomen (Molekulargewicht: 70S und damit kleiner als cytoplasmatische 80S-Ribosomen), außerdem Stärkekörner, Fetttröpfchen und Enzyme.

Plastiden sind genetisch (z.T.) eigenständig, die Genausstattung des Chloroplasten wird als **Plastom** bezeichnet. Bei der Zellteilung verteilen sich die Proplastiden zufällig auf die Tochterzellen, Plastiden können sich auch später noch teilen.

Chloroplasten

Gestalt und Größe der Chloroplasten (Folie 2-22) sind sehr variabel. In höheren Pflanzen kommen oft über 100 Chloroplasten pro Zelle zum Einsatz.

Im Stroma sitzen Enzyme für CO₂-Reduktion, Glucose-Oxidation, Fettsäurebiosynthese und weitere Funktionen.

Thylakoidsystem

Das Thylakoidsystem des Chloroplasten ist ein ins Stroma eingebettetes, ausgeprägtes Membransystem. Es entsteht aus Einstülpungen der inneren Membran und bildet geschlossene Bläschen mit wässriger Phase.

Thylakoide kommen in zwei Ausprägungen vor:

- **Granathylakoide** sind stapelartig übereinander gelagert (Thylakoidstapel oder **Grana**, sg. Granum).
- **Stromathylakoide** sind flächige, einschichtige Membrangebilde zwischen den Granathylakoiden, die von einem Granastapel zum nächsten laufen.

Typische Chloroplasten höherer Pflanzen enthalten ca. 50 Grana und 2 - 100 Thylakoide pro Granum.

Das Thylakoidsystem entwickelt sich nur, wenn die Chloroplastenentwicklung unter **Licht** statt findet. Im Dunkeln bilden sich **Etioplasten**, die nur **Prolamellarkörper** (Membranvorrat, aus dem sich bei Belichtung das Thylakoidsystem entwickelt) enthalten.

Zusammensetzung: Die Thylakoidmembran setzt sich zu 50 % aus Lipiden (davon 15 % Chlorophyll) und 50 % Proteinen zusammen. Die wichtigsten Bestandteile sind Pigmente für die Lichtabsorption, Enzymsysteme des Elektronentransports und ATPase (ATP Synthetase) zur Herstellung von ATP.

Der molekulare Aufbau der Membranen ist die Grundlage für die photosynthetisch angetriebene Redoxkette.

Pigmente

Pigmente enthalten konjugierte Doppelbindungen (alternierende Doppel- und Einfachbindungen). Elektronen können durch Absorption von Licht – je nach Verbindung von unterschiedlichen Wellenlängen – angeregt werden.

- **Chlorophylle**
Bei höheren Pflanzen gibt es vor allem Chl. a (blaugrün) und etwas Chl. b (gelbgrün). In manchen Algen gibt es Chl. c und weitere Chlorophylle, Bakterien besitzen ein eigenes Bacteriochlorophyll.
- **Carotine und Xantophylle**
Diese Pigmente wirken rot bis gelb. Sie werden in höheren Pflanzen durch Chlorophyll überdeckt, werden aber im Herbst sichtbar. Bei Kiesel- und Braunalgen sind sie dominant.
- **Phycobiline**
Phycobiline sind typisch für Rotalgen (Phycoerythrobilin) und Cyanobakterien (Phycocyanobilin).

Stärke

In Chloroplasten findet man bei Licht und hoher Aktivität untertags Stärkeköerner als Endprodukt der Photosynthese. Diese **Assimilationsstärke (transistorische Stärke)** dient als Zwischenspeicher, bis die Pflanze etwas später die Assimilate in Form von Zucker exportieren kann.

Amyloplasten können Stärke auch als langfristigen Speicher aufbauen, und je nach Art unterschiedlich geformte Stärkeköerner bilden. Der Amyloplast löst sich zum Schluss oft auf, und gibt damit die Stärkeköerner ins Cytoplasma ab.

Stärke ist ein Polymer aus α -D-Glucose (1-4-Verbindung: **Amylose**; wenn zusätzlich 1-6-verzweigt: **Amylopektin**)

Photosynthese ermöglicht die Reduktion von Kohlenstoff:



Der Wirkungsgrad beträgt ca. 28 % der absorbierten Lichtenergie.

2.6. MITOCHONDRIEN

Mitochondrien ([Folie 2-27](#)) kommen in allen höheren Organismen vor, und werden daher hier nur kurz behandelt. Wie die Plastiden enthalten sie eigene DNA (**Chondriom**), 70S-Ribosomen und eine Doppelmembran (vgl. Endosymbiontentheorie). Sie sind ungefärbt und kleiner als Plastiden (aber im Lichtmikroskop sichtbar), eine Zelle enthält bis zu mehrere hundert Mitochondrien. Innerhalb der Zelle sind sie sehr flexibel und können z.B. ihre Position relativ schnell verändern.

Die äußere Mitochondrien-Membran besitzt viele Porine für den Import und Export von niedermolekularen Verbindungen, die innere Membran ist zur Oberflächenvergrößerung stark gefaltet (5-mal größere Oberfläche als Außenmembran). Einstülpungen werden als **Cristae** oder **Tubuli** bezeichnet. Der Raum zwischen den Membranen wird als **perimitochondrialer Raum** (wässrig) bezeichnet, der Mitochondrien-Innenraum als **Matrix**.

Auf der inneren Membran sitzen in Richtung Matrix verschiedene Proteine, besonders wichtig ist die **ATPase (ATP-Synthase)**. Ein Transport durch die innere Membran ist allgemein nur mittels Carrier möglich (Kontrolle).

Funktion der Mitochondrien ist die Bereitstellung von **Energie** durch **Atmung**. Dabei wird Pyruvat (Produkt der Glykolyse) vollständig oxidiert und in zwei Schritten in Energie umgewandelt:

1. Matrix: Pyruvat wird zerlegt, dabei werden drei Moleküle CO_2 frei gesetzt.
2. Innere Mitochondrienmembran: Frei werdende Energie wird zur Elektronenübertragung auf den Sauerstoff genutzt (= **Endoxidation**).

2.7. MICROBODIES: GLYOXISOMEN UND PEROXISOMEN

Microbodies ([Folie 2-28](#)) sind kleine Organellen mit einfacher Membran, die immer in engem Kontakt zu Mitochondrien bzw. Plastiden stehen. Sie stellen Schutzmechanismen in Zusammenhang mit dem oxidativen Metabolismus der Mitochondrien/Plastiden dar, bei dem das oxidative Zellgift **Wasserstoffperoxid** (H_2O_2) entstehen kann. Dieses wird durch ein spezielles Enzym, die **Katalase**, entgiftet.



Man unterscheidet je nach Funktion:

Glyoxisomen

Glyoxysomen (assoz. mit Mitochondrien) dienen dem Abbau von Speicherfetten. Sie wandeln Kohlenhydrate im Zusammenspiel mit Mitochondrien und Cytosol um, z.B. in Öl-speichernden Samen.

Öl wird in den **Oleosomen** gespeichert: Öle werden im glatten ER innerhalb der Doppelmembran angehäuft, bis sich Vesikel abschnüren. Die entstehenden Oleosomen besitzen nur eine halbe Biomembran (innen lipophile Schwänze, außen hydrophile Köpfe), und bleiben durch den lipophilen Inhalt im hydrophilen Cytoplasma stabil.

Peroxisomen

Peroxisomen (assoz. mit Plastiden) sind der Ort der **Photorespiration** (lichtabhängige Produktion von CO_2 unter O_2 -Verbrauch), die in photosynthetisch aktiven Geweben höherer Pflanzen in Zusammenspiel mit Chloroplasten und Mitochondrien ablaufen kann. Funktionen der Photorespiration sind einerseits die Herstellung von bestimmten Aminosäuren (Glycin und Serin), andererseits der Energieverbrauch als Schutzfunktion bei zu hoher Lichteinstrahlung.

2.8. VAKUOLE

Vakuolen sind typische Kompartimente ausdifferenzierter Pflanzenzellen, die von einer einfachen Membran (**Tonoplast**) umgeben sind und häufig über 90 % des Zellvolumens einnehmen.

Sie entstehen aus kleineren Bläschen (sog. **Lysosomen**, enthalten hydrolytische Enzyme), die zusammen eine oder mehrere große Blasen bilden. Das gesamte System von Vakuolen und Lysosomen einer Zelle ist das **Vakuom**. Durch die eingeschlossenen hydrolytischen Enzyme kann hier eine ständige Abbautätigkeit ohne Beeinträchtigung des Cytoplasmas stattfinden. Platzt der Tonoplast aber auf, stirbt die Zelle aufgrund der unkontrollierten Reaktionen.

Inhaltsstoffe der Vakuole

Lösliche Bestandteile

- Zucker (z.B. Zuckerrübe)
- Organische Säuren (z.B. Äpfelsäure)

- Mineralstoffe (z.B. NaCl)
- Proteine (z.B. Enzyme wie Proteasen)
- Farbstoffe (z.B. Anthocyan → rote bis blauschwarze Färbung)
- Glycoside (z.B. Blausäure-Glycosid; durch den angehängten Zucker sind Glycoside wasserlöslich)
- Gerbstoffe (z.B. Tannine)

Feste bzw. nicht-wasserlösliche Bestandteile

- Kristalle (z.B. Ca-Oxalat)
- Polysaccharide (z.B. Inulin)
- Speicheröle, -fette, -proteine
- Ätherische Öle (Gewürze)

Es gibt verschiedene Vakuolentypen, die auf unterschiedliche Aufgaben spezialisiert sind und sich in ihrem inneren Milieu (pH-Wert, Tonoplastenproteine) deutlich unterscheiden können (z.B. lytische Vakuolen, in Leguminosen: Vakuolen für Proteinspeicherung und V. für Proteinabbau). Innerhalb einer Zelle können auch mehrere Vakuolentypen vorkommen.

Funktionen

- **Reaktionsraum:** Räumlich abgegrenzte Kompartimente für kontrollierte Reaktionen in speziellem Milieu.
- **Speicherung** von Inhaltsstoffen, Stoffwechselprodukten.
- **Endlager** für toxische Substanzen (**Exkretionskompartiment**). Diese Funktion ist wichtig bei oberirdischen Pflanzenteilen, da es meist keine anderen Exkretionsmechanismen gibt. Das endgültige „Abscheiden“ erfolgt beim Blatt- bzw. Nadelwurf (Seneszenz).
- **Wasserspeicherung** und **osmotische Funktion:** Die Vakuole bildet mit ihrem semipermeablen Tonoplasten ein osmotisches System.

Osmose

Osmose (Folie 2-30) ist die Diffusion durch eine semipermeable Membran. Die Konzentration der Inhaltsstoffe zweier Lösungen gleicht sich normalerweise entsprechend dem Konzentrationsgefälle aus. Sind die beiden Lösungen aber durch eine semipermeable Membran getrennt, gleicht sich die Konzentration der osmotisch aktiven Substanzen über den Fluss des Lösungsmittels aus. Dieser Fluss folgt ebenfalls dem Konzentrationsgradienten, läuft aber nur so lange, bis der hydrostatische Druck der Wassersäule gleich groß ist wie der Druck, der durch das Konzentrationsgefälle aufgebaut wird.

Je höher der Konzentrationsunterschied, desto höher ist die osmotische Saugkraft (**Osmolarität**, π) einer Lösung.

Die osmotisch aktiven Substanzen in der Vakuole bewirken aufgrund der hohen Konzentration im Vergleich zum Cytosol eine Wasseraufnahme, bis der Innendruck

(= **Turgor**, 1-10 bar) gleich groß ist wie der äußere Druck durch die **Zellwand** (Folie 2-31).

Wird in der Umgebung einer Zelle die Osmolarität künstlich erhöht, wird Wasser aus der Vakuole in die Zelle gezogen, die Vakuole bzw. der Protoplast löst sich von der Zellwand ab und schrumpft (**Plasmolyse**).

Bedeutung des Turgor-Drucks

Der Turgor-Druck ist wichtig für Streckungswachstum, Bewegung (Spaltöffnungen, Blattbewegungen), Wasseraufnahme und die Verteilung des Wassers innerhalb der Pflanze.

Die Kombination aus Turgor- und Zellwand-Druck ist außerdem sehr wichtig für den Erhalt der äußeren Gestalt einer Pflanze.

2.9. CYTOPLASMA UND CYTOSKELETT

Cytoplasma

Innerhalb des Plasmalemmas liegt der **Protoplast** bzw. das **Protoplasma** (**Cytoplasma** + Organellen). In „jungen“ Zellen ist der Protoplast mit Cytoplasma ausgefüllt, in dem die Organellen und sonstige Bestandteile schwimmen. In ausdifferenzierten Zellen nimmt dagegen die Vakuole den größten Teil des Zellvolumens ein, und das Cytoplasma bildet einen schmalen Bereich zwischen Tonoplast und Plasmalemma.

Im Cytoplasma unterscheidet man:

- **Ektoplasma**: Die gelartige Schicht direkt am Plasmalemma
- **Endoplasma**: Das Cytoplasma im Inneren der Zelle. Hier kommt es auch zu **Plasmaströmungen** (Bewegungen innerhalb der Zelle, Stoffaustausch!)

Im Cytoplasma sind neben den Organellen mit Biomembran auch noch andere, feste Komponenten enthalten, z.B. **Ribosomen** (siehe ER) und **Cytoskelett**. Der flüssige Rest wird als **Cytosol** bezeichnet.

Das Cytosol besteht zu ca. 70 % aus Wasser, zu 15-20 % aus Proteinen (der Raum für Makromoleküle ist sehr limitiert) und hat einen neutralen pH-Wert (7). Die Ionenkonzentrationen unterscheiden sich z.T. beträchtlich von den Gehalten der Umgebung und der Vakuole (z.B.: Die Ca^{2+} -Konzentration innerhalb der Zelle ist im Vergleich zur Umgebung extrem niedrig).

Im Cytosol als Reaktionsraum laufen wichtige **Stoffwechselprozesse** ab, z.B. der Abbau von Kohlenhydraten (Glycolyse). Prozesse laufen immer im Zusammenspiel mit den Organellen ab.

Cytoskelett

Das Cytoskelett durchzieht in Form feinsten Stränge das Cytoplasma. Es handelt sich nicht um ein starres Skelett, sondern um ein sehr flexibles und dynamisches System, das permanent auf- und abgebaut wird. Die **Viskosität** des Cytoplasmas wird im Bereich von Cytoskelett-Elementen stark in Richtung eines dickflüssigen Gels verändert.

Funktionen des Cytoskeletts

- **Signalverarbeitung**
- **Bewegung**
 - lokomotorisch: Geißelschlag
 - intrazellulär: z.B. Bewegung von Organellen, Vesikeln, Chromatiden
- **Formgebend** bei zellwandlosen Organismen (bei Pflanzen keine Bedeutung)

Struktur des Cytoskeletts

Es gibt zwei wesentliche Elemente: **Mikrotubuli** und **Mikrofilamente**.

Mikrotubuli (Folie 2-33) sind röhrenförmige Strukturen (Innendurchmesser: 15 nm, relativ starr) aus 13 Reihen (= **Protofilamente**) längs aneinander gereihter Hetero-Dimere von **α - und β -Tubulin**. An einem Ende der Röhre erfolgt der Aufbau („+“-Ende), am anderen der Abbau („-“-Ende) des Mikrotubulus. Auf- und Abbau werden durch Enzyme, die Ca^{2+} -Konzentration und die Verfügbarkeit von Tubulin und GTP (Energieförderer) gesteuert.

Die Bildung geht von den sogenannten MTOC (Mikrotubuli organisierende Zentren) aus, z.B. im Bereich der Polkappen bei der Mitose.

Einige pflanzliche Gifte wirken auf das Cytoskelett:

- **Colchizin** (Alkaloid der Herbstzeitlose): Bindet an β -Tubulin, dieses kann dann nicht mehr in Mikrotubuli eingebaut werden.
- **Paclitaxel** (Markenname Taxol, Phenol aus der Eibe): Hemmt den Abbau von Mikrotubuli. Dadurch erschöpft sich der Vorrat an freien Tubulinmolekülen, und das Cytoskelett kann nicht mehr umgebaut werden. Taxol wird auch als Cytostaticum in der Krebstherapie verwendet.

Beide Gifte hemmen durch ihre Wirkung die Zellteilung, weil die Kernspindel nicht richtig gebaut werden kann.

Mikrofilamente (Folie 2-34) sind aus **G-Actin**-Monomeren aufgebaut. G-Actin hat eine Bindungsstelle für Mg^{2+} und ATP, und kann bis zu 10 % des Protein-Anteils einer Zelle ausmachen.

Mikrofilamente entstehen aus der Anlagerung von mehreren G-Actin-Molekülen zu einer doppelsträngig spiralförmigen Struktur (= **F-Actin**). Die dafür nötige Energie kommt aus der Hydrolyse von ATP. Mit einem Durchmesser von 7 nm sind Mikrofilamente dünner und flexibler als Mikrotubuli.

Wie bei den Mikrotubuli erfolgt an einem Ende der Auf-, und am anderen der Abbau. Der Aufbau erfolgt allerdings an einem fixen Bildungszentrum, das in Membranen verankert ist (z.B. im Plasmalemma).

Bestimmte Zellgifte wirken auf Microfilamente:

- **Phalloidin** (Knollenblätterpilz): Bindet an Actin und vernetzt das gesamte G-Actin starr zu F-Actin. Dadurch wird das Cytoskelett blockiert und der Zelltod herbeigeführt.

Phalloidin wird aber auch für Untersuchungen des Actingerüsts genutzt, indem es an Fluoreszenzfarbstoffe gekoppelt wird.

Motorproteine

Das Cytoskelett alleine kann noch keine Bewegungen innerhalb der Zelle verursachen, sondern stellt nur das Widerlager für Motorproteine dar. Diese binden an Elemente des Cytoskeletts und bewegen sich entlang dieser wie auf Schienen. Die Energie kommt wieder aus der Hydrolyse von ATP (Umwandlung von chemischer in mechanische Energie durch **mechano-chemische Enzyme**).

Es gibt viele verschiedene Motorproteine, diese binden an unterschiedliche Cytoskelettfilamente, bewegen sich in Richtung des Abbau- oder Aufbauendes der Filamente und transportieren je nach Typ unterschiedliche Frachten (z.B. Organellen, Vesikel).

Myosin ist das wichtigste Motorprotein in den Muskeln (an Actinfilamenten) tierischer Organismen. Myosine gibt es auch in Pflanzen, wo sie z.B. Vesikel transportieren.

3. HISTOLOGIE

3.1. ALLGEMEINES

Histologie ist die Lehre vom Bau der Gewebe und Organe.

Im Vegetationskörper **niederer Pflanzen (Thallus)**, bei Algen, Flechten, Moosen; auch bei Pilzen) findet man noch keine sehr weitgehende Arbeitsteilung oder Entwicklung spezifischer Gewebe (**Thallophyten** = Lagerpflanzen).

Der sogenannte **Kormus** der **höheren Pflanzen** zeichnet sich dagegen durch einen hohen Grad der Organisation und Arbeitsteilung aus, und besteht aus drei Grundorganen: Wurzel, Sprossachse und Blatt. Im Gegensatz zu den Thallophyten können die **Kormophyten** (Sprosspflanzen) eine aufrechte Gestalt aufbauen. Da in dieser Gruppe spezielle Gefäße für den Ferntransport gebildet werden, werden sie auch als **Gefäßpflanzen** (engl. **vascular plants**) bezeichnet.

Die Entwicklung der Kormophyten geht mit dem Übergang zum Landleben und den damit verbundenen neuen Herausforderungen für Pflanzen einher (**Folie 3-01**):

- **Wasserhaushalt:** Wasser ist plötzlich limitierend, die Luft bildet eine trockene Umgebung
- **Ernährung:** Wasserpflanzen können Nährstoffe über die gesamte Oberfläche aufnehmen. An Land geschieht die Aufnahme zum Teil aus der Luft (CO₂, O₂), zum Teil aus dem Boden (z.B. N). Es findet also eine Arbeitsteilung zwischen Blatt und Wurzel mit Stofftransport durch die Achsen statt.
- **Mechanik:** Der Auftrieb im Wasser fällt an Land weg und macht einerseits den Einbau von Lignin zur Festigung, andererseits die Verankerung im Boden durch die Wurzel nötig.
- **Fortpflanzung, Vermehrung, Verbreitung:** Die Verbreitung von Sporen, Geschlechtszellen und Fortpflanzungs-/Vermehrungsstadien (z.B. durch Wind, Tiere) ist komplexer als im Wasser. Der Embryo wird bei den Landpflanzen von der Mutterpflanze geschützt und ernährt.

Die komplexere Organisation und Arbeitsteilung wird durch unterschiedlich spezialisierte Gewebe gewährleistet. Man unterscheidet zwei grundsätzliche Gruppen: **Bildungsgewebe** (Meristeme) und **Dauergewebe**.

3.2. MERISTEME

Meristeme (**Folie 3-02**) bestehen aus undifferenzierten, teilungsfähigen Zellen. Diese sind klein, wenig vakuolisiert, besitzen Proplastiden und nur eine primäre Zellwand. In Meristemen gibt es **keine Interzellularen** (Zwischenräume zwischen den Zellen), es handelt sich daher um dicht gepackte Gewebe.

Man unterscheidet:

- **Primäre Meristeme:** Meristeme, die den primären Pflanzenkörper bilden bzw. bereits im Embryo vorhanden sind.
- **Sekundäre Meristeme:** Als Folgemeristem (**Kambium**) werden Meristeme bezeichnet, die den sekundären Pflanzenkörper bilden bzw. für das Dickenwachstum zuständig sind.

- **Meristemoide** sind teilungsfähige, Meristem-ähnliche Zellen, die aber letztendlich ausdifferenzieren und damit aufgebraucht werden. Meristemoide besitzen keine Stammzellen, und können z.B. in den Blattanlagen oder Spaltöffnungen gefunden werden.

Je nach Lage können Meristeme auch in **Apikalmeristeme** (an den Spitzen des Sprosses) und **Lateralmeristeme** (an den Seiten des Sprosses) eingeteilt werden.

Meristeme sind hoch regulierte Bereiche und müssen kontinuierlich Zellen nachliefern, dabei müssen aber die Stammzellen erhalten bleiben. Ermöglicht wird das durch Rückkopplungskreise (Feedback) verschiedener Zellebenen.

3.3. DAUERGEWEBE

Dauergewebe bestehen aus ausdifferenzierten Zellen mit großen Vakuolen und sekundären Zellwänden. Je nach Funktion werden mehrere Typen unterschieden:

Grundgewebe (Parenchym)

Parenchyme (Folie 3-03) zeichnen sich durch folgende Merkmale aus:

- dünne sekundäre Zellwand
- häufig isodiametrische (kugelige) Zellen
- Zellzwischenräume (= Interzellularen), je nach Entstehung:
 - **schizogen**: lokale Auflösung der Mittellamelle → Interzellularen
 - **lysig**: Auflösen von Zellwänden → Interzellularräume
 - **rhexigen**: Zerreißen von Zellreihen → Interzellularräume

Grundgewebe können nach verschiedenen Aspekten weiter unterteilt werden:

nach Funktion:

- **Assimilationsparenchym (Chlorenchym)**: Spezialisiert auf Photosynthese, enthält viele Chloroplasten, z.B. im Blatt
- **Speicherparenchym**: Enthält viele Leukoplasten, Speichervakuolen, z.B. in Wurzeln
- **Wasserspeicherndes Parenchym**: Wasserspeicher, z.B. bei Sukkulente
- **Leitparenchym**: In Leitgeweben
- **Aerenchym**: Große Interzellularen zur Durchlüftung, z.B. bei Sumpfpflanzen

nach Zellform:

- **Palisadenparenchym** mit langgestreckten Zellen, z.B. Photosyntheseparenchym im Blatt (Lichtausbeute)
- **Armpalisadenparenchym** bildet zur Oberflächenvergrößerung Einstülpungen, z.B. bei Pinus-Nadeln
- **Schwammparenchym** mit großen Interzellularen, z.B. Photosyntheseparenchym im Blatt (Belüftung)
- **Sternparenchym** mit großen Interzellularen durch sternförmige Zellen, z.B. Aerenchym

nach Lage:

- **Rindenparenchym**
- **Markparenchym**
- **Xylem- und Phloemparenchym**

Festigungsgewebe (= Stützgewebe)

Festigungsgewebe (Folie 3-05) können grundsätzlich in zwei Typen unterteilt werden:

- **Kollenchyme** finden sich v.a. in noch wachsenden Pflanzenteilen, und bestehen aus lebenden, unverholzten Zellen mit teilweise verdickter Primärwand (Stoffaustausch noch möglich).
Man unterscheidet **Plattenkollenchym**, **Eckenkollenchym** und **Lückenkollenchym**. Kollenchym kann bei Alterung in Sklerenchym übergehen.
- **Sklerenchyme** werden in ausgewachsenen Pflanzenteilen gebildet, und bestehen aus toten, verholzten (Lignin!) Zellen mit regelmäßig verdickter Sekundärwand. Es gibt **Sklerenchymzellen** (= **Sklereide**; einzelne Zellen unterschiedlicher Gestalt) und **Sklerenchymfasern** (langgestreckte Zellen, oft in Bündeln).

Leitgewebesystem

Leitgewebe bestehen eigentlich aus einer Kombination unterschiedlicher Gewebetypen, und werden daher als Gewebesystem bezeichnet. Die einzelnen Gewebe bestehen dabei immer aus verschiedenen Zelltypen (Mischgewebe).

Funktion: Ferntransport von Wasser und Nährstoffen (bes. Assimilate) in Kormophyten

Merkmale: Langgestreckte Zellen (Leitelemente), die die ganze Pflanze in Bündeln (= **Leitbündel**) durchziehen, und in allen Organen (Wurzeln, Spross, Blätter) gefunden werden können.

Es gibt zwei Leitgewebe-Typen:

Phloem

Im Phloem (= Siebteil, Bastteil, Folie 3-06) kommen entweder Siebzellen, oder Siebröhren in Kombination mit Geleitzellen, vor:

- **Siebzellen**
 - lebend
 - langgestreckt
 - perforierte Quer- und Längswände
 - phylogenetisch älter, z.B. bei Koniferen

oder

- **Siebröhren**
 - lebend, aber kernlos und ohne Vakuole

- Zellen bilden zusammenhängende Röhren
- nur Querwände perforiert (= Siebplatte)
- phylogenetisch jünger, in Angiospermen

und

- **Geleitzellen**
 - lebende Zellen mit vielen Mitochondrien
 - immer verpaart mit Siebröhrenglied (entstammen der gleichen Meristemzelle)

Die Kombination aus Siebröhren und Geleitzellen gibt es nur in Angiospermen. Bei Koniferen gibt es neben den Siebzellen ähnliche Zelltypen, sog. Straßburgerzellen, diese entstammen aber nicht derselben Meristemzelle.

Weitere Zelltypen des Phloems:

- **Bastparenchymzellen** (lebend, Speicherfunktion)
- **Bastfasern (=Sklerenchymfasern)**

Funktion: Ferntransport von organischen Substanzen (in beide Richtungen). Transportiert wird vor allem Zucker in Form von Saccharose (aus der Photosynthese oder aus verschiedenen Speichern), aber auch Aminosäuren und Hormone. Siebplatten können bei Bedarf auch mit Kallose verschlossen werden (z.B. im Herbst).

Xylem

Bestandteile des Xylems (= Holzteil, [Folie 3-07](#)):

- **Tracheiden**
 - abgestorbene Zellen
 - es bleibt nur die dicke, verholzte Zellwand (mit Verstärkungsstrukturen)
 - 0,3 - 10 mm lang, 30 µm im Durchmesser
 - Hoftüpfel
 - bei Koniferen und Angiospermen.
- **Tracheen**
 - zusammengesetzte Röhren aus mehreren, abgestorbenen Zellen
 - Querwände aufgelöst
 - bis zu mehrere Meter lang, Durchmesser bis zu 700 µm
 - Hoftüpfel
 - nur bei Angiospermen.
- **Holzparenchymzellen** (lebend, Speicherfunktion; einzige lebende Elemente im Holzteil)
- **Holzfasern** (= Libriformfasern)
 - abgestorben
 - langgestreckt und englumig (dicke Zellwand)
 - Stützfunktion

Funktion: Vor allem Ferntransport von Wasser, aber auch von darin gelösten anorganischen Substanzen, aus der Wurzel bis in die Blätter. Die Verstärkungen und verdickten Zellwände dienen primär als Schutz vor einem Kollaps der Leitgefäße, andererseits erfüllen sie auch eine mechanische Stützfunktion. Tote Zellen haben aufgrund des Fehlens der Protoplasten einen geringen Transportwiderstand. Phloem und Xylem treten in der Regel kombiniert als Leitbündel auf.

Ausscheidungsgewebe

Es gibt viele verschiedene Typen von Ausscheidungsgeweben ([Folie 3-08](#)), die primäre Funktion ist aber oft unklar: Um **Exkretion** handelt es sich, wenn Stoffe ausgeschieden werden sollen, bei der Abgabe z.B. von Abwehrstoffen spricht man von **Sekretion**.

Gewebe ohne Abscheidung nach außen

- **Idioblasten** (Einzelzellen in anderen Geweben, z.B. mit ätherischen Ölen, Gerbstoffen)
- **Milchröhren** (langgestreckte Röhren mit Milchsaft)
 - verzweigte Einzelzellen, oder
 - aus mehreren Zellen
- **Lysigene Exkretbehälter** (lysigene Auflösung von Zellwänden, dadurch entstehen größere Behälter)

Drüsen = Gewebe mit Abscheidung nach außen

- **Epidermale Drüsen** (Bildung aus dem Abschlussgewebe, z.B. in Form von Drüsenhaaren)
- **Parenchymatische Drüsen** (innere schizogen entstandene Hohlräume, in die Substanzen abgeschieden werden, z.B. Harzgänge bei Koniferen)
- **Hydathoden** (Bildung aus dem Parenchym von Blattspitzen, aktive Wasserabgabe = **Guttation**. Wichtig z.B. in tropischen Regionen, wenn kein Transpirationssog entsteht (Aufnahme von Nährstoffen).)

Abschlussgewebe

Abschlussgewebe müssen einerseits als **Abgrenzung zur Umgebung** funktionieren (z.B. als Verdunstungsschutz), andererseits aber auch **Kontakt mit der Umwelt** herstellen (z.B. durch die Wurzel). Die Zellen aller Abschlussgewebe bilden immer eine dichte, lückenlose Schicht ohne Interzellularen, zum Teil werden nach außen zusätzliche Schichten für spezielle Oberflächeneigenschaften aufgetragen (z.B. Cuticula des Blattes).

Es werden grundsätzlich zwei Typen unterschieden:

Primäres Abschlussgewebe

- **Epidermis** (oberirdische Organe, meist einschichtig, z.T. Außenwände verdickt, Cuticula, Spaltöffnungen = Stomata)
- **Rhizodermis** (einschichtig, ohne Cuticula, ohne Stomata, zahlreiche Ausstülpungen = Wurzelhaare zur Oberflächenvergrößerung)

Sekundäres und tertiäres Abschlussgewebe

- **Oberflächenperiderm** (Äußeres Abschlussgewebe)
- **Tiefenperiderm** (Inneres Abschlussgewebe)

4. SPROSSACHSE

4.1. ALLGEMEINES

Die Sprossachse ist die Verbindung zwischen Wurzel und Blatt, und erfüllt vor allem zwei wichtige Funktionen: **Stofftransport** und **Mechanik**.

Wichtige Begriffe

- **Stängel**: Unverholzte Sprossachse der krautigen Pflanzen
- **Stamm**: Verholzte Sprossachse
- **Hypokotyl**: Abschnitt zwischen Wurzel und Keimblättern
- **Epikotyl**: Abschnitt zwischen den Keimblättern und ersten Folgeblättern
- **Nodien**: Ansatzstelle der Blätter (oft knotig verdickt, [Folie 4-01](#))
- **Internodien**: Abschnitte zwischen den Nodien. Das Strecken dieser Bereiche bewirkt Streckungs- oder Längenwachstum (= interkalares Wachstum). Bei manchen Pflanzen unterbleibt die Streckung (z.B. Rosettenpflanzen, gestauchte seitliche Triebe = Kurztriebe)

Verzweigungsmuster der Sprossachse ([Folie 4-02](#))

- **Monopodiale Verzweigung**: Nur eine Hauptachse, Längenzuwachs erfolgt immer durch die Endknospe
- **Sympodiale Verzweigung**: Längenzuwachs ist über die Seitenknospen möglich. Die Endknospe der ursprünglichen Hauptachse stirbt häufig ab.

Wuchsformen

- **Akrotoner Wuchs**: Vor allem die oberen Endknospen der Zweigspitzen sind aktiv, basale Knospen werden gehemmt (z.B. Baum).
- **Basitoner Wuchs**: Vor allem die basalen Knospen in Bodennähe sind aktiv (z.B. Strauch)

Längenwachstum erfolgt immer an der Spitze eines Sprosses (= Apex, Sprossscheitel, Vegetationskegel). Bei ursprünglichen Pflanzen erfolgt die Teilung in einer einzelnen Stammzelle (Schachtelhalme, Farne), bei höheren Pflanzen in einem organisierten, kegelförmigen Meristem (**SAM** = Shoot Apical Meristem). Dieses SAM besteht aus etwa 100 Stammzellen. Die Zahl bleibt in etwa konstant, bei der Teilung differenziert sich immer der Rest der Zellen. In welchen Zelltyp sich eine Zelle differenziert, wird in der sog. **Determinationszone** (50 – 80 µm lang, direkt unterhalb des Meristems, [Folie 4-03](#)) festgelegt, wo je nach endogenen Faktoren (z.B. Position im Spross) und exogenen Faktoren (Umwelteinflüssen, z.B. Wind) bestimmte Gensets aktiviert werden. Im Anschluss daran folgt die **Streckungszone** (Längenwachstum).

4.2. PRIMÄRE SPROSSACHSE

Unterhalb der Streckungszone ist die Bildung des Gewebes bereits abgeschlossen (primäre Sprossachse, [Folie 4-04](#)). Sie enthält folgende Gewebe:

- **Abschlussgewebe (Epidermis)**
- **Parenchym**
- **Festigungsgewebe** (Kollenchym und/oder Sklerenchym)
- **Leitgewebe (Xylem und Phloem, zu Bündeln zusammengefasst)**
- **Rinde** (Alles zwischen Epidermis und Leitgewebe, v.a. Parenchym)

Leitbündel

Leitbündel beinhalten immer sowohl Xylem (meist innen) als auch Phloem, und sind von der **Bündelscheide** (Parenchymzellen oder Sklerenchym) umgeben. Es gibt mehrere Möglichkeiten zur Einteilung ([Folie 4-06](#)).

Nach Wachstumsfähigkeit:

- **Offene Leitbündel:** Zwischen Phloem und Xylem befindet sich ein Meristem (**Kambium**), das sekundäres Dickenwachstum ermöglicht. Bei Koniferen, Dicotyledoneae (zweikeimblättrigen Pflanzen).
- **Geschlossene Leitbündel:** Kein Kambium, d.h. es ist kein weiteres Dickenwachstum möglich. Die Leitbündel bleiben nach Zellstreckung gleich groß. Bei Monocotyledoneae (einkeimblättrigen Pflanzen).

Nach Anzahl der Leitbündelteile:

- **Einfache Leitbündel** (nur Phloem oder nur Xylem)
- **Zusammengesetzte Leitbündel** (Phloem und Xylem)
- **Reduzierte Leitbündel** (Xylem rudimentär, bei Wasserpflanzen)

Nach Geometrie im Leitbündel:

- **Kollaterale Leitbündel** (1x Phloem und 1x Xylem)
- **Bikollaterale Leitbündel** (2x Phloem, in der Mitte Xylem)
- **Konzentrische Leitbündel** (Ring, entweder Xylem oder Phloem außen)

Geometrie der Sprossachse

Festigungselemente liegen generell eher an der Peripherie der Sprossachse, um eine erhöhte Biegefestigkeit gegen Winddruck zu erzeugen.

Auch die Leitbündel (Xylem- und Festigungselemente) wurden im Lauf der Evolution immer weiter nach außen verschoben ([Folie 4-07](#)): Bei **monocotylen** Pflanzen laufen die aus den Blättern kommenden Leitgewebe zuerst in Richtung Zentrum und dann erst wieder an die Peripherie. Im Querschnitt ergibt sich dadurch die scheinbar **zerstreute** Anordnung der Leitbündel. Bei den **Dicotylen** gibt es dagegen einen schärferen Knick der Leitgewebe am Nodium. Nur durch die **ringförmige** Anordnung wird (bei Vorhandensein eines Kambiums) auch ein geordnetes Dickenwachstum möglich.

4.3. SEKUNDÄRE SPROSSACHSE

Die primäre Sprossachse reicht für die mechanische- und Versorgungsfunktion einer kleinen Pflanze grundsätzlich aus. Im Verlauf des weiteren Wachstums muss aber durch die größere zu versorgende Blattfläche und die zusätzliche mechanische Belastung auch die Achse mitwachsen. Zum Teil müssen auch die im Lauf der Zeit ausfallenden Leitungsgewebe ersetzt werden, da sie nur ein paar Jahre lang funktionsfähig sind (tote Zellen).

Durch **sekundäres Dickenwachstum** (Folie 4-08) erfüllen dicotyle Angiospermen und Koniferen die Anforderungen, die durch das fortschreitende Höhenwachstum entstehen. Voraussetzung für solches Dickenwachstum ist ein zylinderförmiges Meristem (**Kambium**) in der Sprossachse, das bereits vom Sprossscheitel angelegt (z.B. im Fall von Bäumen) oder durch Zusammenwachsen der Leibündelkambien (faszikuläres Kambium) zum **interfaszikulären Kambium** gebildet wird.

Kambiumzellen teilen sich vor allem tangential, d.h. dass nach außen und innen neue Zellen gebildet werden, die zu neuen Xylem- bzw. Phloem-Elementen ausdifferenzieren (Folie 4-09). Außerdem gibt es radiale Teilungen (**Dilatation**), da das Kambium sich beim Wachstum kontinuierlich nach außen schiebt und dadurch im Umfang zunehmen muss.

Der nach innen gebildete Teil des Sekundärsprosses (Xylem) wird als **Holz** bezeichnet. Achtung: Neben lignifizierten Zellen (Xylemelemente) gibt es hier auch unverholzte Zellen (z.B. Parenchymzellen).

Außerhalb des Kambiums wird **Bast** (sekundäre Rinde) mit Elementen des Phloems (Siebzellen, Geleitzellen, Phloemparenchym) gebildet.

Als **Markstrahlen** werden die Parenchymbahnen des sekundären Sprosses bezeichnet, die Xylem und Phloem verbinden. Diese sind wichtig für das Dickenwachstum. Zusätzlich können später sekundäre Markstrahlen (Holzstrahlen, Baststrahlen, enthalten ebenfalls Parenchymzellen) eingezogen werden, diese enden blind im Holz.

Im Wechsel der Jahreszeiten verändert sich nicht nur die Aktivität des Kambiums, sondern auch die Zusammensetzung des gebildeten Holzes (→ Jahrringe).

Holz

Holz ist kein homogenes Gewebe, sondern setzt sich aus vielen verschiedenen Zelltypen zusammen. Im Pflanzenreich werden je nach den jeweiligen Anforderungen sehr unterschiedliche Holzstrukturen und Eigenschaften ausgebildet, besonders zwischen Koniferen- und Laubholz gibt es große Unterschiede.

Funktion: Wassertransport, Mechanik, Speicherung

Der Wassertransport findet im äußeren Bereich des Stammquerschnittes statt (**Splintholz**). Weiter innen liegt das **Kernholz**, das nur noch Festigungsfunktion hat und durch Tannine, Gerbstoffe etc. vor mikrobiellem Abbau geschützt wird. Im Kernholz der Angiospermen gibt es zusätzlich **Thyllen** (Einwüchse von Parenchymzellen), mit denen aktiv Gefäße verschlossen werden können.

Koniferenholz (Folien 4-10, 4-11) ist relativ einfach gebaut und besteht aus nur drei Zelltypen: Tracheiden, Holzparenchym und Strahlenparenchym.

Die Tracheiden (ca. 30 µm im Durchmesser) übernehmen Wasserleitung und mechanische Festigung, das Holzparenchym (fehlt bei manchen Arten, z.B. Eibe) kleidet die Harzkanäle aus. Das Strahlenparenchym der Markstrahlen ist nur eine Zelle breit, mehrere hoch, und ist für die Versorgung des Holzköpers und die Speicherung zuständig. Oben und unten an den Markstrahlen verlaufen Quertracheiden, die den Quertransport von Wasser ermöglichen.

Das Splintholz (leitende Xylemteile) umfasst mindestens 10 Jahrringe, die maximale Transportgeschwindigkeit liegt bei 1,2 m/h).

Angiospermenholz (Folien 4-10, 4-11) ist komplexer aufgebaut, und besitzt zusätzlich zu den Tracheiden auch die größeren Tracheen (gesteigerter Wassertransport). Die Markstrahlen sind mächtiger als im Koniferenholz, die Festigung wird vor allem von Holzfasern (stark lignifizierte Sklerenchymzellen) übernommen.

Die Arten unterscheiden sich vor allem durch die Anordnung der Tracheen:

- **Zerstreutporige** Hölzer besitzen einen relativ gleichmäßigen Tracheen-Durchmesser (max. 100 µm, 1 - 2 m lang) und erreichen max. Transportraten von bis zu 6 m/h. Im Lauf der Vegetationsperiode nimmt der Tracheen-Durchmesser kontinuierlich ab. Das Splintholz besteht aus einigen Jahrringen.
- **Ringporige** Hölzer besitzen sehr große Tracheen im Frühjahr (größer als 100 µm, bis zu 10 m Länge). Die Transportraten liegen bei bis zu 45 m/h, allerdings ist nur der jeweils letzte Jahrring funktionsfähig bzw. leitend (Splintholz). Die höheren Transportgeschwindigkeiten kompensieren hier eine kleinere leitende Fläche.

Reaktionsholz ist die Antwort der Pflanze auf mechanische Belastung während des Wachstums. Je nach Pflanzengruppe wird die Bildung des Holzkörpers modifiziert:

- **Druckholz** (bei Koniferen) drückt an der Unterseite nach oben
- **Zugholz** (bei Angiospermen) zieht an der Oberseite nach oben

Bast

Der Bast (sekundäre Rinde, Folie 4-12) besteht aus Phloemelementen (Siebröhren und Geleitzellen), Baststrahlparenchym und Bastfasern, manchmal kommen außerdem Milchröhren oder Harzkanäle vor.

Funktion: Assimilat-Transport, Speicherung

Auch bei großen Bäumen bildet der Bast nur eine sehr dünne Schicht, die den gesamten Assimilat-Strom gewährleistet.

Die permanente Erweiterung des Umfanges würde den Bast schnell zerreißen. Um das zu vermeiden, findet auch hier eine **Dilatation** (im Bastparenchym) statt, oft mit typischen Mustern von **Weichbast** (Phloemelemente) und **Hartbast** (Sklerenchyme). Letzterer erreicht eine hohe Reißfestigkeit, und wurde deshalb früher als Bindmaterial verwendet (z.B. von Weiden).

Sekundäres und tertiäres Abschlussgewebe

Epidermiszellen sind nicht mehr teilungsfähig, d.h. mit fortschreitender Expansion zerreißen das Abschlussgewebe.

Durch Entdifferenzierung direkt unterhalb der Epidermis bildet sich deshalb ein sekundäres Abschlussgewebe (**Periderm**). Dieses besteht aus 3 Schichten: Das **Phellogen** (Korkkambium, mittlere Schicht) bildet nach außen das **Phellem** (Kork, tot, stark suberinisiert), nach innen das **Phelloderm** (Korkhaut, lebend, kann Chloroplasten enthalten).

Manche Arten (z.B. Buche) beenden das sekundäre Dickenwachstum mit einem dauerhaften Periderm (sek. Abschlussgewebe, dichter Abschluss). Für die Sauerstoffversorgung der darunter liegenden Zellschichten werden **Lentizellen** (Korkporen, Folie 4-13) gebildet.

In der primären Rinde oder der sekundären Rinde können später weitere Korkkambien entstehen. Diese schneiden die außen liegenden Gewebe von der Versorgung ab, die schließlich absterben (= **Borke**, Tiefenperiderm, tertiäres Abschlussgewebe). Je nach Lage dieser Kambien fällt die Borke nach einiger Zeit schuppig, in Streifen oder flächig ab.

Funktion von Kork und Borke: Schutz gegen Wasserverlust, Licht, Temperaturschwankungen bzw. -extreme, Fraßfeinde und Infektionen durch Mikroorganismen.

Sekundäres Dickenwachstum bei Monocotylen ist selten. Normalerweise wird die Enddicke bei monocotylen Pflanzen bereits in der jungen Pflanze angelegt – z.B. bei im Fall der Palmen mit ihren gleichförmigen Stämmen.

Bei einigen Ausnahmen kann jedoch Kambium im Parenchym der Rinde gebildet werden, das eine Art sekundäres Dickenwachstum ermöglicht (z.B. bei Dracaena).

4.4. METAMORPHOSEN DER SPROSSACHSE

Es gibt vielfältige Abwandlungen der Sprossachse (Metamorphose: Gestaltwandel, Folie 4-14) für bestimmte Funktionen:

Überwinterung

- **Rhizome:** Unterirdisch wachsende Sprosse, Knospen werden vor Frost geschützt. Häufig gleichzeitig auch als Speicherorgan verwendet (z.B. Buschwindröschen)
- **Sprossknollen:** Knollenförmiger Spross (z.B. Kartoffel)

Speicherung

- **Wasserspeicherung:** Stammsukkulenz (z.B. Kakteen)
- **Nährstoffspeicherung:** siehe Rhizome, Sprossknollen

Mechanik

- Kletterpflanzen: **Sprossranken** (umgewandelte Seitenknospen, z.B. Wein) oder **Verwindung** des ganzen Sprosses (z.B. Hopfen)

Verbreitung

- **Kriechsprosse:** Vegetative Vermehrung (z.B. Erdbeere)

Abwehr

- **Sprossdornen:** Ganze Seitensprosse werden zu Dornen umgebildet (z.B. Weißdorn)
- **Stacheln:** Bildungen der Epidermis (z.B. Rose)

Photosynthese

- **Oberflächenvergrößerung** bei Sprossen (häufig bei Sukkulente, z.B. *Opuntia*)
- **Phyllocladien:** Flachgedrückte, blattförmige Sprosse als Ersatz für reduzierte Blätter (z.B. Mäusedorn)

5. WURZEL

5.1. ALLGEMEINES

Die Wurzel ist ein (normalerweise) unterirdisches Organ von Farnen und Samenpflanzen. Bei den ursprünglicheren Thallophyten gibt es keine echten Wurzeln, sondern nur wurzelähnliche, einfache Rhizoide zur Verankerung.

Funktionen der Wurzel (Folie 5-01):

- **Aufnahme von Wasser und Nährsalzen**
- **Wasserleitung**
- **Verankerung**
- **Speicherung**
- **Synthese von Stoffen (z.B. Hormonen)**

Die Gesamtheit der Wurzeln einer Pflanze wird als Wurzelsystem bezeichnet. Bei **Dicotylen** besteht dieses aus Hauptwurzel plus Nebenwurzeln (= **allorhizes Wurzelsystem**), bei **Monocotylen** gibt es viele gleichwertige Wurzeln (= **homorhizes Wurzelsystem**).

Die Gesamtlänge des Wurzelsystems übersteigt meist die oberirdische Sprosslänge. Wir sehen also meist nur einen kleineren Teil der Pflanze!

Nach der Durchwurzelung des Bodens werden **Flachwurzler** (z.B. Fichte) und **Tiefwurzler** (z.B. Eiche) unterschieden. Es gibt keine Gliederung in Nodien und Internodien, es sind aber Verzweigungen möglich.

5.2. PRIMÄRE WURZEL

Ausgehend von der Spitze können mit zunehmendem Alter und Differenzierung der Zellen mehrere Abschnitte unterschieden werden (Folie 5-02):

Wurzel-Längsschnitt

Kalyptra

An der Wurzelspitze sitzt die Wurzelhaube (= **Kalyptra**). Sie schützt den Vegetationspunkt (Meristem) vor der großen mechanischen Belastung. Am Rand der Kalyptra werden Schleim und Zellen als Schmiermittel (bei Bewegung im Boden) abgegeben. Außerdem sitzt hier der „Lagesinn“ der Pflanze: Stärkekörner in den Zellen und entsprechende Rezeptoren dienen zur Feststellung der Gravitation, die Wurzel kann dadurch „oben“ und „unten“ unterscheiden (positiver **Gravitropismus**: Wachstum in Richtung der Gravitation).

Vegetationspunkt

Der Vegetationspunkt ist der Ort der Zellteilung und des Längenwachstums in der Wurzel, und kann aus einer einzelnen **Scheitelzelle** (Farne) oder aus einem vielzelligen **Apikalmeristem** (Gymno- und Angiospermen) bestehen. Das Meristem ist ein primäres Meristem (bereits im Embryo vorhanden). Wie bei der Sprossachse handelt es sich auch hier um ein genau gesteuertes Stammzellen-System.

Streckungs- und Differenzierungszone

Hier findet keine Zellteilung mehr statt, die gebildeten Zellen strecken und differenzieren sich in diesem Abschnitt, der nur einige mm lang ist.

Wurzelhaarzone

Die in der **Wurzelhaarzone** (wenige cm lang) vorhandenen, feinen Wurzelhaare (**Trichome**, 1 - 10 mm lang) sind Auswüchse einzelner Zellen (Oberflächenvergrößerung bis zu 10-fach) und dienen der **Wasser- und Nährstoffaufnahme**. Sie existieren nur für wenige Tage.

Querschnitt durch die primäre WurzelRhizodermis

Das primäre Abschlussgewebe der Wurzel (**Rhizodermis**) besitzt keine Cuticula und ist nicht suberinisiert, damit die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen möglich ist. Im Bereich der Wurzelhaarzone besteht die Rhizodermis aus sog. **Trichoblasten**, die Wurzelhaare ausbilden, und **Atrichoblasten** ohne Wurzelhaare.

Dahinter reißt die **Rhizodermis** auf und wird von der **Exodermis** abgelöst. Hier sind die **Zellwände suberinisiert**, es kann also keine Wasseraufnahme mehr stattfinden. Die Exodermis entwickelt sich aus der **Hypodermis**, einer Schicht unterhalb der Epidermis.

Wurzelrinde

Innerhalb der Rhizo- bzw. Exodermis liegt die Wurzelrinde (**Cortex**). Diese mächtige Parenchymschicht ist wichtig für die radiale Leitung (oft auch für die Speicherung) von Wasser und Nährstoffen. Die innerste Schicht des Cortex ist die einschichtige **Endodermis**.

Endodermis (Folie 5-03)

Bei der **primären** Endodermis (typischer Endzustand bei **Angiospermen** mit sek. Dickenwachstum) findet man in den radialen Zellwänden suberinisierte Bereiche, die sogenannten **Caspary'schen Streifen**. Diese einfachen, suberinisierten Gürtel dienen als Barriere für den radialen Transport.

Bei anderen Pflanzengruppen wurde die Endodermis weiterentwickelt: In der **sekundären** Endodermis (typischer Endzustand bei **Koniferen**) wird ein Großteil der Zellen zusätzlich mit einer dünnen Suberinschicht ausgekleidet. Dazwischen liegen einzelne **Durchlasszellen**, die Wasser und Nährstoffe **durch den Symplasten** (also durch die lebende Zelle hindurch) **kontrolliert aufnehmen**. Eine unkontrollierte Aufnahme durch den Apoplasten (zwischen den Zellwänden) wird durch die Caspary'schen Streifen und die Verdickungen verhindert.

Bei der **tertiären** Endodermis (typischer Endzustand bei **Monocotylen**) kommt zur Suberinschicht noch eine massiv verdickte Zellwand hinzu, auch hier gibt es wieder Durchlasszellen ohne eine solche Abdichtung.

Zentralzylinder

Auf die Endodermis folgt der Zentralzylinder mit dem einschichtigen **Perizykel** und den **Leitelementen**. Erst hier beginnt der axiale Weg von Wasser und Nährstoffen. Der teilungsfähige **Perizykel** kann oberhalb der Wurzelhaarzone **Seitenwurzeln** ausbilden, diese werden im Gegensatz zum Spross nicht in Knospen (exogen) vor-

angelegt, sondern werden von einer teilungsfähigen Schicht im Inneren (**endogen**) gebildet.

Die Leitelemente der Wurzel (Folie 5-04 oben links) sind nicht als einzelne Leitbündel, sondern als zentrales, sternförmiges Leitbündel vorhanden. **Xylem**-Stränge laufen **radiär**, sternförmig vom Zentrum nach außen, in den Zwischenräumen liegt das **Phloem**. Dadurch entsteht eine mechanisch sehr beanspruchbare Struktur mit zentralen Stützelementen. Zusätzlich gibt es im Zentralzylinder Parenchymzellen, z.T. mit speziellen Aufgaben: **Transferzellen** versorgen zum Beispiel die Xylemelemente mit Nährsalzen.

Leitelemente mit **bis zu 7 Xylem-Strahlen** werden als **oligoarch** bezeichnet, und kommen v.a. bei **Koniferen und Dicotylen** vor, bei **mehr als 7 Strahlen** wird die Wurzel als **polyarch** bezeichnet (v.a. bei **Monocotylen**).

Das Phloem differenziert sich in der Wurzel früher aus als das Xylem und ist bereits in der Streckungszone funktionstüchtig. Dadurch wird eine Versorgung der wachsenden Wurzelspitze mit Assimilaten gewährleistet. Das Xylem ist dagegen erst ab der Wurzelhaarzone aktiv.

5.3. SEKUNDÄRE WURZEL

Pflanzen mit sekundärem Sprosswachstum benötigen zur Verankerung auch ein entsprechendes Wurzelwachstum in Länge und Dicke. Für das dafür benötigte **Meristem** werden im Zentralzylinder zwischen Xylem und Phloem Parenchymzellen rückdifferenziert. Diese bilden einen geschlossenen **Kambiumring** (Folie 5-04), der nach außen Phloem (**Wurzelbast**) und nach innen Xylem (**Wurzelholz**) aufbaut. Auch bei der Wurzel gibt es **primäre** und sekundäre **Markstrahlen**.

Abschlussgewebe

Durch das sekundäre Wachstum reißen die Exodermis und die primäre Rinde auf. Als neues Abschlussgewebe entsteht das **Wurzelperiderm** mit mehreren suberinisierten Zellschichten. Es stirbt nach außen ab und wird vom **Korkkambium** (ehemaliger Perizykel) laufend erneuert.

5.4. WURZELMETAMORPHOSEN

Auch bei der Wurzel gibt es vielfältige Abwandlungen (Metamorphosen, Folie 5-05) für bestimmte Funktionen:

Speicherung

- **Wasserspeicherung:** Wurzelsukkulenz
- **Nährstoffspeicherung:** Wurzelknollen, Rüben
Zum Teil ist hier auch das Hypokotyl beteiligt, die Anteile können sogar innerhalb einer Art variieren (z.B. Zuckerrübe)

Mechanik

- **Haftorgane:** Haftwurzeln (z.B. Efeu), Wurzelranken

- **Statik:** Brettwurzeln und Stelzwurzeln (z.B. Urwaldriesen)
- **Zugwurzeln:** Ziehen Rhizome und Zwiebeln in den Boden (z.B. Tulpen, sind im Herbst tiefer im Boden als im Frühjahr)

Wasseraufnahme

- **Luftwurzeln** von Bäumen, um Boden und Wasser zu erreichen (z.B. Ficus)
- Luftwurzeln von Orchideen können Wasser absorbieren

Gas Austausch

- **Atemwurzeln** (z.B. Mangroven)

Photosynthese

- Manche Wurzeln besitzen **Chloroplasten** und betreiben Photosynthese. Bei einigen Orchideen sind Blätter und Stängel komplett reduziert, und die Wurzeln übernehmen die Photosynthese.

5.5. UNTERSCHIEDE WURZEL-SPROSSACHSE

Die folgenden Unterschiede gelten für typische Wurzeln und Sprosse ([Folie 5-06](#)). Es gibt aber immer Ausnahmen (siehe Metamorphosen).

- **Abschlussgewebe:** Rhizodermis bzw. Exodermis der Wurzel besitzen keine Cuticula oder Stomata
- **Rinde:** Die Rinde besitzt keine Chloroplasten (→ keine Photosynthese).
- **Leitgewebe:** Es gibt nur ein zentrales, strahlenförmiges Leitbündel
- **Verzweigung:** Endogenes Wachstum von Seitenwurzeln, keine Gliederung in Nodien

6. BLATT

6.1. ALLGEMEINES

Blätter sind am Spross entspringende Organe, die typisch für höhere Pflanzen sind. In der Regel handelt es sich um flächige Formen.

Funktionen der Blätter:

- **Photosynthese**
- **Kontrolle der Transpiration**

Entwicklung der Blätter:

Die Blattanlagen (= **Primordien**) werden aus dem Scheitelmeristem des Sprosses gebildet. Die Primordien (Meristeme) teilen sich, vor allem an der Basis, bis etwa 1/3 der endgültigen Blattfläche erreicht ist. Die restliche Fläche wird durch Streckungswachstum erreicht, die Primordien teilen sich nicht mehr. Eine Ausnahme bilden z.B. die **Gräser**: Die Primordien bleiben hier dauerhaft aktiv, neue Blatteile werden ständig nach oben nachgeschoben.

Unterschiedliche **Blattformen** werden durch zusätzliche **Randmeristeme** erzeugt.

Blatttypen

Die Form des Blattes ([Folie 6-01](#)) ist generell genetisch vorbestimmt, und die Blattentwicklung wird sehr exakt reguliert. Zusätzlich ist die endgültige Ausgestaltung (z.B. Größe, Dicke) aber sehr von Umweltfaktoren (besonders Licht) abhängig.

Blätter sind **homologe Organe** (unterschiedliche Abwandlungen einer Grundform):

- **Keimblätter (Cotyledonen)**
- **Niederblätter** (manchmal)
- **Laubblätter** (wichtig für die Photosynthese)
- **Hochblätter**
- **Kelch-, Kron-, Frucht- und Staubblätter** der Blüte

Blattstellung

Die Positionen der Blätter innerhalb der Pflanze ([Folie 6-02](#)) sind auf möglichst optimale Lichtausnutzung ausgerichtet: Eine Beschattung von eigenen Blättern innerhalb der Pflanze wird vermieden.

Auch die Blattstellung ist genetisch definiert und damit ein wichtiges Merkmal zur Arterkennung.

Möglichkeiten

- **WIRTELIGE Blattstellung**: Zwei oder mehr Blätter pro Nodium = Wirtel. Hier gibt es 2 Regeln:
 - **Äquidistanz**: Der Winkel (= **Divergenzwinkel**) zwischen aufeinanderfolgenden Blättern entlang des Sprosses ist konstant.
 - **Alternanz**: Die Blätter eines Wirtels sind so angeordnet, dass sie über den Lücken des vorhergehenden Wirtels stehen.

- **ZWEIZEILIGE Blattstellung:** 1 Blatt pro Nodium, aufeinanderfolgende Blätter sind um 180° versetzt.
- **SCHRAUBIGE Blattstellung:** 1 Blatt pro Nodium, Divergenzwinkel kleiner als 180° > schraubige Anordnung.

Wie bestimmt man Divergenzwinkel?

Zum Bestimmen des Divergenzwinkels zählt man die Anzahl der Blätter und Umläufe, bis man wieder zu einem Blatt genau über dem ersten kommt. Die Anzahl der Umläufe, dividiert durch die Anzahl der Blätter, ergibt den Divergenzbruch: z.B. $3/8 = 3$ Umläufe, 8 Blätter, d.h. Blatt Nr. 9 ist genau über Blatt Nr. 1 (um 8 Blätter weitergerückt). Die Multiplikation mit 360° ergibt den Divergenzwinkel

Interessant ist, dass in der Natur vorkommende Divergenzbrüche der sogenannten Fibonacci-Zahlenreihe entsprechen: $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$, $8/21$, usw.. Dieser Divergenzwinkel nähert sich dem Goldenen Winkel ($137,5^\circ$) an, bei dem die maximale Lichtausbeute erzielt wird.

6.2. BAU DES LAUBBLATTES

Äußerer Bau (Folie 6-03)

Beim jungen Blatt unterscheidet man:

- das **Unterblatt** entwickelt sich zum Blattgrund und manchmal zu Nebenblättern.
- das **Oberblatt** entwickelt sich zur eigentlichen Blattfläche (= **Blattspreite** = **Lamina**). Bei Gräsern entsteht aus dem Unterblatt die **Blattscheide**.

An einer Pflanze sind oft nicht alle Laubblätter gleich:

- **Anisophyllie:** Ausbildung unterschiedlich großer Blätter (z.B. Rosskastanie)
- **Heterophyllie:** Ausbildung unterschiedlicher Blattformen (z.B. Efeu)

Blattadern („**Blattnerven**“) sind Leitbündelstränge für die Versorgung und Mechanik (z.B. Aufspannen des Blattes, Faltung im Wind) des Blattes.

Bei den Monocotylen sind die Blattadern meist **parallel-** (mit Querverbindungen), bei den Dicotylen **netznervig**, es gibt aber auch Ausnahmen.

Adern zunehmender Ordnung verzweigen sich immer feiner, die Flächen zwischen den Adern werden als **Interkostalfelder** bezeichnet.

Innerer Bau

Im Blatt finden sich 3 Gewebe (bzw. Gewebesysteme): Das **Mesophyll** (Assimilationsgewebe), die **Leitbündel** (Versorgung, Mechanik) und die **Epidermis** (Abschlussgewebe).

Mesophyll

Das Assimilationsgewebe im Inneren des Blattes wird als **Mesophyll** bezeichnet, und kann als **Schwammparenchym** (v.a. zur Durchlüftung, auch Photosynthese) oder **Palisadenparenchym** (v.a. zur Photosynthese, säulenförmig mit Zwischenräumen,

ein- oder mehrschichtig) ausgeprägt sein. Letzteres besitzt ca. 80 % der Chloroplasten des Blattes.

Je nach Anordnung des Mesophylls unterscheidet man (Folie 6-04):

- **Bifazial:** Das bifaziale Flachblatt (z.B. bei der Buche) ist der häufigste Typ, und zeichnet sich durch eine (oder mehrere) oben liegende Palisadenparenchym-Schicht(en) und darunter liegendes Schwammparenchym aus.
Invers bifaziale Blätter (Palisadenparenchym unten, Schwammparenchym oben) gibt es z.B. bei Bärlauch.
- **Unifazial:** Unifaziale Blätter haben sich im Lauf der Evolution aus eingerollten bifazialen Blättern gebildet. Hier wird das gesamte Blatt nach außen nur noch von der unteren Epidermis begrenzt (z.B. Zwiebel: Unifaziales Rundblatt, Lilie: Unifaziales Flachblatt).
- **Äquifazial:** Äquifaziale Blätter sind symmetrisch aufgebaut (immer mit Ausnahme der Leitbündel; z.B. Eukalyptus: Flachblatt, Mauerpfeffer: Rundblatt, Kiefer: Nadelblatt).

Leitbündel

Leitbündel verlaufen in der Blattmitte, meist im Grenzbereich zwischen Schwamm- und Palisadenparenchym. Das **Xylem** liegt im Leitbündel der Blätter **immer oben** (Ausnahme: Unifaziale Blätter). Die Leitelemente der Hauptadern sind häufig mit Sklerenchym-Scheiden verstärkt. Adern enden blind im Gewebe. Da das Xylem früher endet, findet sich am Ende der Leitbündel nur mehr Phloem (wichtig für den Abtransport der Assimilate).

Epidermis

Epidermiszellen haben keine Interzellularen, und bilden dadurch einen dicht geschlossenen Zellverband. Normalerweise befinden sich in der Epidermis keine Chloroplasten, häufig ist sie jedoch mit Farbstoffen und UV-Schutzstoffen, die in die Vakuole eingelagert sind, gefärbt. In älteren Stadien kann die Epidermis auch bereits abgestorben sein.

Die Epidermis bildet häufig auch **HAARE** aus (Folie 6-05). Die Bildung erfolgt aus einer Epidermiszelle, die sich aber später noch teilen kann und so mehrzellig ist. Haare können lebend sein oder nach der Bildung absterben.

Man unterscheidet mehrere verschiedene **Typen von Haaren:**

- **Drüsenhaare:** Lebend, gefüllt mit ätherischen Ölen, Schleimen etc.
- **Brennhaare:** Bei Brennesselgewächsen; Sie besitzen eine spröde Zellwand durch Kieselsäure-Einlagerung. Bei Berührung bricht die Spitze ab, das Haar dringt wie eine Nadel ein und injiziert seinen Inhalt - z.B. Histamin (Gewebehormon) oder Acetylcholin (Neurotransmitter).
- **Tote Haare:** Tote, luftgefüllte Zellen, dienen der Reflexion des Lichtes und der Erhöhung des Grenzschichtwiderstands.
- **Schildhaare:** Tote Zellen in der Epidermis von Bromeliengewächsen (Aufsitzerpflanzen = Epiphyten) für die Wasseraufnahme. Wasser inkl. Nährsalzen wird zwischen das schuppenförmige Schildhaar und die Blattoberfläche gezogen und an der Basis von noch lebenden Zellen absorbiert. Bei Trockenheit liegen die Schildhaare eng an der Pflanze an und minimieren dadurch den Wasserverlust.

EMERGENZEN werden nicht nur aus der Epidermis, sondern auch aus darunter liegenden Schichten gebildet, z.B. die Tentakel des Sonnentaus.

Die **CUTICULA** (Folie 6-06) ist eine Adkruste aus hydrophoben Substanzen (**Cutin** und **Wachse**). Die Wachse sind entweder in die Cutinmatrix eingebettet oder darauf aufgelagert (weißer, abwischbarer Belag bei manchen Blättern = **epicuticuläre Wachse**)

STOMATA (Folie 6-07) sind spezialisierte Epidermiszellen (= Spaltöffnungsapparat) mit einer Dichte von 15 bis über 800 pro mm² Blattfläche. Sie werden durch **inäquale** (ungleichmäßige) **Zellteilung** gebildet, und bestehen aus einem Paar **Schließzellen** (oft mit Chloroplasten) und zwei (oder mehreren) Nebenzellen. Schließzellen sind kleiner als Epidermiszellen. Ihre aneinander liegende Zellwand ist nicht durch eine Mittellamelle verbunden, an den Enden und nach außen sind die Zellen jedoch über eine Mittellamelle aneinander geheftet.

Durch die **spezielle Cytoskelettanordnung** öffnet sich der Spalt bei Zunahme des durch die Pflanze gesteuerten Turgors, und schließt sich bei dessen Abnahme wieder (modifikative Anpassung). Hinter den Stomata liegt ein Hohlraum mit Anschluss an das Interzellularensystem des Schwammparenchyms.

Stomata-Typen nach Form:

- **Helleborus-Typ:** Nierenförmige Schließzellen, bei den meisten Dicotylen (*Helleborus niger* = Schneerose)
- **Gramineen-Typ:** Hantelförmig, bei Gräsern

Stomata-Typen nach ihrer Lage im Blatt:

- **Hypostomatisch:** Stomata liegen auf der Unterseite. Dieser Typ ist der häufigste, und ermöglicht eine gute Reduktion der Transpiration.
- **Epistomatisch:** Stomata liegen an der Oberseite, z.B. bei Schwimmblättern.
- **Amphistomatisch:** Stomata liegen auf Ober- und Unterseite.

Funktionelle Probleme

Die wasserdichte Cuticula ist seit dem Übergang zum Landleben äußerst wichtig, und verhindert weitgehend den Verlust von Wasser aus den Zellen. Gleichzeitig setzt die Photosynthese aber eine Aufnahme von CO₂ ins Blattinnere voraus. Durch diese Gradwanderung zwischen Verhungern und Verdursten entwickelten Pflanzen regulierbare Poren (Stomata), mit denen der Wasserverlust bei Bedarf reduziert werden kann.

Xeromorphe Blätter (an Xerophyten; Folie 6-08) besitzen zusätzliche Anpassungen gegen Wasserverlust:

- Verringerung der Oberfläche, dadurch weniger Verdunstung: Verkleinerung der Blätter...
 - bis zur vollständigen Reduktion (bei Kakteen),
 - durch Einrollen (z.B. beim Heidekraut), oder
 - durch Umwandlung in Nadelblätter (bei Koniferen).
- dicke Cuticula, manchmal mehrschichtige Epidermis
- hypostomatische Blätter
- eingesenkte Stomata (z.B. bei Oleander)
- behaarte Blätter

Das Gegenteil von xeromorphen Blättern sind hygromorphe Blätter (z.B. bei Sumpfpflanzen), die sich u.a. durch große, epistomatische Blätter und kaum regulierte Spalten auszeichnen.

Auch das **Nadelblatt** ist ein xeromorphes Blatt. Hier gibt es keine Unterteilung in Blattgrund, Stiel und Lamina, stattdessen ist das Blatt von der Basis bis zur Spitze sehr **homogen gebaut**. Im Mesophyll findet man nach innen gefälte **Armpalisaden** (= Assimilationsparenchym, Vergrößerung der Oberfläche), bei denen die **Chloroplasten entlang der Wände** angeordnet sind. In die **eingesenkten Spaltöffnungen** sind zusätzlich **Wachssubstanzen** eingelagert, um die Transpiration weiter zu verringern.

Im Gegensatz zum fein verzweigten System der Leitelemente in einem typischen Blatt gibt es in der Nadel nur **ein oder zwei zentrale Leitbündel** mit Sklerenchymscheide. Der Wassertransport aus diesem Zentralzylinder heraus ins Mesophyll erfolgt durch das **Transfusionsgewebe**. Außerdem gibt es **Harzkanäle**.

Je nach dem verfügbaren Lichtangebot gibt es einige modulative Anpassungen zur Optimierung der Photosynthese (auch innerhalb einer Pflanze): **Sonnen-/Schattenpflanzen** bzw. **Sonnen-/Schattenblätter** (Folie 6-09).

Sonnenblätter zeichnen sich, im Vergleich zu Schattenblättern, durch folgende Merkmale aus:

- kleiner und dicker
- dickere Cuticula
- mehr Stomata
- mehrschichtiges Palisadenparenchym
- mehr Chloroplasten, darin weniger und kleinere Grana

6.3. BLATTMETAMORPHOSEN

Bei Blättern gibt es vielfältige Gestaltänderungen zur Erfüllung spezieller Funktionen:

Schutz

Blattdornen: Schutz vor Tierfraß (z.B. Berberitze, Kakteen, Robinie (paarig aus Nebenblättern))

Mechanik

Ranken: Bei Kletterpflanzen (z.B. Platterbse)

Speicherung

Blattsukkulente: Speicherung von Wasser und Speicherstoffen (dicke, fleischige Blätter; z.B. Agave)

Zwiebeln: Unterirdische Organe mit reduziertem Spross → übereinanderliegende Schuppenblätter mit Speicherfunktion, zur Überdauerung ungünstiger Perioden (= Geophyten; z.B. Küchenzwiebel, Tulpe)

Photosynthese

Phyllodien: Blattstiele, die für Photosynthese umgewandelt sind (Blattspreite reduziert; z.B. *Kalanchoe tubiflora* (Abb. 27-25 F))

Ernährung

Karnivoren: Umgewandelte Blätter zum Fang von Tieren (Nährstoff-Quelle; z.B. Venusfliegenfalle)

7. BLÜTE und FRUCHT

7.1. BLÜTE

Blüten bestehen aus umgewandelten Blättern. Die Blüte wird in diesem Rahmen beispielhaft am Beispiel der Angiospermen (weit entwickelte Blüten) besprochen.

Man unterscheidet (Folie 7-01):

- **sterile Teile** (Blütenhülle):
 - Sind alle Hüllblätter gleich ausgebildet, spricht man vom **Perigon** (mit **Perigonblättern**).
 - Um einen **Perianth** handelt es sich, wenn die Hüllblätter in Kelchblätter (**Sepalen**, außen) und Kronblätter (**Petalen**, innen) unterschieden werden können.
- **fertile Teile**:
 - männlich: Staubblatt mit **Filament** und **Anthere**,
 - weiblich: Griffel mit Narbe (= **Stigma**) und **Fruchtknoten**.
 Bei Zwitterblüten sind sowohl männliche als auch weibliche Teile in einer Blüte enthalten.

Androeceum

Die Staubblätter (= **Stamen**, **Mikrosporophyll**) bilden den männlichen Geschlechtsapparat. Die Summe der Staubblätter wird als **Androeceum** bezeichnet. Jedes Staubblatt hat **zwei Theken** mit **je zwei Pollensäcken** (= **Mikrosporangien**), diese werden durch das **Konnektiv** verbunden und sitzen am **Filament** (mit einem Leitbündel zur Versorgung).

Die Wand der Pollensäcke ist mehrschichtig, unter der dünnen äußeren Wand (**Epidermis**) liegt eine dicke innere **Faserschicht** mit leistenartigen Cellulose-Verstärkungen. Bei Wasserverlust reißen die Pollensäcke auf und entlassen den Pollen.

Wie werden **Pollen** (= **Mikrosporen**) gebildet?

Die **Pollenmutterzelle** (Mikrosporenmutterzelle, diploid) wird durch **Meiose** (Reduktionsteilung!) und anschließende Mitose in vier haploide, **primäre Pollenkörner** geteilt (Folie 7-01 r.u.). Diese werden durch die Pollenkornwand (= **Sporoderm**) geschützt.

Der Sporoderm besteht aus zwei Schichten:

- **Intine** (dünne innere Schicht aus Pektinen, zart, wächst später zum Pollenschlauch aus) und
- **Exine** (dicke äußere Schicht mit Terpenoiden → sehr hart und widerstandsfähig).

Durch die schützende Exine können Pollen bis zu mehrere tausend Jahre erhalten bleiben. Da die Gestalt der Exine artspezifisch ist, sind Pollen z.B. für Historiker von Bedeutung.

Primäre Pollenkörner durchlaufen noch **zwei Mitosen**: Die erste findet im Mikrosporangium statt, und führt zur Bildung einer vegetativen **Pollenschlauchzelle** und einer generativen **Antheridiumzelle**. Die zweite Zellteilung findet entweder noch

im Mikrosporangium oder erst im Pollenschlauch statt. Aus der generativen Antheridiumzelle entstehen zwei männliche Gameten.

Gynoeceum

Das Gynoeceum (Fruchtknoten, Folie 7-02) bezeichnet die Gesamtheit der weiblichen Blütenteile und besteht aus mehreren Fruchtblättern (**Karpellen**), die die Samenanlagen enthalten.

In einem **chorikarpen** Fruchtknoten sind die Karpelle frei um die Samenanlagen herum angeordnet, und nur an der Bauchnaht verwachsen. **Coenokarpe** Fruchtblätter sind untereinander verwachsen, und können **syncarp** (Fruchtknoten gekammert) oder **parakarp** (Fruchtknoten ungekammert) ausgebildet sein.

Die Samenanlagen sind über den Stiel (**Funiculus**, versorgt durch ein Leitbündel) mit der **Plazenta** der Fruchtblätter verbunden.

Im oberen Teil sitzt der **Nucellus** (der Ort, an dem die Geschlechtszelle später gebildet wird), der von (meist 2) **Integumenten** umgeben ist. Nach oben hin ist der Nucellus zur **Micropyle** geöffnet.

Wie wird die **Eizelle** gebildet?

Im **Nucellus** sitzt die **Embryosackmutterzelle** (Megasporenmutterzelle, diploid). Durch **Meiose** werden zuerst 4 haploide Megasporen gebildet. 3 davon sterben ab, die verbleibende **Embryosackzelle** bildet durch **Mitosen** 8 haploide Kerne. Je drei Kerne wandern an die Enden der Embryosackzelle und bilden dort eigene Zellen. An der Micropyle liegt schließlich der Eiapparat mit einer **Eizelle** und zwei **Synergiden**, die 3 **Antipoden** am anderen Ende degenerieren. Die verbleibenden 2 Kerne wandern ins Embryosackzentrum und bilden zusammen den **Embryosackkern** (diploid).

Befruchtung

Der Pollenschlauch wächst durch Narbe und Griffel des Fruchtknotens, und weiter durch die Micropyle bis in die Samenanlage, wo er sich in eine der beiden Synergiden öffnet (Folie 7-03). Diese und der vegetative Pollenschlauchkern sterben ab.

Die beiden Spermazellen führen jetzt eine **doppelte Befruchtung** durch (typisch für Angiospermen):

- ein Kern verschmilzt mit der Eizelle zur **Zygote** (diploid)
- ein Kern verschmilzt mit dem Embryosackkern zum **Endospermkern** (triploid)

In der Folge entwickelt sich die Zygote zum **Proembryo** (2 Zellen), daraus werden der eigentliche **Embryo** und ein **Suspensor** (Träger und Versorgungseinheit des Embryos). Aus den **Integumenten** entwickelt sich die **Samenschale**, das **Fruchtblatt** wird zum **Perikarp** (Fruchtwand). Als Speichergewebe fungieren je nach Pflanzengruppe verschiedene Teile:

- der Endospermkern → Endosperm (z.B. Mais)
- der Nucellus → Perisperm
- der Embryo selbst

Vor der Befruchtung findet immer die **Bestäubung** statt. **Angiospermen** (Bedecktsamer) haben im Vergleich zu den Gymnospermen (Nacktsamer) wegen ihrer schwerer zugänglichen Samenanlagen verschiedene Strategien entwickelt, und sich von Windbestäubung (**Anemophilie**) zur Tierbestäubung (**Zoophilie**) weiterentwickelt.

Blüten können bestäubt werden von:

- **Insekten** (z.B. Käfer, Schmetterlinge, Bienen)
- **Vögel** (z.B. Kolibris)
- **Fledermäuse** (v.a. in den Tropen)

Auch zum Anlocken der Tiere gibt es viele verschiedene Strategien, z.B. Schauapparat, Duftstoffe, Belohnungen (Pollen, Nektar, Öl), und sogar Täuschungsmanöver.

Einige Beispiele (Folie 7-04):

- **Banane** (Abb. A) wird von Fledermäusen bestäubt. Die Blüten sind groß und massiv, damit sie sich festhalten können.
- Eine **Orchidee** (Abb. C) aus Madagaskar bildet Blüten mit einem bis zu 35 cm langen Sporn mit Nektardrüsen. Charles Darwin sagte bereits 1862 voraus, dass es ein bestäubendes Insekt geben muss, das einen so langen Rüssel hat. Erst 1903 wurde ein entsprechender Nachtfalter gefunden.
- Die Orchideengattung **Ophrys** (Abb. 24-49) ahmt mit ihren Blüten Insektenweibchen ihrer Bestäuberarten nach (Form, Muster, Behaarung, Duft). Die männlichen Insekten bestäuben die Blüten bei ihren Begattungsversuchen.
- Die Blüten der **Berberitze** (Abb. 24-47a) klappen bei Berührung die Staubblätter ein und beladen dadurch den Rücken des Bestäubers mit Pollen.
- Der **Aronstab** (Abb. 24-50) produziert durch einen speziellen Stoffwechselprozess Wärme, durch die der abgegebene Aasgeruch Fliegen stärker anlockt. Zusätzlich verhindert eine aus reusenartigen Borsten gebildete Kesselfalle am Grund der Blüte, dass Insekten, die aufgrund der glatten Innenwand hineinfallen, entkommen können, bevor die weiblichen Blütenstände bestäubt werden. Erst in der Nacht nach der Bestäubung öffnen sich die Pollensäcke der männlichen Blüten (Verhinderung der Selbstbestäubung). Die Borstenblüten welken, die Insekten werden mit Pollen beladen und kommen frei.

7.2. FRUCHT

Die **Frucht** ist nach botanischer Definition eine Blüte im Zustand der Samenreife. Sie wird v.a. von den Karpellen gebildet, manchmal sind auch Kelch und Staubblätter beteiligt. Die Verbreitungseinheit der Pflanze ist die **Diaspore**. Bei Gymnospermen ist diese Einheit der Samen, bei Angiospermen sind aber häufig weitere Teile

beteiligt. Grundsätzlich werden bei den Angiospermen folgende Frucht-Typen unterschieden (Folie 7-05):

- **Öffnungsfrüchte:** Der Samen ist die Diaspore (z.B. Mohn)
- **Schließfrüchte:** Ganze Frucht inkl. Samen ist die Diaspore (z.B. Tomate)

Das **Perikarp** (Fruchtwand; Folie 7-06) umgibt den Samen (bestehend aus **Testa** (Samenschale), **Embryo** und **Nährgewebe**) und besteht aus drei Schichten: **Exokarp**, **Mesokarp** und **Endokarp** (von außen nach Innen).

Je nach Art des Perikarps können folgende Frucht-Typen unterschieden werden:

- **Nussfrucht:** Gesamtes Perikarp ist trocken (z.B. Haselnuss; Erdbeere = Sammelnussfrucht)
- **Beeren:** Gesamtes Perikarp ist fleischig (z.B. Gurke, Banane).
- **Steinfrüchte:** Exokarp ist häutig, Mesokarp ist fleischig, Endokarp ist holzig (z.B. Pfirsich).

Unterscheidung **nach Fruchtverbreitung:**

- **Zoochorie:** Verbreitung durch Tiere.
 - Epizoochorie: Früchte bleiben z.B. im Fell hängen (z.B. Kletten)
 - Endozoochorie: Früchte dienen als Nahrung
- **Anemochorie:** Verbreitung durch Wind (z.B. Ahorn)
- **Hydrochorie:** Verbreitung durch Wasser (z.B. Mangroven)
- **Autochorie:** Selbstverbreitung über Bewegungsmechanismen (z.B. Springkraut, Spritzgurke)