



Grundlagen der Botanik und Dendrologie

Vorwort

Die Botanik als „Wissenschaft von den Pflanzen“ umfasst zahlreiche Teildisziplinen und Forschungsschwerpunkte. Sie reichen von Untersuchungen zum anatomischen Aufbau von Blättern, Wurzeln und Sprossen über die vergleichende Betrachtung des Blütenaufbaus verschiedener Pflanzengruppen bis hin zur Erforschung der Einflüsse von Witterungsextremen auf die Stoffwechselfvorgänge.

Für pflanzeninteressierte Studierende ist der Einstieg aufgrund dieser enormen thematischen Bandbreite in das Fachgebiet – auch im Zeitalter der schnellen Informationsbeschaffung über das Internet – oftmals mit einigen Hürden verbunden. Vor allem die so umfänglich verfügbare Informationsmenge erschwert vielfach eine Annäherung an die Pflanzenwissenschaften und die Verknüpfung ihrer verbindenden Inhalte.

Die vorliegenden Kapitel sind als Lehrmaterial in verschiedenen botanischen Lehrveranstaltungen am Fachbereich Wald und Umwelt der HNE Eberswalde entstanden. Sie sollen – mit einem deutlichen Schwerpunkt auf die Gruppe der Gehölze und damit auf den Lebensraum Wald – einen einführenden wissenschaftlichen Einstieg in die Grundlagen der Botanik und Dendrologie ermöglichen.

Harald Schill
Eberswalde im November 2021

Inhalt

1. Einführung	5
2. Morphologie	8
2.1 Variabilität im Pflanzenreich, Merkmale von Bäumen	8
2.2 Evolution der Pflanzen und Bäume	17
2.3 Vegetations-/Waldentwicklung in Mitteleuropa	21
2.4 Baumwachstum und Kronenentwicklung	24
2.5 Generative Vermehrung: Blüte, Samen, Frucht	43
2.6 Vegetative Vermehrung	56
3. Cytologie	58
3.1 Protoplast, Cytoplasma	59
3.2 Plastiden	59
3.3 Photosynthese	60
3.4 Mitochondrien	64
3.5 Endomembransysteme	64
3.6 Ribosomen	65
3.7 Vakuole	66
3.8 Zellwand	67
4. Genetik	71
4.1 Aufbau der DNS	72
4.2 Proteinbiosynthese	73
4.3 Teilungskern, Arbeitskern	75
4.4 Chromosom, Chromosomensatz	76
4.5 Mitose, Meiose	77
4.6 Vererbung	82
4.7 Mutationen	83
5. Gewebe	86
5.1 Bildungsgewebe	87
5.1.1 Spitzenmeristeme	87
5.1.2 Seitenmeristeme	88
5.1.3 Restmeristeme	90
5.2 Dauergewebe	91
5.2.1 Parenchym	92
5.2.2 Festigungsgewebe	92
6. Laub- und Nadelblätter	93
6.1 Morphologischer Blattaufbau	94
6.2 Anatomischer Aufbau der Laubblätter	95
6.3 Anatomischer Aufbau der Nadelblätter	100
6.4 Blattmodifikationen	101
7. Wurzeln /Wurzelsysteme	103
7.1 Morphologischer Wurzelbau	103
7.2 Anatomischer Aufbau der Feinwurzel	106
7.3 Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel	107
7.4 Seitenwurzelbildung	109
7.5 Wurzelverwachsungen	109
7.6 Umbildungen der Wurzel	110
7.7 Symbiosen im Wurzelbereich	112

8. Sprossaufbau	114
8.1 Sprossentwicklung bei Krautpflanzen und Gehölzen	114
8.2 Anatomischer Aufbau des Nadelholzes	118
8.3 Anatomischer Aufbau des Laubholzes	120
8.4 Splint- und Kernholz	121
8.5 Reaktionsholz	122
8.6 Anatomischer Aufbau des Phloems	122
8.7 Abschlussgewebe verholzter Sprosse	123
8.9 Dendrochronologie	125
9. Systematik	127
9.1 Domäne Bakterien	129
9.2 Domäne Archaea	131
9.3 Domäne Eukarya	131
9.3.1 Reich Fungi (Pilze)	132
9.3.1.1 Ascomyceten (Schlauchpilze)	132
9.3.1.2 Basidiomyceten (Ständerpilz)	133
9.3.2 Flechten	136
9.3.3 Reich Plantae (Pflanzen)	137
9.3.3.1 Moose	138
9.3.3.2 Farne	139
9.3.3.3 Samenpflanzen	140
9.3.3.3.1 Coniferophyta (Koniferen)	143
9.3.3.3.2 Angiospermen (Bedecktsamer)	149

1. Einführung

Mit der Veröffentlichung des Buches "De anatome plantarum" (Über die Anatomie der Pflanzen) durch M. Malpighi 1675 werden Pflanzen erstmals als Forschungsobjekte im heutigen Sinn betrachtet. Die Geschichte der **Botanik** als eigenständige Wissenschaft ist, im Vergleich beispielsweise zur Physik, daher relativ jung.

In der Zeit davor - eigentlich mindestens seit der Seßhaftwerdung des Menschen - war die Pflanzenkunde als Vorläufer einer klassischen Botanik am direkten Nutzen der Pflanzen als Nahrungs- und Heilmittel orientiert. Seit den Griechen (Aesculap, vor allem Theophrastus 300 v.Chr.) und den Römern (Cato 149 v.Chr.) stand neben landwirtschaftlichen Fragestellungen im Wesentlichen die Arznei- und Heilkräuterkunde im Vordergrund. Bis in das 16./17. Jahrhundert hinein war, im Unterschied beispielsweise zur Medizin, keine wissenschaftliche Betrachtung der Pflanzen erkennbar.

Seit 1675 entwickelte sich die botanische Forschung insbesondere durch die Verbesserung der Mikroskoptechnik und biochemischer Analyseverfahren rasch als eigenständige Wissenschaftsdisziplin. Entscheidende Schritte dabei waren: 1753 Einführung der pflanzlichen Taxonomie durch Linne, 1779 Entdeckung der Photosynthese durch Ingenhousz, 1805 Begründung der Pflanzengeographie durch A.v. Humboldt, 1831 Entdeckung des Zellkerns durch Brown, 1859 Formulierung der Abstammungstheorie durch Darwin; 1869 Entdeckung der DNA durch Miescher, 1913 Aufklärung der Chlorophyllstruktur durch Willstätter, 1957 Entschlüsselung des Photosynthese-Zyklus durch Calvin, 1977 DNA Sequenzierung durch Gilbert und Sanger.

Die eigentliche „Geburtsstunde“ einer eigenständigen **Forstbotanik**, die sich vorrangig mit den Pflanzen des Lebensraumes Wald beschäftigt, liegt ebenfalls Mitte bis Ende des 17. Jahrhunderts und war unmittelbar von der Nutzfunktion des Waldes geprägt sowie von der Arzneikunde überlagert. Wald als Lieferant von Holz und den verschiedensten Produkten der Nebennutzungen war wohl der Grund für die, zu dieser Zeit erstmaligen Einzelbeschreibungen von Baum- und Straucharten. So entstanden beispielsweise 1616 "Vom Holunderstrauche" (A. Wommer) und 1657 die "Beschreibung des Lindenbaumes" (J. Steigii).

1732 veröffentlicht Rohr sein zusammenfassendes Werk: "Historia naturalis arborum et fruticum sylvestrium Germaniae" (Die Naturgeschichte der Waldbäume und Waldfrüchte Germaniens), 1775 Weiß seinen "Entwurf einer Forstbotanik". (Borkhausen, 1800: Theoretisch-praktisches Handbuch der Forstbotanik; Londe, 1802: Grundriss zu Vorlesungen über Forst- und ökonomische Botanik; Fallenstein, 1809: Taschenbuch der Forstbotanik; Zuccarini, 1825: Handbuch der Forstbotanik).

Zu dieser Zeit lag ein deutlicher Forschungsschwerpunkt im Bereich der Stoffwechselforgänge von Pflanzen. (Göppert, H.; 1832: "Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel dagegen").

Mehrere Forstwissenschaftler der damaligen Zeit verfassten an der Nutzung orientierte dendrologische Sammelwerke (Huber, C.; 1808: "Vollständige Naturgeschichte aller in Deutschland einheimischen und einiger nationalisirten Bau- und Baumhölzer").

In der Botanik, wie in der Forstbotanik, setzte in der weiteren Entwicklung des Faches eine zunehmende Auffächerung in Spezialdisziplinen ein. Entscheidende Teilgebiete sind:

- **Morphologie:** beschreibt den äußeren Bau und die Gestalt von Pflanzen. Sie steht der Pflanzenökologie und damit der Frage des Einflusses der Umwelt auf den Pflanzenaufbau nahe
- **Cytologie:** untersucht den mikroskopischen Feinbau der Zelle und hat direkte Überschneidungen zur Molekularbiologie
- **Anatomie/Histologie:** betrachtet den inneren Bau der Pflanzen, speziell der pflanzlichen Grundorgane Wurzel, Spross und Blatt
- **Physiologie:** befasst sich mit dem Stoff- und Energiewechsel der Pflanzen, deren Wachstum und Bewegungen sowie ihrem Hormonsystem
- **Genetik:** umfasst neben den Methoden der DNA-/RNA-Analyse die Vererbungslehre und Fortpflanzungsbiologie
- **Systematik:** versucht die auf der Erde vorhandenen Pflanzenarten nach ihrer verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit zu ordnen
- **Pflanzenökologie:** betrachtet Beziehungen von Pflanzen oder Pflanzengemeinschaften zu ihrer Umwelt

Grundsätzlicher Betrachtungsgegenstand der Botanik ist die Pflanze, eine Festlegung, die nur auf den ersten Blick trivial erscheint. Mit zunehmender Entwicklung des Wissensgebietes war es nicht mehr ausreichend, sie vorrangig dadurch zu kennzeichnen, dass sie keinen Ortswechsel vollziehen können.

Heute verbreitete und wissenschaftlich anerkannte Charakterisierungen des Begriffs „Pflanze“ sind beispielsweise:

Definition Pflanze:

Jene Organismen die zur Photosynthese (= Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie) befähigt sind oder auch

Organismen, deren Zellen neben echten Zellkernen (doppelte Kernmembran, mehrere Chromosomen) auch Zellorganellen enthalten, die Photosynthese betreiben

Während in der ersten Definition rein physiologische Merkmale betrachtet werden, sind in der zweiten auch Merkmale des Zellaufbaus, insbesondere der Chloroplasten als photosynthetisch aktive Zellorganellen eingefügt (Abb. 1.1).

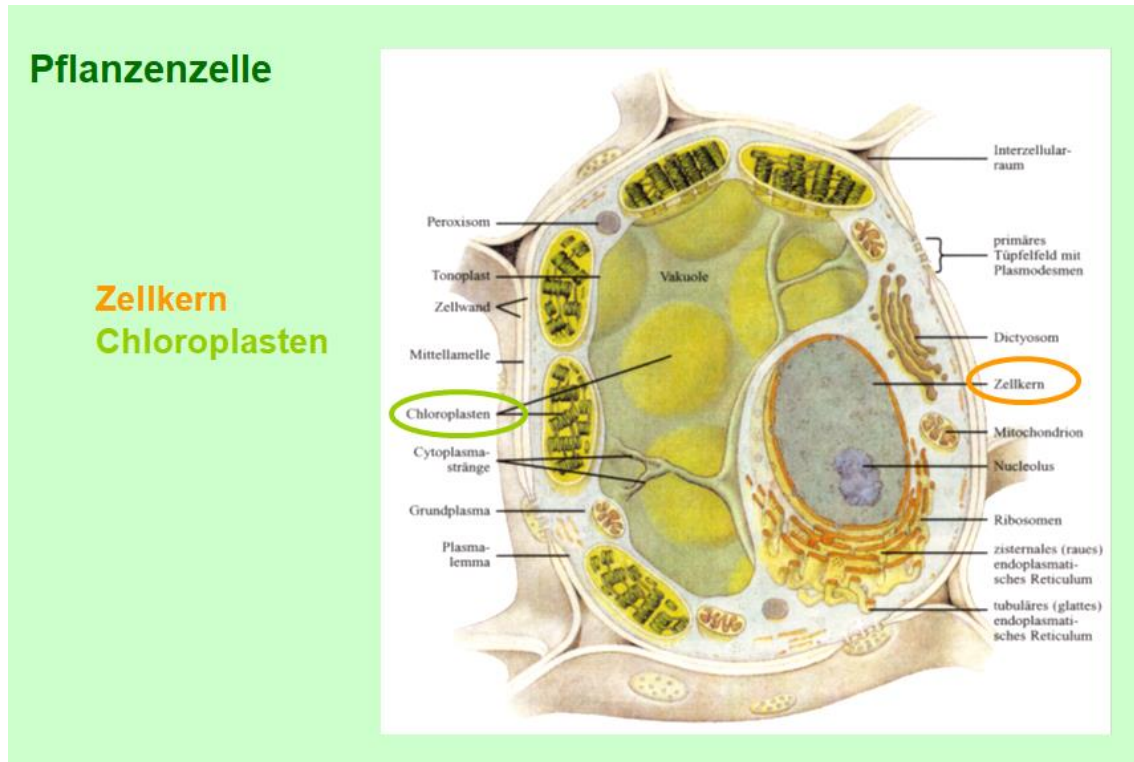


Abbildung 1.1: Längsschnitt durch eine Blattzelle mit den verschiedenen Zellorganellen (verändert nach Raven et al. 2006)

Wesentlich für das Verständnis dieses Sachverhaltes ist die eindeutige Kennzeichnung und Trennung der Begriffe:

- **Zellorganelle:** funktionaler Grundbestandteil einer Zelle (Beispiele: Chloroplast, Zellkern, Mitochondrium etc.)
- **Zelle:** Grundbaustein des Pflanzenaufbaus, aus toten und lebenden Zellorganellen aufgebaut
- **Gewebe:** mehrzellige funktionale Struktur in einem Organ (Beispiel: Abschlussgewebe, Verdunstungsschutz)
- **Organ:** aus mehreren Geweben aufgebaute Funktionseinheit (Beispiel: Blatt, Photosynthese)

2. Morphologie

2.1. Variabilität im Pflanzenreich, Merkmale von Bäumen

Die enorme Artenvielfalt im Pflanzenreich umfasst in seiner ganzen Bandbreite sehr unterschiedlicher Lebensgruppen - von im Wasser lebenden, einzelligen, zur Fortbewegung befähigten Algen bis hin zu landbewohnenden, verholzten, langlebigen und biomassereichen Bäume (Abb. 2.1).

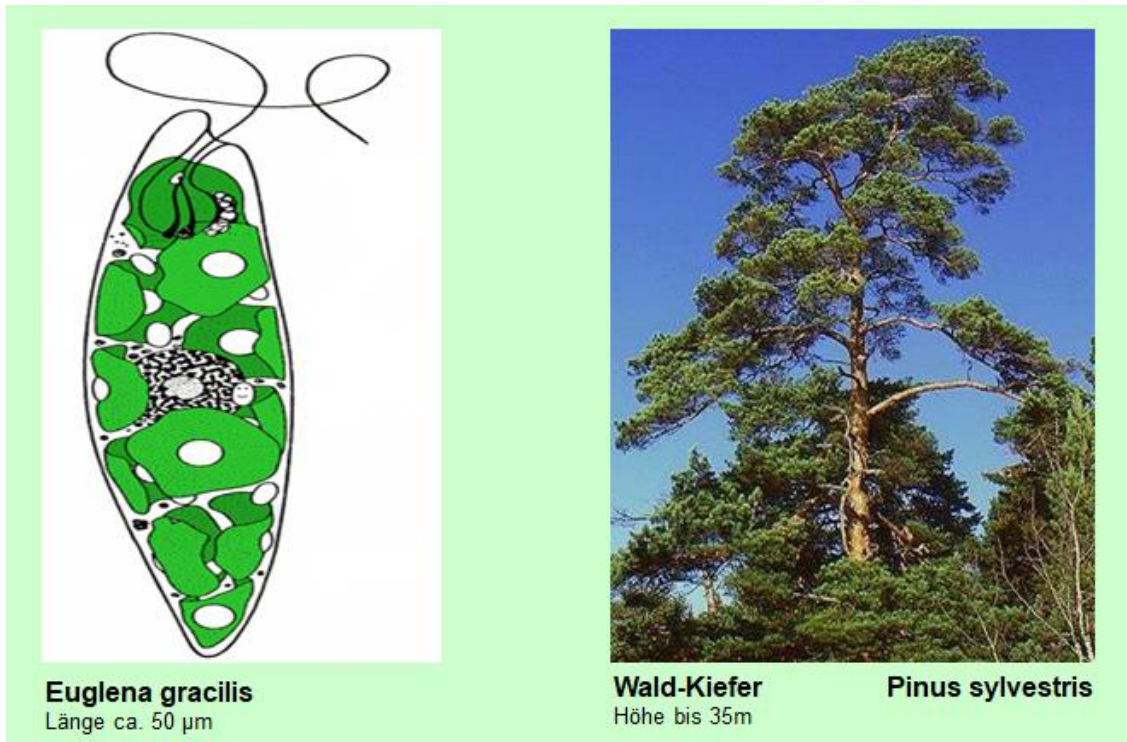


Abbildung 2.1: Variationsbreite pflanzlichen Lebens (verändert nach Sitte et al. 2002, www.wikipedia.org)

Eine möglichst genaue Charakterisierung der Gruppe der **Bäume** an Hand morphologischer Merkmale muss dabei möglichst die gesamte Formenvielfalt aller weltweit vorkommenden Baumarten berücksichtigen.

Umschreibungen wie "holzige Pflanzen, die im ausgewachsenen Zustand unter ungestörten Wuchsbedingungen größer als 5m werden" sind sicher mehr als unzureichend. Die dabei vorgegebene Mindesthöhe ist eine frei gewählte Größe und entspricht keiner natürlichen biologischen Untergrenze.

Eine deutlich präzisere Definition, die morphologische und anatomische Merkmale beinhaltet lautet:

Definition Baum:

Hochwachsende, freitragende, langlebige Holzgewächse, die auf einem meist astfreien Stamm eine verzweigte Krone mit Blättern oder Nadeln tragen

Bei genauerer Betrachtung dienen diese Merkmale zunächst dazu, Bäume generell von anderen, sehr ähnlichen Gehölzgruppen wie Sträuchern oder Lianen abzugrenzen. Sie umfassen im Detail betrachtet jedoch auch die jeweilige natürliche Variationsbreite der genannten Merkmale:

Das ausgeprägte **Höhenwachstum** als gruppentypisches Merkmal der Bäume ist einerseits artabhängig und wird andererseits von den herrschenden Standort- und Wachstumsverhältnissen überprägt. Fichten (*Picea abies*) an der Baumgrenze im Gebirge werden oftmals durch die ungünstigen klimatischen Wachstumsbedingungen nur mehr hüfthoch, in Tallagen erreichen sie Höhen von deutlich über 30m. Redwoods (*Sequoia sempervirens*) in den pazifiknahen Küstenwäldern Kaliforniens und Oregons sowie *Eucalyptus regnans* in australischen und tasmanischen Wäldern können auf nährstoffreichen Böden und bei hohen Jahresniederschlägen maximale Wuchshöhen von bis zu 130m erreichen (Abb. 2.2). Grundsätzlich betrachtet ist das Höhenwachstum von Bäumen nur durch den zunehmend eingeschränkten Transport des Wassers von den Wurzeln zu den Blättern entgegen der Schwerkraft begrenzt. Die beteiligten wachstumsfähigen Gewebe wären grundsätzlich in der Lage, weitaus größere Bäume hervorzubringen.

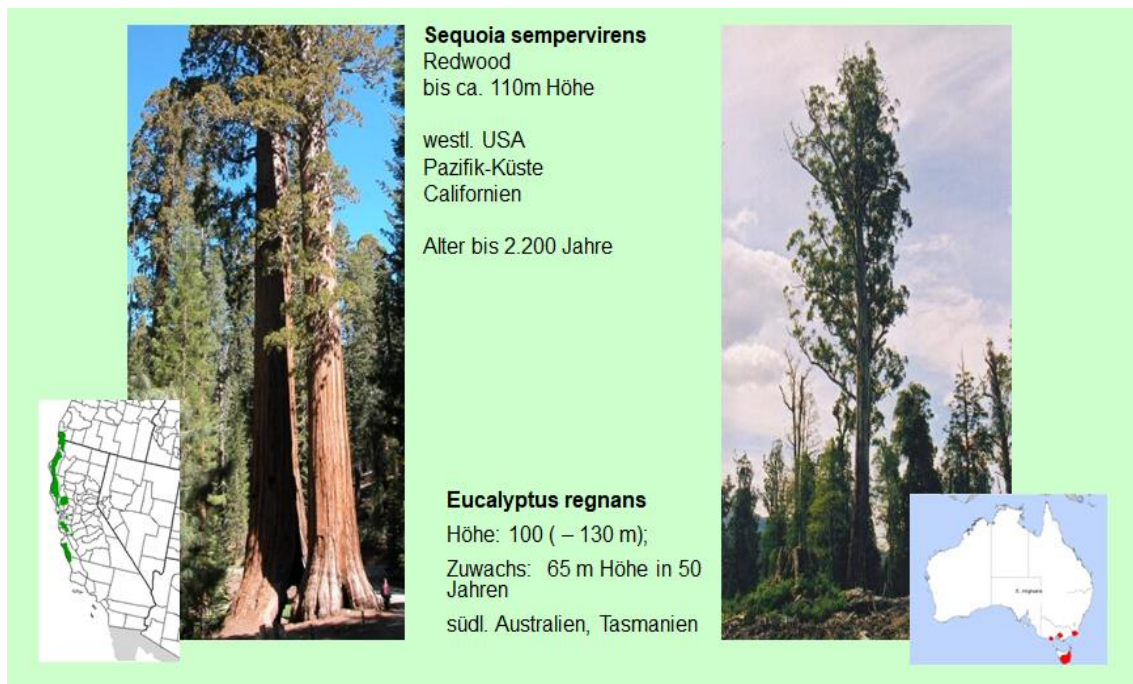


Abbildung 2.2: Grenzen des Höhenwachstums bei Bäumen (www.wikipedia.org, Schill 2004)

Die **Lebensaltersgrenze** ist bei Holzgewächsen grundsätzlich nicht durch eine individuelle biologische Erschöpfung der Lebensvorgänge verursacht, sondern durch abiotische oder biotische Umwelteinflüsse wie Sturmwurf, Trockenheit, Insekten- oder Pilzbefall bedingt. Teilungsfähige Gewebe, die deren Dicken- und Höhenwachstum bewirken, wären vermutlich unbegrenzt lebensfähig.

Sogenannte Pionierbaumarten, wie Sand-Birke (*Betula pendula*) oder Zitterpappel (*Populus tremula*), die sich häufig auf Kahlfächen als erste Baumarten ansiedeln, werden unter natürlichen Verhältnissen selten älter als etwa 100 Jahre. Einzelbäume der Langlebigen Kiefer (*Pinus longaeva*) dagegen erreichen auf über 3.000 üNN in den White Mountains in Kalifornien ein Alter von bis über 5.000 Jahren (Abb. 2.3). In dieser Höhe ist vor allem die geringere Häufigkeit von Schadinsekten oder pilzlichen Krankheitserreger lebensverlängernd.

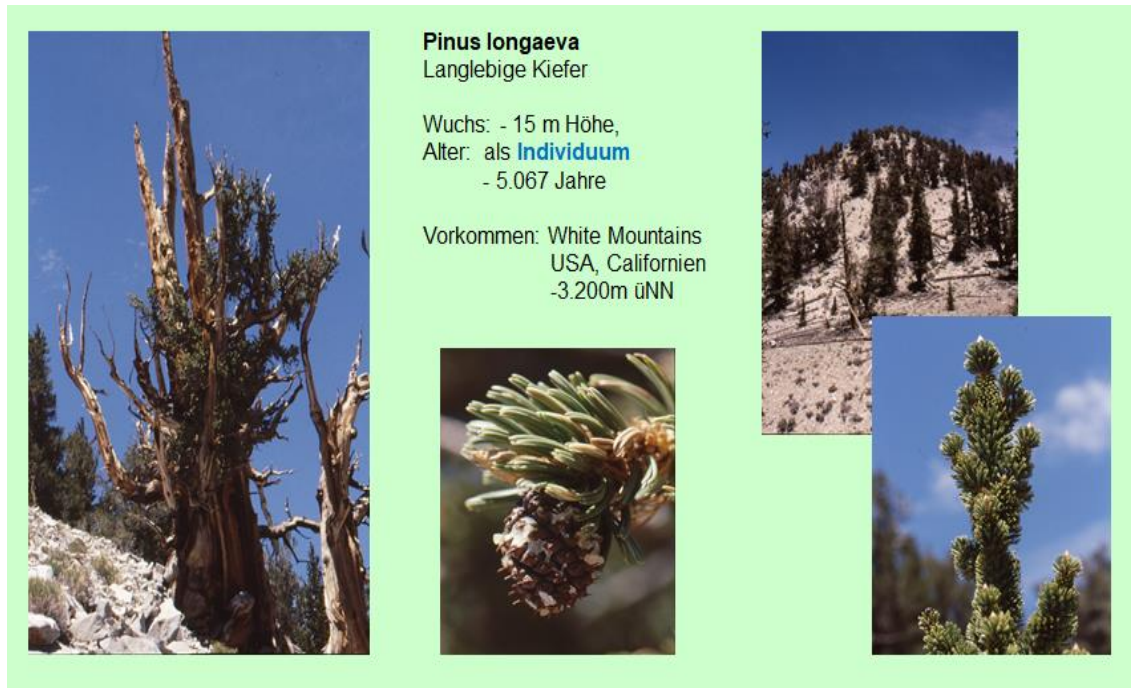


Abbildung 2.3: Langlebigkeit von Gehölzen, Habitus und Vorkommen von *Pinus longaeva* (www.earth.google.de/outreach/cs_adelia.htm, Schill 2004)

Im Unterschied zu Einzelindividuen erreichen natürliche **Klone** von Holzgewächsen deutlich höhere Lebensalter. Durch verschiedene Möglichkeiten der vegetativen Vermehrung wie die Bildung von Wurzelaufläufern, Astabsenkern oder Stockausschlägen können viele Generationen genetisch identischer Einzelbäume entstehen.

Obwohl bei der Amerikanischen Zitterpappel (*Populus tremuloides*) das Höchstalter eines Einzelbaumes bei etwa 140 Jahren liegt erreicht ein Bestand in Utah durch wiederkehrende Wurzelbrut ein Gesamtalter von vermutlich bis über 100.000 Jahren (Abb. 2.4).

Unmittelbar augenscheinliche morphologische Merkmale von Bäumen sind das Vorhandensein **freitragender Stämme** sowie **verzweigter und belaubter Kronen**. Bei vielen Baumarten entsteht vor allem durch die arttypische Kronenentwicklung ein charakteristisches Erscheinungsbild (= **Habitus**). Die Kronenlänge im Verhältnis zur Baumhöhe und damit die Länge des astfreien

Stammabschnittes ist vorrangig durch den verfügbaren individuellen Standraum bedingt. Bäume im Freiland sind tiefbeastet, in geschlossenen Waldbeständen entsteht aus dem Konkurrenzdruck um Licht ein oftmals langer, astfreier Stammabschnitt.

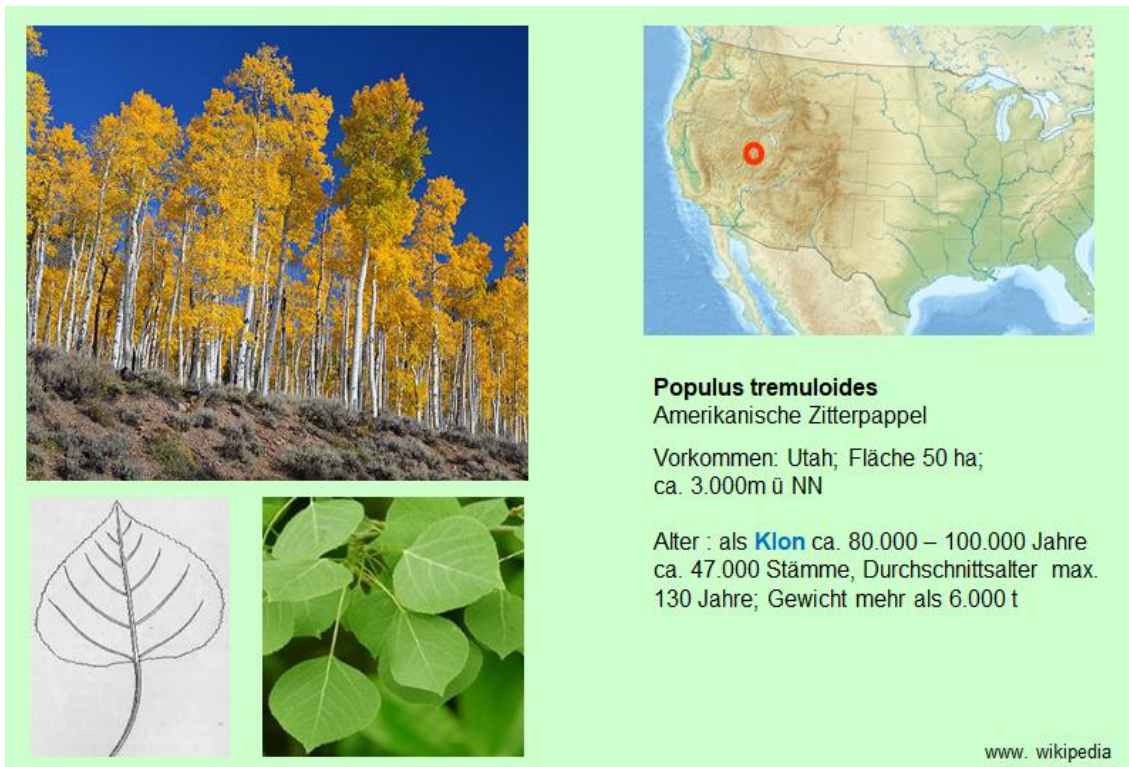


Abbildung 2.4: Langlebigkeit bei Populus tremuloides (www.wikipedia.org)

Als weiteres wesentliches Merkmal weisen Bäume ebenso wie Sträucher im Unterschied zur Gruppe der Krautpflanzen einen umfangreichen **Holzteil** in Stamm, Ästen und Zweigen und ebenso im Wurzelsystem auf. Dieser wird dabei durch das sogenannte sekundäre Dickenwachstum aus einer einzelligen dicken, teilungsfähigen Gewebeschicht, dem Kambium lebenslang aufgebaut. Unter dem Einfluss des Jahreszeitenklimas entstehen dadurch Jahrringe.

Im Vergleich verschiedener Baumarten ist die Intensität der Holzbildung sehr variabel. Holz des südamerikanischen Balsabaumes wiegt etwa 100 bis 200 kg/m³, das des zentral-afrikanischen Bongossi-Baumes etwa 1.100 kg/m³ und ist damit schwerer als Wasser.

Der Grad der Verholzung, oftmals als sogenannte **Rohdichte** in kg/m³ ausgedrückt, liegt bei der heimischen Schwarzpappel (Poulus nigra) bei etwa 440 kg/m³, bei der Stiel-Eiche (Quercus robur) bei fast 800 kg/m³ (Abb. 2.5).



Abbildung 2.5: Grundlagen der Holzbildung und Verholzung bei Bäumen (www.nhpa.co.uk)

Ergänzende, über die oben genannte Definition "Baum" hinausreichende Merkmale ermöglichen die Abgrenzung gegenüber anderen, den Bäumen nahestehenden Gehölzgruppen.

Bei Bäumen entwickelt sich zumeist der, dem Höhenwachstum dienende Gipfeltrieb (Terminaltrieb) zum längsten und kräftigsten Trieb. Bei **Sträuchern** werden häufig die Seitenachsen bevorzugt. So sind Straucharten wie die Gewöhnliche Haselnuss (*Corylus avellana*) oder der schwarze Holunder (*Sambucus nigra*) häufig durch ihre **Mehrstämmigkeit** (Polykormie) (Abb. 2.6) von der **Einstämmigkeit** (Monokormie) der Bäume zu unterscheiden. Bei manchen Straucharten wie bei den Weißdorn-Arten (*Crataegus spec.*) oder der Kornelkirsche (*Cornus mas*) können allerdings auch Übergangsformen mit kurzen astfreien Einzelstämmen auftreten.



Abbildung 2.6: Vielstämmigkeit (Polykormie) bei Haselnuß und schwarzem Holunder (www.wikipedia.org)

Im Unterschied zu hochwachsenden, langlebigen, verzweigten und belaubten **Lianen** sind Bäume selbsttragend. Tropische Lianen-Arten können bei einem Durchmesser von nur 25cm eine Länge von bis zu 300m erreichen.

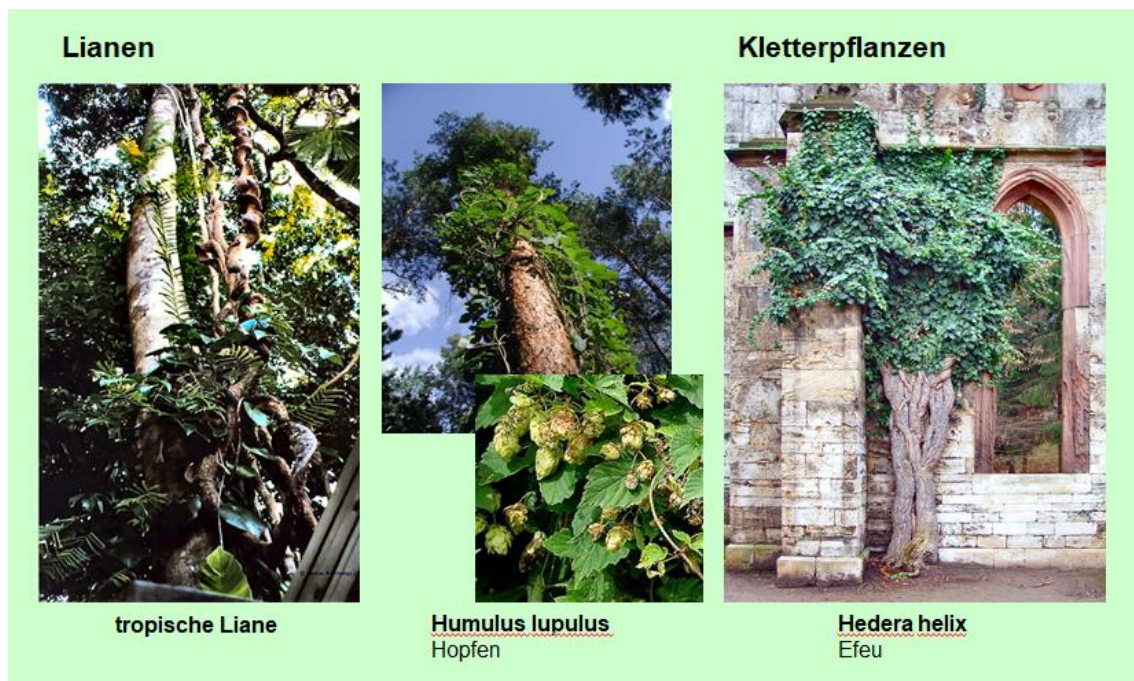


Abbildung 2.7: Beispiele für Lianen und verholzte Kletterpflanzen (www.wikipedia.org)

Unter den heimischen Arten ist beispielsweise beim wilden Hopfen (*Humulus lupulus*) die windend-rankende Sprossachse zwar intensiv verholzt, die oberirdischen Bestandteile sterben allerdings am Ende der Vegetationsperiode ab. Der Neuaustrieb im nächsten Jahr erfolgt aus den überwinternden, unterirdischen Sprossanlagen. Der immergrüne Efeu (*Hedera helix*) nutzt zumeist Bäume als Unterlage. Seine verholzten Sprossachsen wachsen sekundär in die Dicke und können bis über 10cm stark werden (Abb. 2.7).

Palmen weisen zwar zahlreiche morphologische Baummerkmale, jedoch keine verzweigte Krone auf. Die langen Blätter sitzen dort schopfförmig an der Spitze der Sprossachse (Abb. 2.8). Als wesentliches anatomisches Unterscheidungsmerkmal zu Bäumen verfügen Palmen nur über ein **primäres** Dickenwachstum. Der teilungsfähige Zellkomplex an der Sprossspitze vollzieht gleichzeitig das Durchmesser- und Höhenwachstum. Die Sprossachse/der Stamm wächst daher in den folgenden Jahren nicht mehr in die Dicke.

Obwohl die Definition „Baum“ zahlreiche prägnante morphologische Merkmale zusammenfasst, gibt es im Pflanzenreich einige „uneindeutige Übergänge“.

Der Saguaro-Kaktus(baum) unterscheidet sich von den „echten Bäumen“ nur durch den geringeren Verholzungsgrad (Abb. 2.9). Während bei Bäumen der Stamm durchgehend verholzt ist, durchzieht die Sprossachsen des Saguaro ein netzartiges Holzskelett aus mehreren Zentimeter dicken verholzten Gefäß-

bündeln. Der Querschnitt durch den Scheinstamm einer Banane (*Musa spec.*) zeigt, dass dieser nur aus kompakt gelagerten Blattscheiden (= Krautstamm) besteht.



Abbildung 2.8: Stammbildung und Belaubung bei Palmen (www.wikipedia.org)



Abbildung 2.9: Wuchsformen von Saguaro-Kaktus und Banane (www.wikipedia.org)

Ein Individuum des Banyan (*Ficus benghalensis*) besteht oftmals aus einem einzelnen echten Stamm und zahlreichen Wurzelstämmen (Abb. 2.10). Nachdem ein junger Banyan-Baum eine ausreichend große Krone entwickelt hat, entstehen an den waagrecht wachsenden Ästen zahlreiche Luftwurzeln. Diese dringen in den Boden ein, entwickeln ihr eigenes Wurzelsystem und wachsen in den Folgejahren stammgleich kontinuierlich in die Dicke. Ein Exemplar im botanischen Garten von Kalkutta hat auf diese Weise etwa 1000 Wurzel-Stämme ausgebildet und bedeckt eine Gesamtfläche von 22.000m².

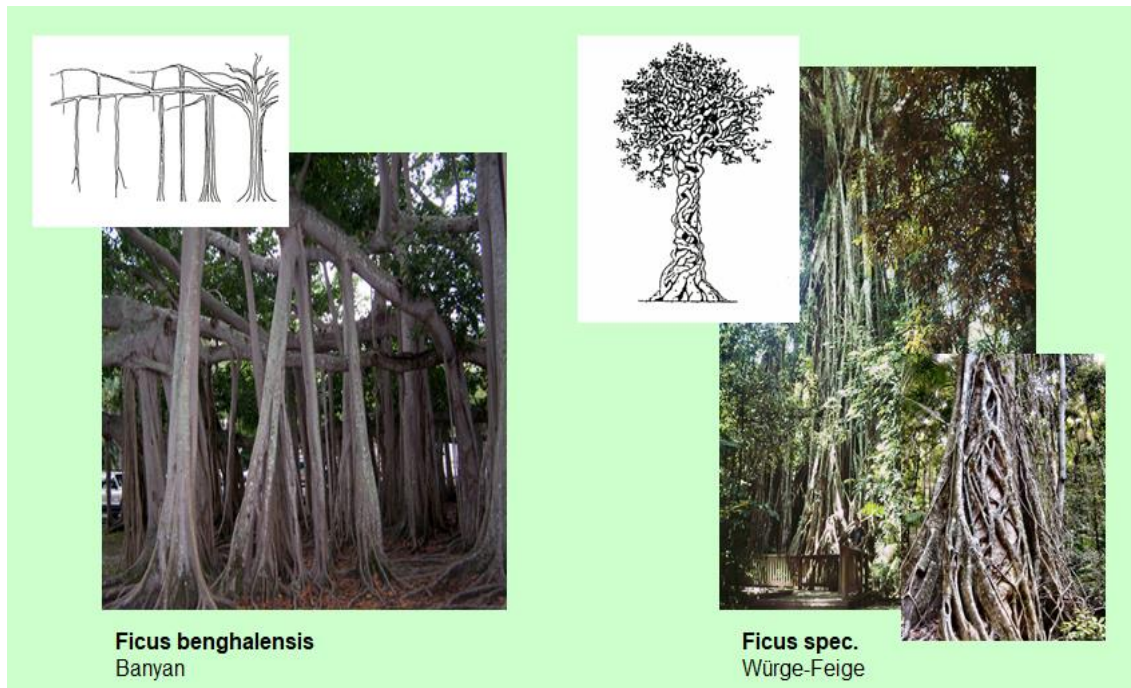


Abbildung 2.10: Wuchsformen und „Stammbildung“ von Banyan und Würge-Feige (www.wikipedia.org)

Die Würgefeige (*Ficus spec.*) besteht bei genauer Betrachtung nur aus Krone und Luftwurzeln, ein eigentlicher Stamm fehlt. Landet ein Feigen-Samen auf einem Ast eines geeigneten Wirtsbaumes so entwickelt sich daraus ein Keimling mit sehr langen Luftwurzeln. Nach dem Einwachsen in den Boden und damit der Bereitstellung von Wasser und Nährstoffen setzt die Kronenentwicklung der Jungpflanze ein und die Luftwurzeln auf der Stammoberfläche der Wirtspflanze verzweigen sich und wachsen in die Dicke. Dieses zunehmende Wurzelgeflecht erstickt letztlich den Wirt.

Eine zusammenfassende Gegenüberstellung wesentlicher Merkmale von hochentwickelten tierischen Organismen und Bäumen zeigt einige bedeutsame Unterschiede (Abb. 2.11). Hochentwickelte Pflanzen besitzen nur die drei Grundorgane Blatt, Spross und Wurzel. Im Unterschied zu Tieren fehlen beispielsweise Kreislaufsysteme, Sinnesorgane und Strukturen oder Organe der Informationsspeicherung. Pflanzen aus anthropozentrischer Sicht daher Eigenschaften wie etwa Fürsorge für die nächste Pflanzengeneration oder

Planung verstärkter Reservestoffeinlagerung für den bevorstehenden kalten Winter zuzuschreiben ist wissenschaftlich haltlos.

Die Eigenständigkeit der Pflanzen wird dabei durch ihre grundsätzlich andere Organisation der Lebensvorgänge verdeutlicht. Während Tiere in ihrem Lebenszyklus oftmals früh ihre maximale Körpergröße erreichen und ihr weiteres Leben durch Reparaturmechanismen an den bestehenden Organen bestimmt ist, wachsen langlebige Pflanzen kontinuierlich weiter.

Die Holzbildung an den Sprossachsen, wie auch die Neubildung von beblätterten Jahrestrieben dienen dem Ersatz funktionslos gewordener Bestandteile.

Wachstum ist daher für langlebige Gehölze eine unabweisbare Notwendigkeit zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensvorgänge.

	Tiere	Bäume
Lebensweise	heterotroph	autotroph
Organdifferenzierung	zahlreich	max. drei
Kreislaufsysteme	+	-
Reizleitung	+	-
Sinnesorgane	+	-
Immunsystem	+	-
Wundreaktion	Heilung	Verschluss
Wachstum	begrenzt	unbegrenzt
Lebensdauer	begrenzt	unbegrenzt
Lebensprinzip	Regeneration	Wachstum

Abbildung 2.11: Unterscheidungsmerkmale höherentwickelter Tiere und Bäume

Lebensformengruppen

Über die Gruppe der Gehölze hinaus können die höheren Landpflanzen in sogenannte Lebensformengruppen eingeteilt werden (Abb. 2.12). Untergliedernde Kriterien sind dabei die überwinternden Anteile des Pflanzenkörpers sowie die Lage der Erneuerungsknospen über der Erdoberfläche.

In der Gruppe der **Phanaerophyten**, die Bäume und Sträucher einschließt, überdauern das Wurzelsystem, der Stamm und Äste, die Blätter werden abgeworfen, ihre Knospen liegen mehr als 30cm über der Erdoberfläche. Bei den **Geophyten** gehen spätestens im Herbst die oberirdischen Organe

zugrunde, der Neuaustrieb im folgenden Jahr erfolgt aus unterirdischen Knospen, Zwiebeln oder Wurzeln. Viele frühjahrsblühende Krautpflanzen-Arten sind geophytisch. **Therophyten** vollziehen ihren gesamten Lebenszyklus vom Samen bis zur Blüte in einer einzigen Vegetationsperiode.

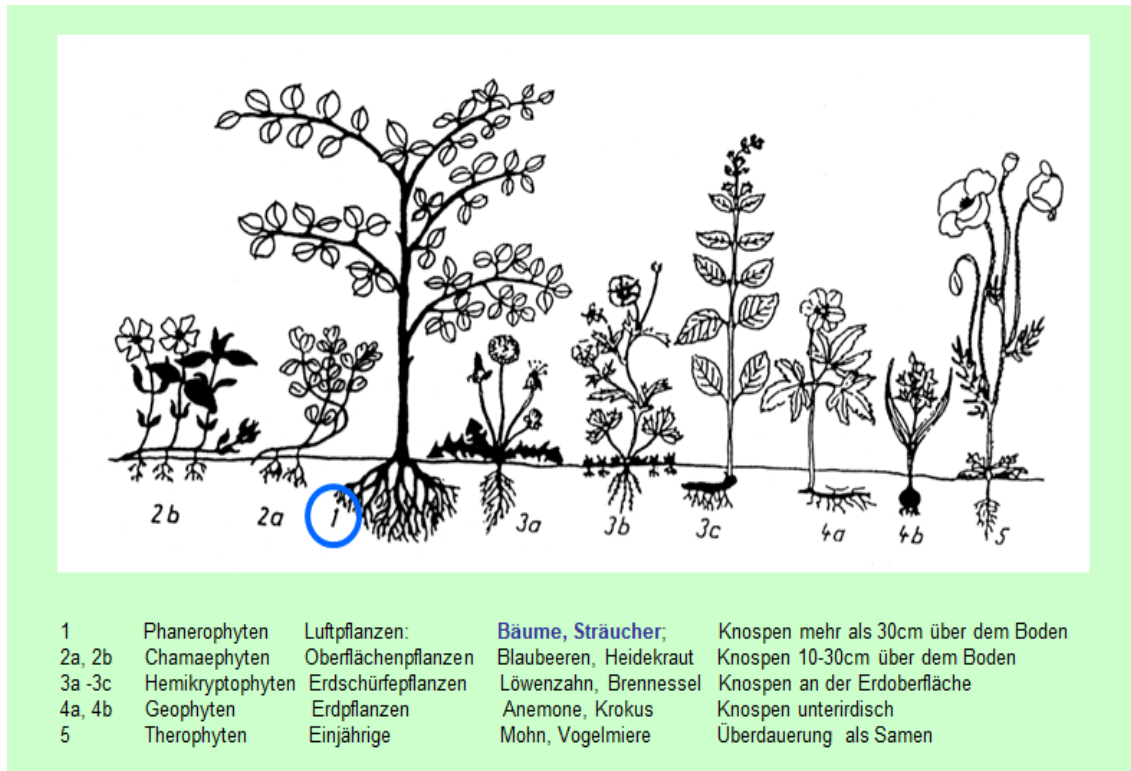


Abbildung 2.12: Lebensformengruppen bei Gehölzen und Krautpflanzen (Jacob et al 1981)

2.2 Evolution der Pflanzen und Bäume

Die ältesten pflanzlichen Organismen, algenähnliche, kugelförmige etwa 18µm große Gebilde – wurden in südafrikanischen Sedimenten, die auf ein Alter von ca. 3,1 Milliarden Jahre datiert wurden, nachgewiesen (Abb. 2.13). Ähnliche Lebensformen traten in 2 Milliarden alten Sedimentgesteinen des kanadischen Schildes auf. Diese Meilensteine der paläobotanischen Forschung belegen vor allem drei entscheidende Punkte:

- das pflanzliche Leben auf der Erde muss deutlich älter als 3,1 Milliarden Jahre sein, da diese Organismen eine längere „Vorlaufzeit“ für ihre evolutionäre Entwicklung brauchten
- der exakte Entstehungszeitpunkt der ersten Pflanzen ist bisher nicht datierbar
- aufgrund ihrer Struktur müssen alle diese Frühformen pflanzlichen Lebens wasserbewohnend gewesen sein

Die weitere evolutionäre Entwicklung der Pflanzen während der folgenden etwa 2,6 Milliarden Jahre liegt größtenteils im Dunkeln. Sicher ist, dass sich in der Folgezeit aus einfachen Algen mehrzellige, differenzierte Pflanzen entwickelten.

In Gesteinsschichten des mittleren Kambriums (vor etwa 550 Millionen Jahren) aus Sibirien wurden etwa 10cm lange Sprosse mit kleinen Blattorganen nachgewiesen.

Der anschließende, entscheidende Evolutionsschritt war vor ca. 350 Mio. Jahren (Devon) die Eroberung des Landes.

Die Umstellung vom Leben im Wasser auf das Landleben erforderte allerdings eine ganze Reihe tiefgreifender morphologischer und funktioneller Veränderungen. Von entscheidender Bedeutung war dabei die Anpassung des Wasserhaushaltes. Wasserpflanzen sind "vom Milieu" umgeben, die Wasseraufnahme ist daher durch die gesamte Oberfläche möglich. Im Unterschied dazu leben Landpflanzen unter völlig anderen Bedingungen. Die Wasseraufnahme muss aus dem Boden erfolgen, grundsätzlich ist ein Wassertransport im Pflanzenkörper nötig. Zahlreiche Fossilienfunde aus dem Devon belegen diese Entwicklungsschritte. Viele Pflanzenarten aus diesem Erdzeitalter weisen keine Spaltöffnungen (i.w.S. Atemöffnungen in den Blattorganen zur Regulierung des Gasaustausches) auf. Im Unterschied zu diesen Wasserpflanzen besitzen weitere Arten aus dieser Zeit bereits Spaltöffnungen, die in ihrem Aufbau den Spaltöffnungen der heutigen Moose entsprechen, in ihrem Konstruktionsprinzip also sehr einfach gestaltet waren. Man nimmt an, dass diese Pflanzenarten vorwiegend auf feuchten und nassen Standorten siedelten. Bei einer dritten Gruppe von Devonpflanzen sind bereits sehr komplexe, durch die Pflanze steuerbare Spaltöffnungsapparate nachweisbar, die auf ein Leben auf trockenen Standorten hinweisen.

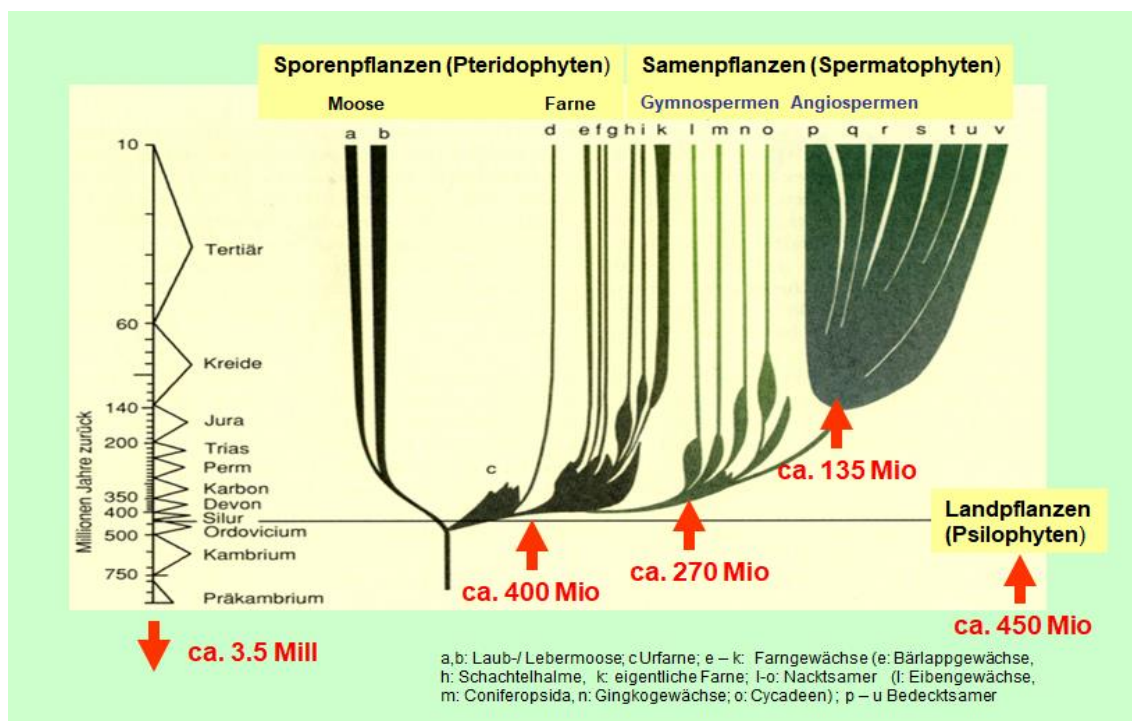


Abbildung 2.13: Wesentliche evolutionäre Entwicklungsschritte pflanzlichen Lebens

Der Weg vom Wasser- zum Landleben war darüber hinaus mit einer Vielzahl weiterer Anpassungen verbunden. So entstanden Leitungsgewebe für den

Wasser- und Assimilattransport, Schutzgewebe gegen ungehinderte Wasserabgabe (Bsp.: Schutzgewebe der Blätter/Nadeln, Rinde und Borke), Zellwandverstärkungen und Festigungsgewebe zur Stabilisierung des Pflanzenkörpers und völlig neue Strukturen zur Bildung von generativen Vermehrungseinheiten wie Sporen, Samen oder Früchten. Die Gruppe der vor etwa 400-450 Millionen Jahren entstandenen ersten Landpflanzen wird als **Psilophyten** bezeichnet.

Während der anschließenden Jahrmillionen im Karbon – dem Steinkohlezeitalter - entwickelte sich eine außerordentlich massen- und artenreiche Pflanzendecke vorwiegend aus den Gruppen der Bärlappe, Schachtelhalme und Farne, deren gemeinsames Merkmal die Vermehrung über Sporen ist. Diese Pflanzengruppe wird als **Sporenpflanzen (Pteridophyten)** bezeichnet. Kennzeichnend neben der geringen Größe der Fortpflanzungseinheit Spore ist vor allem die Tatsache, dass für den Befruchtungsvorgang Wasser in Form von Tau oder Regenwasser auf den weiblichen Organen vorhanden sein muss. Die männlichen Geschlechtszellen sind im typischen Fall begeißelt und somit schwimmfähig. Diese Merkmale der Pteridophyten weisen auf ihre enge Verbindung zum früheren Wasserleben hin.

Von den Schachtelhalmen sind heute nur noch 32 Arten der Gattung Equisetum existent. Einzelne Arten erreichen nur noch maximale Höhen von bis zu 5m. Die größte heimische Art ist der Riesenschachtelhalm (*Equisetum telmateia*) mit bis zu 1,50m Höhe. In der Gruppe der Farne sind heute nur noch wenige Arten der Tropen und Subtropen baumförmig.

Mit der Entstehung der Samenfarne und der samentragenden Bärlappe vollzieht sich eine entscheidende Weiterentwicklung hin zu den **Samenpflanzen (Spermatophyten)**. Wesentlichste Entwicklungsschritte bis zu den heutigen, höchstentwickelten Samenpflanzen waren dabei die Befruchtung der weiblichen Eizelle durch unbegeißelte männliche Geschlechtszellen und damit der Verzicht auf Wasser im Außenmedium sowie die Entstehung von Samen als Vermehrungseinheiten und die Ausbildung von Blüten.

Diese Vertreter der Samenfarne verlieren jedoch bereits vor ungefähr 270 Millionen Jahren zunehmend an Bedeutung. Parallel dazu entwickelt sich mit den **Nacktsamern (Gymnospermen)** eine zweite Gruppe samenbildender Pflanzen, deren gemeinsames Merkmal eine nicht durch Fruchtblätter geschützte, sondern frei auf der Samenschuppe liegende Samenanlage ist (Abb. 2.14). Zu den Nachkommen dieser anfänglich maximal 20m hohen Pflanzen zählen die heutigen Nadelhölzer. Die Gruppe der Gymnospermen ist heute nur noch mit ca. 600 Arten weltweit vertreten. Auf Grund ihrer riesigen Flächenausdehnung im nördlichen Nadelwaldgürtel ist ihr Anteil an der Kohlenstofffixierung und Holzproduktion sehr hoch.

Vor rund 135 Millionen Jahren, etwa im Jura, begann die Entwicklung der **Bedecktsamer (Angiospermen)** mit heute ca. 250.000 Arten. In dieser Gruppe ist die Samenanlage von einem Fruchtknoten eingeschlossen (Abb.

2.14). Hierzu zählen neben allen höherentwickelten Blütenpflanzen auch die weltweit mehr als 10.000 Laubbaumarten.

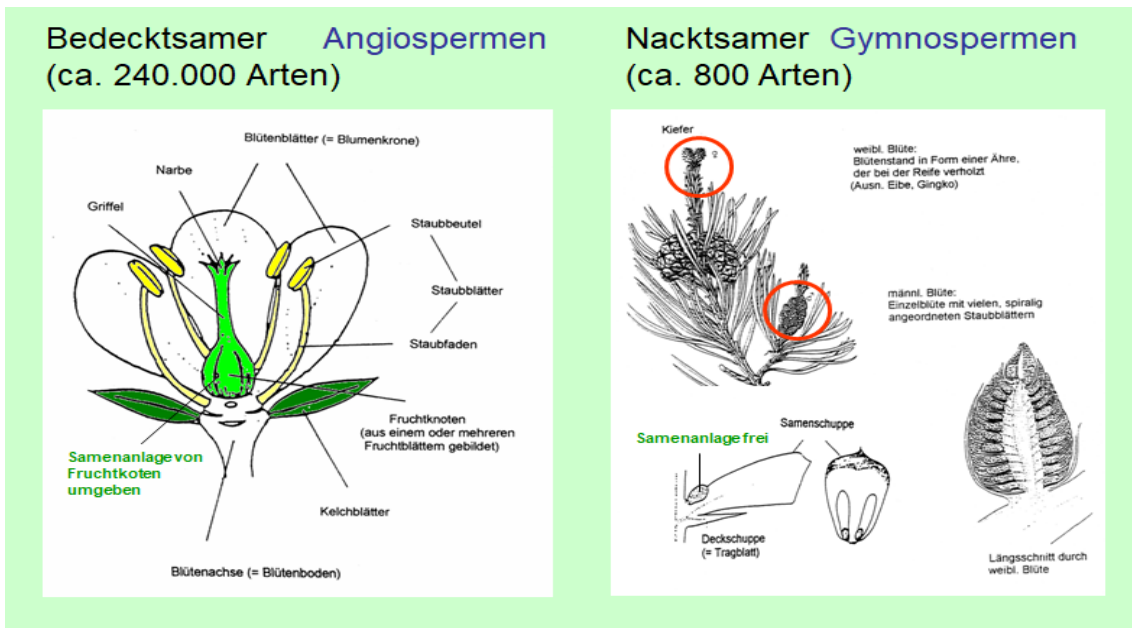


Abbildung 2.14: Merkmale nacktsamer und bedecktsamer Blüten (Schütt et al 1978)

Erste Bäume traten im Oberkarbon (ca. 300 Mio. Jahre) bei den Sporenpflanzen in den Gruppen der Schachtelhalme, Farne und Bärlappe auf (Abb. 2.15).

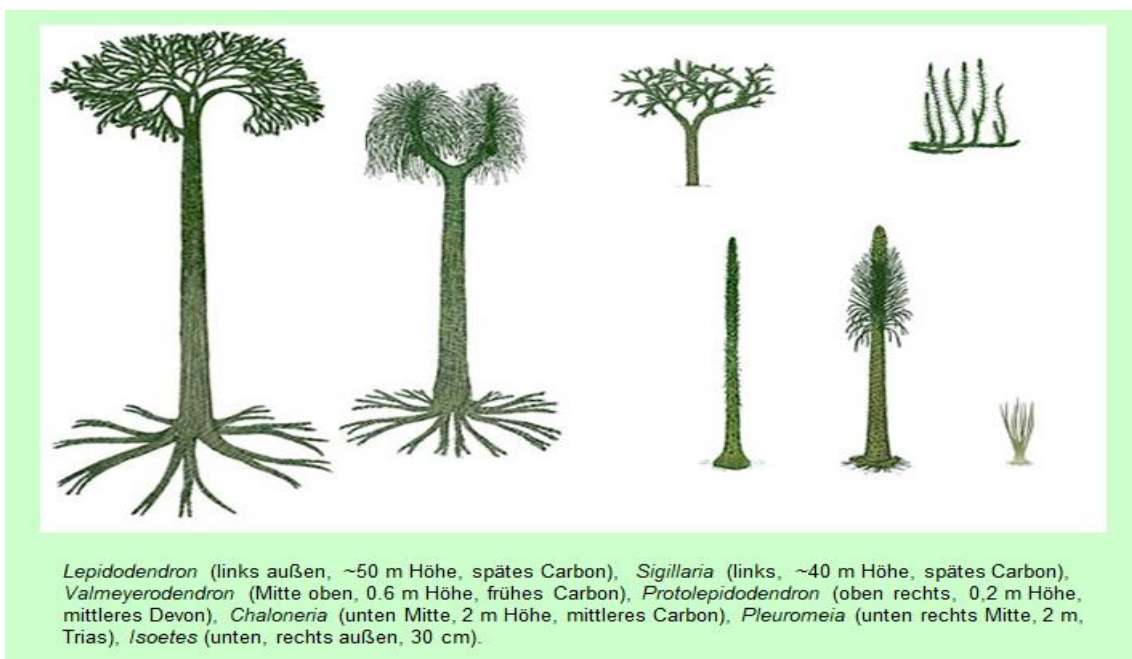


Abbildung 2.15: Wuchsformen erster Baumformen in verschiedenen Erdzeitaltern (www.nvc.edu)

Bäume vom Bärlapp-Typ, wie die Siegel- und Schuppenbäume, waren ca. 20-30m hoch und hatten einen Durchmesser von 1-2m. Sie bildeten sogenannte Rindenstämme, bei denen vorrangig die Rinde die statische Stabilisierung übernahm. Der Holzkörper war nur schwach entwickelt. Sie überlebten die nachfolgenden Trockenzeiten nicht. Heutige Bärlapp-Arten sind nur noch kleine, maximal wenige Dezimeter große, krautige Pflanzen. Bäume vom Schachtelhalm-Typ entwickelten sogenannte Röhrenstämme aus sehr dünnwandigen Holzzylindern. Stämme der Farnbäume bildeten Blatt-Wurzel-Stämme. Diese bestanden aus vertrockneten Resten der Blattstiele, verholzten Leitbündeln und einem kompakten Wurzelfilz.

2.3 Vegetations-/Waldentwicklung in Mitteleuropa

Unter pflanzenökologischen Gesichtspunkten ist die Baumartenzahl und Artenzusammensetzung der globalen Wälder sehr variabel. In den tropischen Regenwäldern Südamerikas kommen bis über 2.500 Baumarten vor, in den nördlichen Nadelwäldern sind oftmals natürliche Monokulturen mit nur einer Nadelbaumart zu finden (Abb. 2.16).

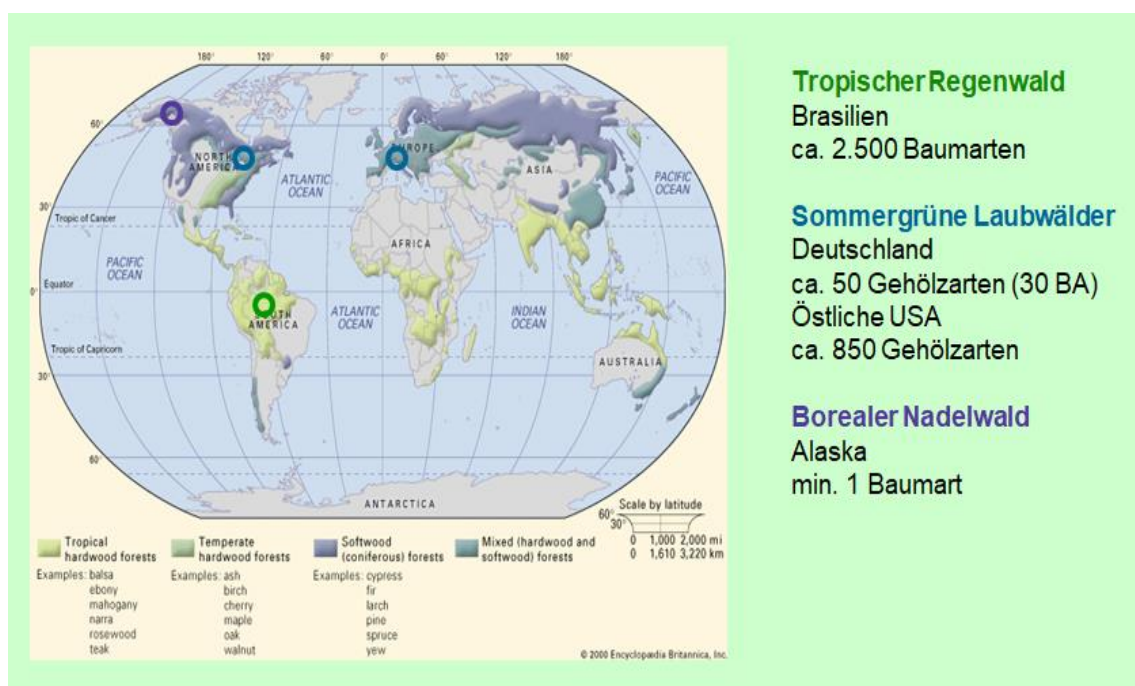


Abbildung 2.16: Baumartenausstattung verschiedener Waldformationen (verändert nach Encyclopedia Britannica 2000)

Nordamerikanische Wäldern weisen insgesamt etwa 850 Baumarten auf, in Europa kommen etwa 100, nördlich der Alpen nur noch 50 Baumarten vor. Der Grund für diese Unterschiede reicht bis zu den Eiszeiten zurück. In Nordamerika verlaufen alle hohen Gebirgszüge von Norden nach Süden, in Europa von Westen nach Osten. Diese bildeten einen Sperrriegel von den Pyrenäen am Atlantik über die Alpen bis zum kaukasischen Gebirge am

Kaspischen Meer. Während der Vereisungen die sich von Norden her aus Skandinavien und von Süden her aus den Alpen ausbreiteten wurden viele Baumarten, die keine Rückzugsgebiete südlich der Alpen erreichen konnten, wie der Lebensbaum (*Thuja plicata*) oder die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), in Mitteleuropa eliminiert (Abb. 2.17).

Das Missverhältnis in der Baumartenverteilung/-häufigkeit im Vergleich zwischen Nordamerika und Mitteleuropa ist zusätzlich von klimatischen Faktoren überlagert. Im Unterschied zu den USA ist der Sommer in vergleichbaren Vegetationsgebieten Mitteleuropas kühler. Aus diesem Grund fehlen nördlich der Alpen typische subtropische Arten aus den Gattungen Platanus, Gelditschia oder Magnolia.

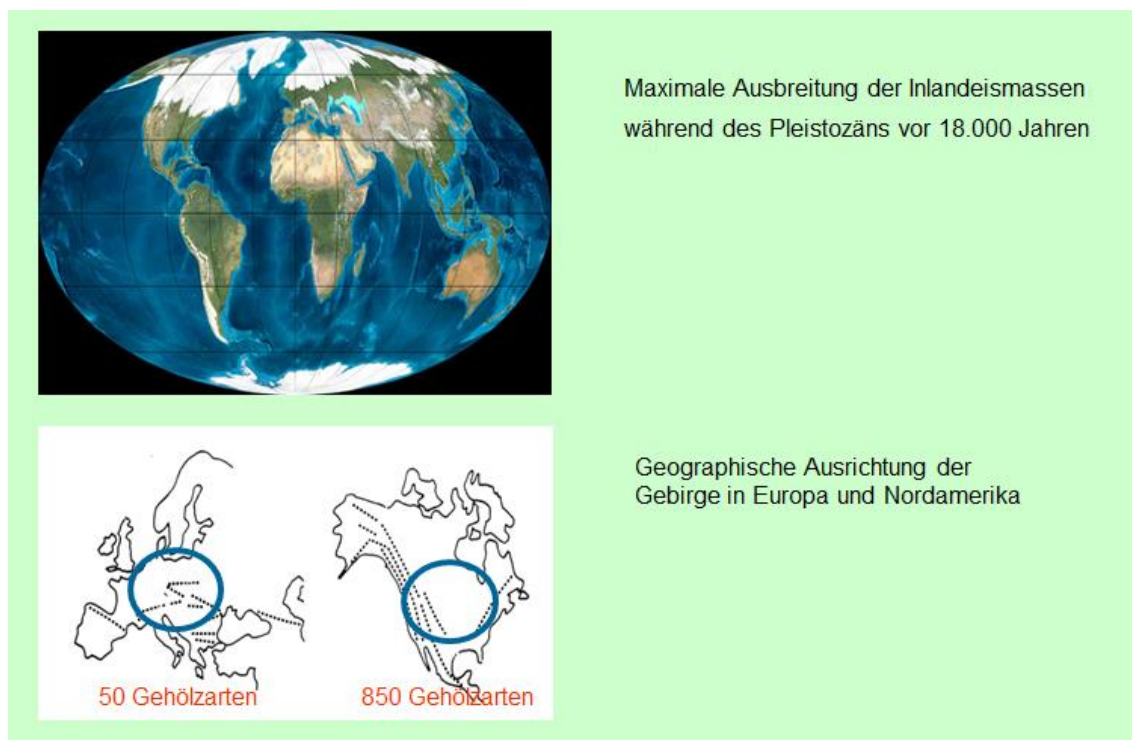


Abbildung 2.17: Einfluss der Gebirgslagen in Nordamerika und Europa auf die Baumarten-Vielfalt (www.geosite.uni-greifswald.de)

In Nordeuropa ging die Weichselkaltzeit vor etwa 10.000 Jahren zu Ende, der Berliner Raum war etwa 17.000 Jahren eisfrei.

Die anschließende Wiederbewaldung vollzog sich im Sinne einer natürlichen Sukzession von zunächst Weiden-Birkenwäldern über Birken-Kiefernwälder, Haselwälder zu Hainbuchen-Traubeneichenwäldern (Abb. 2.18). Die Rot-Buche mit einer geschätzten durchschnittlichen Wanderungsgeschwindigkeit von 250m/Jahr traf erst etwa 1000 v. Chr. aus ihren südeuropäischen Rückzugsgebieten vorrangig im Balkanraum wieder in Norddeutschland ein. Rezente Buchenwäldern werden somit etwa erst durch die zehnte bis fünfzehnte Baumgeneration seit der letzten Vereisung aufgebaut.

Die verschiedenen, ineinander übergehenden Phasen der natürlichen Waldentwicklung konnten mit Hilfe der **Pollenanalyse** dokumentiert werden. In diesem Untersuchungsverfahren werden zunächst Bohrkern aus Hochmooren entnommen und anschließend in Einzelproben aus unterschiedlichen Bohrtiefen zerlegt. Aus den aufbereiteten Proben werden die dort jeweils mumifizierten Pollen isoliert und unter dem Mikroskop die Gattungs-/Artzugehörigkeit anhand typischer Pollenmerkmale bestimmt. Das Alter der jeweiligen Torf-Probe kann mit Hilfe des Kohlenstoff-Isotops ^{14}C ermittelt werden. In einem Pollendiagramm ist dann die Häufigkeit der verschiedenen Pflanzenarten/-gattungen in der betrachteten Zeitabfolge darstellbar.

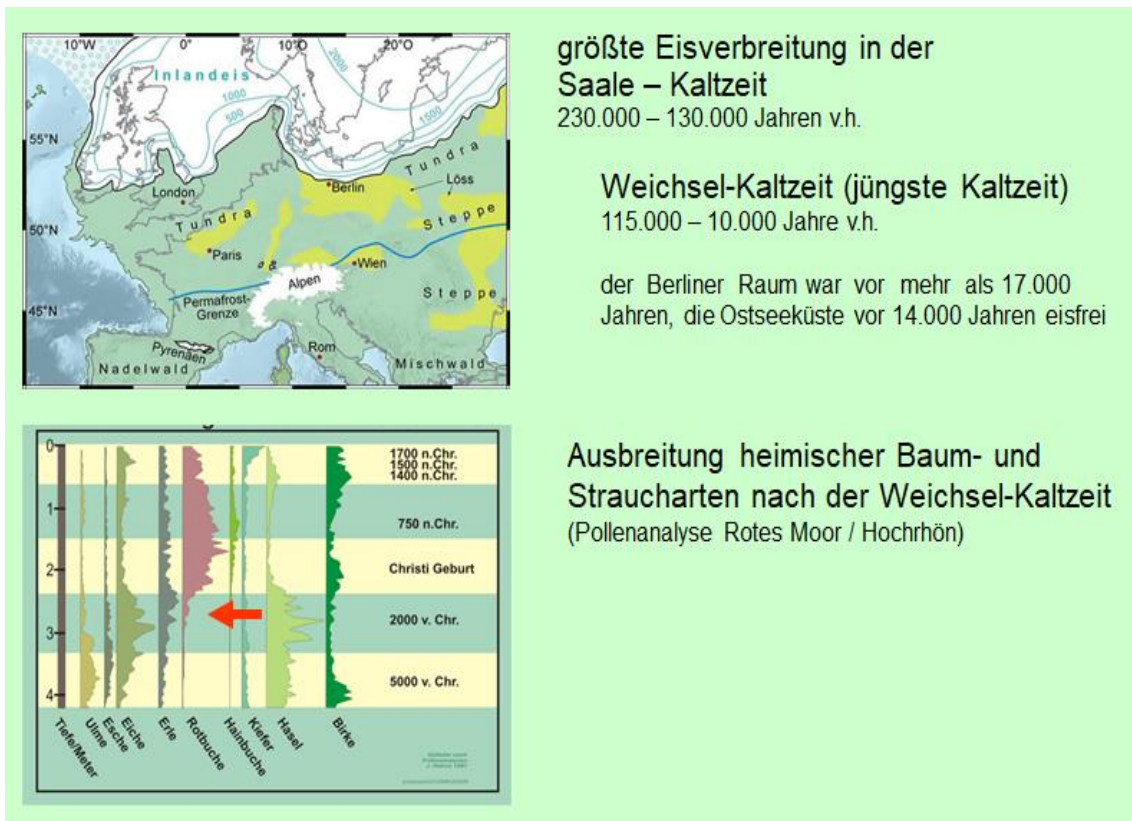


Abbildung 2.18: Größte Ausbreitung des Inlandeises während der Weichselkaltzeit und anschließende Phasen der Wiederbewaldung auf der Grundlage von Pollenanalysen (www.geosite.uni-greifswald.de, www.wikipedia.org)

Die aktuelle natürliche Waldzusammensetzung in Deutschland wird häufig in Karten der **potenziellen natürlichen Vegetation (PNV)** dargestellt. Das zugrunde liegende, oftmals auch kritisierte Konzept stellt dabei aus der Verknüpfung klimatischer, standortkundlicher und pflanzenökologischer Daten den theoretischen Endzustand der Vegetation ohne menschliche Eingriffe dar. Auf der gesamten Fläche der Bundesrepublik und weit darüber hinausreichend wäre die Rot-Buche die häufigste und flächenbezogen bedeutendste waldbildende Baumarten der PNV (Abb. 2.19).

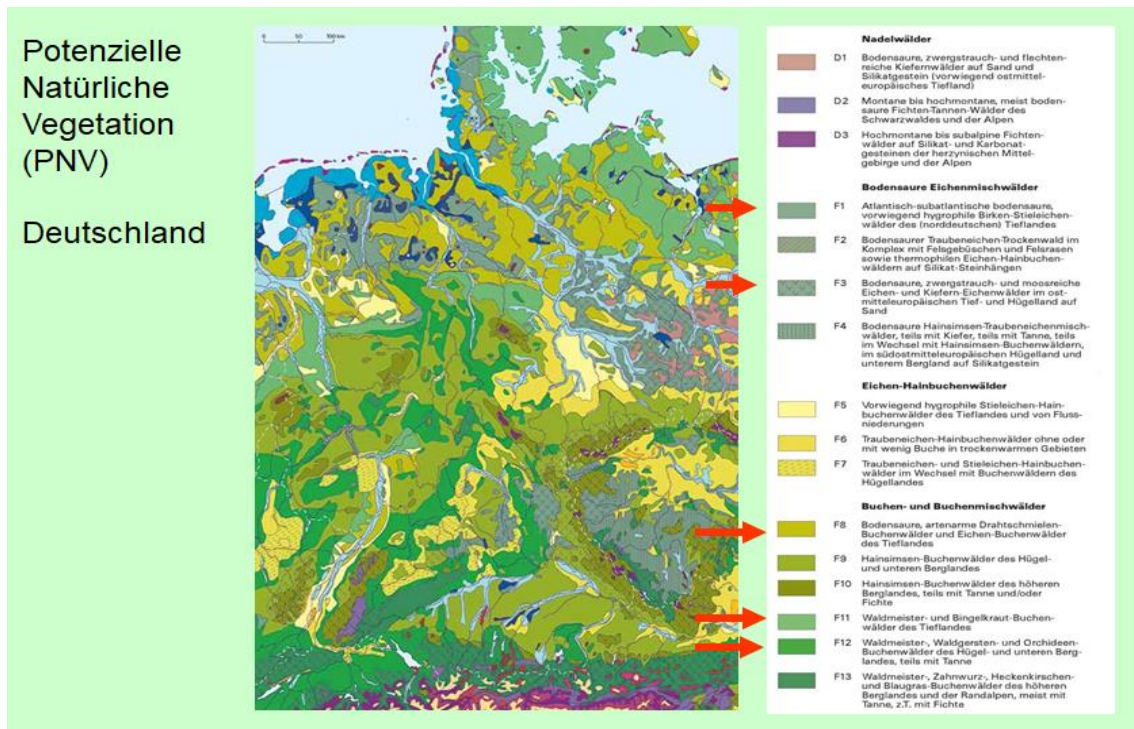


Abbildung 2.19: Potenzielle natürliche Vegetation in Deutschland (www.bfn.de)

2.4 Baumwachstum und Kronenentwicklung

Der Lebenszyklus höher entwickelter Pflanzen beginnt mit der Keimung der Samen oder Früchte. Dabei handelt es sich um einen komplexen und auch störungsanfälligen Vorgang, der sich aus mehreren Teilschritten zusammensetzt. So produziert eine ausgewachsene Buche in einem günstigen Jahr mehrere 100.000 Bucheckern, allerdings überleben nur die wenigsten Keimlinge das erste Jahr. Vor allem pilzliche Krankheitserreger und Witterungsextreme, wie Sommertrockenheit oder Spätfröste führen neben Schäden durch Nager in manchen Jahren zum Totalausfall der Naturverjüngung.

Der eigentliche Keimungsvorgang des Samens beginnt mit der passiven Wasseraufnahme. Samen und Früchte sind häufig mit reichlich Reservestoffvorrat an Stärke ausgestattet, die große Menge an Feuchtigkeit aufnehmen kann. Die Geschwindigkeit dieses rein physikalischen Quellvorgangs ist vorrangig von der Struktur und dem Aufbau der Samenschale abhängig. Robinensamen keimen auf Grund ihrer Hartschaligkeit extrem langsam, Bucheckern und Eicheln rasch.

Im anschließenden Keimungsschritt werden die biochemischen Stoffwechselfvorgänge im Samen aktiviert. Diese umfassen sowohl die Bereitstellung von Enzymen zur Mobilisierung der Reservestoffe, als auch die Synthese von Pflanzenhormonen. Nahezu zeitgleich beginnt sich der im Samen enthaltene

Pflanzenembryo zu entwickeln. Als erstes durchbricht die Keimwurzel die Samenschale, anschließend richtet sich der Keimspross auf und die ersten Blätter entfalten sich. Mit der anlaufenden Photosynthese in den Blättern geht die heterotrophe Ernährung des Keimlings in die autotrophe Phase über.

Definition Keimung:

Nach Wasseraufnahme, Quellung und Stoffwechselaktivierung (Phytohormone, Enzyme) im Samen einsetzende Embryonalentwicklung, die mit dem Übergang von der hetero- zur autotrophen Ernährung abgeschlossen ist.

Dieser Vorgang verläuft jedoch nicht immer reibungslos. Bei vielen Pflanzenarten ist eine deutliche Keimhemmung der Samen zu beobachten. Diese führt oftmals zum sogenannten Überliegen, d.h. zu einer verzögerten Keimung über gegebenenfalls mehrere Jahre. Die Ursachen liegen neben der Hartschaligkeit, in keimhemmende Substanzen in der Samenschale (Bsp. Terpentin bei Tanne; Abscisinsäure bei Gewöhnliche Esche), bei organischen Säuren im Fruchtfleisch (Bsp. Vogelbeere, Speierling, Vogel-Kirsche), bei unvollständig entwickelten Embryonen (Bsp. Zirbel-Kiefer) oder bei keimhemmende Substanzen im Nährgewebe (Bsp. Rot-Buche).

In der baumschulischen und gartenbaulichen Praxis kann Keimhemmung durch verschiedene technische Verfahren überwunden und dadurch das Keimprozent deutlich verbessert werden:

- verbreitet ist die sogenannte **Stratifikation**, eine kombinierten Kalt-Naß-Behandlung der Samen oder Früchte. Beispiel: Saatgut von Linde, Eibe, Hainbuche wird über 6-9 Monate bei ca. 3-5⁰C in feuchtem Torf gelagert.
- **Skarifikation** beschreibt die mechanische Verletzung harter, wasserabweisender Samenschalen, beispielsweise durch die gemeinsame Behandlung von Saatgut und gebrochenem Glas in speziellen Rotationsmischern.

Bei der Entwicklung des Embryos und dem Wachstum der Keimpflanze werden zwei Grundtypen der weiteren Keimlingsentwicklung unterschieden (Abb. 2.20):

Epigäische Keimung

Der Sprossabschnitt zwischen der Ansatzstelle der Keimblätter (Kotyledonen) und der Keimwurzel (Radikula) das sogenannte **Hypokotyl** streckt sich. Der Keimspross hebt dadurch die Keimblätter über die Erdoberfläche. Die ersten Blätter die Photosynthese betreiben sind somit die ergrünenden Kotyledonen (Bsp.: Buche, Ahorn, Esche, Nadelhölzer)

Hypogäische Keimung

Der Sprossabschnitt oberhalb der Ansatzstelle der Kotyledonen, das sogenannte **Epikotyl** streckt sich, das Hypokotyl verlängert sich nicht. Die Keimblätter bleiben dadurch im Boden oder an der Bodenoberfläche. Erste photosynthetisch aktive Blattorgane sind die neu gebildeten, am Embryo noch nicht vorangelegten Primärblätter (Bsp.: Eiche, Hasel).

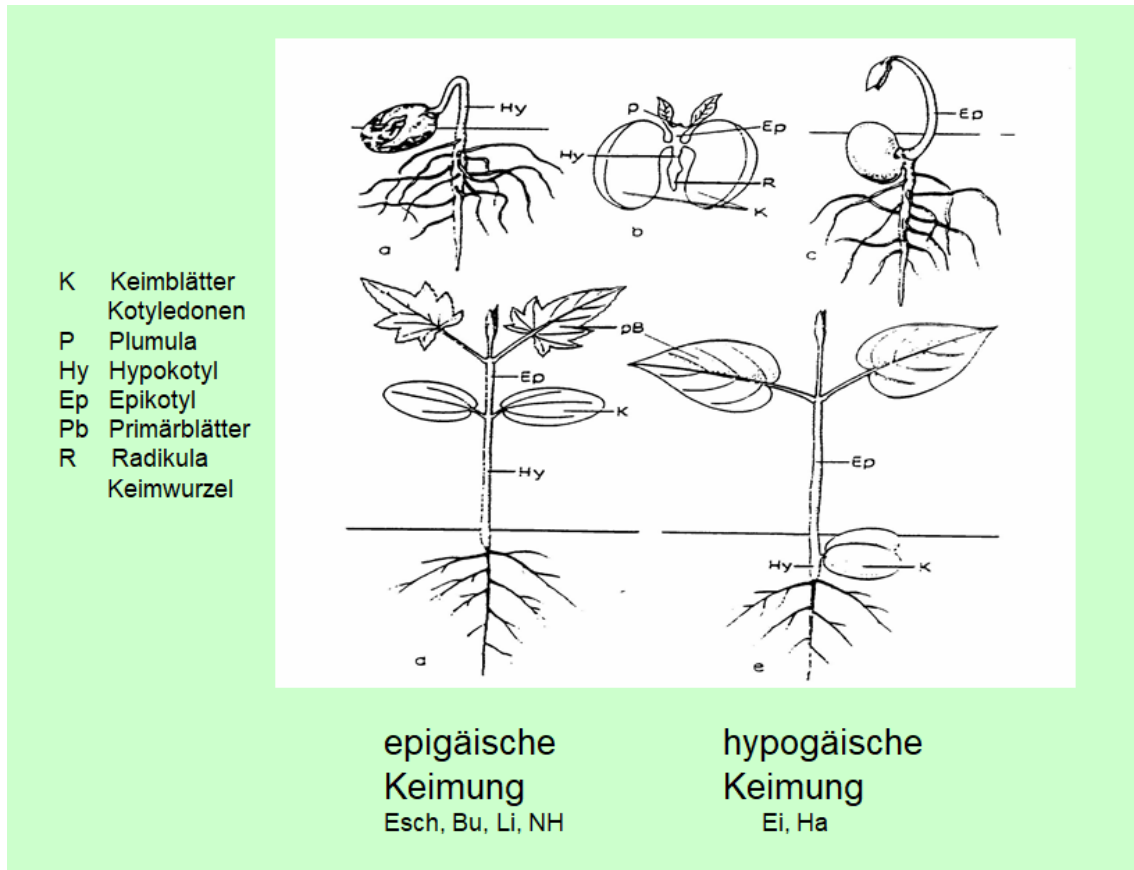


Abbildung 2.20: Epigäische und hypogäische Keimung (verändert nach Schütt et al 1978)

Die weitere Pflanzenentwicklung folgt artspezifischen, genetisch festgelegten Gesetzmäßigkeiten, die zwar von Standorts- und Umweltbedingungen überlagert (modifiziert) werden können, die jeweiligen Grundmuster der Blattentwicklung und der Triebbildung aber bleiben bestehen.

Bei Blättern wird dieses Grundprinzip **Blattfolge** genannt. Es besagt, dass der Organtyp Blatt durch Veränderung von Größe, Form, Farbe und Proportionen außerordentlich wandlungsfähig ist und verschiedenste Funktionen erfüllen kann. Die Blattfolge beginnt bei den einfach gestalteten Keimblättern. Im weiteren Wachstum der Keimpflanze werden neue Blätter, sogenannte Primärblätter gebildet. Diese sind bei vielen Gehölzarten noch nicht arttypisch geformt. Die anschließenden Folgeblätter weisen zumeist bereits arttypische Blattmerkmale auf (Abb. 2.21).

Keimpflanzen der Gewöhnlichen Esche (*Fraxinus excelsior*) zeigen diesen Formen- und Größenwandel in der Blattfolge sehr deutlich. Die beiden Keimblätter sind hier nur wenige Zentimeter lang, länglich oval und ganzrandig. Erst nach einer Reihe neu gebildeter Primärblättern werden der gesägte Blattrand und zunehmend auch die eschentypische Fiederung der Blätter ausgebildet. Keimlinge der Rot-Buche weisen „elephantenohrähnliche“ Keimblätter auf. Erst die Primärblätter sind arttypisch geformt. Bei einjährigen Keimpflanzen der Wald-Kiefer stehen die Nadeln zunächst einzeln, die arttypische Benadelung mit Nadelpaaren entsteht erst im zweiten Lebensjahr.

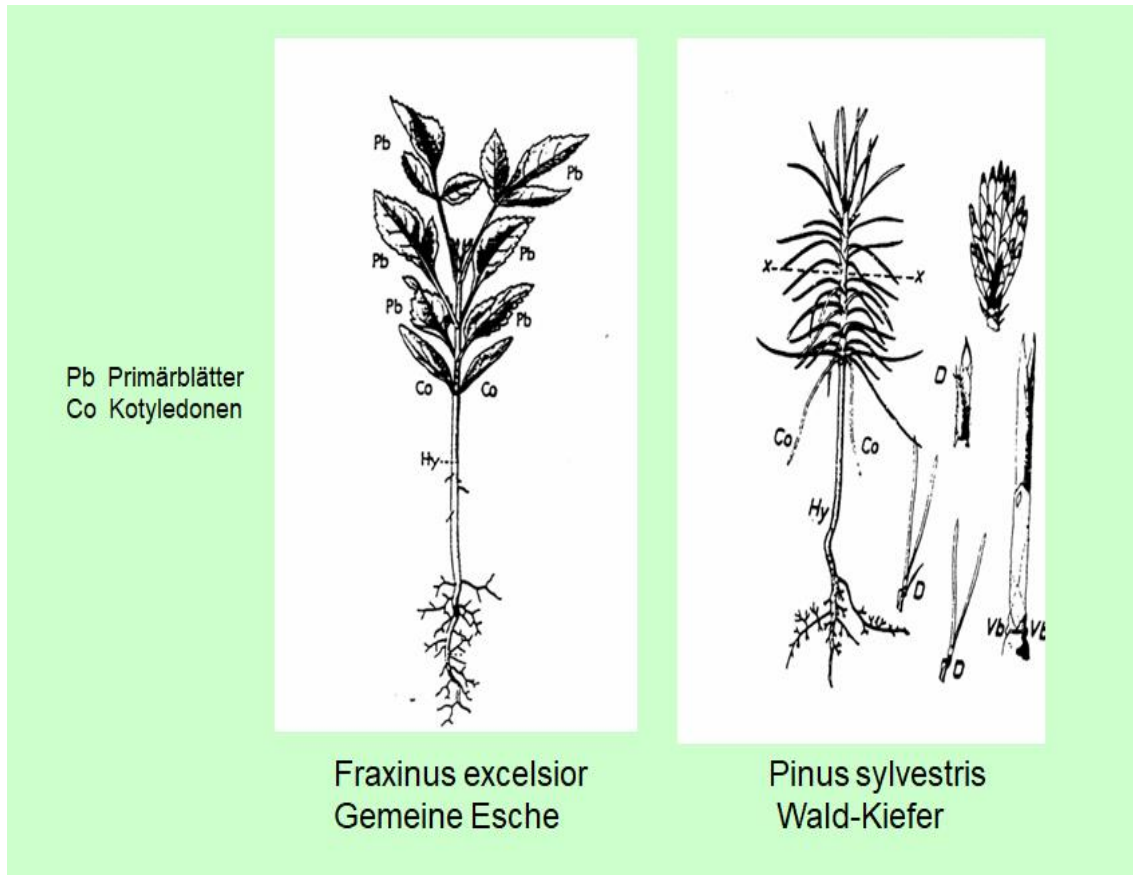


Abbildung 2.21: Blattfolge bei Gemeiner Esche und Wald-Kiefer (verändert nach Schütt et al 1978)

Die Blattfolge schließt grundsätzlich auch alle im weiteren Wachstum gebildeten Blattmodifikationen ein und verläuft über die Laubblätter bis zu den unterschiedlichen Blattformen der Blüte (Kelch-, Blüten-, Staub-, Fruchtblätter).

Unter dem Einfluss des Jahreszeitenklimas ist das Gehölzwachstum – sowohl die Jahrestriebentwicklung, wie auch die Holzbildung - in Mitteleuropa auf die Vegetationsperiode begrenzt.

In der Phase der Vegetationsruhe werden die wachstumsfähigen Vegetationspunkte bei vielen Arten in **Knospen** geschützt. Bei Gehölzarten wie bei Hainbuche, Wild-Apfel, Wild-Birne, Vogel-Kirsche, Ulmen-Arten, Weiden-Arten, Kornelkirsche sind die meist größeren und rundlichen **Blütenknospen** (= generative Knospen) deutlich von den kleineren und schmalen **Blatt-Spross-Knospen** (= vegetative Knospen) unterschieden.

Gemischte Knospen, die Spross- und Blütenanlagen enthalten sind beispielsweise Rot-Buche und den Linden-Arten zu finden.

Bestimmungsschlüssel zur Identifizierung von Baum- und Straucharten im Wintertzustand sind zumeist am Aufbau der vegetativen Knospen orientiert.

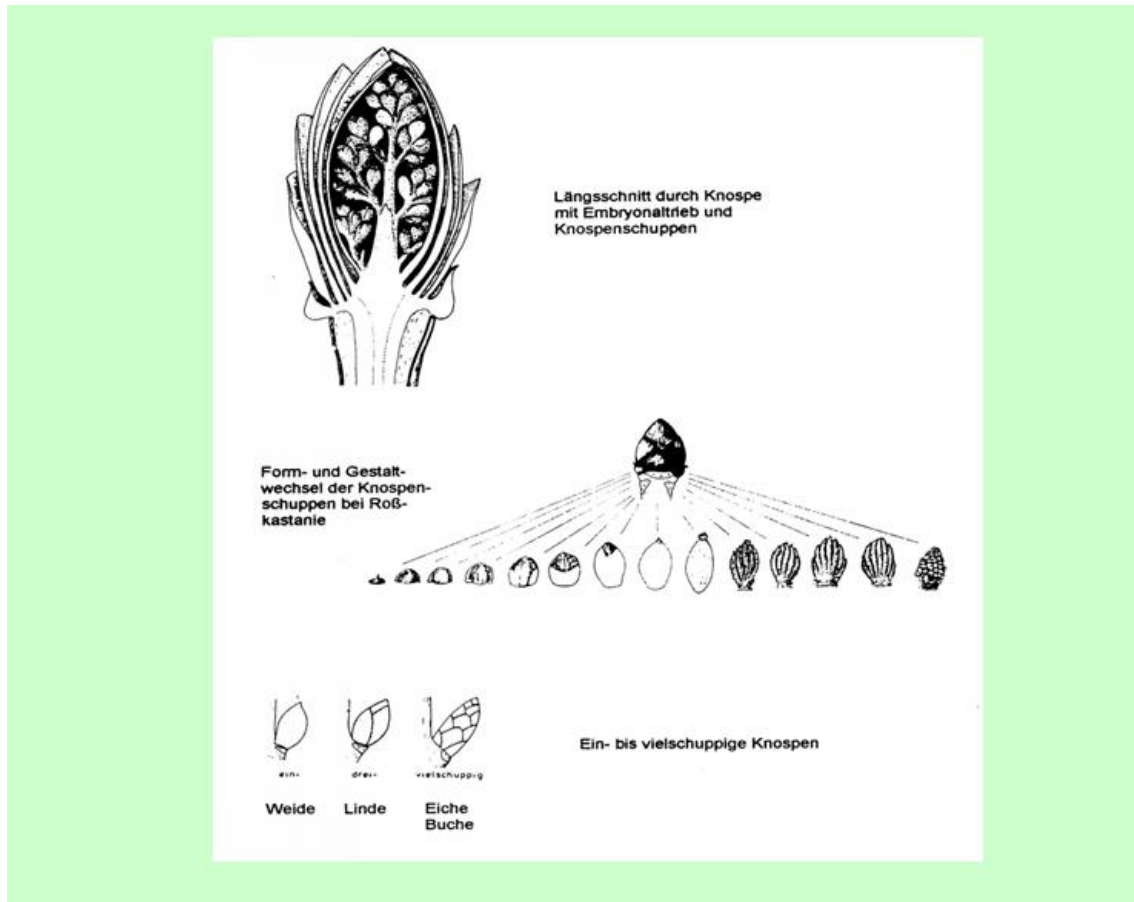


Abbildung 2.22: Knospenaufbau (verändert nach Schütt et al 1978)

Der Längsschnitt durch eine vegetative Knospe der Gewöhnlichen Roßkastanie zeigt die wesentlichen Bestandteile (Abb. 2.22):

Im Zentrum liegt der stark gestauchte Spross, der sogenannte **Embryonaltrieb**. Er weist bereits die Blattanlagen des nächsten Jahrestriebes auf.

Nach außen hin schließen die **Knospenschuppen** an. Sie dienen vor allem dem Schutz vor Verdunstung und tiefen Temperaturen. Daher sind sie häufig derb, ledrig, behaart oder von Harzen überzogen. Die Knospenschuppen sind in Form, Größe und Struktur veränderte Blätter (i.e.S. Niederblätter).

Bei der Präparation einer Knospe der Roßkastanie wird dieser Blattcharakter deutlich. An den innersten Knospenschuppen ist die grüne Blattspreite bereits deutlich erkennbar.

Die Zahl der Knospenschuppen ist von Art zu Art unterschiedlich. Weiden besitzen nur eine einzige kapuzenförmige Knospenschuppe, Erle und Linde zwei. Die meisten Holzarten weisen mehr als 4 Knospenschuppen auf. Einige heimische Holzgewächse, wie die Straucharten wolliger Schneeball und roter Hartriegel besitzen nackte Knospen. Hier fehlen Knospenschuppen gänzlich. An den überwinterten Zweigen finden sich nur jeweils zwei sehr kleine, deutlich gefaltete Blätter, die den Sprossvegetationspunkt umhüllen.

Das Fehlen oder Vorhandensein von Knospenschuppen sowie deren Anzahl sind wichtige Merkmale der Bestimmung von Gehölzen im Winterzustand.

Nach der Stellung/Position am Jahrestrieb und/oder der jeweiligen Entstehungsart unterscheidet man:

- **Terminalknospe**: Endknospe, am Ende einer Triebachse stehend
- **Lateralknospe**: Seitenknospe, seitlich am Jahrestrieb angeordnet
- **Proventivknospe**: Knospe, die nicht in der folgenden Vegetationsperiode austreibt, sondern über mehrere Jahre im Ruhezustand verharrt (= schlafende Knospen). Proventivknospen befinden sich zumeist an der Jahrestriebbasis und dienen als Organreserve.
- **Adventivknospe**: zumeist nach Verletzungen aus Wundgewebe (= Kallus), verspätet neugebildete Knospe

Das lebenslange Wachstum von Gehölzen beruht auf dem schlichten Grundmuster der jährlichen Jahrestriebbildung aus Knospen. Die **Jahrestriebe** sichern dabei sowohl das Höhenwachstum, das Volumenwachstum der Krone als auch die jährliche Neubildung von Blättern und Nadeln.

Die räumliche Anordnung der Jahrestriebe in der Krone, wie auch deren jeweils variables Längenwachstum von wenigen Millimetern bis über einen Meter sind die Grundlage der lebenslangen Anpassung der Kronenstruktur eines Baumes an die veränderlichen Wachstumsbedingungen. Jahrestriebe in der Schattenkrone sind zumeist deutlich kürzer als in der Sonnenkrone, in trockenen Vegetationsperioden bleiben die Jahrestriebe zumeist deutlich kürzer als in niederschlagsreichen Wachstumsphasen, Konkurrenzdruck um Licht in dicht geschlossenen Beständen führt in der Regel zur Förderung des Terminaltriebes.

Die komplexen Sprosssysteme von Sträuchern und Bäumen weisen sehr variable Baumuster auf. Diese sind vorrangig auf die Anordnung unterschiedlich großer Knospen entlang des Jahrestriebes zurückzuführen. Grundsätzlich gilt, dass aus großen Knospen im folgenden Frühjahr lange Jahrestriebe, aus kleinen Knospen kurze Jahrestriebe entstehen.

Bezogen auf die Anlage und Entstehung der **Seitenachsen** unterscheidet man zwischen den beiden Grundtypen (Abb. 2.23):

Akrotonie

Förderung der Knospengröße und damit der Triebblängen der Seitenachsen zur Spitze des jeweiligen Jahrestriebes hin. Die Terminalknospe ist jeweils die größte Knospe des Jahrestriebes, die Seitenknospen werden zur Jahrestriebbasis hin immer kleiner. Gegebenenfalls verbleiben an der Jahrestriebbasis schlafende Knospen. Dieses Wachstumsmuster ist kennzeichnend für Bäume.

Basitonie

Förderung der Knospengröße und damit der Triebblängen der Seitenachsen zur Triebbasis hin. In der Folge unterbleibt daher die Ausbildung eines einzelnen Stammes. Oftmals übergipfeln Seitenachsen die eigentliche Hauptachse. Zahlreiche Straucharten weisen dieses Wachstumsmuster auf.

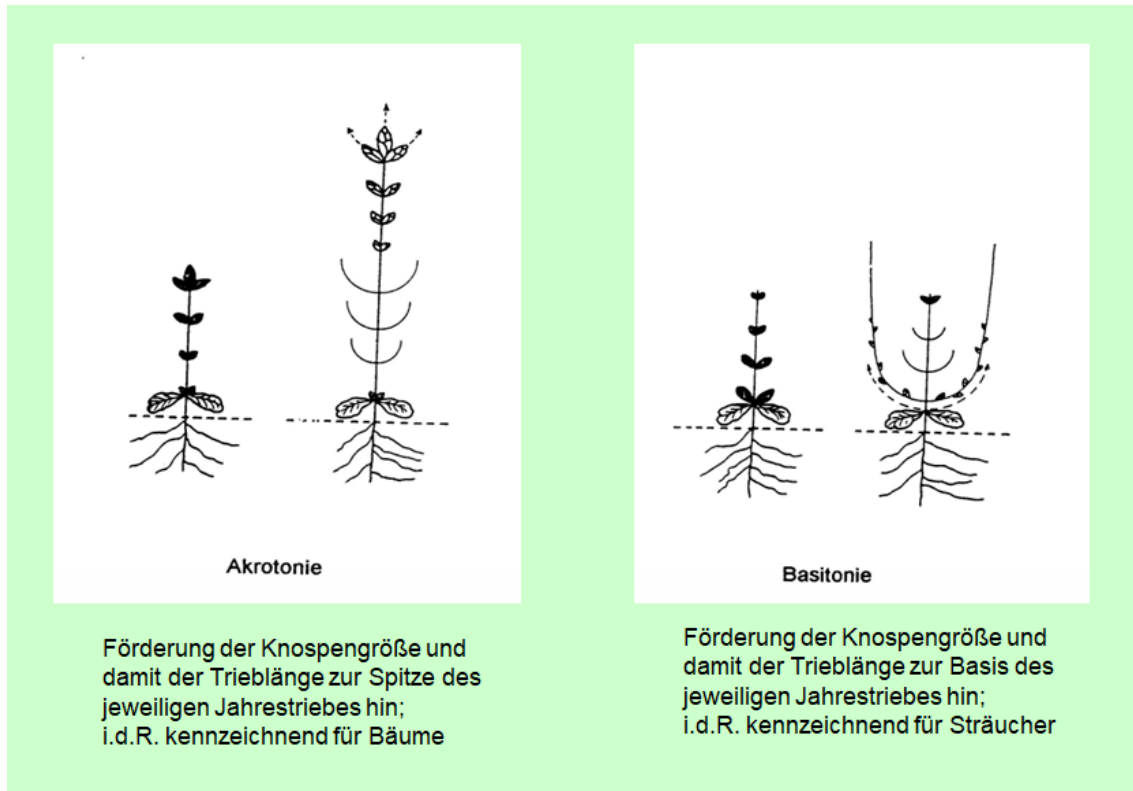


Abbildung 2.23: Akrotones und basitones Wachstum (verändert nach Schütt et al 1978)

Bezogen auf die Anlage und Entwicklung der **Hauptachsen** unterscheidet man zwischen den beiden Grundtypen (Abb. 2.24):

Monopodium

Der jeweilige Höhentrieb geht aus der Endknospe hervor und es entsteht eine durchgehende Hauptachse. Typisch für Nadelhölzer, Rot-Buche, Eiche-Arten, Ahorn-Arten, Gewöhnliche Esche

Sympodium

Die eigentliche Endknospe verkümmert. Beim **Monochasium** übernimmt eine nächst tiefer gelegene Seitenknospe (Beispiele: Ulmen- und Linden-Arten), beim **Dichasium** die beiden nächst tiefer gelegenen, gegenständigen Seitenknospen (Bsp. Gemeiner Flieder, Mistel) das weitere Höhenwachstum. Als Pleiochasium wird beispielsweise der Blütenstand der Dolde bezeichnet bei dem an der Spitze der Hauptachse mehrere gleich lange Seitenachsen entspringen

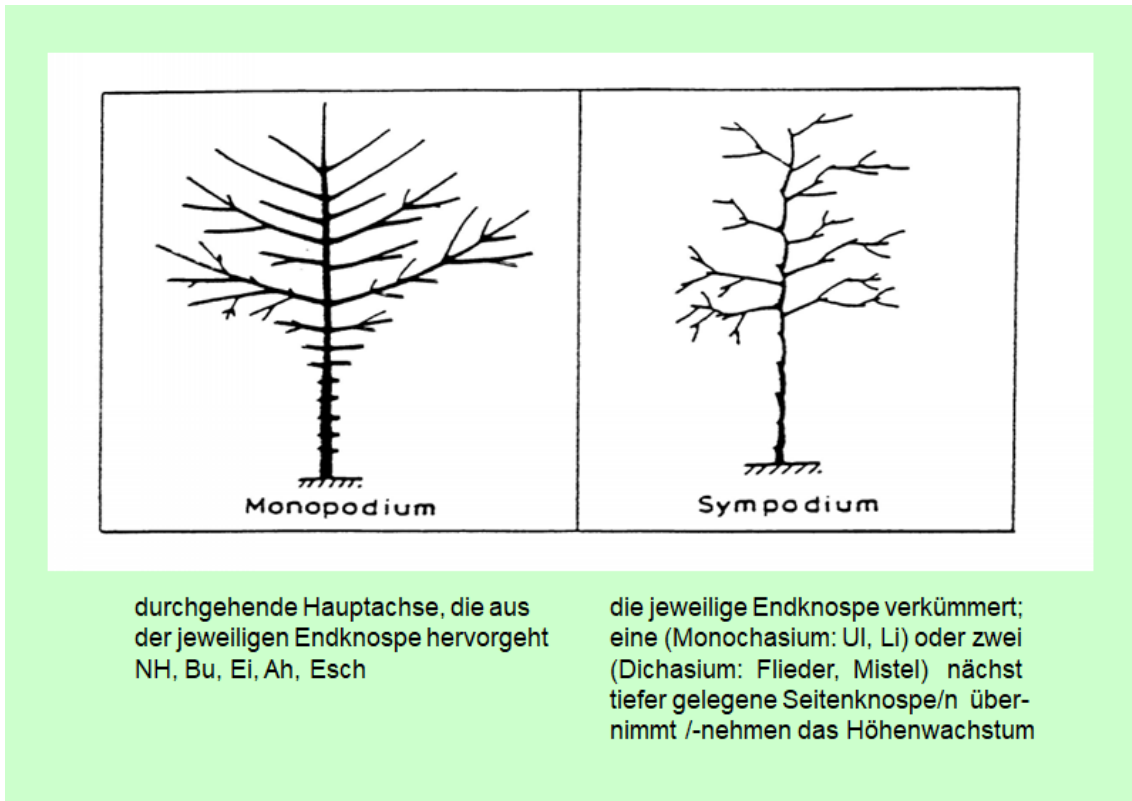


Abbildung 2.24: Monopodiales und sympodiales Wachstum (verändert nach Schütt et al 1978)

Neben den grundsätzlichen Varianten der räumlichen Anordnung der Jahrestriebe an Seiten- und Hauptachsen ist weiterhin die artspezifische und individuelle Lang- und Kurztriebbildung für den Kronenaufbau wesentlich.

Die Unterscheidung zwischen **Lang-** und **Kurztrieben** basiert auf rein relativen Längenverhältnissen. Trennungsmerkmale sind das Vorhandensein einer deutlichen Sprossstauchung und dadurch die dichte Aufeinanderfolge der Blätter. In Abhängigkeit von der deutlich artabhängigen Variabilität der Kurz- und Langtriebbildung unterscheidet man verschiedene Grundtypen (Abb. 2.25):

Buchen-Typ

Das Grundmuster der Kurz- und Langtriebbildung kann sehr einfach an mehrjährigen Zweigen der Rot-Buche nachvollzogen werden. Beginnend an der Terminalknospe ist die Basis des aktuellen Jahrestriebes erreicht, wenn auf der Rindenoberfläche zahlreiche feine Querrillen erkennbar sind. Diese entsprechen den Ansatzstellen der Knospenschuppen und werden daher als **Knospenschuppennarben** oder **Knospenspur** bezeichnet. Am aktuellen Jahrestrieb sitzen nur Knospen und keine Seitensprosse.

Bei Rot-Buche bleiben auch ältere Knospenspuren im Rindenbild über viele Jahre erhalten. Dadurch können die Jahrestrieblängen zurückliegender Jahre sehr einfach nachverfolgt werden. Ältere Jahrestriebe weisen Seitensprosse auf, die wiederum in Jahrestriebe gegliedert sind. Insbesondere bei der Betrachtung seitlicher Sprossachsen, vor allem aus der Schattenkrone fällt auf, dass oftmals zahlreiche Knospenspuren dicht aufeinander folgen. Das Längenwachstum war an diesen Triebachsen offensichtlich über mehrere Jahre

deutlich eingeschränkt und hat damit zur Abfolge hintereinander liegender Kurztriebe, sogenannter **Kurztriebketten** geführt. Bei manchen Kurztriebketten ist erkennbar, dass vereinzelt auch Langtriebe zwischengeschaltet waren. Diese manchmal über Jahrzehnte im Kroneninneren am Leben erhaltenen Kurztriebe sind die Grundlage für die ausgeprägte Konkurrenzkraft der Rot-Buche gegenüber anderen Baumarten. Nach Durchforstungen oder einem Kronenbruch des Nachbarbaumes können durch die Aktivierung der Kurztriebe zu Langtrieben Bestandeslücken für die rasche und hoch plastische eigene Kronenentwicklung genutzt werden.

Lärchen-Typ

Im Unterschied zur Buche findet hier ein regelmäßiger, vom Alter des Jahrestriebes abhängiger Wechsel zwischen Kurz- und Langtriebbildung statt. Am diesjährigen Jahrestrieb stehen die Nadeln einzeln und spiralig um die Jahrestriebachse angeordnet, am letztjährigen und älteren Jahrestrieben sind sie büschelig in Kurztrieben zusammengefasst. An der Basis jedes Kurztriebes finden sich ebenfalls Knospenschuppennarben.

Kiefern-Typ

Bei allen Kiefern-Arten ist die gesamte Benadelung - von den Kotyledonen und den Primärnadeln abgesehen - ausschließlich an Kurztrieben angelegt. Jeder Kurztrieb trägt bei der heimischen Wald-Kiefer ein Nadelpaar. An der Basis sitzt ein meist deutlich behaartes Deckblatt, an das sich zwei schuppenartige Vorblätter und mehrere häutige Hüllblätter anschließen.

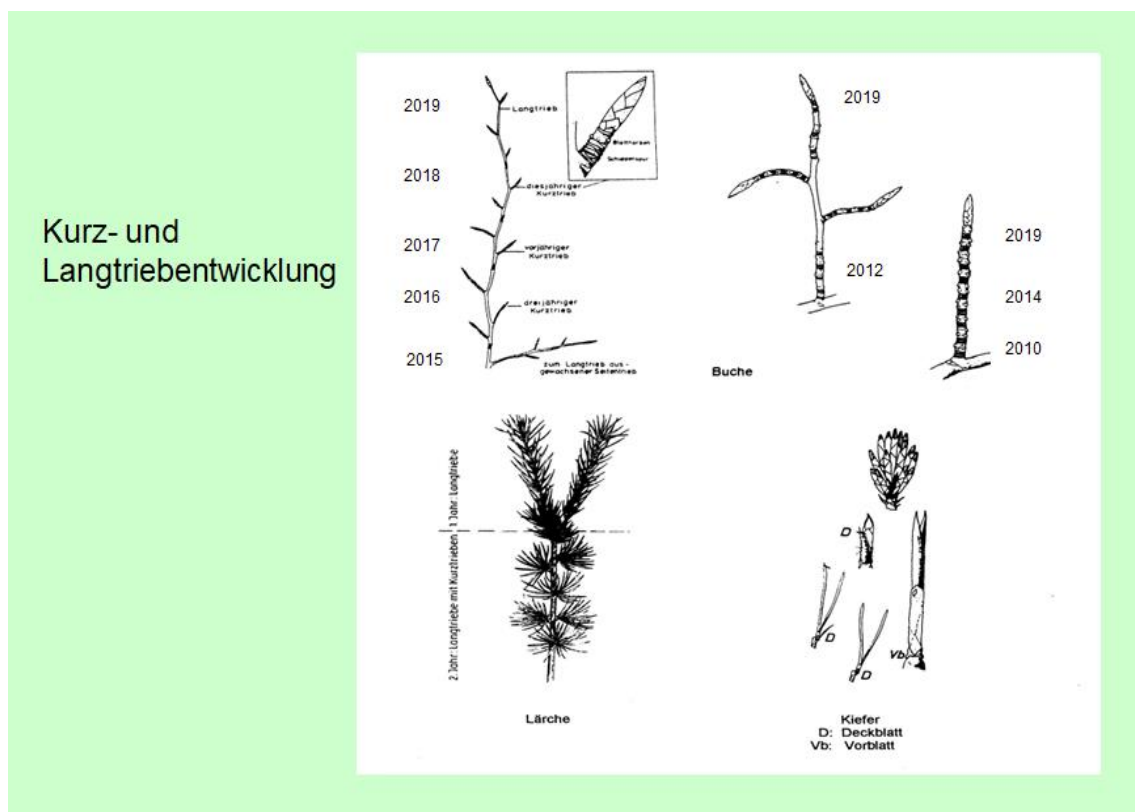


Abbildung:2.25: Kurz- und Langtriebbildung (verändert nach Schütt et al 1978)

Bei einigen Holzarten wie bei Wild-Birne, Weißdorn-Arten, Schlehe oder Sanddorn werden Kurztriebe zu Dornen umgebildet. Im Obstbau sind Kurztriebe von wirtschaftlicher Bedeutung, da sie das sogenannte Fruchtholz, also die Orte der Blütenbildung und des Fruchtansatz bilden. Ziel des Obstbaumschnittes ist es gezielt die Zahl der Kurztriebe zu erhöhen.

Neben der räumlichen Anordnung haben Baumarten auch unterschiedliche Strategien des **zeitbezogenen** Jahrestriebwachstums entwickelt. Je nach Dauer der Jahrestriebstreckung und der damit verbundenen Blattbildung werden die beiden Wachstumstypen Eichen- und Pappeltyp unterschieden (Abb. 2.26):

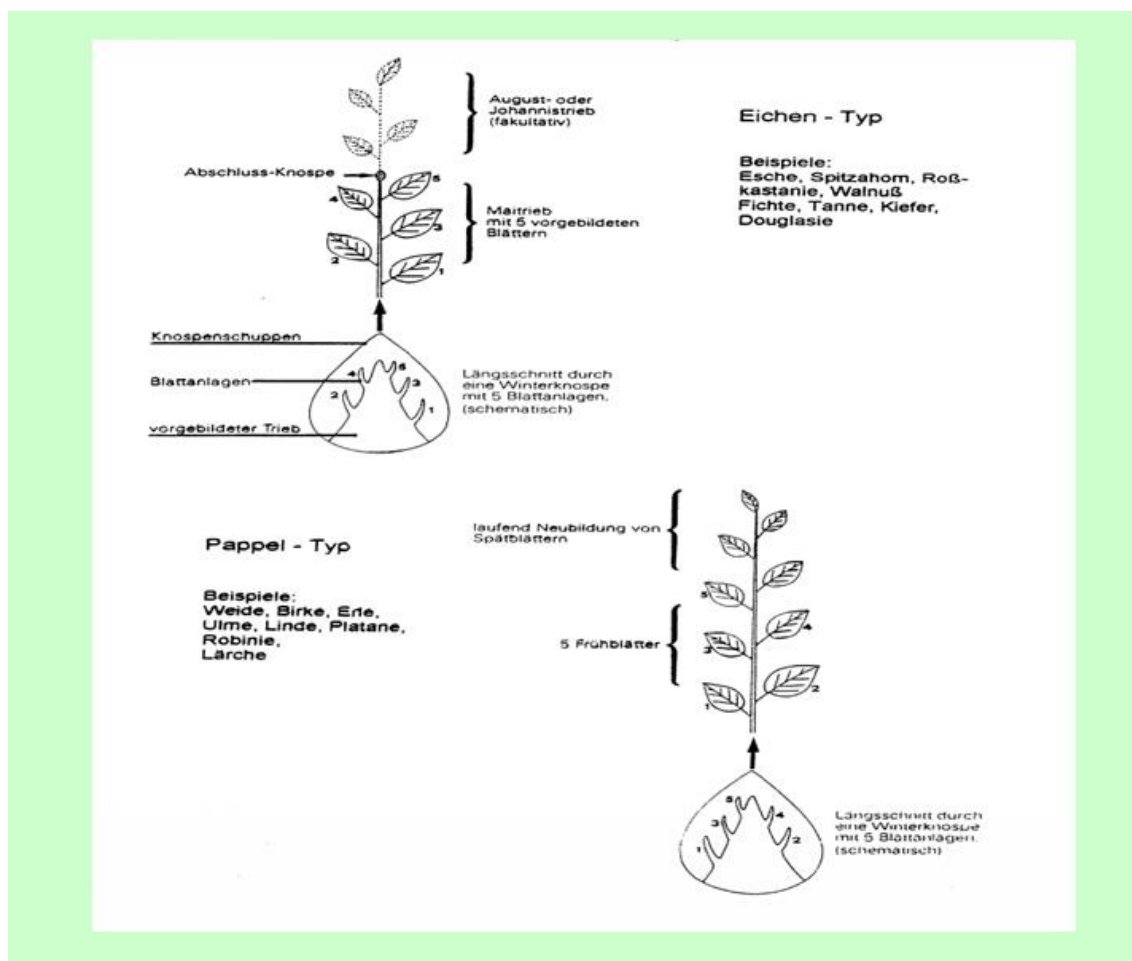


Abbildung 2.26: Eichen- und Pappel-Typ der Jahrestriebstreckung

Eichen-Typ

Die Jahrestriebstreckung zahlreicher Nadelbaumarten, der Eichen-Arten, von Spitz-Ahorn etc. ist durch eine frühe und rasche Hauptwachstumsphase, die häufig nur 2-3 Wochen anhält, gekennzeichnet. In dieser Zeit liegt der tägliche

Längenzuwachs der Triebe bei bis zu 3cm. Die Zahl der am Trieb gebildeten Blätter war dabei bereits am Embryonaltrieb in der Knospe vollständig vorangelegt. Die absolute Trieblänge ist im Wesentlichen von den Kohlehydratvorräten des Baumes abhängig. Wurden in der Vegetationsperiode des Vorjahres viele Reservestoffe eingelagert, so entwickeln sich lange Jahrestriebe. Die aktuelle Witterung ist in dieser Phase nur von nachgeordneter Bedeutung. Bereits etwa Anfang Juni wird der Jahrestrieb mit einer Endknospe abgeschlossen. Nach einer Ruhepause kann es bei den entsprechenden Baumarten Ende Juni nochmals in der gleichen Vegetationsperiode zur Ausbildung eines zweiten Jahrestriebes kommen. Die Bildung dieser sogenannten **Johannistriebe** (Johannistag, 23. Juni, Geburtstag Johannes des Täufers) ist von günstigen Witterungsbedingungen in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode abhängig. Johannistriebe schließen ebenfalls mit einer End- und Seitenknospen ab.

Pappel-Typ

Im Unterschied zum Eichen-Typ hält hier das Längenwachstum der Jahrestriebe bei den Linde-, Ulmen-, Pappel-, Weiden- und Lärchen-Arten nahezu während der ganzen Vegetationsperiode an. Es verläuft kontinuierlich, erreicht aber nicht die hohen Tages-Zuwachswerte des Eichen-Typs. Zunächst werden die am Embryonaltrieb vorgebildeten Blattanlagen (Frühblätter) ausgebildet. Je nach Gunst der laufenden Witterung entsteht anschließend zusätzlich eine unterschiedliche Zahl neuer Blätter (Spätblätter). Bei einigen Baumarten wie bei der Silber-Pappel unterscheiden sich Früh- und Spätblätter deutlich in Form und Größe.

Die Endknospe des Jahrestriebes wird erst im Frühherbst ausgebildet, äußere Faktoren, wie Temperatur und Tageslänge spielen dabei eine wesentliche Rolle. Der Reservestoffvorrat des Baumes ist nur zu Vegetationsbeginn entscheidend, für die gesamte Jahrestrieglänge ist vielmehr die aktuelle Witterung während der gesamten Triebstreckung von Bedeutung.

Grundmuster der Jahrestriebbildung

Der gesamte Aufbau der Krone, wie auch des Stammes entsteht in unseren Breiten aus dem stetig wiederholten Wachstumsmuster, in jeder Vegetationsperiode neue Jahrestriebe zu bilden. Die Entwicklung einer jeweils arttypischen Baumkrone ist dabei sowohl von der räumlichen Anordnung dieser Jahrestriebe, wie auch deren zeitbezogenem Austrieb bestimmt.

Ausgehend von der Stellung der Lateralknospen an der aktuellen Jahrestriebachse werden drei Grundtypen der **Knospenstellung** unterschieden (Abb. 2.27). Bei der :

- **gegenständigen** Knospenstellung sind an jedem Knoten (Nodium) zwei Knospen angeordnet, die sich im Winkel von 180 Grad gegenüber stehen. Die Knospen des nächste höheren und nächst tieferen Knotens sind um 90 Grad

verschoben. Schief gegenständig beschreibt einen Höhenversatz der beiden Knospen an einem Nodium.

- **spiralgig** Knospenstellung befindet sich nur eine Knospe am Nodium. Die nächst höhere und nächst tiefere Knospe ist um einen, von 180 Grad abweichenden Winkelbetrag verschoben. Dadurch sind die Knospen in ihrer Abfolge spiralgig um den Jahrestrieb angeordnet

- **zweizeiliger** Knospenstellung sitzt an jedem Nodium ebenfalls nur eine Knospe, die nächst höhere und nächst tiefere Knospe ist jedoch genau um 180 Grad versetzt. Die Knospen sind dadurch in zwei Linien entlang des Jahrestriebes angeordnet.

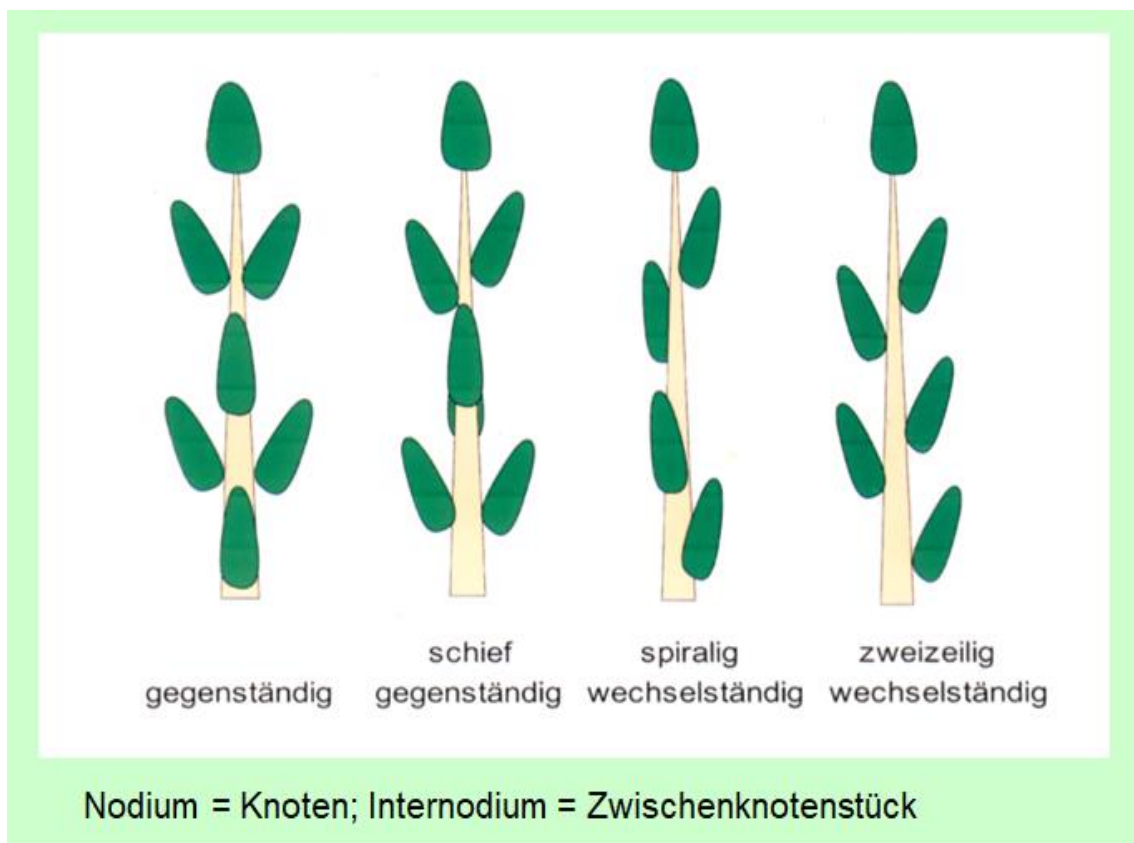


Abbildung 2.27: Grundtypen der Knospenstellung, Belaubung, Verzweigung (Lang, Aas 2019)

Für das Kronenwachstum und deren Anpassung an wechselnde Wachstums- und Umweltbedingungen ist vor allem auch der Entstehungszeitpunkt der Seitentriebe entscheidend. Als Beispiel für die verschiedenen Möglichkeiten der Jahrestriebentwicklung soll die Gewöhnliche Fichte (*Picea abies*) dienen.

Bei der **regulären Triebbildung** entstehen die Seitenachsen aus einmal überwinterten Seitenknospen in der folgenden Vegetationsperiode (Abb. 2.28). An der Triebbasis sind daher stets Knospenschuppennarben vorhanden. Unter dem Einfluss des Jahreszeitenklimas durchlaufen die entsprechenden Knospen im Winterhalbjahr eine ausgeprägte Ruhephase. Das schematische

Verzweigungsmuster zeigt, dass der jeweils aktuelle Jahrestrieb zum Ende der Vegetationsperiode nur mit Seitenknospen besetzt ist. Am letztjährigen Jahrestrieb nimmt die Länge der Seitentriebe unter dem Einfluss der Akrotonie von der Triebspitze zur Triebbasis hin ab. Dieses Muster setzt sich in den Folgejahren fort. Grundsätzlich gilt, dass die Seitenachsen jeweils um ein Jahr jünger sind als die entsprechende Mutterachse.

Vorzeitig entstandene Lateraltriebe durchlaufen kein Knospenstadium sondern entwickeln sich bereits während des Wachstums der Mutterachse in der gleichen Vegetationsperiode (Abb. 2.29). Dadurch kommt es zu einer vorgezogenen Verzweigung.

Diese sogenannten sylleptischen Lateraltriebe weisen keine Knospenschuppennarben an der Jahrestriebbasis auf und übergipfeln oftmals die Mutterachse. Sie beenden ihr Längenwachstum mit der Bildung einer Endknospe, aus der im folgenden Jahr wieder ein regulärer Jahrestrieb entsteht.

Jahrestriebachsen sylleptischen Ursprungs sind in älteren Kronenteilen dadurch identifizierbar, dass sie einen Jahrestrieb mehr als die regulären Achsen aufweisen. **Syllepsis** ist grundsätzlich ein Hinweis auf große Wuchskraft und nimmt mit dem Baumalter deutlich ab. Bei Nadelbaumarten wie Gewöhnliche Fichte, Europäische Lärche, Douglasie oder Weiß-Tanne ist Syllepsis zumeist auf den Terminaltrieb beschränkt.

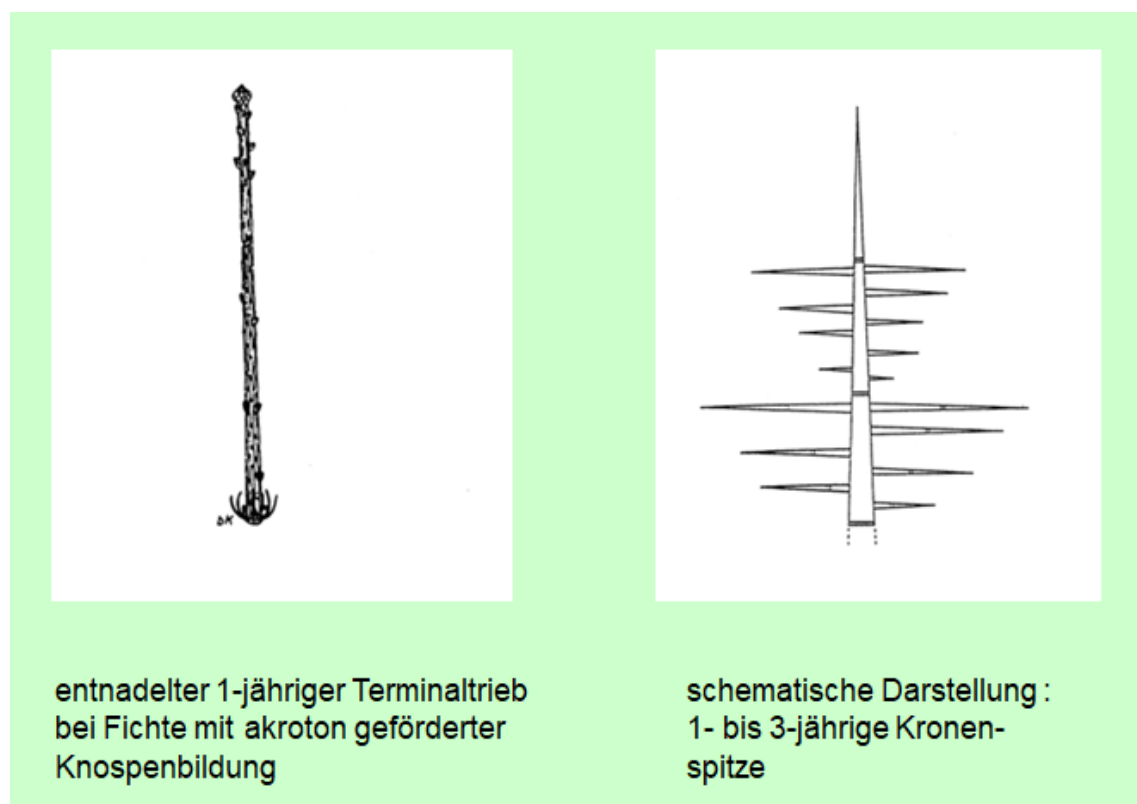


Abbildung 2.28: Reguläre Jahrestriebbildung, Beispiel *Picea abies* (Schill 1989)

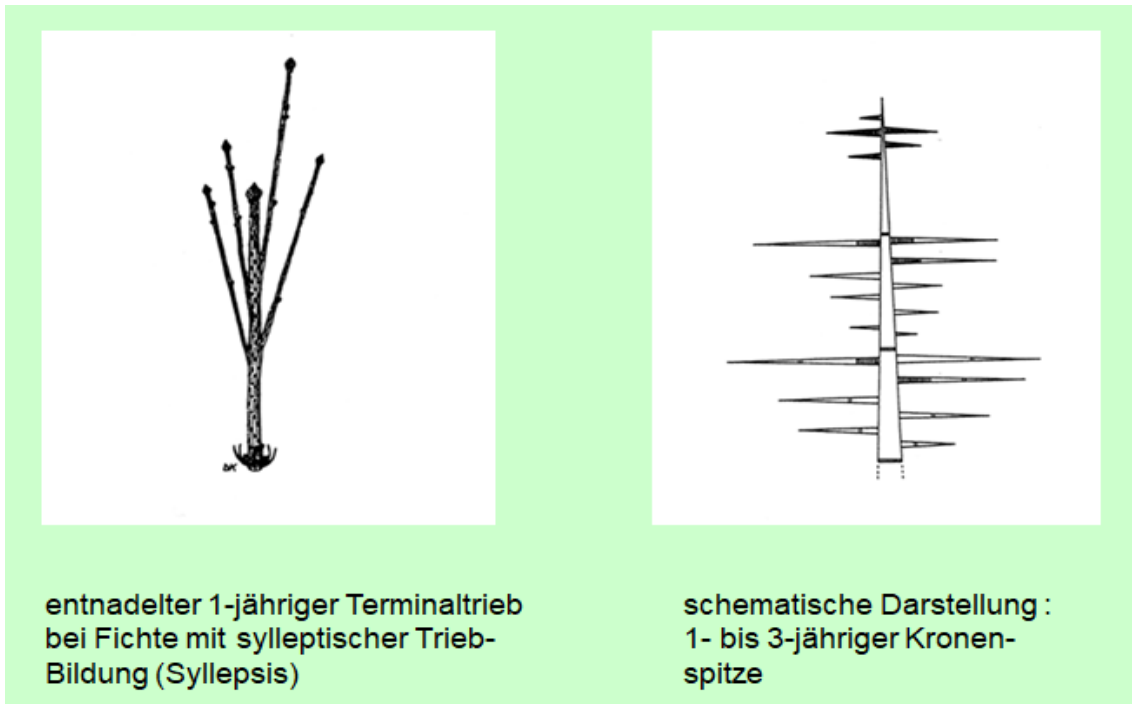
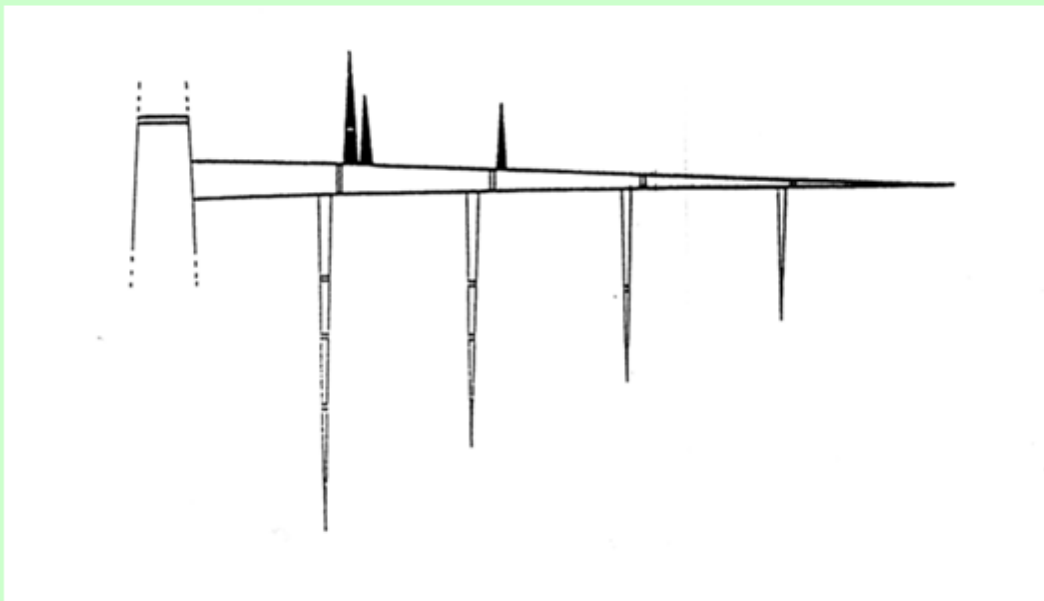


Abbildung 2.29: Vorzeitige Jahrestriebbildung (Syllepsis), Beispiel *Picea abies* (Schill 1989)

Nachzeitig gebildete Triebe entstehen aus schlafenden Knospen, sogenannten Proventivknospen an der Basis der Jahrestriebe (Abb. 2.30 und 2.31). **Proventivtriebe** sind immer mindestens ein Jahr jünger als die angrenzenden regulär entstandenen Seitentriebe der gleichen Mutterachse. Sie entstehen zumeist an der Astoberseite und weisen im Vergleich zu den regulären Seitentrieben eine deutlich hellere Nadel- und Rindenfarbe auf. Mit zunehmendem Längenwachstums neigen sich ältere Proventivtriebe zur Seite um später nach unten zu hängen.

Proventivknospen bilden eine Organreserve. Bei der Gewöhnlichen Fichte werden Nadeln zwischen sechs bis acht Jahre alt. Ältere Jahrestriebe verkahlen unter dem Einfluss des altersbedingten Nadelfalls rasch. Dieser natürliche Vorgang des Abwurfes älterer Nadeljahrgänge würde dazu führen, dass bei einem älteren Baum nur noch die vorderen Astabschnitte benadelt sind, der zum Stamm weisende Bereich wäre kahl. Die „Wiederbenadelung“ der innenliegenden Kronenteile wird erst durch den Austrieb zahlreicher Proventivtriebe möglich. Dabei entsteht eine sehr effektive, sich wiederholende Trieb-Kaskade: an der Basis eines regulären Jahrestriebes sitzen Proventivknospen, die je nach Bedarf nach drei, fünf oder zehn Jahren verspätet zu Proventivtrieben auswachsen. Diese Proventivtriebe bilden in den folgenden Jahren weiter reguläre Jahrestriebe. An der Basis jedes Proventivtriebes und den Basen der folgenden Jahrestriebe sitzen nunmehr wiederum Proventivknospen.

Die stammnahen Astbereiche älterer Fichten bestehen nahezu ausschließlich aus Zweigen proventiven Ursprungs.



schematische Darstellung :
 5-jähriger Ast mit regulären Jahrestrieben (weiß) und 1- bzw.
 2-jährigen Proventivtrieben (schwarz)

Abbildung 2.30: Nachzeitige Jahrestriebbildung, Proventivtriebe (schwarz), Beispiel *Picea abies* (Schill 1989)



Abbildung 2.31: Proventivtriebe bei *Picea abies* (Schill 2005)

Um die gesamte lebenslange Dynamik der Kronenentwicklung und –anpassung zu beschreiben sind auch **Triebachsen mit eingestelltem Längenwachstum** von wesentlicher Bedeutung (Abb. 2.32). Das gesamte Konstruktionsprinzip von Bäumen folgt einem einfachen mathematischen Modell. Aktuelle Jahrestriebe sind – von Syllepsis abgesehen - mit Knospen besetzt und ohne Seitentriebe, im folgenden Jahr entstehen dort Seitenverzweigungen, die sich wiederum ein Jahr später weiter verzweigen. Wendet man dieses Modell auf eine beispielsweise 100-jährige Fichte an, so sind am Stamm 100 übereinander

gelagerte Höhentriebe zu finden. Die ältesten Äste dieses Baumes wären 99 Jahre, die ältesten Zweige 98 Jahre alt – vorausgesetzt, die entsprechenden Triebachsen des Stammes der Äste und Zweige haben jährlich einen neuen Jahrestrieb ausgebildet. Der Blick auf die Krone einer realen Fichte zeigt, dass dieses Modell nur hypothetisch gilt. 98-Jahre alte Zweige mit einer Jahrestrieglänge von nur 10cm wären fast 10m lang.

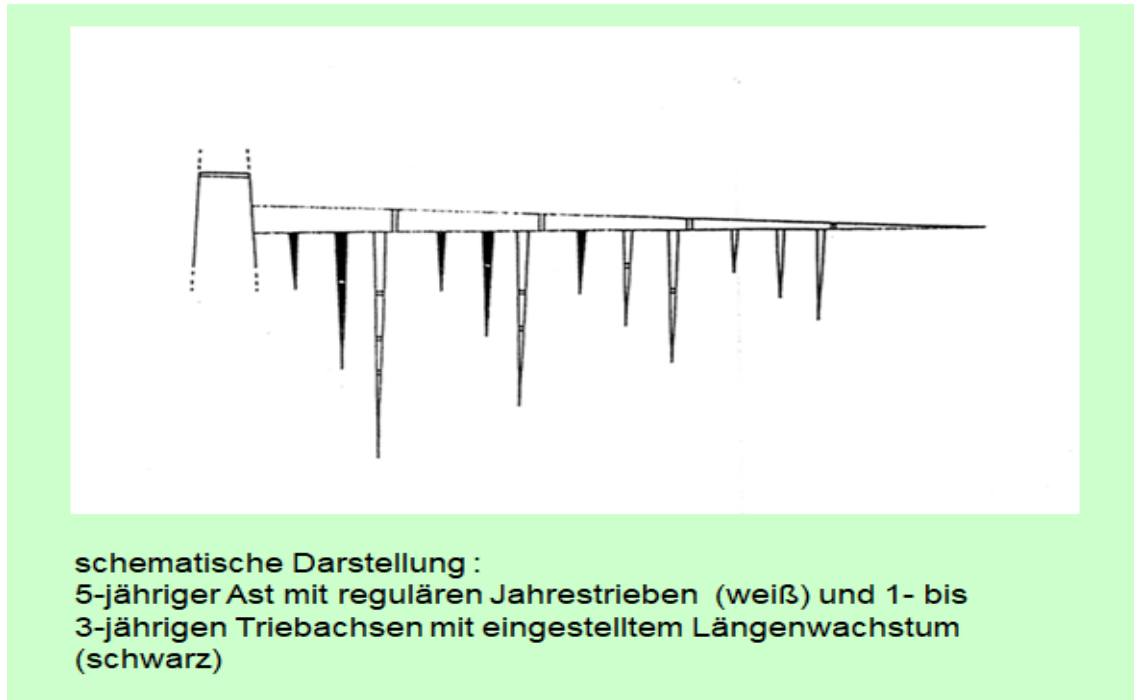


Abbildung 2.32: Triebachsen mit eingestelltem Längenwachstum (schwarz), Beispiel *Picea abies* (Schill 1989)

Die Lücke zwischen Modell und Realität erklären die Triebachsen mit eingestelltem Längenwachstum. Geprägt von den akrotonen Wachstumsverhältnissen nimmt an jedem Jahrestrieb die Länge der Seitenverzweigungen von der Spitze des Jahrestriebes zu seiner Basis hin ab. In den Folgejahren bilden zumeist nur noch die spitzennahen Seitenverzweigungen weitere Längentriebe aus. Die basisnahen Seitenverzweigungen beenden ihr Längenwachstum oftmals schon im zweiten oder dritten Jahr und verkahlen in den Folgejahren.

In einer modellhaften Darstellung des Kronenaufbaus sind mehrere Teilbereiche identifizierbar (Abb. 2.33):

- im **Expansionsraum** an der Kronenperipherie übernehmen vorwiegend reguläre Jahrestriebe das Höhen- und Volumenwachstum der Krone. Bei einigen Baumarten können ergänzend sylleptische Triebe zumeist nur am Terminaltrieb entstehen.
- nach innen hin schließt der **Stagnationsraum** an. Hier stellen unter dem Einfluss der Akrotonie, zunehmender Beschattung und dem Verlust älterer Nadeljahrgänge vermehrt Triebachsen das weitere Längenwachstum ein

- zur Kompensation der dadurch reduzierten Nadelmasse werden im überlappenden **Regenerationsraum** Proventivtriebe gebildet. Dieser Prozess ist nahezu unbegrenzt wiederholbar, da Proventivknospen wiederum an allen neu gebildeten Jahrestrieben vorhanden sind.
- vor allem durch weiter zunehmende Beschattung zum Kroneninneren hin unterbleibt die Bildung neuer Jahrestriebe im **Degenerationsraum** vollständig. In der Folge entstehen Totäste.

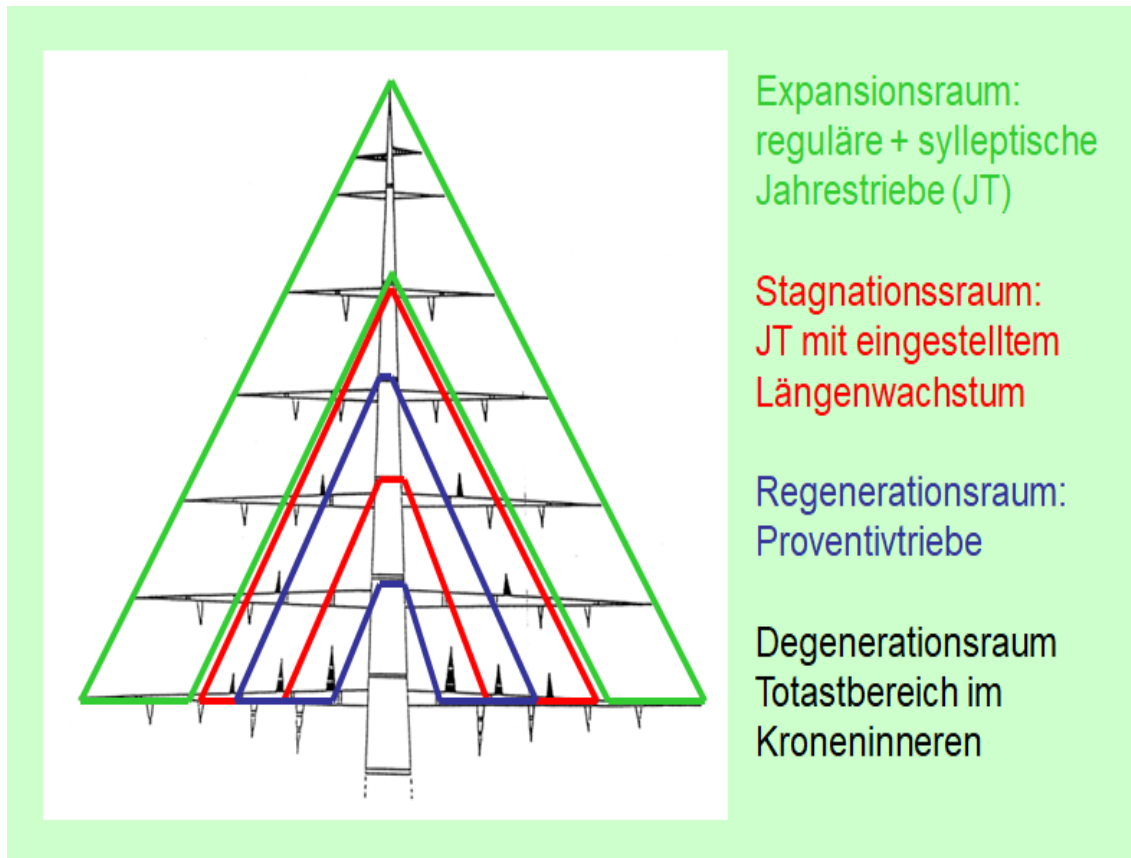


Abbildung 2.33: Dynamisches Kronenmodell (schematische Darstellung), Beispiel *Picea abies* (Schill 1989)

Entscheidend ist es, die Kronenentwicklung von Bäumen als adaptiven und dynamischen Vorgang zu verstehen, der von zahlreichen Faktoren wie Lichtkonkurrenz, Wassermangel oder Schädlingsbefall negativ beeinflusst wird. Dem steht eine sehr hohe regenerative Anpassungsfähigkeit des Baumes in der räumlichen und zeitlichen Jahrestriebbildung gegenüber.

Aus der Zusammenschau aller bisher beschriebenen morphologischen „Gesetzmässigkeiten“ des Baumwachstums – besser der Entstehung und Weiterentwicklung der Jahrestriebe in den Kronen von Bäumen - wurden insgesamt 23 Architekturmodelle des Baumwachstums entwickelt. Sie beschreiben die Variationsbreite, wie Bäume ihr arttypisches Erscheinungsbild entwickeln. Die einzelnen Architekturmodelle sind dabei jeweils nach dem Erstbeschreiber benannt.

Wesentliche Gliederungsmerkmale der Modelle sind dabei:

- die Orientierung der **Stammachse**: monopodial oder sympodial
- die Ausrichtung der **Seitenachsen**: plagiotrop (waagrecht) oder orthotrop (aufrecht)
- die Position der **Blüten**: terminal (endständig, an der Spitze) oder lateral (seitlich)

Häufige Beispiele von Architektur-Modellen sind (Abb. 2.34):

Modell RAUH

Monopodial, orthotropes, rhythmisches Wachstum mit seitenständigen Blüten
Gattungs-Beispiele: Eiche (*Quercus spec.*), Birke (*Betula spec.*), Erle (*Alnus spec.*), Kiefer (*Pinus spec.*), Fichte (*Picea spec.*)

Modell SCARRONE:

orthotropes, rhythmisches Wachstum von Stamm und Ästen mit endständigen Blüten; weiteres Wachstum / Verzweigung daher sympodial, dichasial;
Art-Beispiele.: Gewöhnliche Roßkastanie (*Aesculus hippocastanum*), Gewöhnlicher Flieder (*Syringa vulgaris*)

Modell MASSART

Monopodial, orthotroper Stamm; regelmäßige Stockwerke plagiotroper Äste; rhythmisches Wachstum
Art-Beispiele: Weiß-Tanne (*Abies alba*), Gewöhnliche Eibe (*Taxus baccata*), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), Andentanne (*Araucaria heterophylla*)

Modell CHAMPAGNAT

Anfangs orthotrop wachsende, später plagiotrop herabgebogene Seitenachsen, auf deren Oberseite durch epitone Förderung die neue Stammachse aus Seitenknospen hervorgeht
Beispiele: zahlreiche Straucharten

Modell TROLL

Aktueller Terminaltrieb zunächst plagiotrop, Jahrestrieb richtet sich in der Vegetationsperiode auf,
Beispiele: Rot-Buche (*Fagus sylvatica*), Ulme (*Ulmus spec.*)

Beispiele tropischer Arten:

Modell CORNER:

Monoaxialer Stamm, Blüten lateral;
Art-Beispiele: Kokospalme (*Cocos nucifera*), Papaya (*Carica papaya*)

Modell TOMLINSON:

Hauptachse zumeist unterirdisch verzweigt, jede Achse mit einer Blüte endend
Gattungs-Beispiel: Banane (*Musa spec.*)



Modell Rauh

Eiche, Kiefer, Fichte
Birke, Walnuss



Modell Scarrone

Roß-Kastanie, Flieder



Modell Massart

Weiss-Tanne, Eibe, Douglasie
Araucarie



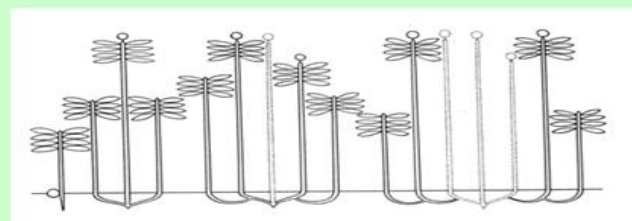
Modell Champagnat

zahlreiche Straucharten



Modell Troll

Buche, Ulme



Modell Tomlinson

Banane

Abbildung 2.34: Architekturmodelle verschiedener Baum- und Straucharten

2.5 Generative Vermehrung: Blüte, Samen, Frucht

Pflanzliches Leben umfasst zwei grundlegende Vorgänge. Wachstum ermöglicht bei langlebigen Gehölzen die stetige Erneuerung funktionslos gewordener Blätter, Nadeln sowie Wasserleitungsbahnen. Darüber hinaus sichert das Höhenwachstum des Stammes und das Volumenwachstum der Krone die individuelle Konkurrenzfähigkeit um Licht. Mit dem Beginn des artabhängigen **Mannbarkeitsalters**, dem Zeitpunkt der ersten Blütenbildung, setzt bei den Gehölzen die generative Vermehrung ein. Die leichtfrüchtigen Birken-Arten werden im Freiland etwa bereits mit 10 Jahren, die schwerfrüchtigen Eichen-Arten erst ab etwa 40 Jahren mannbar.



Abbildung 2.35: Variationsbreite von Blütenstrukturen (www.wikipedia.org)

Blütenmorphologie

Für die Entstehung von Samen und Früchten ist grundsätzlich zunächst die Bildung von Blüten erforderlich (Abb. 2.35). Der morphologische Blütenaufbau unterscheidet sich dabei sehr deutlich zwischen den beiden wesentlichen Gehölzgruppen der Laubbölzer und der Nadelhölzer.

Laubbäume und Sträucher zählen zur Gruppe der **Bedecktsamer (Angiospermen)**, deren kennzeichnendes Merkmal das Vorkommen von einem oder mehreren Fruchtblättern ist. Diese umhüllen die Samenanlage.

Morphologische Merkmale der Angiospermenblüte sind (vgl. Abb. 2.15)

Definition **Blüte**:

im Längenwachstum begrenzter, gestauchter Sprossabschnitt mit ansitzenden, in Funktion, Form, Größe und Färbung veränderten Blattorganen. Die einzelnen "Blattkreise" dienen dabei direkt (fertile Staub- und Fruchtblätter) und indirekt (sterile Kelch- und Blütenblätter) der sexuellen Vermehrung

Kelchblätter bilden den äußeren Blattkreis. Sie sind zumeist einfach gestaltet sowie oft grün und dienen dem Schutz der Blütenknospe vor Kälte und Austrocknung. Die Kelchblätter fallen bei manchen Pflanzenarten direkt mit der Blütenöffnung ab.

Blütenblätter (= Kronblätter) sind häufig auffällig gestaltet und bunt gefärbt. Sie dienen der Anlockung von Insekten.

Staubblätter sind häufig in zwei Kreisen angeordnet. In ihrer Gesamtheit werden sie als **Androeceum** bezeichnet und stellt den männlichen Bestandteil der Blüte dar. Jedes Staubblatt besteht aus einem Staubfaden (= Filament) und der Anthere, diese wiederum aus 2 Theken, die über ein steriles Konnektiv miteinander verbunden sind. Jede Theka enthält zwei Pollensäcke in denen die Pollen gebildet werden. Bei vielen sogenannten gefüllten Blüten, wie etwa bei zahlreichen Rosen-Arten, wurden die Staubblätter zu Blütenblättern umgewandelt (Abb. 2.36).

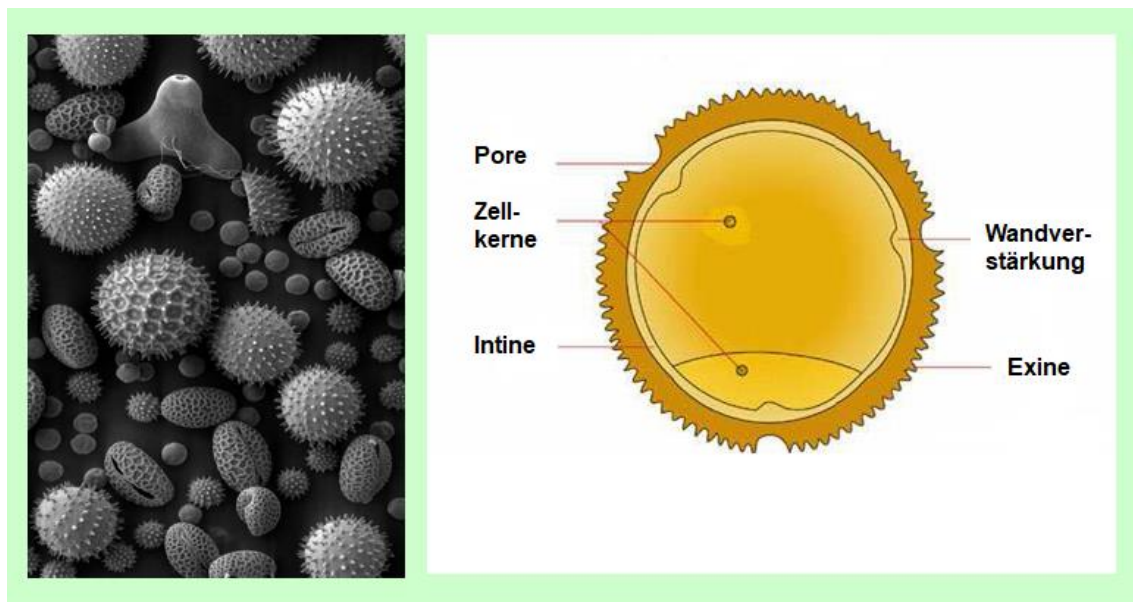


Abbildung 2.36: Mikroskopischer Aufbau von Pollen (www.wikipedia.org)

Das Vorhandensein von **Fruchtblatt/-blättern** ist das kennzeichnende Merkmal der Bedecktsamer. Ein oder mehrere Fruchtblätter schließen dabei die Samenanlage ein. Zusammen bilden sie den Fruchtknoten. Die Gesamtheit aller Fruchtblätter in einer Blüte wird als **Gynoeceum** bezeichnet. Dies entspricht dem weiblichen Bestandteil der Blüte. Es besteht aus einem oft bauchigen Fruchtknoten, der in einen schmalen, langgezogenen Griffel übergeht, dieser endet in der Narbe.

Die Gruppe der Bedecktsamer ist weltweit mit mehr als 250.000 Arten vertreten, manche Schätzungen gehen von über 350.000 Arten aus. Sie umfasst neben den Laubgehölzen beispielsweise auch alle bunt blühenden Krautpflanzenarten, sowie alle Grasarten. Die systematische Unterteilung dieser Artenvielfalt erfolgt auf der Grundlage des jeweiligen Blütenaufbaus.

Von dem in der Definition beschriebenen Grundschema des Blütenaufbaues gibt es zahlreiche morphologische Abwandlungen.

Variationsmöglichkeiten sind:

- Veränderungen in der Geschlechterverteilung in den Blüten: **Zwittrige** Blüten enthalten Androe- und Gynoeceum (Beispiel: Kirschen-Arten). **Einhäusige** (monözische) Arten besitzen an einer Pflanze getrennt stehende rein männliche bzw. rein weibliche Blüten (Beispiele: Eichen-, Birken-, Buchen-Arten). **Zweihäusige** (diözische) Geschlechterverteilung liegt vor, wenn an getrennten Individuen nur männliche oder weibliche Blüten ausgebildet werden (Beispiele: Weiden-, Eiben, Wacholder-Arten). Die Roßkastanie weist oft eine **trimonözisch** Geschlechterverteilung auf, bei der an einem Baum rein weibliche, rein männliche und zwittrige Blüten vorkommen. Bei der Gewöhnlichen Esche treten rein männlich und rein weiblich blühende sowie zwittrige Individuen auf. Diese Form der Geschlechterverteilung wird als **triözisch** bezeichnet (Abb. 2.37).

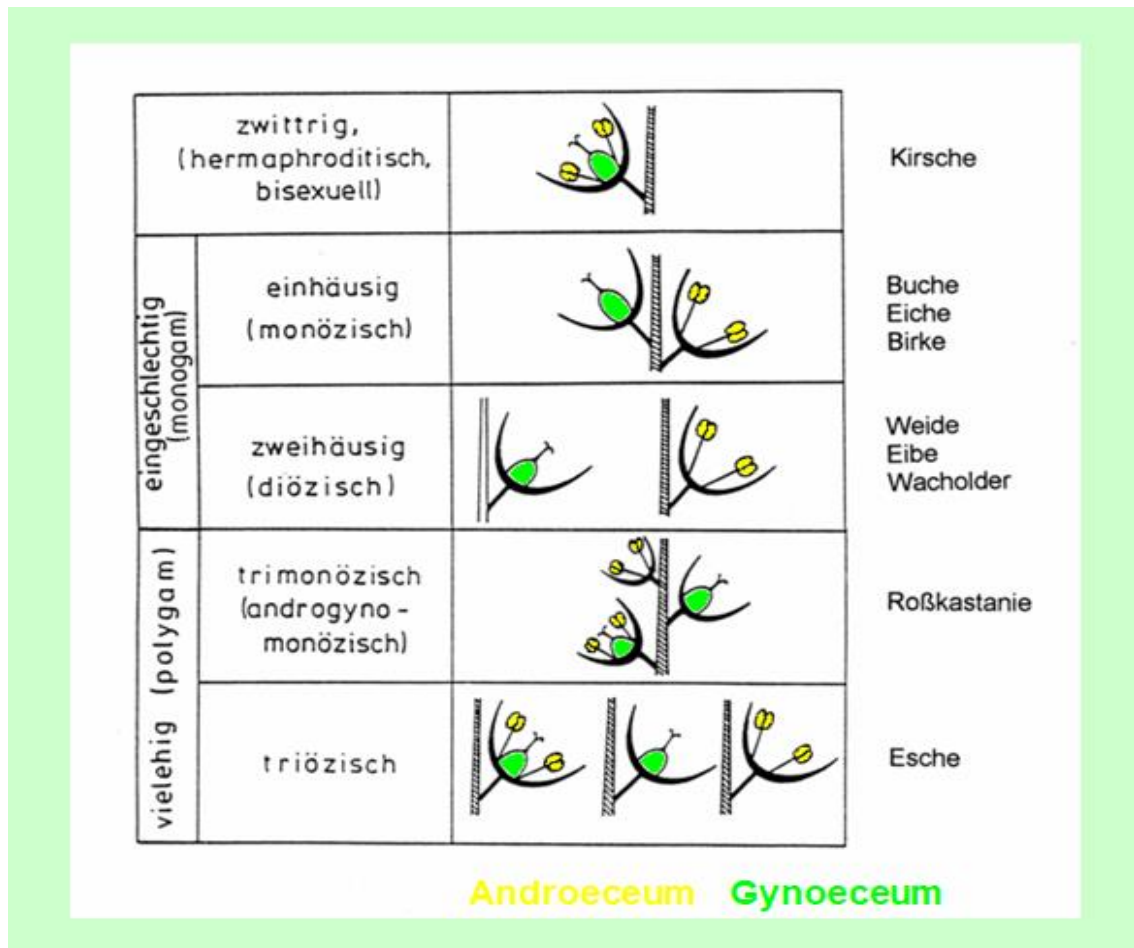


Abbildung 2.37: Varianten der Geschlechterverteilung bei angiospermen Blüten (Jacob et al 1987)

- unterschiedliche "Blattzahlen" in den einzelnen Kreisen bzw. Verwachsungen in und zwischen den Blattkreisen:

Einfache Strukturen sind bei der Familie der Kreuzblütler vertreten (Beispiel: Senf-Arten). Die jeweils vier Kelch- und Blütenblätter stehen hier getrennt. In der Familie der Lippenblütler (Beispiel: Thymian-, Taubnessel-Arten) bilden die fünf verwachsenen Kelchblätter eine Röhre, die Blütenblätter eine Ober- (aus zwei Blütenblättern) und einer Unterlippe (aus drei Blütenblättern). Neben dem charakteristischen Form und Anordnung der Blütenblätter sind bei der Familie der Schmetterlingsblütler (Beispiele: Robinien-, Ginster-Arten) die Staubblätter entlang der Staubfäden, im Unterschied dazu bei der Familie der Köpfchenblütler (Beispiele: Löwenzahn-, Gänseblümchen-Arten) die Staubbeutel zu einer Röhre verwachsen (Abb. 2.38).

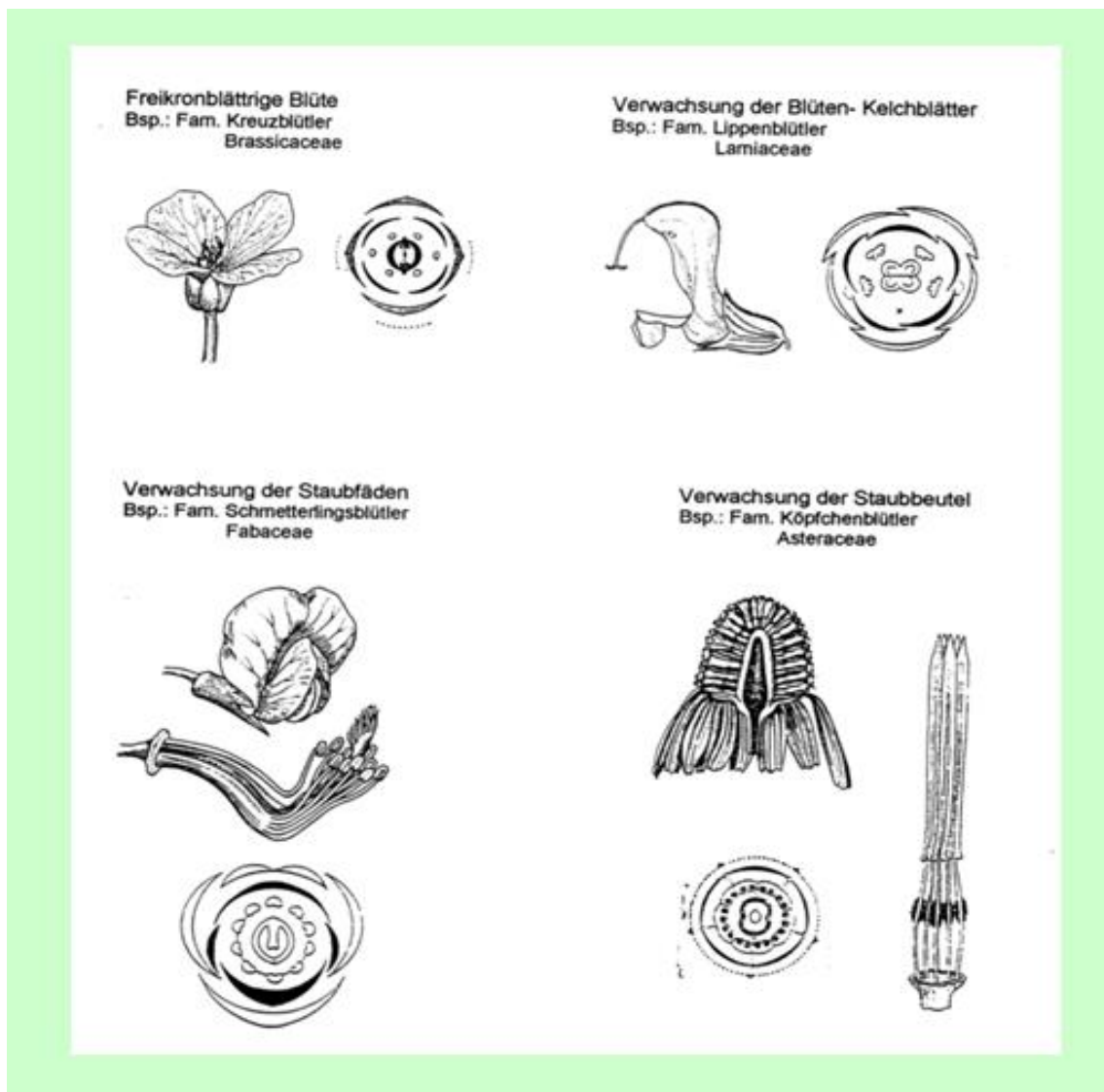


Abbildung 2.38: Blütenaufbau verschiedener Pflanzenfamilie (verändert nach Schmeil, Fitschen 2000)

- in der Pflanzenbestimmung sehr relevant ist die Stellung des Fruchtknotens: Bei einem oberständigen Fruchtknoten sind die weiteren Blütenbestandteile

unter dem Fruchtknoten festgewachsen. Der Fruchtknoten ist beim Blick in die Blüte daher sichtbar. Bei einem unterständigen Fruchtknoten befinden sich die Ansatzstellen der Kelch-, Blüten- und Staubblätter darüber (Abb. 2.39).

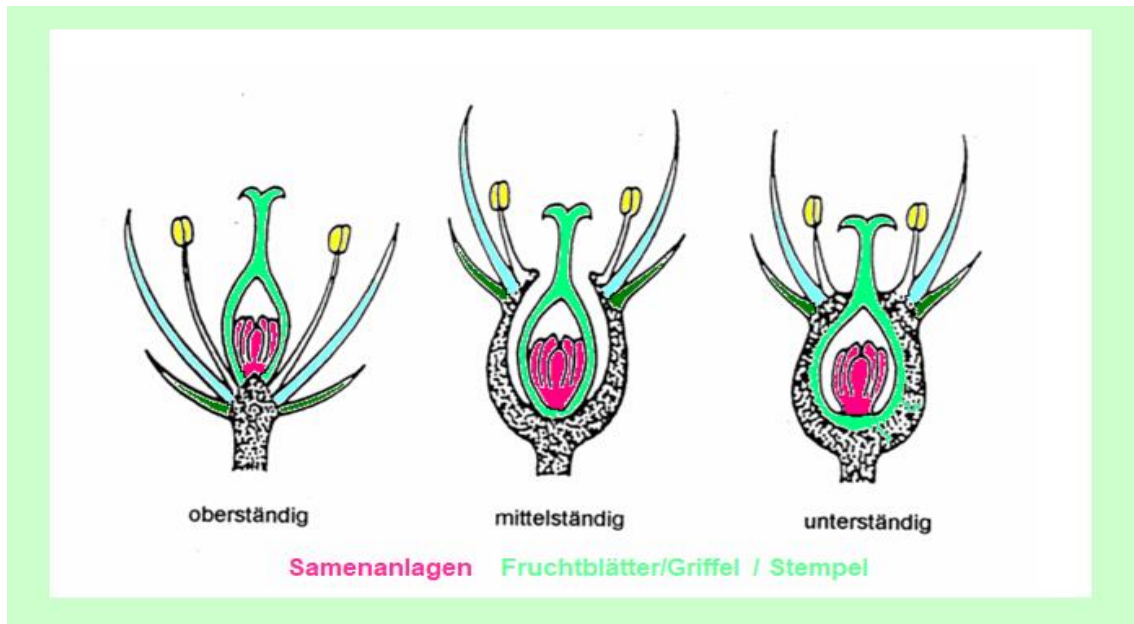


Abbildung 2.39: Varianten der Stellung des Fruchtknotens (verändert nach Schmeil, Fitschen 2000)



Abbildung 2.40: Beispiele einhäusiger Blüten bei Hainbuche und Stiel-Eiche; oben: jeweils männlich, unten jeweils weiblich (www.wikipedia.org)

Die einhäusigen Blüten der meisten **Nacktsamer** (Gymnospermen) sind einfacher gestaltet (vgl. Abb. 2.14). Wesentliches Merkmal der weiblichen Blüte ist das Fehlen von Fruchtblättern. Die Samenanlagen liegen somit nackt auf der

Samenschuppe. Die Grundstruktur der weiblichen Blüte und damit auch des daraus hervorgehenden Zapfens besteht mit Ausnahme der Kiefern-Arten aus einem Komplex von **Deckschuppe** und **Samenschuppe**. Entwicklungsgeschichtlich gesehen stellt die Deckschuppe ein Tragblatt dar. Deck- und Samenschuppe sind oftmals miteinander verwachsen (Beispiel: Thuja-Arten). In der weiblichen Blüte der Nacktsamer sind viele dieser Deck-Samenschuppenkomplexe spiralg um eine zentrale Blütenachse angeordnet. Bei vielen Nadelbaum-Arten bleiben die Deckschuppen zumeist sehr klein oder degenerieren. Eine Ausnahme bildet die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). Ihre Deckschuppen sind groß, dreispitzig und ragen unter den Samenschuppen hervor. Die Samenschuppen wachsen nach der Befruchtung stark heran und bilden die **Zapfenschuppen**. Der gesamte weibliche Blütenstand verholzt und bildet den Zapfen. Bei den Tannen-Arten zerfällt er nach der Reife am Baum, nur die Spindel der Blütenachse bleibt aufrecht stehen. Bei den Fichte-, Kiefer-, Lärche-Arten weichen die einzelnen Zapfenschuppen bei der Reife auseinander und entlassen die Samen. Der Zapfen fällt später als Ganzes ab. Bei den Wacholder-Arten sind drei Zapfenschuppen zu einem fleischigen Beerenzapfen verwachsen, bei den Eiben-Arten entsteht aus einem wulstförmigen Ring ein roter Samenmantel der den grünen Samen umgibt. Der Samenmantel wird häufig fälschlicherweise als Beere bezeichnet.

Die getrennt stehenden männlichen Blüten sind aus zahlreichen dicht spiralg angeordneten Staubblättern aufgebaut.

Blütenökologie

Bei der Weiterentwicklung von Blüten hin zur Samen- und/oder Fruchtbildung unterscheidet man - gleichlautend für Gymno- und Angiospermen - zwei wesentliche Entwicklungsschritte (Abb. 2.41):

Bestäubung beschreibt die Ablagerung des Pollens auf der häufig klebrigen Narbe. Die Übertragung des Pollens erfolgt zumeist durch Wind oder Insekten, in den Tropen auch durch Vögel oder Fledermäuse. Die ersten Samenpflanzen wurden durch Wind bestäubt (**Anemogamie**). Vermutlich bereits frühzeitig haben sich Insekten auf Pollen als Nahrungsquelle spezialisiert. Im Nebeneffekt wurde dabei auch der Pollen auf die nächste Blüte übertragen (Übergang zur **Entomogamie**). Über Jahrmillionen hinweg entwickelte sich eine wechselseitige Anpassung von Insekten und Blüten und geht beispielsweise bei der Echten Feige so weit, dass die Bestäubung nur durch eine einzige Insektenart, die Feigenwespe stattfinden kann.

Heute werden Bedecktsamer größtenteils durch Insekten bestäubt. Ihre Blüten sind daher oftmals auffällig gefärbt und weisen häufig einen intensiven Geruch auf. Windbestäubung wie bei den Gräsern stellt eher die Ausnahme dar, kommt bei Laubbäumen jedoch relativ häufig vor (Beispiele: Birken-, Erlen-, Eichen-, Buchen-Arten, Walnuss). Die Blüten der entsprechenden Arten sind

unscheinbar. Man nimmt an, dass sich die Windblütigkeit in diesen Fällen sekundär aus einer früheren Insektenblütigkeit entwickelt hat.

Bei Nacktsamern ist Windbestäubung die Regel. Dies führte bei den Nadelbäumen zu speziellen Anpassungsmechanismen. In der Regel sitzen die männlichen Blüten im unteren Kronenbereich, die weiblichen darüber. Die Funktion dieser räumlichen Trennung liegt darin, dass aufsteigende Luftströmungen zum Zeitpunkt der Pollenentlassung die häufig mit großen Luftsäcken versehenen Pollen nach oben zu den weiblichen Blüten tragen.

Befruchtung ist der Zeitpunkt zu dem der Spermakern mit der Eizelle in der Samenanlage verschmilzt. Nach der Bestäubung bildet der Pollen einen Pollenschlauch aus, in dem der Spermakern enthalten ist. Der Pollenschlauch wächst im Inneren des Griffels zur Samenanlage. In der Eizelle findet die Verschmelzung des männlichen und weiblichen Genoms statt und es entsteht ein diploider Embryo. Die Dauer von der Bestäubung bis zur Befruchtung ist im Vergleich verschiedener Gehölzarten sehr unterschiedlich und beträgt bei der Rot-Buche 3 Wochen, bei der Strauch-Hasel 3 Monate und bei der Wald-Kiefer 12 Monate.

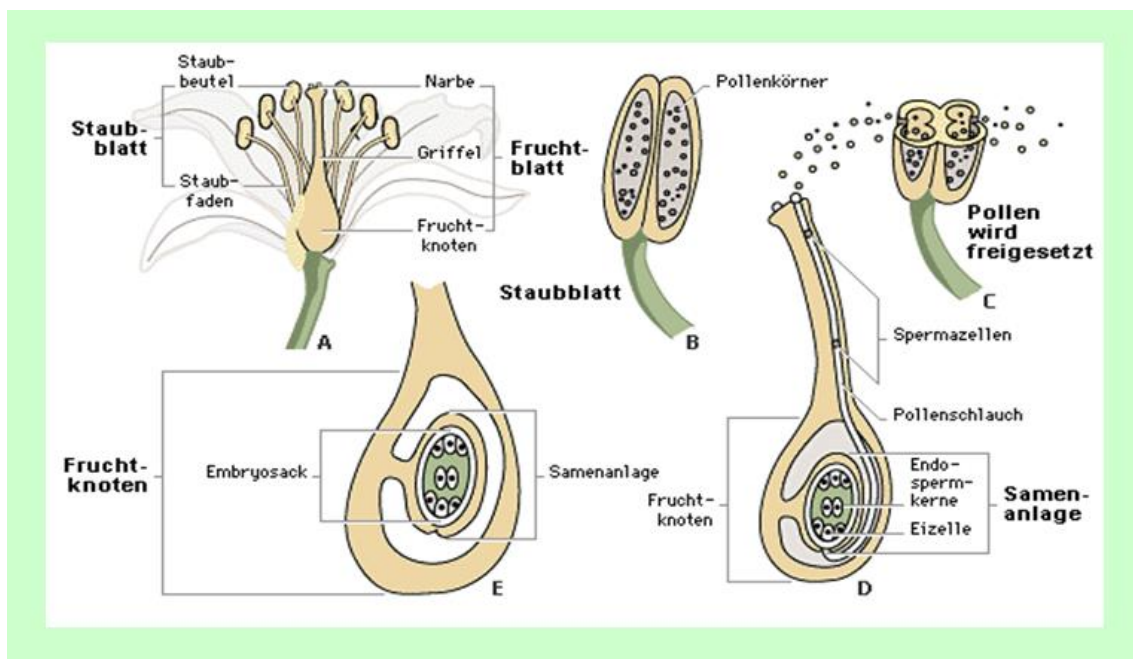


Abbildung 2.41: Pollenbildung, Entstehung der Samenanlage, Bestäubung und Befruchtung bei angiospermen Pflanzen (www.wikipedia.org)

Werden trotz fehlender Bestäubung und Befruchtung samenlose Früchte, sogenannte taube Früchte, gebildet so spricht man von **Parthenokarpie** (Jungferfrüchtigkeit).

Findet die Samenbildung ohne vorhergegangene Befruchtung der Eizelle statt, so wird dieser ungeschlechtliche (asexuelle) Vorgang als **Agamospermie** bezeichnet. In der Folge entstehen genetisch identische Klone. Agamospermie ist bei zahlreichen Pflanzenfamilien wie den Rosengewächsen (Beispiele: Brombeere, Eberesche) oder den Köpfchenblütlern (Beispiel: Löwenzahn) bekannt.

Ziel der Blütenbildung, Bestäubung und Befruchtung ist es Samen und Früchte zu bilden und damit den Fortbestand der Art und die Neukombination von Erbanlagen zu sichern. Dazu muss gewährleistet sein, dass der Pollen nicht ausschließlich auf die Narbe der gleichen Blüte gelangt. Pflanzen haben verschiedene Mechanismen zur Verhinderung der **Selbstbestäubung** entwickelt:

- zeitliche Trennung der Geschlechterreife: entlassen die Staubblätter ihre Pollen bevor die Narbe fängisch ist, so wird dies als Vormännlichkeit (= *Protandrie*), der umgekehrte Vorgang als Vorweiblichkeit (= *Protogynie*) bezeichnet
- deutliche Größen-/Längenunterschiede zwischen Staub- und Fruchtblättern (*Heterostylie*). Die Schlüsselblume-Arten haben sehr kurze Staubblätter und einen langen Griffel. Dies verhindert die direkte Pollenübertragung innerhalb der gleichen Blüte
- genetische Unverträglichkeitsfaktoren verhindern beispielsweise die Keimung von Pollen auf Narbe der gleichen Blüte/Pflanze

Individuell wird die Blühreife von der **Intensität** der Blütenbildung beeinflusst. Dabei sind die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse im Frühjahr und Frühsommer des Vorjahres entscheidend für die Blühintensität im Folgejahr. Generell gilt darüber hinaus der Trend, dass Baumarten mit großen, schweren Samen/Früchten weitaus seltener intensiv fruchten als Baumarten mit leichten Samen/Früchten. Bei den Eichen-Arten geht man alle 7-10 Jahre von einer **Vollmast** aus. Dies bedeutet, dass der Baum bzw. Bestand in allen Kronenteilen große Mengen von Früchten bildet. Der Aufbau großer Früchte verbraucht auch große Mengen an Reservestoffen. Aus diesem Grund führen Vollmasten bei Eiche häufig zu besonders schmalen Jahrringen, da in diesen Fällen die Holzproduktion zugunsten der Fruchtproduktion umgestellt wurde. Im Unterschied dazu blühen und fruchten die Pappel- und Weiden-Arten zumeist jedes Jahr sehr intensiv.

Der gesamte Prozess der generativen Vermehrung ist bei allen Pflanzenarten von zahlreichen abiotischen und biotischen Einflüssen und Zufällen überlagert. Intensive Blüte in einem Jahr bedeutet nach lange keine flächendeckende Naturverjüngung in der folgenden Vegetationsperiode. Spätfröste können zum Erfrieren der Blüten führen, regenreiche Frühjahrswitterung zur Verhinderung der Pollenübertragung. Ausgeprägte Trockenphasen im Spätfrühling und Frühsommer verursachen frühzeitigen Frucht-Abwurf oder kleine Samen/Früchte. Feuchte Winter- und Vorfrühlingswitterung kann zu intensiven Vermehrung fruchtpathogener Mikropilze und damit zum Totalausfall der Naturverjüngung beitragen (Beispiel: schwarze Eichelfäule).

Bei zahlreichen Pflanzenarten - vor allem bei Krautpflanzen - ist bekannt, dass vor allem Licht und Temperatur als exogen wirkende Faktoren maßgeblich die Blütenbildung beeinflussen.

Licht: Je nach Lichtbedarf unterscheidet man zwischen Langtag- (LTP) und Kurztagpflanzen (KTP). LTP blühen erst, wenn eine artspezifische Tageslänge, oftmals von mehr als 12 Stunden, überschritten wird (Beispiele: Wiesen-Klee, Fingerhut). Bei KTP setzt die Blütenbildung erst nach einer artspezifische Nachtlänge ein (Beispiele: Chrysanthemen-, Dahlien-Arten, Weihnachtsstern).
Temperatur / Kälte: bei vielen krautigen Pflanzenarten ist eine längere Kälteperiode für die Blütenbildung im Folgejahr erforderlich (= Vernalisation, Jarovisation).

Entscheidenden Einfluss auf die Blütenbildung hat der Status des Phytohormonsystems der jeweiligen Pflanze. Die chemische Natur der beteiligten Stoffe ist dabei noch nicht völlig geklärt. Zum einen nimmt man an, dass ein eigenes Blühhormon, das sog Florigen, dessen Bildung wiederum durch die photoperiodischen Bedingungen induziert wird, die Blütenbildung auslöst. Andererseits ist es auch denkbar, dass dieser Vorgang auf spezifische Hemm- und Förderwirkungen im "Grund"-Hormonsystem der Pflanze zurückgehen und nicht auf einem eigenen Blühhormon basiert.

Samen- und Früchte

Nach erfolgreicher Bestäubung und Befruchtung setzt die Entwicklung von Samen und Früchten ein.



Abbildung 2.42: Variationsbreite von Samen und Früchten (www.wikipedia.org)

Früchte entwickeln sich aus der befruchteten Samenanlage im Fruchtknoten. Sie enthalten einen oder mehrere Samen, die von einer Fruchtwand, dem **Perikarp** umgeben sind. Diese Fruchtwand geht unmittelbar aus den Fruchtblättern hervor. Somit sind nur bedecktsamige Pflanzen zur Fruchtbildung in der Lage. Das Perikarp kann je nach Fruchttyp in bis zu drei Schichten untergliedert werden - das Exo- (= äußere), Meso- (= mittlere) und Endokarp (= innere Fruchtwand). Diese einzelnen Schichten können fleischig bis verholzt sein. Die Früchte der Walnuss und der Roßkastanie sind außen von einem

rindenartigen, grünen Exokarp eingeschlossen. Bei der Walnuss ist das Endokarp stark verholzt, bei der Roß-Kastanie deutlich zurückgebildet. Als Besonderheit tritt bei den Früchten von Rot-Buche, den Eichen-Arten und Eßkastanie ein zusätzlicher Fruchtbecher, die sogenannte **Cupula**, auf. Diese ist nicht eigentlicher Bestandteil der Frucht, sondern wird als Wucherung der Blütenstandsachse interpretiert. Bucheckern und Eicheln sind somit Früchte und keine Samen.

Samen entwickeln sich aus der befruchteten Samenanlage. Gymnospermen, die keine Fruchtblätter besitzen sind daher nur zur Samenbildung und nicht zur Fruchtbildung in der Lage. Jeder Samen besteht aus **Embryo**, **Nährgewebe** und **Samenschale** (Testa). Der Embryo ist häufig schon in Keimblätter (Kotyledonen), Keimwurzel (Radicula) und den ersten Sprossabschnitt zwischen Keimblättern und Keimwurzel (Hypokotyl) gegliedert (Abb. 2.43).

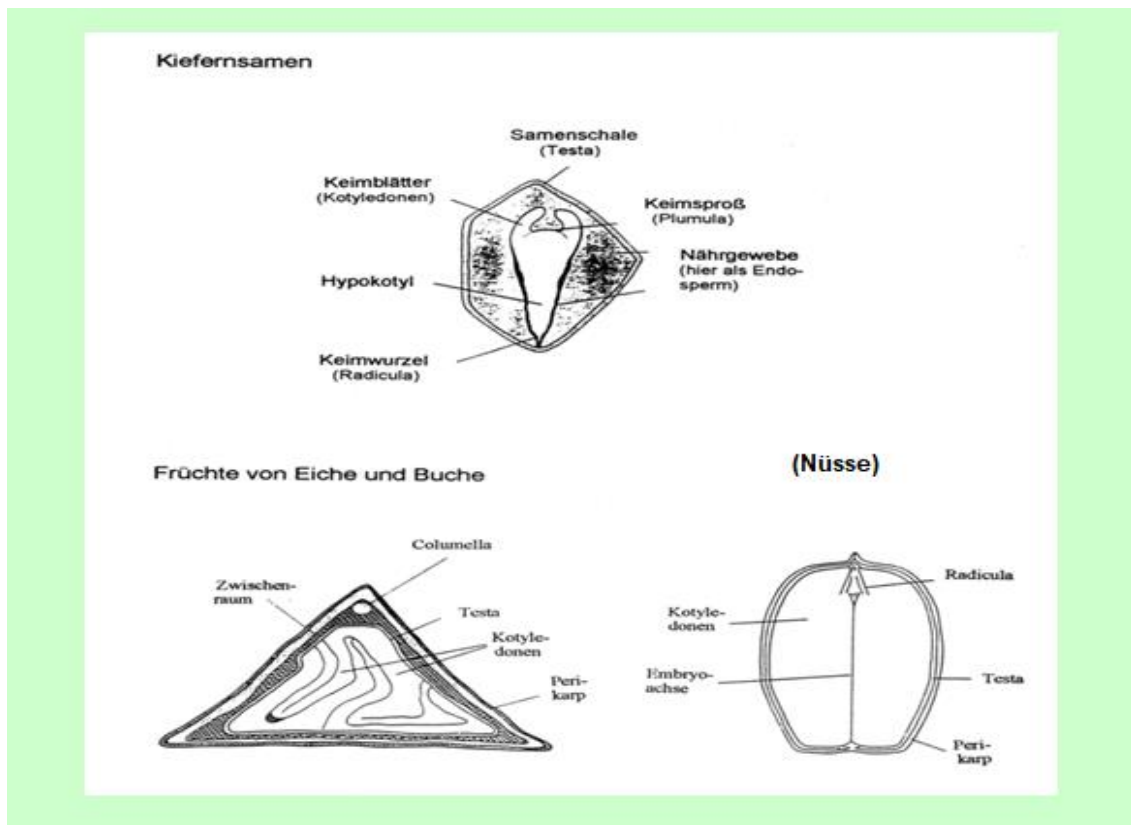


Abbildung 2.43: Aufbau von Samen (Kiefer) und Früchten (Buchecker, Eichel) (Schütt et al 1978)

Der im Samen enthaltene Embryo muss dabei bis zur Keimung aus dem Vorrat der Reservestoffe ernährt werden. Die sehr kleinen, flugfähigen Samen von Pappel- und Weiden-Arten enthalten nur sehr geringe Reservestoffvorräte und können daher durch den Wind verbreitet werden. Sie sind allerdings nur etwa 1-4 Wochen lebens- und keimfähig. Die großen und reservestoffreichen Früchte der Rot-Buche und der Eichen-Arten können den Embryo über längere Zeit

ernähren. Ihre Verbreitung ist durch das höhere Gewicht deutlich eingeschränkt.

Grundsätzlich unterscheidet man zwei verschiedene Typen der **Reservestoffspeicherung** in Samen (Abb. 2.44):

- in den Keimblättern des Embryos, den sogenannten Speicherkotyledonen (Beispiele: Eichel, Bucheckern, Walnuss)
- in zusätzlichen speziellen Nährgeweben. Bei Gehölzen ist es als Endosperm bezeichnet. Ein sogenanntes Perisperm tritt nur bei einigen Krautpflanzen-Arten (Bsp.: Pfeffer-Arten) auf.

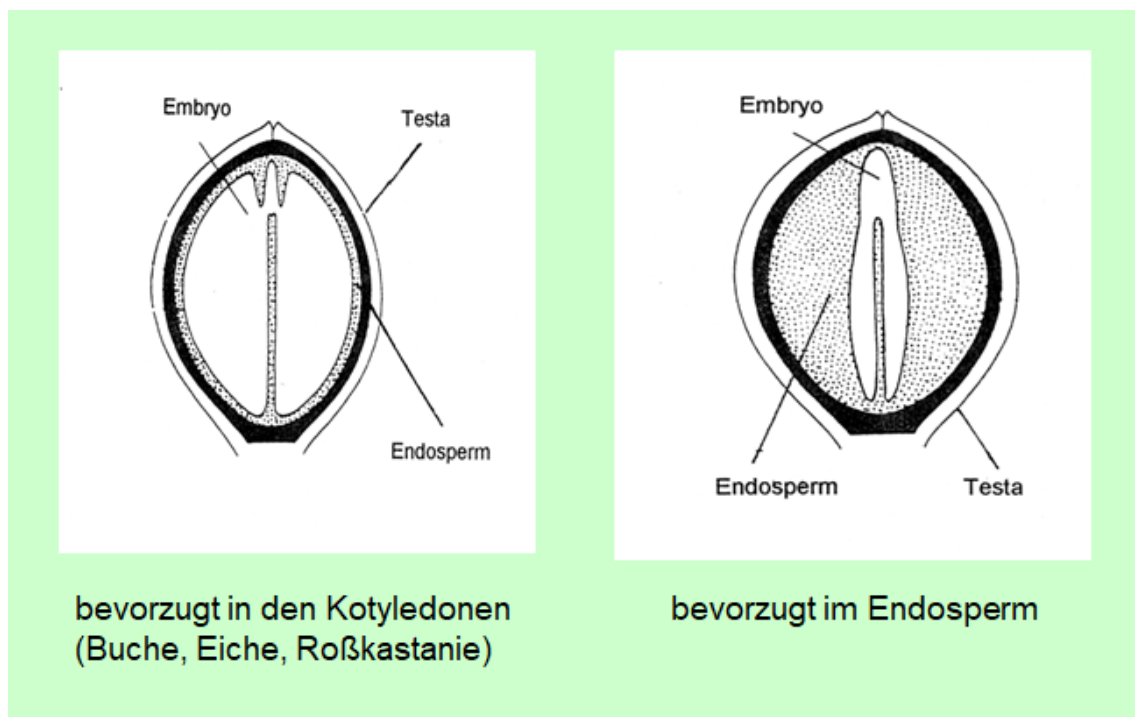


Abbildung 2.44: Varianten der Nährstoffeinlagerung in Samen (Jacob et al 1987)

Die in den Samen eingelagerten Reservestoffstoffe dienen nicht nur der Ernährung des Embryos während der Samenruhe, sondern sind auch während der Keimung für das Wachstum des Keimlings in der heterotrophen Phase erforderlich.

Je nach der Zahl und dem Verwachsungstyp der Fruchtblätter unterscheidet man die **Fruchttypen** der Einzel- und Sammelfrüchte.

- **Einzel Früchte** sind aus einem, oder mehreren miteinander verwachsenen Fruchtblättern aufgebaut. Sie werden in die beiden Gruppen der Öffnungs- und Schließfrüchte getrennt.

Bei den **Öffnungsfrüchten** weichen die Fruchtblätter zur Samenreife auseinander und entlassen die Samen (Abb. 2.45).

Wichtige Bautypen sind: **Balg** (ein Fruchtblatt, Öffnung an der Bauchnaht), **Hülse** (ein Fruchtblatt, Öffnung an Bauch- und Rückennaht), **Schote** (zwei Fruchtblätter, Öffnung an den Verwachsungsnahten), **Kapsel** (drei- oder mehr Fruchtblätter, die bei der Reife an den Verwachsungsnahten aufreißen).

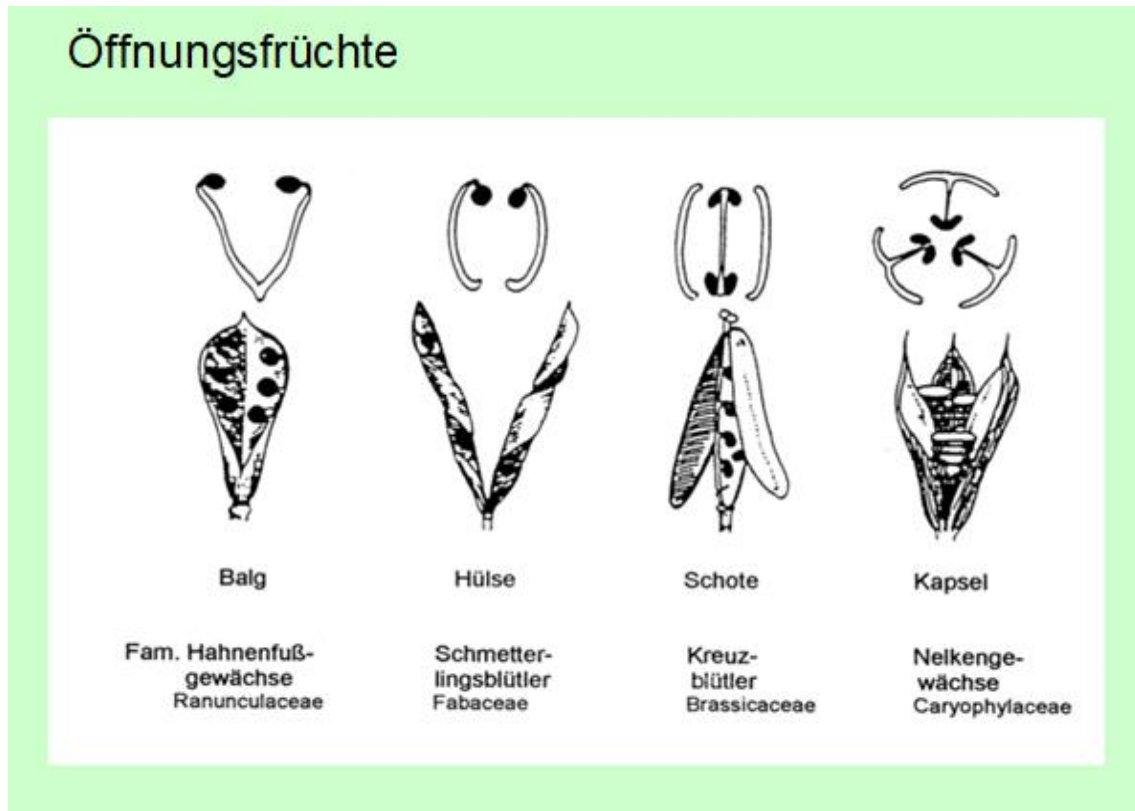


Abbildung 2.45: Bautypen von Öffnungsfrüchten (verändert nach Schmeil, Fitschen 2000)

Bei den **Schließfrüchten** bleibt die Frucht geschlossen und wird zusammen mit dem Samen verbreitet, das Perikarp ist von wechselnder Konsistenz (Abb. 2.46). **Beeren** weisen ein durchgehend fleischiges Perikarp auf (Beispiele: Heidelbeere, Gurke), bei der **Nuss** ist es holzig (Beispiele: Eichel, Buchecker). **Steinfrüchte** besitzen ein zweiseichtiges Perikarp. Das Exokarp ist fleischig (Beispiel: Kirsche) oder ledrig (Beispiele: Walnuss, Mandel), das Endokarp holzig.

- **Sammelfrüchte** bestehen aus zahlreichen Fruchtblättern, die nicht miteinander verwachsen sind (Abb. 2.47). Diese Einzelfrüchte sind häufig über die Einbeziehung der Blütenstandsachse miteinander verbunden und lösen sich in ihrer Gesamtheit vom Blütenboden. Verbreitete Beispiele sind die **Sammelnussfrucht** (Erdbeere) und die **Sammelsteinfrucht** (Brom-, Himbeere).

Schließfrüchte

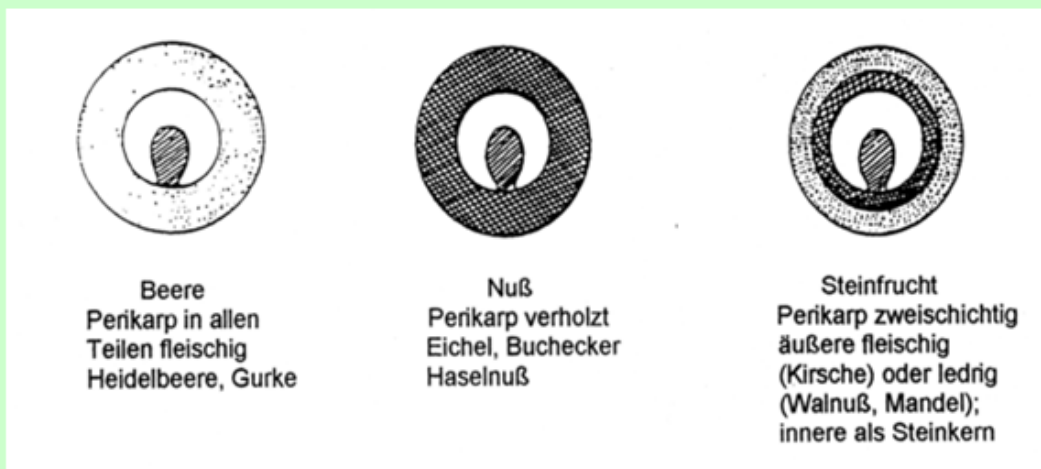


Abbildung 2.46: Bautypen von Schließfrüchten (verändert nach Schmeil, Fitschen 2000)

Sammelfrüchte



Abbildung 2.47: Bautypen von Sammelfrüchten verändert nach Schmeil, Fitschen 2000)

Zweck der generativen Vermehrung ist es durch die Bildung von Samen oder Früchten die Erhaltung und Ausbreitung der eigenen Art zu ermöglichen. Häufig besteht eine enge Beziehung zwischen dem Bau der Früchte und Samen und deren Verbreitungsmechanismus.

Zahlreiche Waldbaumarten werden durch Wind verbreitet (**Anemochorie** Beispiel: Pappel-, Weide-Arten). Sie besitzen sehr leichte Samen, bei denen spezielle Samenhaare den Transport über weite Entfernungen ermöglichen.

Flügel an den Früchten und Samen von Ahorn-, Birken-, Ulmen-Arten und zahlreichen Nadelbaumarten dienen dem gleichen Zweck.

Die Samenverbreitung durch Tiere (**Zoochorie**) ist bei Pflanzenarten häufig, deren Samen oder Früchte, oder zumindest Teile davon, als Nahrung für Wildtiere interessant sind (Beispiele: Wildobstarten; viele Straucharten wie Holunder-, Schneeball-Arten, Liguster etc.). Teilweise führt die Passage durch den Verdauungstrakt zu einer Fermentierung der Samen (Endozoochorie). Diese fördert vielfach die spätere Keimung.

Im Unterschied dazu haften bei krautigen Pflanzen Samen oder Früchte oftmals an der Oberfläche der Tiere an (Epizoochorie, Beispiele: Kletten-, Labkraut-Arten, Odermennig).

2.6 Vegetative Vermehrung

Neben der generativen Vermehrung über Samen und Früchte sind viele Pflanzenarten, auch zahlreiche Gehölzarten, zur vegetativen Vermehrung in der Lage. Durch **Stockausschläge** über Adventivtriebe (Beispiele: Linden, Pappel-, Weiden-Arten, Hainbuche) oder **Wurzelausläufer** (Beispiele: Pappel-, Weiden-Arten, frühblühende Traubenkirsche, gemeine Schneebeere) entstehen so genetisch identische Individuen (Abb. 2.48).

Die früher weit verbreitete Bewirtschaftungsform des Niederwaldes zur Produktion vor allem von Brennholz beruht auf der Stockausschlagfähigkeit der entsprechenden Baum- und Straucharten wie Strauchhasel, Hainbuche, Linden-Arten und Esche.



Abbildung 2.48: Adventivtriebbildung im Kambialbereich (links), durchgewachsene Stockausschläge (Mitte), beide bei *Fagus sylvatica*; Wurzelausläufer bei *Populus spec.* (rechts); (Schill 2018)

Zahlreiche heimische Straucharten wie Weiden-Arten, Pfaffenhütchen, Rose oder Liguster sind unter geeigneten Bedingungen leicht vegetativ zu vermehren.

Bei den Strauch-Weiden werden in der praktischen Pflanzenvermehrung beispielsweise häufig folgende Verfahren angewendet:

(Grün-) **Stecklinge**: von \pm unverholzten, diesjährigen belaubten Trieben werden im Mai/Juni 5-10cm lange Triebstücke geschnitten und in Pflanzpaletten in einem Torf-Sandgemische (1:1 bis 2:1) etwa bis zur Hälfte in das Substrat gesteckt und an einem schattigen Standort bis zur Bewurzelung regelmäßig gewässert.

Steckhölzer: im Januar/Februar werden an ein- bis zweijährigen Ruten etwa 15-20cm lange Sprossstücke geschnitten, unter kühl-feuchten Bedingungen zwischengelagert und etwa im April mit zumindest $\frac{3}{4}$ der Steckholzlänge im Freiland in Pflanzbeete gesteckt.

Zahlreiche Krautpflanzenarten haben unterschiedliche Wege der vegetativen Vermehrung entwickelt. Beim Scharbockskraut (*Ranunculus ficaria*) oder der Zwiebel-Zahnwurz (*Dentaria bulbifera*) entwickeln sich in den Blattachsen sogenannte **Brutknospen** (Bulbillen), die sich nach dem Abfallen bewurzeln können. Wilde Erdbeere (*Fragaria vesca*), kriechende Günsel (*Ajuga reptans*), Efeu-Gundermann (*Glechoma hederacea*) u.v.a. bilden oberirdische **Ausläufer** (Stolonen), die bei Bodenkontakt rasch Wurzeln und neue Pflanzen ausbilden. Giersch (*Aegopodium podagraria*) und Bernnessel (*Urtica dioica*) sowie die meisten Gras-Arten entwickeln regelmäßig ein dichtes Geflecht unterirdischer Ausläufer.

Auch die Bildung von Tochterzwiebeln bei zahlreichen Zwiebelgewächsen wie den Schneeglöckchen-, Märzenbecher-, Blaustern- oder Krokus-Arten ist eine Form der vegetativen Vermehrung.

3. Cytologie

Alle Lebewesen, Tiere wie Pflanzen - von den Bakterien bis zu 120m hohen nordamerikanischen Redwoods - sind aus Zellen, den Grundbausteinen des Lebens, aufgebaut.

Definition Zelle:

Kleinste zum selbstständigen Leben befähigte Einheit, die sich in einem Medium reproduzieren kann, das keine anderen lebenden Systeme enthält

Die Zellgröße reicht von 2-3 μ m bei Bakterien (1 μ m = 1/1000mm) bis zu rund 50cm langen Faserzellen. Zellen des Holundermarks sind etwa 0,2mm, wasserleitende Zellen im Holz der Kiefer etwa 2mm lang.

Bei der Erforschung des Zellaufbaus und der Zellbestandteile war der Wissensfortschritt in der Cytologie eng an die Entwicklung des Mikroskops gekoppelt. Die Aufklärung der Grundstrukturen der Zellen wurde erst mit der Erfindung des Elektronenmikroskops möglich.

Tierische und pflanzliche Zellen weisen viele Parallelen auf, unterscheiden sich aber wesentlich in drei Punkten. Pflanzenzellen besitzen:

- Zellorganellen, die zur Photosynthese befähigt sind (Chloroplasten)
- große, mit Zellsaft gefüllter Räume (Vakuolen)
- im Wesentlichen aus Cellulose aufgebaute Zellwände

Von den Einzellern bis hin zu den aus mehreren Billionen Zellen aufgebauten höheren Pflanzen hat eine zunehmende arbeitsteilige Spezialisierung stattgefunden. Eine Gruppe von **Zellen** mit gleicher Funktion bilden ein **Gewebe**, **Organe** sind aus mehreren Geweben und der gesamte Organismus aus verschiedenen Organen aufgebaut.

Im mikroskopischen Bild sind in einer Pflanzenzelle zahlreiche Strukturen, sogenannte **Zellorganellen** erkennbar. Dabei lassen sich zunächst lebende und tote Zellbestandteile voneinander trennen (Abb. 3.1):

- | | |
|--------|--------------------------------------------------------------------|
| tot | Zellwand: äußere Begrenzung der Zelle |
| | Vakuole(n): Zellsafträume |
| lebend | Protoplast: Summe aller lebenden Bestandteile |
| | Cytoplasma: flüssige Grundsubstanz außerhalb des Zellkerns |
| | Zellkern: Steuerungszentrum, beinhaltet die genetische Information |
| | Plastiden: Zentren der Photosynthese und Stoffspeicherung |
| | Mitochondrien: Energiehaushalt |
| | Ribosomen: Proteinsynthese |
| | Endomembranen: Transportsystem, Stoffproduktion |

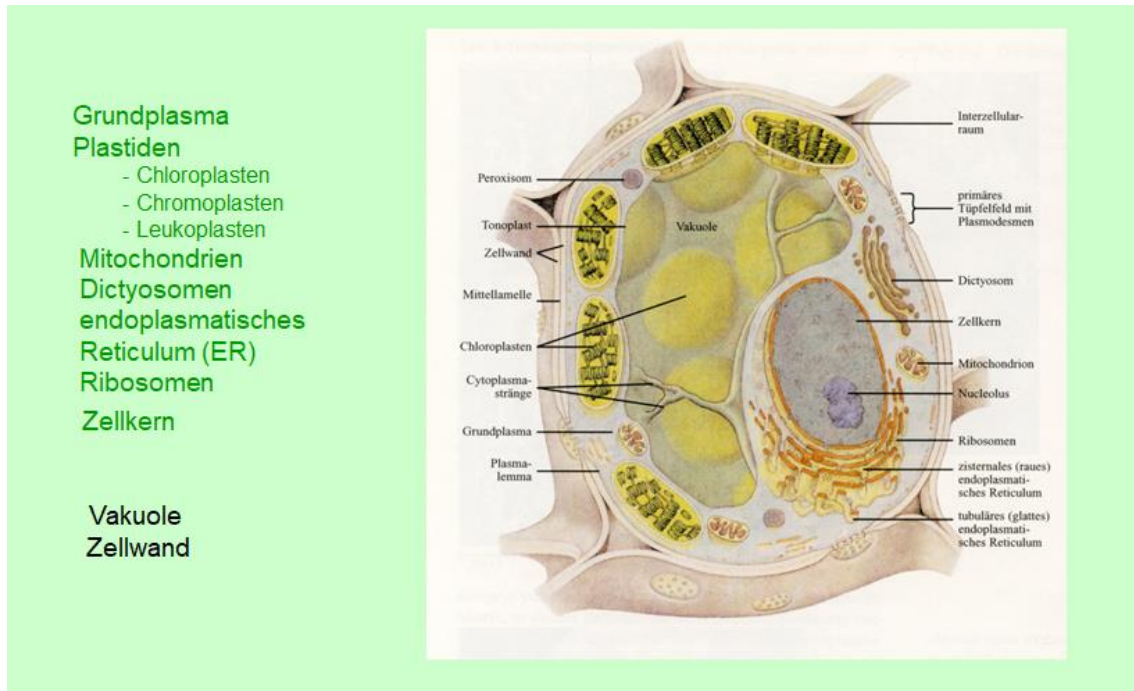


Abbildung 3.1: lebende und tote Bestandteile der Pflanzenzelle (Raven et al 2006)

3.1 Protoplast, Cytoplasma (Grundplasma)

Als Protoplast wird bei Pflanzenzellen die Gesamtheit aller von Zellwänden eingeschlossenen lebenden Zellbestandteile bezeichnet.

Das Cytoplasma ist eine unstrukturierte, zähflüssige Grundsubstanz, die in embryonalen Zellen nahezu den gesamten Zellinhalt ausfüllt. In ausdifferenzierten Zellen weicht das Cytoplasma bis auf einen schmalen wandständigen Belag zurück. Alle anderen lebenden Zellbestandteile sind darin eingebettet. Es besteht zu etwa 75% aus Wasser. Der Rest sind im Wesentlichen Proteine (50%), Kohlenhydrate (12%), Fette (12%). Das Cytoplasma zeigt häufig eine Eigenströmung, die an der Bewegung der Zellorganellen erkennbar ist.

Zur Zellwand und zur Vakuole hin wird das Cytoplasma durch jeweils eine halbdurchlässige (=semipermeable) Elementarmembran abgeschlossen. Diese Membranen sind zwar durchlässig für das Lösungsmittel (z.B. Wasser) aber nicht für den gelösten Stoff.

3.2 Plastiden

Plastiden sind in das Cytoplasma eingebettet. Sie sind meist linsenförmig und kommen in den in allen lebenden Zellen höherer Pflanzen vor. Ebenso wie die Mitochondrien besitzen Plastiden als einzige Zellorganellen eine umhüllende Doppelmembran. Dieses Merkmal, sowie das Vorkommen von eigener DNA in Mitochondrien und Plastiden haben in der Evolutionsbiologie zur sogenannten Endosymbionten-Theorie geführt. Dabei wird angenommen, dass in einer sehr

frühen Phase der Pflanzenentwicklung zunächst selbstständige, spezialisierte prokaryotischer Zellen in einer neuen "Gesamtzelle" zusammengefasst wurden.

Man unterscheidet drei Plastidentypen:

Chloroplasten sind durch die Blattfarbstoffe Chlorophyll a und Chlorophyll b grün gefärbt. Sie sind die Orte der **Photosynthese**. Dieser Prozess läuft in den flachen Doppelmembranen, die zu Thylakoidstapeln geschichtet sind, im Inneren der Chloroplasten ab (Abb. 3.2)

Chromoplasten sind rot, gelb oder orange gefärbte, chlorophyllfreie Plastiden in Blütenblättern, Früchten oder auch gefärbten Speicherorganen (Karotte). Sie können aus Chloroplasten durch Chlorophyllverlust hervorgehen.

Leucoplasten sind farblos, häufig kleiner und rundlich. Sie kommen in ungefärbten Pflanzenteilen wie Wurzeln oder oberirdischen Speichergewebe vor und dienen dort der Einlagerung von Reservestärke. Leucoplasten können unter Lichtwirkung ergrünen, d.h. zu Chloroplasten werden. Ein klassisches Beispiel für diesen Umbauprozess sind bei Licht gelagerte Kartoffeln, die sich alsbald unter der Schale grün färben.

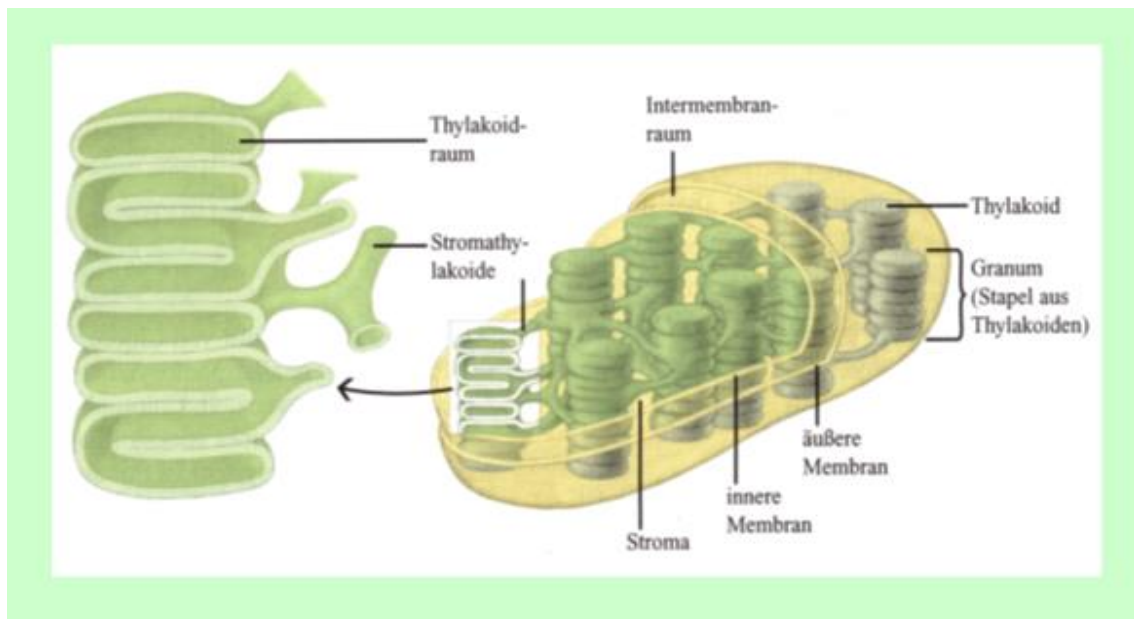
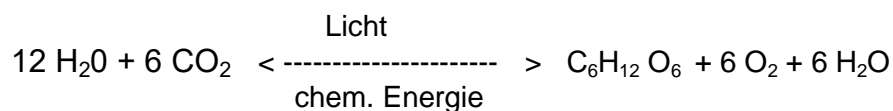


Abbildung 3.2: Innere Aufbau eines Chloroplasten (Raven et al 2006)

3.3 Photosynthese

Der komplexe biochemische Vorgang der Photosynthese in den Chloroplasten bedeutet, in der Summenformel vereinfacht ausgedrückt zunächst, dass aus Wasser, dem Kohlendioxid der Luft mit Hilfe von Sonnenlicht energiereiche Zuckermoleküle, zumeist als Glucose dargestellt, gebildet werden.



Die gebildeten Zucker werden nicht nur wieder zerlegt um Energie für alle Stoffwechselfvorgänge zu gewinnen (**Energiestoffwechsel**), sondern ein großer Teil wird für das Wachstum, konkret für den Zellwandaufbau (**Baustoffwechsel**), als Reservestoffe in Form von Stärke (**Reservestoffwechsel**) sowie zur Synthese von Abwehrstoffen genutzt.

Der Gesamtprozess der Photosynthese besteht aus den beiden direkt miteinander verbundenen Teilschritten der **Licht-** und **Dunkelreaktion** (Abb.3.3).

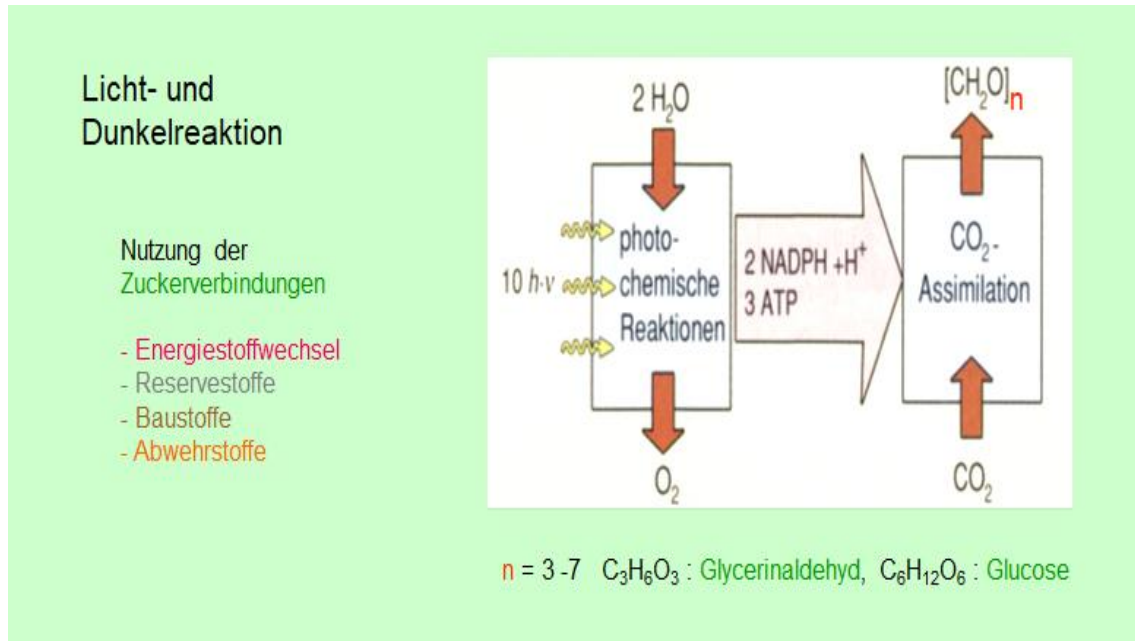
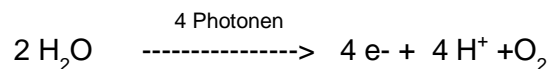


Abbildung 3.3: Wesentliche Reaktionsschritte von Licht- und Dunkelreaktion (Raven et al 2006)

In der Lichtreaktion werden durch die lichtabhängige (photolytische) **Wasserspaltung** Wasserstoffionen (H⁺) und Sauerstoff gebildet sowie Elektronen freigesetzt.



Der Sauerstoff wird als Abfallprodukt über die Spaltöffnungen der Blätter an die Atmosphäre abgegeben.

Wasserstoffionen und Elektronen dienen in zwei voneinander getrennten Prozessen in den Thylakoidmembranen sowie den angrenzenden Thylakoidräumen und dem Stroma dem Aufbau der beiden Energieträger **NADPH + H⁺** (aus NADP + 2H⁺) und **ATP** (ATP aus ADP + P) (Abb. 3.4).

Beide Energieträger werden unmittelbar anschließend in der Dunkelreaktion bei der Synthese der Zuckermoleküle im sogenannten Calvin-Zyklus wieder verbraucht.

Der Aufbau von $\text{NADPH} + \text{H}^+$ findet in den Membranen der Thylakoidstapel statt. Dort werden die im Photosystem II (PSII) freigesetzten, energetisch angeregten Elektronen auf komplexe Elektronentransportketten zum Photosystem I (PS I) weitergeleitet. Im PS I findet abermals durch Lichteinwirkung ein zweiter Energiehub statt. Die übertragene Energie dient abschließend zum Aufbau von $\text{NADPH} + \text{H}^+$.

ATP wird durch den Ausgleich der Wasserstoffionenkonzentration zwischen dem Innenraum der Thylakoide (hohe Konzentration = niedriger pH) und dem außen angrenzenden Stroma (geringe Konzentration = höherer pH) gebildet. Durch die photolytische Wasserspaltung kommt es zu einer kontinuierlich H^+ -Anreicherung im Inneren. Die H^+ -Ionen werden durch eine komplexe Membranstruktur nach außen geleitet, dabei wird ATP aufgebaut.

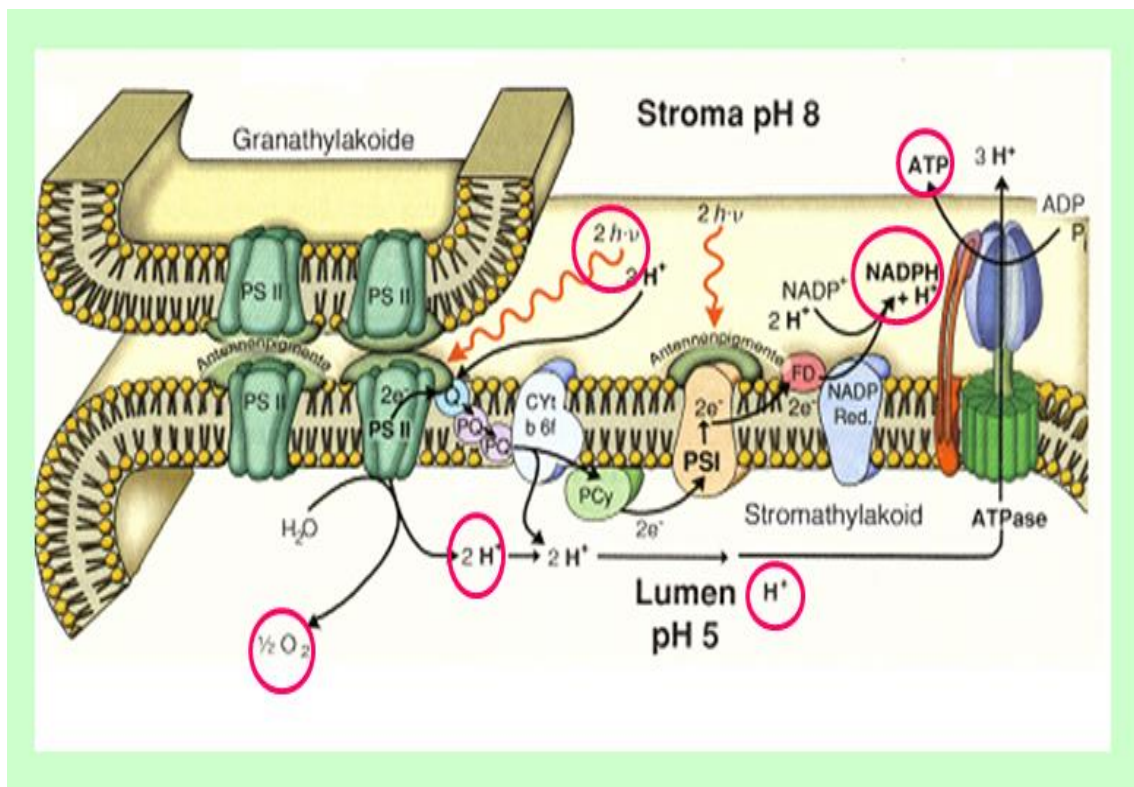


Abbildung 3.4: Reaktionsschritte der Lichtreaktion in den Thylakoidmembranen (Raven et al 2006)

In der Dunkelreaktion werden die hergestellten Energieträger für den Aufbau von Zuckermolekülen wieder verbraucht. Dieser als **Calvin-Zyklus** bekannte Kreislaufprozess dient zunächst dem Einschleusen von CO_2 aus der Atmosphäre an ein sogenanntes Akzeptormolekül (Ribulose 1,5 Biphosphat). Nach mehreren energieverbrauchenden Umbauschritten entsteht ein Zuckermolekül, das den Zyklus verlässt. Das Akzeptormolekül wird regeneriert (Abb. 3.5)

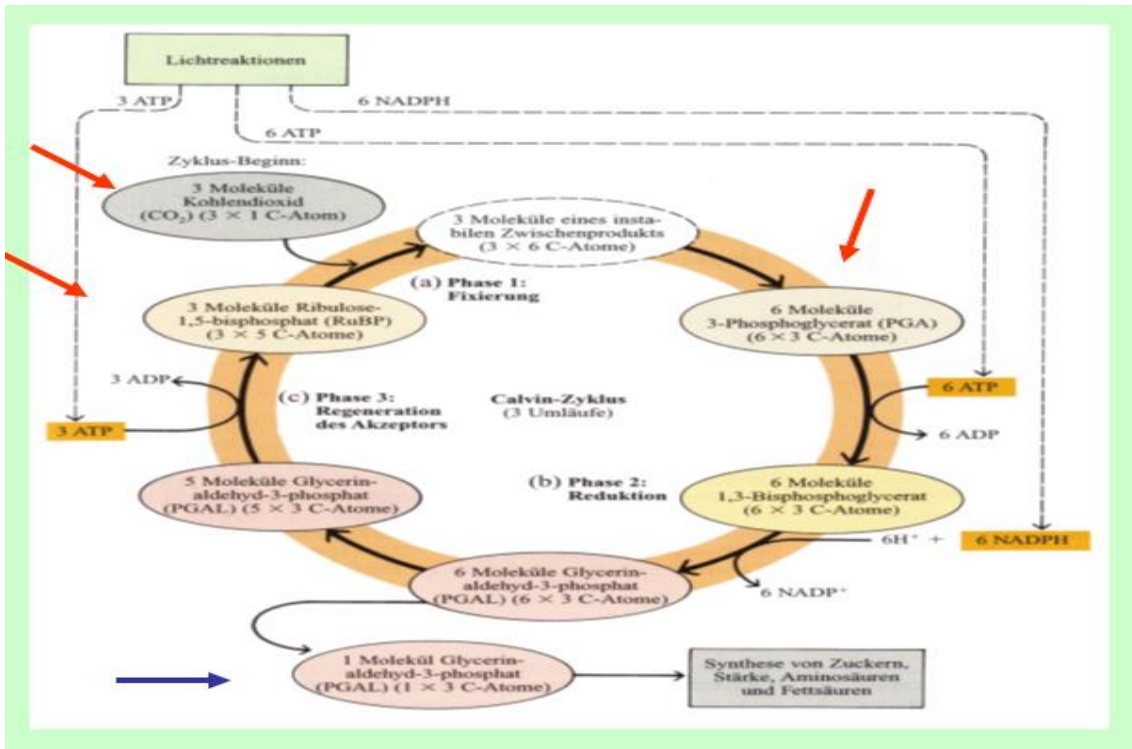


Abbildung 3.5: Reaktionsschritte der Dunkelreaktion im Calvin-Zyklus (Raven et al 2006)

Entscheidend für das Gesamtverständnis ist es, die Photosynthese mit Licht- und Dunkelreaktion (= Assimilation) zum Aufbau von Zuckermolekülen in den Chloroplasten von der **Atmung** (= Dissimilation) zur Energiegewinnung aus den Zuckern in den Mitochondrien zu trennen. Bei der Spaltung der Zucker in der Atmung wird wieder ATP gebildet, das nunmehr für verschiedenste biochemische Reaktionen zur Verfügung steht (Abb. 3.6). Als Nebenprodukt wird in der Atmung CO_2 freigesetzt. Der Nettogewinn der Kohlenstofffixierung bei Pflanzen ist also deren Brutto-Photosyntheseleistung minus Atmung.

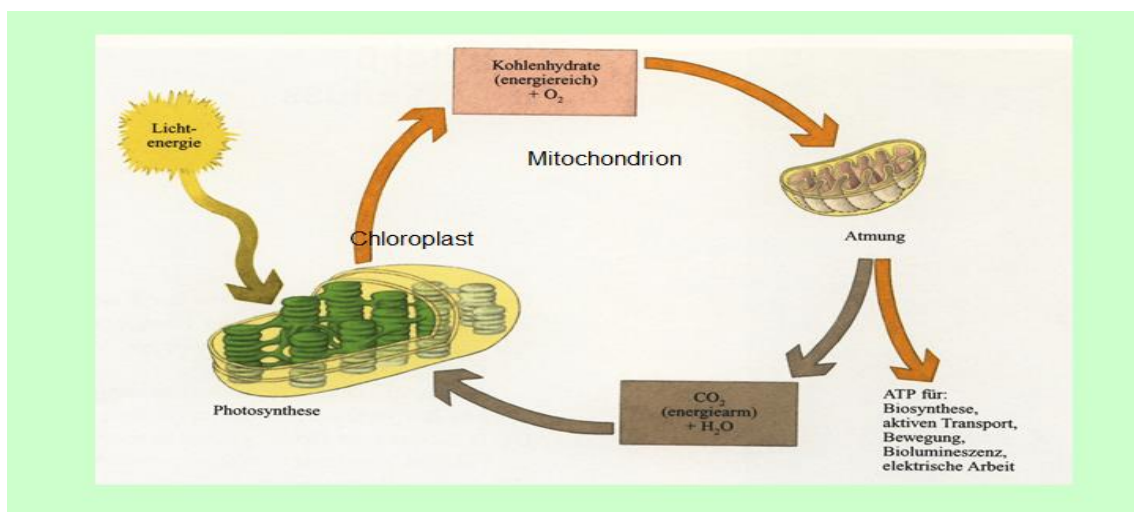


Abbildung 3.6: Energetische Verknüpfung zwischen Assimilation und Dissimilation (Raven et al 2006)

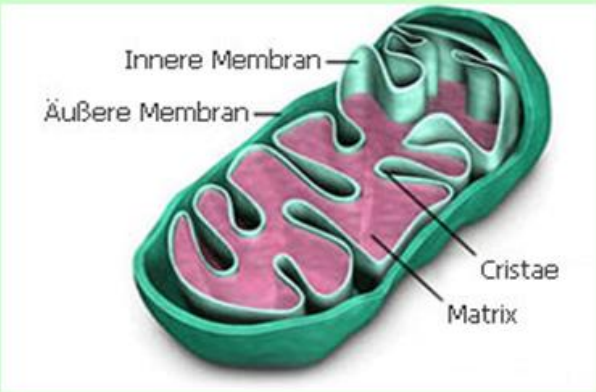
3.4 Mitochondrien

Die zahlreich in das Cytoplasma eingebetteten, stäbchenförmigen, DNA-haltigen, bis 4µm großen Mitochondrien sind die Kraftwerke der lebenden Zelle. Sie sind von einer Doppelmembran umgeben. Die innere Membran ist intensiv gefaltet. Auf den Membranoberflächen findet der Umbau energiereicher Verbindungen, vor allem von Zuckern, in ATP-Moleküle (oxidative Phosphorylierung) statt (Abb. 3.7).

Mitochondrien

innerer Aufbau

Länge 1 – 4 µm
DNA- haltig



Zentren der Atmung

$$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} < \text{-----} > 12 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{Energie}$$

Nettogewinn: aus einem Molekül Glucose **36 Moleküle ATP**

Abbildung 3.7: Innerer Aufbau eines Mitochondriums und Summenformel der Dissimilation (www.zytologie-online.net)

3.5 Endomembransysteme

Das Cytoplasma ist von verschiedenen membranumschlossenen Zellkompartimente durchzogen, die durch den Transport von Vesikeln miteinander verbunden sind (Abb. 3.8).

Wesentliche Bestandteile der Endomembransysteme sind:

- die von Poren durchbrochene Kernhülle
- die zur Zellwand weisende (Plasmalemma) sowie die zur Vakuole gerichtete (Tonoplast) Membran des Zytoplasmas
- der **Golgi-Apparat**, ein geschichteter Membranstapel, der wesentliche Aufgaben im Eiweißstoffwechsel und bei der Cellulose-Synthese übernimmt. Er steht in direktem Kontakt mit dem endoplasmatischen Retikulum

- das **endoplasmatische Reticulum (ER)**, ein verästeltes, schlauchförmiges Membransystem. Es durchzieht das ganze Cytoplasma und ist mit benachbarten Zellen über Plasmodesmen in den Zellwänden verbunden. Wesentliche Funktion des ER ist die Abgrenzung von Binnenräumen, sogenannter Kompartimenten im wässrigen Cytoplasma, die als intra- und interzelluläres Transportsystem sowie der Synthese von Proteinen und Lipiden dienen.

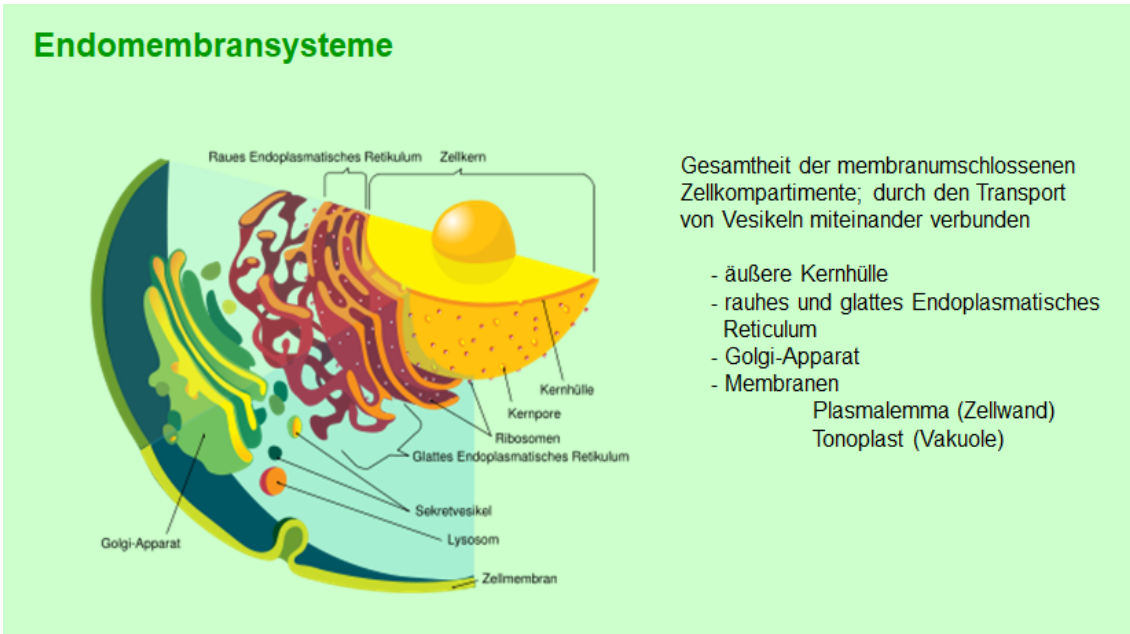


Abbildung 3.8: Endomembransysteme (www.wikipedia.org)

3.6 Ribosomen

An den aus mehreren strukturellen Untereinheiten aufgebauten, bis 23nm großen Ribosomen findet die Proteinsynthese statt. Das zellkernnahe raue ER ist intensiv mit Ribosomen besetzt (Abb. 3.9).

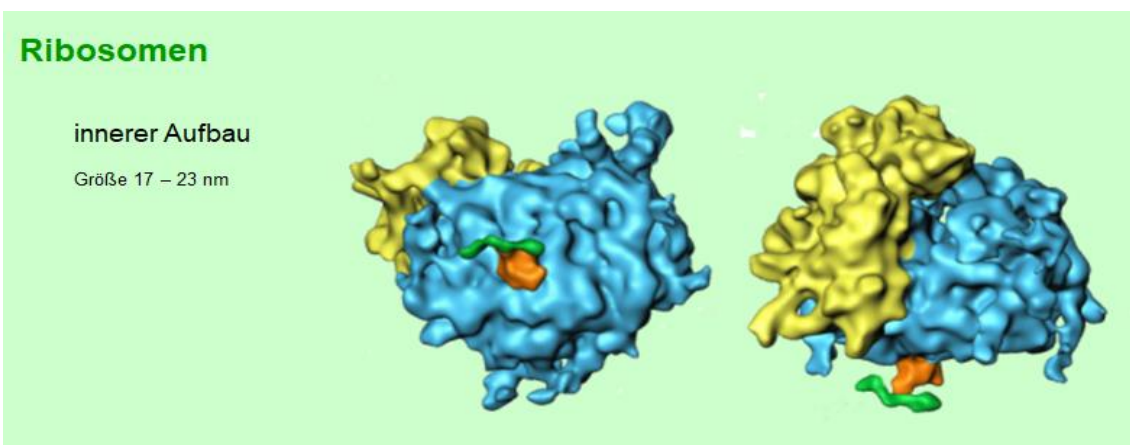


Abbildung 3.9: Grobstruktur eines Ribosoms (wikipedia.org)

3.7 Vakuole

Die Vakuole entsteht erst mit dem Zellwachstum. In embryonalen Zellen fehlen Vakuolen zumeist. In einer ausdifferenzierten Zelle nimmt die Vakuole den größten Anteil des Zelllumens ein. Sie ist zunächst mit Wasser gefüllt. Durch Stoffwechselaktivitäten wandern Substanzen aus dem Cytoplasma ein, es entsteht Zellsaft (Abb. 3.10). Darin enthalten sind Salze (K, Ca, Mg etc.), Kohlenhydrate, Proteine (bei Wasserentzug als Aleuronkörner), Farbstoffe, ätherische Öle, Alkaloide und Glycoside. Der Wasserhaushalt der Zelle wird dabei durch den Zellsaftdruck in der Vakuole auf die Zellwand bestimmt. Ist der sogenannte **Turgor** gering so beginnen beispielsweise Krautpflanzen zu welken.

Eine weitere wesentliche Funktion der Vakuole ist die Speicherung von Abfallstoffen. Da Pflanzen über keine Ausscheidungssysteme verfügen, werden mit zunehmendem Blatt-/Nadelalter biochemisch nicht weiter verwertbare Stoffe in den Vakuolen deponiert. Beispielsweise führt die stetig steigende Kalziumanreicherung durch Kristallbildung zur Zerstörung des Tonoplasten. Aus dieser somit begrenzten Funktionsfähigkeit von Pflanzenzellen erwächst unmittelbar die Notwendigkeit, durch Neuaustrieb wiederum voll funktionsfähige neue Blätter und Nadel bereit zu stellen.

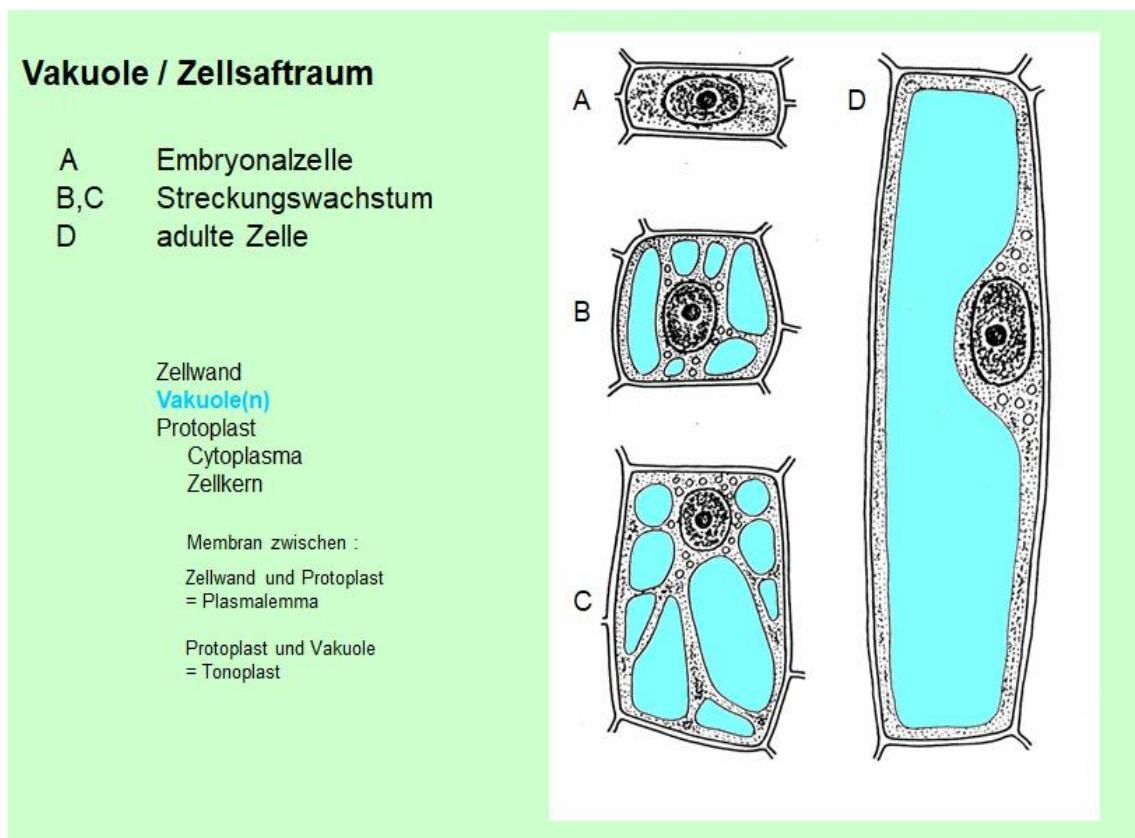


Abbildung 3.10: Entstehung der Vakuole mit dem Zellwachstum (verändert nach Schütt et al 1978)

3.8 Zellwand

Zellwände stabilisieren die einzelne Zelle und stützen in der Gesamtheit aller Zellen den Organismus. Sie dienen ebenfalls dem Schutz des Protoplasten und übernehmen auch nach dessen Absterben weiterhin Festigungsaufgaben. Im mikroskopischen Bild der Zellwand einer Grundgewebszelle ist eine deutliche Schichtung erkennbar (Abb. 3.11).

Im Zentrum liegt die sehr dünne, dehnbare und nur wenige Nanometer dicke **Mittellamelle**. Sie dient als Verbindungs- und Kittschicht zwischen benachbarten Zellen und besteht vorwiegend aus gelartigen Pektinstoffen. Einwirkung von Hitze wie beim Kochen von Kartoffeln oder von Enzymen wie bei überreifem Obst lösen die Mittellamelle auf.

Die ebenfalls noch sehr dünne (ca. 0,5 µm), plastische **Primärwand** wird während des Zellwachstums als erste zelleigene Wandschicht auf die Mittellamelle aufgelagert. Sie besteht aus Pektinstoffen, Cellulose, Hemicellulosen und Proteinen.

Nach Abschluss des Zellwachstums entsteht die **Sekundärwand**. Sie ist häufig in drei Schichten gegliedert. Die in der Mitte liegende S2-Schicht ist dabei am stärksten entwickelt. Sekundärwände bestehen bis zu 90% aus Cellulose.

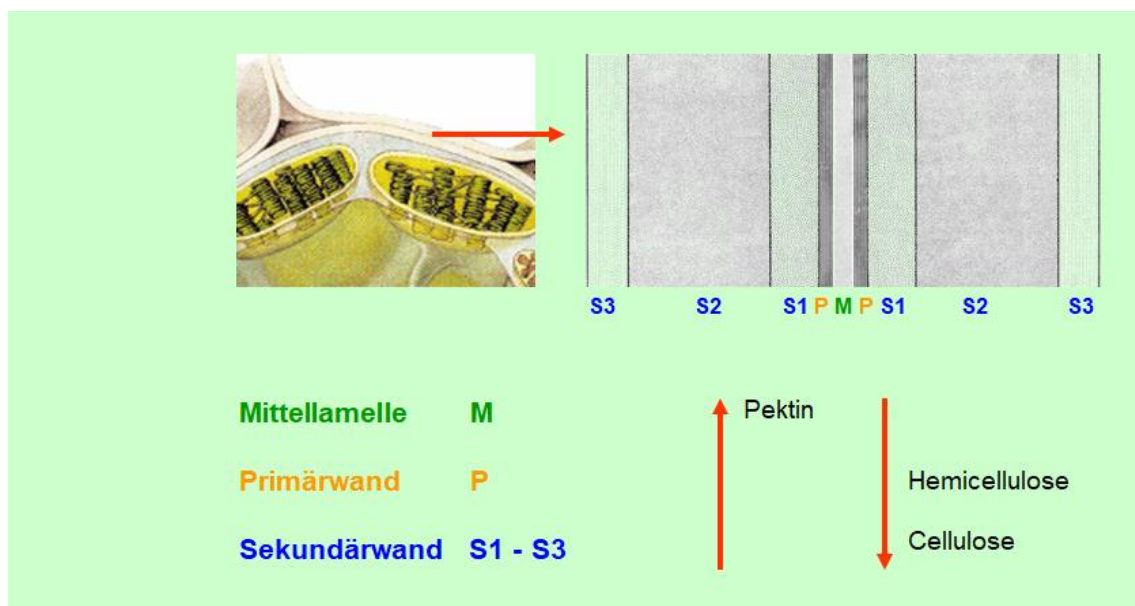


Abbildung 3.11: Anatomischer Zellwand-Aufbau; Mittellamelle, Primär- und Sekundärwand (Verändert nach Schütt et al 1978)

Bedeutsamster Baustoff und Gerüstsubstanz pflanzlicher Zellwände, vor allem in den S1 bis S3 Schichten, ist **Cellulose**. Ihr Anteil nimmt von der Mittellamelle zur Sekundärwand hin deutlich zu (Abb. 3.12).

Grundbausteine der Cellulose sind die aus der Photosynthese stammenden Glucose-Moleküle. Durch die Zusammenlagerung von zwei Glucose-Molekülen entsteht zunächst das Disaccharid Cellobiose und durch weitere Verkettungen

das Polysaccharid Cellulose. Mehrere dieser Kettenmoleküle werden in sogenannten **Micellen** gebündelt und in die Zellwand eingelagert. Die einzelnen Cellulosefäden sind dabei über Wasserstoffbrücken miteinander verbunden. Micellen bilden die Elementarstruktur des Zellwandaufbaus. Im Gerüst aus Micellen bleiben etwa 1nm großen **Intermicellarräume** frei. Dies sind die Orte der Wasserein- und -auslagerung im Holz und bilden damit die Voraussetzung für das Quellen und Schwinden (in Längsrichtung etwa 1%, in Querrichtung etwa 10-12%).

Mehrere Micellen werden durch verschiedene chemische Verbindungen (bspw. Arabinogalactan, Rahmnogalacturonan) zu **Mikrofibrillen** verknüpft.

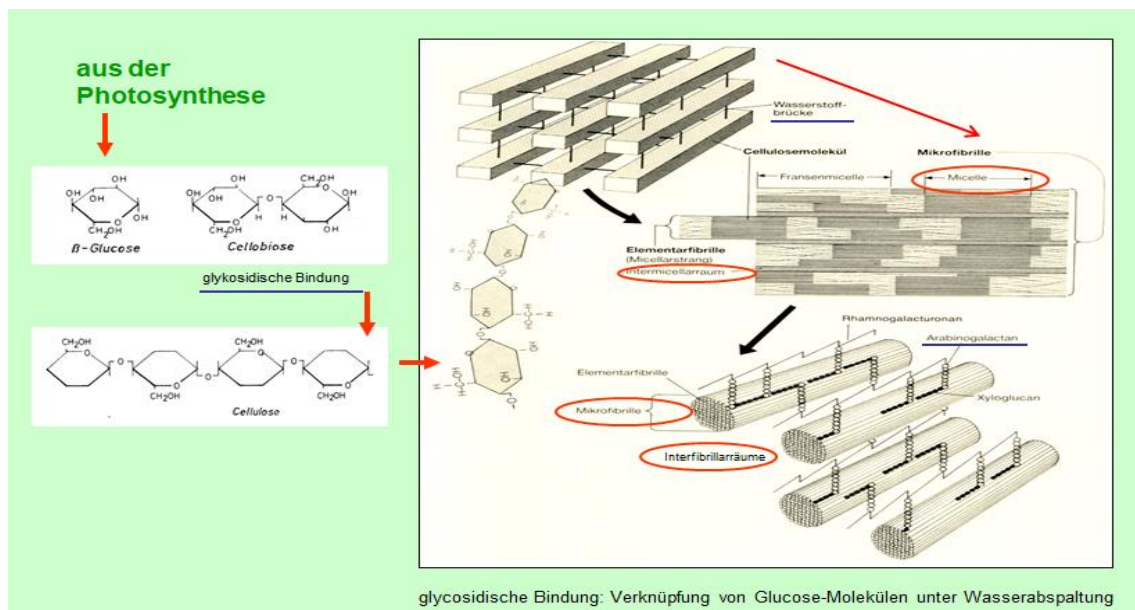


Abbildung 3.12: Chemischer Zellwand-Aufbau (Verändert nach Schütt et al 1978)

Die Mikrofibrillen können je nach Funktion der entsprechenden Pflanzenzelle in unterschiedlichen Richtungen in die Zellwand eingelagert werden und bilden dadurch die sogenannte **Textur** (Abb. 3.13).

Je nach Einlagerungsrichtung unterscheidet man zwischen:

- Fasertextur: Mikrofibrillen längs zur Zellachse orientiert (Zugfestigkeit)
- Ringtextur: Mikrofibrillen quer zur Längsachse (Druckfestigkeit)
- Schraubentextur: spiralig angeordnete Mikrofibrillen (Druck und Zugfestigkeit)

In die verbleibenden etwa 10nm großen **Interfibrillarräume** können neben Wasser vor allem auch **Lignin**, Gerbstoffe und Hemicellulosen eingelagert werden. Dem Lignin, abgeleitet aus dem Lateinischen lignum = Holz, einer hochkomplexen chemischen Substanz, kommt dabei für die Holzbildung eine zentrale Bedeutung zu. Ligninmoleküle verbinden sich untereinander von Zelle zu Zelle, auch durch Mittellamellen hinweg, zu einem riesigen Polymer-Molekül. Möglicherweise bildet die Ligninmasse eines Baumstammes ein einziges, mehrere Tonnen schweres „Megamolekül“ (Abb. 3.14). Lignin erhöht grund-

sätzlich die Festigkeitseigenschaften des Holzes wesentlich. Der Ligninanteil im Holz liegt im Durchschnitt etwa bei 20-30% (Fichte: 28,3%; Birke 19,6%).

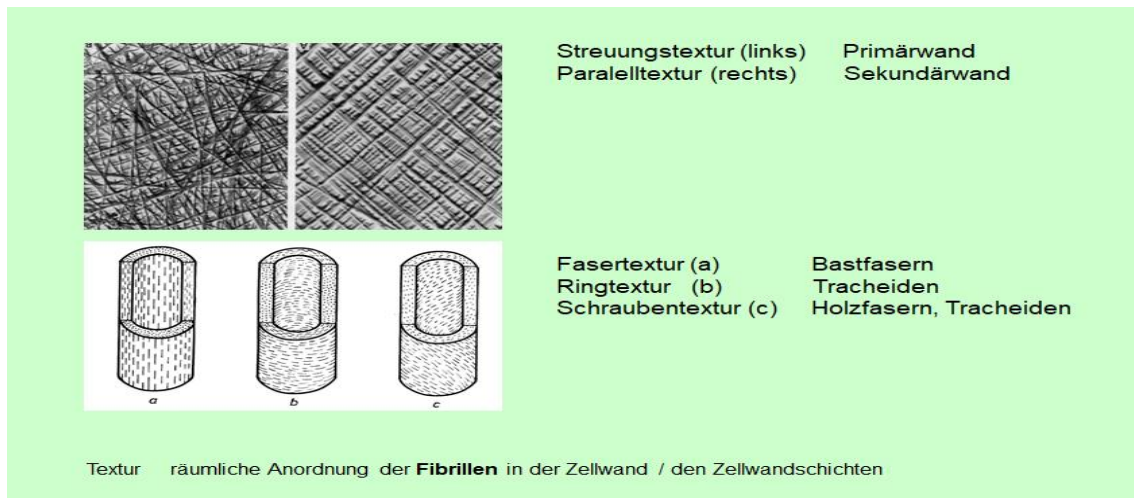


Abbildung 3.13: Anatomischer Zellwand-Aufbau: Texturtypen (Schütt et al 1978)

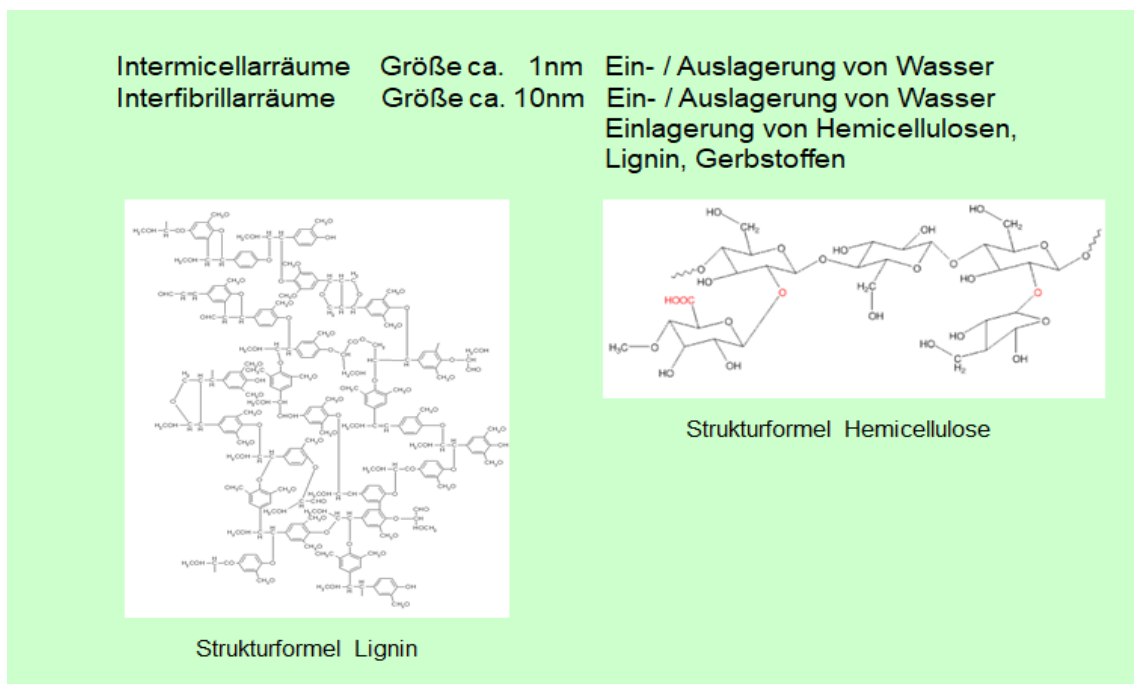


Abbildung 3.14: Strukturformeln für Lignin und Hemicellulose (www.wikipedia.org)

Einige Pflanzenarten lagern auf die S3-Wand schichtweise **Korkverbindungen** auf. Dieser als Suberinisierung bezeichnete Vorgang führt letztendlich zur Abriegelung der Zelle und somit zum Zelltod. Beispiele bei Gehölzen sind Korkleisten an den Zweigen und Ästen bei Feld-Ulme oder die Bildung von wirtschaftlich genutztem Kork an Korkeiche im westlichen Mittelmeerraum.

Die Funktionsfähigkeit von Zellverbänden als Gewebe oder Organ bedarf einer weiteren, höchst bedeutsamen Zellwand-Struktur.

Eine vollständig und hermetisch von Zellwänden umgebene Zelle, könnte zwar ihre eigenen biochemischen und physiologischen Prozesse regeln, wäre jedoch in ihrem Stoffaustausch mit den Nachbarzellen massiv behindert. Zellwanddurchbrechungen lösen dieses Problem.

Bei den sehr zahlreich in die Zellwände eingebetteten zumeist kreisförmigen **Tüpfelfeldern** sind die Sekundärwände aufgelöst. Durch die verbliebene Primärwand und die Mittellamelle verlaufen in Wanddurchbrechungen Verbindungskanäle, sogenannte **Plasmodesmen** (Abb. 3.15) des endoplasmatischen Retikulums zwischen zwei Nachbarzellen. Erst dieses Gesamtgeflecht der ER-Verbindungen aller lebenden Zellen macht die Koordination der Lebensvorgänge einer Pflanze möglich.

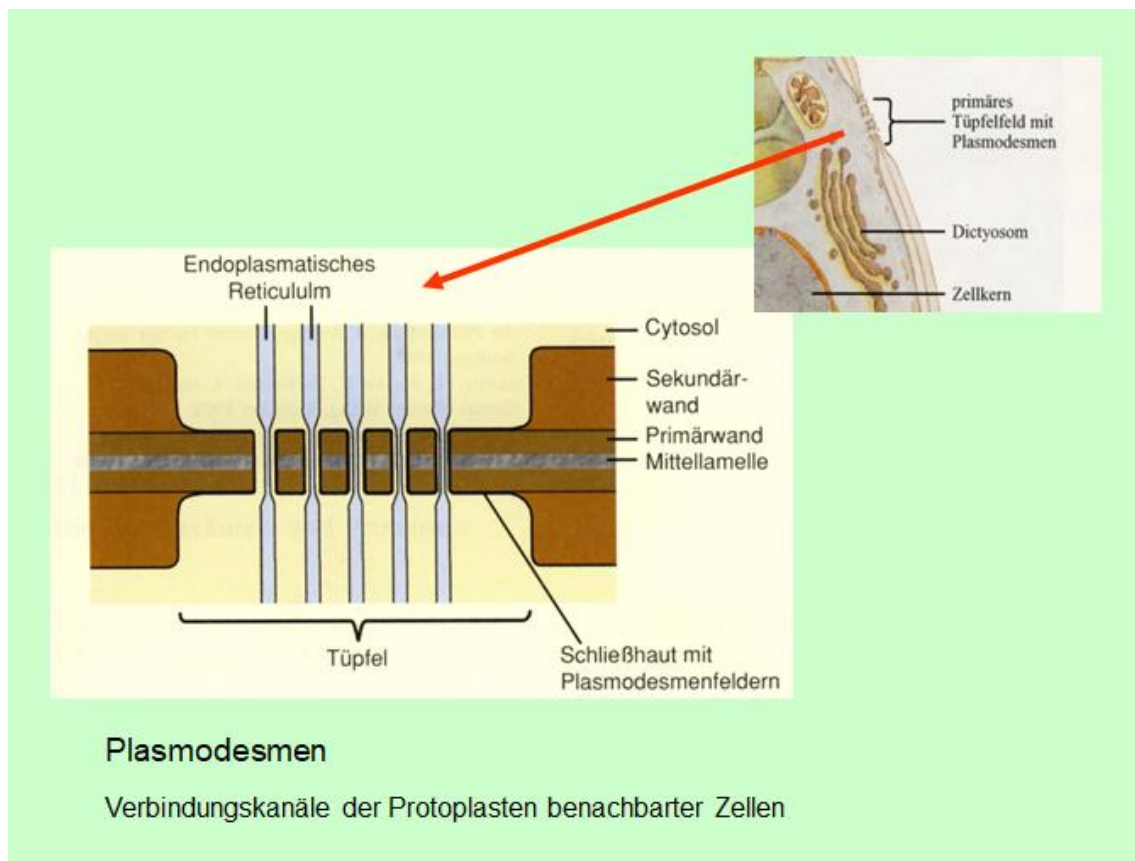


Abbildung 3.15: Lage und Aufbau eines primären Tüpfelfeldes in der Zellwand (Lüttge et al 2005)

4. Genetik

Der Zellkern bildet das Steuerungszentrum der lebenden Zelle. Er übernimmt die Speicherung, stoffliche Umsetzung und Weitergabe der dort gespeicherten genetischen Information (Abb. 4.1).

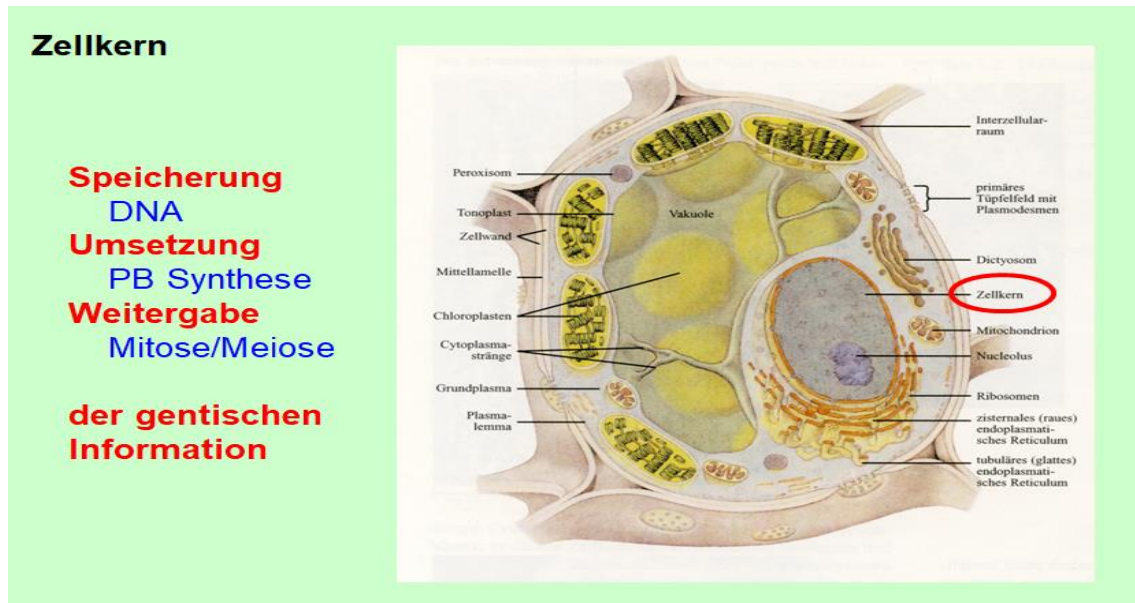


Abbildung 4.1: Funktionen des Zellkerns (Raven et al 2006)

Er ist von einer Doppelmembran umgeben, die direkt mit dem endoplasmatischen Retikulum in Verbindung steht und zahlreiche Poren zum angrenzenden Cytoplasma besitzt. Das Innere wird von einer gelartigen Flüssigkeit, der sogenannten **Karyolymphe** angefüllt. In diese eingebettet liegt die **DNS** (= Desoxyribonucleinsäure) als Träger der genetischen Anlagen (Abb. 4.2).

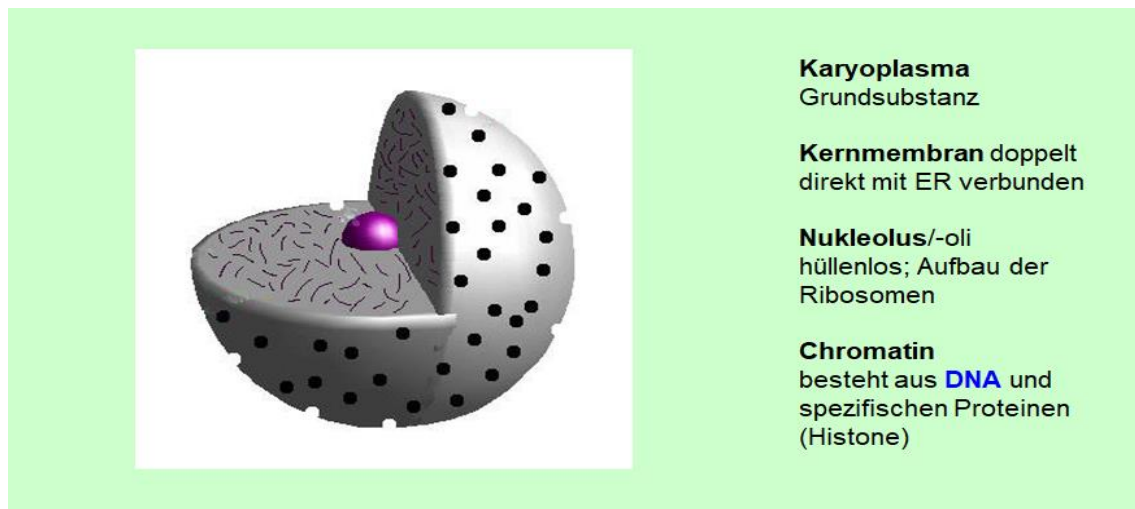


Abbildung 4.2: Aufbau/Bestandteile des Zellkerns (www.wikipedia.org)

4.1 Aufbau der DNS

Die DNS ist ein fadenförmiges, strickleiterartiges, gedrehtes Kettenmolekül. Ihre chemischen Grundbausteine sind **Phosphorsäure**, der **Zucker** Desoxyribose und die **Basen** Adenin (A), Guanin (G), Thymin (T), Cytosin (C). Phosphorsäure, Desoxyribose und jeweils eine Base verbinden sich zu einem sogenannten **Nukleotid**. Durch die vier verschiedene Basen A,T,G und C können vier unterschiedliche Nukleotide gebildet werden (Abb. 4.3 und 4.4).

Die Nukleotide werden über eine OH-Bindung zwischen der Desoxyribose und der Phosphorsäure des nächsten Nukleotids zu einem Strang verbunden. Im nächsten Schritt lagern sich zwei Stränge parallel zueinander zu einem Polynukleotidstrang in Form einer rechtsgedrehten Spirale (= **Doppelhelix**). Die nach innen weisenden Basen beider Stränge werden über **Wasserstoffbrücken** miteinander verknüpft. Dabei gilt das Grundprinzip der sogenannten komplementären Basenkoppelung. Thymin steht dem Adenin und Cytosin dem Guanin gegenüber. Die A-T Koppelung beruht dabei auf zwei, die G-C Koppelung auf drei Wasserstoffbrücken. Diese Verbindungspunkte der Basen sind auch gleichzeitig ihre Naht- und Öffnungsstellen bei beispielsweise der Verdoppelung des DNS-Moleküls.

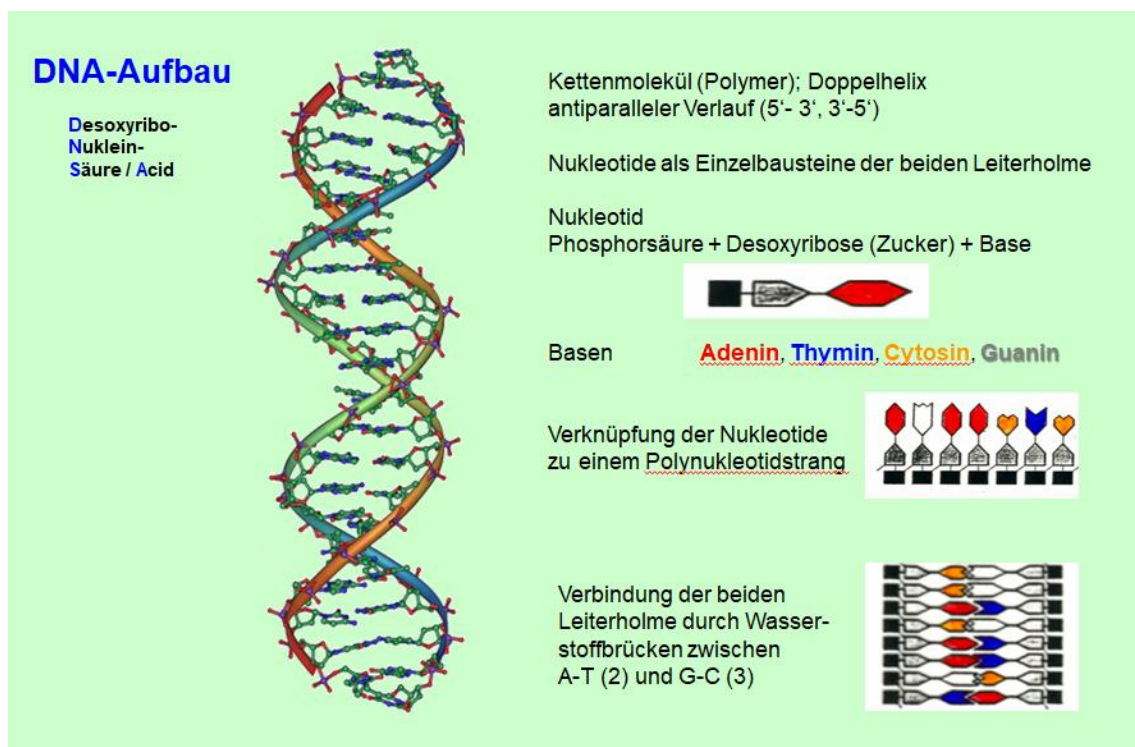


Abbildung 4.3: Chemischer und struktureller Aufbau der DNS (www.wikipedia.org)

Genetische Informationen, wie etwa zur Synthese von Blütenfarbstoffen, Steuerung des Blattwachstums oder zur Produktion von Abwehrstoffen werden auf der DNS über die Abfolge der Nukleotide codiert. Dabei bilden immer drei

aufeinander folgende Nukleotide, die sogenannten **Basen-Tripplets**, eine Codierungseinheit.

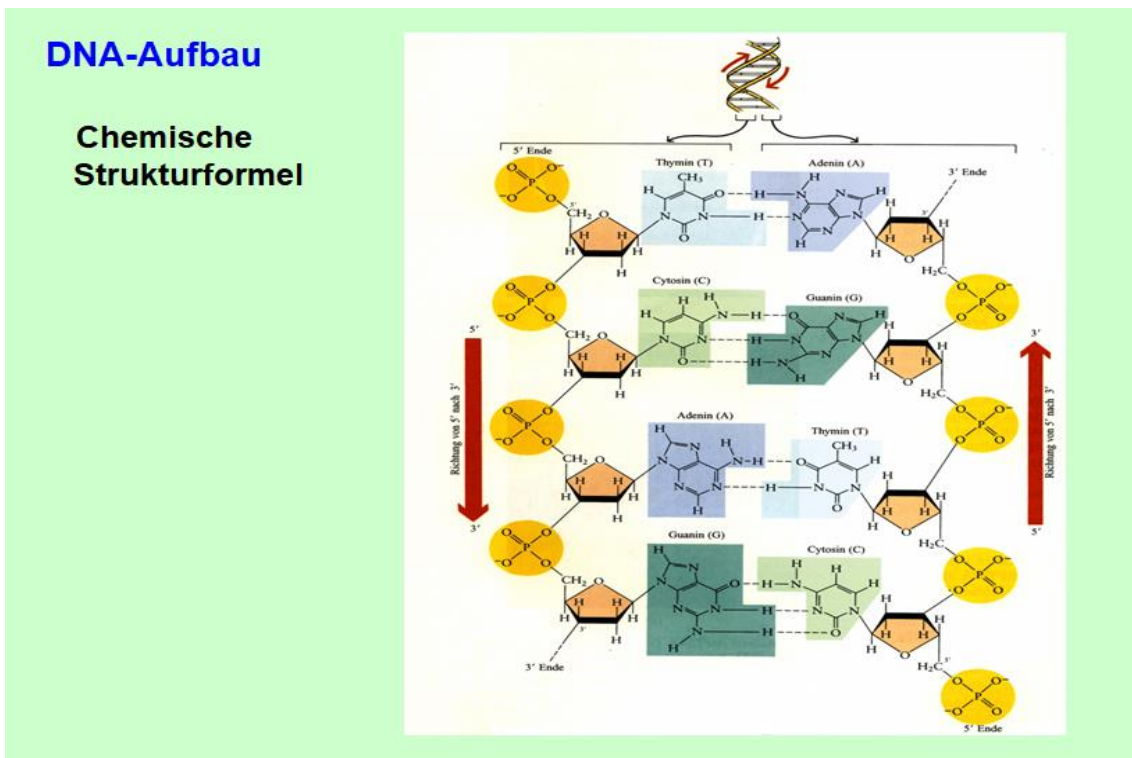


Abbildung 4.4: Chemische Aufbau der Nukleotide (Raven et al2006)

4.2 Proteinbiosynthese

Die im Zellkern auf der DNS gespeicherten Informationen dienen der Stoffsynthese an den Ribosomen im Cytoplasma. Der Gesamtprozess der Proteinbiosynthese ist dabei in zwei Teilschritte untergliedert (Abb. 4.5). Zunächst wird die Information von der DNS abgeschrieben. Dazu wird zunächst im Vorgang der sogenannten **Transkription** der DNS-Doppelstrang enzymatisch an den Wasserstoffbrücken getrennt. Am codierenden DNS-Strang wird nach dem Prinzip der komplementären Basenkoppelung ein langkettiges RNS-Molekül (Ribonukleinsäure) aufgebaut. Die Länge des RNS-Moleküls entspricht dabei dem abzulesenden DNS-Abschnitts eines Gens. Im Unterschied zur DNS enthält RNS die Base Uracil (U) statt Thymin sowie Ribose als Zucker. Abgeleitet von ihrer Funktion wird dieser spezielle RNS-Typ als mRNS (= messenger-RNS, Boten-RNS) bezeichnet.

Die mRNS verlässt anschließend den Zellkern, wird zu einem Ribosom transportiert und dockt an der Oberfläche an. Dort findet die Übersetzung der mRNS-Information in die Herstellung von Polypeptidketten zu Proteinen statt. Dieser Vorgang ist die sogenannte **Translation**. Entscheidendes Bindeglied ist dabei die tRNS (= transfer-RNS). Die verschiedenen tRNS-Bautypen besitzen jeweils ein spezifisches Basentriplett und eine jeweils dazu passende, locker angeheftete Aminosäure. Beispielsweise ist der Bautyp der tRNS mit dem Basentriplett GUU mit der Aminosäure Valin, eine anderer Bautyp mit dem

Basentriplett AAG mit der Aminosäure Lysin beladen (Abb. 4.6). Diese unterschiedlichen tRNS-Bautypen wandern zu der am Ribosom aufgespannten mRNS und fügen sich nach dem Prinzip der komplementären Basenkoppelung in die Sequenz der mRNA ein. Dadurch gelangen die verschiedenen Aminosäuremoleküle auf der tRNS in räumlichen Kontakt zueinander und verbinden sich zu einer Polypeptidkette. Auf diesem Weg werden die, alle Lebensvorgänge steuernden Enzyme synthetisiert. Die entladenen tRNS Moleküle lösen sich anschließend wieder von der mRNS und werden im Cytoplasma erneut mit der passenden Aminosäure bestückt.

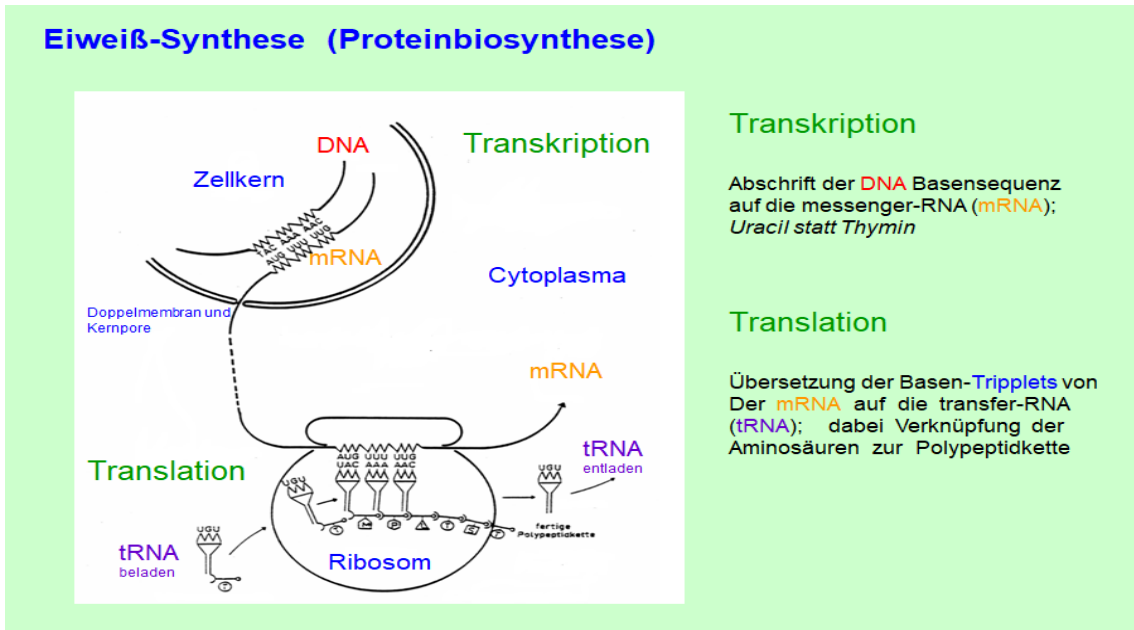


Abbildung 4.5: Ablauf der Protein-Biosynthese (verändert nach Schütt et al 1978)

Triplett-Codes der tRNA und zugeordnete Aminosäuren

		zweiter Buchstabe				
		U	C	A	G	
erster Buchstabe (5'-Ende)	U	UUU) Phe UUC) UUA) Leu UUG)	UCU) Ser UCC) UCA) UCG)	UAU) Tyr UAC) UAA stop UAG stop	UGU) Cys UGC) UGA stop UGG stop	U C A G
	C	CUU) Leu CUC) CUA) CUG)	CCU) Pro CCC) CCA) CCG)	CAU) His CAC) CAA) Gln CAG)	CGU) Arg CGC) CGA) CGG)	U C A G
	A	AUU) Ile AUC) AUA) Met AUG)	ACU) Thr ACC) ACA) ACG)	AAU) Asn AAC) AAA) Lys AAG)	AGU) Ser AGC) AGA) Arg AGG)	U C A G
	G	GUU) Val GUC) GUA) GUG)	GCU) Ala GCC) GCA) GCG)	GAU) Asp GAC) GAA) Glu GAG)	GGU) Gly GGC) GGA) GGG)	U C A G

Aminosäuren
Phe Phenylalanin, Leu Leucin, Ser Serin, Tyr Tyrosin, Pro Prolin, Cys Cystein, Trp Tryptophan, Ile Isoleucin, Met Methionin, Asp Asparginsäure

Abbildung 4.6: Verknüpfung zwischen den Triplett-Codes der tRNA und den zugeordneten Aminosäuren (Raven et al 2006)

Die Gegenüberstellung verschiedener Organismen zeigt die große Variationsbreite der genetischen Ausstattung. So weist die DNS des stäbchenförmigen Bakteriums *Escherchia coli* etwa 4,6 Mio. Basenpaare, die der Erbse (*Pisum sativum*) 5.000 Mio. und die des Menschen 3.400 Mio. Basenpaare auf. Ungeklärt ist bis heute, warum im menschlichen Genom vermutlich etwa 95% der gespeicherten genetischen Information nicht codierend, also funktionslos ist. Möglicherweise sind in diesem DNS-Anteil alte evolutionäre, nicht mehr gebrauchte und von Generation zu Generation durch ständiges Kopieren der DNS weitergegebene Merkmale enthalten. So treten beispielsweise bei Menschen sehr selten sogenannte Atavismen, wie Kiemenspalten oder Schwimnhäute auf.

4.3 Teilungskern, Arbeitskern

Im Lebenszyklus einer Zelle kann der Zellkern zwei verschiedene Aktivitätszustände einnehmen (Abb. 4.7):

- in der Phase des **Teilungskerns** bereitet die gesamte Zelle eine Zellteilung vor. Die fädige DNS wird durch Aufschraubung verkürzt, die kompakte Struktur der Chromosomen wird im Mikroskop deutlich sichtbar. Teilungskerne sind in den Zellen wachstumsfähiger Gewebe wie dem Kambium oder den Spross- und Wurzelvegetationspunkten zu finden.
- in der Phase des **Arbeitskerns** sind die Chromosomen entschraubt. Die DNS liegt als mikroskopisch nicht mehr sichtbarer Faden in der Karyolymphe. Die entsprechenden Zellen in beispielsweise photosynthetisch aktiven Geweben der Blätter weisen höchste physiologische und biochemische Aktivität auf.

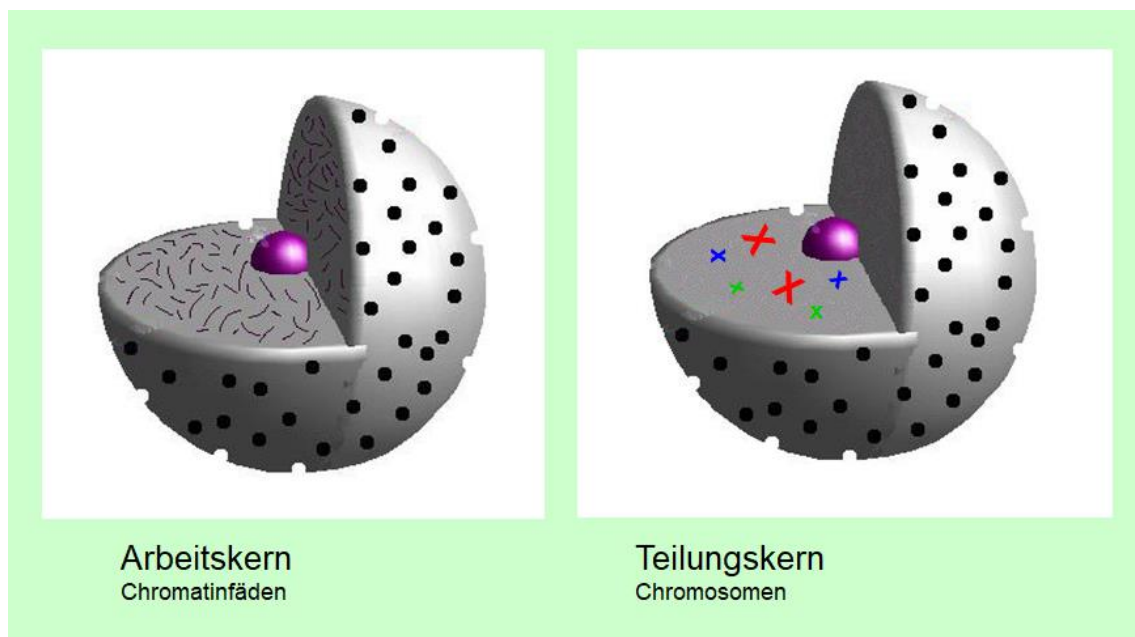


Abbildung 4.7: Unterschiede zwischen Arbeits- und Teilungskern (verändert nach wikipedia.org)

4.4 Chromosom, Chromosomensatz

Chromosomen sind die Transportform der genetischen Information im Teilungskern. Sie sind meist stäbchenförmig gebaut, in Form und Größe jedoch sehr variabel. Zumeist sind Chromosomen durch eine Einschnürung am **Zentromer** zweischenkelig. Jedes Chromosom weist jeweils zwei Spaltheilften, die sogenannten **Chromatiden** auf. Jedes Chromatid wiederum enthält einen DNS Faden. Spulenförmige Proteine, die Histone, dienen der Verpackung des DNS-Stranges (Abb. 4.8).

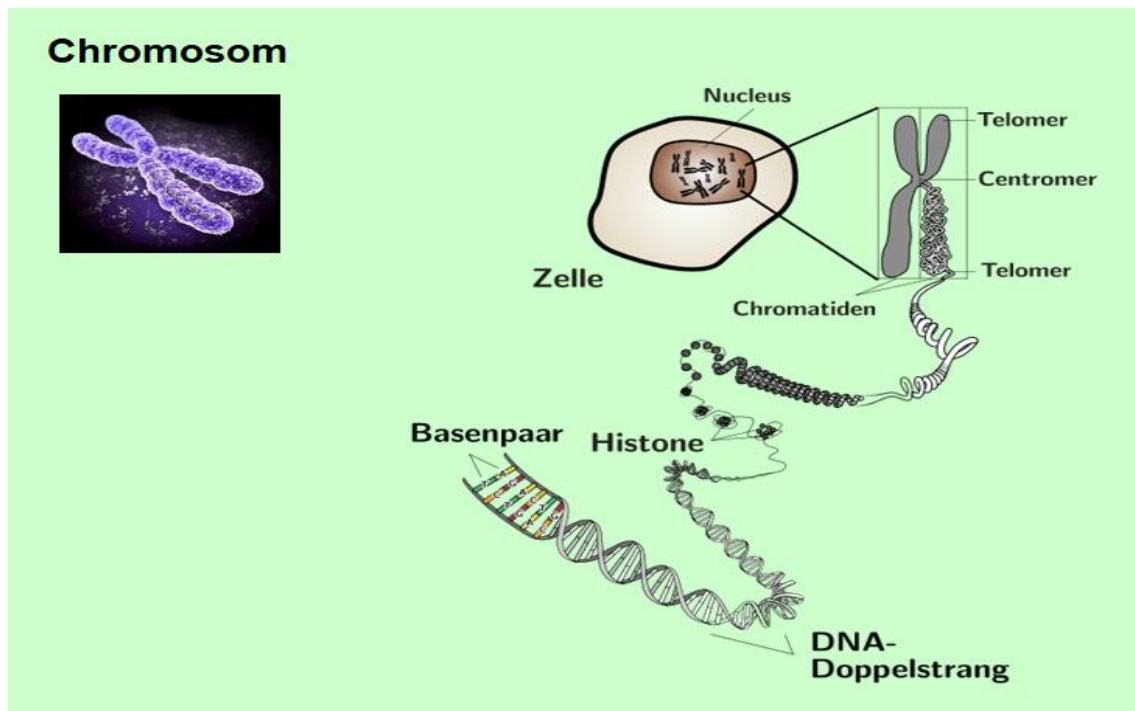
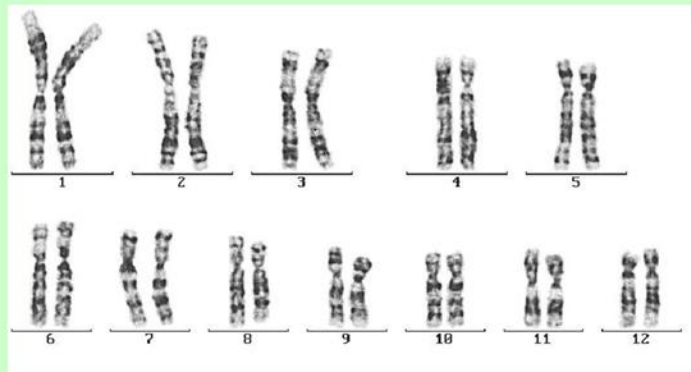


Abbildung 4.8: Feinbau eines Chromosoms (www.unvie.ac.at)

Die Summe aller Chromosomen in einer Zelle wird als **Chromosomensatz** bezeichnet (Abb. 4.9). Bei höheren Pflanzen besitzen alle **Körperzellen** (somatische Zellen) einen **doppelten** (= **diploiden**, Kurzschreibweise: **2n**) Chromosomensatz (Beispiele: Kiefer $2n=24$; Eiche $2n=24$, Esche $2n=46$; Frauenfarn $2n=164$; manche Pilzarten $2n=4$). Dabei sind in jeder Körperzelle immer zwei baugleiche Chromosomen (**homologe Chromosomen**) vorhanden. Jeweils eines der beiden Chromosomen eines Chromosomenpaares stammt aus der geschlechtlichen Vermehrung von der mütterlichen bzw. väterlichen Seite.

Geschlechtszellen (generative Zellen) weisen einen **halben** (**haploiden**, Kurzschreibweise: **n**) Chromosomensatz auf. Im Verlauf der geschlechtlichen Vermehrung entsteht bei der Befruchtung einer haploiden Eizelle mit einer haploiden Spermazelle ein diploider Embryo ($n + n = 2n$), der zu einem diploiden Organismus heranwächst.

Chromosomensatz



Diploider Chromosomensatz ($2n$) somatischer Zellen (Körperzellen) mit 12 Paaren **homologer** Chromosomen

Beispiele: Kiefer, Esche $2n = 24$; *Dryopteris filix* –mas $2n = 164$, Pilze $2n = 4$

Abbildung 4.9: Beispiel eines diploiden Chromosomensatzes (verändert nach Sitte et al 2002)

Alle Zellen eines Baumes, von den Wurzelspitzen über die Holzzellen des Stammes, der Rinde/Borke, Blätter oder Nadeln sind somit diploid ($2n$). Nur die in den Staubbeuteln gebildeten Pollen und die Zellen des Eiapparates im Fruchtknoten sind haploid (n).

4.5 Mitose, Meiose

Um sicherzustellen, dass die genetische Information in jeder Zelle eines Organismus identisch vorhanden ist, muss beim Wachstum einer Pflanze die Übertragung auf jede neue entstandene Zelle gewährleistet sein. Der entsprechende Teilungsvorgang somatischer Zellen wird als Mitose bezeichnet.

Mitose (Äquationsteilung)

In der mitotischen Zellteilung entstehen aus einer diploiden Mutterzelle zwei genetisch identische diploide Tochterzellen. Das Grundprinzip ist dabei die **Längsspaltung jedes Chromosoms in zwei Chromatidhälften** und die anschließende Verteilung je einer Hälfte auf die beiden Tochterkerne. Der Vorgang verläuft kontinuierlich, wird aber zur Veranschaulichung in verschiedene Phasen eingeteilt (Abb. 4.10):

- Prophase: Die Chromosomen schrauben sich auf, werden dadurch im Zellkern sichtbar. Ihre Längsteilung in Chromatiden ist erkennbar. Die Kernmembran löst sich auf

- Metaphase: Jedes Chromosom wird in zwei Chromatiden gespalten. Diese ordnen sich in der Zellmitte an der Äquatorialplatte an. Sogenannte

Spindelfasern werden gebildet, die am Zentromer der jeweiligen Chromatidenhälfte anhaften

- Anaphase: Die Chromatidenhälfte werden durch die Spindelfasern zu den gegenüberliegenden Polen gezogen

- Telophase: Die Chromatiden beginnen sich zu entschauben, die Kernmembran wird erneuert. In der Äquatorialebene wird eine neue Zellwand gebildet.

- Interphase: Phase zwischen zwei Zellteilungen, in der die halbierten Bestandteile, insbesondere der genetischen Substanz verdoppelt werden (Dauer ca. 6-12 Stunden).

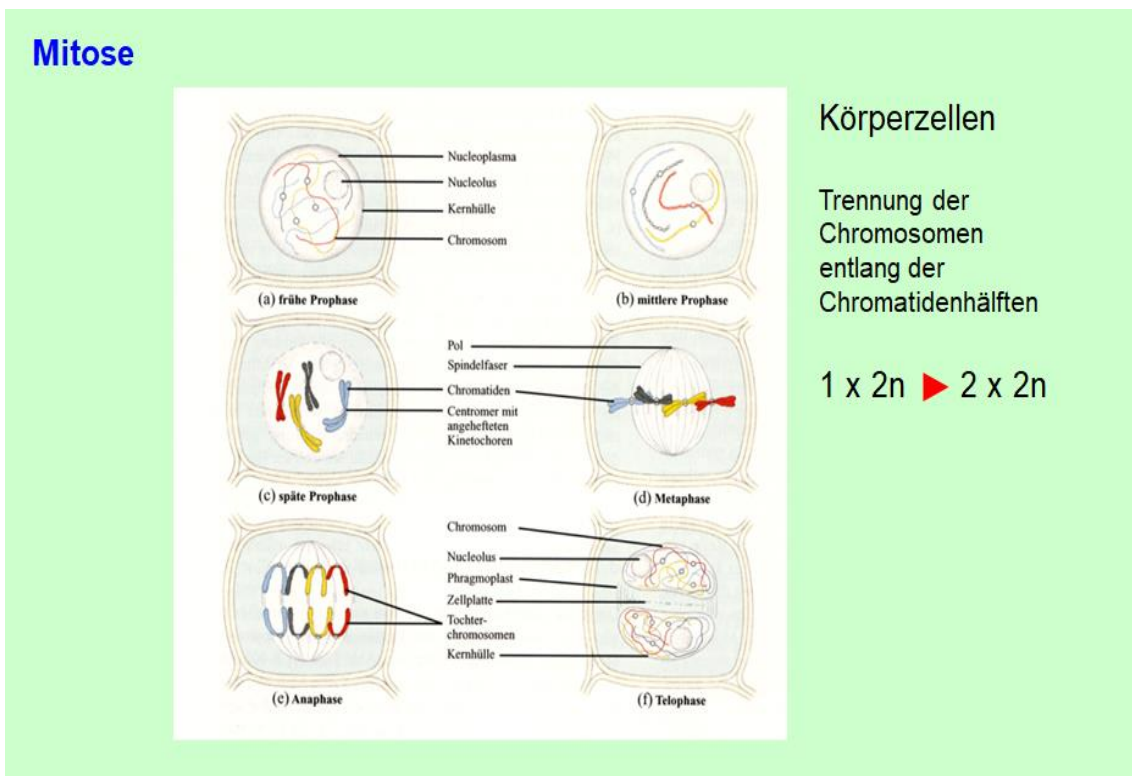


Abbildung 4.10: Ablauf einer mitotischen Zellteilung (Raven et al 2006)

Der entscheidende chromosomenbezogene Vorgang in der Mitose ist die identische Replikation der DNA, die unter Längsspaltung der Chromosomen zur Chromosomenverdopplung führt.

Dieser Vorgang ist doch mehrere Reaktionsschritte gekennzeichnet (Abb. 4.11): Mehrere Enzyme glätten zunächst die Doppelhelix und trennen die Wasserstoffbrücken reißverschlussartig zwischen den komplementären Basen auf (Topoisomerase, Helicase). Die offenliegenden Abschnitte werden nunmehr mit Hilfe weiterer Enzyme (DNS-Polymerase) durch das Einfügen komplementärer Einzel-Nukleotide oder längerer Nukleotidbausteine, sogenannter Okazaki-Fragmente (bei höheren Pflanzen bis zu 200 Nukleotide lang), zu zwei DNS-Strängen ergänzt.

DNA-Replikation

Enzymatische Steuerung der identischen Replikation

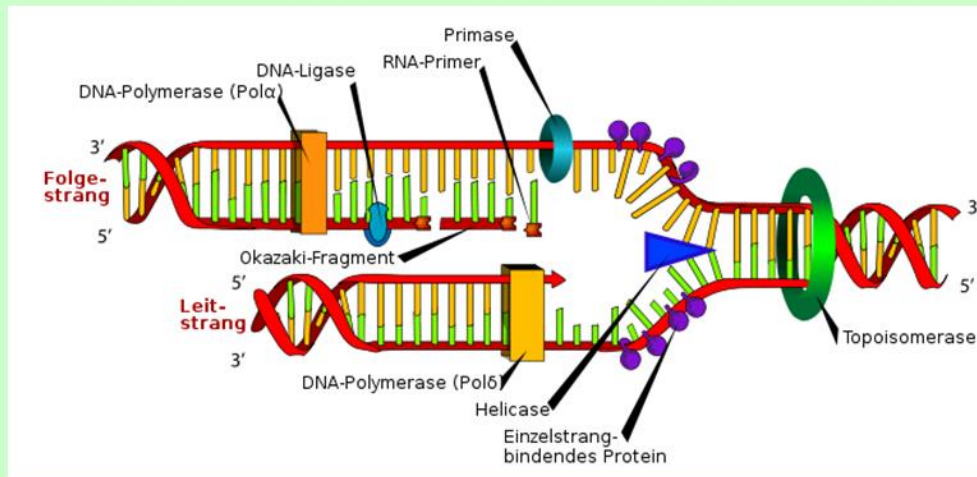


Abbildung 4.11: Enzymatische Steuerung der DNA-Replikation (www.wikipedia.org)

Um zu vermeiden, dass bei der sexuellen Fortpflanzung, wenn weibliche und männliche Gameten miteinander verschmelzen auch immer eine Verdopplung der Chromosomenzahl stattfindet, muss bei der Bildung pflanzlicher Geschlechtszellen grundsätzlich eine Reduzierung des Chromosomensatzes stattfinden. Sowohl bei der Entstehung der Pollen in den Staubblättern, als auch bei der Entstehung der Eizelle in der Samenanlage vollzieht sich die Reduktion des diploiden auf den haploiden Chromosomensatz. Dieser Teilungsvorgang wird als Meiose bezeichnet.

Meiose (Reduktionsteilung)

In der meiotischen Zellteilung entstehen aus einer diploiden Mutterzelle in zwei nacheinander geschalteten Reifeteilungen vier haploide Tochterzellen. Entscheidender Teilschritt ist dabei die zufällige Trennung und damit Durchmischung der homologen Chromosomen.

Für das Gesamtverständnis ist folgender Entwicklungsweg wesentlich: aus der Verschmelzung einer haploiden Eizelle mit der beispielhaften Chromosomenausstattung X,Y,Z und einem haploiden Pollenkern mit den Chromosomen **X,Y,Z** entsteht zunächst ein diploider Pflanzenembryo mit den homologen Chromosomenpaaren **XX,YY,ZZ**. Der Chromosomensatz jeder somatischen Zelle besteht also zur Hälfte aus mütterlichen und väterlichen Chromosomen. Dieser Embryo wächst zu einer diploiden Pflanze heran. Bei der Bildung haploider Eizellen und Pollen im Blütenbereich wird nunmehr nicht nur der Chromosomensatz halbiert, sondern noch entscheidender ist die Tatsache, dass die **Chromosomen zufällig auf die neuen Zellen** verteilt werden. Nach dem Zufallsprinzip werden somit haploide Geschlechtszellen der Varianten

X,Y,Z - X,Y,Z oder X,Y,Z - X,Y,Z oder X,Y,Z - X,Y,Z gebildet. Nur die ersten beiden Varianten entsprechen dabei der ursprünglichen genetischen Ausstattung der beiden Elternteile. In den anderen Varianten sind die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in den neuen Geschlechtszellen zufällig gemischt.

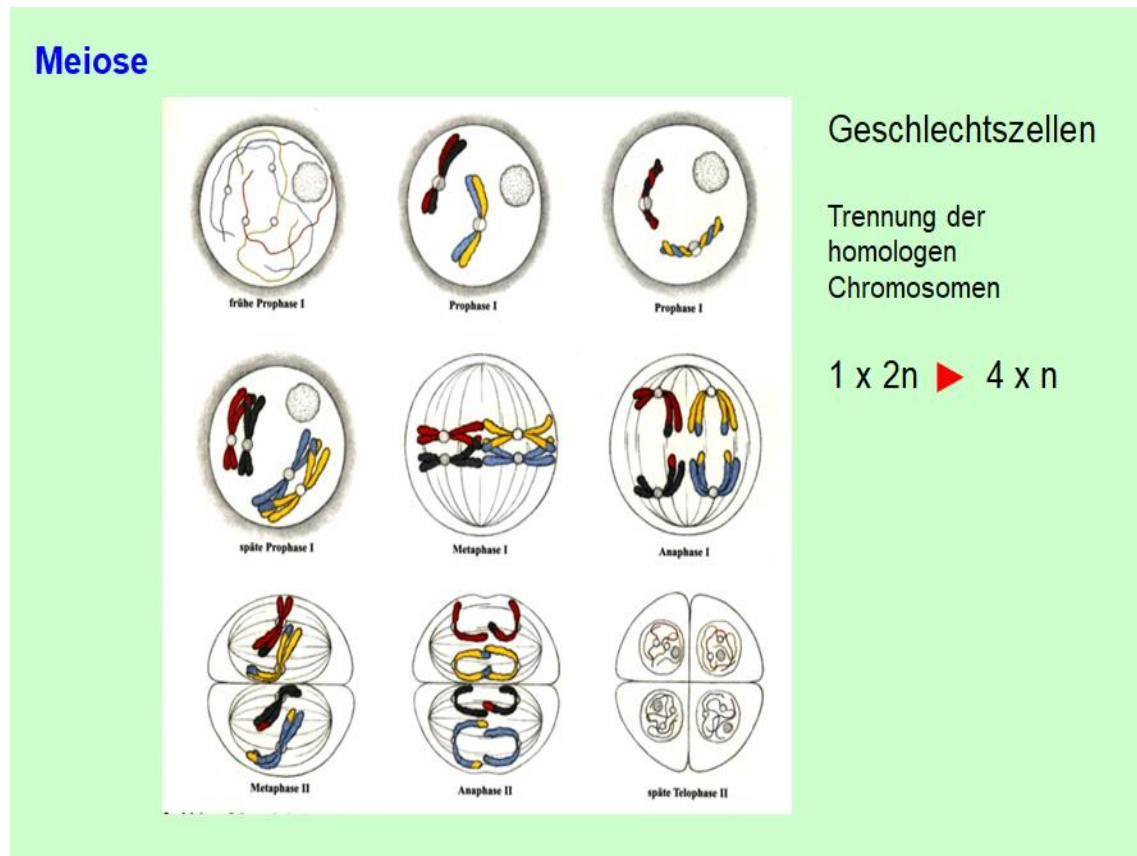


Abbildung 4.12: Ablauf einer meiotischen Zellteilung (Raven et al 2006)

Der Ablauf der **Meiose** ist in mehrere Teilschritte gegliedert (Abb. 4.12):

1. Reifeteilung

Diese erste Phase dauert im Unterschied zur Mitose Wochen bis Monate. Zunächst werden die DNS-Fäden zu Chromosomen aufgeschraubt (Leptotän) und die Homologen lagern sich paarweise zusammen (Zygotän). Mit dem Abschluss der Parallellagerung ist auch jedes Chromosom längsgeteilt, die vier Chromatiden liegen dabei nebeneinander (Pachytän). Anschließend lösen sich die Chromosomenpaare wieder voneinander. An Stellen besonders intensiver Chromatidenüberlagerung ist die Trennung jedoch verzögert. Die Chromatiden können hier zerbrechen und über Kreuz wieder verheilen (**crossing over, Chiasma Bildung**). Dadurch findet ein Genaustausch zwischen väterlichen und mütterlichen homologen Chromosomen statt. Durch anschließende Kontraktion verkürzen sich die Chromosomen weiter und verteilen sich regelmäßig an der Kernmembran (Prophase).

Die folgenden beiden Schritte sind sehr ähnlich den entsprechenden Vorgängen in der Mitose. Zunächst ordnen sich die Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran in der Äquatorialebene an. Die Kernspindel wird sichtbar und die Chromosomen werden durch den Kernspindelapparat getrennt. Dabei wandern jeweils ganze Chromosomen zu den entgegengesetzten Polen. Die Verteilung des jeweils väterlichen und mütterlichen Chromosoms ist rein zufällig und führt zu einer Umordnung des Genoms (Meta- und Anaphase). Nach teilweiser Entschraubung der Chromosomen und kurzer Ruhephase (Telophase und Interkinese) ist der Chromosomensatz pro Kern nunmehr halbiert.

2. Reifeteilung

Die zweite Phase läuft wie eine normale Mitose ab. Aus den zwei haploiden Zellen der ersten Reifeteilung entstehen vier haploide Geschlechtszellen.

Zusammenfassend betrachtet sind im Lebenszyklus einer Pflanze zwei getrennte, jedoch unmittelbar miteinander verbundene Phasen identifizierbar. Mitotische Zellteilungen bilden die Grundlage des Pflanzenwachstums (Diplophase). In den Blüten finden meiotische Zellteilungen statt, die haploide Geschlechtszellen hervorbringen (Haplophase). Durch die Befruchtung entstehen im Samen wiederum diploide Embryonen (Abb. 4.13)

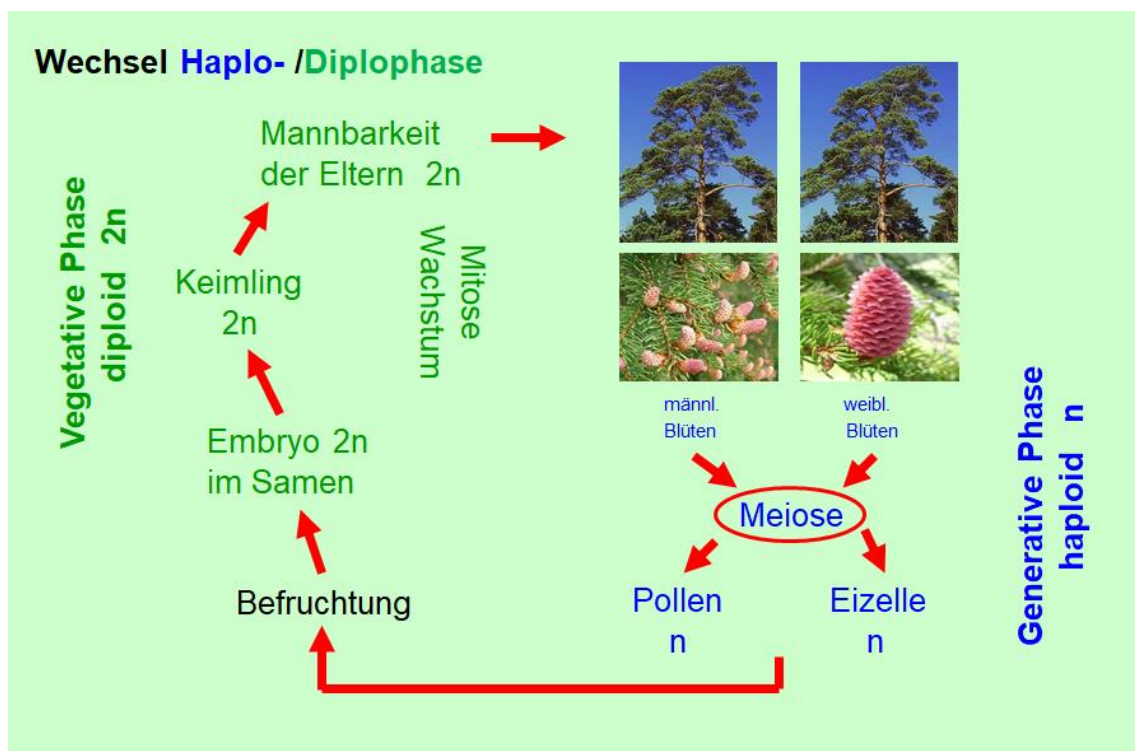


Abbildung. 4.13: Wechsel zwischen Haplo- und Diplophase im Lebenszyklus

4.6 Vererbung

Jedes **Gen** (Erbanlage, Grundeinheit der auf den Chromosomen lokalisierten Erbinformation als begrenzter Abschnitt auf der DNS) ist in einer diploiden Zelle doppelt vorhanden. Auf jedem der beiden homologen Chromosomen einmal. Diese Genpaare werden als **Allele** bezeichnet. Sind diese beiden Gene gleich, so bezeichnet man sie als reinerbig (**homozygot**), sind sie verschieden, als gemischerbig (**heterozygot**) (Abb. 4.14).

Ist beispielsweise auf dem väterlichen (P= paternal) und dem mütterlichen (M = maternal) homologen Chromosom jeweils die Blütenfarbe rot codiert, so werden alle Pflanzen der Nachfolgegeneration (F1) rot blühen. Sind die Codierungen unterschiedlich, beispielsweise P: rote Blütenfarbe, M: blaue Blütenfarbe dann ist der Erbgang heterozygot. In der F1-Generation können dann unterschiedlich Blütenfarben auftreten. Dominiert das Gen „Rote Blütenfarbe“ über das Gen „Blaue Blütenfarbe“ so werden alle Mitglieder der F1-Generation rot blühen, das Gen „Blaue Blütenfarbe“ wird unterdrückt. Bei einer Dominanz des Gens „Blaue Blütenfarbe“ gilt die umgekehrte Variante. Sind beide Gene gleichwertig, so handelt es sich um einen intermediären Erbgang. Die Blütenfarbe in der F1-Generation ist dann die Mischfarbe lila.

In den folgenden Generationen findet eine Aufspaltung der Merkmale statt. Die entsprechenden Vorgänge sind in den Mendel'schen Vererbungsregeln beschrieben.

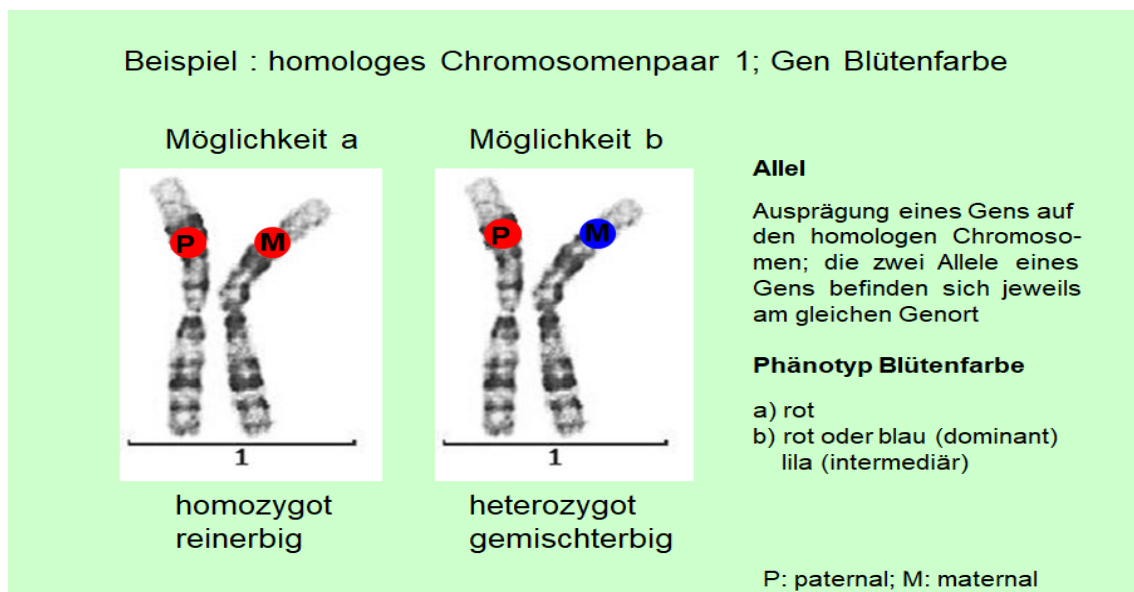


Abbildung 4.14: Homo- und heterozygote Vererbung

Vererbungsvorgänge sind nicht ausschließlich auf den Zellkern bzw. die Chromosomen beschränkt. Vielmehr ist bei Pflanzen eine sogenannte **extrachromosomale Vererbung** an die Plastiden und die Mitochondrien gekoppelt. Das in den Plastiden enthaltene Erbgut wird als Plastom, das in den Mitochondrien enthaltene als Chondriom bezeichnet (Plastom und

Chondriom zusammen bilden das Plasmon). Beide folgen nicht den Mendel'schen Vererbungsregeln, sind aber bei vielen Samenpflanzen beispielsweise für die Vererbung der Panaschierung, einer weiß-grünen Blattzeichnung, verantwortlich.

4.7 Mutation

Neben der zufälligen Neukombination der Chromosomen und dem crossing-over in der Meiose (Abb. 4.15) sind sprunghafte, zufällige Veränderungen des Erbgutes sogenannte Mutationen die Grundlage für die Entstehung neuer Genotypen. Mutationen verlaufen ungerichtet, sind allerdings in ihrer Wirkung auf den Organismus meist negativ. Bekannte Beispiele bei Gehölzen sind Trauerwuchs, Korkenzieherwuchs oder Schlitzblättrigkeit. Mutationen können durch Fehler in der Meiose oder unter anderem durch UV- oder Röntgen-Strahlung, Umweltgifte wie Dioxine, Benzol oder Pestizide verursacht werden.

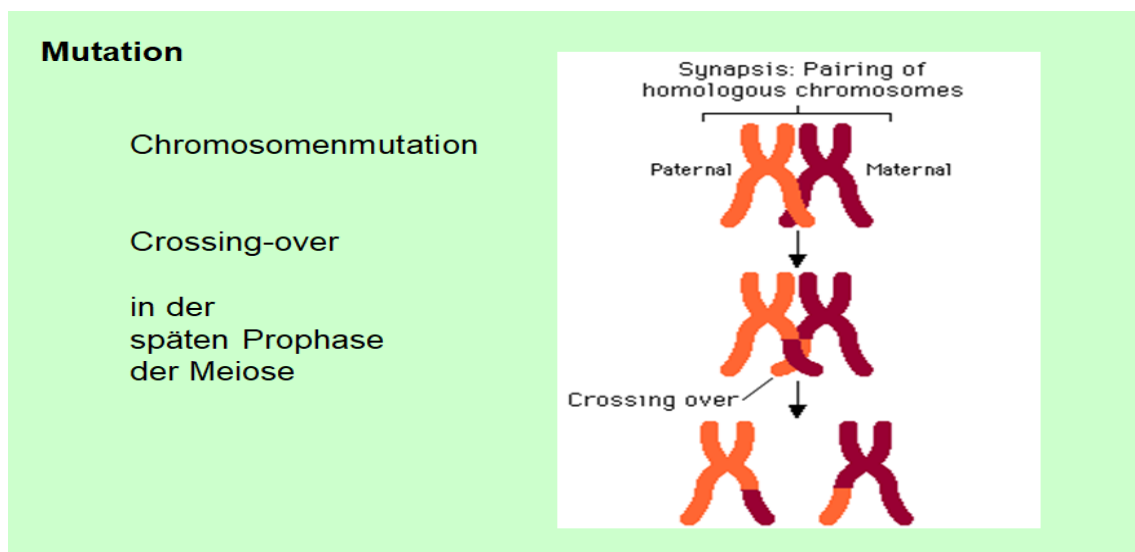


Abbildung 4.15: Crossing-over homologer Chromosomen in der Meiose (www.wikipedia.org)

Je nach Umfang des betroffenen Erbmaterials unterscheidet man:

- **Genom-Mutation:** Veränderungen in der Chromosomenzahl. Das Fehlen oder die Überzähligkeit eines einzelnen Chromosoms wird als Aneuploide bezeichnet. **Polyplodie** ($3n = \text{triploid}$ $4n = \text{tetraploid}$ etc.) umfasst die Vervielfachung des gesamten Chromosomensatzes. Die Ursachen liegen in Störungen beim Aufbau des Spindelapparates in der Meiose. Unter natürlichen Bedingungen treten Genom-Mutationen bei Bäumen sehr selten auf. Bekanntes Beispiel ist die außerordentlich wüchsige triploide Gigas-Aspe.
- **Chromosomen-Mutation:** Veränderungen im Chromosomenaufbau (Abb. 4.16). Geht ein Mittelstück am Chromosom verloren, so wird er als **Deletion** bezeichnet. Bei der **Duplikation** wird ein Chromosomenabschnitt zwischen

zwei homologen Chromosomen verdoppelt, bei der **Translokation** findet eine Übertragung von Bruchstücken zwischen nicht homologen Chromosomen statt. **Inversion** bedeutet, dass Bruchstücke an einem Chromosom seitenverkehrt wieder eingebaut werden.

- **Gen-Mutation**: Veränderungen an einem kurzen DNS Abschnitt.

Wird nur eine Base eines Mononukleotids verändert, fällt aus oder wird verdoppelt, spricht man von einer **Punkt-Mutation** eines Gens. **Block-Mutationen** umfassen größere Abschnitte, indem entweder mehrere Punkt-Mutationen auftreten oder die Ableserichtung des Gens verschoben und damit verfälscht wird. Gen Mutationen können beispielsweise Merkmalsausprägungen an Blättern, Blüten, Früchten und Samen betreffen, treten aber selten deutlich in Erscheinung.

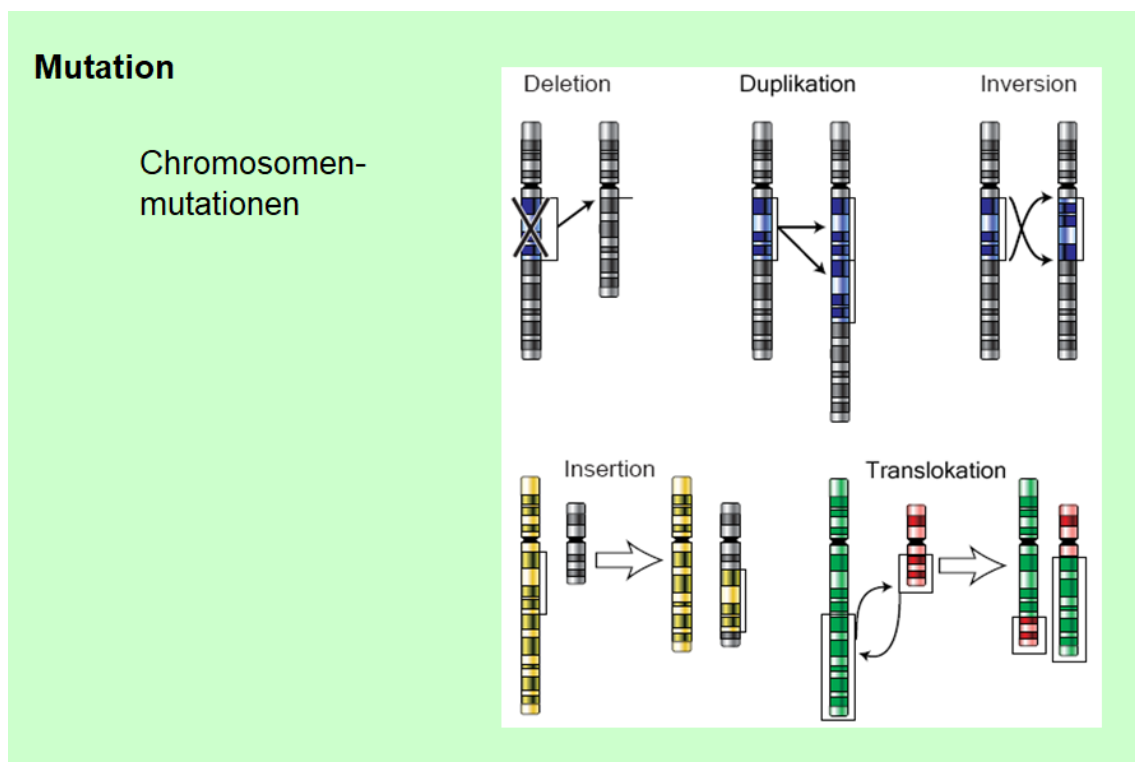


Abbildung 4.16: Beispiele für Chromosomenmutationen (www.wikipedia.org)

Die Ausprägung eines Merkmals ist nicht allein durch die Erbanlagen bestimmt, sondern wird auch deutlich von der Umwelt beeinflusst und überlagert. Der **Genotyp** bezeichnet in diesem Zusammenhang die Summe aller Erbanlagen eines Individuums, der **Phänotyp** im Unterschied dazu das äußere Erscheinungsbild. Dies bedeutet, dass Pflanzen mit dem gleichen Phänotyp durchaus verschiedene genetische Anlagen (Genotypen) besitzen können. Pflanzen mit dem gleichen Genotyp können in ihrem Aussehen (Phänotyp) deutlich voneinander abweichen.

Umfangreiche molekulargenetische Untersuchungen haben gezeigt, dass die zufällige Durchmischung der homologen Chromosomenpaare und Crossing-

over in der Meiose, ebenso wie Mutationen von entscheidend für die Entstehung neuer Genotypen und damit für die evolutionsbiologische Entwicklung sind (Abb. 4.17).

- Crossing over in der Prophase der Meiose

Geschätzte Häufigkeit: 2-3 x / homologes Chromosomenpaar / Meiose

- zufällige Durchmischung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen (homologen Chromosomenpaare) in der Anaphase der Meiose

bei 23 Chromosomen-Paaren: $2^{23} = 8$ Millionen genetisch unterschiedliche Eizellen; bei Zygotenbildung = Verschmelzung von weiblicher und männlicher Geschlechtszelle = $2^{23} \times 2^{23}$ genetisch unterschiedliche Individuen

- Mutationen

häufig, zufällig; letal – indifferent – wuchssteigernd (3n Gigas-Aspe)

Abbildung 4.17: Evolutionsbiologisch bedeutsame Vorgänge für die Entstehung neuer Genotypen

5. Gewebe

Der anatomische Aufbau der Grundorgane höherer Pflanzen ist durch die Gliederung und Differenzierung in verschiedene Gewebesysteme, mit jeweils unterschiedlichen Funktionen gekennzeichnet.

Definition Gewebe:

Verband gleichartiger Zellen, die im Gesamtorganismus eine bestimmte Funktion erfüllen

Je höher ein Organismus entwickelt ist, desto stärker ist seine Differenzierung in verschiedene Gewebetypen. Bei vielen Algen-Arten kann jede Zelle des Vegetationskörpers alle Lebensfunktionen übernehmen. Im Unterschied dazu besitzen die höchstorganisierten Samenpflanzen eine Gliederung in Bildungs- und Dauergewebe.

Bildungsgewebe, sogenannte **Meristeme**, dienen unmittelbar dem Wachstum der Pflanze. Durch mitotische Zellteilungen in speziellen, teilungsfähigen Zellkomplexen werden fortlaufend Körperzellen gebildet (Abb. 5.1).

Dauergewebe gehen aus embryonalen Meristemzellen durch Zellwachstum hervor. Es handelt sich um zumeist ausdifferenzierte Zellkomplexe, die auf bestimmte Funktionen/Leistungen spezialisiert sind. Zellen der Dauergewebe sind teilungsinaktiv.

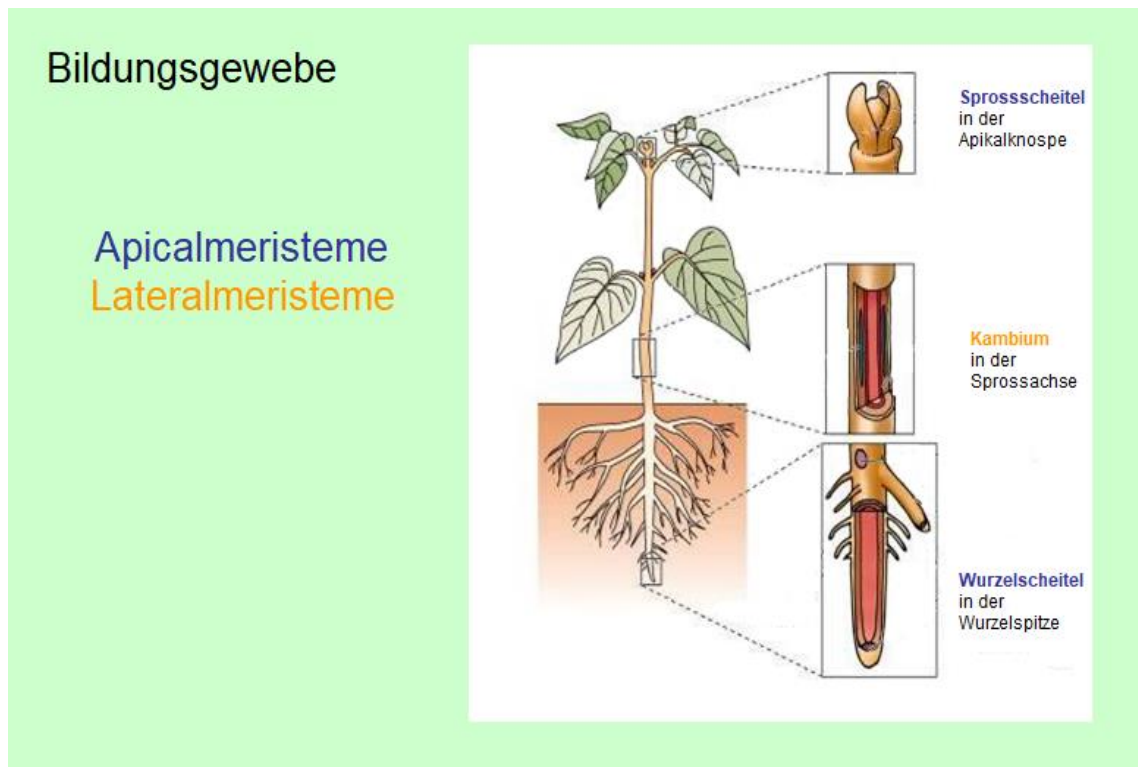


Abbildung. 5.1: Lage der Spitzen- und Seitenmeristeme am Pflanzenkörper (verändert nach Sinauer Associates Inc. 1998)

5.1. Bildungsgewebe (Meristeme)

Bereits am Embryo im Samen ist die Differenzierung in Sprosspol und Wurzelpol erkennbar. Diese Pole stellen teilungsaktive meristematische Zellgruppen dar, die das Wachstum der Pflanze zunächst durch Zellvermehrung initiieren. Generell kennzeichnendes Merkmal für Meristeme sind dünnwandige, kleine, plasmareiche Zellen. Die zellulosearmen Zellwände benachbarter Zellen liegen dicht nebeneinander, Zellzwischenräume (Interzellularen) fehlen und Vakuolen - soweit vorhanden - sind klein. In diese Zellkomplexe sind sogenannte Stammzellen (= Initialzellen) eingebettet. Je nach der Lage im Pflanzenkörper unterscheidet man zwischen Spitzen- und Seitenmeristemen.

5.1.1 Spitzenmeristeme (Apicalmeristeme)

Häufig auch als **Vegetationspunkte** bezeichnet, liegen Apicalmeristeme jeweils an der Spitze jeder Sprossachse und Feinwurzel.

Sprossscheitel / Sprossvegetationspunkt:

Bei den höher entwickelten Pflanzen ist der Sprossscheitel in die beiden Initialengruppen der **Tunica-** und **Corpus-Initialen** gegliedert (Abb. 5.2)

Unmittelbar an der Spitze und im peripheren Bereich liegt die Gruppe der Tunica-Initialen (lat.: Hemd, Haut). Sie ist häufig aus zwei Zellschichten aufgebaut, in denen die Zellteilungen zunächst nur senkrecht zur Oberfläche des Sprosses verlaufen (Antiklinalteilungen). Aus der Tunica geht das erste Abschlussgewebe des Sprosses, die sogenannte **Epidermis** und die **Blattanlagen** (Blattprimordien) hervor. Entscheidend für das weiterführende Verständnis ist, dass mit dem Dickenwachstum des Sprosses die Epidermis sehr bald aufreißt und rechtzeitig durch ein zweites Abschlussgewebe, das **Periderm** ersetzt wird. Auch die Entstehung der Blattanlagen aus den oberflächlichen Tunica-Initialen hat weitreichende Folgen. Da Knospen immer nur in den Achseln der Blattstiele vorkommen können, so sind diese und damit die daraus hervorgehenden Seitenverzweigungen des nächsten Jahres an der Oberfläche, das heißt **exogen** am Sprossscheitel angelegt.

Direkt unter den Tunica-Initialen liegen die Corpus-Initialen. Die Zellteilungen verlaufen hier senkrecht, waagrecht und schräg zur Oberfläche. Dies führt zu einer deutlichen Volumenzunahme und baut den eigentlichen primären Pflanzenkörper (Corpus) auf.

Bei Gehölzen ist der Bereich des primären Sprosswachstums auf wenige Millimeter unmittelbar an der Sprossspitze begrenzt.

Direkt im Anschluss an die Corpusinitialen setzt der Bereich der Gewebedifferenzierung ein. Das Flankenmeristem liegt der Tunica an und bildet später die primäre Rinde. Das Rippenmeristem bildet den eigentlichen Markbereich mit Grund- und Leitgeweben.

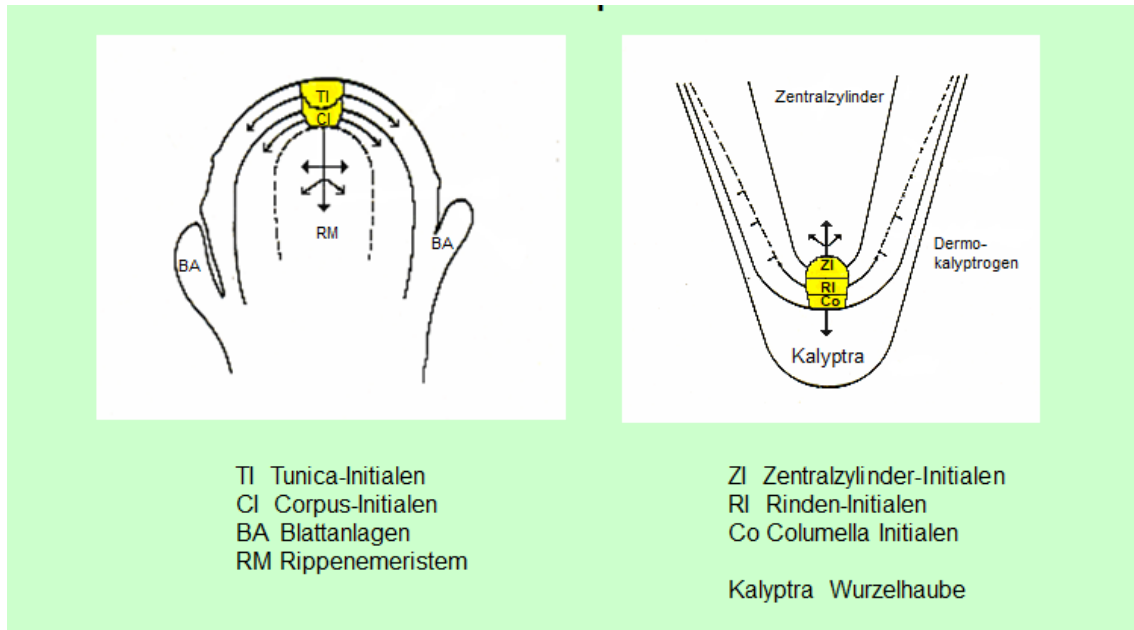


Abbildung. 5.2: Anatomische Struktur von Spross- (links) und Wurzelscheitel (rechts) (verändert Schütt et al 1978)

Wurzelscheitel / Wurzelvegetationspunkt:

Der Wurzelscheitel höherer Pflanzen weist deutliche Unterschiede zum Sprossscheitel auf (Abb. 5.2). Er ist von einer **Wurzelhaube** (Calyptra) umgeben. Diese wird zumeist durch die an der Spitze liegenden **Columella-Initialen** gebildet und besteht aus sich ablösenden, verschleimenden, kurzlebigen Zellen, die die Wurzelspitze schützend umhüllen. Sie erleichtert als „Schmiermittel“ das Vordringen der Wurzel im Boden und schützt die Wurzelspitze vor Verletzungen.

Nach innen hin schließen die **Rindeninitialen** an. Sie bauen das erste Abschlussgewebe der Feinwurzeln, die sogenannte **Rhizodermis** und die gesamte Wurzelrinde auf. Die Zentralzylinderinitialen entwickeln die verschiedenen inneren Gewebeschichten.

Im Unterschied zu oberirdischen Sprossachsen sind Wurzeln stets blattlos. Entsprechende an der Oberfläche liegende Primordien-Strukturen von Blättern und nachfolgenden Knospen fehlen. Die Bildung von Seitenwurzeln muss daher aus innenliegenden Gewebebereichen, also **endogen** (vgl. Sprossscheitel) erfolgen.

5.1.2 Seitenmeristem (Lateralmeristem / Kambium)

Das **Kambium** ist die bei höheren Pflanzen für das **sekundäre Dickenwachstum**, bei Bäumen und Sträuchern also für die den Aufbau des Holzkörpers zuständig. Es entsteht bereits unmittelbar unter den Initialengruppen des Sprossscheitel und ist im Querschnitt ringförmig, bei

räumlicher Betrachtung in allen Sprossachsen von Stamm, Ästen und Zweigen als dünne, zumeist nur eine Zellschicht dicke Haut ausgebildet (Abb. 5.3).

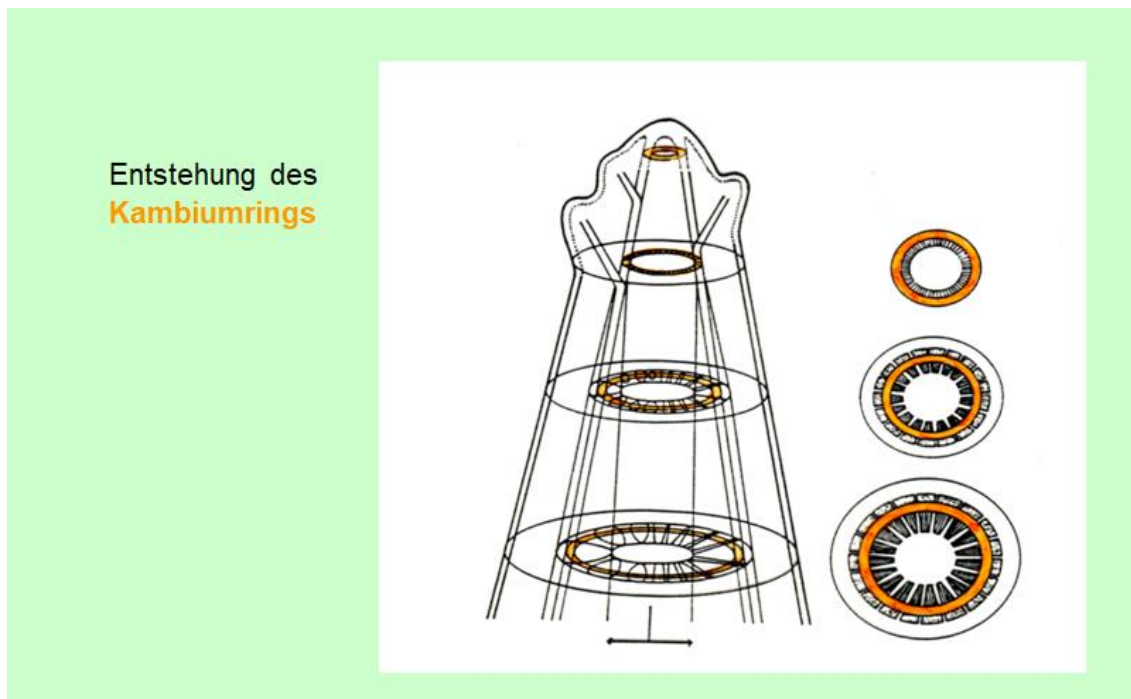


Abbildung. 5.3: Bildung des Kambiumrings im Sprosskegel (verändert nach Schütt et al 1978)

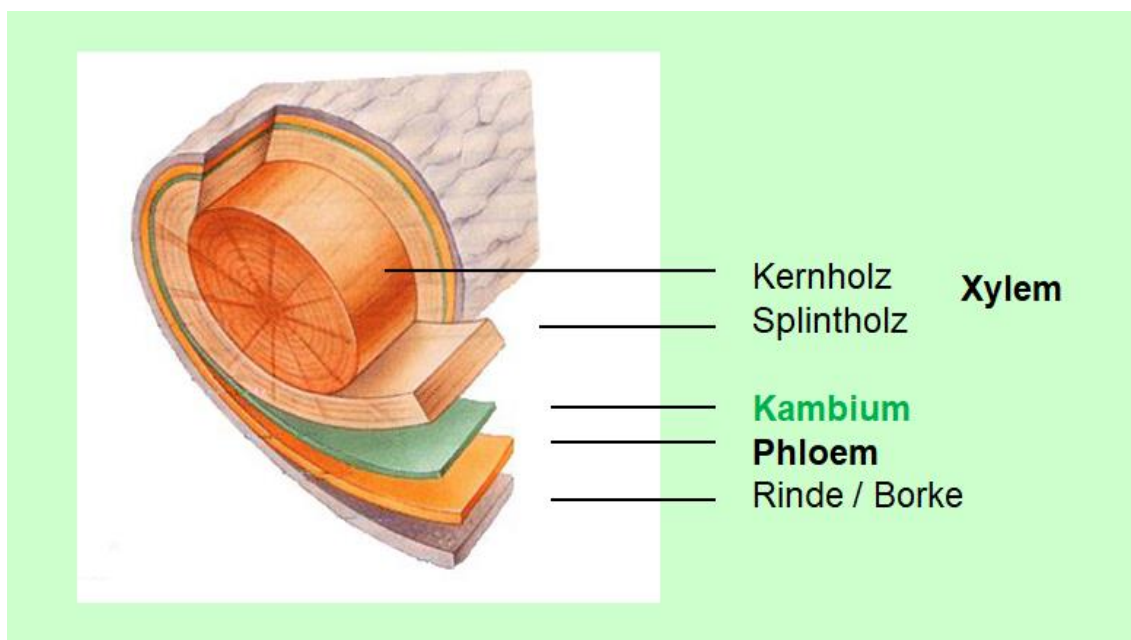


Abbildung. 5.4: Anatomischer Aufbau des Stammquerschnitts (www. uni-duesseldorf.de; verändert nach Sinauer Associates Inc. 1998)

Die Zellen des Kambiums sind langgestreckt, an den Enden zugespitzt, relativ groß bis etwa 5mm lang, dünnwandig und plasmareich. Der Kambiumring -

somit jede einzelne Kambiumzelle - gliedert abwechselnd nach innen und außen neue Zellen ab. Diese nach zwei Seiten gerichtete Teilungsaktivität wird als **dipleurisch** bezeichnet (Abb. 5.5).

Die Gesamtheit der nach innen abgegebenen Zellen, bildet den **Holzteil (Xylem)**, die nach außen abgegebenen Zellen den **Bast (Phloem)**. Das Phloem dient dem **Assimilattransport** von den Blättern über die Äste, den Stamm bis zu den Wurzeln. Im Xylem findet in umgekehrter Richtung der **Wassertransport** statt. Xylemzellen haben nur eine begrenzte Funktionsdauer. Daher werden in älteren Sprossachsen die inneren Gewebebereiche des Xylems durch Stoffeinlagerungen und Oxidationsprozesse in **Kernholz** umgewandelt. Der äußere, bei zahlreichen Baumarten hellere, wasserleitende Xylemteil wird als **Splintholz** bezeichnet (Abb. 5.4).

Als Folge des sekundären Dickenwachstums nimmt der Durchmesser der Sprossachsen stetig zu. Unter dem Einfluss des Jahreszeitenklimas entstehen Jahrringe. Um diesen Zuwachs auszugleichen und den Ringschluss aufrecht zu erhalten, müssen sich Kambiumzellen auch in radialer Richtung teilen.

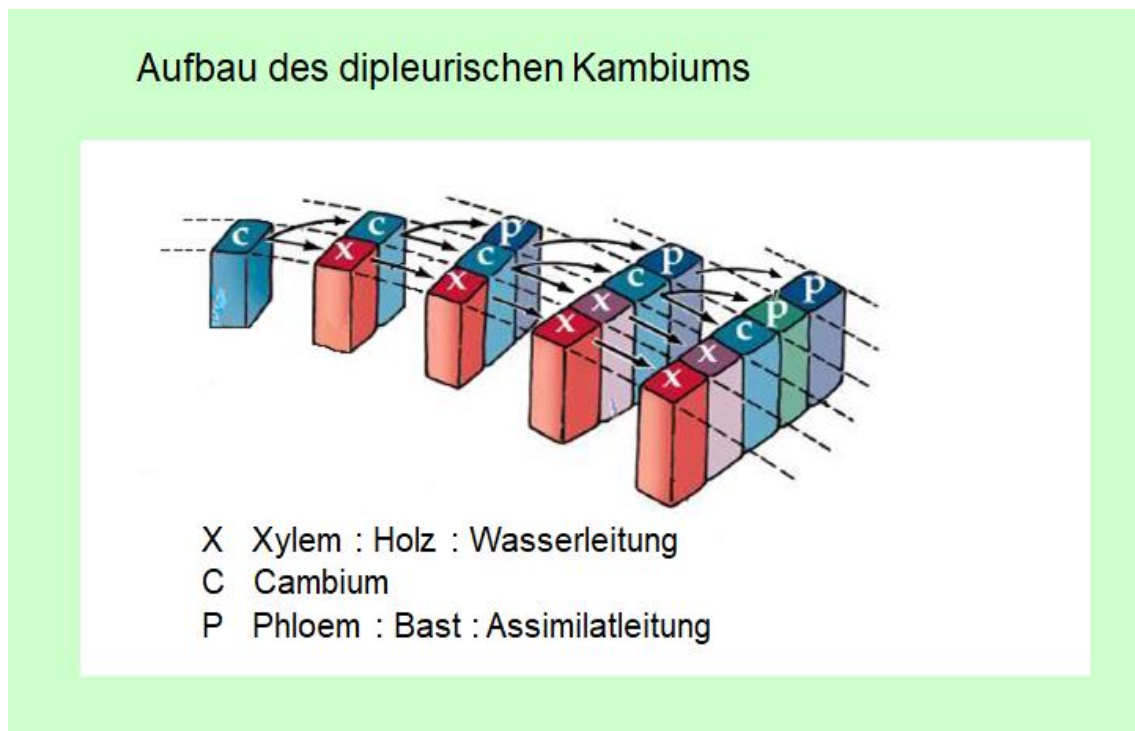


Abb. 5.5: Abbildung: Aufbau und Funktion des Kambiums (www. uni-duesseldorf.de; verändert nach Sinauer Associates Inc. 1998)

5.1.3 Restmeristeme / Interkalare Meristeme

In manchen vollständig ausdifferenzierten Geweben bleiben einige Zellkomplexe im embryonalen Zustand erhalten. Diese werden als **Restmeristeme** bezeichnet. Sie können bei Bedarf wieder teilungsaktiv werden.

Die meisten Gehölze besitzen an der Basis der Jahrestriebe sogenannte **schlafende Knospen** (Proventivknospen, vgl. Abb. 2.30). Diese dienen als Organreserve und können noch viele Jahre nach ihrer Anlage zu neuen Jahrestrieben auswachsen. Restmeristeme an der Knospenbasis verhindern, dass diese Proventivknospen durch das sekundäre Dickenwachstum in den Stamm einwachsen.

Teilungsfähige Zellkomplexe an den Kurztrieben der Kiefernarten verhindern ebenfalls, dass die Nadeln vom Holzteil überwachsen werden.

Bei der Mistel verhindern teilungsaktive Zellkomplexe am Übergang zwischen Saugwurzeln und Spross, dass der Halbschmarotzer durch das Dickenwachstum der Äste abgesprengt wird.

Restmeristeme an der Basis der Knoten von Grashalmen ermöglichen ein Wiederaufrichten der Sprossachsen beispielsweise nach Unwettern.



Abb. 5.6: Abbildung: Beispiele für Restmeristeme (www.wikipedia.org)

5.2 Dauergewebe

An den durch die Meristeme neu gebildeten Zellen setzen bald Differenzierungsvorgänge ein. Beim Übergang zu Dauergewebe findet zunächst eine deutliche Zellvergrößerung, vor allem durch die Ausweitung der Zentralvakuole statt. In den meisten Dauergeweben mit Ausnahme einiger Abschlussgewebe grenzen die Zellen nicht mehr lückenlos aneinander. Es entstehen sogenannte Interzellularen (Zellzwischenräume). Je nach Gewebetyp ist die Intensität der

Interzellularenbildung sehr variabel. In Dauergeweben findet in der Regel keine Zellteilung mehr statt. Die Zellen sind nicht mehr wachstumsfähig und in vielen Fällen, wie etwa im Xylem, abgestorben.

Wesentliche Dauer-Gewebetypen sind:

5.2.1 Parenchym / Grundgewebe

Der sehr breit gefasste Begriff „Parenchym“ beschreibt ein zumeist undifferenziertes Füllgewebe zwischen spezialisierten Geweben. Es nimmt bei den Krautpflanzen den größten Teil des Pflanzenkörpers ein. Je nach Funktion unterscheidet man:

- **Speicherparenchym**: beispielsweise als Nährgewebe in Samen oder im Holzkörper in Form der Holzstrahlen. Es übernimmt die Einlagerung organischer Reservestoffe.

- **Hydrenchym**: spezialisiertes Gewebe zur Wasserspeicherung bei verschiedenen Pflanzenarten auf sehr trockenen Standorten. Das Wasser wird in deutlich vergrößerte Parenchymzellen gespeichert.

- **Aerenchym**: Häufiger Gewebetyp bei Sumpf- und Wasserpflanzen, mit einem Interzellularenanteil bis zu 70% des Gewebevolumentums. Es ermöglicht den Gasaustausch von untergetauchten Organen bis zur Wasseroberfläche hin.

- **Pallisadenparenchym** und **Schwammparenchym**: Gewebeschichten in Laubblättern, die der Photosynthese und Durchlüftung dienen.

5.2.2 Festigungsgewebe

Die Ausbildung von Festigungsgeweben ist insbesondere für langlebige, große Pflanzen bedeutsam. Es handelt sich dabei häufig um dichte, zumeist tote Gewebe mit verstärkten Zellwänden. Je nach Zellstruktur unterscheidet man:

- **Collenchym**: Festigungsgewebe in wachsenden und krautigen Pflanzenteilen. Die Zellen sind lebend, wachstums- und teilungsfähig. Wandverdickungen bleiben auf spezielle Zellbereiche wie beispielsweise einzelne Längswände (Platten-Collenchym) oder Längskanten (Kanten-Collenchym) beschränkt

- **Sklerenchym**: besteht aus toten Zellen und tritt nur in ausgewachsenen Pflanzenteilen auf. Die Zellwände sind stark verdickt. Sklerenchym kann in Form von Fasern (= Sklerenchymfasern) im Holz, auch in Blättern und Sprossen krautiger Pflanzen (Hanf, Flachs) oder als kompakte Zellen (= Sklereiden) in harten Schalen vieler Früchte oder im Rindengewebe von Holzgewächsen auftreten.

Aufbau und Funktion der **Leitgewebe** und **Abschlußgewebe** werden bei der Besprechung der Grundorgane Blatt, Spross und Wurzel behandelt.

6. Laub- und Nadelblätter

Blätter als eigenständige Organe treten im Pflanzenreich erst ab den **Laubmoosen** auf. Die Vertreter der Lebermoose aus der Gruppe der morphologisch einfacher gestalteten Lagerpflanzen weisen noch keine Trennung zwischen den drei pflanzlichen Grundorganen Blatt, Spross und Wurzeln auf (Abb. 6.1, 6.2)



Abbildung 6.1: Grobschematische und vereinfachte Gliederung des Pflanzenreiches in Spross- und Lagerpflanzen (verändert nach Raven et al. 2002)

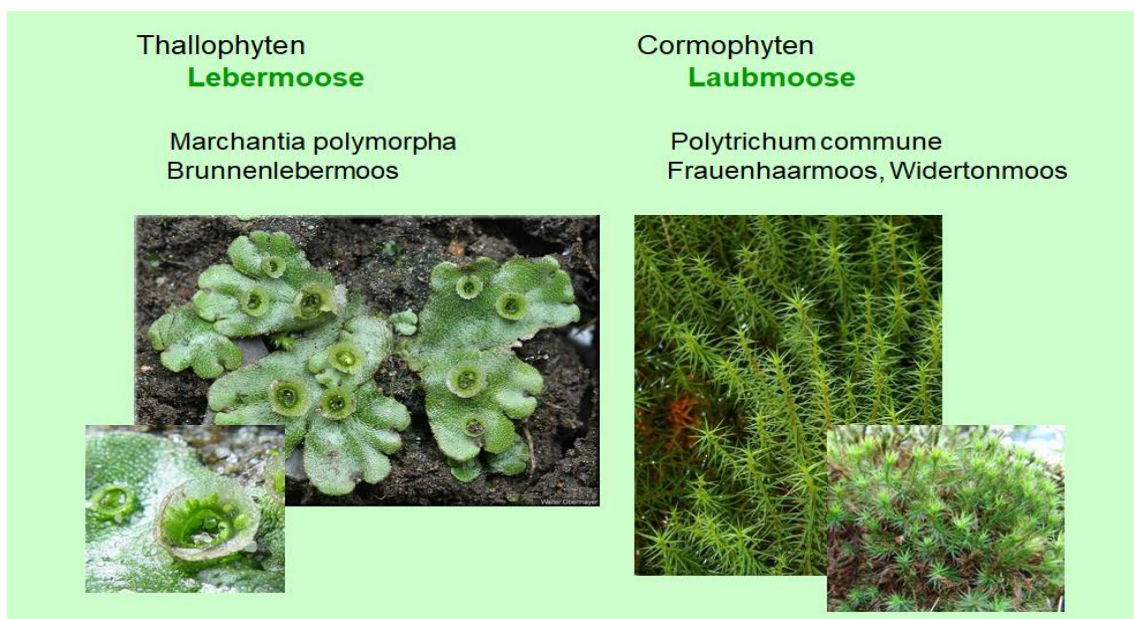


Abbildung 6.2: Vertreter der Leber- und Laubmoose (www.wikipedia.org)

6.1 Morphologischer Blattaufbau

Flächig oder nadelförmig entwickelte Blätter gehen aus den Blattanlagen am Vegetationskegel hervor. Sie werden dort durch die Tunica-Schicht gebildet und sind somit exogenen Ursprungs (vgl. Abb. 5.2). Zunächst entstehen wulstförmige Höcker, die sich beim typischen Laubblatt der zweikeimblättrigen (dikotylen) Pflanzen bald in ein **Unterblatt** und ein **Oberblatt** differenzieren. Das Oberblatt besteht aus der **Blattspreite** sowie dem **Blattstiel**, das Unterblatt aus dem **Blattgrund** und soweit vorhanden den **Nebenblättern** (Abb. 6.3).

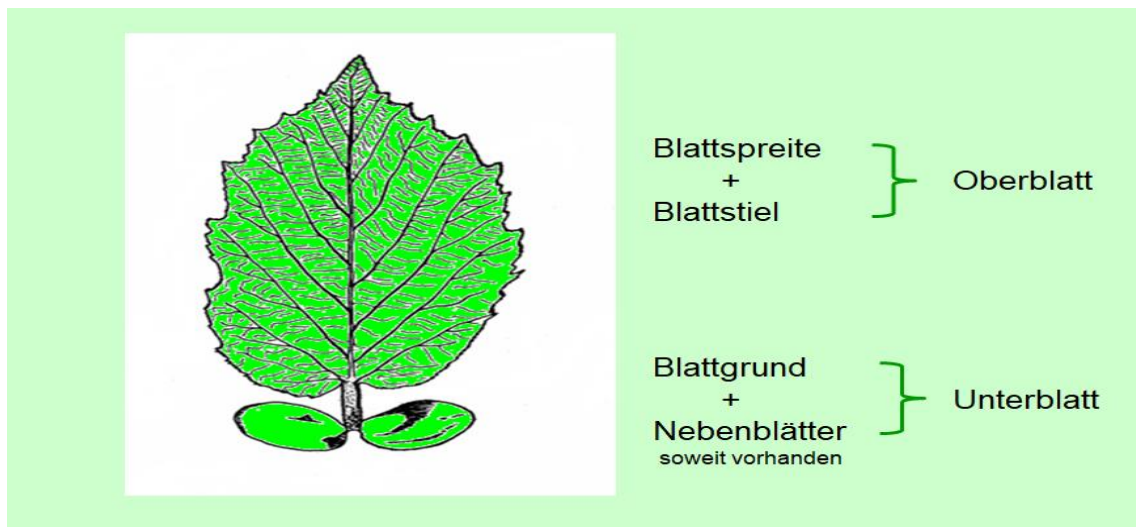


Abbildung 6.3: Morphologische Bestandteile der Laubblätter

Bei der Robinie (*Robinia pseudoacacia*) sind die Nebenblätter zu paarigen, verholzten Nebenblattdornen umgebildet, bei zahlreichen weiteren Arten aus der Familie der Schmetterlingsblütler krautig entwickelt (Abb. 6.4).



Abbildung 6.4: Variabilität von Nebenblättern (www.wikipedia.org)

Die wesentlichen physiologischen Funktionen der grünen Laub- bzw. Nadelblätter sind die Photosynthese und der Gaswechsel (Abb. 6.5).

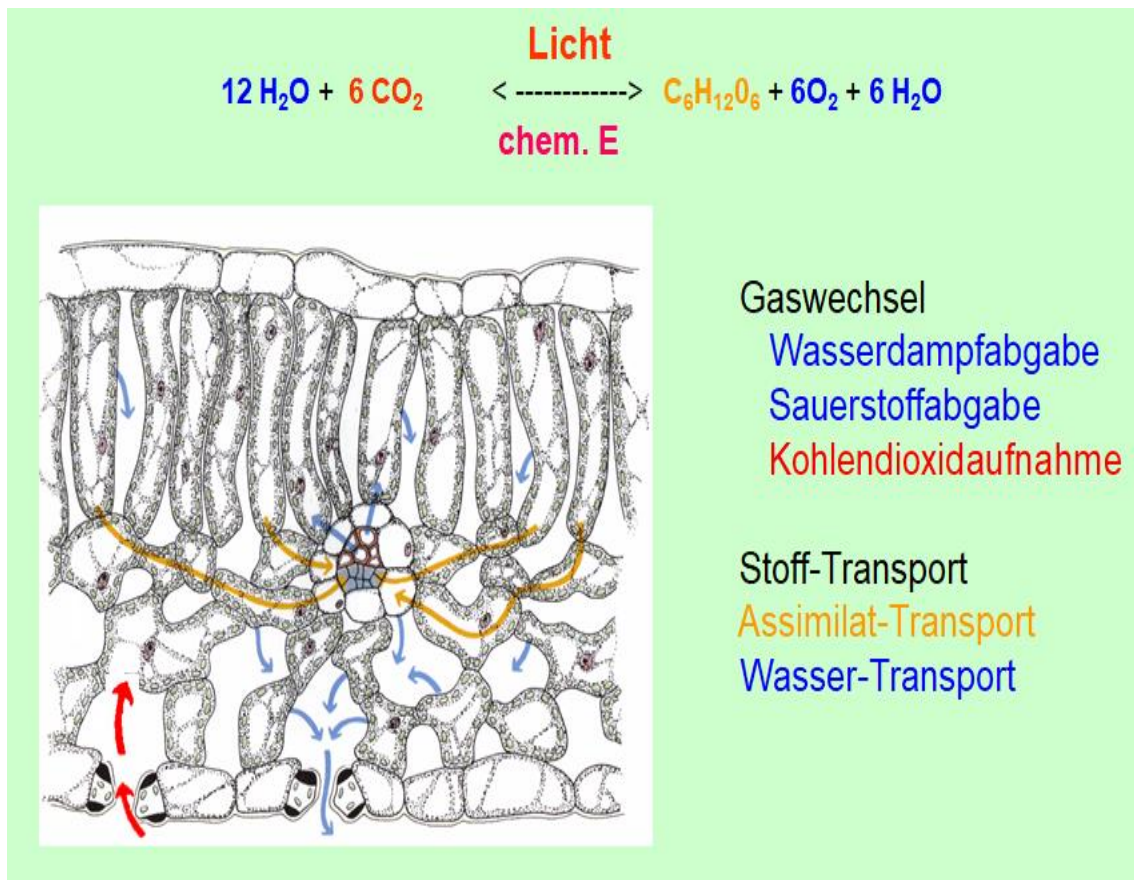


Abbildung 6.5: Physiologische Blattfunktionen (verändert nach Raven et al. 2006)

Zahlreiche Abwandlungen vom Grundtyp der grünen Laubblätter übernehmen zusätzliche Sonderfunktionen (Beispiele: Blütenblätter, Blattdornen, Blattranken). Im Unterschied zum Spross besitzen Blätter nur ein begrenztes Wachstum.

6.2 Anatomischer Aufbau der Laubblätter

Im Querschnitt betrachtet sind Laubblätter aus vier getrennten Funktionseinheiten aufgebaut:

Das gesamte Blatt ist ober- und unterseits von einem Abschlußgewebe, der **Epidermis** umgeben. In diese sind **Spaltöffnungen** (Stomata, Singular: Stoma) eingefügt. Zwischen den beiden Epidermisschichten befindet sich das photosynthetisch aktive Grundgewebe, das **Mesophyll**. In das Mesophyll eingebettete verzweigte Blattnerven, übernehmen als **Leitbündel** in den Xylemzellen den Antransport von Wasser sowie in den Phloemzellen den Abtransport der Assimilate (Abb. 6.5, 6.6).

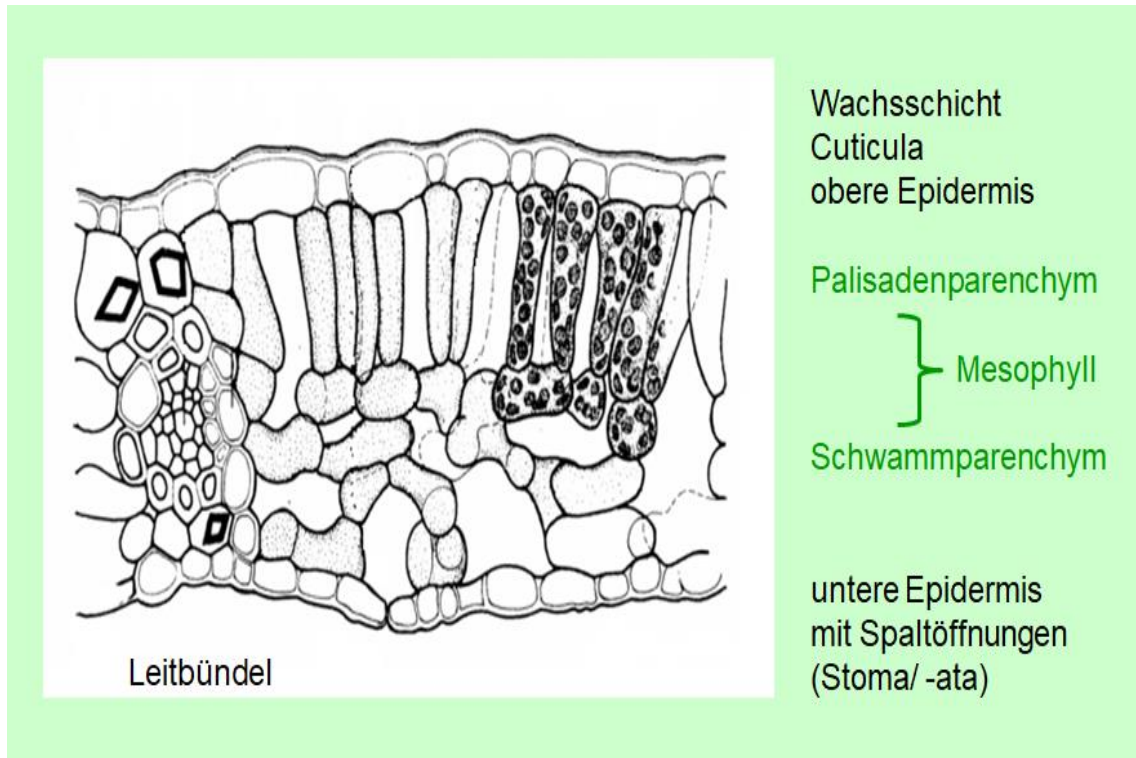


Abbildung 6.6.: Anatomischer Aufbau der Blattspreite eines bifacialen Laubblattes (www.wikipedia.org)

Epidermis

Die Epidermis dient dem Schutz vor Verletzungen, dem Eindringen von Pathogenen und vor allem dem Schutz vor Austrocknung. Über die Stomata hat sie eine zentrale Bedeutung für den **Gaswechsel**, d.h. für die Kohlendioxid-Aufnahme sowie die Sauerstoff- und Wasserdampf-Abgabe.

Die Epidermis ist bei Laubblättern zumeist einschichtig, besteht aus lückenlos aneinander stoßenden, interzellularenfreien, miteinander häufig wellenförmig verzahnten Zellen. Diese sind mit Ausnahme der Farne zumeist frei von Chloroplasten. Die Außenwände der Epidermiszellen sind in der Regel deutlich verdickt.

Die Oberfläche der Epidermis ist mit einer Substanz, die im Wesentlichen aus Cutin besteht und daher als **Cuticula** bezeichnet wird, überzogen.

Bei den meisten Pflanzenarten ist auf diese Cuticula noch eine zusätzliche **Wachsschicht** aufgelagert. Cutin und Wachs dienen dem Schutz vor unregelmäßigem Wasserverlust. Beide Substanzen werden in den Protoplasten der Epidermiszellen gebildet und durch die Zellwände nach außen abgegeben. Sie polymerisieren und erhärten dort. Dabei bildet die Cutinschicht meist einen durchgehenden Überzug, die Wachsschicht wird häufig in Form arttypischer Platten, Stäbchen oder Körner aufgelagert (Abb. 6.7).

Als Folge der natürlichen Blattalterung während der Vegetationsperiode aber auch durch das Einwirken von Luftschadstoffen wie Ozon, SO₂ oder NO_x kommt es oftmals zu einer deutlichen Erosion der Wachsschicht und damit zu einem verstärkten Wasserverlust.

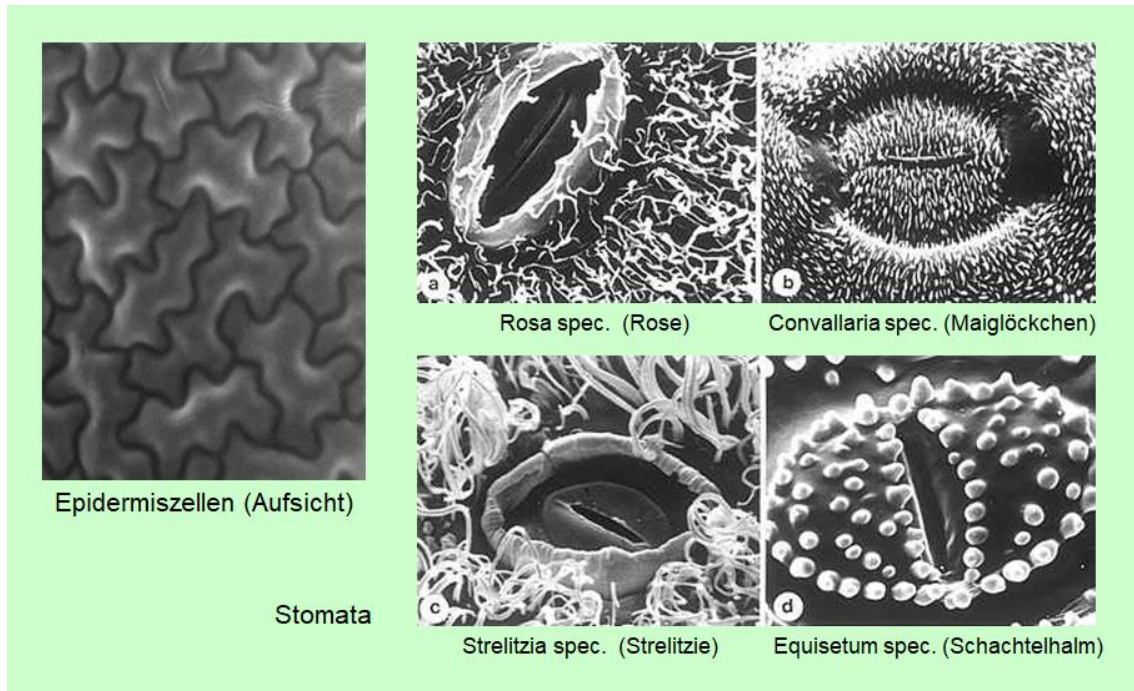


Abbildung 6.7: Strukturen von Epidermis und Stomata (www.wikipedia.org)

Spaltöffnungen/Stomata

Als Unterbrechungen der Epidermis übernehmen die, durch die Pflanze gezielt steuerbaren Spaltöffnungen den Gasaustausch zwischen der umgebenden Atmosphäre und dem Blattinneren (Abb. 6.8). Der gesamte Spaltöffnungsapparat besteht dabei in Aufsicht aus zwei nierenförmige, chloroplastenhaltigen Zellen sowie angrenzenden Nebenzellen. Zwischen den beiden Schließzellen bleibt ein in der Breite regulierbarer Spalt frei. Im Querschnitt ist erkennbar, dass die jeweiligen Innenseiten der Schließzellen am stärksten verdickt sind. Dadurch ist unter Mitwirkung der Nebenzellen ein Öffnen und Schließen des Spaltes möglich. Die Regelung der Spaltenweite und damit des Gasaustausches erfolgt durch den **Zellsaftdruck (= Turgor)** in den Schließzellen. Eine Zunahme des Turgors führt zum Öffnen, ein Rückgang zum Schließen der Stomata.

Generell verursachen Wassermangel und Dunkelheit den Stomataschluss. Regelgrößen für den Stomata-Mechanismus sind die Beleuchtungsintensität, die CO₂-Konzentration im Mesophyll und die Konzentration des Pflanzenhormons Abscisinsäure in den Schließzellen. Eine Konzentrationszunahme dieses Hormons führt beispielsweise bei welkenden Pflanzen nach Überschreiten eines Schwellenwertes zum Spaltenschluss.

Unter dem Stoma-Spalt schließt sich ein großer Interzellularenraum an. Dieser ist über freie Zellräume mit dem Blattinneren verbunden.

Bei Laubbäumen und Sträuchern liegen die Stomata zumeist nur auf der Blattunterseite. Blätter der Rotbuche weisen pro mm² im Durchschnitt bis zu 350 Spaltöffnungen auf. Bei Nadelbäumen und Krautpflanzen sind Stomata

häufig auf Blattober- und Blattunterseiten zu finden. In voll geöffnetem Zustand nehmen Spaltöffnungen ca. 1-3% der Blattfläche ein.

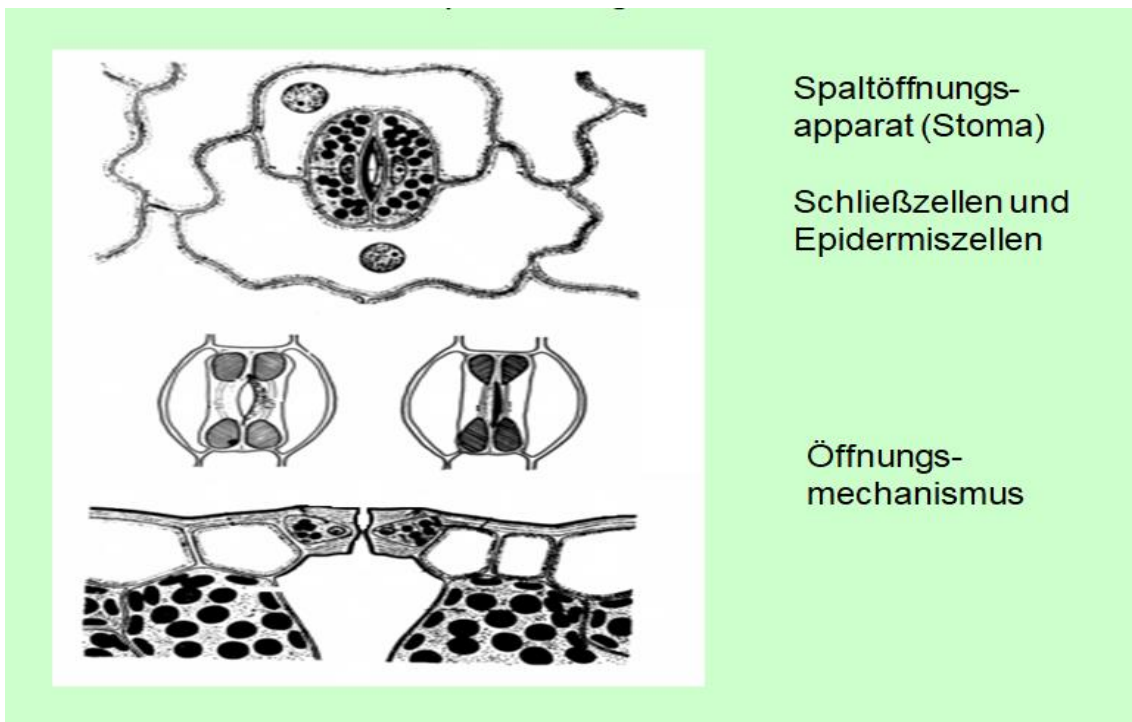


Abbildung 6.8: Aufbau und Funktion des Spaltöffnungsapparates (Schütt et al 1978)

Bei zahlreichen Pflanzenarten entstehen direkt aus den Epidermiszellen einzellige oder durch weitere Zellteilung mehrzellige Haare, sogenannte **Trichome**. Diese übernehmen zusätzliche Schutzfunktion vor Insektenfraß, dienen der Reduzierung der Wasserdampfabgabe oder sind in Form von Drüsenhaaren mit ätherischen Ölen gefüllt. Als **Emergenzen** werden im Unterschied dazu vielzellige Auswüchse wie etwa die **Stacheln** (!) der Rosen-Arten oder die Brennhaare der Brennnessel bezeichnet, an deren Aufbau auch sub-epidermale Schichten beteiligt sind.

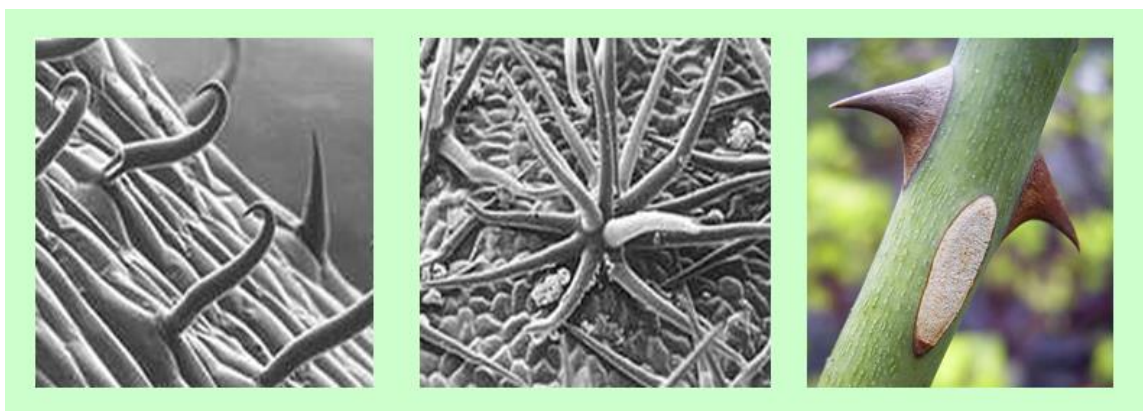


Abbildung 6.9: Einzellige Trichome des Hopfens, links (Kletterhaare) und der Zistrose, Mitte (Sternhaare) sowie mehrzellige stachelartige Emergenzen der Rose, rechts (<http://www1.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d05/r10.htm>; www.wikipedia.org)

Mesophyll

Bei Laubblättern ist das Mesophyll zumeist deutlich in ein zur Blattoberseite hin gerichtetes **Palisaden-** und ein darunter angeordnetes **Schwammparenchym** gegliedert. Die anatomische Struktur des inneren Blattaufbaus wird in dieser Form als **bifacial** (zweigesichtig) bezeichnet.

Die Zellen des Palisadenparenchyms sind zylindrisch, senkrecht zur Oberfläche gestellt, nahezu frei von Zellzwischenräumen und reich an Chloroplasten. Das Palisadenparenchym enthält rund 80% der Blattchloroplasten. Diese übernehmen den größten Teil der Photosyntheseleistung.

Daran direkt anschließend und auf der Unterseite durch die untere Epidermis begrenzt liegt das Schwammparenchym. Die Zellen sind hier unregelmäßig gelagert und deutlich chloroplastenärmer. Der Zellverband weist große und zahlreiche Interzellularen auf. Über das Schwammparenchym, das zu einem geringeren Teil an der Blatt-Assimilation beteiligt ist, findet der Gasaustausch mit der Atmosphäre statt.

Leitbündel

dienen generell dem Wasser- und Assimilattransport und sind als typische, sich auffächernde Blattnerven in das Mesophyll eingebettet. Bereiche der Blattfläche die nervenlos sind, werden als **Interkostalfelder** bezeichnet.

Bei den dikotylen Pflanzenarten und damit auch bei den Laubgehölzen sind Leitbündel geschlossen kollateral aufgebaut (vgl. Abb. 8.4). Dabei weist der wasserleitende **Xylemteil** meist zur Blattoberseite, der assimilatleitende **Phloemteil** zur Blattunterseite. Das gesamte Leitbündel ist von einer lückenlosen Bündelscheide aus parenchymatischen Zellen umgeben. Sklerenchymatische Verstärkungen sind häufig um die Hauptnerven angeordnet.

6.3 Anatomischer Aufbau der Nadelblätter

Die Nadeln der Koniferen weisen zahlreiche Unterschiede zu den flächig entwickelten Laubblättern auf (Abb. 6.10).

Epidermis/Hypodermis

Die Zellwände der Nadelblatt-Epidermis sind so stark verdickt, dass sie teilweise den ganzen Zellinnenraum ausfüllen. Auch die nach innen hin angrenzende Zellschicht weist ebenfalls deutliche Zellwandverstärkungen auf und wird daher als **Hypodermis** bezeichnet. Die Stomata der Nadelblätter sind im Unterschied zu den Laubblättern Bestandteile der Hypodermis und damit nach Innen hin eingerückt. Sie sind dort in Reihen angeordnet und mit Wachs gefüllt.

Das Vorkommen einer massiven Epidermis, einer zusätzlichen Hypodermis, wie auch die Verlagerung der Stomata werden als **xeromorphe** Anpassungen der Nadelblätter an trockene Umgebungsbedingungen und zur Reduzierung von Wasserverlusten interpretiert.

Mesophyll

Das einschichtige, **aequifaciale** Mesophyll besteht aus dicht gelagerten, wolkenförmigen, chloroplastenreichen Zellen. In das Zellinnere hin sind jeweils typische stegartige Wandverdickungen ausgebildet, die der Vergrößerung der Zelloberfläche dienen. Das Mesophyll des Nadelblattes wird daher auch häufig als Armpalisadenparenchym bezeichnet.

Bei den meisten Nadelholz-Arten sind in das Mesophyll zahlreiche Harzkanäle eingebettet.

Zentralzylinder

Im Zentrum der Nadelblätter befinden sich häufig zwei unverzweigte **Leitbündel**. Zusammen mit den umgebenden Geweben bildet diese Struktur insgesamt den **Zentralzylinder**.

Das wasserleitende Xylem in den Leitbündeln weist zur Nadeloberseite, das Phloem zur Nadelunterseite. An der Basis sowie in an den Seiten der Leitbündel sind oftmals bandförmig angeordnete, stabilisierende Sklerenchymzellen zu finden. Zwischen dem Mesophyll und den Leitbündeln liegt das **Transfusionsgewebe**. Es dient dem Stoffaustausch zwischen dem Mesophyll und den Leitbündeln und ist jeweils etwa zur Hälfte aus toten wasserleitenden Zellen sowie lebenden Parenchymzellen aufgebaut. Das Transfusionsgewebe wird nach außen zum Mesophyll hin von der einzelligen **Endodermis** begrenzt.

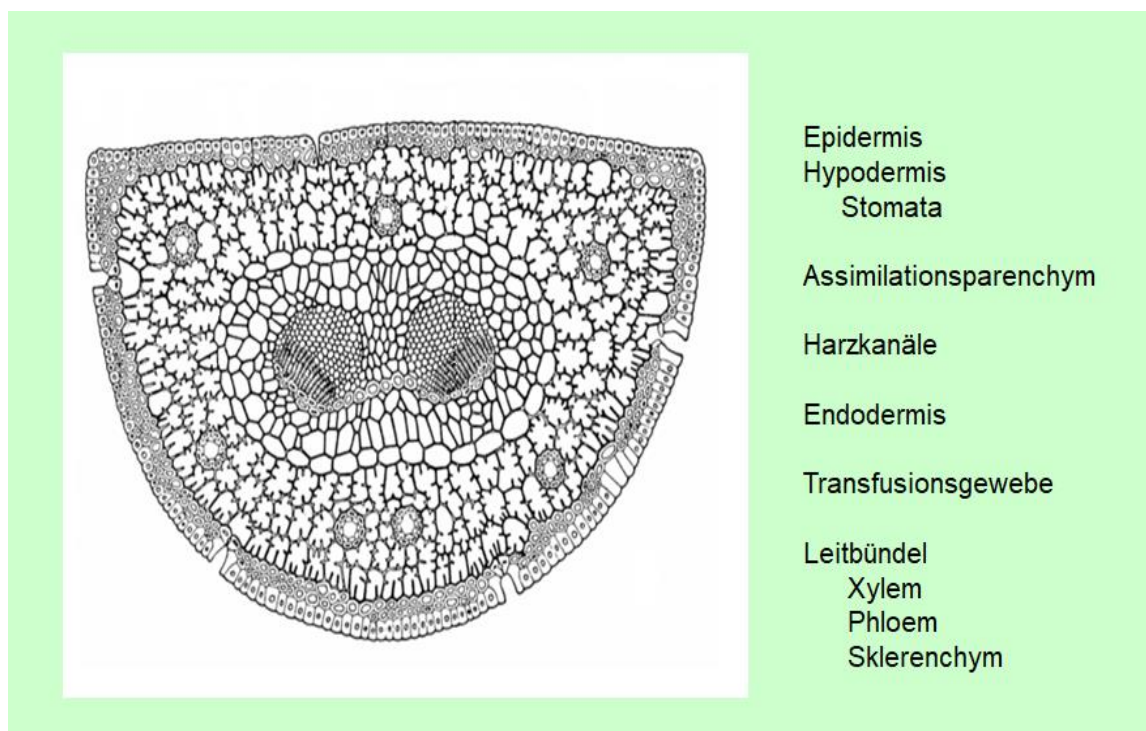


Abbildung. 6.10: Anatomischer Aufbau eines aequifacialen, xeromorphen Nadelblattes (Sitte et al 2002)

6.4 Blattmodifikationen

Zahlreiche äußere Umweltfaktoren führen zu anatomischen oder morphologischen Veränderungen des grundsätzlichen Bautyps von Blättern und Nadeln.

So beeinflussen hohe bzw. geringe Lichtintensitäten den anatomischen Aufbau des Mesophylls. Intensiver Lichtgenuss führt bei sonnenexponierten Blättern in der Oberkrone zu einer deutlichen Vergrößerung der Zellen des Palisadenparenchyms und zu einer Zunahme der Chloroplastenzahl. Oftmals werden auch zwei übereinander gelagerte Schichten des Palisadenparenchyms ausgebildet. Bei Sonnennadeln entwickeln sich palisadenartige Mesophyllbereiche. Bei Schattenblättern fehlt das typische Palisadenparenchym fast ganz (Abb. 6.11).

Morphologische Blattmodifikationen übernehmen von der Photosynthese abweichende funktionale Anforderungen (Abb. 6.12). Beispielsweise dienen zu Blattranken umgebildete Blattnerven bei verschiedenen Platterbsen- und Wicken-Arten der Befestigung. In die fleischig verdickten, grundständigen Blätter der Zwiebelgewächse werden Reservestoffe eingelagert.

Bei zahlreichen Laubgehölzen ist zu beobachten, dass die an einem waagrechten Ast nach oben weisenden Blätter deutlich kleiner sind als Blätter die Richtung Erdoberfläche orientiert sind. Diese sogenannte **Anisophyllie** (Ungleichblättrigkeit) wird durch die ungleiche Verteilung der Nährstoffe während des Blattwachstums durch den Einfluss Schwerkraft erklärt. Beim Wasser-Hahnenfuß führt das umgebende Medium Wasser im Unterschied zur Luft zur Ausbildung morphologisch völlig veränderter Blätter. Diese Form der Verschiedenblättrigkeit wird als **Heterophyllie** bezeichnet.

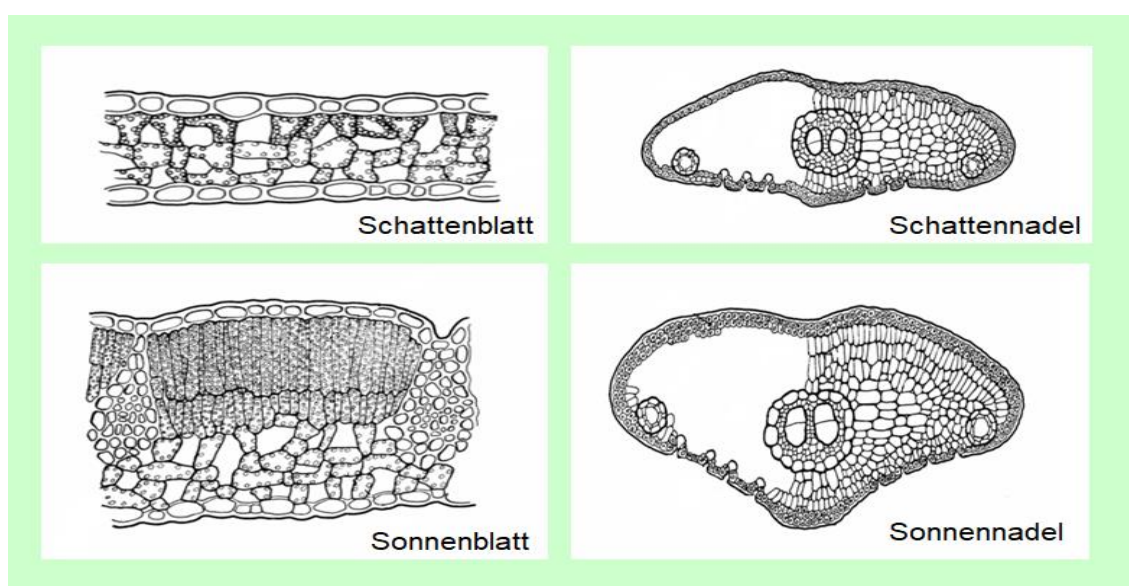


Abbildung 6.11: Anatomischer Aufbau von Licht- und Schattenblättern (Schütt et al 1978)

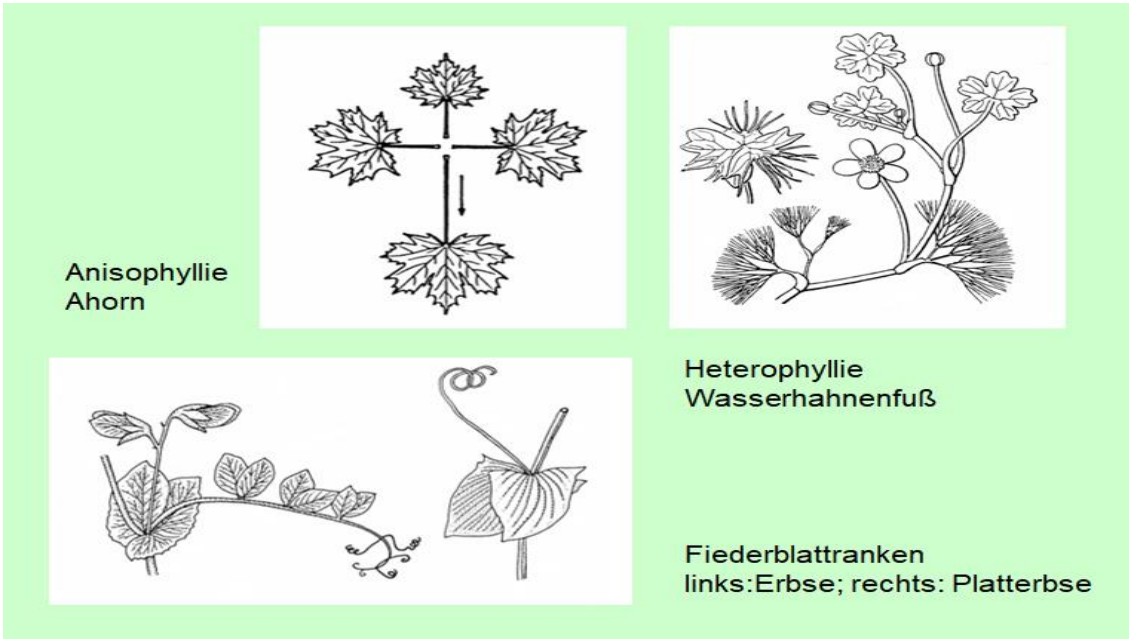


Abbildung 6.12: Blattmodifikationen Anisophyllie und Heterophyllie

7. Wurzeln / Wurzelsysteme

Die Grundstruktur der ersten Pflanzenwurzel ist bereits am Embryo im Samen als sogenannte **Radicula** angelegt (vgl. Abb. 2.43). Sie erscheint bei der Keimung des Samens meist vor dem Keimspross, wächst rasch heran, verzweigt sich und bildet ein Wurzelsystem.

Wurzeln übernehmen für die Pflanze zahlreiche Funktionen. Sie dienen der Verankerung im Boden, der Aufnahme von Wasser und Nährsalzen, der Speicherung von Reservestoffen und sind Syntheseort von Pflanzenhormonen. Im Unterschied zu oberirdischen Sprossen fehlen Blattoorgane sowie eine Gliederung in Nodien und Internodien (vgl. Kap. 8).

7.1 Morphologischer Wurzelbau

Bei den höheren Pflanzen unterscheidet man in der Gruppe der Cormophyten zwei grundlegend verschiedene Typen von Wurzelsystemen (Abb. 7.1).

Bei den einkeimblättrigen Pflanzen (Monokotylen, Beispiele: Gräser, Lauch-Arten) stirbt die primäre Keimwurzel relativ rasch ab. Es bildet sich eine große Zahl gleichwertiger, sprossbürtiger Wurzeln. Die einzelne Wurzel ist wenig oder nicht verzweigt, dadurch entsteht häufig ein dichter Wurzelfilz/Wurzelballen. Dieser Typ des Wurzelsystems wird als **Homorhizie** bezeichnet.

Bei den zweikeimblättrigen Pflanzen (Dikotylen; Bäume, Sträucher) entwickelt sich die Keimlingswurzel zu einer massiven Hauptwurzel. Diese trägt untergeordnete Seitenwurzeln, die sich wiederum verzweigen. Das gesamte Wurzelsystem ist bei der **Allorhizie** dadurch hierarchisch aufgebaut.

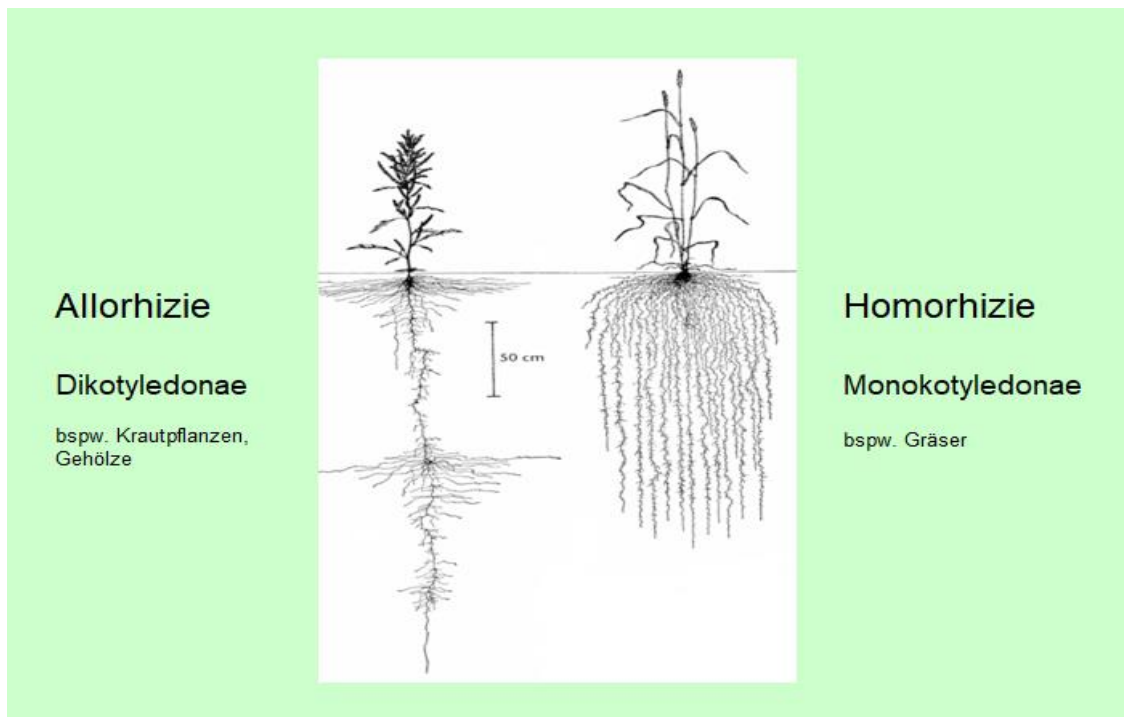


Abbildung 7.1: Allorhizie und homorrhizie Wurzelsysteme (Sitte et al 2002)

Je nachdem, wie sich das allorhize Wurzelsystem bei den Gehölzen in die Fläche und/oder in die Tiefe entwickelt unterscheidet man drei Grundtypen (Abb. 7.2):

- **Pfahlwurzelsysteme** weisen eine über alle anderen Wurzeln dominierende Hauptwurzel auf, die nahezu senkrecht in den Boden wächst. Sie ist zumeist deutlich dicker als die Seitenwurzeln (Beispiele: Kiefern-, Eichen-, Tannen, Ulmen-Arten). Pfahlwurzelnde Arten sind in der Lage, Wasser und Nährstoffe auch auf trockenen Standorten aus tieferen Bodenschichten aufzunehmen.

- **Horizontalwurzelsysteme** besitzen zunächst eine eindeutige Hauptwurzel, die jedoch nur für kurze Zeit erhalten bleibt. Sehr früh entwickeln sich sehr starke Seitenwurzeln, die nahezu waagrecht orientiert und selbst intensiv verzweigt sind (Beispiele: Fichten-, Pappel-Arten). Horizontalwurzeln ermöglichen die rasche Wasseraufnahme nach Niederschlägen aus den oberen Bodenschichten. Längere Trockenphasen führen allerdings zu massiven Schäden vor allem bei den Feinwurzeln.

- **Herzwurzelsysteme** stellen eine Zwischenform zwischen Pfahl- und Horizontalwurzelsystem dar. Dabei wächst eine größere Zahl unterschiedlich starker Wurzeln im Stockbereich schräg nach unten (Beispiele: Lärchen-, Birken-, Linden-Arten Hainbuche, Douglasie)

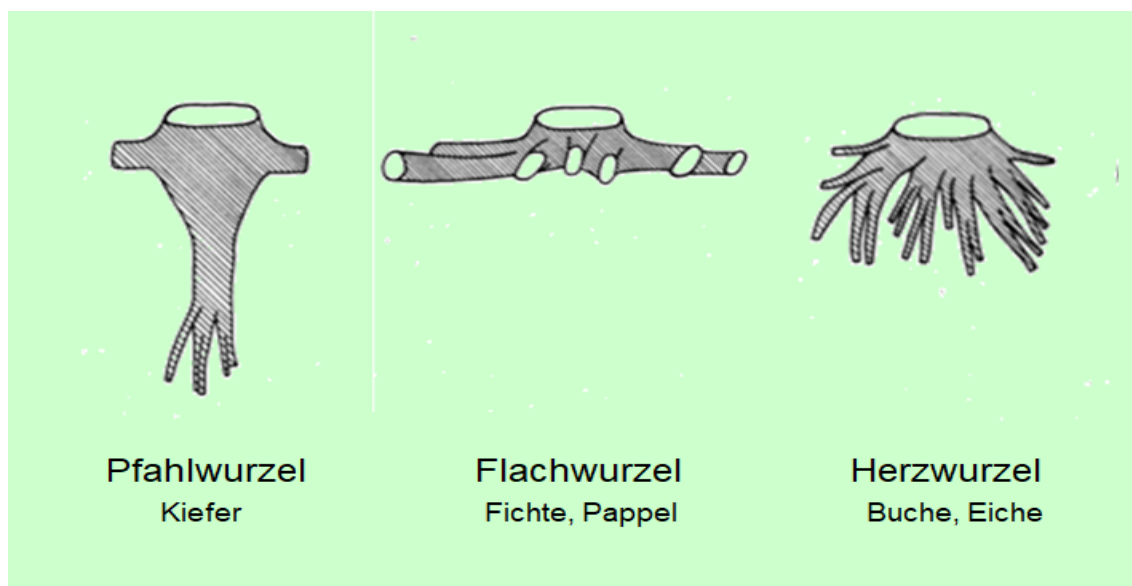


Abbildung 7.2: Grundtypen von Wurzelsystemen bei Bäumen (Schütt et al 1978)

Unabhängig von diesen drei Typen werden bei vielen Baumarten Senkerwurzeln ausgebildet. Diese entwickeln sich an größeren, waagrecht orientierten Wurzeln und dringen senkrecht in den Boden ein. (Beispiel: Gemeine Esche)

Die individuelle Ausbildung des Wurzelsystems ist sehr stark von den jeweiligen Standortbedingungen beeinflusst. Beispielsweise führen hoher Grundwasserstand oder verdichtete Bodenhorizonte zu massiven Veränderungen. So

entwickeln Baumarten mit Pfahl- oder Herzwurzelsystemen auf staunassen Böden auf Grund des Sauerstoffmangels Horizontalwurzelsysteme.

Bei der makroskopischen Betrachtung einer Feinwurzel sind vier Teilabschnitte mit jeweils unterschiedlichen Aufgaben erkennbar (Abb. 7.3):

In der **Teilungszone**, die etwa dem Wurzelscheitel mit den Initialengruppen entspricht, werden laufend neue Wurzelzellen gebildet. Diese sind zum Schutz der wachsenden Wurzelspitze durch die verschleimende **Wurzelhaube** (Kalyptra) geschützt (vgl. Abb. 5.2).

In der anschließenden **Streckungszone** wachsen die neu gebildeten Zellen zu ihrer endgültigen Größe heran und bewirken damit das Vordringen der Wurzelspitze im Boden.

Die **Wurzelhaarzone** dient der intensiven Oberflächenvergrößerung durch die Ausbildung zahlreicher Wurzelhaare. Eine Roggenpflanze besitzt über 10 Milliarden Wurzelhaare mit einer Gesamtlänge von ca. 10.000km und einer Oberfläche von 400m². Die gesamte Wurzelhaarzone einer einzelnen Feinwurzel ist etwa 1-2cm lang. Wurzelhaare entstehen aus der Rhizodermis, sind einzellig, kurzlebig und meist nur wenige Millimeter lang. Sie werden mit dem Wachstum zur Wurzelspitze hin immer wieder neu gebildet, sterben am hinteren Ende der Wurzelhaarzone ab. Die Wurzelhaarzone fehlt bei vielen Gehölzen, weil diese häufig eine intensive Symbiose mit Pilzen, die sogenannte **Mykorrhiza** eingehen. Die Funktion der Oberflächenvergrößerung wird in diesem Fall von den Pilzfäden übernommen (vgl. Abb. 7.11).

Im Anschluss an die Wurzelhaarzone werden in der **Seitenwurzelzone** im Inneren der Wurzel durch die Aktivität eines speziellen Kambiums Seitenwurzeln sowie ein neues dauerhaftes, sekundäres Abschlußgewebe gebildet. Dieser Abschnitt reicht bis zum Wurzelhals, dem Übergang zwischen Wurzelsystem und Stamm.

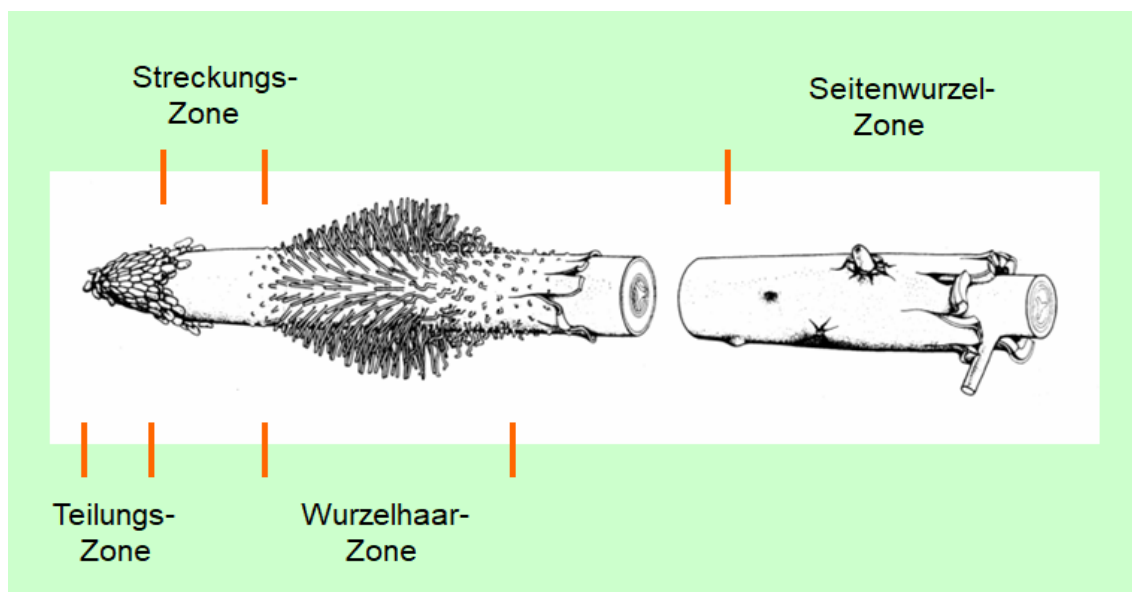


Abbildung 7.3: Funktionale Zonen der Feinwurzel (verändert nach Schütt et al. 1978)

7.2 Anatomischer Aufbau der Feinwurzel

Im Querschnitt durch eine Feinwurzel im Bereich der Wurzelhaarzone ist eine deutliche Dreigliederung des anatomischen Wurzelbaus in ein Abschlussgewebe, ein Rindengewebe und den Zentralzylinder erkennbar (Abb. 7.4)

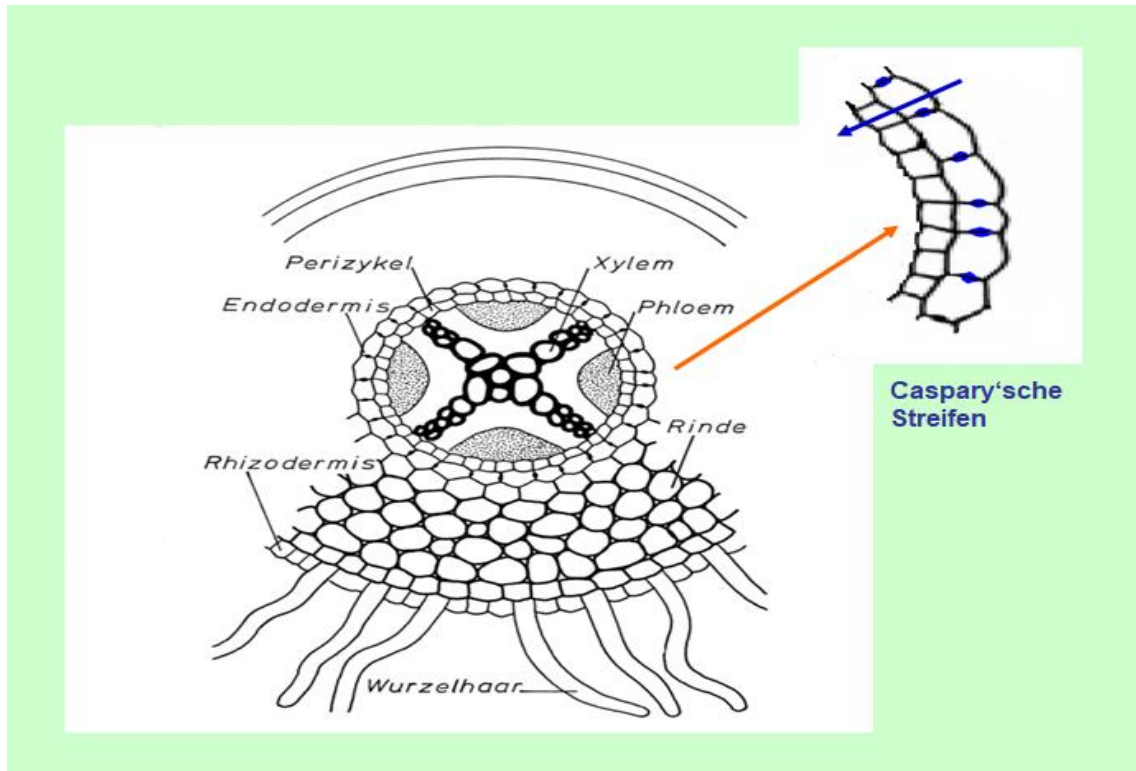


Abbildung 7.4: Anatomischer Aufbau der Feinwurzel (verändert nach Schütt et al. 1978)

Nach außen hin wird die Wurzel von einer einlagigen Zellschicht der **Rhizodermis** umhüllt. Diese entspricht dem primären Abschlussgewebe. Ihre Zellen grenzen dicht aneinander. Aus der Rhizodermis gehen die einzelligen, kurzlebigen Wurzelhaare hervor.

Nach innen hin schließt die mehrere Zelllagen dicke, interzellularenreiche **Wurzelrinde** an. Diese dient, wie fälschlicherweise die deutsche Bezeichnung vermuten ließe nicht dem Schutz, sondern der Wasser- und Reservestoffspeicherung.

Die Wurzelrinde wird nach innen durch die **Endodermis** begrenzt. Diese weist eine, für die Funktion der Wurzel entscheidende, strukturelle Besonderheit auf. Die radialen, ohne Interzellularen aneinander stoßenden Zellwände sind knotenförmig verdickt. Nach ihrem Entdecker werden sie als **Caspary'sche Streifen** bezeichnet. Die Zellwand ist hier verbreitert und mit Lignin und anderen Substanzen inkrustiert und daher weitestgehend undurchlässig. Die wesentliche physiologische Bedeutung dieser Zellwandverstärkungen liegt in der Lenkung des Stofftransportes. Die über die Wurzelhaare aufgenommene und in der Wurzelrinde im lockeren Zellverband zwischen den Zellen nach innen wandernde Bodenlösung wird durch die Caspary'schen Streifen zur

Passage durch die Protoplasten der Endodermiszellen „gezwungen“. Dadurch unterliegen die, in der Bodenlösung enthaltenen Stoffe einer aktiven Selektion. Der **Zentralzylinder** hat im Wesentlichen Leitungsfunktion. Die äußere, eine Zelllage dicke Schicht wird durch das **Perizykel** gebildet, dessen Zellen plasmareich und zartwandig sind. Sie bleiben sehr lange Zeit teilungsfähig und stellen einen geschlossenen, auch als Pericambium bezeichnet Ring dar. Die wesentlichen **drei Aufgaben des Perizykels** liegen in seiner Beteiligung am sekundären Dickenwachstum der Wurzel, der Seitenwurzelbildung und am Aufbau des sekundären Abschlussgewebes (vgl. Abb. 7.6). Wesentlich ist dabei die Tatsache, dass das Perizykel nicht den geschlossenen Kambiumring darstellt, der das sekundäre Dickenwachstum durchführt.

Im Zentrum des Zentralzylinders sind spezielle Leitungsstränge für den Wasser- und den Assimilattransport enthalten. Der Xylemteil ist sternförmig aufgebaut, zwischen den Sternachsen liegt das Phloem. Die Zahl der Xylem-Strahlen ist von der systematischen Stellung der jeweiligen Pflanzenart abhängig. Monokotyle Arten weisen vielzählige (oligarch) Xylemsterne auf, Fichten-, Tannen-, Lärchen-Arten diarche, Linden-, Kirschen-Arten tetrarche. Der Raum zwischen Xylem und Phloem ist mit Parenchym angefüllt, das beim weiteren Dickenwachstum der Wurzel von ausschlaggebender Bedeutung ist.

7.3. Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel

Das Wurzelwachstum beginnt bei vielen Gehölzarten zumeist 2-3 Wochen vor dem Sprosswachstum und wurde bei Wald-Kiefer und Birken-Arten bereits bei Bodentemperaturen von + 4-6⁰C, bei Rot-Buche + bei 0-2⁰C beobachtet. Das Wurzelwachstum hält auch im Herbst bis zu mehrere Wochen länger an als das Sprosswachstum.

Das primäre Dickenwachstum der Wurzel geht aus dem Wurzelvegetationspunkt hervor (vgl. Abb. 5.2). Unmittelbar im Anschluss an die Wurzelhaarzone setzt das zeitlebens anhaltende sekundäre Dickenwachstum im Wurzelinneren ein. Es ist als grundsätzlicher Wachstumsvorgang bei allen Holzgewächsen, aber nur bei sehr wenigen Krautpflanzenarten vertreten. Sekundäres Dickenwachstum beruht grundsätzlich auf dem Vorhandensein eines geschlossenen Kambiumringes. Dieser ist im Unterschied zum Spross nicht bereits von vorne herein vorhanden, sondern entsteht erst aus dem Parenchymgewebe in den Buchten der Xylem-Strahlen unter Beteiligung des Perizykels (Abb. 7.5).

Im Zentrum dieser Parenchymzellen liegt ein meristematischer, wenige Zellen umfassender Zellkomplex, der nach innen Xylem und nach außen Phloem aufbaut. Diese kontinuierliche Zellneubildung führt dazu, dass durch die nach innen hin abgegebenen Zellen der gesamte Xylembereich nach außen rückt. Gleichzeitig werden die ursprünglich punktförmigen Meristemkomplexe seitlich zu Kreissegmenten vergrößert und dadurch allmählich ringartig. Der letzte Ringschluss erfolgt unter Beteiligung des Perizykels.

Als Folge der Volumenzunahme im Inneren zerreißen bald Rhizodermis, Wurzelrinde und Endodermis. Durch die Aktivität des Perizykels wird rechtzeitig ein sekundäres Abschlußgewebe, das **Periderm** (syn: Korkgewebe) gebildet (Abb. 7.6).

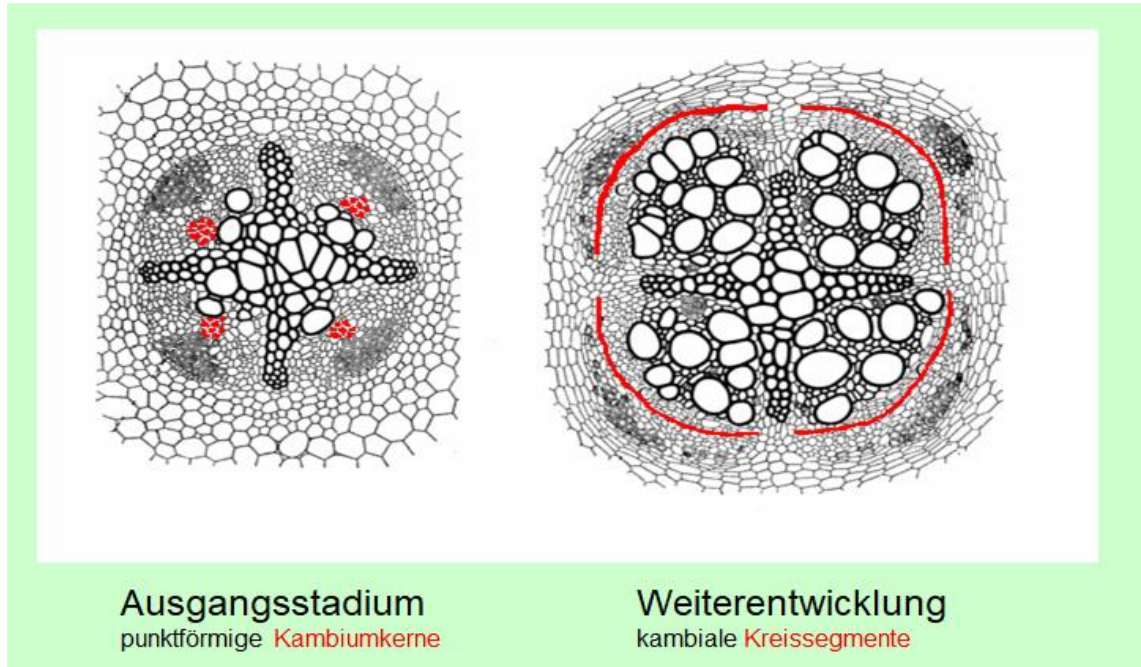


Abbildung 7.5: Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel 1/2 (verändert nach Schütt et al. 1978)

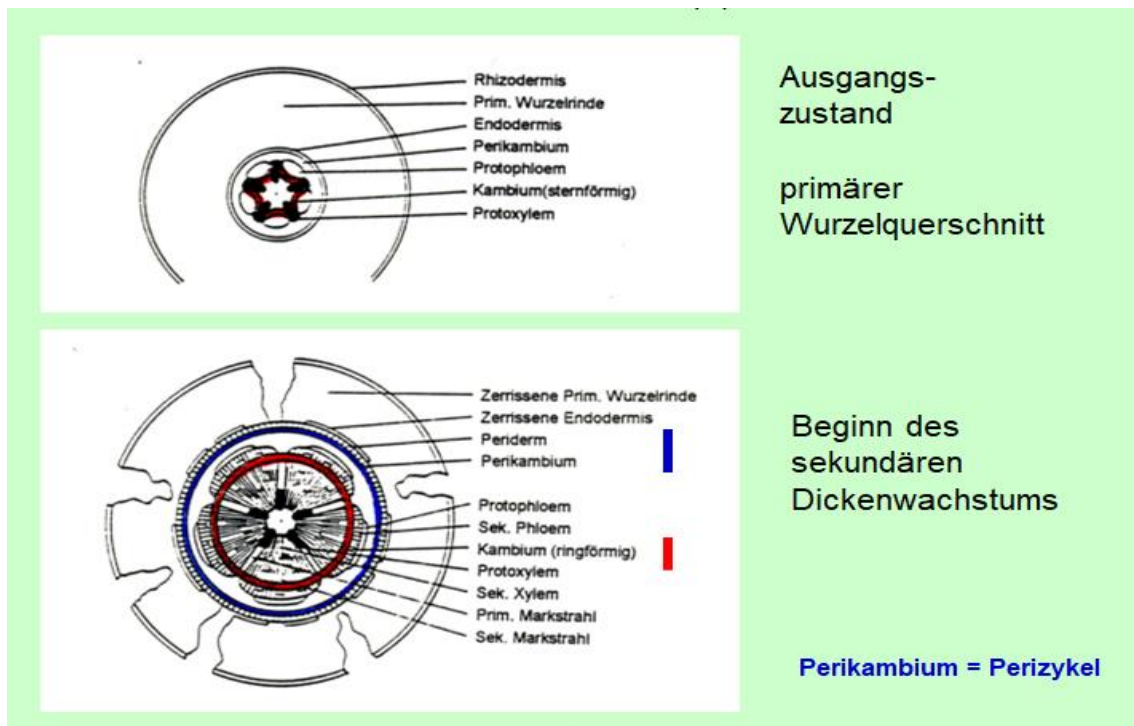


Abbildung 7.6: Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel 2/2 und Peridermbildung (Sitte et al. 2002)

7.4 Seitenwurzelbildung

Seitenwurzeln entstehen im Unterschied zu exogen gebildeten Blättern und Seitensprossen **endogen** im Inneren des Wurzelgewebes (Abb. 7.7). Im Wurzelquerschnitt betrachtet werden die ersten Zellen neuer Seitenwurzeln dort gebildet, wo das Perizykel auf einen Xylemstrahl trifft. In der weiteren Entwicklung nimmt die Seitenwurzel an Umfang und Volumen zu und durchbricht das Abschlußgewebe. Da die Seitenwurzeln ausschließlich vor den Xylemstrahlen gebildet werden, treten sie - bezogen auf die Längsachse der Wurzel - in Längsreihen, den sogenannten Rhizostichen auf.

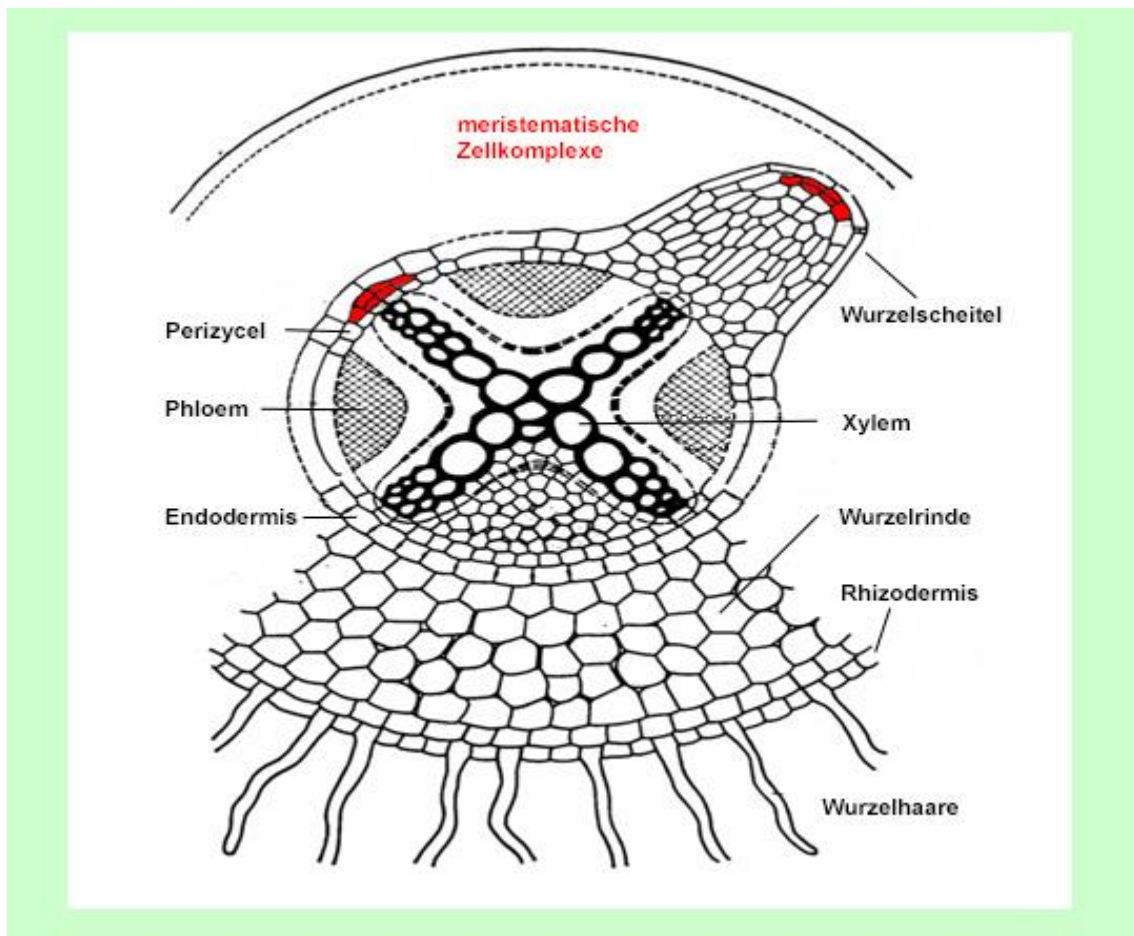


Abbildung 7.7: Endogene Seitenwurzelbildung (Schütt et al. 1978)

7.5 Wurzelverwachsungen

Verwachsungen von Wurzeln benachbarter Bäume **der gleichen Art** sogenannte **Symphysen** treten unter natürlichen Verhältnissen häufig auf. Ausgangspunkte sind häufig dünnere Wurzeln (1-2cm Durchmesser) die sich unter Druck berühren (Abb. 7.8). Durch das Dickenwachstum jeder Wurzel entsteht ein Propfungseffekt, der zunächst die Kambien beider Wurzeln verbindet und in der Folge das gemeinsame Dickenwachstum verursacht. Über

diese "Fusion" können einerseits Stoffe zwischen benachbarten Individuen ausgetauscht werden, andererseits nutzen häufig Pathogene wie beispielsweise der Erreger des Ulmensterbens (*Ophiostoma ulmi*) oder der Rotfäule (*Heterobasidion annosum*) diese Verbindungsbahnen im Wurzelgeflecht.

Das bei zahlreichen Baumarten zu beobachtende Phänomen, dass nach der Fällung eines Baumes die Schnittfläche seines Stubbens in den folgenden Jahren durch ein Wundgewebe überwältigt wird, ist nur durch das Vorhandensein von Symphysen erklärbar. Benachbarte Bäume versorgen das Kambium im Stubben mit Reservestoffen und erhalten es dadurch teilungsaktiv (Abb. 7.8).

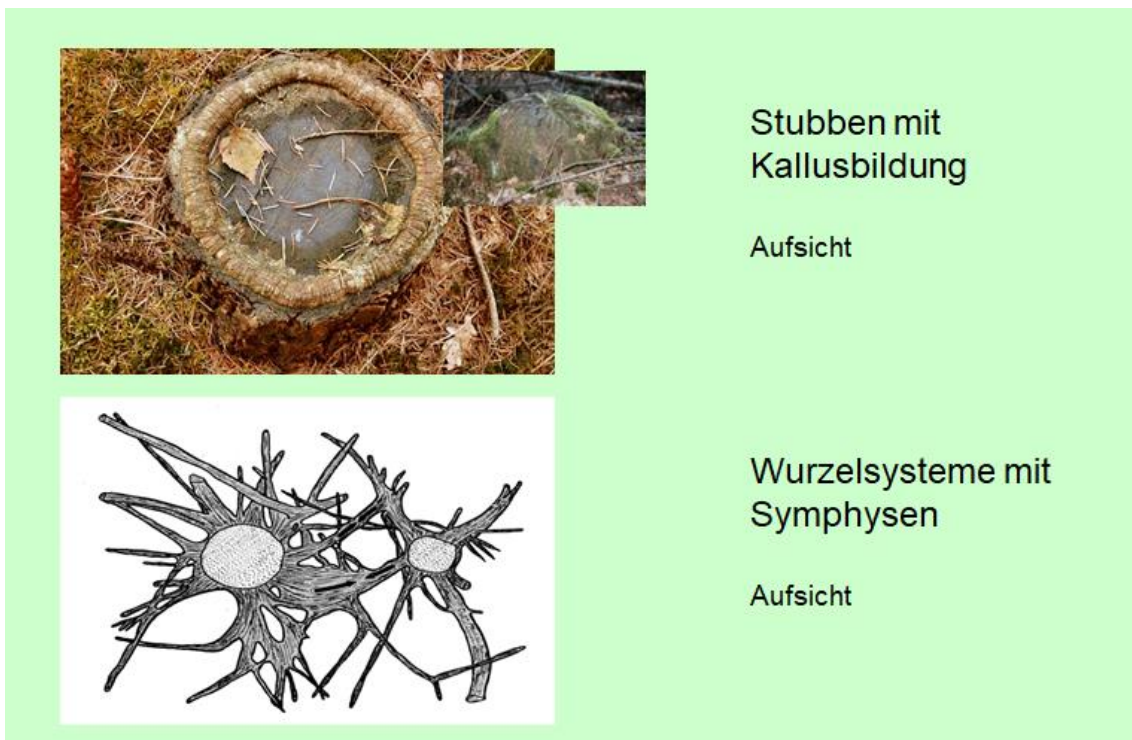
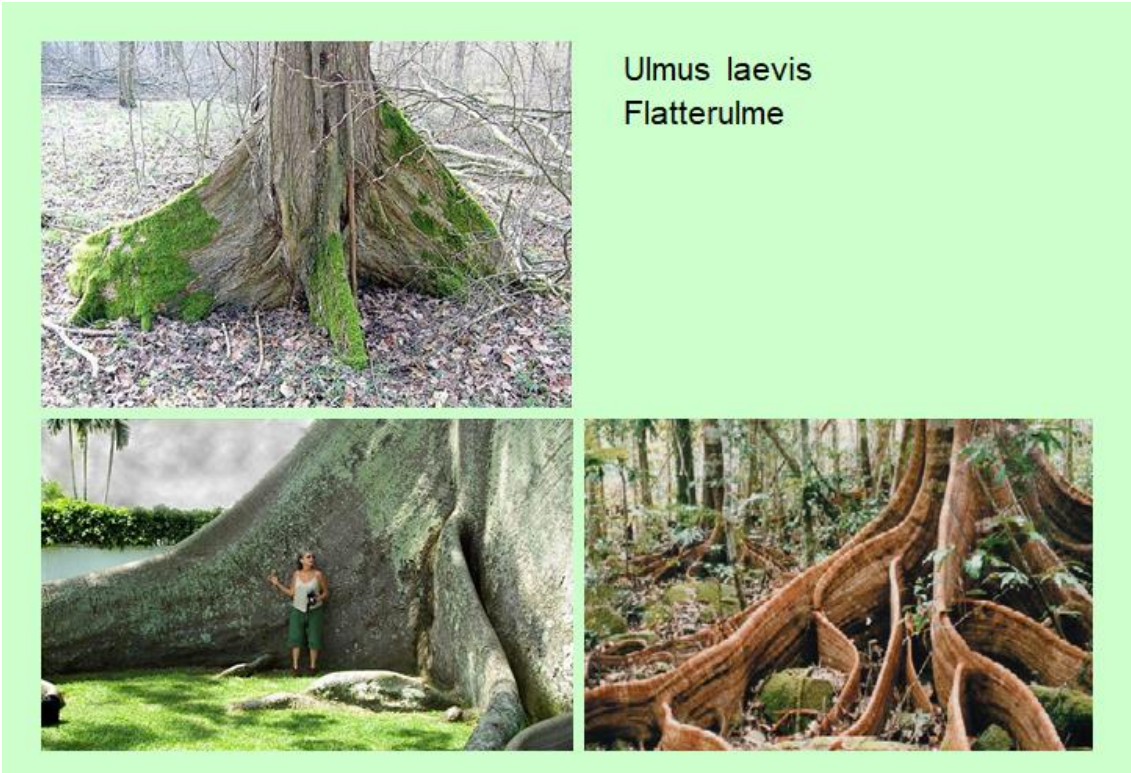


Abbildung 7.8: Kallusbildung am Stubben und Wurzelsymphysen (Schütt et al 1978)

7.6 Umbildungen der Wurzel

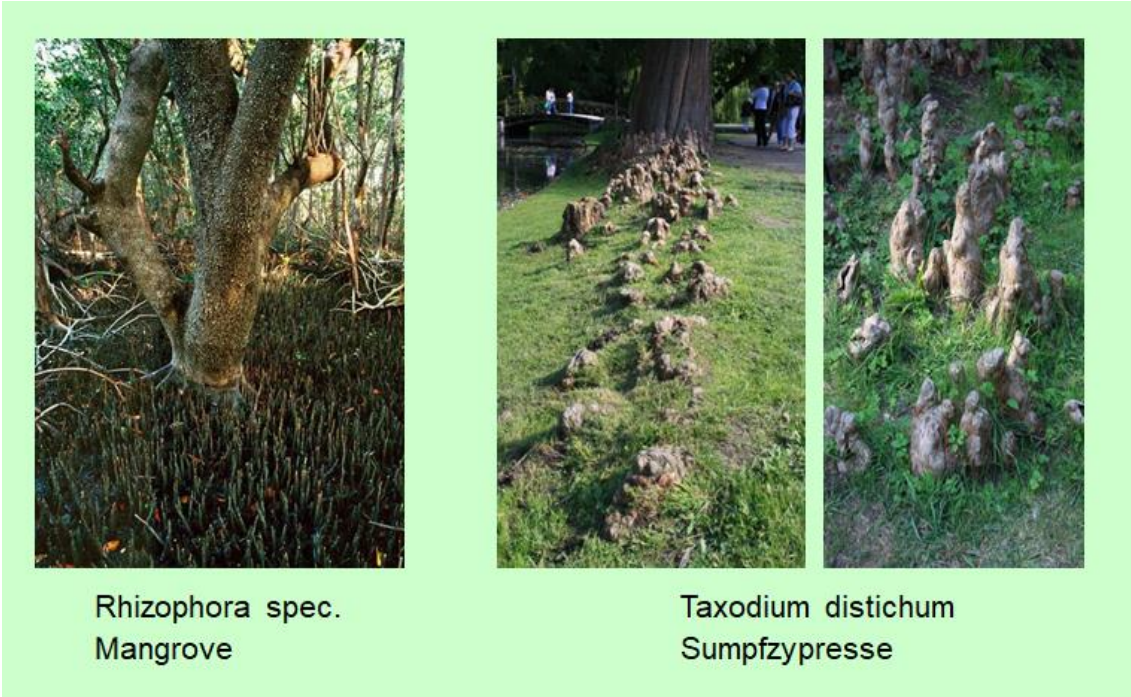
Wurzelmetamorphosen wie Knollen oder Rüben, die vorrangig die Aufgabe der Speicherspeicherung übernehmen sind vor allem bei krautigen Pflanzenarten zu finden.

Zahlreiche tropische und subtropische Baumarten weisen ausgeprägte (Abb. 7.9, 7.10) Brettwurzeln oder Stelzwurzeln zur Verbesserung der Standfestigkeit auf. Unter den heimischen Arten kann die Flatterulme (*Ulmus laevis*) Brettwurzeln ausbilden. Atemwurzeln, sogenannte Pneumatophoren, wie bei den Mangroven-Arten oder der Sumpfyzypresse dienen der Sauerstoffversorgung der Wurzeln auf sumpfigen Standorten.



Ulmus laevis
Flatterulme

Abbildung 7.9: Brettwurzeln bei Flatterulme (oben) und bei tropischen Baumarten (www.wikipedia.org)



Rhizophora spec.
Mangrove

Taxodium distichum
Sumpfyypresse

Abbildung 7.10: Atemwurzeln (Pneumatophoren) bei Mangroven und Sumpfyypresse (www.wikipedia.org)

7.7 Symbiosen im Wurzelbereich

Symbiosen sind Lebensgemeinschaften zwischen unterschiedlichen, oftmals systematisch weit entfernten Organismen zum beiderseitigen Vorteil.

Bei den heimischen Gehölzarten treten im Wurzelbereich Symbiosen mit Pilzen oder Bakterien auf.

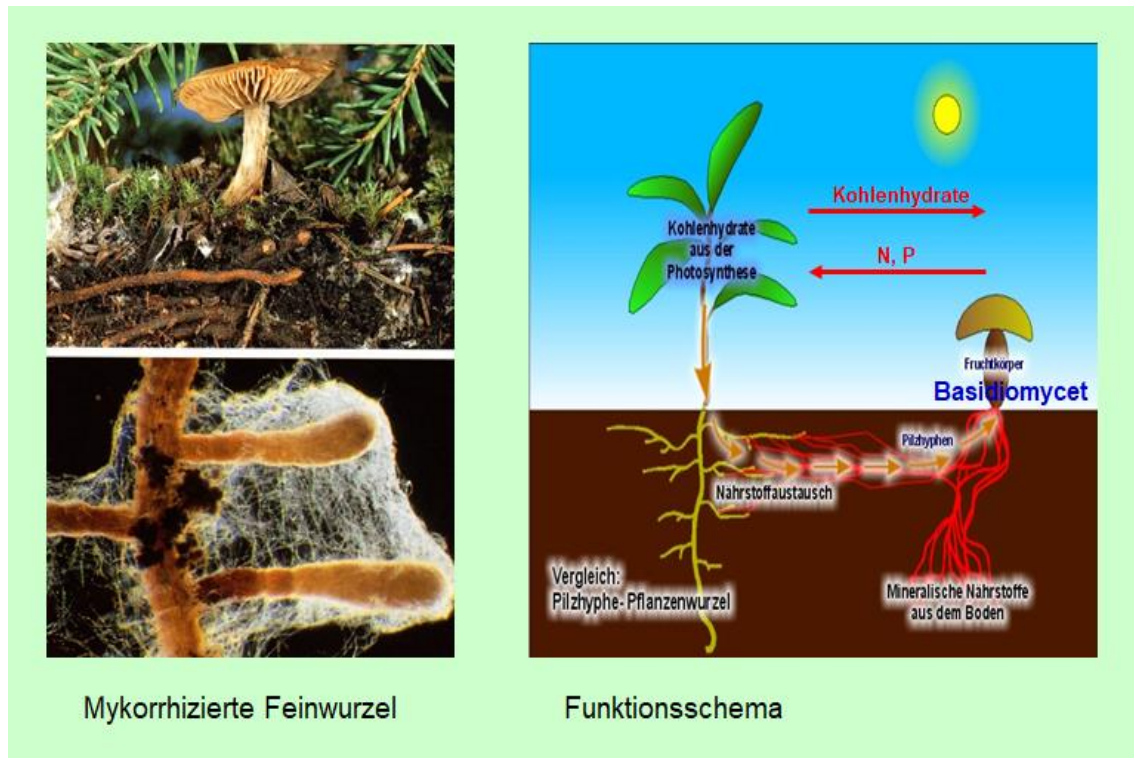


Abbildung 7.11: Mykorrhizabildung (www.waldwissen.net; www.wikipedia.org; www.taranaki-11.de)

Mykorrhiza bezeichnet die Symbiose zwischen Wurzeln höherer Pflanzen und Pilzen (Abb. 7.11). Die meisten heimischen Gehölzarten gehen eine Verbindung mit Arten aus der Gruppe der Basidiomyceten, wie etwa dem Birkenpilz, Steinpilz, Maronenröhrling oder dem Knollenblätterpilz ein. Pflanzlicher und pilzlicher Partner treten in einen intensiven Stoffaustausch. Dabei umgeben Pilzfäden (Hyphen) als dichter Mantel die Wurzelspitzen der Feinwurzeln. Diese erscheinen unter dem Mikroskop keulenförmig angeschwollen. Von diesem Pilzgeflecht gehen einerseits Hyphen in das Erdreich, andererseits dringen sie in die Wurzelrinde, dem Gewebe der Reservestoffspeicherung ein. Die meristematische Zone an der Wurzelspitze bleibt frei. Der Pilz kann, wie bei den heimischen Waldbaumarten häufig, zwischen die Zellen der Wurzelrinde (**ektotrophe Mykorrhiza**) einwachsen. Selten tritt wie bei Eibe (*Taxus baccata*) oder Ginkgo (*Ginkgo biloba*) endotrophe Mykorrhizierung in den Rindenzellen statt. Viele Waldbaumarten wie Eichen-, Tannen-, Ahorn-Arten, Rot-Buche, Hainbuche sowie Kiefern-, Fichten- und Lärchenarten sind auf diese Symbiose angewiesen und werden daher als **obligat mykotroph** bezeichnet. Bei Esche, den Linden-, Ulmen- und Pappelarten findet nur unter

nicht optimalen Standortbedingungen Mykorrhizierung statt, sie sind fakultativ mykotroph. Bei wenigen Pflanzenarten wie Eucalyptus, Schachtelhalm-Arten, Kreuzblütlern und Sauergräsern scheint Mykorrhizabildung zu fehlen.

Funktional betrachtet werden durch die enzymatische Zersetzungsaktivität des Pilzes Stickstoff, Phosphor, Kalium und Magnesium aus dem Humus gelöst und über das Hyphengeflecht zur Pflanzenwurzel transportiert. Der Pilz entnimmt "als Gegenleistung" Kohlenhydrate aus den Zellen der Wurzelrinde. Mykorrhiza ist jedoch kein harmonisches und statisches Gleichgewicht sondern ein "permanenter Kampf zwischen eindringendem Pilz und Abwehrreaktionen durch die Pflanze". Zahlreiche Untersuchungen belegen, dass diese Symbiose in immissionsbelasteten Wald-Beständen stark in Mitleidenschaft gezogen ist. Stickstoff- und Säureeinträge sowie weitere Immissionen führen zu einem Rückgang der Mykorrhizierung und damit zu einer erschwerten Nährstoffaufnahme.

Wurzelknöllchen (Abb. 7.12) treten bei Erlen-Arten und Sanddorn mit einem Strahlenpilz als Symbiosepartner sowie bei Schmetterlingsblütlern wie der Gewöhnliche Robinie, dem Ginster- oder Lupinen-, Klee-Arten mit einem Bakterium als Symbiosepartner auf. Die Besiedelung der Wurzelrinde führt in beiden Fällen zu knolligen Anschwellungen der Wurzeln. Dabei kommt es zunächst zu einer Infektion der Wurzel, zumeist über die Wurzelhaare, durch die im Boden normalerweise saprophytisch lebenden Bakterien. In der Wurzelrinde führt das Zusammenwirken von Bakterien und Ausscheidungen der Wurzel zu einer Vermehrung und Vergrößerung der Wurzelzellen, deren Zellkerne tetraploid werden. An diese, zunächst rein parasitische Phase schließt sich der Übergang zur symbiontischen Wechselbeziehung an. Die Bakterien erhalten von der Pflanze vorwiegend Kohlenhydrate und geben Stickstoffverbindungen ab. In Erlenbeständen kann so eine Stickstoffanreicherung im Boden von bis zu 50kg/ ha/Jahr erfolgen.



Abbildung 7.12: Wurzelknöllchenbildung (www.wikipedia.org)

8. Sprossaufbau

Die Sprossachsen höher entwickelter Pflanzen sind zumeist beblättert und in Knoten (= **Nodien**, Ansatzstellen der Blätter) und Zwischenknotenstücke (= **Internodien**) gegliedert. Sprossachsen übernehmen Stützfunktion für den gesamten Pflanzenkörper und transportieren Wasser mit den gelösten Nährsalzen von den Wurzeln zu den Blättern sowie Assimilate zu wachsenden Geweben und an die Speicherorte.

Grundsätzlich wird bei der anatomischen Betrachtung des Sprossaufbaus zwischen dem primären- und sekundären Sprosswachstum unterschieden. Der **primäre Sprossaufbau** umfasst jene Teile des Sprosses, die aus der alleinigen Tätigkeit der im Spitzenmeristem enthaltenen Initialengruppen hervorgegangen sind. Bei einjährigen krautigen Pflanzenarten ist das gesamte Sprossystem auf das primäre Sprosswachstum zurückzuführen. Langlebige Gehölze entwickeln zumeist zusätzlich sehr rasch ein **sekundäres Sprosswachstum**, das zeitlebens fortgeführt wird und somit den deutlich überwiegenden Teil des Sprosssystems ausmacht (Abb. 8.1).

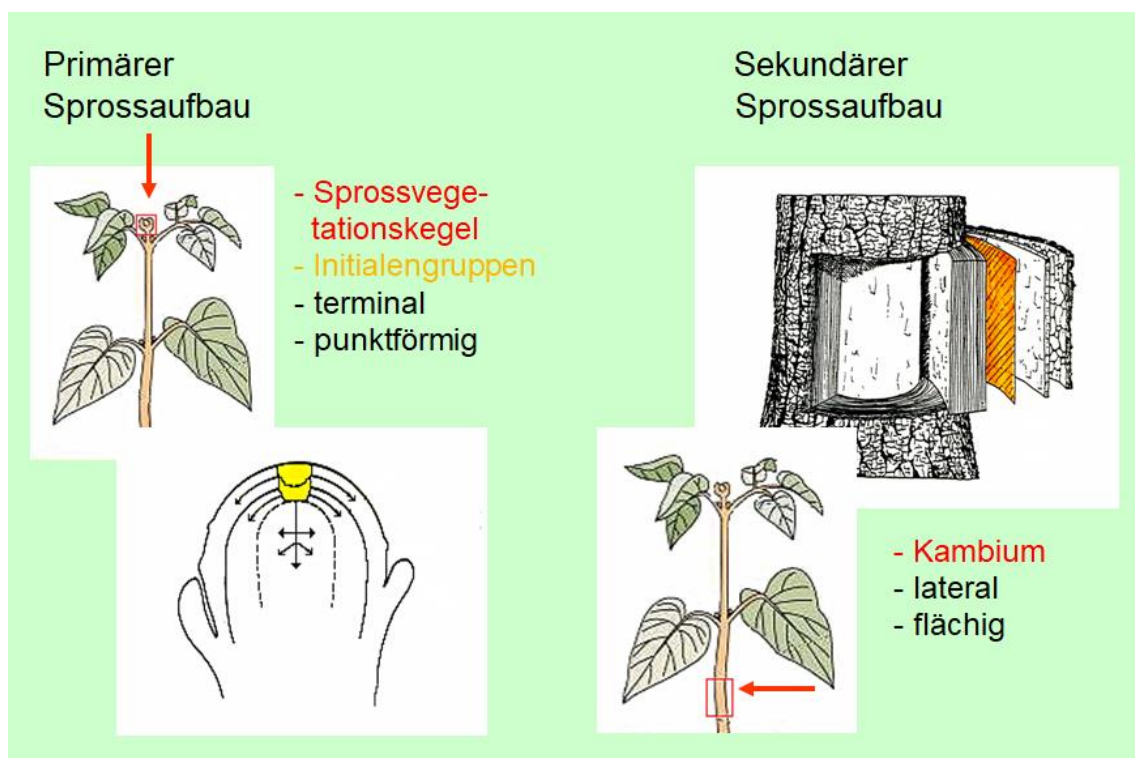


Abbildung 8.1: Grundlagen des primären und sekundären Sprossaufbaus (Schütt et al 1978)

8.1 Sprossentwicklung bei Krautpflanzen und Gehölzen

Die Gegenüberstellung des anatomischen Sprossaufbaus der drei Pflanzengruppen **monokotyle Krautpflanzen** (Beispiel: Land-Reitgras, *Calamagrostis epigeios*), **dikotyle Krautpflanzen** (Beispiel: Sonnenblume, *Helianthus annuus*) und **Gehölze** (Beispiel: Wald-Kiefer, *Pinus sylvestris*) zeigt die unter-

schiedlichen Baumuster der Sprossentwicklung und damit des Stofftransportes.



Abbildung. 8.2: Unterschiede im Sprossaufbau von Gehölzen sowie mono- und dikotylen Krautpflanzen (www.wikipedia.org)

Bei den **monokotylen Krautpflanzen** entstehen im Anschluss an die **Embryonalzone** am Vegetationskegels (10-50µm) in der anschließenden **Differenzierungszone**, etwa 1-3cm unter der Sprossspitze unregelmäßig über den Sprossquerschnitt verteilte, **geschlossen kollaterale Leitbündel**. Im anatomischen Aufbau enthalten diese einen wasserleitenden Xylem- und einen assimilatleitenden Phloemteil. Der Phloemteil ist dabei nach außen, der Xylemteil nach innen gerichtet. Das gesamte, im Querschnitt runde Leitbündel ist gänzlich von einer Scheide stabilisierender Sklerenchmyzellen umhüllt (Abb. 8.3, 8.4).

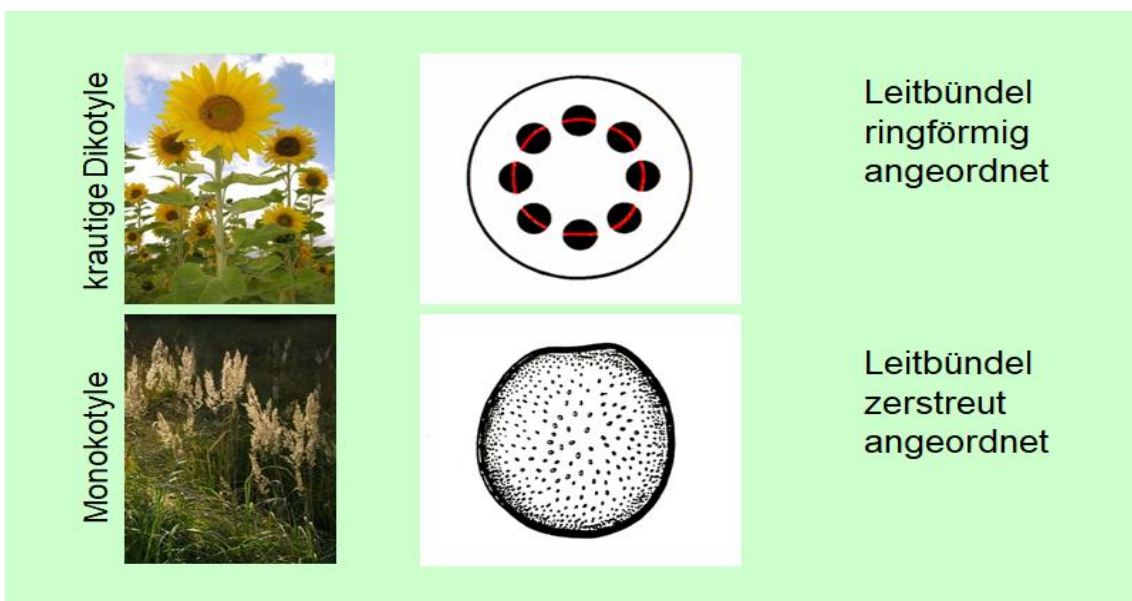


Abbildung 8.3: Leitbündel im Sprossaufbau der Krautpflanzen (www.wikipedia.org)



Abbildung 8.4: Anatomischer Aufbau offen und geschlossen kollateraler Leitbündel (verändert nach Braune et al 1971)



Abbildung 8.5: Entstehung des sekundären Kambiumrings bei den dikotylen Krautpflanzen (www.wikipedia.org)

Dikotyle Krautpflanzen besitzen im Unterschied dazu eine abweichende Leitbündelverteilung im Sprossquerschnitt sowie einen anderen anatomischen Leitbündelaufbau. In der Differenzierungszone werden hier die Leitbündel ringförmig angeordnet (Abb. 8.3). Bei diesen **offen kollateralen Leitbündeln** ist die Sklerenchymischeide jeweils an beiden Seiten unterbrochen. Zwischen den Phloem- und Xylemteil ist eine kambiale Zone eingeschoben (Abb. 8.4). Die ringförmige Anordnung der Leitbündel im Sprossquerschnitt sowie die jeweils enthaltenen Kambialzonen in jedem Leitbündel bilden die Voraussetzung für die Entstehung eines geschlossenen Kambiumrings. Vereinfacht dargestellt werden die kambialen Abschnitte in den Leitbündeln, die **Faszicularkambien**, mit neuen Kambiumabschnitten zwischen den Leitbündeln, den **Interfaszicularkambien** zu einem geschlossenen Kambiumring verbunden (Abb. 8.5). Aus diesem heraus erfolgt das anschließende sekundäre Dickenwachstum.

Bei zahlreichen krautigen Dikotylen werden in einem Zwischenschritt neue, kleinere Leitbündel in den Leitbündelring eingefügt, bevor die Verknüpfung der Kambialsegmente stattfindet.

Bei den **Gehölzen** ist die Bildung eines geschlossenen Kambiumring bereits im Sprossvegetationspunkt angelegt und etwa 0,04mm unter der Sprossspitze abgeschlossen (Abb. 8.6). Dieses Ringkambium gibt im Zuge des dauerhaften sekundären Dickenwachstums als dipleurisches Kambium nach innen Xylem- und nach außen Phloemzellen ab.

Der Holzteil nimmt bei Bäumen und Sträuchern den überwiegenden Teil der Sprossachse ein. In einiger Entfernung von der Sprossspitze bzw. mit zunehmendem Pflanzenalter ist die Sprossachse in das innen liegende, nicht mehr wasserleitende **Kernholz** und das außen liegende, wasserleitende **Spaltholz** gegliedert.

Unter dem Einfluss des Jahreszeitenklimas bilden Gehölze in Mitteleuropa Jahrringe. Im Querschnitt betrachtet werden in jedem Jahrring im Frühjahr zu Vegetationsbeginn zunächst grosslumige, dünnwandige Zellen, das sogenannte **Frühholz** gebildet. Zum Vegetationsende hin, häufig bereits ab Ende Juli/Anfang August, ist ein deutlicher Übergang zu den kleinumigeren Zellen mit starken Wandverstärkungen des **Spätholzes** zu erkennen. Die eigentliche Jahrringgrenze entsteht durch den abrupten Wechsel zwischen dem Spätholz des einen Jahres und dem Frühholz des Folgejahres (Abb. 8.7).

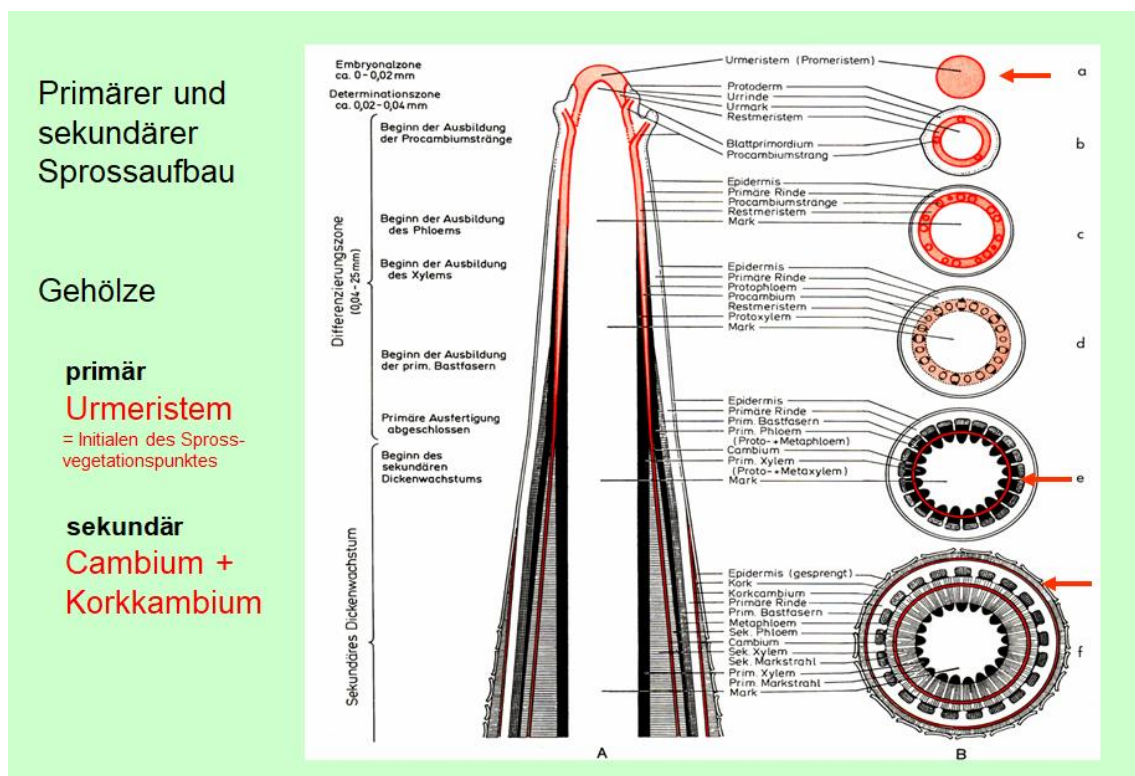


Abbildung 8.6: Primärer und sekundärer Sprossaufbau der Gehölze (Sitte et al 2002)

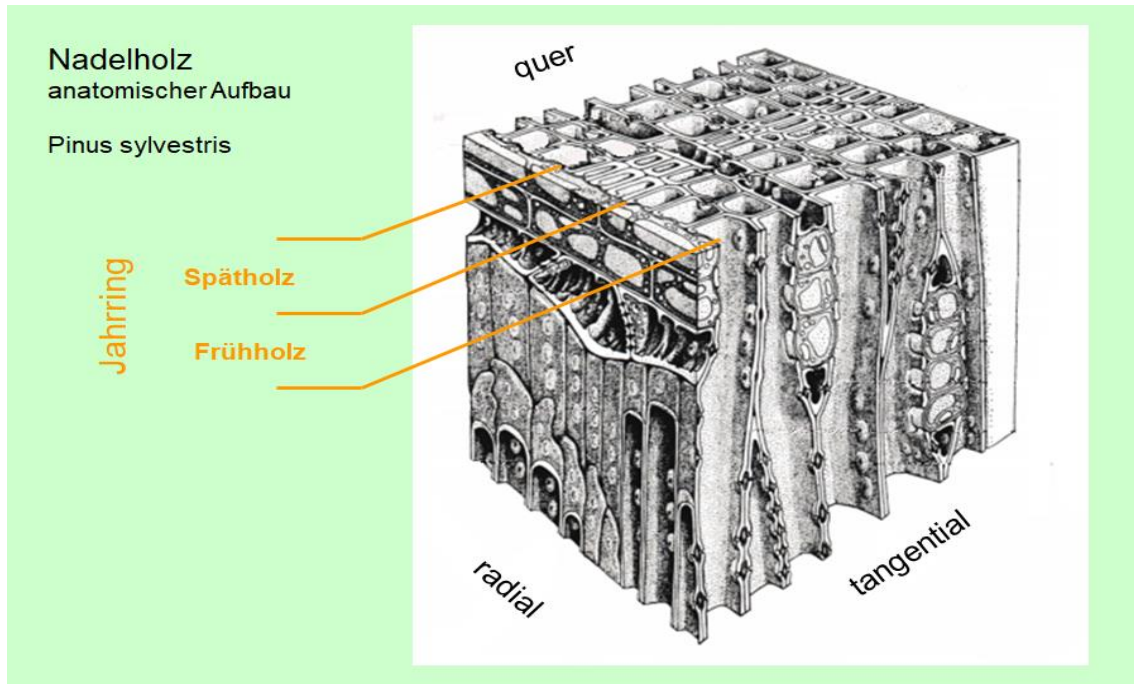


Abbildung 8.7: Jahrringaufbau im Nadelholz (verändert nach Braune et al 1971)

In der Gruppe der Gehölze bestehen dabei deutliche Unterschiede im anatomischen Aufbau von Nadel- und Laubholz.

8.2 Anatomischer Aufbau des Nadelholzes

Die entwicklungsgeschichtlich älteren und daher einfacher gebauten Nadelhölzer besitzen nur sogenannte **Tracheiden** als wasserleitende Zellen. Diese sind schmal, spindelförmig, verholzt, an beiden Enden zugespitzt und etwa 1-5(-8mm) lang (Abb.8.8). Der Wassertransport von den Wurzeln bis zu den Blättern mit einer Leitungsgeschwindigkeit von etwa $0,4\text{mm s}^{-1}$ erfolgt durch die Verknüpfung übereinander angeordneter Tracheiden, die über zahlreiche **Hoftüpfel** verbunden sind. Im Detail betrachtet weisen die Hoftüpfel einen spezifischen Zellwandaufbau auf. Die Sekundärwände bilden einen aufgewölbten Hof mit einer zentralen Öffnung, die Mittellamelle ist durchgehend ausgebildet, die Primärwand nur in der Mitte als Torus aufgelagert. Durch die Beweglichkeit der Mittellamelle ist die Öffnung verschließbar (Abb. 8.9).

Bei einem 30m hohen Nadelbaum sind etwa 6.000 hintereinander geschaltete Tracheiden nur für den Wassertransport im Stamm erforderlich.

Bei der Verbindung von Tracheiden werden zweiseitig behöft, bei der Verbindung von Parenchymzellen und Tracheiden einseitig behöft Tüpfel ausgebildet.

Zusätzlich zu den axialen Leitungsbahnen der Tracheiden sind im Holzkörper Verbindungswege vom Sprossinneren zum Rand hin vorhanden, die als **Holzstrahlen** bezeichnet werden. Beim Nadelholz sind diese eine Zelllage

breit und 1-12 Zellschichten hoch. Bei den Fichten-, Kiefern- und Lärchen-Arten sowie bei der Douglasie treten häufig zentral eingefügte Harzkanäle auf. Die Holzstrahlen des Nadelholzes werden ober- und unterseits jeweils von wasserleitenden (= tracheidalen) Zellen begrenzt. Dazwischen befinden sich zumeist mehrere Schichten stärkeführender, parenchymatischer Zellen. Diese sind die entscheidenden Orte der Reservestoffeinlagerung im Holzkörper. Parenchymzellen sind im Nadelholz darüber hinaus nur noch um das Drüsenepithel der Harzkanäle zu finden.

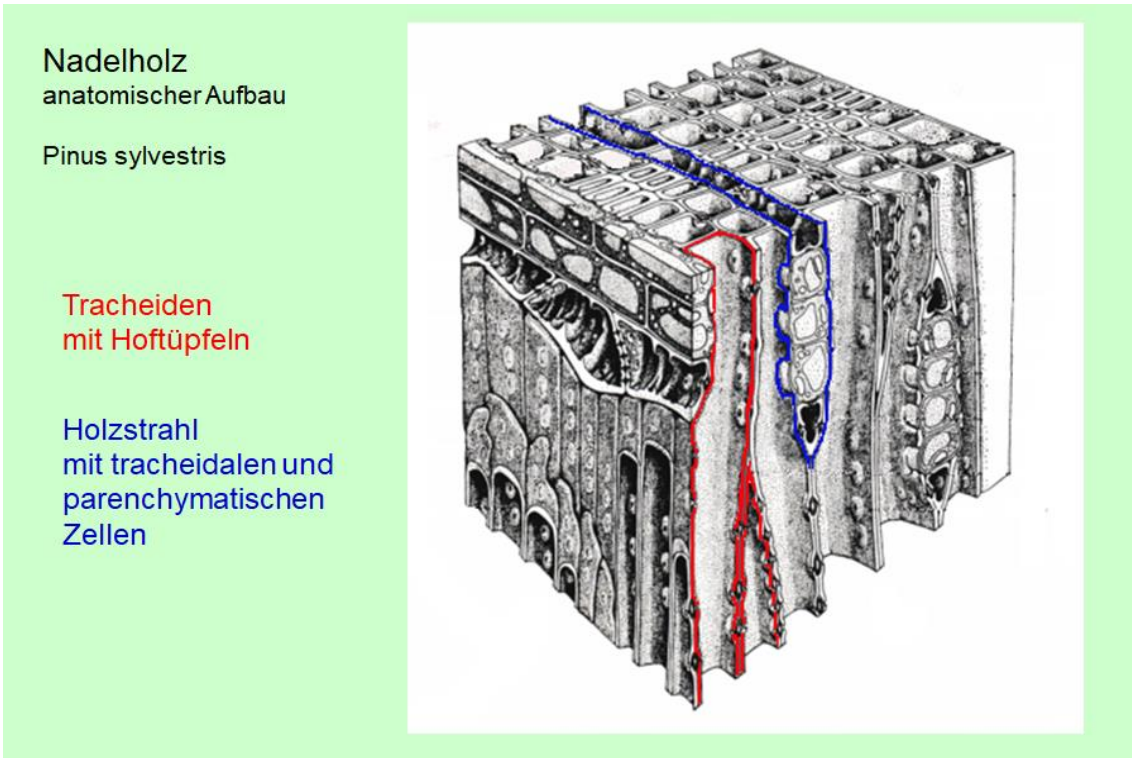


Abbildung 8.8: Anatomischer Aufbau des Nadelholzes (verändert nach Braune et al 1971)

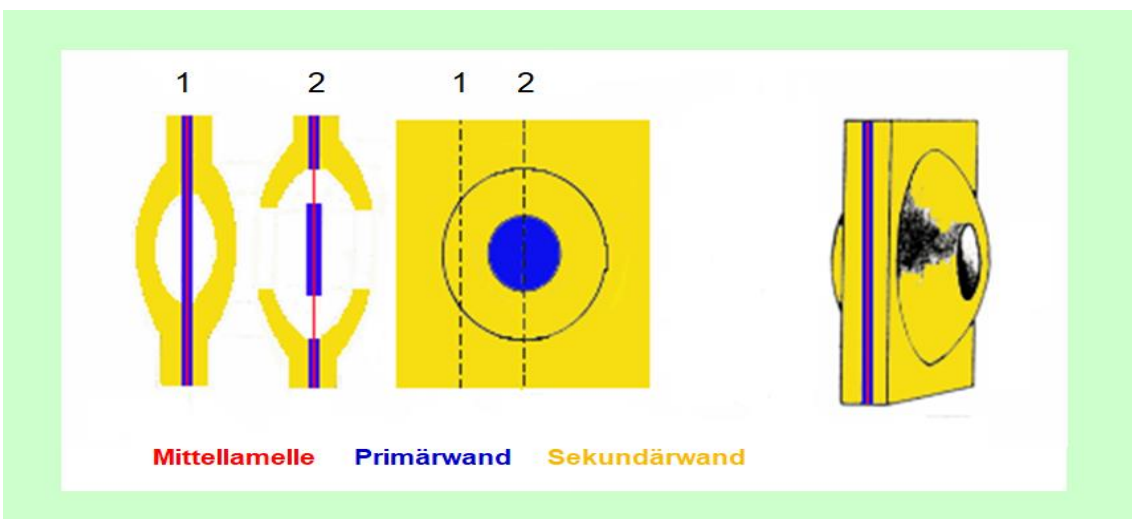


Abbildung 8.9: Anatomischer Aufbau beidseitig behöfteter Tüpfel

8.3 Anatomischer Aufbau des Laubholzes

Die entwicklungsgeschichtlich jüngeren und damit höher entwickelten Laubhölzer weisen einen weitaus komplexeren Holzaufbau als die Nadelhölzer auf. Hier ist unter den beteiligten Zelltypen eine deutliche Arbeitsteilung in Wasserleitung, Wasserspeicherung und Festigung erkennbar (Abb. 8.10).

Die Wasserleitung wird durch sogenannte **Tracheen** (= Gefäße) übernommen. Tracheen sind im Unterschied zu den Tracheiden kürzere, bei Eiche bis etwa 4mm lange, weitlumige (Durchmesser bei Eiche -ca. 0,4mm), tote Zellen, die durch Auflösung der Querwände zu einem „pipelineartigen“ Röhrensystem verbunden sind. Die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers beträgt bis zu 40mm s^{-1} .

Ebenfalls im Laubholz vorkommende **Tracheiden** übernehmen vorrangig die Funktion der Wasserspeicherung. Im Vergleich verschiedener Laubbaumarten ist eine deutliche Entwicklungsreihe bis hin zu den hoch entwickelten Eschen-Arten erkennen. Dabei wird das Tracheidengewebe zunehmend durch Holzfasergewebe mit eingeschlossenem Speicherparenchym ersetzt.

Zusätzlich und ebenfalls nur im Angiospermenholz finden sich **Holzfasern** als Festigungselemente. Diese sind ähnlich wie Tracheiden gebaut, aber frei von Hoftüpfeln und besitzen deutliche Wandverstärkungen.

Holzparenchym ist im Laubholz umfangreich vorhanden. Es liegt in direkter Begleitung der Tracheen vor. Tracheen und Parenchymzellen sind dabei durch zahlreiche Tüpfel miteinander verknüpft. Diese räumliche Verbindung zwischen dem Tracheen-Röhrensystem und den angelagerten Parenchymzellen wird als

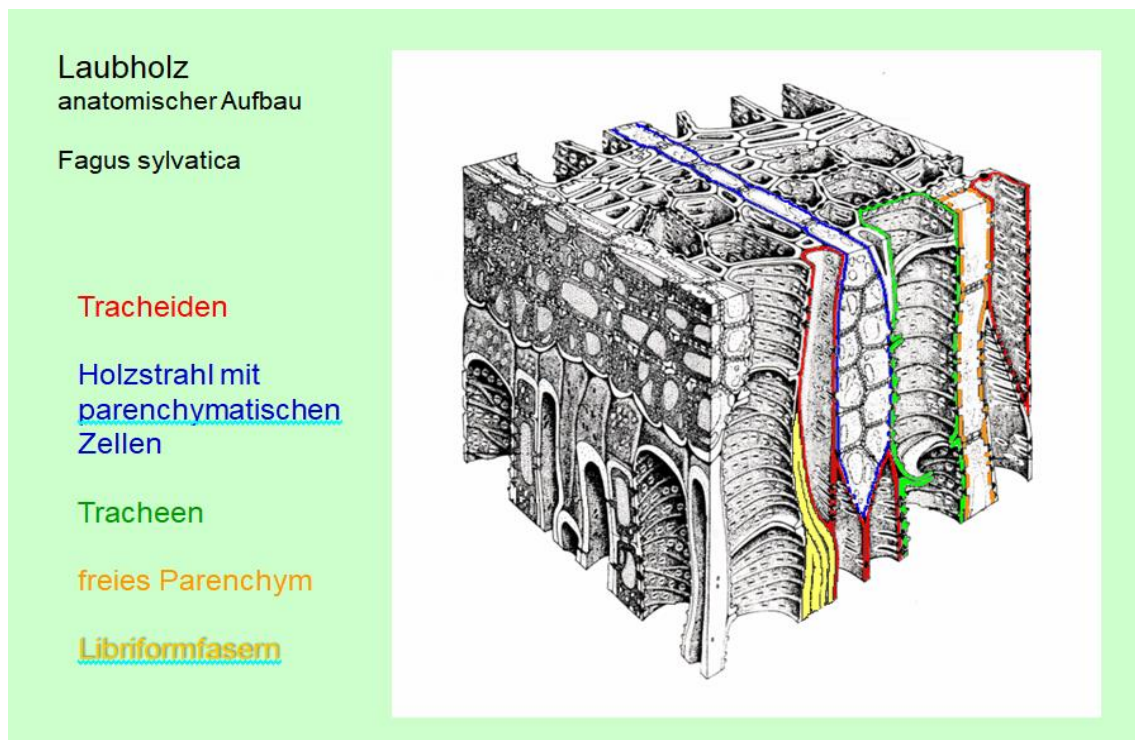


Abbildung 8.10: Anatomischer Aufbau des Laubholzes (verändert nach Braune et al 1971)

Funktionseinheit interpretiert, in der die lebenden Parenchymzellen eine bisher ungeklärte Steuerungsfunktion für den Wassertransport übernehmen.

Die Holzstrahlen des Lauholzes sind mehrere Zellen breit, bestehen ausschließlich aus parenchymatischen Zellen und sind bei den Erlen-Arten und der Hainbuche auch mit Holzfasern durchsetzt.

Im Jahrringaufbau des Laubholzes werden zwei Grundtypen unterschieden (Abb. 8.11). **Ringporiges** Holz weist besonders weitlumige Tracheen im Frühholz auf (Beispiele: Eichen-, Eschen-, Ulmen-Arten). Im **zerstreutporigen** Holz sind die Tracheen nahezu gleichmäßig über den Jahrring verteilt. (Beispiele: Linden-, Ahorn-, Birken-, Erlen-, Weiden-, Pappel-Arten, Rot-Buche, Hainbuche).

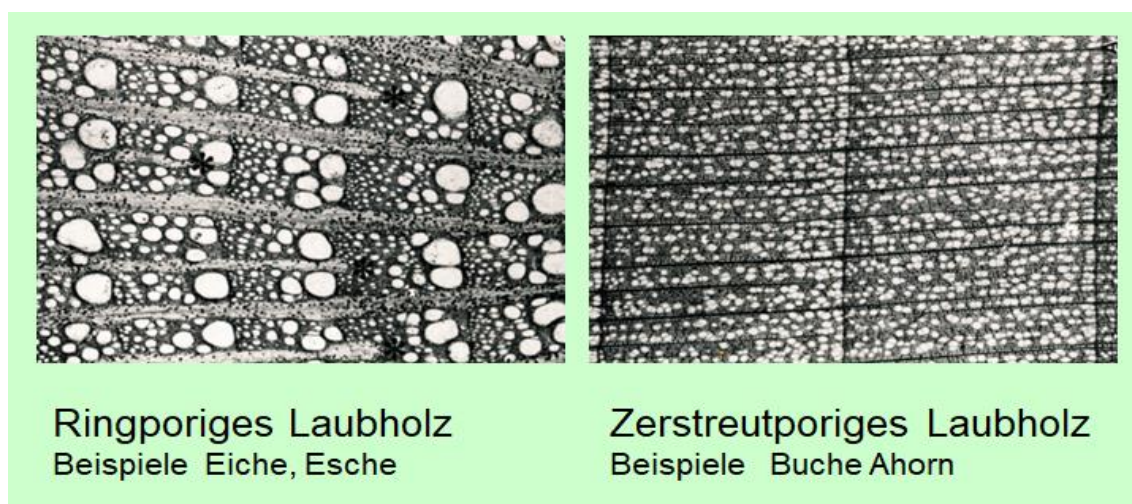


Abbildung 8.11 Holzanatomische Unterschiede zwischen ring- und zerstreutporigen Laubholz (Schütt et al. 1978)

8.4 Splint- und Kernholz

Die wasserleitenden Zellen im Laub- und Nadelholz verlieren mit zunehmendem Alter ihre Funktion. So sind bei den Kiefern-Arten etwa 20 Jahrringe leitfähig, bei den Eichen-Arten oftmals nur 5 bis 7 Jahrringe. Die funktionslos gewordenen Xylem-Bereiche durchlaufen sekundäre Veränderungen vom **Splintholz** zum **Kernholz**. Wesentliche biochemische Reaktionen sind dabei die Einlagerung von Harzverbindungen bei Nadelhölzern sowie von Gerbstoffen bei den Laubhölzern. Eindringende Luft führt grundsätzlich zu Oxidationsreaktionen. Anatomisch betrachtet werden im Nadelholz die Hoftüpfel verschlossen, im Laubholz ist oftmals eine ausgeprägte **Thyllenbildung** zu beobachten. Bei diesem Vorgang wachsen die blasenartig ausgestülpten Protoplasten, die die Tracheen begleitenden Parenchymzellen über die Tüpfel in die Tracheen hinein. Dies führt zur Verstopfung der Leitungsbahnen.

Bei zahlreichen Baumarten ist die Kernholzbildung mit einem deutlichen Farbumschlag verbunden. So besitzen Kiefern-, Lärchen-Arten, Douglasie, Eichen-, Ulmen-Arten einen deutlich abgesetzten Farbkern. Bei den Fichten-

Tannen-, Linden-, Pappel-Arten und zumeist auch bei der Rot-Buche ist das funktionslose Kernholz nicht gefärbt und wird daher als **Reifholz** bezeichnet.

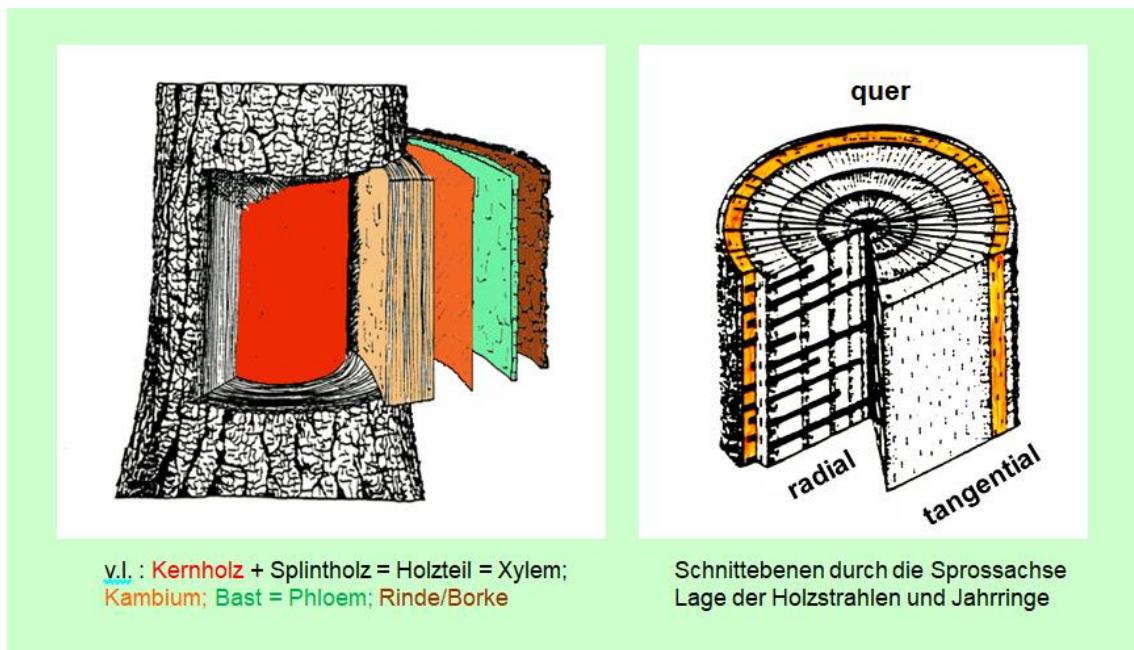


Abbildung 8.12: Anatomisch-morphologischer Aufbau eines Kiefernstammes (verändert nach Schütt et al. 1978)

8.5 Reaktionsholz

Durch anatomische Veränderungen im Holzaufbau, wie etwa stärkere Lignifizierung der Zellwände oder den Einbau kleinlumigerer Zellen sind Gehölze in der Lage die Wuchsrichtung bereits verholzter Sprossachsen zu verändern. Nach Verlust des Gipfeltriebes kommt es so zum Aufrichten von Ästen oder zum Säbelwuchs des Stammes in geneigtem Gelände. Die dabei neu gebildeten Holzschichten werden als **Reaktionsholz** bezeichnet. Dies geschieht bei den Laubhölzern durch **Zugholz** auf der Oberseite, bei Nadelhölzern durch **Druckholz** auf der Unterseite der entsprechenden Sprossachse.

8.6 Anatomischer Aufbau des Phloems

Wesentlicher funktionaler Bestandteil verholzter Sprossachse ist neben dem wasserleitenden Xylem das durch das Kambium nach außen hin aufgebaute assimilatleitende Phloem (Bast). Es besteht aus Leitungs-, Speicher- und Festigungselementen. Der Ferntransport der Assimilate erfolgt in den **Siebelementen**. Bei den Gymnospermen sind diese als Einzelzellen vorhanden und über Tüpfel miteinander verbunden und etwa 2-5mm lang. Bei den Angiospermen sind die Zellen deutlich kürzer (ca. 0,1-0,5mm) und zu Siebröhren fusioniert. Zwischen den einzelnen Siebröhrenzellen sitzen

durchbrochene Querwände (= Siebplatten). An die kernlosen Siebröhren sind lebenden Parenchymzellen, die **Geleitzellen** angelagert. Diesen werden steuernde Aufgaben für den Assimilattransport zugesprochen (Abb. 8.13).

Das Phloem ist relativ kurzlebig. Gegen Ende der Vegetationsperiode werden häufig die Verbindungswege verstopft, indem auf die Siebplatten Kallose aufgelagert wird. Dies führt meist zum Absterben der Leitungsbahn. Bei den Linden-Arten sind diese Kallosepfropfen im folgenden Frühjahr wieder auflösbar.

Neben dem Transport von der Krone zu den Wurzeln sind im Phloem auch radiale Leitungsbahnen enthalten. Diese stellen die unmittelbare Fortsetzung der Holzstrahlen dar und werden hier als **Baststrahlen** bezeichnet. Sie sind aus Parenchymzellen aufgebaut und dienen der Stoffspeicherung.

Festigungsfunktion übernehmen die ins Phloem eingestreuten **Bastfasern**. Vorkommen, Dichte und Länge schwanken in breitem Rahmen. So sind sie beispielsweise bei den Berberitzen-Arten etwa 0,5mm, bei den Linden-Arten in bandartiger Anordnung etwa 1cm und beim Flachs bis zu 7 cm lang.

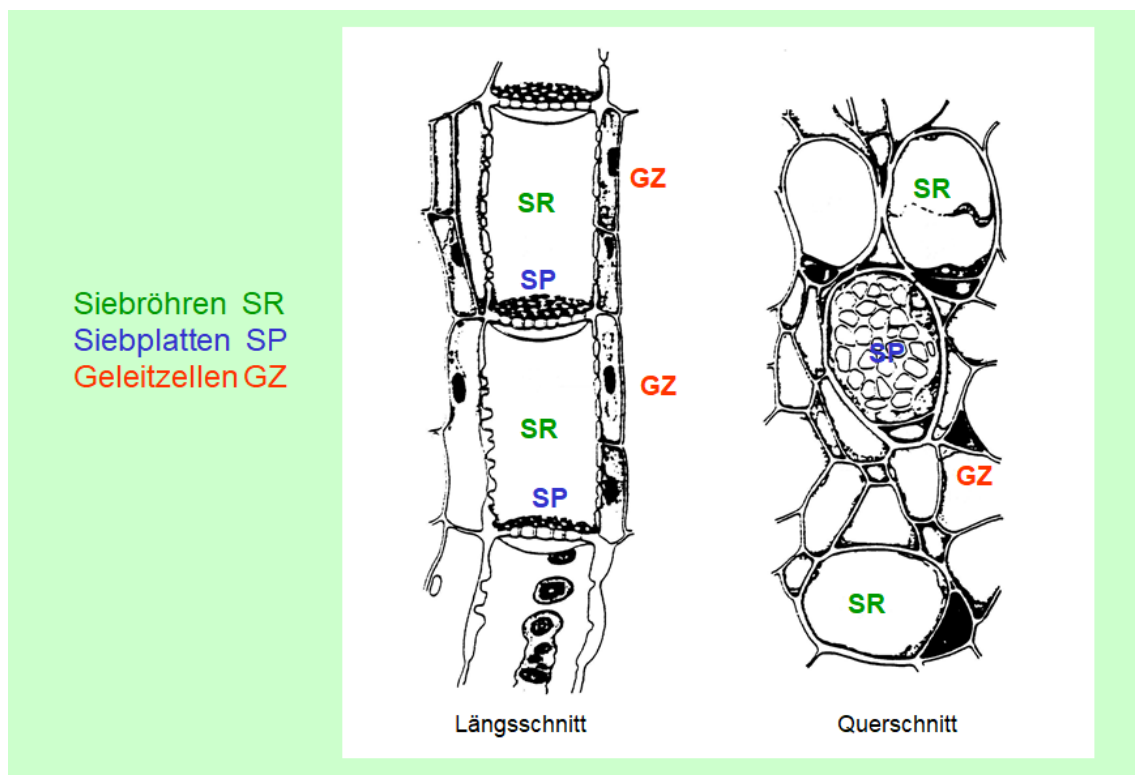


Abbildung 8.13: Anatomischer Aufbau des Phloems (verändert nach Schütt et al 1978)

8.7 Abschlußgewebe verholzter Sprosse

Die Spitze mehrjähriger verholzter Sprosse ist auf den oberen 25 bis 30 mm zunächst vom **primären Abschlussgewebe**, das direkt aus den Tunica-Initialen hervorgeht, umgeben. Diese Epidermis kann das weitere sekundäre Dickenwachstum des Sprosses jedoch nicht ausgleichen, reißt im Folgenden bereits wenige Zentimeter unter der Sprossspitze auf und wird durch ein

rechtzeitig gebildetes, **sekundäres Abschlußgewebe**, das **Periderm** ersetzt (Abb. 8.14). Dieses besteht aus einem eigenen Kambium, dem **Phellogen**, das nach außen hin **Phellem** (= Kork, Korkzellen ohne Interzellularen) und nach innen **Phelloderm** (= Parenchymzellen mit Interzellularen) aufbaut. Die äußere Zellschichten sterben bald ab und übernehmen somit Schutzfunktion. Das Periderm ist von Korkporen, den **Lenticellen** unterbrochen.

Im Querschnitt durch eine Sprossachse mit sekundärem Dickenwachstum sind somit zwei voneinander getrennte Kambiumringe zu finden, die einerseits den Xylem- und Phloemteil und andererseits das Periderm (= **Rinde**) aufbauen.

Bei den meisten Baumarten wird dieses Oberflächenperiderm früher oder später durch ein **tertiäres Abschussgewebe**, die **Borke** ersetzt. Beizeiten bilden sich in tieferen Rindenbereichen sogenannte Innenperidermien. Die zwischen diesen Peridermien liegenden Rindenteile sterben ab. Diese Tiefenperiderme können konvex angelegt sein und bilden dadurch die **Schuppenborke** der Kiefern-, Lärchen-, Eichen- oder Eschen-Arten. Sind diese oberflächenparallel angelegt entsteht die **Ringelborke** der Kirschen-, und Birken-Arten (Abb. 8.14). Viele Kletterpflanzen wie die Weinrebe oder das Geißblatt bilden eine sogenannte Streifenborke. Dabei handelt es sich um eine ursprüngliche Ringelborke, die durch Risse längs gespalten wird.

Einige Baumarten wie die Rot-Buche oder die Hainbuche sind nicht in der Lage Borke zu bilden. Sie werden daher häufig als **Peridermbäume** bezeichnet.

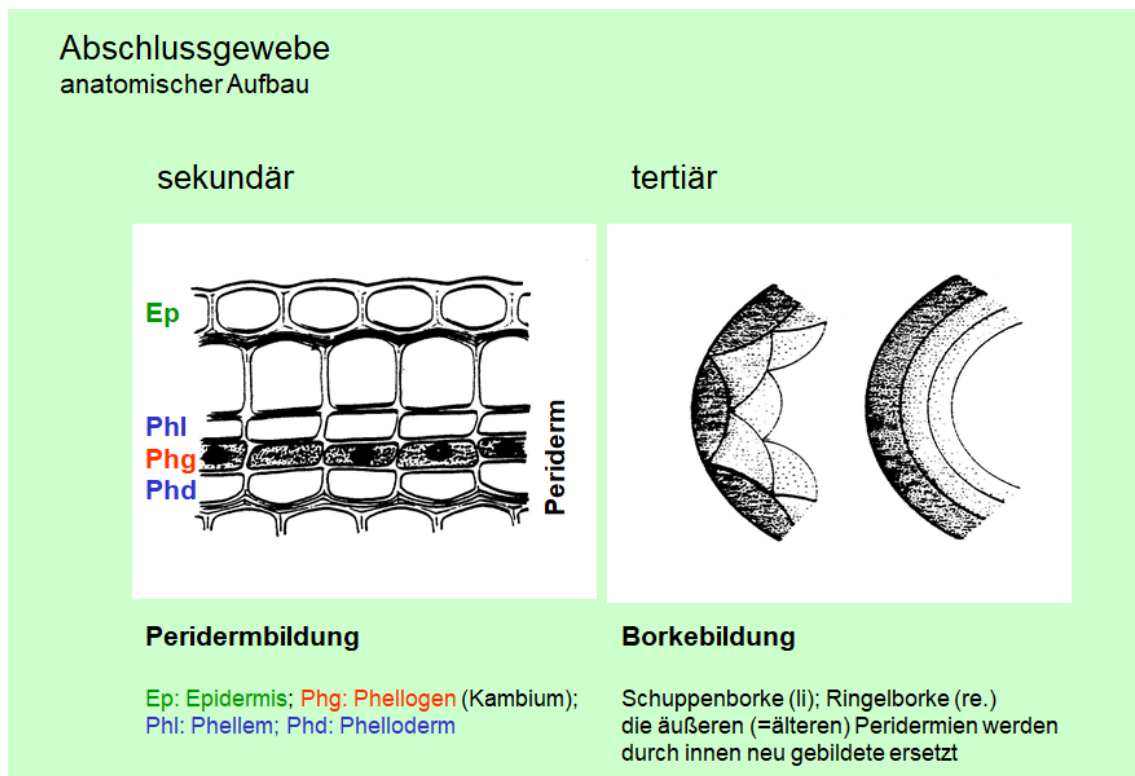


Abbildung 8.14: Bildung des sekundären (Rinde) und tertiären (Borke) Abschlussgewebes bei Gehölzen (verändert nach Schütt et al 1978)

8.8 Dendrochronologie

Unabhängig von der Baumart unterliegt das sekundäre Dickenwachstum und somit die Jahrringbreite zahlreichen artabhängigen, biotischen und abiotischen Einflussgrößen und wachstumsspezifischen Gesetzmäßigkeiten.

Pappel-Arten bilden unter gleichen Standortsbedingungen breitere Jahrringe als Eichen-Arten. Bei den meisten Baumarten sind die Jahrringe im Dickungsalter in der Regel breiter als bei einem Altbaum. Darüber hinaus zeichnen neben beispielsweise Mastjahren oder Kahlfraß mit schmalen Jahrringen auch die jeweiligen Witterungsverhältnisse in den Jahrringbreiten. In besonders trockenen Jahren werden oftmals sehr schmale, in sehr niederschlagsreichen Jahren breite Jahrringe gebildet. Diese Extreme werden als **Weiserjahre** bezeichnet (Abb. 8.14).

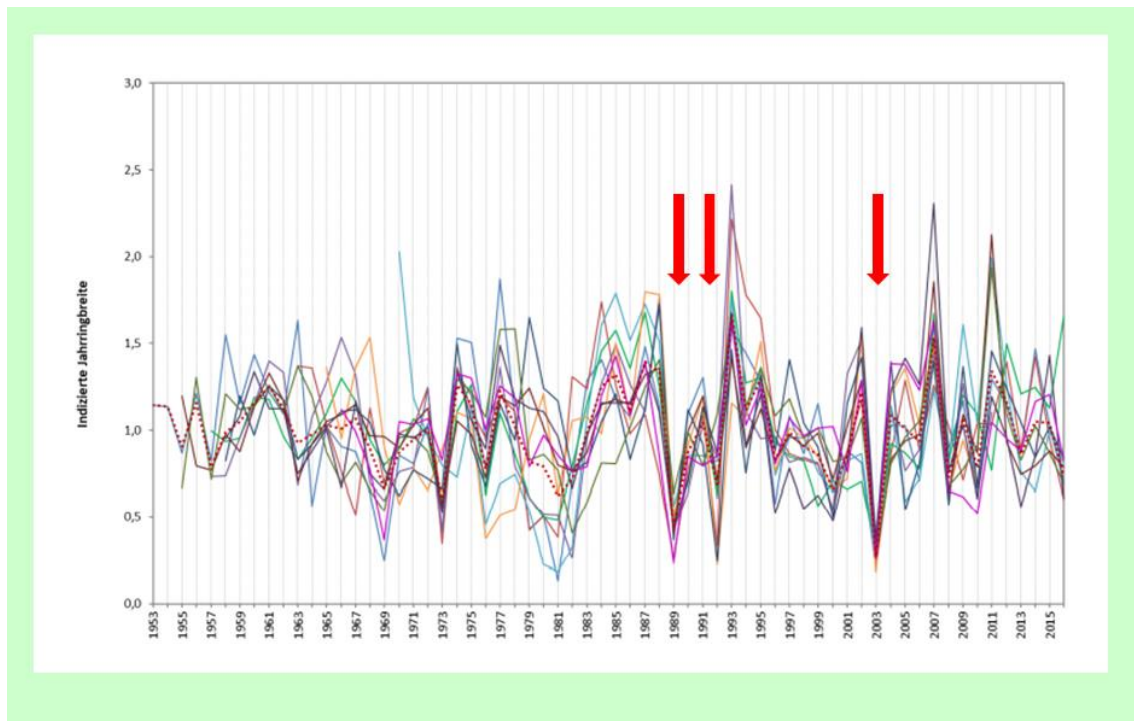


Abbildung 8.14: Synchrone Zuwachseinbrüche bei 11 Probestämmen von Feld-Ahorn (Warlin, Mecklenburg-Vorpommern) in den Trockenjahren 1989, 1992, 2003 (Schill et al. 2019)

Die Synchronisation von Weiserjahren oder markanten Jahrringsequenzen aus stehenden Bäumen mit Holzproben beispielsweise aus Gebäuden, Möbeln oder Musikinstrumenten ermöglicht so die Datierung des Bau- bzw. Herstellungszeitraumes (Abb. 8.15).

Der sogenannte „Hohenheimer Jahrringkalender“ reicht durch die Aneinanderreihung vieler Jahrringmessreihen unterschiedlichster Holzproben, unter anderem auch aus archäologischen Ausgrabungen für Eiche 12.483 Jahre in die Vergangenheit.

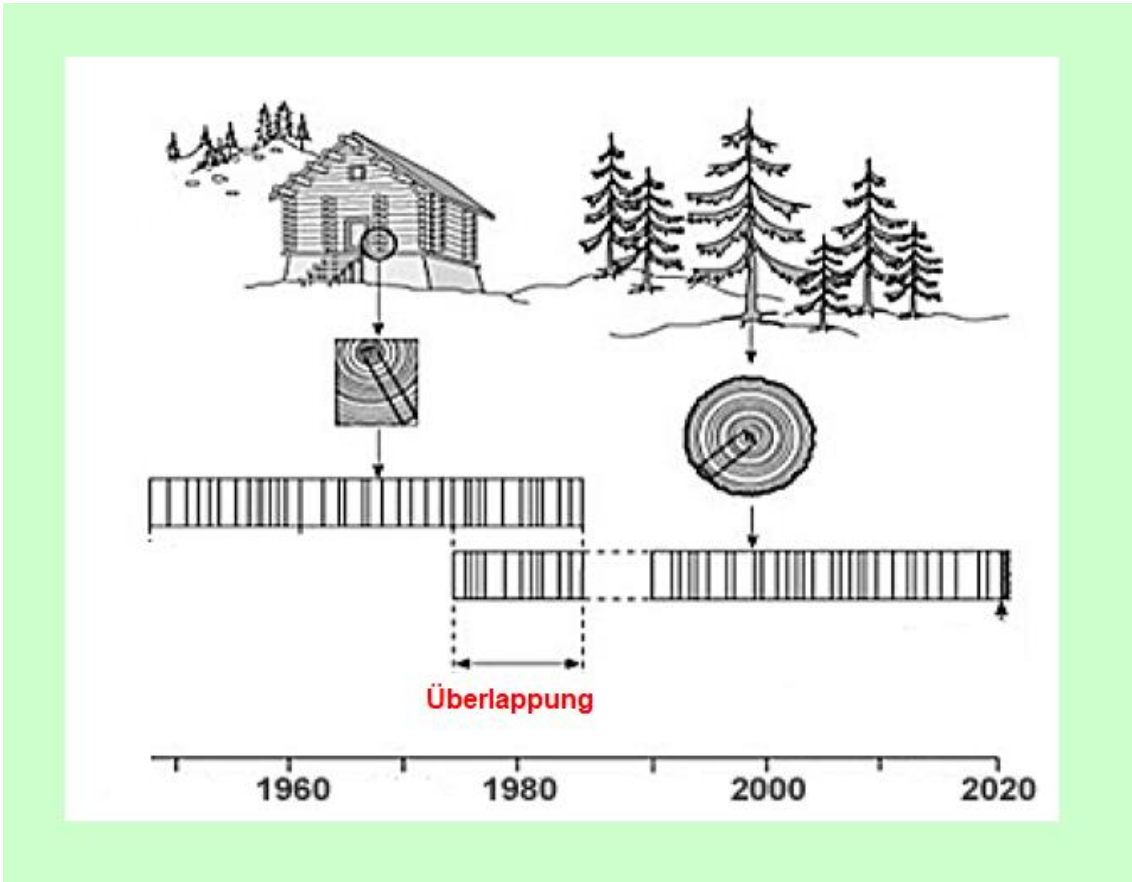


Abbildung 8.15: Synchronisation von Jahringmustern (verändert nach www.spektrum.de/lexikon/biologie-kompakt/altersbestimmung)

9. Systematik

Die Systematik als „ordnende“ Teildisziplin der Botanik erforscht die Verwandtschaftsverhältnisse der je nach Schätzung weltweit 380.000 bis 500.000 Pflanzenarten sowie deren evolutionäre Entwicklung. In Deutschland sind derzeit fast 3.000 Arten von Samenpflanzen und 1.100 Arten von Sporenpflanzen (Moose, Farne, Schachtelhalme, Bärlappgewächse) beschrieben.

Die wohl ersten Versuche die Artenvielfalt des Pflanzenreiches zu gliedern reichen bis zu Theophrastos (371 – 286 v. Chr.) zurück. In seinen Texten beschreibt er – losgelöst von verwandtschaftlichen Verhältnissen – die rein schematischen Gruppen der Wuchsformen „Bäume, Sträucher, Stauden und Kräuter“. In den folgenden Jahrhunderten entstanden viele, sehr unterschiedliche Ordnungssysteme, die sich oftmals an der Verwendung als Heilpflanzen orientierten. So entwickelte Paracelsus (1493 – 1541) die sogenannte Signaturenlehre, in der konkrete Merkmale von Pflanzenarten darauf hinweisen sollen, welche Heilwirkungen sie für den Menschen haben: die lappenförmigen Blätter des Leberblümchens wirken danach gegen Leberleiden, die Brennnesseln mit ihren Haaren gegen Haarausfall.

Erst Carl v. Linné (1707 – 1778) begründete die moderne systematische Klassifizierung, in der er die binäre lateinische Nomenklatur für die Benennung der Pflanzenarten jeweils aus **Gattungsnamen** und **Artbezeichnung** endgültig einführt (Bsp.: *Fagus sylvatica*, *Picea abies*).

Bis zum Beginn des neuen Jahrtausends wurde das stetig weiterentwickelte Linne'sche Ordnungssystem allerdings durch die von Emanuel König (1682) festgelegte Einteilung der „Natur“ in drei Hauptkategorien dominiert. Er unterschied die Reiche der Tiere, Pflanzen und Mineralstoffe.

Pflanzen wurden dabei zunächst durch ihre Ortsfestigkeit und ihr lebenslanges Wachstum, später vor allem durch das Vorkommen von Chloroplasten (oder deren Vorstufen) und damit durch ihre photo-autotrophe Lebensweise definiert. Diese Merkmale treffen umfassend für die höher entwickelten Pflanzen zu, gelten allerdings nur noch begrenzt für einfachere Organismen. *Euglena gracilis*, ein etwa 10µm großer Vertreter aus der Gruppe der Augentierchen, ist durch seine Geißel schwimmfähig und enthält mehrere Chloroplasten.

Die starre und vielfach bis vor wenigen Jahrzehnten immer noch angewandte Einteilung der Natur in drei Reiche brachte gravierende Probleme mit sich. Die Gruppe der Pilze, die ortsfest und heterotroph sind, wurden daher zwangsweise in das Pflanzenreich eingebunden, da ihnen die Merkmale der Tiere und Mineralstoffe vollständig fehlen (Abb. 9.1).

Moderne Ordnungssysteme haben zu einer veränderten Struktur der hierarchischen Kategorien geführt. Für einen *ersten orientierenden Einstieg* in die Pflanzensystematik soll hier die ältere Gliederung von Raven et al. (2006) dienen (Abb. 9.2). Auf Grund der raschen Veränderung bei zahlreichen systematischen Gliederungseinheiten im letzten Jahrzehnt ist für eine vertiefte Betrachtung zumeist entsprechende aktuelle Spezialliteratur erforderlich.

Raven et al. (2006) unterscheiden die drei, den Reichen übergeordneten **Domänen** der **Bakterien** und **Archaeen** mit prokaryotischem Zellaufbau sowie

der **Eukaryoten**. Die Domäne der Eukaryoten unterteilt er u.a. in die getrennten Reiche der Pilze und Pflanzen.

Wesentliche Merkmale der **Eukaryoten** sind das Vorhandensein eines echten Zellkerns mit einer doppelten Hülle, eines endoplasmatischen Reticulums, von Membranen umgrenzte Chloroplasten, Mitochondrien und Vakuolen, sowie Mitose und Meiose als Vorgänge der vegetativen und generativen Zellteilung. Den entwicklungsgeschichtlich älteren und daher einfacher aufgebauten **Prokaryoten** fehlen diese Merkmale.

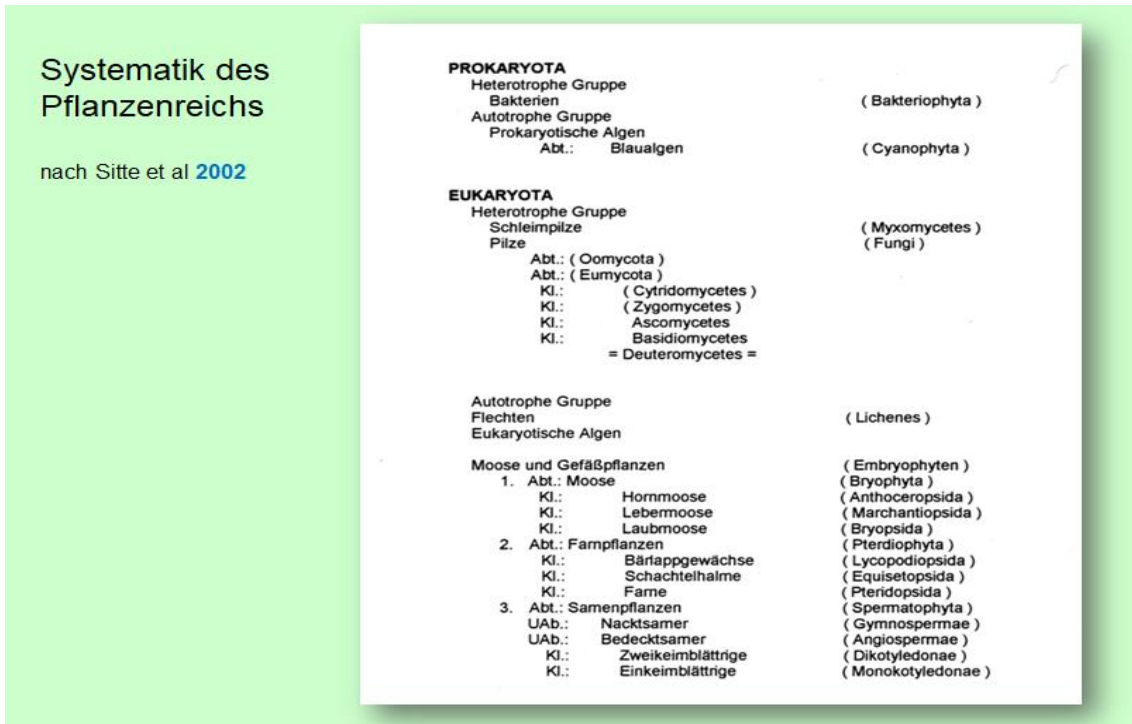


Abbildung 9.1: Systematik des Pflanzenreiches nach Sitte et al 2000

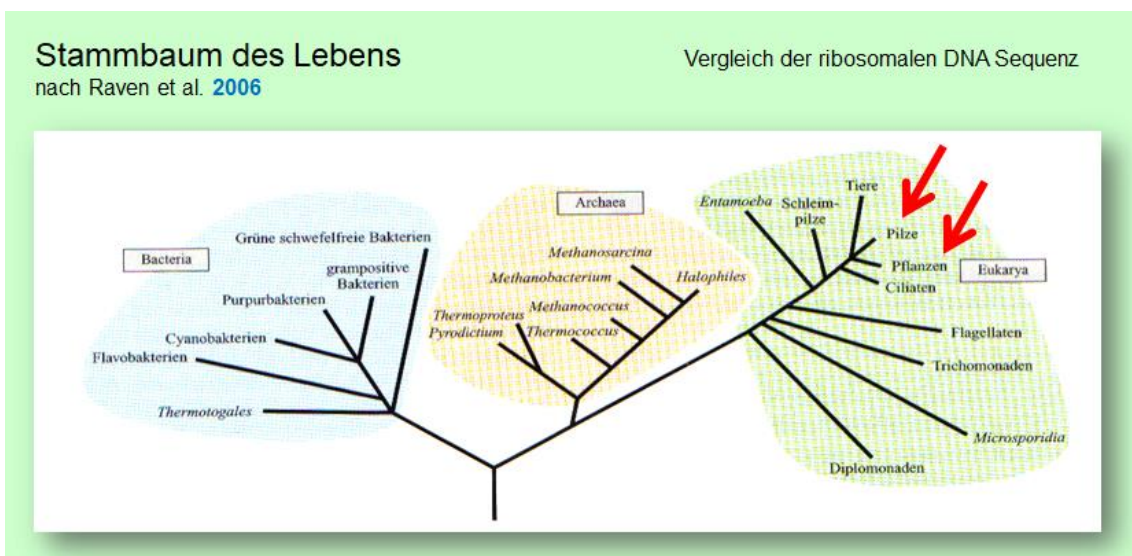


Abbildung 9.2: Stammbaum des Lebens nach Raven et al 2006

Die wesentlichen Gliederungsebenen der Pflanzen-Systematik sind grundsätzlich hierarchisch aufgebaut und folgen der absteigenden Reihung (Abb. 9.3):

Domäne - Reich – Abteilung – Klasse – Ordnung – **Familie - Gattung – Art**

Insbesondere die letzten drei Kategorien sind beispielsweise in der Pflanzenbestimmung wesentlich. Bei den höheren Pflanzen kann an Hand typischer Blütenmerkmalen oftmals eine einfache Identifikation der Pflanzenfamilie erreicht werden. So sind etwa alle Arten aus der Familie der Kreuzblütler (Brassicaceae) durch jeweils nicht miteinander verwachsene, jeweils kreuzförmig angeordnete 4 Kelch- und 4 Blütenblätter und 6 Staubblätter gekennzeichnet. Innerhalb einer Pflanzenfamilie werden zumeist mehrere Gattungen zusammengefasst. Die Familie der Buchengewächse (Fagaceae) beinhaltet beispielsweise die Gattungen Fagus (Buchen), Quercus (Eichen) und Castanea (Esskastanien). Eine Gattung schließt zumeist mehrere Pflanzenarten ein. In der Gattung Quercus etwa die Arten Q. robur, Q. petraea, Q. rubra (Stiel-, Trauben-, Rot-Eiche) und viele andere.

Systematik der Samenpflanzen

wesentliche Gliederungseinheiten
Reich – Abteilung – Klasse – Ordnung – **Familie - Gattung – Art**

Beispiel:	Familie	Fagaceae	Buchengewächse	
	Gattung	Fagus	Buche	
	Art	Fagus sylvatica	Rotbuche	<u>und</u>
	Gattung	Quercus	Eiche	
	Art	Quercus robur	Stiel-Eiche	

Abbildung 9.3: Ordnungs- und Gliederungskategorien im Pflanzenreich

9.1 Domäne Bakteria

Übergreifend betrachtet sind Bakterien zumeist einzellige, kleine (von 0,1 bis 700µm, zumeist um 1µm), morphologisch wenig differenzierte, kugelige, stäbchenförmige oder gedrehte Organismen. Die Zellwand besteht in der Regel aus Murein, selten aus Cellulose.

Sie pflanzen sich oftmals durch Zweiteilung fort. Bei ungünstigen Lebensbedingungen bilden sie Überdauerungsformen. Diese sind extrem widerstandsfähig und manche Arten überleben bis zu 30 Stunden in kochendem Wasser.

Der Stoffwechsel von Bakterien ist je nach evolutionärer Abstammungslinie beispielsweise durch den Abbau organischer Substanz **heterotroph**, durch die

Nutzung anorganischer Schwefel- oder Eisenverbindungen **chemoautotroph** oder durch die Nutzung der Lichtenergie in Chloroplasten **photoautotroph**.

Neue genetische Untersuchungen der Ribosomen-RNA weisen darauf hin, dass die Domäne der Bakterien in etwa 17 Reiche unterteilt werden kann.

Vertreter der verschiedenen Bakterien-Gruppen besiedeln außerordentlich unterschiedliche Lebensräume. Im Wald sind sie für die Bodenentwicklung und den Streuabbau und damit die Nährstofffreisetzung von zentraler Bedeutung. Darüber hinaus sind sie maßgeblich an der Fixierung gasförmigen atmosphärischen Stickstoffs, entweder als frei im Boden Lebende oder als Symbionten mit den Wurzeln von Schmetterlingsblütlern beteiligt. In diese Pflanzenfamilie fallen aus der Gruppe der Gehölze beispielsweise die Gewöhnliche Robinie (*Robinia pseudoacacia*) und der Färber-Ginster (*Genista tinctoria*), aus der Gruppe der Krautpflanzen alle Klee- und Lupinenarten.

Einige Arten treten als Erreger von Krankheiten bei Gehölzen auf: **Pseudomonas syringae** pv. *aesculi* verursacht bei der Roßkastanie massive Schäden im Kambialbereich des Stammes. In der Folge löst sich die Rinde dort streifenförmig ab. Der ursprünglich aus Nordamerika eingeschleppte Feuerbrand mit dem Erreger **Erwinia amylophora** führt vor allem bei Apfel und Birne sowie weiteren Gehölzarten aus der Familie der Rosengewächse zum Absterben von Blüten, Blättern und jungen Trieben. Bei der Gewöhnlichen Esche (*Fraxinus excelsior*) löst ein Erreger-Stamm von *Pseudomonas syringae* sogenannten Krebskrankungen in Form von schwärzlichen Wucherungen im Stammbereich und an Ästen aus. Das Bakterium **Xanthomonas populi** verursacht ein ähnliches Befallsbild an verschiedenen Pappel-Arten.



Feuerbrand

Erreger: *Erwinia amylophora*
Wirtsarten: Apfel-, Birnen-Arten/Sorten
Weissdorn, Speierling etc.



Eschenkrebs

Erreger: *Pseudomonas syringae*
Wirtsart: Gemeine Esche

Abbildung 9.4: Beispiele für Bakterienkrankheiten bei Gehölzen (www.wikipedia.org; Schill 2008)

9.2 Domäne Archaea

Die ebenfalls prokaryotischen Archaea werden an Hand ihrer Lebensweise zumeist in drei Hauptgruppen untergliedert.

Die hitzeverträglichen (extrem-thermophilen) besiedeln heiße terrestrische oder unterseeische Quellen und Geysire mit einem Temperaturoptimum von mehr als 80°C, die methanbildenden (methanogenen) können nur anaerob, d.h. bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff überleben und sind beispielsweise in Sümpfen oder im Wiederkäuermagen zu finden. Die Salzverträglichen (extrem-halophilen) haben ihren Lebensraum in sehr stark salzhaltigen Seen oder Meeresbereichen mit zumeist mindestens 12% Salzgehalt.

9.3 Domäne Eukarya

Diese umfangreiche und vielfältige Gruppe der Organismen mit eukaryotischem Zellkern-/Zellaufbau umfasst nach der aktuellen Systematik von Adl et al. (2019) mehrere hundert Untergruppen. Die Kategorisierung von Raven et al. (2006) weist innerhalb der Eukarya neben weiteren Ordnungsgruppen den Tieren, wie auch den Pilzen (Fungi) und den Pflanzen (Plantae) ein eigenes Reich zu (Abb. 9.2, 9.4).

Domäne Eukarya		
Reich Protista	Autotrophe Algen	10 Abteilungen
Reich Fungi	Pilze	Abt. Chytridiomycota
		Abt. Zygomycota
Reich Plantae	Moose	Abt. Hepathophyta (Lebermoose)
		Abt. Anthocerotophyta (Hornmoose)
		Abt. Bryophyta (Laubmoose)
	Gefäßpflanzen samenlose	Abt. Lycopodiophyta (Bärlappgewächse)
		Abt. Pteridophyta (Farne)
	Samenpflanzen	Abt. Cycadophyta (Palmfarne)
		Abt. Ginkgophyta (Ginkgogewächse)
		Abt. Coniferophyta (Koniferen)
		Abt. Gnetophyta (Gnetumgewächse)

Abbildung 9.4: Stellung im Folgenden behandelte Abteilungen in der Domäne Eukarya (Raven et al 2006)

9.3.1 Reich Fungi (Pilze)

Pilze besitzen im Unterschied zu Vertretern aus dem Reich der Plantae kein Chlorophyll und sind daher grundsätzlich heterotroph. Ihre Lebensweise ist dabei saprophytisch, parasitisch oder symbiontisch.

Bisher wurden weltweit etwa 80.000 Pilzarten beschrieben, Schätzungen gehen von mehr als 1,5 Mio. Arten weltweit aus.

Der Vegetationskörper der Pilze ist häufig fädig. Einzelne Pilzfäden werden als **Hyphen** bezeichnet. Deren Zellwände sind vor allem aus Chitin und nicht wie bei den Pflanzen aus Cellulose aufgebaut. Die Gesamtheit der Hyphen außerhalb des Fruchtkörpers ist das **Mycel**. Unter günstigen Bedingungen kann (*Armillaria spec.*) im Nord-Westen der USA eine Fläche von etwa 900 Hektar und ist vermutlich über 2400 Jahre alt. Bei der **Fruchtkörperbildung** werden Hyphen zu sogenannten Flechtthalli zusammengefasst. Somit ist im landläufigen Sinn der im Wald gesammelte Pfifferling, Maronenröhrling oder Steinpilz nicht der „Pilz“ im wahren Sinn, sondern nur sein Fruchtkörper. Der eigentliche Pilz-Organismus lebt verborgen in den humusreichen Bodenschichten.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen bilden Pilze Sporen als Vermehrungseinheiten. Im Lebensraum Wald sind insbesondere die Gruppen der **Schlauchpilze (Ascomyceten)** und der **Ständerpilze (Basidiomyceten)** - beide definiert über die Art der generativen (sexuellen) Sporenbildung - sowie die Gruppe der **Deuteromyceten** mit vegetativer (asexueller) Sporenbildung von Bedeutung.

9.3.1.1 Ascomyceten (Schlauchpilze)

Die Gruppe der weltweit über 30.000 Arten der oftmals saprophytisch lebenden Schlauchpilze beinhaltet zahlreiche Erreger von Pflanzenkrankheiten vor allem auch bei Gehölzen. So werden beispielsweise das Eschentriebsterben, das Ulmensterben, zahlreiche Schütteerkrankungen an den Nadeln von Koniferen sowie zahlreiche Blatt- und Nadelerkrankungen wie beispielsweise die Mehltau-Erkrankungen durch entsprechende Ascomyceten-Arten verursacht.

Mit Ausnahme der Morcheln sind die Fruchtkörper der Ascomyceten oftmals nur stecknadelkopfgroß, häufig rundlich, oval bis schüssel- oder lippenförmig. Kennzeichnend und namensgebend für die Ascomyceten ist die Sporenbildung in schlauchförmigen Zellen (= Asci, Einzahl: Ascus) der innenliegenden Fruchtschicht. Je **Ascus** entwickeln sich dabei 4 oder ein Vielfaches von 4 haploiden (Asco-)Sporen (Abb. 9.5).



Abbildung 9.5: Beispiele holz- (oben) und nadelbesiedelnder Ascomyceten (www.wikipedia.org)

9.3.1.2 Basidiomyceten (Ständerpilze)

Mit Ausnahme der Rost-Pilze bilden die Basidiomyceten zumeist große Fruchtkörper aus. In dieser mindestens 30.000 Arten umfassenden Gruppe sind bekannte Vertreter wie Steinpilz, Maronenröhrling, Pfifferling oder Knollenblätterpilz mit ihrer typischen Gliederung in Hut und Stiel, ebenso wie die mehrjährige konsolenbildenden Fruchtkörper der holzbesiedelnden Porlinge wie Zunderschwamm oder Rotrandiger Baumschwamm enthalten (Abb. 9.6). Je nach Artzugehörigkeit gibt es saprophytisch, symbiontisch oder parasitisch lebende Basidiomyceten.

Forstwirtschaftlich relevante Schaderreger sind zum Beispiel der Rotfäule-Erreger vor allem bei Fichte, der Zunderschwamm bei Buche oder der Schwächeparasit Hallimasch bei zahlreichen Baumarten.

Bei den Basidiomyceten werden die Basidiosporen zumeist an der Hutunterseite, je nach Bauweise der Fruchtschicht an den Lamellen oder in der Röhrenschicht, gebildet. Dort entstehen auf abertausenden keulenförmig angeschwollenen Zellen, den sogenannten **Basidien**, jeweils 4 haploide Sporen.



Abb. 9.6: Beispiele von Gift- (oben links) und Speisepilzen (unten links) sowie Holzbesiedlern (www.wikipedia.org)

In einer kurzen zusammenfassenden Gegenüberstellung werden bei

- den **Ascomyceten** 4 oder ein Vielfaches von 4 Sporen endogen in Asci
- den **Basidiomyceten** 4 Sporen exogen auf Basidien gebildet

Der individuelle Entwicklungs- und Lebenszyklus eines Pilzes – sowohl bei den Asco- wie auch den Basidiomyceten - weist einige herausragende Besonderheiten auf, der als **Kernphasenwechsel** bezeichnet wird (Abb. 9.7): Vereinfacht und für das Beispiel der Basidiomyceten dargestellt folgen dabei drei Phasen aufeinander:

- in der **Haplophase** entwickeln sich aus unterschiedlich polaren haploiden Sporen zunächst jeweils getrennte haploide Mycelfäden
- wachsen diese in räumlicher Nähe und treffen dabei aufeinander, so kommt es zu einer Verschmelzung des Zellplasmas (= **Plasmogamie**), jedoch nicht zur Verschmelzung der Zellkerne. Die neu gebildeten Zellen haben damit jeweils zwei voneinander getrennte Zellkerne Dieser „Lebensabschnitt“ ist die **Dikaryophase**
- unter günstigen Lebensbedingungen bildet das dikaryotische Mycel einen Pilzfruchtkörper. An dessen Hutunterseite kommt es in den Basidien zunächst zur Zellkernverschmelzung (= **Karyogamie**) und damit zur Entwicklung einer sehr kurzen **Diplophase**. In der anschließenden Reduktionsteilung (= Meiose) werden wiederum unterschiedlich polare, haploide Sporen gebildet.

In Kurzform ist der Kernphasenwechsel also durch die Abfolge folgender Entwicklungsschritte gekennzeichnet:

Haplophase – Plasmogamie – Dikaryophase – Karyogamie – Diplophase – Meiose – Haplophase

Der Ablauf dieses Zyklus kann innerhalb weniger Tage stattfinden, sich aber auch über mehrere Jahre hinziehen.

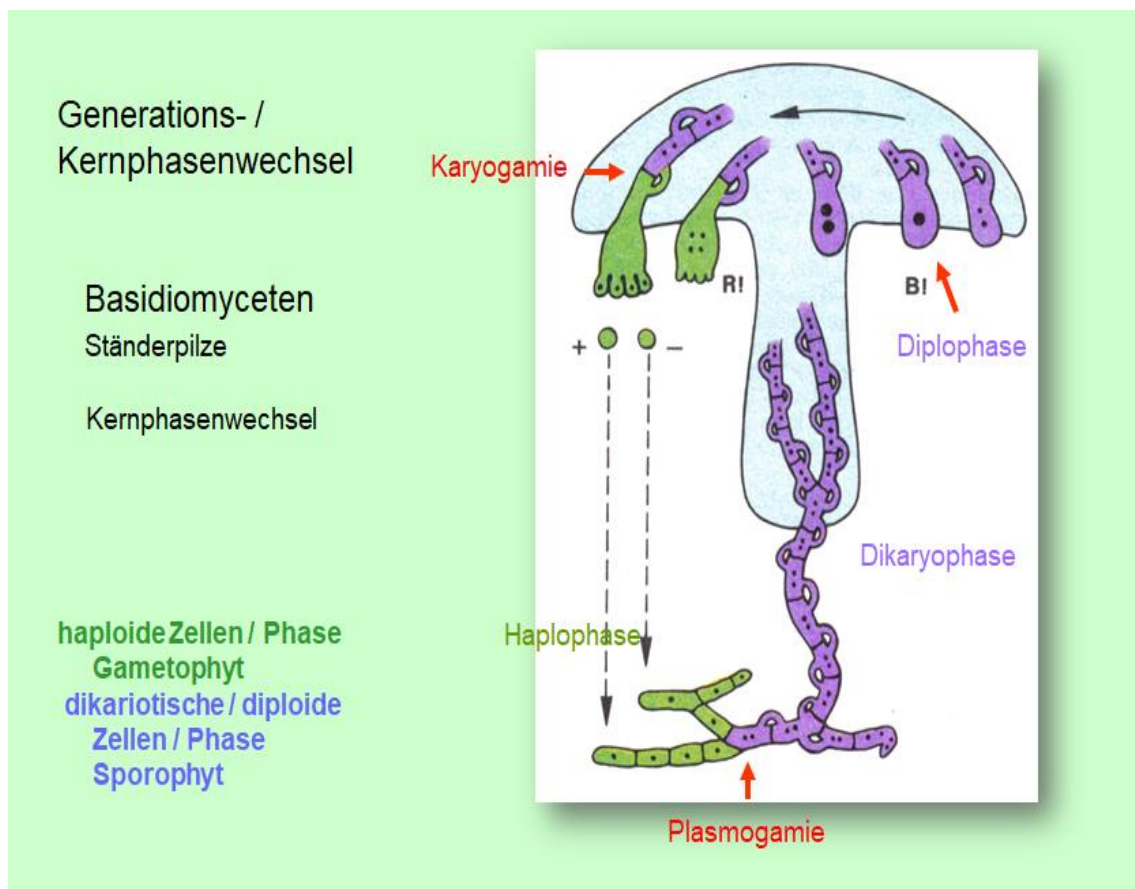


Abbildung 9.7: Generations- und Kernphasenwechsel bei Basidiomyceten (Vogel et al 1996)

Die in den Asci oder auf den Basidien entstandenen Sporen sind generative, sexuell gebildete **Meiosporen**. Der Fruchtkörper an oder in dem diese Sporen gebildet werden ist die sogenannte **Hauptfruchtform**, synonym das **Teleomorph** – im Beispiel der Fruchtkörper des Steinpilzes oder des Erregers der Rotfäule. Die Hauptfruchtformen erhalten wie von den Pflanzen bekannt, einen lateinischen Doppelnamen: Beispiel: Rotfäule: *Heterobasidion annosum*. Zahlreiche Pilzarten sind darüber hinaus auch in der Lage vegetative Sporen an haploiden Zellfäden zu bilden. Diese vegetative, asexuelle Sporenbildung findet beispielsweise statt, wenn sich im Unterschied zum oben beschriebenen Beispiel die unterschiedlich polaren Zellfäden in der Haplophase nicht treffen.

An zumeist mikroskopisch kleinen sporenabschnürenden Hyphenabschnitten werden durch **mitotische** Zellteilungen dann zahlreiche sogenannte **Konidiosporen** (Konidien) gebildet. Die entsprechenden sporenbildenden Strukturen werden als **Nebenfruchtform**, synonym **Anamorph** bezeichnet.

Ein großes Verständnisproblem in der Pilzsystematik liegt in der Tatsache, dass ein und dieselbe Pilzart, je nachdem ob sie in der Haupt- oder Nebenfruchtform Sporen bildet auch zwei (oder mehr) verschiedene Namen tragen kann. So ist beispielsweise die korrekte lateinische Bezeichnung des Rot-Fäule Erregers in der Hauptfruchtform *Heterobasidion annosum* in der Nebenfruchtform *Spiniger meineckellus*.

Außerhalb der „klassischen“ Systematik bildet die Gruppe der Flechten eine eigene symbiontische Lebensformengruppe, die zwischen dem Reich der Pilze und der Gruppe der zumeist autotrophen Pflanzen vermittelt.

9.3.2 Flechten

Flechten sind „Doppelwesen“ aus der Verbindung von zumeist einem **Ascomyceten**-Partner sowie von **Algen** oder **Cyanobakterien**, die zur Entstehung einer neuen morphologischen Organisationsform führt. Häufig ist der Pilzpartner gestaltgebend. Er umspinnt die Alge, dringt in sie ein und erhält auf diesem Wege Kohlenhydrate. Die Alge wird durch den Pilz mit Wasser und Nährstoffen versorgt.

Die Vermehrung der Flechten läuft im Wesentlichen vegetativ ab und wird durch besondere, vom Flechtenthallus abgeschnürte Vermehrungseinheiten sogenannte Isidien oder Soredien übernommen. Diese Bruchstücke enthalten jeweils beide Partner und werden vom Wind verbreitet.

Die weltweit etwa 13.000 Flechtenarten besiedeln eine breite Palette verschiedenster Substrate und Lebensräume von Baumrinden bis hin zu hochalpinen Blockschutthalden.

Die Morphologie der Flechten ist sehr variabel. Man unterscheidet die Hauptgruppen der flachen, fest mit der Unterlage verbundenen Krustenflechten auf Steinen oder Rinde, der Laubflechten mit gelapptem Thallus und geringerer Verbindung zur Unterlage und den Strauchflechten mit fädigem, verzweigtem Thallus und nur mit schmaler Verbindung zur Unterlage.

Zahlreiche Flechten reagieren sehr sensibel auf Luftverunreinigungen wie Schwefeldioxid und sind daher wichtige Bioindikatoren für Schadstoffbelastungen.

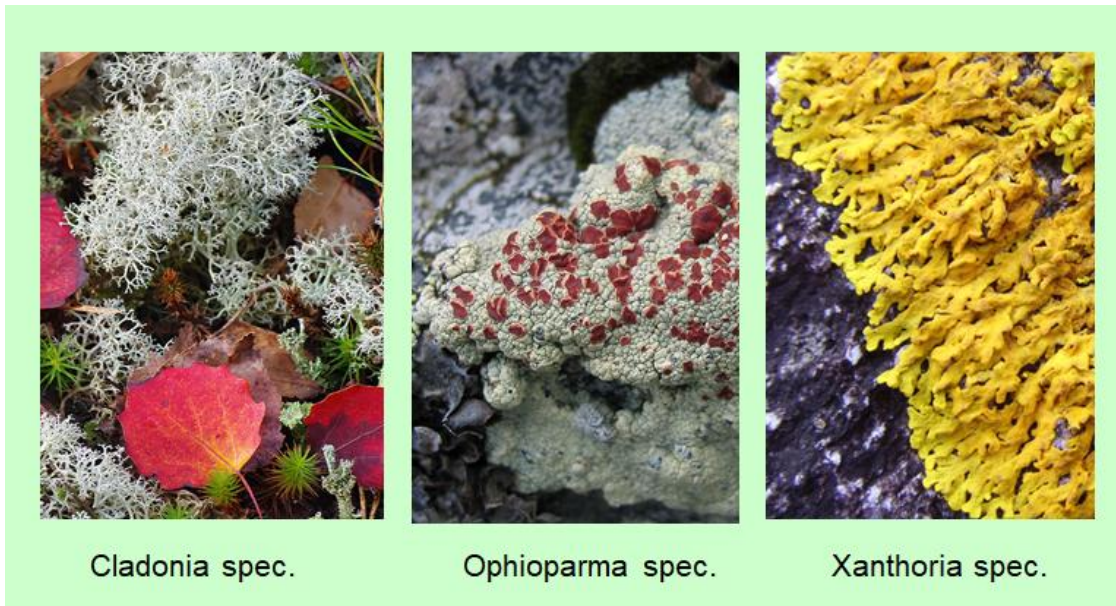


Abbildung 9.8: Beispiele verschiedener Flechtenarten (www.wikipedia.org)

9.3.3 Reich Plantae (Pflanzen)

Das Pflanzenreich umfasst die Hauptgruppen der **Moose** (Leber-, Horn-, Laubmoose) und der **Gefäßpflanzen**. Letztere wird in die beiden Gruppen der **samenlosen Gefäßpflanzen** (Bärlappgewächse, Farne) und der **Samenpflanzen** (Palmfarne, Ginkgo, Koniferen, Gnetophyten, Bedecktsamer) unterteilt.

Gemeinsame und übergreifende Merkmale des systematisch sehr breit gefächerten Pflanzenreiches ist der eukaryotische Zell-/Zellkernaufbau, die Fähigkeit zur Photosynthese, die Anpassung an das Landleben, der Aufbau des Pflanzenkörpers aus differenzierten Geweben und – ab den höher entwickelten Laubmoosen - Organen.

Die verschiedenen systematischen Gruppen sind darüber hinaus durch den „roten evolutionäre Faden“ des **Generationswechsels** miteinander verbunden. Dieser beschreibt, dass mit zunehmender Höherentwicklung eine starke Verkürzung der Phase des **haploiden Gametophyten** bei gleichzeitiger Verlängerung der Phase des **diploiden Sporophyten** stattfindet.

Dieser, zunächst in der Kurzform sehr komplexe Sachverhalt, wird in der Gegenüberstellung der Gruppen der Laubmoose, der Farne und der Bedecktsamer deutlicher.

Entscheidend für das Verständnis ist die Untergliederung der Entwicklung einer Pflanze in ihrem individuellen Lebenszyklus in zwei voneinander getrennte, jedoch in ihrer Abfolge unausweichlich miteinander verbundener Generationen: an die haploide Phase/Generation des Gametophyten schließt unmittelbar die

Phase/Generation des diploiden Sporophyten an. Dieser Sachverhalt trennt Pflanzen sehr deutlich vom Tierreich, in welchem der jeweilige tierische Organismus bis auf die haploiden Geschlechtszellen vollständig aus diploiden Zellen aufgebaut ist.

9.3.3.1 Moose

Generationswechsel, Fortpflanzung

Den Ausgangspunkt des Generationswechsels - beispielsweise eines Laubmooses - bildet eine, in der Sporenkapsel entstandene, **haploide Spore** (Abb.9.9). Diese keimt bei geeigneten Bedingungen zunächst zu einem fädigen, verzweigten, vielzelligen, grünen haploiden Vorkeim (=Protonema) aus. Auf diesem **haploiden Protonema** entwickelt sich in der Folgezeit die **haploide Moospflanze**, auf der die endständigen männlichen und weiblichen Gametangien (Gameten bildende Zellen) gebildet werden. Im flaschenförmigen weiblichen **Archegonium** entwickelt sich dabei die Eizelle, im keulenförmigen männlichen **Antheridium** zahlreiche begeißelte Spermatozoide. Die Spermatozoide werden chemotaktisch zur Eizelle geleitet. Diese Übertragung und damit die Befruchtung kann nur bei Feuchtigkeit in Form von Regen oder Tau stattfinden. Nach der Befruchtung der haploiden Eizelle durch ein haploides Spermatozoid entsteht unmittelbar der **diploide Sporophyt** als gestielte Sporenkapsel auf dem Gametophyten. Der Sporophyt ist somit nicht selbstständig lebensfähig und wird vom Gametophyten ernährt. In der Sporenkapsel erfolgt die **Reduktionsteilung (Meiose)** und damit die Bildung haploider Sporen. Als Besonderheit sitzen der diploiden Sporenkapsel Reste des haploiden Archegoniums als Haube (Kalyptra) auf.

Zusammenfassend hervorhebenswert ist, dass die eigentliche **Moospflanze** dem **haploiden Gametophyten** entspricht, der diploide Sporophyt dem Stiel und der Sporenkapsel.

Neben dieser Form der generativen Vermehrung ist bei zahlreichen Moos-Arten auch die Verbreitung durch vegetative Brutkörper häufig.

Die etwa 450 Mio. Jahre alte Pflanzengruppe der Moose mit weltweit etwa 24.000 Arten ist aus den Armleuchteralgen entstanden und bildet den Übergang vom Wasser- zum Landleben ab. Sie umfasst die Untergruppen der Horn-, Leber- und Laubmoose.

Etwa zwischen den Leber- und Laubmoosen liegt die Trennung der einfach gestalteten Thallophyten (Beispiel: Brunnen-Lebermoos) und den höher entwickelten cormophytischen Moos-Arten (Beispiel: Frauenhaar-Moos). Diese besitzen zwar neben Blättern und Spross bereits deutlich ausgebildete, jedoch noch sehr einfach gebaute Wurzeln ohne Gewebedifferenzierung.

Moose sind vorwiegend in (luft-)feuchten Lebensräumen bis in die Hochgebirge und Polarregionen verbreitet, kommen jedoch auch auf trockenen Standorten vor und können Phasen der Austrocknung im Zustand latenten Lebens sehr

lange überdauern. Sie können Wasser über die gesamte Oberfläche aufnehmen und bis zum 20-fachen des Eigengewichts speichern.

Insbesondere die artenreiche Gruppe der Torfmoose trägt in den Mooregebieten maßgeblich zur Regulierung des Landschaftswasserhaushaltes aber auch zur Kohlenstofffixierung bei. Im Wald sind die verschiedenen Moos-Arten wichtige Zeigerpflanzen für die jeweiligen Standortsverhältnisse.

9.3.3.2 Farne

Generationswechsel, Fortpflanzung

Wie bei den Moosen beginnt auch der Generationswechsel der Farne mit der Keimung einer haploiden Spore (Abb. 9.9). Diese entwickelt sich allerdings zu einem zumeist herzförmigen, bis einen Zentimeter breiten, grünen haploiden Vorkeim, dem sogenannten **Prothallium**. Auf dessen Unterseite werden Archegonien und Antheridien gebildet. Nach der Befruchtung der Eizelle durch eine mehrfach begeißelte männliche Geschlechtszelle entsteht der diploide Embryo, der sich bald verselbstständigt. Er wächst zur eigentlichen **diploiden Farnpflanze** heran. Diese bildet im Unterschied zu den Moosen eine eigene, unabhängige, nicht vom Gametophyten ernährte mehrjährige Generation. Der Gametophyt selbst stirbt bald ab. Auf der Unterseite der Farnwedel findet die Sporenbildung in gehäuften Sporenkapseln, den **Sori** (Singular: Sorus) statt. Dort läuft die Reduktionsteilung (= Meiose) ab. Die so gebildeten haploiden Sporen werden durch Wind verbreitet.

Als sehr deutlicher Unterschied zu den Moosen entspricht die **Farnpflanze** somit dem **diploiden Sporophyten**.

Die systematische Stellung der Farne wurde in jüngster Vergangenheit weitreichend überarbeitet. Auf der Grundlage genetischer Untersuchungen wird nunmehr die Abteilung der Farne (Pteridophyta) u.a. um die Schachtelhalmgewächse erweitert, die davor den Rang einer eigenständigen Abteilung eingenommen hatten.

Weltweit betrachtet ist die Gruppe der Farne sehr formenvielfältig und in verschiedene Entwicklungslinien untergliedert. Sie umfasst etwa 11.000 Arten von baumförmigen mit bis über 20m Höhe in Südamerika oder Neuseeland, kletternden Arten in den Tropen bis hin zu Wasserfarne. In Mitteleuropa sind etwa 100 Arten beheimatet.

Im Unterschied zu den Moosen besitzen die Farnpflanzen wasser- (Xylem) und assimilatleitende (Phloem) Gewebe, zumeist in verholzten Leitbündeln sowie eine Selbstregulation des Wasserhaushaltes durch steuerbare Spaltöffnungen. Bei allen Vertretern findet sich eine Gliederung in Spross, Wurzel und Blatt.

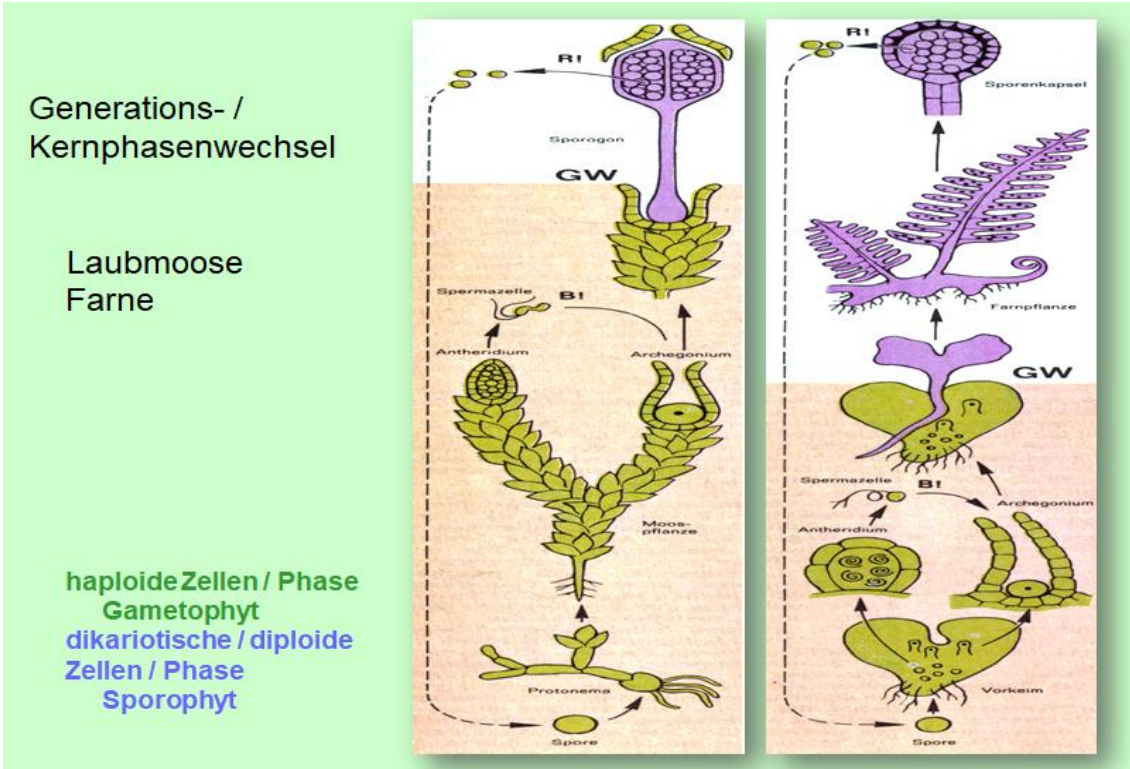


Abbildung 9.9: Generations- und Kernphasenwechsel der Laubmoose und Farne (Vogel et al 1996)

9.3.3.3 Samenpflanzen

Wesentliches und entscheidendes Merkmal der evolutionären Höherentwicklung vor etwa 320 Mio. Jahren war die Entstehung einer Samenanlage und somit von Samen als generative Vermehrungseinheiten.

Dabei sind in allen systematischen Gruppen wiederum der Grundtrend der Verlängerung der Phase des diploiden Sporophyten und die Verkürzung des haploiden Gametophyten zu beobachten. In der Abteilung der Bedecktsamer (beispielsweise Laubgehölze, Krautpflanzen, Kakteen etc.) ist der Gametophyt am stärksten reduziert.

Generationswechsel, Fortpflanzung der Bedecktsamer

Alle Zellen des Vegetationskörpers einer Eiche, eines Weißdorns oder einer Schlüsselblume bestehen von den Wurzelspitzen, über den Stamm bis zu den Blättern aus diploiden Zellen und entsprechen somit dem Sporophyten. Wenn also bei den Bedecktsamern ebenfalls ein Generationswechsel stattfindet, so bleibt die Frage, wo der haploide Gametophyt zu finden ist?

Die Klärung dieses Sachverhaltes bedarf einiger mikroskopischer Betrachtungen an den Blüten der Bedecktsamer:

In einer zwittrigen Blüte (Beispiele Kirsche, Linde) sind Staubblätter und Fruchtblätter enthalten.

In den **Staubblättern** befinden sich jeweils 4 Pollensäcke, in denen durch Meiose haploide Pollen aus der sogenannten Pollenmutterzelle entstehen. In jedem Pollen findet eine weitere Teilung in einen vegetativen und generativen

Kern statt. Im folgenden Schritt teilt sich der generative Kern anschließend in 2 Spermkerne. Bezogen auf die Grundsätze des Generationswechsels bedeutet dies, dass der männliche Gametophyt im Pollen heranwächst. Er umfasst insgesamt 3 Zellkerne.

In der **Samenanlage** befindet sich, von dem/den Fruchtblättern umgeben die sogenannte diploide Embryosackmutterzelle. Diese teilt sich meiotisch in 4 haploide Zellen, von denen nur die Embryosackzelle bestehen bleibt. Diese verbliebene Zelle entwickelt sich drei durch mitotische Kernteilungen zum Embryosack mit 8 haploiden Zellkernen. Im Zuge der weiteren Entwicklung entstehen der Eiapparat aus 3 Zellkerne (zwei Synergiden und die eigentliche Eizelle) und die 3 basisnahe Antipoden. Aus den beiden verbliebenen haploiden Zellen entsteht durch Kernverschmelzung der diploide sekundäre Embryosackkern. Bezogen auf den Generationswechsel wächst also der letztlich siebenzellige weibliche Gametophyt in der Samenanlage heran.

Landet ein Pollen auf der Narbe einer Blüte, so entwickelt er rasch einen Pollenschlauch, der in Richtung der Samenanlage wächst. Erreicht er diese, so setzt der Befruchtungsvorgang ein (vgl. Abb. 2.41). Dabei öffnet sich der Pollenschlauch mit Hilfe der Synergiden. Der vegetative Kern geht zugrunde, die beiden Spermkerne vollziehen eine **doppelte Befruchtung**, ein Spermakern fusioniert mit der Eizelle, es entsteht eine diploide Zygote und daraus der diploide Embryo im Samen. Der zweite Spermakern verbindet sich mit dem bereits diploiden Embryosackkern und bildet somit den **triploiden** Endospermkern. Dieser baut das Nährgewebe im Samen auf.

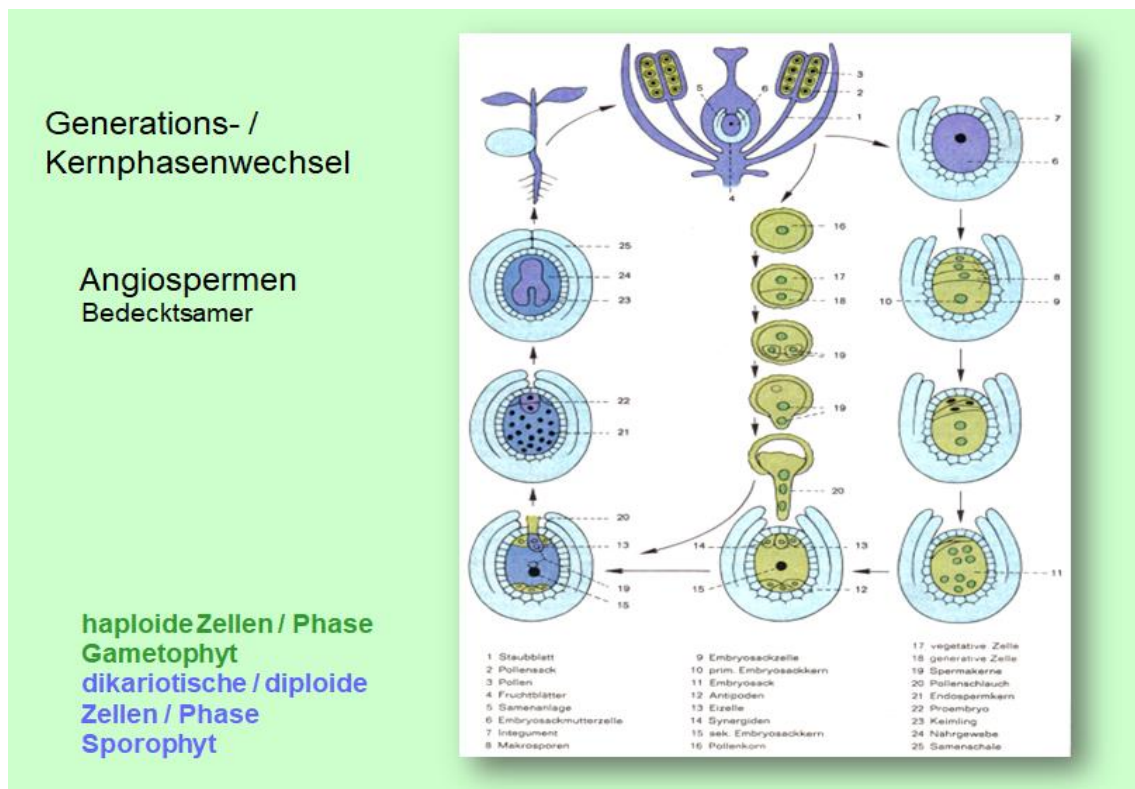


Abbildung 9.10: Generations-/Kernphasenwechsel der Angiospermen (Vogel et al 1996)

Die aktuelle systematische Gliederung unterteilt die Samenpflanzen in die fünf Abteilungen Palmfarne (Cycadophyta), Gnetophyten (Gnetophyta), **Gingko** (Gingkoophyta), **Koniferen** (Coniferophyta) und **Bedecktsamer** (Anthophyta). Die ersten vier Abteilungen werden unter dem Überbegriff der **Gymnospermen** (**Nacktsamer**) zusammengefasst. Bei ihnen ist als verbindendes Merkmal die Samenanlage nicht von einem oder mehreren Fruchtblättern eingefasst. Bei den **Angiospermen** (**Bedecktsamern**) bauen Fruchtblätter eine umhüllende Schicht auf.

Aus botanisch-gehölkundlicher Sicht sind in den ersten drei Abteilungen nur einige wenige Arten von besonderem Interesse:

- die im Erscheinungsbild palmenähnlichen Cycadophyta sind in den Tropen und Subtropen beheimatet. Einzelne Arten können bis über 15m hoch werden. Im Unterschied zu den echten Palmen besitzen sie ein sekundäres Dickenwachstum. Palmfarne sind stets zweihäusig.
- die **Welwitschie** (*Welwitschia mirabilis*) aus der Abteilung der Gnetophyten stellt eine entwicklungsgeschichtlich und morphologisch hervorhebenswerte Besonderheit dar. Sie wächst in den südafrikanischen und namibianischen Wüstengebieten und besteht zeitlebens nur aus zwei, bis über drei Metern langen, stark eingedrehten Blättern. Diese wachsen an ihrer Basis kontinuierlich nach und sterben an der Blattspitze allmählich ab. Welwitschien können vermutlich bis zu 2000 Jahre alt werden.
- die Gingkoophyta bilden eine sogenannte **monotypische Abteilung** mit **Gingko** (*Gingko biloba*) als einzige Art in dieser Gruppe. Der bis zu 30m hoch wachsende, zweihäusige Gingko stammt aus dem Südosten Chinas und kam erstmals vermutlich um 1730 nach Europa. Er wird als lebendes Fossil bezeichnet, da die männlichen Geschlechtszellen noch begeißelt sind.



Abbildung 9.11: Beispiele für Vertreter der Palmfarne, Gnetophyten und Gingko als einzige Art der Gingkophyten (www.wikipedia.org)

Alle gebietsheimischen Gehölzarten europäischer Wälder nördlich der Alpen stammen aus den beiden Abteilungen der **Koniferen** – den **Nadelgehölzen** - und der **Bedecktsamer** – den **Laubgehölzen**.

Stark verkürzt und im Rahmen einer Einführung in die Botanik und Dendrologie als Überblick dargestellt sind folgende Merkmale wesentlich:

9.3.3.3.1 Coniferophyta – Koniferen

Die Abteilung umfasst weltweit etwa 530-550 Arten mit einem deutlichen Verbreitungsschwerpunkt der natürlichen Vorkommen in den borealen Nadelwäldern und den Gebirgsregionen.

Kennzeichnend sind die nadel- oder schuppenförmigen Blätter, weibliche Blütenstände, die nach der Befruchtung zu einem verholzten Zapfen heranwachsen (Ausnahmen: Eiben- und Wacholder-Arten) sowie nach der Pollenabgabe abfallende männliche Blütenstände.

Abt. Nadelgehölze



Coniferae
aus dem Lat.: zapfentragend

männl. Blüten nach der Pollenabgabe abfallend;
weibl. Blüten reifen zu einem verholzten Zapfen
(Ausnahmen: Eibe, Wacholder)

ca. 530 Arten; Verbreitungsschwerpunkte:
boreale Nadelwälder, Gebirgswälder

zumeist nadel- oder schuppenförmige Blätter



Pinus sylvestris *Abies alba* *Juniperus communis* *Wollemia nobilis*

Abbildung 9.12: Übersicht zu den Nadelgehölzen (www.wikipedia.org)

In der heimischen Flora sind nur die drei Pflanzenfamilien der Pinaceae (Kieferngewächse), der Cupressaceae (Zypressengewächse) und der Taxaceae (Eibengewächse) von Bedeutung.

Zu den Kieferngewächsen zählen die Gattungen der Tannen (*Abies*), Fichten (*Picea*), Lärche (*Larix*), zu den Zypressengewächsen die Gattung Wacholder (*Juniperus*) und zu den Eibengewächsen die Gattung Eibe (*Taxus*) mit den jeweils relevanten Arten.

In Parkanlagen oder in forstlichen Versuchsanbauten gelegentlich anzutreffende Baumarten wie Scheinzypressen (*Chamaecyparis*), Thujen (*Thuja*), Riesenmammutbaum (*Sequoiadendron giganteum*) oder Urwelt-Mammutbaum (*Metasequoia glyptostroboides*) sind ebenfalls den Zypressengewächsen zugeordnet, stammen allerdings aus Nordamerika bzw. aus Asien.

Coniferophyta	Nadelgehölze	
Fam. Pinaceae	UFam. Abietoideae UFam. Laricoideae UFam. Piceoideae UFam. Pinoideae	Gattungen <i>Abies</i> , <i>Cedrus</i> , <i>Tsuga</i> , ... Gattungen <i>Larix</i> , <i>Pseudotsuga</i> , ... Gattung <i>Picea</i> Gattung <i>Pinus</i>
Fam. Araucariaceae Fam. Podocarpaceae Fam. Cupressaceae		Gattungen <i>Agathis</i> , <i>Araucaria</i> , <i>Wollemia</i> Südhalkugel; ca. 19 Gattungen 7 UFam., 29 Gattungen; wichtig: <i>Calocedrus</i> , <i>Chamaecyparis</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Cupressus</i> , <i>Platycladus</i> , <i>Thuja</i> , <i>Thujopsis</i> , <i>Sequoia</i> , <i>Sequoiadendron</i> , <i>Metasequoia</i> , <i>Cryptomeria</i> , <i>Taxodium</i> , ...
Fam. Sciadopityaceae Fam. Cephalotaxaceae Fam. Taxaceae		Gattung <i>Sciadopitys</i> Asien, ca. 11 Arten Gattung <i>Taxus</i> (weltweit 5 Gatt.)

Abbildung 9.13: Systematische Untergliederung der Nadelgehölze in sieben Familien (blau: in Mitteleuropa heimische bzw. wichtige eingeführte nicht-heimische Gattungen)

Viele der in Mitteleuropa häufig anzutreffenden Nadelholz-Gattungen sind an Hand einfacher morphologischer Merkmale identifizierbar.

So sind die verschiedenen Gattungen aus der Familie der Pinaceae (Kieferngewächse) wie *Pinus* (Kiefern, Abb. 9.14) an Hand der Kurztrieb Bündel von jeweils 3 bis 5 Nadeln, *Picea* (Fichten, Abb. 9.15) durch das Blattkissen, *Abies* (Tannen, Abb. 9.16) durch die scheibenförmige Nadelbasis, *Larix* (Lärche, Abb. 9.17) durch die Nadelbüschel an älteren Jahrestrieben oder *Taxus baccata* aus der Familie der Taxaceae (Eibe, Abb. 9.18) durch die auffallend grüne Rinde der zweijährigen Jahrestriebe auch ohne umfassende Vorkenntnisse leicht zu identifizieren. Häufige nichtheimische Arten wie die *Douglasie* (*Pseudotsuga menziesii*, Abb. 9.19) besitzen auffallend schlanke, spitze Knospen und weiche Nadeln, die zerrieben auffallend nach Orangen riechen. Oftmals in Gärten gepflanzte Arten der Gattung *Tsuga* (Hemlocktannen, Abb. 9.20) besitzen an der Basis der kurzen Nadel ein abgewinkeltes Stielchen.

Für die zweifelsfreie Bestimmung der oftmals zahlreichen Arten innerhalb einer Gattung – wie auch für die artenreiche, mit Ausnahme des heimischen Wacholders nichtheimischen Vertreter der Familie der Cupressaceae – bedarf es allerdings zumeist entsprechender dendrologischer Bestimmungsbücher.

Gattung: **Pinus** Kiefern (ca. 110 Arten)



Nadeln zu 2-5 an Kurztrieben;
(Ausnahme: *Pinus monophylla*)

an deren Basis mehrere häuti-
ge Hüllblätter, 2 sehr kleine
Vorblätter und ein Deckblatt

Kurztriebe büstenförmig um
die Zweigachse angeordnet

Knospen groß, oft harzig

Zapfenschuppen oft mit Schild
(Apophyse)

Samenreife in den Zapfen erst
(1,5) - 2 - (3) Jahre nach der
Blüte

Abbildung 9.14: Wesentliche morphologische Merkmale der Gattung **Pinus** (Kiefer)
(www.wikipedia.org)

Gattung: **Picea** Fichten (ca. 35 – 56 Arten)



Nadeln auf einem Blatt-
kissen sitzend, Zweige
daher nach dem Abfallen
rauh

Nadeln am Grund nicht
zu einem Stielchen ver-
schmälert

Nadeln häufig zugespitzt

Nadeln oft allseitig ab-
stehend

Knospen deutlich, oft rund

Zapfen hängend und im
Ganzen abfallend

Abbildung 9.14: Wesentliche morphologische Merkmale der Gattung **Picea** (Fichte)
(www.wikipedia.org)

Gattung: **Abies** Tannen (ca. 50 Arten)



Nadeln an der Basis
scheibenförmig verbreitert,
Zweige daher nach dem
Abfallen glatt

Nadeln häufig weich, stumpf

Nadeln oft gescheitelt

Knospen deutlich, oft stumpf

Zapfen stehend und nach der
Reife am Baum zerfallend;
Zapfenspindel oft bleibend

Abbildung 9.16: Wesentliche morphologische Merkmale der Gattung **Abies** (Tannen) (www.wikipedia.org)

Gattungen: **Larix, Cedrus** Lärchen, Zedern



Nadeln an letztjährigen und
älteren Jahrestrieben in Kurz-
triebbsüscheln, am diesjährigen
JT einzeln stehen, spiralig

Knospen klein

Larix

Nadeln hellgrün, weich, im
Herbst abfallend; Zapfen klein

Cedrus

Nadeln blaugrün; neben Kurz-
triebbsüscheln auch einzeln
stehend; Zapfen groß;
frostempfindlich

Abbildung 9.17: Wesentliche morphologische Merkmale der Gattungen **Larix** (Lärche) und **Cedrus** (Zeder) (www.wikipedia.org)

Gattung: **Taxus** (ca. 7 Arten)



Nadeln weich, zumeist deutlich gescheitelt; Rinde zweijähriger Triebe grün

Kospfen undeutlich

Samen (n.b.: keine Frucht !) mit rotem Arillus



Abbildung 9.18: Wesentliche morphologische Merkmale der Gattung **Taxus** (Eibe) (www.wikipedia.org)

Art: **Pseudotsuga menziesii** Douglasie (7 Arten)



Nadeln an der Basis stielartig verbreitert, weich, zerrieben nach Orange duftend zumeist weich, stumpf

Zapfen groß, hängend, mit deutlich dreispitziger Deck-Schuppe

Knospfen deutlich, rotbraun, zugespitzt

P. menziesii var. *menziesii* (grüne / Küsten-Douglasie): Nadel lang, dunkel- bis gelbgrün

P. menziesii var. *glauca* (blaue / Inland-Douglasie): Nadeln kürzer, blau- bis graugrün



Abbildung 9.19: Wesentliche morphologische Merkmale von **Pseudotsuga menziesii** (Douglasie) (www.wikipedia.org)

Gattung **Tsuga** Hemlocktanne (8 Arten)



Nadeln kurz, gestielt; Stielchen dem Trieb anliegend

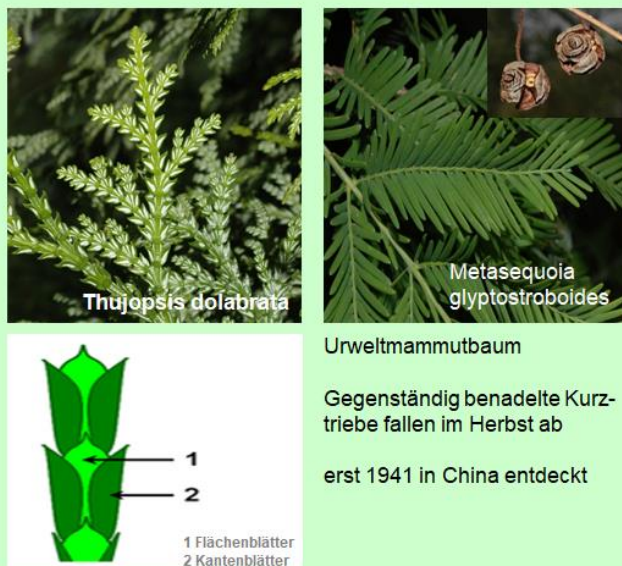
Nadeln oft gescheitelt

Knospen sehr klein

Zapfen hängend, klein

Abbildung 9.20: Wesentliche morphologische Merkmale der Gattung **Tsuga** (Hemlocktanne) (www.wikipedia.org)

Cupressaceae



Blattorgane in den Gattungen:
Calocedrus, Chamaecyparis,
Cupressus, Platycladus, Thuja,
Thujopsis schuppenförmig

in den Gattungen:
Juniperus, Cryptomeria,
Taxodium, Metasequoia
Sequoia, Sequoiadendron,
i.d.R. nadelförmig

Zapfen klein, rund - länglich

Urweltmammutbaum

Gegenständig benadelte Kurz-
triebe fallen im Herbst ab

erst 1941 in China entdeckt

Abbildung 9.21: Beispiele für die unterschiedlichen Benadelungstypen (schuppen- oder nadelförmig) in der Familie der Cupressaceae (www.wikipedia.org)

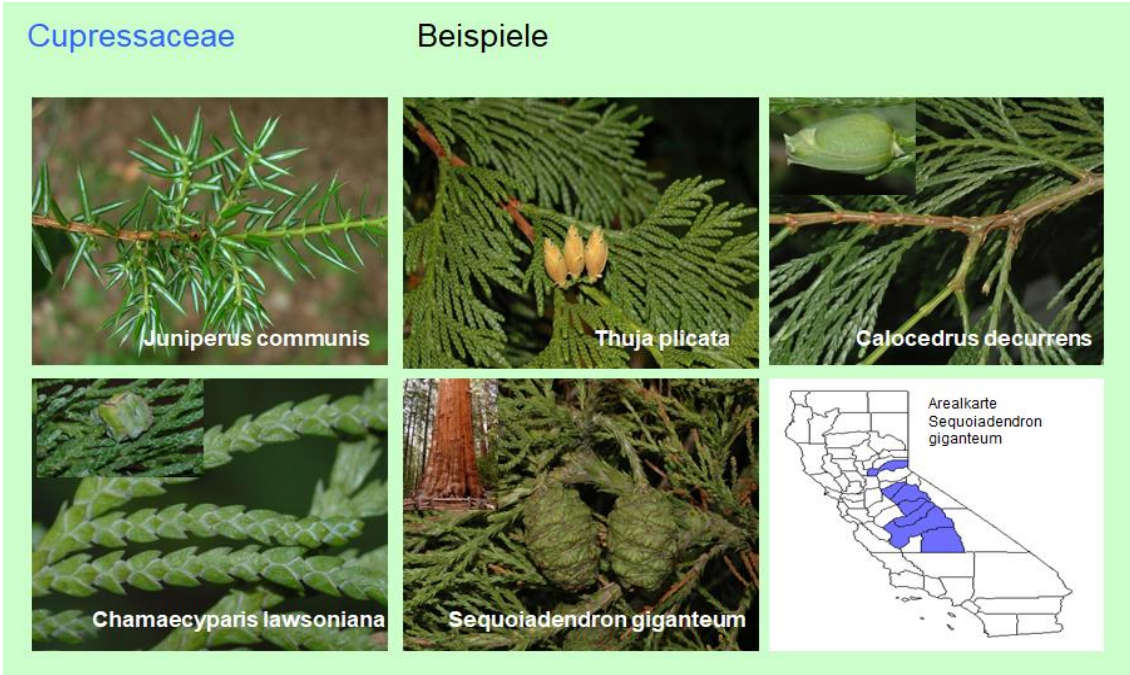


Abbildung 9.22: Beispiele für häufigere/bekanntere Vertreter aus der Familie der Cupressaceae (www.wikipedia.org)

9.3.3.3.2 Angiospermen – Bedecktsamer

Innerhalb der Bedecktsamer erfolgt die weitere systematisch-taxonomische Untergliederung im Wesentlichen nach den morphologischen, außerordentlich formenvielfältigen Merkmalen des Blütenaufbaus. Die gesamte Gruppe umfasst je nach Zählweise weltweit zwischen 250.000 bis 450.000 Arten – von den Gräsern und Wildblumen, über die Kakteen bis hin zu den Baum- und Straucharten.

Gemeinsame Merkmale sind der oft stark differenzierte Blütenaufbau mit oftmals getrennten Kelch-, Blüten-, Staub- und Fruchtblattkreisen, das Vorhandensein von einem oder mehreren Fruchtblättern um die Samenanlage und damit die Ausbildung von **Früchten**, die Samen enthalten.

Für die heimischen Bedecktsamer werden bei Schmeil-Fitschen (2016) etwa 120 Pflanzenfamilien angegeben.

In der Gruppe der heimischen Gehölze sind etwa 10 Pflanzenfamilien von wesentlicher Bedeutung (Abb. 9.23). Dazu zählen beispielsweise die **Buchengewächse** (Fagaceae; Gattungen: Fagus - Buchen, Quercus - Eichen), die **Birkengewächse** (Betulaceae; Gattungen: Betula - Birken, Corylus - Haselnuss, Alnus - Erlen, Carpinus - Hainbuche), **Rosengewächse** (Rosaceae; Gattungen: Malus – Apfel, Pyrus – Birne, Sorbus), **Weidengewächse** (Salicaceae, Gattungen: Salix – Weiden, Populus – Pappeln), **Seifenbaumgewächse** (Sapindaceae, Gattungen: Acer- Ahorn, Aesculus – Roßkastanie).

Angiospermae Bedecktsamer

U.-Kl. Liliidae	Monokotylen	
U.-Kl. Magnoliidae	Magnoliengewächse	Liriodendron
U.-Kl. Rosidae	ca. 320 Familien	
Ordn. Malpighiales		
Fam. Salicaceae	Weidengewächse	Salix, Populus
Ordn. Fabales		
Fam. Fabaceae	Schmetterlingsblütler	Robinia
Ordn. Rosales		
Fam. Rosaceae	Rosengewächse	Sorbus, Malus, Pyrus
Fam. Ulmaceae	Ulmengewächse	Ulmus
Fam. Rhamnaceae	Kreuzdorngewächse	Rhamnus, Frangula
Ordn. Fagales		
Fam. Fagaceae	Buchengewächse	Fagus, Quercus
Fam. Betulaceae	Birkengewächse	Betula, Corylus, Alnus, Carpinus
Fam. Juglandaceae	Walnußgewächse	Juglans
Ordn. Malvales		
Fam. Malvaceae	Malvengewächse	Tilia
Ordn. Sapindales		
Fam. Sapindaceae	Seifenbaumgewächse	Acer, Aesculus

Abbildung 9.23: Auszug aus der systematische Untergliederung Angiospermen (blau: in Mitteleuropa wichtige heimische Gehölz-Pflanzenfamilien)

U.Kl. Rosidae Rosaceae Rosengewächse

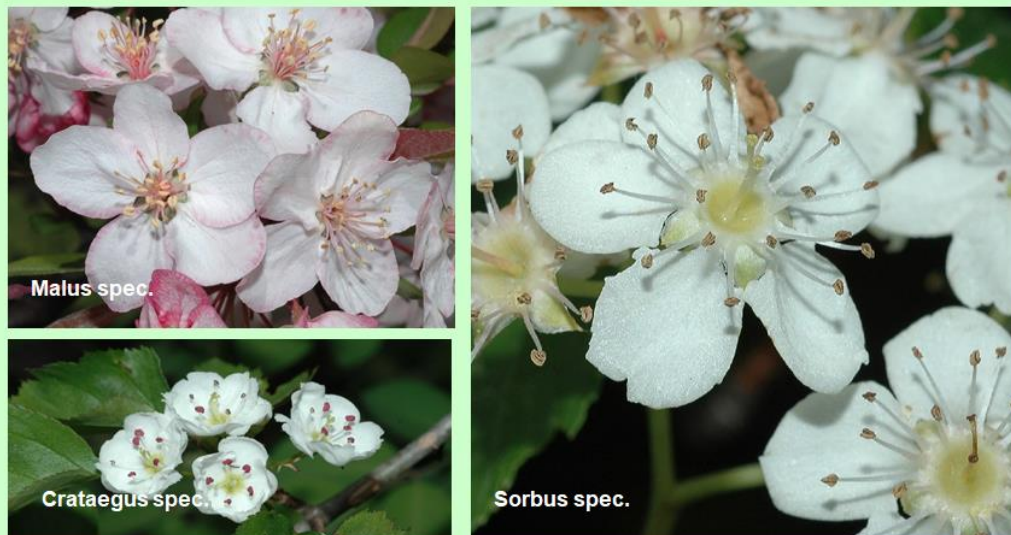


Abbildung 9.24: Beispiele zur Blütenmorphologie verschiedener Gattungen der Rosengewächse (links oben: Malus spec. (Apfel), links unten Crataegus spec. (Weißdorn), rechts Sorbus spec. (Beispiel: Voogelbeere) (www.wikipedia.org))

U.KL. Rosidae

Rosaceae Rosengewächse

Beispiel: *Sorbus torminalis*

Elsbeere



Höhe bis 20 m
Verbreitung Europa - Westasien



Blüten zwittrig,
Fruchtstand (Apfelfrucht)



Verbreitungskarte Deutschland

Abbildung 9.25: *Sorbus torminalis* (Elsbeere) als Beispiel einer seltenen heimischen Baumart aus der Familie der Rosengewächse (www.wikipedia.org)

U.Kl. Rosidae

Fagaceae Buchengewächse



Quercus robur

1



Quercus robur

3



Quercus robur

2

Blüten eingeschlechtig, einhäusig

Blütenhülle stark reduziert

- 1 männl. Blüten
- 2 weibl. Blüten
- 3 Frucht mit Cupula

Cupula : verholzter Fruchtkelch aus sterilen Blütenstandsachsen

Abbildung 9.26: Blüten- und Fruchtbildung in der Gattung *Quercus*, Familie Buchengewächse (www.wikipedia.org)

U.KL. Rosidae

Fagaceae

Buchengewächse

Beispiel: *Castanea sativa*

Essbare Kastanie



Höhe bis 25 m
Verbreitung Mittelmeer – Kaukasus



Blüten eingeschlechtlich einhäusig,



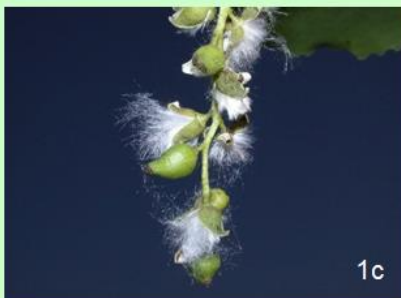
Cupula mit Einzelfrüchten

Abbildung 9.27: Blüten- und Fruchtbildung bei *Castanea sativa* (Esskastanie), Familie Buchengewächse (www.wikipedia.org)

U.Kl. Rosidae

Salicaceae

Weidengewächse



Blüten eingeschlechtlich, zweihäusig
zu kätzchenartigen Blütenständen
vereinigt

Blütenhülle stark reduziert bis fehlend

- 1 a) männl. Blüten b) weibl. Blüten
c) Fruchtkapsel mit behaarten Samen
- 2 a) männl. Blüten b) weibl. Blüten

Populus

Salix

Abbildung 9.28: Beispiele zur Blütenmorphologie der Gattungen *Populus* (Pappel) und *Salix* (Weide) in der Familie der Salicaceae (Weidengewächse) (www.wikipedia.org)

U.Kl. Rosidae

Betulaceae

Birkengewächse



Abbildung 9.29: Beispiele zur Blütenmorphologie in der Familie der Betulaceae (Birkengewächse) in den Gattungen Betula (Birke), Alnus (Erle), Carpinus (Hainbuche !), Corylus (Haselnuss) (www.wikipedia.org)

Die hier exemplarisch vorgestellten Laub- und Nadelbaumarten sollen einen ersten Überblick über die Artenvielfalt der Gehölze in den heimischen Wäldern geben und hoffentlich Interesse wecken, die insgesamt knapp 110 Baum- und Straucharten kennen zu lernen.

Unter Einbeziehung der zahlreichen nichtheimischen Gehölzarten, vorwiegend in Parkanlagen und Gärten, ist das Feld für weitere dendrologische Naturbeobachtungen natürlich wesentlich weiter.

Weiterführende Literatur

Allgemeine Botanik

- JACOB, F.; JÄGER, E.J.; OHMANN, E. (2003): Botanik. G. Fischer Verlag
RAVEN, P.; EVERT, R.; EICHHORN, S. (2006): Biologie der Pflanzen.
de Gruyter Verlag, Berlin
LÜTGE, U; KLUGE, M.; THIEL, G. (2010): Botanik. Wiley-VCH
SITTE, P. ; WEILER, E.W.; KADEREIT, J.W.; BRESINSKY, A.; KÖRNER, C.
(2002): Strasburger Lehrbuch der Botanik. G. Fischer Verlag
SCHÜTT, P.; KOCH, W. (1978): Allgemeine Botanik für Forstwirte. P. Parey
Verlag Hamburg
SCHÜTT, P.; SCHUCK, W.; STIMM, B. (1992): Lexikon der Forstbotanik.
Ecomed Verlag, Landsberg am Lech
HESS, D. (2003): Allgemeine Botanik. UTB basics, Stuttgart

Pflanzenökologie

- KIMMINS, J.P. (2004): Forest Ecology. Prentice Hall.
SCHULZE, E.-D.; BECK, E., MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2005): Plant Ecology.
Springer Verlag, Heidelberg

Dendrologie / Gehölzbestimmung

- ROLOFF, A.; BÄRTEL, A. (2006): Flora der Gehölze. E. Ulmer Verlag, Stuttgart
LÜDER, R. (2009): Grundkurs Gehölzbestimmung. Quelle und Meyer Verlag,
Wiebelsheim
ROLOFF, A.; WEISGERBER, H.; LANG, U.; STIMM, B. (Hrsg.) (2019): Enzyklo-
pädie der Holzgewächse. Wiley-VCH
SCHMIDT, P. A.; SCHULZ, B. (2017): Fischen- Gehölzflora. Quelle und Meyer
Verlag, Wiebelsheim

Krautpflanzenbestimmung

- PAROLLY, G.; ROHWER, J.G. Hrsg. (2019): Die Flora Deutschlands und
angrenzender Länder. Quelle und Meyer Verlag Wiebelsheim
LÜDER, R. (2020): Grundkurs Pflanzenbestimmung. Quelle und Meyer Verlag,
Wiebelsheim