

Reihe, TLB Biologie

Botanik

Bearbeitet von
Wolfgang Bilger, Babette Dauborn, Karl-Josef Dietz, Dortje Golldack-Brockhausen, Rita Groß-Hardt

1. Auflage 2008. Taschenbuch. 592 S. Paperback
ISBN 978 3 13 144851 4
Format (B x L): 12,7 x 19 cm

[Weitere Fachgebiete > Medizin > Vorklinische Medizin: Grundlagenfächer > Physik,
Chemie, Biologie für Mediziner](#)

Zu [Inhaltsverzeichnis](#)

schnell und portofrei erhältlich bei


DIE FACHBUCHHANDLUNG

Die Online-Fachbuchhandlung beck-shop.de ist spezialisiert auf Fachbücher, insbesondere Recht, Steuern und Wirtschaft. Im Sortiment finden Sie alle Medien (Bücher, Zeitschriften, CDs, eBooks, etc.) aller Verlage. Ergänzt wird das Programm durch Services wie Neuerscheinungsdienst oder Zusammenstellungen von Büchern zu Sonderpreisen. Der Shop führt mehr als 8 Millionen Produkte.

Hornmoose: (Klasse Anthoceroophyta), Linie der Landpflanzen mit einem dominanten Gametophyten. Der Sporophyt besteht vorwiegend aus einer langgestreckten Kapsel, die in zwei Hälften aufklappt. Die Kapsel enthält Sporen und Pseudoelateren. Es wird keine langgestreckte Seta ausgebildet. Der Sporophyt besitzt ein interkalares Meristem. Der Gametophyt kann Stomata besitzen. Dies ist einmalig im Pflanzenreich.

Sporangium: Struktur, in der die Meiosporen gebildet werden, besteht aus einer Sporangiumwand, dem Tapetum (= Ernährungsgewebe) und dem Archespor, das sich zu den Sporen weiterentwickelt.

Sporen: Einzellige Ruhestadien, die von einer dauerhaften Sporenwand umgeben sind. Bei sexuell-vermehrenden Landpflanzen werden ausschließlich Meiosporen gebildet, d. h. sie gehen aus einer Meiose hervor. Sie sind entsprechend haploid. Der Bildungsort ist das Sporangium des Sporophyten. Die Wand der Sporen beinhaltet Sporopollenin.

Thallus: Ungegliederter Pflanzenkörper, wie er sich bei thallosen Lebermoosen (z. B. *Marchantia*) und den Gametophyten der Farne findet.

2.3 Gefäßpflanzen

Die Linie der Gefäßpflanzen ist durch mehrere **Apomorphien** (Abb. 2.9) gekennzeichnet: Der **Sporophyt ist stets verzweigt** und bildet im Gegensatz zum Sporophyten der Moose entsprechend eine **Vielzahl von Sporangien** aus. Zudem ist der Sporophyt nur in seiner frühen Entwicklung vom Gametophyten abhängig. Der freilebende Sporophyt ist größer und **morphologisch komplex** gebaut als der Gametophyt, der bei samenfreien Gefäßpflanzen ebenfalls freilebend ist. Die beiden Generationen unterscheiden sich häufig auch in der Länge ihrer Lebensphase. Bei den Moosen ist der Gametophyt langlebiger als der Sporophyt, während bei den Gefäßpflanzen der Sporophyt die langlebigere Generationsphase darstellt. Die Bildung von **Leitgewebe** ist eine weitere wichtige Apomorphie der Gefäßpflanzen.

Rezente Gefäßpflanzen sind drei Linien zuzuordnen: den Bärlappgewächsen und ihren Verwandten (**Lycophyten**), den Farnen und ihren Verwandten (**Monilophyten**) sowie den Samenpflanzen (**Spermatophyten**).

Spuren der **ersten Gefäßpflanzen** gehen zurück bis ins Silur (vor 440–415 Millionen Jahren), aber die ersten gut erhaltenen Vorfahren heutiger Gefäßpflanzen finden sich in den frühdevonischen Rhynie-Schieferablagerungen in Schottland. Die bekanntesten Mitglieder der Stammgruppe der rezenten Gefäßpflanzen (**Rhyniophyten**) sind die Gattungen *Aglaomorpha*, *Horneophyton* und *Rhynia*. Diese Pflanzen zeigen einen graduellen Übergang von Formen mit verzweigten Sporophyten (**Polysporangiate**) mit kaum differenziertem Mittelstrang in der Sprossachse (*Horneophyton*) über Formen mit leitgewebeartigen Mittelsträngen

plontischen Lebenszyklus, bei dem beide Generationen freilebend sein können. Somit sind beide Generationen etwa gleichgewichtet. Die ältesten Fossilien der Gefäßpflanzen sind deutlich älter als das untere Devon (Alter der Rhynia-Fossilien) und werden meist der Gattung *Cooksonia* zugeordnet. Fossilien dieser Formengattung werden bis ins untere Silur gefunden. Andere Fossilien aus dem oberen Silur, z. B. *Baragwanathia*, belegen einen Ursprung der Gefäßpflanzen nicht später als im oberen Silur und sie sind damit deutlich älter als die Rhynia-Lagerstätten.

Im Laufe des **Devons** kam es zu einer rasanten **Radiation der Gefäßpflanzen**. Von den rezenten drei Linien etablierten sich zuerst die Bärlappartigen und Verwandte (**Lycophyta**). Die Schwesterlinie der Lycophyta wird aufgrund des Vorkommens von echten Blättern (**Euphyllie**) als **Euphylllophyta** bezeichnet. Diese Linie umfasst die beiden rezenten Linien der **Farne** und ihrer Verwandten (**Monilophyta**) sowie die Samenpflanzen (**Spermatophyta**). Apomorphien der Lycophyta sind die einfachen Blätter mit einer zentralen unverzweigten Ader (**Lycophylle**) sowie die Anordnung der Protoxyleme im Leitgewebe mit endarchem Protoxylem in der Wurzel und exarchem Protoxylem im Spross. Die Euphylllophyta sind durch eine nach innen orientierte Weiterentwicklung der Protoxyleme in der Wurzel (**exarch**) und nach außen gerichtete (**endarch**) oder beidseitig erfolgende (**mesarch**) Entwicklung im Spross gekennzeichnet. Eine weitere Apomorphie der Euphylllophyta ist eine Umstrukturierung (Inversion) des Chloroplastengenoms. Die Monilophyta sind durch ein gemeinsames Muster der Stelenentwicklung (zumeist **mesarch** angeordnete Protoxyleme) sowie der Sporenwandentwicklung gekennzeichnet. Die Samenpflanzen sind die Schwestergruppe der Monilophyta. Diese Linie ist durch ein sekundäres Dickenwachstum sowie die Reproduktion mit Samen gekennzeichnet. Eine offene Frage ist, ob Wurzeln einmal oder mehrfach in den Gefäßpflanzen entwickelt wurden. Ebenfalls umstritten ist die Frage, wie oft sich Blätter bei den Euphylllophyta entwickelt haben.

Die **Lycophyten** (**Lycophytina**) umfassen drei rezente Ordnungen: Die **Lycopodiales** (**Bärlappe**) sind homosporie Pflanzen, die meist terrestrisch oder aber als **Epiphyten** (Aufsitzerpflanzen) leben. Die anderen beiden rezenten Ordnungen sind Schwesterlinien zueinander und teilen die Apomorphie eines **heterosporen Lebenszyklus**. In zwei Arten von Sporangien werden verschieden große Sporen gebildet, das sind zum einen kleine Mikrosporen, die sich zu Prothallien mit Antheridien entwickeln, und zum anderen Makrosporen, die zu Prothallien mit Archegonien differenzieren. Ansonsten unterscheiden sich die beiden Ordnungen in ihrer Morphologie und Ökologie. Die **Isoëtales** (**Brachsenkräuter**) sind Wasserpflanzen, die ausschließlich in Süßwasser vorkommen. Die **Selaginellales** (**Moosfarne**) wachsen terrestrisch und sind häufig im Unterwuchs tropischer Regenwälder zu finden. Selaginellen sind durch die Anordnung der Lycophylle in vier Reihen gekennzeichnet, wobei die Blätter der beiden unteren (dorsalen) Reihen mehrfach größer sind als die Blätter der beiden oberen (ventralen) Reihen (Abb. 2.10). Die Lycophyten waren im Karbon eine der wichtigsten Gruppen der Landpflanzen und umfassten neben den heutigen Formen auch Arten mit



Abb. 2.10 **Lycophyten.** **a** Fertile Sprossspitze des homosporen Lycophyten *Huperzia*. Die gelben Sporangien sind auf der Oberseite der schuppenförmigen Lycophyllie angeordnet. Je ein Sporangium pro Blatt. Alle Blätter sind gleich gestaltet. **b** Fertile Sprossachse des heterosporen Lycophyten *Selaginella*. Deutlich ist die zweireihige Anordnung der sterilen Blätter zu erkennen, die für die meisten Arten der Gattung *Selaginella* typisch ist. Die Blätter der fertilen Sprosse sind hingegen spiralig angeordnet (und teilweise entfernt). Die Sporangien stehen auf der Oberseite der Blätter. Die unteren Sporangien enthalten 4 Megasporen, während die oberen Sporangien mehrere hundert Mikrosporen entwickeln.

baumartigen Wuchsformen und sekundärem Dickenwachstum (Abb. 2.11). Einige dieser heterosporen baumförmigen Lycophyten (Lepidodendrales) verbreiteten die Megasporen eingebettet im Gewebe des Sporophyten (Sporangium, Blatt), sie hatten somit Strukturen entwickelt, die den Samen analog sind.

Die **Monilophyten (Moniliformopsis)** wurden als Linie erst in den letzten 10 Jahren erkannt. Sie umfassen vier rezente Linien, die sich in ihrer Morphologie klar unterscheiden. Entsprechend wurden sehr unterschiedliche Klassifikationen in der Vergangenheit vorgeschlagen, was insbesondere für die **Gabelblattgewächse (Psilotales)** gilt. Erst phylogenetische Untersuchungen ermöglichten es, die wahren Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser Linien zu erkennen.

Die artenreichste und häufigste Gruppe stellen die **leptosporangiaten Farne (Polypodiopsida)** dar. Sie sind durch die Reduktion der Sporangienwand zu einer Zellschicht gekennzeichnet (**Leptosporangium**).



Abb. 2.11 **Echte Farne können baumförmige Formen bilden, die allerdings kein sekundäres Wachstum besitzen.** Infolgedessen gehen die bis zu 12 Meter langen Stämme ausschließlich aus primärem Wachstum hervor. Die Aufnahme zeigt Baumfarne der Gattungen *Dicksonia* und *Alsophila* in Neuseeland. (Aufnahme von A. Tüffers, Mettmann)

In der Vergangenheit wurde den leptosporangiaten Farnen eine Gruppe von eusporangiaten Farnen gegenübergestellt. Allerdings ist das Merkmal Eusporangium, bei dem die Sporangiumwand aus mehreren Zellschichten besteht, ein plesiomorphes und somit wertloses Merkmal.

Leptosporangiate Farne haben meist gute entwickelte Blätter, die durch ihre Knospentwicklung leicht erkennbar sind. Die Blattknospen rollen sich entlang der Blattachse aus. Leptosporangiate Farne spielen eine wichtige Rolle in der Landpflanzendiversität seit dem Karbon. Es handelt sich aber keineswegs um eine Gruppe in Stagnation. Im Gegenteil, mehr als 80% der rezenten Arten gehören zu einer Linie, die in der oberen **Kreide** (vor 100 bis 65 Millionen Jahren) also nach dem Aufstieg der Angiospermen diversifizierte. Die Vielfalt der leptosporangiaten Farne macht sie mit mehr als 10 000 Arten zu einer der artenreichsten Gruppen der Landpflanzen. Nur die Angiospermen sind mit mehr als 200 000 Arten deutlich reicher an Arten. Eine besondere Form der leptosporangiaten Farne stellen baumförmige Wuchsformen dar, die sogenannten Baumfarne. Der Stamm eines Baumfarns kann bis zu 15 Meter hoch werden, obwohl kein sekundäres Dickenwachstum den mechanischen Stress erleichtert bzw. die Wasserleitung unterstützt.

Eine artenarme aber in den temperierten Klimazonen weitverbreitete Linie stellen die **Schachtelhalme (Equisetopsida)** dar. Diese Linie ist leicht an dem schachtelartigen Aufbau des Sprosses zu erkennen. Die Seitensprosse und Blätter sind in **Wirtel** von mehr als drei Verzweigungen pro Knoten (**Nodium**) angeordnet, die durch lange **Internodien** getrennt sind. Die Blätter sind stark reduziert und bilden eine Scheide oberhalb der Seitensprossquirle aus. Ein weiteres wichtiges Merkmal der Schachtelhalme ist die Leichtbauweise der Halme, die von mehreren Hohlräumen durchzogen sind. Die Linie der Schachtelhalme umfasst mit *Equisetum* eine einzige lebende Gattung, obwohl diese Linie zu einer der arten- und formenreichsten Gruppen im **Erdaltertum** zählte. Ähnlich wie die Lycophyta brachten die Schachtelhalme im **Karbon** sowie **Perm** baumförmige Formen mit sekundärem Dickenwachstum hervor.

Die dritte Linie stellen die **Gliedfarne (Marattiopsida)** dar. Diese Gruppe ist leicht durch die Anschwellungen (**Pulvini**) am Blattstiel oder an der Basis der Fiedern zu erkennen. Diese relativ artenarme Gruppe ist in ihrem Vorkommen auf die Tropen beschränkt. Bemerkenswert ist die starke Reduktion von mechanischen Geweben (Sklerenchym, Kollenchym), obwohl die Blätter einiger Arten mehr als fünf Meter lang werden können. Die Gattung *Angiopteris* kann hier als Beispiel für den anhaltenden Erfolg dieser Linie erwähnt werden. Diese taxonomisch schwierige Gruppe stammt aus den feuchten Wäldern Asiens, ist aber eine äußerst invasive Pflanze in der Karibik. Zu der Gruppe der Marattiopsida gehört die im oberen Karbon häufige Baumfarngattung *Psaronius*.

Die vierte Linie, die **Psilotopsida**, besteht aus zwei morphologisch deutlich unterscheidbaren Linien, den **Mondrautengewächsen (Ophioglossales)** und den **Gabelblattgewächsen (Psilotales)**. Gemeinsam ist diesen beiden Linien



Abb. 2.12 **Das Synangium des Gabelfarns *Psilotum nudum*.** Das Synangium entsteht durch die Verschmelzung von drei Sporangien. Es steht in der Achsel eines Gabelblattes, dessen zwei Lappen unterhalb des Synangiums zu erkennen sind.

die **Reduktion der Wurzelsysteme**. Bei den Ophioglossales fehlen den meist unverzweigten Wurzeln die Wurzelhaare, während Wurzeln bei den Gabelblattgewächsen ganz verloren gegangen sind. Ein weiteres Merkmal der Psilotopsida ist der **heterotrophe Gametophyt**. Dieser hat die Fähigkeit zur Photosynthese verloren und lebt in einer obligaten Assoziation mit **Mycorrhizapilzen**. Die Ophioglossales sind meist terrestrische krautige Pflanzen, die meist nur ein Blatt am gedrunghenen Spross pro Wachstumsperiode hervorbringen. Die Sporangien entspringen einer aus dem Blattstiel hervorgehenden Achse. Die Psilotales haben einen kriechenden oder aufrechten, gestreckten Spross, der keine Wurzeln differenziert. Die gabelig geteilten Blätter sind stark reduziert, insbesondere bei der weitverbreiteten Gattung *Psilotum*, was in der Vergangenheit als Abwesenheit von Blättern missdeutet wurde. Bei der australisch/neuseeländischen Gattung *Tmesipteris* sind die gabelig geteilten Blätter noch mehr als zwei cm lang. Häufig wurden die abgeleiteten Merkmale der Psilotales übersehen. So wachsen sie stets epiphytisch auf anderen Pflanzen (Aufsitzerpflanzen), bevorzugt auf den Wurzelmänteln baumförmiger Farne (Baumfarne). Die Sporen sind monolet (abgeleitet) und nicht trilet (plesiomorph), und die Sporangien sind zu einem Synangium verwachsen.

2.3.1 Leitgewebe

Die Ausbildung von **Leitgewebe** ist eines der wichtigsten Merkmale der Gefäßpflanzen. Bei einigen Leber- und Laubmoosen gibt es allerdings gering differenzierte und somit weniger effiziente Leitungsgewebe. Sie sind wahrscheinlich unabhängigen Ursprungs. Bei den Gefäßpflanzen teilt sich das Leitgewebe in das Xylem und Phloem auf.

Das **Xylem (Holzteil)** besteht aus bis zu vier Zelltypen: Tracheiden, Tracheen, Xylemfasern (oder Holzsklerenchym) und den Xylemparenchymzellen. **Tracheiden** und **Tracheen** sind tote wasserleitende Zellwandstrukturen, die durch programmierten Zelltod aus Mutterzellen hervorgehen. Beide Zellen weisen sekundäre Zellwandversteifungen auf, die mit zunehmendem Versteifungsgrad ring-, schrauben- oder netzförmig sein können (S. 337). Tracheiden sind plesiomorph und haben eine langgestreckte Form mit schräg verlaufenden Enden. Die Verbind-

dungen zwischen Tracheiden (sowohl in Quer- als auch in Längsrichtung) werden durch **Hoftüpfel** gebildet.

2

Tracheiden finden sich bei **allen Gefäßpflanzen**. Tracheenglieder unterscheiden sich von Tracheiden vor allem darin, dass sie in der Längsrichtung der Sprossachse durch einfache Durchbrechungen (ohne Membran) verbunden sind. Die Gesamtheit einer somit verbundenen Gruppe von Tracheengliedern wird als Trachee bezeichnet. **Tracheen** sind typisch für **Angiospermen**, bei denen nur wenige Gattungen den Gymnospermen vergleichbare Tracheidenhölzer haben. Allerdings gibt es Tracheen auch bei den **Gnetales** (s. Samenpflanzen, S. 57) sowie vereinzelt auch bei anderen Gefäßpflanzen. Sie wurden allerdings lange übersehen, da ihre Entdeckung aufwendige rasterelektronenmikroskopische Arbeiten erfordert.

Bei Angiospermenhölzern kann man die Tracheen häufig an ihrem **Durchmesser** erkennen. Das ist allerdings bei vielen tropischen Bäumen nicht der Fall. So kann der Durchmesser der Tracheen im Frühholz der Eiche bis zu 0,3 mm betragen. Eine aus mehreren Tracheengliedern bestehende Trachee kann bis zu 10 cm lang sein.

Man unterscheidet das **primäre Xylem**, das beim primären Dickenwachstum entsteht, vom **sekundären Xylem**, das beim sekundären Dickenwachstum entwickelt wird. Entsprechend findet sich ein primäres Xylem bei allen Gefäßpflanzen, während das sekundäre Xylem nur bei Samenpflanzen mit sekundärem Dickenwachstum vorkommt. Im primären Xylem findet sich das **Protoxylem**, das zu Beginn der Entwicklung angelegt wird, und das **Metaxylem**, das erst während der späteren Entwicklung des Organs differenziert. Das Protoxylem besteht in der Regel aus kleineren Zellen. Die Bausteine des primären Xylems sind die **Tracheiden**. Je nach **Anordnung** der Protoxylemelemente in Bezug auf das Metaxylem spricht man von einem **endarchen** (Protoxylem im Zentrum), **exarchen** (Protoxylem außen) und **mesarchen** (Protoxylem liegt eingebettet im Metaxylem) Xylem. Exarche Protoxyleme findet man in den Wurzeln der Euphyllophyten, während mesarche Xyleme häufig bei Farnen vorkommen. Endarche Xyleme sind im Spross der Samenpflanzen zu finden. Außerdem kann Bezug auf die Anzahl der Protoxylemgruppen genommen werden.

Das **Phloem (Siebteil)** ist der Teil des Leitgewebes, indem die Produkte der Photosynthese, Stickstoffmetabolite, Mineralien und Hormone transportiert werden. Das Grundelement des Phloems sind die **Siebzellen** und **Sieböhren**. Daneben gibt es **Phloemfasern** und **Phloemparenchymzellen**. Die Siebzellen sind pleiomorph und enthalten noch einen Zellkern. Den Sieböhren fehlt hingegen der Zellkern bzw. er degeneriert im Laufe der Entwicklung und die **Geleitzellen** gewährleisten die Lebensfunktionen des Cytoplasmas. Die Sieböhren und Geleitzellen gehen durch inäquale Teilung aus der **Siebzellenmutterzelle** hervor. Sieböhren finden sich einzig bei Angiospermen, allerdings haben Coniferen ein vergleichbares System von sieböhrenartigen Zellen, verbunden mit parenchymatischen Zellen. Die Homologie dieser Phloemsysteme ist unzureichend bekannt, da unzureichend studiert.

2.3.2 Organe der Gefäßpflanzen

Allen rezenten Gefäßpflanzen ist die Einteilung in drei **Grundorgane Blatt, Sprossachse** und **Wurzel** gemeinsam, diese Organisationsform des Vegetationskörpers wird als Kormus bezeichnet. Spross und Wurzel besitzen apikale Meristeme, während das Blatt je nach Hauptlinie der Gefäßpflanzen unterschiedlich gebildet wird. Der Spross der Gefäßpflanzen hat einen gemeinsamen Ursprung und ging wohl aus dem unverzweigten Sporophyten der Moose durch die Fähigkeit der Verzweigung (d. h. mehrere Sporangien pro Sporophyt) hervor.

Spross

Unter **Spross** wird der beblätterte oberirdische Teil der Pflanze verstanden. Als **Sprossachse** bezeichnet man die Nicht-Blatt-Anteile des Sprosses. Die Hauptfunktion der Sprossachse ist die lichtoptimierte Ausrichtung der Blätter im Raum und die Verbindung von Wurzel und Blatt. Die **Seitensprosse** sind **exogen** angelegt, mit Ausnahme von *Equisetum* mit endogenen Seitensprossen. Der Primärspross geht aus dem Meristem des Embryos hervor. Das Sprossystem umfasst den Primärspross und die durch Verzweigungen entstehenden Seitensprosse.

Die **Wuchsform** des Sprosses kann sehr verschieden sein. **Aufrechte Sprosse** sind typisch für die Mehrzahl der Kräuter und Bäume, während kriechende Sprosse (auch **Rhizome** genannt) bei einigen Kräutern vorkommen. Der Begriff „Rhizom“ wird zum Teil nur für unterirdische Sprossachsen gebraucht, allerdings wird bei Farnen dieser Begriff nahezu immer für die Sprossachse verwendet. Sprosse können sich auf verschiedene Arten verzweigen. Bei Lycophyta und einigen Farnen kommen **dichotome** (gabelige) Verzweigungen vor. Die dichotome Verzweigung ist ursprünglich und findet sich bereits bei einfachen Thallophyten. Dabei teilt sich das Apikalmeristem in zwei Teile. Diese Teile können gleich sein und beide Äste gleich lang (**Isodichotomie**) oder aber ungleich mit einem Ast deutlich länger als der andere (**Anisodichotomie**). Bei anderen Gefäßpflanzen entstehen die Seitensprosse aus den Achseln der Blätter. Dies ist stets bei den Samenpflanzen der Fall. Bei den meisten Farnen entstehen Seitensprosse nicht in den Achseln der Blätter, obwohl es auch hier einen Seitenspross pro Blatt gibt. Das bei Samenpflanzen gefundene Verhältnis zwischen Seitenspross und Blatt wird durch den Begriff **Tragblatt** ausgedrückt, der das den Spross „tragende“ Blatt bezeichnet.

Der **Querschnitt** des Sprosses ist ursprünglich **radialsymmetrisch**, während dorsiventral organisierte Sprosse Adaptationen an Lebensräume sind und bei Kletterpflanzen vorkommen. Die meisten Zellen im Spross sind parenchymatisch und in Richtung der Sprossachse gestreckt. Der Primärspross wird durch die Epidermis abgeschlossen. Darunter folgt die **Primärrinde**, die aus verschiedenen Zellen wie Kollenchym-, Parenchym- und Sklerenchymzellen zusammengesetzt sein kann. Im Zentrum des Sprosses befindet sich das **Mark**, das ebenfalls paren-