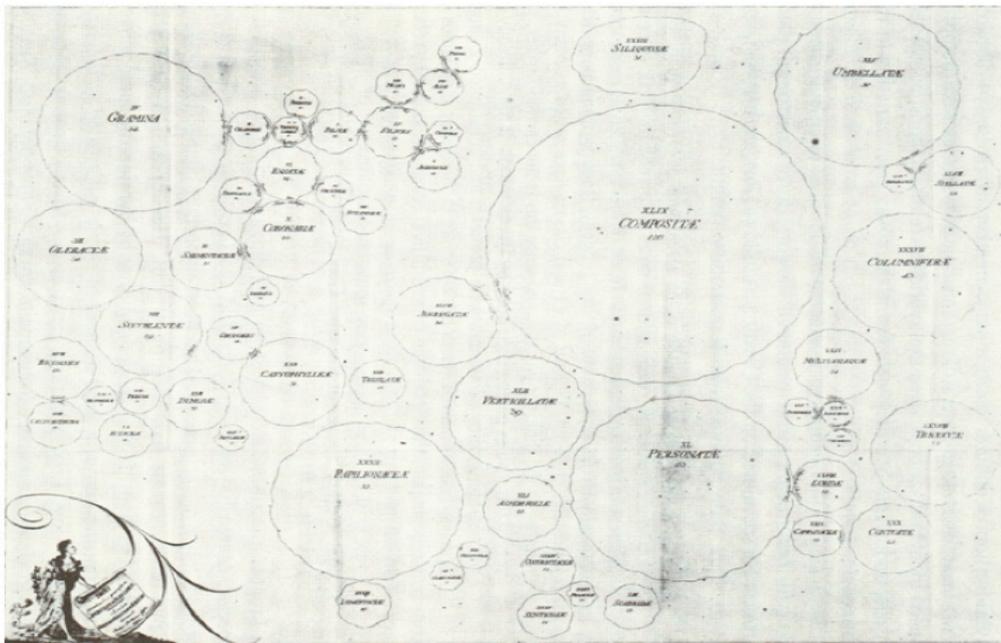


MORPHOLOGIE & SYSTEMATIK DER PFLANZEN



VORWORT

Das vorliegende Skript kann nicht als abgeschlossenes Lehrbuch betrachtet werden. Es ist in den vergangenen Jahren aus einer Mischung unterschiedlicher Eindrücke und Erfahrungen entstanden. Dazu gehören einerseits viele fruchtbare Diskussionen mit Studenten, Mitarbeitern und Kollegen, aber auch frustrierend schlechte Klausurergebnisse. Die Notwendigkeit eigener Darstellungsversuche ergibt sich aber auch aus der Tatsache, daß in Lehrbüchern die Aufnahme neuerer und konträrer Konzepte nicht oder nur sehr zögernd erfolgt und nur selten zwischen den Fakten und ihrer Interpretation unterschieden wird. Ich habe versucht, dem Anspruch einer noch überschaubaren Darstellung und einer Unterscheidung von Fakten und Meinungen dadurch wenigstens teilweise gerecht zu werden, daß ich in einem eigenen Kapitel "Was war an der Darstellung anders als meistens und was war vielleicht falsch?" eine Diskussion konträrer Konzepte nachreicht. Erst dort wird der Leser aufgeklärt, wenn ich eine Lehrmeinung vertrete, die der gängiger Lehrbücher nicht entspricht. Um Verwirrung zu vermeiden, ist es daher unbedingt erforderlich, diese "Gegendarstellungen" zu beachten.

Das Skript ist noch unausgewogen, manche Teile können schon als weitgehend abgeschlossen betrachtet werden, andere fehlen noch ganz. Die Übersicht über das System der Spermatophyta (Kap. 4.1) ist als Orientierungshilfe und nicht etwa als auswendig zu lernender Prüfungsstoff zu betrachten. Wesentlich sind dagegen funktionelle und evolutionsbiologische Zusammenhänge, die ich in allen Abschnitten mehr in den Vordergrund zu stellen versucht habe. Das solche Zusammenhänge manchmal spekulativen Charakter haben, versteht sich von selbst und wurde von mir hoffentlich in ausreichender Weise deutlich gemacht. Spekulationen sehe ich aber als nützlich an, weil sie helfen zwischen wichtigen und unwichtigen Fragestellungen zu unterscheiden.

T. Stützel, April 1998

INHALT

I	Wozu braucht man Morphologie und Systematik?.....	6
I.1	Eine historische Betrachtung	6
I.2	Die Art als Fundament der Systematik?	9
I.3	Das Maß für Verwandtschaft	11
I.4	Stammbaumdarstellungen	11
2	Die Morphologie der Pflanzen.....	17
2.1	Was ist ein Kormus und wo kommt er vor?.....	17
2.2	Das Blatt	17
2.2.1	Was ist ein Blatt? Versuch einer Definition	17
2.2.2	Verschiedene Blätter	18
2.2.3	Blattfolge	20
2.2.4	Verschiedene Blattformen	21
2.2.5	Formen des Blattrandes und des Randes von Teilblättern	22
2.2.6	Morphologie und Morphogenie des Blattes.....	22
2.2.7	Was so aussieht wie ein Blatt und trotzdem sicher keines ist.....	25
2.2.8	Was aussieht wie mehrere Blätter und trotzdem nur eines ist.....	26
2.2.9	Was aussieht wie ein ganzes Blatt, aber nur ein Teil davon ist.....	26
2.2.10	Blatt oder nicht Blatt? Wo die Definition versagt	26
2.2.11	Metamorphosen des Blattes	26
2.3	Die Sprossachse	27
2.3.1	Keine Definition?	27
2.3.2	Besondere Achsenabschnitte.....	27
2.3.3	Metamorphosen der Sprossachse.....	28
2.4	Die Wurzel.....	28
2.4.1	Besondere Wurzeln und Wurzelabschnitte	28
2.4.2	Evolution und Ontogenie der Wurzel.....	30
2.4.3	Die Anatomie der Wurzel	32
2.4.4	Metamorphosen der Wurzel	35
2.5	Der Spross	35
2.5.1	Vegetative Sprosse	35
2.5.1.1	Bezeichnungen für vegetative Sprosse.....	35
2.5.1.2	Metamorphosen der Sprossachse.....	37
2.5.1.3	Verzweigung der Sprossachse.....	39
2.5.1.4	Die Architektur des Sprosses	41
2.5.1.5	Anisophyllie und Heterophyllie	46
2.5.1.6	Blattstellungen	47
2.5.1.7	Blattanordnung	48
2.5.1.8	Blattstellungsregeln	48
2.5.1.9	Anatomie des Sprosses	50
2.5.1.9.1	Spaltöffnungen.....	50
2.5.2	Die Blüte.....	52
2.5.2.1	Definition der Blüte.....	52
2.5.2.2	Bestandteile der Blüte.....	52
2.5.2.2.1	Die Blütenhülle.....	52

2.5.2.2.2	Das Androeceum	53
2.5.2.2.3	Das Gynoeceum	55
2.5.2.3	Die Frucht	57
2.5.2.4	Überblick über die wichtigsten Fruchttypen	57
2.5.2.5	Same und Samenkeimung.....	60
2.5.3	Blütendiagramme und Blütenformeln	63
2.5.3.1	Äquidistanz- und Alternanzregel	63
2.5.3.2	Symmetrie von Blüten	65
2.5.3.3	Diagramm und Formel	65
2.5.4	Blütenstände	67
2.5.4.1	Deskriptive Aspekte	67
2.5.4.2	Typologie der Infloreszenzen.....	68
2.5.4.2.1	Polytele Blütenstände	70
2.5.4.2.2	Monotele Blütenstände	72
2.5.5	Blütenbiologie.....	73
2.5.5.1	Blüten und Blumen.....	73
3	Die Phylogenie wichtiger Merkmale.....	74
3.1	Generationswechsel als Grundlage zum Verständnis der Evolution höherer Pflanzen	74
3.1.1	Der Hauptzyklus	74
3.1.2	Die Nebenzyklen.....	75
3.1.3	Isomorphe und heteromorphe Generationszyklen.....	77
3.1.4	Die Anzahl der Generationen in einem Zyklus	77
3.1.5	Die Geschlechtlichkeit in den einzelnen Phasen des Generationswechsels.....	77
3.1.5.1	Die Differenzierung der Gameten.....	77
3.1.5.2	Die Differenzierung der Gametophyten	79
3.1.5.3	Die Differenzierung der Sporen.....	80
3.1.5.4	Die Differenzierung von Sporangium und Sporophyt	80
3.2	Die Evolution des Generationswechsels.....	81
3.2.1	Die Lage der Gametangien als erster entscheidender Schritt	81
3.2.2	Die Notwendigkeit Sporen zu bilden.....	81
3.2.3	Der Generationswechsel der Lebermoose und seine evolutionsbiologische Potenz	82
3.2.4	Der Generationswechsel der Laubmoose und seine evolutionsbiologische Potenz	83
3.2.5	Die verschiedenen Generationswechsel der Farnpflanzen (Pteridophyta)	84
3.2.5.1	Die Farne (Filicopsida)	84
3.2.5.2	Der Generationswechsel der Schachtelhalme (Equisetopsida)	85
3.2.5.3	Der Generationswechsel der Moosfarne (Selaginellales).....	86
3.2.6	Die Generationswechsel von Gymnospermen.....	88
3.2.6.1	<i>Cycas</i> als Beispiel für Gymnospermen mit Spermatozoidbefruchtung	89
3.2.6.2	Gymnospermen mit (einfacher) Pollenschlauchbefruchtung	93
3.2.7	Weitere Verbesserungen und die Entwicklung zu den Angiospermen	95
3.3	Die Gametangien der Landpflanzen	97
3.3.1	Das Archegonium, seine Ontogenie und Phylogenie	97

3.3.2	Das Antheridium, seine Ontogenie und Phylogenie	98
3.4	Die Entwicklung der Zygote zum Sporophyten, Embryogenie	100
3.5	Die Evolution der Angiospermenblüte	102
3.5.1	Euanthientheorie und Pseudanthientheorie	102
3.5.2	Die Blütenhülle	103
3.5.3	Mikrosporophyll und Androeceum	105
3.5.4	Makrosporophyll und Gynoeceum	107
4	Die Phylogenie der Pflanzen	110
4.1	Übersicht über das System.....	110
4.2	Die verwandtschaftlichen Beziehungen.....	113
5	Was ist anders als in den meisten Lehrbüchern?.....	117
5.1	Morphologie des Kormus	117
5.1.1	Verschiedene Definitionen des Blattes	117
5.1.2	Blätter, Emergenzen, Haare; Gemeinsamkeiten und Unterschiede	119
5.1.3	Anmerkungen zur Sprossachse.....	120
5.1.3.1	Abgrenzung von Blatt und Sprossachse	120
5.1.3.2	Verzweigung der Sprossachse.....	120
5.1.4	Anmerkungen zur Wurzel	122
5.1.4.1	Endogene Entstehung der Primärwurzel	122
5.1.4.2	Mechanische Funktion der Wurzelhaare	123
5.1.5	Anmerkungen zur Infloreszenzmorphologie	124
5.2	Anmerkungen zur Evolution des Generationswechsels	125
5.3	Anmerkungen zur Evolution der Angiospermenblüte	126
5.3.1	Unterschiedliche Auffassungen zur Blüte der ursprünglichen Angiospermen	126
6	Literaturverzeichnis	129
7	Abbildungsverzeichnis	131
8	Anhang: Moose (Bryophyta).....	133
8.1	Allgemeine Übersicht	133
8.2	Der Generationswechsel der Moose	134
8.3	Die Hauptgruppen der Moose	136
8.3.1	Laubmoose (Bryophyta).....	136
8.3.1.1	Bryidae	136
8.3.1.2	Sphagnidae (Torfmoose) und Andreidae (Klaffmoose)	139
8.3.2	Die Lebermoose (Marchantiopsida)	140

I Wozu braucht man Morphologie und Systematik?

I Eine historische Betrachtung

Auf der Basis eines Systems der Organismen, das die Phylogenie zutreffend wieder spiegelt, lassen sich vielfach zutreffende Vorurteile über einzelne Organismen bilden. Es gibt unter anständigen Menschen einen unausgesprochenen Konsens, daß Vorurteile etwas negatives sind. Biologisch gesehen ist das völlig abwegig. Es ist ein entscheidender Selektionsvorteil, aufgrund von unvollständigen Daten möglichst rasch ein möglichst zutreffendes Vorurteil zu bilden. Wir sind es heute nicht mehr gewohnt, nach solchen Vorurteilen handeln zu müssen. Wenn man aber die Reiseberichte der Entdeckungsreisenden der Kolonialzeit liest, fallen die gehobenen Ansprüche an die Vorurteilsfähigkeit der mitreisenden Naturwissenschaftler sofort auf. Im Tagebuch von Georg Forster, einem gut 20jährigen, der Kapitän Cook auf seiner 2. Weltumsegelung begleitete, lesen wir zur Entdeckung von Neukaledonien z.B.: "Wir suchten Ihnen begreiflich zu machen, dass es uns an Nahrungsmitteln fehle, doch sie waren gegen alle Winke dieser Art taub, weil sie augenscheinlich für sich selbst nicht genug hatten.", und eine Seite weiter dann: "Wir waren noch nicht lange an Bord zurück, da ließ der Schreiber des Kapitäns einen Fisch schicken, den die Insulaner soeben mit einem Speer geschossen hatten. Da es eine neue Art war, machte ich mich sofort daran, ihn zu beschreiben und zu zeichnen. Er gehörte zu der Gruppe von Fischen, wovon verschiedene Arten für giftig gehalten werden. Wir ließen dies den Kapitän wissen... . Der Kapitän behauptete aber, er habe eben diese Art an der Küste von Neu-Holland ohne allen Schaden gegessen.

Wir freuten uns also schon, am nächsten Tag eine frische Malzeit zu bekommen und setzten uns abends zu Tisch, um die Leber zu verzehren. Sie war aber von so öligem Geschmack, das der Kapitän, mein Vater und ich nur ein paar Bissen davon aßen. Gegen drei Uhr morgens wurde mein Vater durch eine sehr unbehagliche Empfindung aus dem Schlaf geweckt. Hände und Füße waren wie erstarrt, und als er aufstehen wollte, konnte er sich kaum auf den Füßen halten. Auch Kapitän Cook wachte, konnte aber nicht stehen, ohne sich festzuhalten. Mein Vater kam an mein Bett, ermunterte mich mit Gewalt, und nun fühlte ich erst, wie übel es mir war. Wir schleppten uns in die Kajüte und ließen unseren Wundarzt Patton holen."

Man konnte damals eben nicht wie der heutige Pauschal tourist einfach vorsichtshalber vor allem Angst haben, eine internationale Fast-Food Kette aufsuchen und Cola aus der Dose trinken. Wenn die Entscheidung anstand, ob gewisse Früchte essbar sind oder nicht, bedeutete "auf Nummer sicher gehen" Skorbut und damit Dezimierung der Mannschaft. Der mit dem besten Vorurteil hat hier die größten Chancen. Das bedeutet natürlich auch, das man alle zusätzlichen Daten nutzt, um seine Vorurteile nachzubessern. Das Ereignis mit dem giftigen Fisch fand 1775 statt und damit rund 80 Jahre bevor Darwin seine "Entstehung der Arten..." publizierte. Die Systematik ist also älter als die Evolutionstheorie und ohne sie nicht nur vorstellbar, sondern sogar nützlich und notwendig. Sie kann künstliche und natürliche Systemen hervorbringen. Man hat sich heute allgemein daran gewöhnt, das Linné'sche Sexualsystem als das künstliche System par excellence zu betrachten.

Eine Gliederung nach der Anzahl von Staubblättern und Karpellen alleine ist in der Tat nichts besonders natürliches, Zwetschge, Apfel, Weissdorn und Erdbeere kommen an ganz verschiedenen Stellen eines solchen Systems heraus, während sie im natürlichen System zusammen in der Familie der Rosengewächse stehen [1]. Es ist aber falsch, dieses System nur deshalb als künstlich zu bezeichnen, weil wir meinen, es heute besser zu wissen. Die Stellung der Pfingstrosen bei den Hahnenfüßen hat sich als falsch herausgestellt, die Iridaceae stehen nach neuerer Auffassung viel näher bei den Liliaceae als bei den Amaryllidaceae.

Das System von Adolf Engler, das wir selbstverständlich als natürliches System bezeichnen, ist an manchen Stellen sicher unnatürlich und auch das System im neuen Strasburger wird nicht das letzte "natürliche" System sein. Andererseits waren manche Gruppen im Sexualsystem von Linné schon so, wie sie heute noch sind, also eigentlich sehr natürlich. Was Linné's System zum künstlichen System macht, ist die Tatsache, das er es als künstliches System beabsichtigte. Er wollte die Fülle nicht natürlich, sondern schnell und praktisch ordnen. Es ging darum, die in dieser Zeit immens anwachsenden Sammlungen schnell so zu ordnen, das einzelne Dinge wieder auffindbar waren. Das dieses System von Linné als künstliches System angelegt war, geht am einfachsten daraus hervor, das sich Linné selbst an einem natürlichen System versucht hat. In diesem System (Abb. 1) gibt es einige Ordnungen, die wir in manchem modernem System noch in ähnlicher Umgrenzung finden, z.B. die Personatae, die heute Scrophulariales heißen, oder die Parietales, heute besser bekannt als Violales.

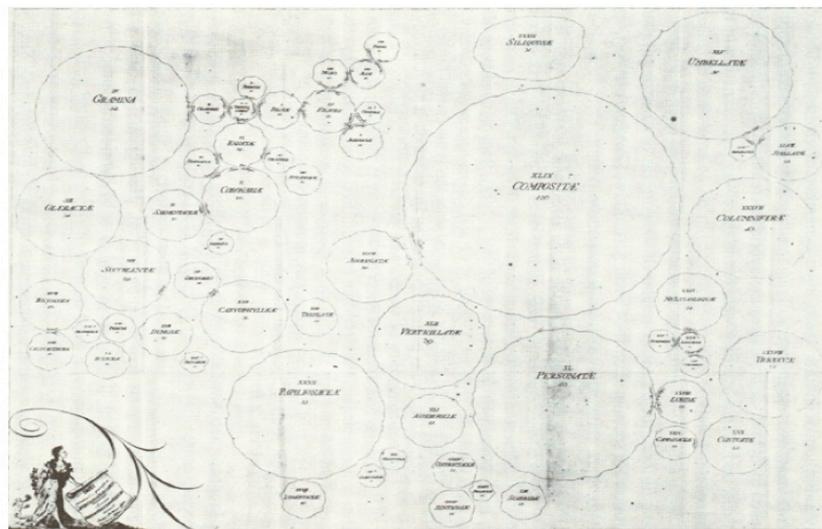


Abb. 1: Stammbaum nach Linné.

Das natürliche System von Linné hat in manchem, vor allem auch in der Darstellungsweise, eine erstaunliche Ähnlichkeit zum System von Pullé, das in leicht veränderter Form bei Weberling & Schwantes (1994) zu sehen ist (Abb. 2).

Verwandschaftsbeziehungen der Angiospermen nach Pulle (1950) und Eckhardt (1964) aus Weberling & Schwantes (1975), leicht verändert

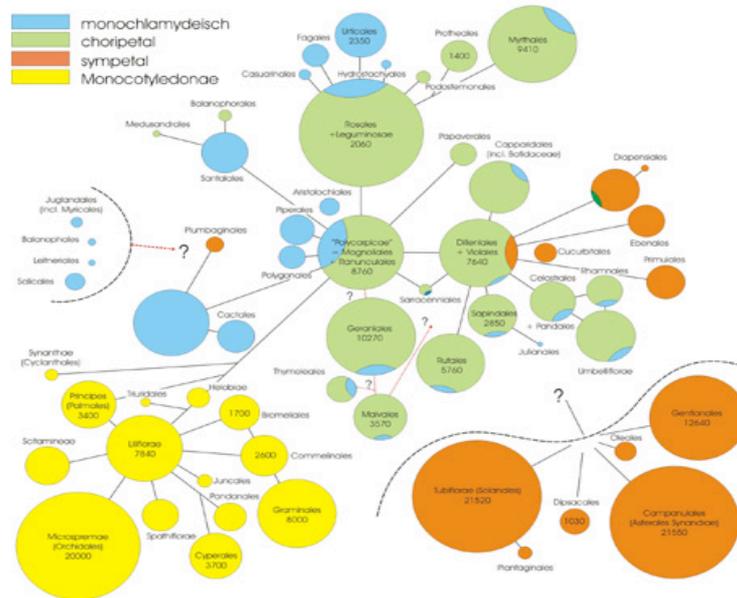


Abb. 2: Verwandschaftsbeziehungen der Angiospermae.

Künstlich ist das Sexualsystem wegen seiner Zielsetzung, nicht wegen des Resultates. Künstliche Systeme haben auch heute noch eine wichtige Bedeutung. Jeder Bestimmungsschlüssel repräsentiert im Grunde ein künstliches System. In einer Systematik-Vorlesung soll aber nach allgemeiner Auffassung die neueste bzw. beste Ansicht über das natürliche System im Vordergrund stehen. Warum haben wir nun so ein Interesse am natürlichen System, obwohl eigentlich jedem klar ist, dass das ein letztlich unerreichbares Fernziel ist und selbst als gesichert angesehene Teile manchmal durch neue Fakten wieder umgestoßen werden können. Zunächst einmal ist die Tatsache, dass man damit rechnen muss, dass ein System wieder verworfen werden muss, für den Systematiker etwas erfreuliches. Nicht weil das ein unerschöpfliches Reservoir an Themen für Diplom- und Doktorarbeiten bedeutet, oder weil es einem vielleicht die Genugtuung verschafft, den eigenen Lehrer zu widerlegen, sondern weil die prinzipielle Falsifizierbarkeit beweist, dass Systematik eine Naturwissenschaft ist. Das natürliche System ist aus verschiedenen Gründen ein erstrebenswertes Ziel. Nach dem Motto "ein Apfel fällt nicht weit vom Stamm" rechnen wir bei verwandten Taxa mit Übereinstimmungen, die über das hinausgehen, was wir schon durch Untersuchungen belegt haben. Die Kenntnis der Verwandtschaft macht also Vorurteile über nicht untersuchte Eigenschaften sicherer, d.h. die Trefferquote ist besser als wenn man nur raten kann.

Neben dem Endzustand der Evolution, den heute existierenden Taxa, ist jedoch der Prozess der Evolution selbst von Interesse. Wir wissen, dass sich im Verlauf der Evolution die Rahmenbedingungen mehrfach dramatisch geändert haben. Wo heute Regenwälder sind, waren Wüsten oder eisbedeckte Polargebiete und umgekehrt. Durch Änderungen der Umweltbedingungen wurde die Selektionsrichtung manchmal mehrfach geändert.

Die Kenntnis dessen, was als historischer Ballast aus der Evolution mitgeschleppt wird und was heute von Selektionswert ist, ist entscheidend für die Beurteilung des künftigen Evolutionsverlaufs, also für Ökoszenarien wie wir sie im Umweltschutz einsetzen.

Wir sind heute bei Prognosen über den zukünftigen Verlauf der Evolution ungefähr so gut wie bei langfristigen Wettervorhersagen. Aber gerade da, wo sich Systematik, Pflanzengeographie und Ökologie berühren, ist schon einiges geleistet worden und auch noch zu erwarten. Wir müssen umgekehrt zugeben, dass wir an vielen Stellen über eine reine Klassifikation, d.h. eine recht künstliche Gliederung, noch nicht hinausgekommen sind. Es wird also im folgenden nicht nur darum gehen können, das modernste verfügbare System vorzustellen, sondern auch und vor allem darum, die Kritikfähigkeit gegenüber dem zu schulen, was da verkauft wird. Kritikfähigkeit heißt dabei nicht, der Sache möglichst reserviert gegenüberzustehen, sondern den maximal möglichen Nutzen aus dem systematischen Lehrgebäude zu ziehen und falsche Schlüsse zu vermeiden.

1.2 Die Art als Fundament der Systematik?

Ganz an der Basis, sozusagen als Fundament, steht das Artkonzept oder der Artbegriff. Wir gehen damit recht selbstverständlich um, ohne uns über die vorhandenen Probleme recht klar zu werden. Eine weit verbreitete Definition der Art sieht so aus, dass man untereinander reproduktionsfähige Individuen zu einer Art zusammenfasst. Das ist problematisch, denn alle Arten der Gattung Akelei können z.B. problemlos miteinander gekreuzt werden und auch die *Fr* ist genauso fertil [2]. Sollen nun *Aquilegia vulgaris*, *A. atra*, *A. alpina* und *A. formosana*, die in der Natur nie zusammen vorkommen, nur deswegen zu einer Art zusammengefasst werden, weil sie sich im Experiment problemlos kreuzen lassen? Warum sollen eigentlich Sippen oder Populationen, die nie miteinander in Kontakt geraten, Kreuzungsbarrieren entwickeln? Kreuzungsexperimente mit nahe verwandten Arten haben gezeigt, dass sich solche Kreuzungsbarrieren bei Sippen, die das gleiche Areal besiedeln, rascher und deutlicher entwickeln, als bei Sippen, die nie miteinander in Kontakt geraten. Man kann die Kreuzungsdefinition nun einfach ergänzen und die Art als Gruppe von Individuen oder Populationen definieren, zwischen denen eine fruchtbare Kreuzung nicht nur potentiell möglich ist, sondern auch tatsächlich stattfindet.

Damit kann man Problemen, die bei Entenarten auftreten, sehr schön gerecht werden. Es gibt nämlich Entenarten, die technisch problemlos kreuzbar wären. Allein das Paarungsverhalten passt nicht zueinander, die Tiere verstehen sich nicht, und aus dem Verhalten ergibt sich eine zuverlässige Artabgrenzung. Benutzt man geographische oder verhaltensmäßige Barrieren zur Artdefinition, so kann das zu seltsamen Anachronismen führen. Die amerikanischen Ureinwohner wären z.B. bis zur Entdeckung Amerikas eine eigene Art gewesen wären, denn eine Kreuzung ist vorher nicht vorgekommen.

Auch wären manche Sippen von Bayern als eigene Art anzusprechen, da sie sich freiwillig nie mit einem Preussen verpaaren würden, dabei sind solche Sippen und Individuen vielleicht eigenartig, aber nach allgemeinem Verständnis keine eigene Art.

Den Bayern mit einer hübschen Preussin auf eine Insel zu verbannen, um das Artkonzept zu testen, wäre im übrigen ein unzureichender Test [3].

Der Grauwolf und der Kojote sind sicher verschiedene Arten, und doch kommen offenbar fertile Kreuzungen vor, nämlich der nordamerikanische Rotwolf. Auch Pferd und Esel paaren sich freiwillig, wenn sie denn gar keine andere Möglichkeit haben, glücklicherweise sind Maultier und Maulesel nicht fertil und stellen so kein Problem für die Artdefinition dar. Schließlich sind wir alle der Meinung, dass Arten durch Aufspaltung oder Abspaltung von anderen Arten im Lauf der Evolution entstehen können. Niemand hat aber versucht, festzulegen, wie lange zwei solche Linien voneinander getrennt sein müssen, damit es selbständige Arten sein dürfen.

In der Praxis geht man meist so vor, dass man gleich aussehende Organismen zu einer Art zusammenfasst. Oft kennt man ja nicht sehr viele Individuen von einer Art und über die Reproduktionsbiologie weiß man vielfach nichts und könnte deswegen einen auf Kreuzbarkeit aufgebauten Artbegriff nicht anwenden. Ein Beispiel für einen solchen Fall ist der Urvogel *Archaeopteryx*. Das gleiche gilt aber für viele rezente höhere Pflanzen, die bisher nur ein einziges Mal gefunden wurden. Das Männchen und Weibchen einer Art zunächst als verschiedene Arten, manchmal sogar in verschiedenen systematischen Gruppen beschrieben waren, ist gar nicht so selten, Beispiele gibt es in der Zoologie und in der Botanik. Um Mitteilungen über solche Funde machen zu können, muss man ihnen einen Namen geben. Der Name ist der Schlüssel, über den man in einer Literaturrecherche an das bekannte Wissen über das, was wir so "Art" nennen, herankommen kann. Der Artbegriff hat also auch eine rein administrativ instrumentelle Komponente. Es gibt also keine allgemein brauchbare und immer funktionierende Definition für eine Art. Die Art muss als heuristisches Konzept betrachtet werden, und je nach Problemlage und Wissensstand muss mit der Anwendung verschiedener Konzepte gerechnet werden. Der Systematiker Richard von Wettstein hat die Art einmal so definiert: "Eine Art ist, was ein maßgeblicher Systematiker als solche bezeichnet". Das klingt zunächst überheblich, man darf jedoch nicht übersehen, dass kein Systematiker seine Maßgeblichkeit selbst festlegen kann.

Er wird von anderen, die lieber selber maßgeblich wären, als maßgeblich eingestuft. So ist das Verfahren also in einem gewissen Sinn demokratisch, demokratisch mit allen Problemen, wenn zur Wahrheitsfindung eine Mehrheitsfindung eingesetzt werden muss. Damit soll nicht verunsichert werden, aber es erscheint doch wichtig, sich darüber im klaren zu sein, wie unterschiedlich die Festigkeit des Bodens ist, auf dem wir uns in der Systematik bewegen, und wie dünn er unter Umständen sein kann.

1.3 Das Maß für die Verwandtschaft

Wie soll evolutive Verwandtschaft, wie sie im natürlichen System zum Ausdruck kommen soll, gemessen werden? Sind zwei Taxa näher miteinander verwandt als mit einem dritten, wenn:

1. weniger Generationen seit dem letzten gemeinsamen Vorfahren verstrichen sind?
2. weniger Zeit seit dem letzten gemeinsamen Vorfahren verstrichen ist?
3. mehr äußerliche (phänetische) Ähnlichkeit besteht?
4. mehr genetische Ähnlichkeit besteht?

Man ist normalerweise versucht wenigstens bei den Punkten 3 und 4 eine eindeutige Entscheidung zugunsten der Genetik zu fällen. Auch das ist nicht immer richtig. Wenn genetische Ähnlichkeit in der Systematik verwendet wird, dann nicht rein quantitativ sondern qualitativ. Es wird nach wesentlichen genetischen Ähnlichkeiten gesucht, die sich nur durch gemeinsame Abstammung erklären lassen. Innerhalb solcher als wesentlich betrachteter Bereiche wird dann ein quantitativer Vergleich angestellt und nicht etwa allgemein über das ganze Genom. Die Erfahrung in der eigenen Familie zeigt, dass es z.B. durchaus möglich ist, dass eine Tochter ihrer Großmama genetisch ähnlicher ist als ihrem Vater. Ist sie aber deswegen mit ihrer Großmutter näher verwandt als mit ihrem Vater? Bei nur drei Generationen erscheint die Frage vielleicht etwas läppisch. Aber es genügt, um zu zeigen, dass es Fälle geben kann, wo die allgemeine genetische Ähnlichkeit nicht das Maß aller Dinge sein kann.

Die phänetische Ähnlichkeit ist zwar das schlechteste von allen Argumenten, denn wir wissen, wie sehr durch Konvergenzen phänetische Ähnlichkeiten entstehen können, die ganz im Gegensatz zu den historischen, stammesgeschichtlichen Verhältnissen stehen. Leider beruht immer noch ein großer Teil der Systematik auf phänetischer Ähnlichkeit. Das ist überall dort der Fall, wo morphologische Merkmale verwendet werden, ohne dass man über deren Funktion und Evolution etwas weiß.

1.4 Stammbaumdarstellungen

Stammbäume können ganz verschieden aussehen. Durch geeignete graphische Gestaltung kann man darstellen, wie stark zwei rezente Taxa voneinander verschieden sind (phänetische Distanz, Maß für die allgemeine Ähnlichkeit, auf unterschiedliche Weise aus der Anzahl der übereinstimmenden und unterschiedlichen Merkmalen berechnet), wie stark sich ein Taxon von dem Taxon unterscheidet, aus dem es in der Phylogenie entstanden ist (patristische Distanz, gemessen als Anzahl verschiedener Merkmale) oder wie lange die Trennung von diesem Ausgangstaxon zurückliegt (chronistische Distanz, gemessen als absolute Zeit oder Anzahl von verstrichenen Generationen) oder man kann sich ganz auf das Verzweigungsmuster beschränken (kladistische Distanz, Anzahl der Verzweigungen bis zum anderen Taxon). Ein besonders baumförmiges Beispiel ist ein Stammbaum von Ernst Haeckel (Abb. 3). Diese Darstellung ist sicher nicht chronistisch (d.h. die zeitlichen Abläufe richtig wiedergebend), denn man kann keine Zeitachse in die Darstellung einfügen.

Ein Stammbaum liefert zwar eine anschauliche Genealogie, aber er liefert keine hierarchische Klassifikation. Man kann von einem einzigen Stammbaum zu verschiedenen Klassifikationen und von verschiedenen Stammbäumen zur selben Klassifikation kommen. Verschiedene Stammbäume repräsentieren nicht unbedingt verschiedene systematische Ansichten und übereinstimmende Anordnung von Taxa in Lehrbüchern ist nicht unbedingt ein Ausdruck übereinstimmender Lehrmeinung. Beim Vergleich unterschiedlicher Systeme sollte man daher immer versuchen, den Stammbaum zu verstehen, der einer Klassifikation zugrunde liegt. Wenn man von Stammbäumen oder Dendrogrammen spricht, meint man damit meist Aufrisse, also Seitenansichten des Stammbaumes, die alle Verzweigungen zeigen. Eine andere verbreitete Technik ist, quasi einen Querschnitt durch den Stammbaum im Bereich der Krone abzubilden. Die älteste Darstellung dieser Art geht auf Linné zurück (Abb. 1), das von Pule entworfene (Abb. 2) System entspricht diesem weitgehend. Eine moderne Version solcher "Bubble-Systeme" stellt das Dahlgrenogramm dar.

Eine der wichtigsten Stammbaumdarstellungen ist das Kladogramm. Das Kladogramm ist das Dendrogramm (die Stammbaumdarstellung) der Schule, die nur Verzweigungen anschaut und sich für den Rest nicht interessiert. Diese Methodik wird Kladistik genannt und geht auf den deutschen Zoologen Willi Hennig [4] zurück. Sein Lehrbuch "Phylogenetic Systematics" (1966) war vor allem in Amerika ein großer Erfolg, während die deutsche Ausgabe (Phylogenetische Systematik) erst 1982 posthum veröffentlicht wurde. Die Teile seines Konzeptes, die sich für eine automatisierte Auswertung von Verwandtschaftsbeziehungen besonders eigneten, wurden unter der (von Gegnern als Schimpfwort eingeführten) Bezeichnung "Kladistik" formalisiert und in Computerprogramme umgesetzt. Das Konzept und die spezielle Terminologie lässt sich am einfachsten an der typischen Stammbaumdarstellung (Dendrogramm) der Kladistik, dem Kladogramm erläutern (Abb. 5, 6).

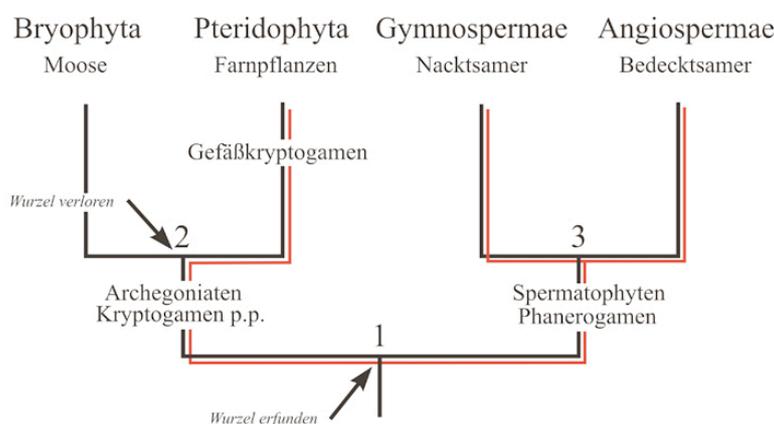


Abb. 5: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, erster Versuch.

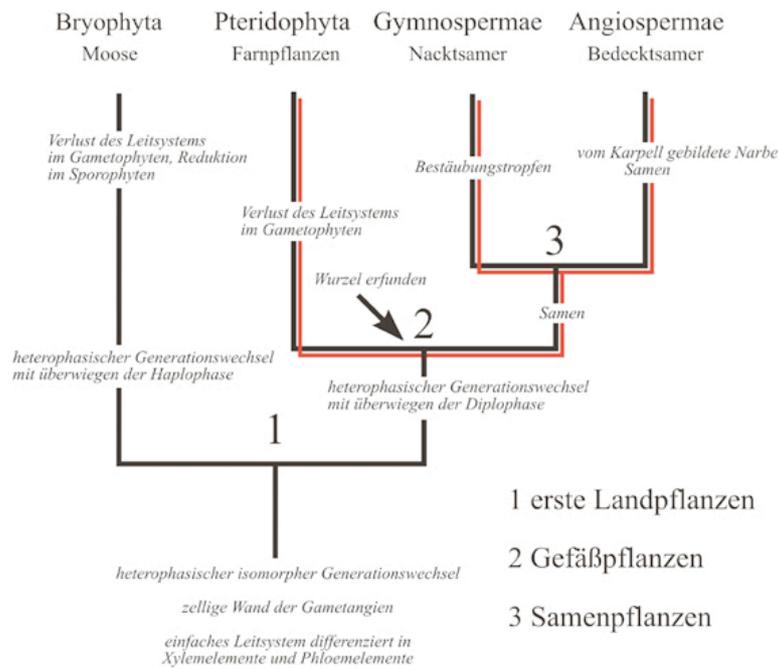


Abb. 6: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, zweiter Versuch.

Die Taxa, deren Verwandtschaftsbeziehungen untersucht werden sollen, stehen alle an Zweigenden des Kladogramms. Diese terminalen Taxa werden als OTU's (operational taxonomic units) bezeichnet. Die Knoten (in den Kladogrammen von 1 bis 3 durchnummeriert) stellen ausgestorbene Vorfahren der OTU's dar und werden als HTU's (hypothetical taxonomic units) bezeichnet. Dem kladistischen Konzept liegt der so genannte "evolutionäre Artbegriff" zugrunde. Dabei wird definiert, dass eine evolutionäre Art genau von ihrer Entstehung bis zu ihrer Aufspaltung in zwei (oder mehr) Tochterarten existiert. Mit der Aufspaltung in Tochterarten gilt die evolutionäre Art als erloschen, selbst wenn eine der Tochterarten mit der Ausgangsart vollkommen übereinstimmt.

Der zweite wichtige Ansatz der Kladistik ist eine weitere Differenzierung der Homologie. Die wesentliche Feststellung ist dabei, dass bei Homologien sorgfältig zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen (Merkmalszuständen) unterschieden werden muss, da die einen für die Frage einer bestimmten Verwandtschaftsbeziehung eine Rolle spielen können, die anderen hingegen nicht. Für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse sind nur homologe Merkmale brauchbar, und aus diesen nur solche, die zwei oder mehrere Taxa verbinden und zugleich von allen anderen Taxa trennen. Ein solches homologes Merkmal nennt man eine Synapomorphie. An der Stelle im Stammbaum, an der dieses Merkmal das erste Mal auftritt und somit eine Neuerwerbung darstellt, wird es als Autapomorphie bezeichnet. Homologe Merkmale, die sich nicht zur Trennung und Abgrenzung eignen, sind gemeinsame ursprüngliche Merkmale. Sie werden als Sympleiomorphien bezeichnet. Ursprüngliche Merkmale eignen sich nicht zur Begründung von (kladistischer) Verwandtschaft [5].

Weitere wichtige Begriffe sind "Homoplasie", "Parallelismus" und "Konvergenz". Als "Homoplasie" wird eine Ähnlichkeit bezeichnet, die ihre Ursache nicht in gemeinsamer Abstammung hat (in älteren Werken vielfach als "Analogie" bezeichnet). "Homoplasie" ist der Sammelbegriff für "Parallelismen" und "Konvergenzen".

Als "Parallelismus" definiert man eine unabhängige Ausbildung übereinstimmender Strukturen auf der Basis von homologen (aus gemeinsamer Abstammung) hervorgegangen Strukturen. In dieser Weise hat sich z.B. die Stammsukkulenz mehrfach parallel aus der für die Kormophyten homologen und damit für alle Sukkulenten plesiomorphen normalen, nicht sukkulenten Sprossachse entwickelt. Auch die Umbildung der Vorderextremitäten zu Flossen bei Pinguinen, Seekühen, Walen und Robben ist ein bekanntes Beispiel für Parallelismus. Diese Art der Homoplasie wurde früher in Anlehnung an PLATE (1914) als "Homoilogie" bezeichnet.

"Konvergenz" bezeichnet dagegen die Ausbildung ähnlicher Strukturen aus ganz verschiedenen Bauelementen. Klassische Beispiele hierfür sind die Grabhand von Maulwurf und Maulwurfsgrille oder bei Pflanzen die aus Blättern oder Sprossen gebildeten Ranken.

Die Schwestergruppen (Adelphotaxa) eines Kladogramms entsprechen nicht immer den Stufen unseres Klassifikationssystems (Art, Gattung, Familie, Ordnung, u.s.w. mit ihren Untereinheiten). Die Vögel sind z.B. nicht eine Schwestergruppe der Reptilien insgesamt, sondern eine Schwestergruppe der Krokodile. Eine Gruppe, die wie die Reptilien zwar nach allgemeiner Auffassung von einer Stammart abstammt, aber nicht alle Abkömmlinge dieser Stammart umfasst (die Vögel sind davon ausgeschlossen) bezeichnet man als paraphyletisch. Die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb einer Gruppe werden durch die Begriffe "holophyletisch", "monophyletisch", "paraphyletisch" und "polyphyletisch" beschrieben.

Als "monophyletisch" wird in der Regel eine Gruppe von Taxa bezeichnet, die alle von einer gemeinsamen Ausgangsform abstammen. Kladisten haben diese verbreitete und übliche Definition abgewandelt und bezeichnen als monophyletisch nur noch solche Gruppen, die alle von einer Ausgangsform abstammenden Taxa umfassen. Nach dieser (wesentlich engeren) Definition sind paraphyletische Gruppen nicht mehr als monophyletisch zu bezeichnen, da sie nicht alle von der Stammform abgeleiteten Taxa umfassen. In neuerer Zeit bürgert sich ein, für diese engere Fassung den Terminus "holophyletisch" zu benutzen. "Monophyletisch" ist dann als Überbegriff für "holophyletisch" und "paraphyletisch" anzusehen. Der Einführung in die wichtigsten Gruppen der Landpflanzen soll das kladistische Prinzip der Analyse, nicht aber unbedingt eine kladistische Klassifikation zugrunde gelegt werden. Ein einfacher Stammbaum als Ausgangspunkt wird mit zunehmendem Überblick über Gruppen und Fakten immer komplizierter werden und sich dabei (hoffentlich) den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen immer mehr annähern, ohne sie jedoch zu erreichen. Bevor jedoch die Verwandtschaft analysiert werden kann, müssen erst Formen vorgestellt und in vergleichbarer Weise beschrieben werden. Es ist daher notwendig, parallel zur Systematik auch in die Morphologie der Pflanzen einzuführen.

[1] Ein System, das ausschließlich auf der Zahl der Staub- und Fruchtblätter beruht und diese Zahlen auch als Bezeichnung für die danach gebildeten Gruppen verwendet, z.B. Triandria-Trigyna für alle Arten mit drei Staubgefäßen und drei Fruchtblättern.

[2] "in ausgewogener Sexualnot" nennen das die Verhaltensforscher.

[3] Zu jeder möglichen Art-Definition gibt es Beispiele, mit denen man sie ohne Schwierigkeit ad absurdum führen kann. Soviel nur zu den Arten als dem Fundament auf dem die Systematik aufbaut. Ich will damit übrigens nicht die Systematik verunglimpfen, es sind meist Nichtsystematiker, die sich mit einer durch keinen Zweifel getrübbten Selbstverständlichkeit auch auf systematische Lehrbücher älteren Datums berufen.

[4] W. Hennig (1913-1976), Promotion 1936 (mit 23 Jahren!), 1945-50 Professor für Zoologie in Leipzig, dann bis 1963 in Berlin und zuletzt am staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart tätig.

[5] Auch so einfache Begriffe wie "Merkmal" werden in unterschiedlichem Sinn verwendet, manchmal sogar innerhalb eines einzigen Textes. Meist verstehen wir unter "Merkmal" etwas, was in verschiedenen "Merkmalszuständen" vorkommen kann. So ist z.B. die Blütenfarbe ein Merkmal, das in den verschiedenen Zuständen "rot", "blau", etc. vorkommen kann. Die Kombination aus Merkmal und Merkmalszustand wird dann als "Attribut" bezeichnet. Die Kladisten bezeichnen jedoch einen neu auftretenden Merkmalszustand (eine Autapomorphie) als Merkmal, und wenn wir "gelbe Blüten" als Merkmal für Osterglocken angeben, bezeichnen wir ebenfalls ein Attribut als Merkmal. Man kann nicht sagen, dass die eine Verwendung des Begriffes Merkmal falsch und die andere richtig wäre, es ist nur bedenklich, wenn beide Möglichkeiten nebeneinander her verwendet werden.

2 Die Morphologie der Pflanzen

2.1 Was ist ein Kormus und wo kommt er vor?

Als Kormus bezeichnet man den Vegetationskörper einer Pflanze, die in Sprossachse, Blatt und Wurzel gegliedert ist. Kormophyten sind alle Pflanzen, die diese Gliederung aufweisen, oder nachweislich von Vorfahren mit dieser Gliederung abstammen. So gehören z.B. manche wurzellose Parasiten wie z.B. die Mistel ebenso zu den Kormophyten wie die Podostemonaceae, die in den meisten Entwicklungsstadien einen bandartig thallosen Habitus haben. Neben der Dreigliederung in Sprossachse, Blatt und Wurzel ist auch noch eine Zweigliederung in Spross und Wurzel üblich und wird meist gleichzeitig verwendet. Der Begriff "Spross" umfasst dabei die Sprossachse und die daran inserierenden Blätter. Die kormophytische Organisation ist auf Farne und Samenpflanzen beschränkt. Den Moosen fehlt generell eine Wurzel, und sie werden im Allgemeinen trotz übereinstimmendem Bau des Sprosses nicht zu den Kormophyten gerechnet.

2.2 Das Blatt

2.2.1 Was ist ein Blatt? Versuch einer Definition

Blätter sind Strukturen begrenzten Wachstums, die in fortschreitender spiraliger Folge oder in der Alternanz und Äquidistanzregel folgenden Wirteln unmittelbar an einem Scheitelmeristem entstehen. Eine Struktur kann auch dann als Blatt bezeichnet werden, wenn sie das letzte Glied einer solchen fortschreitenden Folge ist und mit den vorausgehenden in Morphologie und Morphogenie übereinstimmt (Qualitätskriterium) oder mit diesen eine morphologische Reihe bildet (Stetigkeitskriterium). Notfalls kann eine Struktur auch dann als Blatt betrachtet werden, wenn sie zwar keinem dieser drei Kriterien genügt (Hauptkriterien nach Remane) aber in gleicher Weise bei sicher verwandten Taxa vorkommt und dort mindestens einem der Hauptkriterien genügt (1. Hilfskriterium nach Remane). Nach dieser Definition können Blätter nicht nachträglich zwischen bereits vorhandene Blätter eingeschoben werden, da sie dann nicht mehr unmittelbar am Scheitelmeristem entstehen würden. Das Scheitelmeristem kann sich auch nicht in eine Blattanlage umwandeln, d.h. ein Blatt kann niemals im strengen Sinn terminal stehen. Die Anatomie des Blattes spielt für seine Definition überhaupt keine Rolle, nur der Ort der Entstehung und die streng spitzwärts fortschreitende Ausgliederungsfolge sind wesentlich. Zum 1. Teil der Definition gehört auch, dass nach einem Blatt mindestens ein weiteres Blatt gebildet wird, dass also das Scheitelmeristem nach der Bildung des Blattes seine Tätigkeit nicht einstellt. Nur in diesem Fall liegt eine fortschreitende Folge vor.

Nach der hier gegebenen Definition kann ein Blatt niemals terminal an einer Achse stehen. Das letzte Blatt an einer Achse wird durch den 2. Teil der Definition erfasst. Ein Blatt kann nach dieser Vorstellung nur sekundär in eine terminale Position geraten, indem der Scheitel bei seiner Bildung völlig aufgebraucht wird und später nicht mehr nachweisbar ist. Als Beispiel für bis zur Unkenntlichkeit reduzierte Scheitel können die Vegetationsscheitel mancher Monokotyledonen-Embryonen gelten.

Die Tatsache, dass sich bei der Keimung ein normaler Vegetationsscheitel reorganisiert, kann als Beweis dafür gewertet werden, dass ein Scheitel vorhanden sein kann, auch ohne dass man ihn morphologisch oder anatomisch nachweisen kann. In Ausnahmefällen und nur, wenn der Vegetationsscheitel sein weiteres Wachstum endgültig einstellt, kann ein Achselspross in der Achsel des obersten Blattes direkt am Vegetationsscheitel gebildet werden. Obwohl ein solcher Spross direkt am Vegetationsscheitel gebildet wird, ist er auch nach der oben genannten Definition kein Blatt, da er nicht Teil eines ununterbrochenen, akropetal fortschreitenden und direkt am Scheitel entstehenden Musters ist. Entweder tragen die vorausgehenden Blätter keine Achselsprosse, oder ihre Achselsprosse wurden erst nach dem folgenden Blatt gebildet.

2.2.2 Verschiedene Blätter

- *Folgeblätter* sind Blätter, die in der Blattfolge auf reduzierte Primär- oder Niederblätter folgen.

- *Fruchtblätter* (Karpelle, Makrosporophylle) sind die Blätter von Angiospermen, an denen Samenanlagen gebildet werden, die mit Blättern, an denen Samenanlagen stehen in einem Wirtel stehen oder die am Spross auf Blätter mit Samenanlagen folgen.

- *Hochblätter* (=Brakteen, Hypsophylle) sind auf normale Laubblätter folgende und von den normalen Laubblättern abweichend gestaltete Blätter, die der blütentragenden Region angehören. Sie können stark reduziert sein, damit sie die Schauwirkung der Blüten nicht beeinträchtigen, oder selbst Schaufunktion haben und dann groß und auffällig sein. Hochblattartige (brakteose) Vorblätter werden auch als Brakteolen bezeichnet.

- *Hüllblätter* sind Hochblätter die alleine (Spatha z.B. bei Aronstabgewächsen oder Palmen) oder zu mehreren (z.B. Alliaceae, Amaryllidaceae, Asteraceae) einen Blütenstand oder (seltener) eine Einzelblüte umgeben. Die Hüllblätter eines Blütenstandes zusammen bilden das Involucrum die Hüllblätter einer Einzelblüte mit gegliederter Blütenhülle nennt man Aussenkelch.

- *Keimblätter* (Kotyledonen) sind die Blätter des ersten Blattwirtels, die bereits innerhalb der Samenschale ausgebildet werden. Der Begriff wurde ursprünglich für die Dikotyledonen geprägt, wo die beiden Keimblätter einen deutlichen Gestaltunterschied zu den darauf folgenden Blättern aufweisen.

- *Kelchblätter* (Sepalen, sing. Sepalum) sind die äußeren Blätter einer gegliederten Blütenhülle.

- *Kronblätter* (Blütenblätter) sind die inneren Blätter einer gegliederten Blütenhülle (Petalen, sing. Petalum) oder alle Blätter einer ungegliederten Blütenhülle (Tepalen, sing. Tepalum).

- *Laubblätter* sind grüne, meist flächig ausgebildete Blätter, die nicht Teil der Blütenhülle sind, i.A. einfach "Blatt" genannt.

- *Mikrophylle* und *Makrophylle* (=Megaphylle) sind kleine und große Blätter. Die beiden Begriffe werden in der Regel nur im Zusammenhang mit bestimmten Überlegungen für die Evolution des Blattes verwendet. Dabei wird angenommen, dass das Mikrophyll (z.B. das Blatt der Bärlappe) einer Emergenz entspricht (Enations-Theorie). Das Makrophyll ist nach dieser Vorstellung dagegen durch eine gabelige Verzweigung der Achse entstanden, wobei viele Gabeläste in eine Ebene zusammenrücken (Telomtheorie). Wer von Mikro- und Makrophyllen redet, unterstellt in der Regel eine polyphyletische Entstehung dieser beiden Typen von Blättern.

- *Schildblätter* (peltate Blätter) sind Blätter bei denen der Blattstiel des fertigen Blattes mitten auf der Blattfläche ansetzt. In der Regel setzt er dabei auf der Dorsalseite an, ein solches Schildblatt wird epipeltat genannt. Setzt der Blattstiel dagegen auf der Ventralseite an, so wird das Blatt als hypopeltat bezeichnet. Ontogenetisch entstehen Schildblätter aus normalen Blattanlagen. Die meristematischen Ränder greifen im Verlauf der Morphogenese auf der Ventralseite (epipeltates Blatt) oder der Dorsalseite (hypopeltates Blatt) über den Blattstiel hinweg und vereinigen sich zu einem ringförmig geschlossenen Meristem. Bei diesem Vorgang werden Zellen in der Nachbarschaft des Randmeristems zu meristematischer Aktivität angeregt, die zunächst nicht selbst meristematisch waren. Dieser Prozess wird Meristem-Inkorporation genannt. Die Verbindung der beiden Meristeme über dem Blattstiel wird als Meristemfusion bezeichnet. Die danach quer über den Blattstiel verlaufende meristematische Zone heißt Querzone.

- *Niederblätter* (= Cataphylle) sind Blätter an der Basis einer Pflanze oder an der Basis einer Sprossgeneration oder eines Jahrestriebes, z.B. Knospenschuppen. Zum Zeitpunkt ihrer Bildung stehen sie zwar wie alle Blätter direkt an der Sprossspitze, es folgen ihnen im Lauf der Vegetationsperiode jedoch normale Laubblätter nach.

- *Primärblätter* sind die ersten von einer Keimpflanze gebildeten Blätter nach den Keimblättern. Der Begriff wird meist nur verwendet, wenn sich diese Blätter von den folgenden Blättern in irgendeiner Weise unterscheiden. In diesem Fall sind die Primärblätter meist kleiner oder weisen einen geringeren Differenzierungsgrad als die folgenden Blätter auf.

- *Schlauchblätter* und *Kannenblätter* entstehen wie Schildblätter, die Schlauchform ergibt sich durch eine Vorstülpung des Randes. Die Innenseite der Kanne entspricht dabei im Regelfall (epipeltates Schlauchblatt) der Blattoberseite (Ausnahme *Cephalotus* mit hypopeltaten Kannen bei denen die Innenseite der Blattunterseite entspricht). Schlauchblätter sind meist spezialisierte Fangorgane von insektivoren Pflanzen, seltener Nektarien (*Markgravia*).

- *Spelzen* sind stark reduzierte trockenhäutige Hochblätter im Bereich der Infloreszenz, z.B. bei Gräsern. Gelegentlich werden auch ähnlich gestaltete, sehr kleine Kronblätter als Spelzen bezeichnet (z.B. bei Juncaceen). Monokotyledonen mit solchen Merkmalen wurden in der Vergangenheit manchmal als Glumiflorae (=Spelzenblütige) zusammengefasst.

- *Staminodien* (sing. Staminodium) sind sterile Staubgefäße, die den mit Sporangien versehenen und Pollen bildenden Stamina an der Blütenachse unmittelbar vorausgehen, nachfolgen oder untermischt mit ihnen stehen.

- *Staubblätter*, (Stamina, sing. Stamen, Mikrosporophylle) sind vielleicht nicht oder nicht immer wirklich Blättern homolog. Manchmal wird deshalb der morphologisch nichts sagende Begriff Staubgefäße vorgezogen.

- *Tragblätter* (Pherophylle) sind Blätter, die in ihrer Achsel einen Seitenspross tragen.

- *Übergangsblätter* sind Blätter die in ihrer Gestalt zwischen Niederblättern und Folgeblättern (= normalen Laubblättern) vermitteln.

- *Vorblätter* (Prophyll) sind die ersten beiden Blätter eines Seitensprosses bei Dikotyledonen oder das erste Blatt eines Seitensprosses bei Monokotyledonen. Dies gilt nur dann, wenn diese Blätter nicht bereits Teil der Blütenhülle sind. Bei zwei Vorblättern die nicht am selben Knoten stehen, wird das ältere als α -Vorblatt, das jüngere als β -Vorblatt bezeichnet. Sind die Vorblätter unterschiedlich groß, wird das größere als „Plus“-Vorblatt, das kleinere als „Minus“-Vorblatt bezeichnet.

2.2.3 Blattfolge

Einige der im vorausgehenden Abschnitt definierten Begriffe beziehen sich nicht in erster Linie auf bestimmte Eigenschaften des einzelnen Blattes, sondern auf seine Position am Spross und relative Unterschiede zu vorausgehenden oder nachfolgenden Blättern, also auf die Position in einer Folge unterschiedlich gestalteter Blätter. Diese Begriffe gehören damit zum zweigliedrigen Bezugssystem aus Spross und Wurzel und nicht zum dreigliedrigen Bezugssystem aus Sprossachse, Blatt und Wurzel und charakterisieren Glieder einer regelhaften Abfolge unterschiedlich gestalteter Blätter, die Blattfolge genannt wird.

Beispiele für Blattfolgen sind:

- Keimblätter, Niederblätter (Primärblätter), Übergangsblätter, Laubblätter (= Folgeblätter), Hochblätter.
- Vorblätter, Niederblätter, Übergangsblätter, Laubblätter (= Folgeblätter), Hochblätter.
- Hochblätter, Kelchblätter, Kronblätter, (Staubblätter), Fruchtblätter.

Diese drei Blattfolgen können durch Weglassen einzelner Glieder beliebig modifiziert werden, eine Umkehr der Reihenfolge oder Vertauschung der Glieder ist dagegen nicht möglich. Die Glieder dieser drei Blattfolgen folgen an einer Sprossgeneration oder einem Jahrestrieb räumlich (von proximal nach distal) aufeinander. Jugendblätter und Altersblätter folgen dagegen im Lauf der Entwicklung zeitlich nacheinander. So bildet z.B. der Efeu die bekannten mehrspitzigen fingerlappigen Blätter an der Jugendform aus.

Blühfähige Sprosse bilden dagegen eilanzettliche Altersblätter und können (auch bei Stecklingsvermehrung) nicht mehr zur Jugendform zurückkehren. Jugend- oder Altersblätter können im Gegensatz zu den Gliedern der räumlichen Blattfolge über mehrere Vegetationsperioden die einzigen Blattpyten einer Pflanze sein.

2.2.4 Verschiedene Blattformen

- *Ungeteilt* (ganz) ist ein Blatt, dessen assimilatorische Fläche nirgends durch stielartige Abschnitte unterbrochen ist. Schließt auch fingerförmige und fiederförmige Blätter ein. Gegensatz: zusammengesetzt.

- *Gefiedert* (pinnat) ist ein Blatt, bei dem die assimilatorische Fläche aus einzelnen, federartig angeordneten, gestielten Teilblättchen aufgebaut ist. Die Fortsetzung des Blattstiels wird Rachis genannt. Endet die Rachis in einem Teilblättchen, ist das Blatt unpaarig gefiedert, endet die Rachis nicht in einem Teilblättchen, sondern als kurze Spitze, so ist das Blatt paarig gefiedert. Mitunter kann es schwierig sein, zu entscheiden ob ein gefiedertes Blatt oder ein Seitenspross mit zwei Zeilen ungeteilter Blätter vorliegt. Zwei Kriterien können hier helfen. Erstens gibt es keine terminalen Blätter, ein unpaarig gefiedertes Blatt kann daher nie mit einem Seitenspross verwechselt werden. Zweitens erfolgt die Verzweigung bei Samenpflanzen immer aus einer Blattachsel, was in der Achsel eines Blattes steht, muss daher ein Spross sein und was einen Spross trägt ist immer ein Blatt. Fiedern tragen nie Verzweigungen!

- *Fiederförmig* sind alle Blätter, bei denen die einzelnen Abschnitte zwar wie beim gefiederten Blatt angeordnet sind, aber an ihrer Basis nicht vollständig getrennt sind. In der Reihe fiederlappig, -spaltig, -teilig, -schnittig nimmt die Unterteilung des Blattes stetig zu.

- *Doppelt gefiedert* (bipinnat) ist ein Blatt, wenn die Teilblätter eines Fiederblattes selbst wiederum in einzelne gestielte Fiedern (Fiedern 2. Ordnung) aufgeteilt sind. Sind die Fiedern 2.Ordnung selbst wieder in gestielte Fiedern aufgeteilt, so ist das Blatt dreifach gefiedert usw. Ein dreiteilig gefiedertes Blatt ist dagegen ein (einfach) gefiedertes Blatt, das nur aus drei Teilblättchen besteht.

- *Gefingert* (digitat) ist ein Blatt, bei dem die Stiele der Teilblättchen nicht an einer gestreckten Rachis, sondern alle an einem Punkt ansetzen. Dreiteilig gefingerte Blätter dürfen nicht mit dreiteilig gefiederten Blättern verwechselt werden.

- *Fingerförmig* sind alle Blätter, bei denen die einzelnen Abschnitte zwar wie beim gefingerten Blatt angeordnet sind, aber an ihrer Basis nicht vollständig getrennt sind. In der Reihe fingerlappig, -spaltig, -teilig, -schnittig nimmt die Unterteilung des Blattes stetig zu.

- *Fußförmig* (pedat manchmal irreführenderweise auch als "fußförmig gefiedert" oder "fußförmig gefingert" bezeichnet) ist ein Blatt, bei dem gestielte oder mit breiterem Grund ansitzende Teilblättchen den beiden einzigen Seitennerven 1.Ordnung aufgereiht

sind. Für die Anwendung des Begriffes "fußförmig" ist es unwesentlich, ob die Teilblättchen gestielt sind oder mit breiter Basis angeheftet.

- *Zusammengesetzt* sind Blätter, die aus mehreren, völlig getrennten Abschnitten bestehen, die entweder einen Stiel aufweisen oder sich wenigstens in eine stielartige Basis verjüngen. Sammelbegriff für gefiederte, gefingerte und (manche) fußförmige Blätter. Gegensatz: ungeteilt.

2.2.5 Formen des Blattrandes und des Randes von Teilblättern

Für die Gestaltung des Blattrandes gibt es eine Fülle von kaum gegeneinander abgrenzbaren Spezialbegriffen von denen in der Praxis nur ein Teil in Gebrauch ist. Bei stark strukturierten Blatträndern lässt sich auch schlecht eine Grenze zwischen der Blattform und der Form des Blattrandes ziehen. Bestimmungsbücher und Florenwerke sind deswegen meist mit eigenen Glossarien ausgestattet, die zweckmässiger Weise zu Rate gezogen werden sollten. Eine Übersicht über alle für Pflanzenbeschreibungen verwendeten Begriffe geben Lawrence (19xx) und Stearn (1983).

2.2.6 Morphologie und Morphogenie des Blattes

Durch seine Entstehung seitlich am Sprossscheitel ist das Blatt von seiner Anlegung her immer bifacial. Es hat eine dem Scheitel zugewandte (adaxiale, ventrale) Seite und eine vom Scheitel abgewandte (abaxiale, dorsale) Seite, die meist aber durchaus nicht immer morphologisch und anatomisch gut unterscheidbar sind. Die Blattanlage ist aber bei ihrer Entstehung zunächst fast kegelförmig und wird erst im Verlauf der Morphogenese mehr oder weniger abgeflacht. Die Entwicklung des Blattes kann in verschiedene, mehr oder weniger gut getrennte Wachstumsphasen untergliedert werden. Die in den einzelnen Differenzierungsphasen gebildeten Teile sind in der Regel am fertigen Blatt als deutliche Abschnitte erkennbar, die mit eigenen Begriffen belegt werden. Das Oberblatt besteht aus Blattstiel und Blattspreite. Das Unterblatt besteht aus dem Blattgrund und trägt häufig paarige seitliche Anhänge, die als Stipeln bezeichnet werden. Das Unterblatt mit den gegebenenfalls vorhandenen Stipeln entwickelt sich immer sehr frühzeitig und seine morphologische Differenzierung läuft der des Oberblattes deutlich voraus.

Der Blattstiel (Petiolus) ist Teil des Oberblattes und entwickelt sich als letzter Teil des Blattes. Infolge seines interkalaren Wachstums verlaufen die Leitbündel im Blattstiel immer parallel. Stipeln können in verschiedenen Ausprägungen vorkommen. Sie können reduziert und sklerifiziert sein und persistieren dann meist, nachdem das laubig ausgebildete Oberblatt mit dem Blattstiel bereits abgefallen ist. Man spricht dann von Stipulardornen. Das bekannteste Beispiel hierfür sind sukkulente Euphorbien. Die beiden seitlichen Stipeln eines Blattes können aber auch mit ihren Rändern über die Ventralseite des Blattstiels hinweg greifen und zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen, dass dann median vor dem Blattstiel steht. Man spricht in diesem Fall von einer Medianstipel (z.B. *Bergenia*).

Bei wirteliger Blattstellung können aber auch die Stipeln benachbarter Blätter zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen. Man spricht dann für den Fall, dass die zugehörigen Blätter einen deutlichen Blattstiel aufweisen, von Interpetiolarstipeln (z.B. Cunoniaceae), anderenfalls von Interfoliarstipeln (*Galium*, Aussenkelch von *Potentilla*).

Interpetiolar- oder Interfoliarstipeln sind morphologisch einheitliche Gebilde, die aber ontogenetisch durch Verschmelzung der Anlagen je einer Stipel von zwei benachbarten Blättern entstehen. Stipeln können per Definition nur an der Basis des Blattes, nicht aber an der Basis von Teilblättern (z.B. Fiedern) auftreten. Stipelähnliche Bildungen an der Basis von Teilblättern werden deswegen Stipellen genannt (z.B. *Thalictrum*).

Üblicherweise sind Oberseite und Unterseite des Blattes verschieden gestaltet. Sie sehen bereits oberflächlich betrachtet unterschiedlich aus und zeigen diesen Unterschied auch im anatomischen Bau, das Blatt wird deswegen als bifacial bezeichnet. Das typische Blatt muss als Assimilationsorgan einerseits möglichst viel Chloroplasten dem Licht exponieren, andererseits auch Transportaufgaben bewältigen. Vernünftigerweise wird die Exposition von Chloroplasten konzentriert nahe der Blattoberfläche vorgenommen, während Gewebe für Transportaufgaben unter dieser Schicht angeordnet sind. Das Abschlussgewebe selbst, die Epidermis, ist meist chlorophyllfrei. Nur die Schliesszellen der Spaltöffnungen enthalten grundsätzlich Chloroplasten. Unter der oberen Epidermis liegen palisadenförmige Zellen mit vielen Chloroplasten dicht beieinander. In diesem Palisadengewebe sind die meisten Chloroplasten lokalisiert. Blätter, die hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, können mehrere Lagen von Palisadenparenchym aufweisen. Dabei kann mehrschichtiges Palisadenparenchym arttypisch sein (d.h. bei allen Blättern einer Art auftreten), oder es kann auf die stark lichtexponierten Blätter (Sonnenblätter) beschränkt sein und die weniger exponierten Blätter (Schattenblätter) weisen dann nur eine Lage Palisadenparenchym auf.

Für den Gasaustausch steht unter dem Palisadenparenchym ein interzellularenreiches, sog. Schwammparenchym zur Verfügung, das über Spaltöffnungen in der unteren Epidermis mit der Aussenluft kommuniziert. Wegen dieser Anordnung und Ausgestaltung von Palisaden- und Schwammparenchym kommen Spaltöffnungen normalerweise nur auf der Blattunterseite vor. Solche Blätter nennt man hypostomatisch. Vor allem bei Arten schattiger und feuchter Standorte kommt es vor, dass die Blätter im Bereich des Blattstiels oder in der Spreitenbasis gedreht sind und die Unterseite nach oben weisen, solche Blätter sind resupinat. Manche Blätter exponieren allerdings nicht bevorzugt die Oberseite dem Licht, sondern beide Seiten werden mehr oder weniger gleichmässig belichtet. Beispiele hierfür sind viele senkrecht stehende Blätter z.B. bei Gräsern, Lauch oder Tulpen. Bei solchen Blättern wird die Zonierung des normalen Blattes unzweckmässig, und tatsächlich weichen viele dieser Arten vom normalen Blattbau ab. Palisadenparenchym und Schwammparenchym sind nicht mehr deutlich differenziert und es treten auch auf der Oberseite des Blattes Spaltöffnungen auf, die Blätter werden amphistomatisch. Oberseite und Unterseite werden einander immer ähnlicher, das Blatt wird aequifacial.

Auch wenn Oberseite und Unterseite beim aequifacialen Blatt gleich aussehen, können sie meist anhand anatomischer Merkmale eindeutig identifiziert werden. So ist bei kollateralen Leitbündeln das Xylem immer zur Oberseite und das Phloem zur Unterseite hin orientiert. Der Aufbau des Blattes kann auch in entscheidenden Merkmalen umgekehrt wie beim normalen Blatt sein. So sind z.B. Spaltöffnungen auf der Unterseite von Schwimmblättern nutzlos. Solche Blätter sind bifacial und tragen die Spaltöffnungen meist auf der Oberseite, sie werden als epistomatisch und invers bezeichnet. Es kann jedoch vorkommen, dass Blätter keinen zweiseitigen Aufbau mehr erkennen lassen. Im Querschnitt kann man sie von einer Sprossachse nicht unterscheiden, nur durch die Anlegungsweise und das begrenzte Wachstum erweisen sie sich als Blätter. Solche Blätter sind praktisch immer drehrund. Weil sie keinerlei Differenzierung in Oberseite und Unterseite zeigen, nennt man sie unifacial.

Da bei den Leitbündeln im Stamm das Xylem innen und das Phloem außen liegt, muss beim auszweigen in das Blatt zwangsläufig das Xylem zur Blattoberseite hin und das Phloem zur Blattunterseite hin orientiert sein. Die Nervatur ist ein guter Indikator für die Art und Weise des Blattwachstums. Bei reinem Randwachstum können keine geschlossenen Randnerven entstehen, die Nervatur bleibt völlig offen (z.B. *Ginkgo*). Bei Flächenwachstum entsteht eine mehr oder weniger deutliche Netznervatur mit meist geschlossenen Randnerven. Bei einem reinen interkalaren Wachstum entstehen parallel- oder streifennervige Blätter (die meisten Monokotyledonen). Wo Hauptnerven und Seitennerven unterschiedliche Muster bilden, deutet dies darauf hin, dass sie in unterschiedlichen Wachstumsphasen gebildet wurden.

Studien über die frühen Wachstumsabläufe zeigen, dass es für typische Dikotyledonen und typische Monokotyledonen eine jeweils charakteristische Abfolge von Wachstumsprozessen gibt, die zu den bekannten Unterschieden der Blattgestalt dieser beiden Gruppen führt. Bei den Dikotyledonen beginnt die Blattdifferenzierung mit Spitzenwachstum. Daran schließt sich früh eine Differenzierung des Blattprimordiums, in einen distalen und einen proximalen Teil, an. Im distalen Bereich kann das Spitzenwachstum noch anhalten und eine sog. Vorläuferspitze gebildet werden. Beide Teile zeigen noch während des Spitzenwachstums oder darauf zunächst ein mehr oder weniger ausgeprägtes Wachstum der lateralen Bereiche, so dass ein Randmeristem entsteht, das zu flächiger Ausbildung der Blattanlage führt. Der proximale Bereich, der Blattgrund mit den Stipeln, eilt dabei dem distalen Bereich in seiner Entwicklung voraus, er hat seine endgültige Form vor dem distalen Bereich erreicht. In der Phase typischen Randwachstums werden die Hauptnerven gebildet. Danach schließt sich ein Flächenwachstum vor allem des distalen Teiles an. Die Gewebedifferenzierung der Lamina erfolgt gleichmäßig über die ganze Blattfläche. Die gebildeten Flächen werden durch netzartig verzweigte Leitbündel von den bereits bestehenden Leitbündeln aus versorgt.

Erst relativ spät in der Morphogenie setzt ein interkalares Längenwachstum an der Grenze zwischen den beiden Bereichen ein, durch das der Blattstiel entsteht. Bei den Monokotyledonen unterbleibt dagegen die frühe Unterteilung in einen distalen Bereich und einen proximalen Bereich. Das Blatt zeigt sehr früh an der Basis interkalares (basiplastes) Wachstum, die Differenzierung schreitet von der Spitze zur Basis fort. Durch Meristem-Inkorporation kann der Blattansatz über die gesamte Entwicklungsdauer nachträglich noch sehr stark verbreitert werden.

Durch ein nachgeschaltetes Flächenwachstum, bei dem nur die Blattbreite vergrößert wird, kann der Eindruck eines normalen gestielten Blattes entstehen. Ein durch nachträgliches interkalares Wachstum zwischen zwei flächige Bereiche eingeschobener Blattstiel wie er bei den Dikotyledonen vorkommt, fehlt den Monokotyledonen.

Die Abfolge der Wachstumsphasen legt nicht nur Blattform und Blattnervatur fest. Sie ist andererseits auch Ausdruck der räumlichen Verhältnisse am Vegetationsscheitel. So treten z.B. typische Vorläuferspitzen an gestreckten, nicht über den Scheitel vorgewölbten Blattanlagen auf. Da eine gerollte oder längs gefaltete Lage der Blätter in der Knospe immer eine aufrechte Stellung der Blattspitze bedingt, ist die Bildung von Vorläuferspitzen bei Blättern mit convoluter oder conduplicativer Knospelage besonders häufig. Einzelne Bereiche des Blattes können zu verschiedenen Zeitpunkten unterschiedliche Funktionen wahrnehmen. Beispiele hierfür sind der Knospenschutz durch Blattbasen älterer Blätter (Unterblatt und/oder Stipeln) und durch Vorläuferspitzen jüngerer Blätter an ein und der selben Sprossspitze. Wenn Blätter in der Phase, in der noch Leitbündel angelegt werden, ein reines Randwachstum aufweisen, dann haben sie eine gabelige, offene Nervatur ohne Anastomosen. Bereiche mit Flächenwachstum können eine geschlossene Nervatur und Anastomosen aufweisen, wenn in dieser Wachstumsphase noch Leitbündel neu gebildet werden. In Bereichen mit reinem interkalarem Wachstum verlaufen die Leitbündel dagegen zwangsläufig immer exakt parallel und anastomosieren niemals. Diese einfachen Sachverhalte erlauben in gewissen Grenzen, aus der Blattnervatur auf die Blattoptogenie zu schließen.

2.2.7 Was so aussieht wie ein Blatt und trotzdem sicher keines ist

Manche Arten haben ihre Blätter in Anpassung an besondere Umweltbedingungen im Verlauf ihrer Phylogenie stark reduziert. Als sie in der weiteren Evolution wieder andere Lebensräume besiedelten, entwickelten sie Strukturen, die zwar Blättern ähnlich, aber nicht homolog sind. Als Phyllokladien werden die blattartigen Flachsprosse von Spargel und Mäusedorn bezeichnet. Betrachtet man die auf den ersten Blick wie Blätter an einer Sprossachse inserierten Gebilde, so sieht man, dass sie in der Achsel eines kleinen schuppenförmigen Blattes stehen.

Da bei Samenpflanzen in der Achsel eines Blattes nur ein Spross, niemals aber ein Blatt stehen kann, muss es sich bei diesen Gebilden um blattartig umgewandelte Sprosse handeln. Phyllokladien haben aber im Gegensatz zu Platykladien ein begrenztes Wachstum und sind darin den Blättern ähnlicher als letztere. Bei *Ruscus* ist die Ähnlichkeit der Phyllokladien mit Blättern durch eine Differenzierung der Sprosse in blattartige und sprossartige Teile besonders täuschend. Bei bei Flachsprossen (Platykladien) ist dies weniger der Fall. Hier tritt nur eine Sorte von blattartigen Flachsprossen auf, die sich auch im Gegensatz zum *Ruscus*-Flachspross weiter verzweigt. Bekannteste Beispiele für diesen Typ sind Feigenkaktus, Osterkaktus oder die Polygonacee *Muehlenbeckia platyclada* (= *Homalocladium platycladum*). Obwohl diese Flachsprosse funktionell die Aufgabe von Blättern wahrnehmen, werden sie auch vom Anfänger kaum mit Blättern verwechselt. Phyllokladien und Platykladien können unter dem Oberbegriff Kladodien zusammengefasst werden.

2.2.8 Was aussieht wie mehrere Blätter und trotzdem nur eines ist

Fiederblätter oder andere zusammengesetzte Blätter (= geteilte Blätter) sehen auf den ersten Blick aus wie aus mehreren Blättern aufgebaute Gebilde. Entscheidend dafür, dass sie als ein einziges Blatt betrachtet werden müssen ist, dass sie aus einer einzigen Blattanlage entstehen. Diese Definition ist zwar theoretisch eindeutig, praktisch aber unbefriedigend, da man i.A. nicht die Möglichkeit hat, jedes Mal ontogenetische Studien zu betreiben, bevor man etwas als Blatt bezeichnet. Es gibt jedoch andere eindeutige Kennzeichen, um zu entscheiden, welche Einheit ein Blatt darstellt. So können sich Samenpflanzen ausschließlich aus der Achsel von Blättern verzweigen. Diejenige Einheit, an deren Basis ein Achselspross steht, ist daher immer ein einziges Blatt.

2.2.9 Was aussieht wie ein ganzes Blatt, aber nur ein Teil davon ist

Bei den Blättern von Eucalyptus- und *Acacia*-Arten fällt auf, dass die Blattform bei Jungpflanzen und bei älteren Pflanzen verschieden sein kann. Bei den älteren Pflanzen stehen die Blätter in Profilstellung, d.h. es ist nicht die Blattfläche zur Achse hin orientiert, sondern eine Seitenkante. Dies kommt nicht durch Drehung im Bereich des Blattstiels zustande, sondern dadurch, dass sich das Blatt im Bereich des Blattstiels und der Mittelrippe in der Medianebene (also senkrecht zur üblichen Richtung) flächig erweitert und die normalerweise in der Transversalebene ausgebreiteten Blattbereiche sind hier reduziert. Solche Blätter, die vorwiegend aus in der Medianebene verbreiterten Blattstielen bestehen, werden vielfach als Phyllodien bezeichnet.

2.2.10 Blatt oder nicht Blatt? Wo die Definition versagt

Wir sind gewohnt, Staubgefäße als Blättern homolog zu betrachten und bezeichnen sie deshalb in der Regel als Staub-"blätter". In manchen Fällen von sekundärer Polyandrie genügt jedoch das einzelne Staubgefäß der hier gegebenen Blattdefinition nicht. Das ist der Fall bei zentrifugalem Dédoublement, oder wenn aus einzelnen, nach den Blattstellungsregeln angelegten Primordien mehr als ein Staubgefäß gebildet wird. Auch Fälle, in denen die Staubgefäße später als die Karpelle erkennbar werden, lassen sich unter dieser Blattdefinition nicht fassen. Auf dieses Problem wird im Kapitel Mikrosporophyll und Androeceum näher eingegangen.

2.2.11 Metamorphosen des Blattes

Blätter können in verschiedener Weise umgewandelt sein. Sie dienen dann ausschließlich, zusätzlich oder vorwiegend anderen Aufgaben als der Photosynthese. Die bekanntesten Metamorphosen sind Blattdornen (z.B. *Berberis vulgaris*). Dabei können ganz bestimmte Teile des Blattes verdornen und so einen wirksamen Frassschutz bilden. Häufig sind dies die Stipeln (Stipulardornen bei sukkulenten Euphorbiaceen) oder die Rachis von Fiederblättern (Rachisdornen bei *Astragalus*).

Auch zu Speicherorganen können Blätter umgewandelt sein (z.B. in der Zwiebel). Blattranken dienen Kletterpflanzen dazu, an anderen Pflanzen oder Gerüsten hochzuklettern. Schließlich können Blätter sukkulent werden und in erheblichem Maß Wasser speichern.

Bei manchen insektenfangenden Pflanzen wird das Blatt zu einem kannenartigen Schlauchblatt umgewandelt, das mit einer Flüssigkeit gefüllt ist. Darin werden die ertränkten Insekten verdaut und die gelösten Nährstoffe resorbiert. In der Regel entspricht die Innenseite der Kanne der morphologischen Oberseite des Blattes (*Nepentes*, *Sarracennia*, *Darlingtonia* etc.), nur bei *Cephalotus* entspricht die Innenseite des Fangblattes der morphologischen Unterseite des Blattes. Der anatomische Aufbau wird bei Metamorphosen unter Umständen gegenüber dem bekannten Normalfall hochgradig abgewandelt (z.B. sukkulente Fensterblätter).

2.3 Die Sprossachse

2.3.1 Keine Definition?

Während es bei den Blättern noch einigermaßen gelang, eine Definition zuwege zu bringen, die diese Bezeichnung verdient, scheint dies bei der Sprossachse noch schwieriger zu sein. In Lehrbüchern fällt das meist nicht auf. Wenn Blätter und Wurzel definiert sind, dann ist einfach das, was noch übrig bleibt die Sprossachse. Tatsächlich gibt es Sprossmodelle, in denen eine Differenzierung in Blatt und Sprossachse nicht vorkommt. Die Phyton-Theorie betrachtet den Spross z.B. als aus einzelnen Elementen aus Blatt und darunter liegendem Internodium aufgebaut. Diese Einheit wird als "Phyton" bezeichnet und die Pflanze wird aus solchen Teilen quasi zusammengesteckt wie aus Teilen eines Baukastens. Baut man aus solchen Steinen Pflanzen ähnlich wie die Chemiker Kalottenmodelle von Molekülen bauen, so fällt auf, dass man einen Sprossbaustein nie ohne Blattbaustein verwenden darf, da es im Pflanzenreich keine blattlosen Sprosse gibt. Es ist also unter manchen Gesichtspunkten vernünftig, im Baukasten Blatt und Spross nur gekoppelt als Phyton zu haben. Hier soll der Tradition folgend der Teil der Pflanze als Sprossachse bezeichnet werden, an dem die Blätter inserieren.

2.3.2 Besondere Achsenabschnitte

- *Hypocotyl* wird das erste Achsenstück der Pflanze unterhalb der Keimblätter genannt. Es endet zur Wurzel hin an der Stelle, an der die Epidermis aufhört und die Rhizodermis der Wurzel unter der Epidermis des Sprosses verschwindet. Diese Stelle wird als Wurzelhals bezeichnet.

- *Epicotyl*, das Internodium zwischen Keimblättern und erstem Blatt (Wirtel), erstes Internodium nach den Keimblättern.

- *Mesocotyl*, Achsenabschnitt zwischen den beiden Keimblättern, wenn diese durch sekundäre Wachstumsprozesse auseinander geschoben sind (seltener Ausnahmefall).
- *Pedicellus* (Anthopodium), letztes Internodium vor der Blüte, Blütenstiel.
- *Pedunculus*, schaftartig verlängertes Internodium, das als Blütenstandsstiel fungiert.
- *Hypopodium*, erstes Internodium einer Seitenachse, zwischen Achsel und Vorblättern.
- *Epipodium*, erstes Internodium einer Seitenachse nach den Vorblättern. In einer Cyme ist das Epipodium zugleich der Pedicellus.
- *Mesopodium*, Achsenabschnitt zwischen den beiden Vorblättern, wenn diese nicht an einem Knoten inserieren (seltener Ausnahmefall).
- *Receptaculum*, Blütenstandsachse in dicht gedrängten (meist kopfigen) Blütenständen, seltener auch Blütenachse.

2.3.3 Metamorphosen der Sprossachse

Wie das Blatt zeigt auch die Sprossachse eine ganze Reihe von Umwandlungen als Folge von Anpassungen an bestimmte Aufgaben. In manchen Fällen handelt es sich dabei um eine spezifische Synorganisation von Sprossachse und ihrer Beblätterung, als um Metamorphosen des ganzen Sprosses und nicht nur der Sprossachse. Eine logisch einwandfreie Trennung erscheint hier nicht sinnvoll möglich und die entsprechenden Bildungen werden daher gemeinsam im Kapitel "Metamorphosen des Sprosses" erörtert.

2.4 Die Wurzel

2.4.1 Besondere Wurzeln und Wurzelabschnitte

- *Grenzwurzeln*, entspringen an der Grenze von Wurzel zu Hypocotyl am sog. Wurzelhals. Hauptwurzel, im morphologischen Sinn identisch mit Primärwurzel, deskriptiv die stärkste und auffälligste Wurzel des Wurzelsystems.
- *Keimwurzel*, erste bei der Samenkeimung austretende Wurzel. Meist mit der Primärwurzel identisch, in seltenen Fällen soll jedoch die erste bei der Keimung hervortretende Wurzel bereits eine sprossbürtige Wurzel sein, während die Primärwurzel nicht weiter entwickelt wird und degeneriert (nur bei manchen Monokotyledonen, z.B. Gräser).
- *Primärwurzel*, aus dem im Samen angelegten Wurzelpol entstehende erste Wurzel der Samenpflanzen. Farnpflanzen haben keine Samen und deswegen auch keine Primärwurzel.

- *Rübe*, keine Wurzel und kein Spross, sondern aus beidem zusammengesetzt. An der Bildung einer Rübe ist immer die Primärwurzel und das Hypocotyl beteiligt. Darüber hinaus können auch noch basale Teile des Sprosses in die Rübenbildung mit einbezogen werden.

- *Seitenwurzeln* sind durch seitliche Verzweigung aus einer Wurzel hervorgegangene Wurzeln.

- *Speicherwurzel*, der Nährstoffspeicherung dienende, primär oder sekundär verdickte Wurzel. Bei sekundär verdickten Speicherwurzeln kann die Speicherung vorwiegend im Bast (Phloemparenchym, z.B. Mohrrübe), vorwiegend im Holz (Xylemparenchym, z.B. Rettich) oder gleichermaßen in beiden Geweben erfolgen. (Achtung: Rettich und Mohrrübe sind Rüben und damit nur zum Teil Wurzeln, siehe oben!).

- *Sprossbürtige Wurzeln* entstehen endogen an Sprossen und durchbrechen das Rindengewebe. Sie können überall am Spross entstehen und entwickeln sich vielfach bevorzugt direkt über oder unter den Knoten. Sie können noch sehr spät in der Ontogenie gebildet werden und so können z.B. viele Jahre alte Weiden (ungeschälte Zaunpfosten) sprossbürtig bewurzelt werden.

- *Wurzeldornen* sind eine seltene Metamorphose, die ausschließlich bei sprossbürtigen Wurzeln vorkommt und die Stämme einiger Palmen schützt.

- *Wurzelknollen* sind von unverzweigten Wurzeln gebildete Speicherorgane. Dabei kann die Wurzel insgesamt oder mit ihrem distalen Teil der Speicherung dienen und verliert dann ihren Vegetationspunkt und endet in einer terminalen Knolle. Dient der proximale Teil der Speicherung, so wächst die Wurzel distal weiter und dient im distalen Teil wie normale Wurzeln der Resorption (z.B. Manjok). Solche Wurzelknollen enthalten einen zentralen Leitgewebestrang, während Wurzeln mit terminalen Knollen meist kein Leitgewebe aufweisen und ihre Resorptionsfunktion weitgehend verlieren.

- *Zugwurzeln* sind kontraktionsfähig und können Speicherorgane (Zwiebeln, Knollen, Rhizome) in die Tiefe ziehen. Nach der Verkürzung erscheint die Rinde quergewellt (wie heruntergerutschte Socken). Der Kontraktionsmechanismus beruht nicht auf kontraktile Elementen des Cytoskelettes, sondern vermutlich auf einem Turgormechanismus, bei dem Druckerhöhung Verkürzung von Gewebepartien zur Folge hat. Die Druckerhöhung erfolgt durch Erhöhung des osmotischen Wertes, Zugwurzeln könnten sich daher phylogenetisch von Speicherwurzeln herleiten.

2.4.2 Evolution und Ontogenie der Wurzel

Die ersten Landpflanzen wiesen noch keine Wurzel auf. Sie hatten keine (oder zumindest keine leistungsfähige) Cuticula und konnten Wasser und Nährstoffe mit der ganzen Oberfläche aufnehmen. Die Rhizoide, die manchmal als Analogon zur Wurzel betrachtet werden, haben ursprünglich weniger die Funktion der Resorption, sondern dienen der Befestigung am Untergrund. Erste Anpassungen an das Landleben bestanden darin, dass die stärker exponierten Teile der Landpflanzen gegen Wasserverluste geschützt wurden. Die Wasseraufnahme wurde zugleich auf basale Bereiche verlagert.

Moose besitzen überhaupt keine Wurzel. Erst bei den Farnen treten Gewebewucherungen im inneren des Vegetationskörpers auf, die zum Platzen der Epidermis führen und damit Gewebe exponieren, das schon von seiner Entstehung her nicht cutinisiert sein kann und daher bestens zur Aufnahme von Wasser und Nährstoffen geeignet ist. Rhizoide, welche die Pflanze am Substrat festhalten, ermöglichen damit auch, dass das aus dem Inneren des Organismus hervorstehende Gewebe in das Substrat hineingedrückt wird und nicht etwa die Pflanze emporhebt. Das Eindringen wird durch die Bildung einer Gleitschicht aus degenerierenden Zellen erleichtert, die an der Wurzelspitze immer neu gebildet werden. Eine solche Wurzelhaube oder Calyptra über dem Spitzenmeristem der Wurzel ist auch bei Luftwurzeln als Schutz für die meristematischen Zellen immer vorhanden.

Bei den echten Farnen (Filicatae) entwickelt sich der junge Sporophyt im Archegonium auf der Unterseite des Prothalliums. Sowohl die Wurzel als auch das erste Blatt gelangen durch den Archegonienhals ins Freie. Es ist von daher ohne weiteres einsichtig, dass die erste Wurzel nicht dem Sprosspol gegenüber liegt, sondern dass Primärwurzel und Sprosspol der Öffnung des Archegoniums zugewendet sind.

Einigermaßen erstaunlich ist, dass bei manchen Farnpflanzen die Epidermis und zusätzliche subepidermale Schichten der auswachsenden sprossbürtigen Wurzel durch perikline Teilungen nachgeben und so eine Art Futteral für die Wurzel bilden können. Das kann z.B. bei den Wurzeln an den Ausläufersprossen der Gattung *Nephrolepis* beobachtet werden. Durch dieses Futteral wird erreicht, dass sprossbürtige Wurzeln ausserhalb des Bodens von einer cutinisierten Zellschicht bedeckt sein können. Die Wurzelträger der Selaginellen können als Wurzeln, die von solchen epidermalen Hüllen umgeben sind, betrachtet werden. In anderen Fällen dringen sprossbürtige Wurzeln nicht sofort nach außen, sondern wachsen im Rindengewebe bis in Bodennähe um erst dann das Abschlussgewebe der Pflanze zu durchbrechen und in den Boden einzuwachsen. Durch dieses Verhalten, das z.B. bei Palmen zu beobachten ist, wird dasselbe erreicht wie durch die Bildung von Wurzelträgern.

Auch bei Gymnospermen und Angiospermen entsteht die Keimwurzel endogen, sie liegt aber dem Sprosspol genau gegenüber. Die endogene Entstehung der Keimwurzel ist besonders gut bei Cycadeen zu beobachten. Hier wird ein vielzelliger, kräftiger Suspensor gebildet, und tief im Gewebe bildet sich die Wurzelanlage. Bei der Keimung wird die Wurzelanlage durch das umhüllende Gewebe hindurch durch die Mikropyle aus dem Samen hinausgestreckt.

Die Keimblätter verbleiben dagegen mindestens zunächst noch im Samen, wo sie als haustoriale Organe die Nährstoffe aus dem Endosperm aufnehmen. Die Primärwurzel entsteht somit wie bei den Farnen endogen. Das sie dem Sprosspol gegenüber liegt, hat seine Ursache in erster Linie darin, dass die Wurzel zur Mikropyle hinauswachsen muss, während der Sprosspol noch durch die Samenschale geschützt bleibt. Bei jungen Keimpflanzen von Angiospermen ist die endogene Entstehung daran zu erkennen, dass sich die Epidermis des Sprosses nicht in die Rhizodermis fortsetzt. Die Epidermis und mitunter darunter liegendes Rindengewebe des Sprosses sind vielmehr an der als Wurzelhals bezeichneten Stelle abgerissen, die Rhizodermis setzt sich in Richtung des Sprosses in subepidermale Schichten fort. Wurzeln haben deswegen nie Spaltöffnungen und nie eine Cuticula!

Um zu verhindern, dass die Keimwurzel den Samen hochhebt, statt in den Boden einzudringen, bilden viele Pflanzen Wurzelhalshaare aus, die den Rhizoiden der Moose entsprechen und das nötige Widerlager für das Eindringen der Keimwurzel in den Boden bilden (Abb. 7).

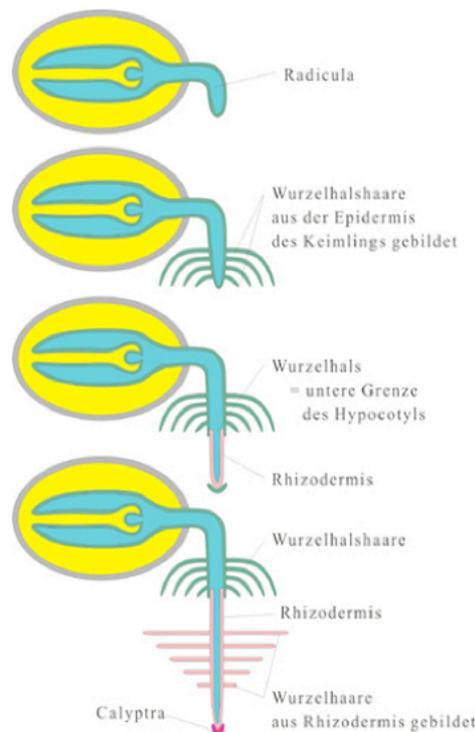


Abb. 7: Keimung der Samenpflanzen.

Der üblicherweise als Radicula bezeichnete Teil des Embryos entspricht am Keimling dem Hypocotyl. Die untere Begrenzung des Hypocotyls wird durch den Wurzelhals, das Ende der Epidermis und den Übergang zu der aus tiefer liegenden Schichten hervorgehenden und daher nicht cutinisierten Rhizodermis markiert. Der Wurzelhals kann auch innerhalb des Samens liegen, Die Radicula ist in diesem Fall tatsächlich die Wurzel und nicht das Hypocotyl.

Diese Funktion ist auch beim weiteren Wachstum der Wurzel erforderlich und wird dann von den Wurzelhaaren übernommen, die dicht hinter der Wurzelspitze ausgebildet werden. Ein interkalares Wachstum wie es bei Sprossen die Regel ist, ist aus funktionellen Gründen bei Wurzeln daher prinzipiell nicht möglich.

Für die Wasseraufnahme sind die Wurzelhaare dagegen weniger wichtig als die gesamte, nicht durch Abschlussgewebe verschlossene Wurzeloberfläche. Wurzeln können durch sekundäres Dickenwachstum viele Zentimeter dick werden, ehe sie durch Borkebildung mit Korkschichten zur Wasseraufnahme ungeeignet werden. An Wurzeln können wiederum endogen Seitenwurzeln entstehen. Es wird also nur das einmal erfundene Prinzip der endogenen Entstehung wiederholt. In den wesentlichen Grundzügen stimmt in diesem Punkt sogar die Bildung sprossbürtiger Wurzeln mit der Bildung von Seitenwurzeln überein.

Schwieriger ist es, zu verstehen, warum an der Wurzel auch Sprosse gebildet werden können und dass dies auch noch endogen geschieht. Aus Oberflächenschichten wie bei der Verzweigung des Sprosses ist die Bildung wurzelbürtiger Sprosse aber schon deswegen nicht möglich, weil diese Schichten an der Wurzel nicht vorhanden sind. Die Rhizodermis und vielfach auch die äußersten Schichten der Wurzel degenerieren kurz hinter der Wurzelhaarzone, so dass Wurzelsprosse auch aus diesen Schichten nicht gebildet werden können. Die Bildung wurzelbürtiger Sprosse kann zur Zeit nur als ein regenerativer Prozess aufgefasst werden, bei dem aus einer meristematischen oder wieder meristematisch gewordenen Zelle ein neuer Organismus regeneriert wird. Wurzelbürtige Sprosse sind daher Adventivsprosse. Die Bewurzelung (Radikation) erfolgt nach verschiedenen Grundtypen, zwischen denen es allerdings Übergänge ergibt. Bei den meisten dikotylen Samenpflanzen entwickelt sich der Wurzelpol des Samens zu einer langlebigen Hauptwurzel, und das gesamte Wurzelsystem wird durch Seitenwurzelbildung an dieser ersten Wurzel gebildet. Bei den Monokotyledonen ist diese Radikation wegen des fehlenden sekundären Dickenwachstums nicht möglich, da das Hypocotyl zu einem unüberwindbaren Engpass würde. Hier entwickelt sich der Wurzelpol des Samens zu einer meist nur kurzlebigen und unverzweigten oder nur wenig verzweigten (z.B. Palmen) Primärwurzel und weitere Wurzeln werden am Spross (meist unterhalb des Blattansatzes an den Knoten) gebildet. Bei den Farnen gleicht die Bewurzelung im wesentlichen derjenigen der Monokotyledonen.

2.4.3 Die Anatomie der Wurzel

Die Wurzel ist stets blattlos, hat niemals Spaltöffnungen, zeigt ausschließlich Spitzenwachstum und niemals interkalares Wachstum und ist nur in seltenen Fällen grün (Luftwurzeln mancher Epiphyten). Das Abschlussgewebe der Wurzel (die Rhizodermis) ist kein primäres Abschlussgewebe, hat nie eine Cuticula und geht nicht direkt in die Epidermis des Sprosses über! Das Spitzenmeristem der Wurzel ist durch die Wurzelhaube (Calyptra) umgeben und geschützt. Die äußerste Schicht der Wurzel ist die Rhizodermis. Sie trägt hinter der Streckungszone Wurzelhaare, die immer einzellig und unverzweigt sind und in streng akropetaler Folge angelegt werden.

Die Rhizodermis wird als Abschlussgewebe oft frühzeitig von einer direkt darunter liegenden Schicht mit verdickten Zellwänden abgelöst, die als Exodermis bezeichnet wird. In wenigen Fällen liegt die Exodermis nicht direkt unter der Rhizodermis, sondern tiefer. In diesen Fällen spricht man von einer mehrschichtigen Rhizodermis. Ein bekannter Fall einer mehrschichtigen Rhizodermis ist das sog. Velamen radicum der Orchideen.

Hier sind alle Zellen außerhalb der Exodermis mit schraubigen oder netzartigen lokalen Wandverdickungen versehen. Bei Trockenheit sind die Zellen des Velamens mit Luft gefüllt, bei Regen mit Wasser. Das Velamen wird als Absorptionsgewebe gedeutet, das rasch Wasser aufnehmen und dann passiv an die darunter liegenden, lebenden Rindengewebe weitergeben kann. Ökologisch ist ein solcher Kurzzeitspeicher dann sinnvoll, wenn das Wasserhaltevermögen des umgebenden Substrates gering ist. Entsprechend kommt ein Velamen bei epiphytischer Lebensweise (Orchideen und Araceen) oder bei Arten vor, die vorzugsweise in sandigen Böden arider Gebiete wachsen. *Clivia nobilis* und *Chlorophytum comosum* (Grünlilie) sind mit Velamen ausgestattete, beliebte Zimmerpflanzen.

Unter der Rhizodermis liegt die Wurzelrinde. Die Wurzelrinde ist unterschiedlich dick und weist in der Regel Plastiden auf. Diese dienen bei Speicherwurzeln der Stärkespeicherung, sie können bei lichtexponierten Wurzeln (viele Epiphyten!) aber auch ergrünen und Photosynthese betreiben.

Die innerste Schicht der Wurzelrinde ist die Endodermis, die den Zentralzylinder umschließt und im Verlauf der Ontogenie der Wurzel eine charakteristische Entwicklung durchläuft. Die Endodermis wird durch die Entwicklung des Casparischen Streifens vom übrigen Gewebe unterscheidbar. Der Casparische Streifen ist eine Einlagerung von Suberin und Lignin in die antiklinale Wände der Endodermis. Durch diese Einlagerung wird ein apoplastischer Transport (Transport in der Zellwand) unterbunden (primäre Endodermis). In der primären Endodermis können einige Zellen ohne den Casparischen Streifen bleiben, diese Zellen werden dann als Durchlasszellen bezeichnet. Später wird die ganze Zellwand von einer Suberinlamelle bedeckt (sekundäre Endodermis). In einem letzten Schritt wird zusätzlich eine dicke Zelloseschicht aufgetragen (tertiäre Endodermis). Diese Schicht ist entweder auf allen Wänden gleich dick und erscheint dann im Querschnitt durch die Wurzel als ringförmige (O-förmige) Verdickung, oder die Zelloseschicht ist auf der äußeren perikline Wand wesentlich dünner und die Verdickung erscheint dann auf dem Wurzelquerschnitt U-förmig.

Unter der Endodermis liegt der Perizykel, der wie der Name schon andeutet, direkt den Zentralzylinder umschließt. Der Perizykel ist topografisch definiert und bezeichnet alles Gewebe zwischen dem Leitgewebe und der Endodermis. Er ist oft einschichtig. Im Perizykel werden die Anlagen von Seitenwurzeln und von wurzelbürtigen Sprossen gebildet. Teile des Perizykels gehen auch in die Bildung des Kambiums ein, wenn die Wurzel zu sekundärem Dickenwachstum befähigt ist.

Auch das Periderm der Wurzel geht aus dem Perizykel hervor. Bei Wurzeln ohne sekundäres Dickenwachstum ist der Perizykel oft sklerifiziert (viele Monokotyledonen). Manchmal grenzen die äussersten Protoxylemelemente direkt an die Endodermis. In diesem Fall ist der Perizykel unterbrochen und bildet keine durchgehende Schicht unter der Endodermis, so dass auch kein geschlossenes Kambium gebildet werden kann und sekundäres Dickenwachstum damit ausgeschlossen ist.

Innerhalb von Endodermis und Perizykel liegen die Leitelemente. In der Nähe der Wurzelspitze wird im hinteren Teil der Differenzierungszone zuerst Phloem und etwas weiter von der Spitze weg Xylem gebildet.

Die jeweils zuerst gebildeten Elemente liegen peripher und werden als Protophloem und Protoxylem bezeichnet. Später werden in zentripetaler Richtung weitere Leitelemente gebildet, die als Metaphloem und Metaxylem bezeichnet werden. Bei Wurzeln mit sekundärem Dickenwachstum wird danach das sekundäre Phloem und das sekundäre Xylem gebildet. In der Wurzel alternieren die primären Leitgewebe (Pro- und Metaelemente) miteinander (wichtiger Unterschied zum Spross!). Weil die ersten Xylemelemente peripher liegen und die Differenzierung nach innen fortschreitet, wird die Wurzel als "exarch" bezeichnet.

Die primären Xylemelemente liegen in Gruppen beieinander, die mit Gruppen von Phloemelementen alternieren. Je nachdem, ob zwei, drei, vier oder viele Gruppen primärer Xylemelemente vorhanden sind, wird die Wurzel als diarch, triarch, tetrarch oder polyarch bezeichnet. Besonders häufig ist bei Dikotyledonen der diarche Typ, was wohl in Zusammenhang mit dem Anschluss der Leitbündel der beiden Kotyledonen zu sehen ist. Eine klare Definition mit einer einheitlichen und durchgehenden Abgrenzung von Proto- und Metaelementen gibt es nicht. Sie werden sowohl nach dem Zeitpunkt der Anlegung als auch nach dem Differenzierungsgrad unterschieden. Da der Zeitpunkt der Anlegung sich in der Lage auf dem Querschnitt manifestiert (Protoelemente an der Peripherie, Metaelemente mehr zentral), werden beide in der Praxis in der Regel an der Lage unterschieden. Besonders beim Xylem ist eine Unterscheidung oft auch an der Art der Wandverstärkungen möglich. Da das Protoxylem vielfach noch innerhalb der Streckungszone gebildet wird, sind hier nur Ring- und Schraubentracheiden zu finden. Gefäße mit netzartiger Wandverstärkung oder noch starrere Bautypen sind in Bereichen mit Streckungswachstum nicht möglich, da sie zerrissen würden oder zu Zerreißungen des umliegenden Gewebes führen würden.

Beim Übergang zum sekundären Dickenwachstum wird ein Kambium gebildet, das sich so zwischen den radial angeordneten Xylem- und Phloemteilen durchschlängelt, dass das Phloem ausserhalb und das Xylem innerhalb des Kambiums liegt. Nach Einsetzen des sekundären Dickenwachstums gleichen die anatomischen Verhältnisse damit völlig denen des Sprosses. Nur durch die in der Mitte erhalten bleibenden primären Leitelemente ist eine Unterscheidung noch möglich. Entsprechend den anderen Aufgaben weisen Wurzeln häufig mehr Parenchym und weniger Fasern als Luftsprosse derselben Art auf. Rhizome und Ausläufer gleichen sich in der Häufigkeit der Gewebe jedoch nicht selten den Verhältnissen der Wurzeln an. Im Bereich des Hypocotyls liegt der Übergang von der Anordnung der Leitelemente im primären Spross zur Anordnung in der primären Wurzel. Der Übergang ist mitunter sehr kompliziert und wird in Lehrbüchern in der Regel für den einfachen Fall diarcher Wurzeln beschrieben.

Die Bildung von Seitenwurzeln beginnt mit Teilungen im Perizykel. Die Endodermis und die Wurzelrinde werden von der neuen Seitenwurzel früher oder später durchstoßen. Durch Zerreißungen bildet sich vor der Wurzelspitze in der Rinde ein Hohlraum, der als Wurzeltasche bezeichnet wird. Die Anlage einer Seitenwurzel kann vor einem Xylempol oder zwischen einem Xylem und einem Phloempol erfolgen. An Wurzeln, die bereits das sekundäre Dickenwachstum begonnen haben, erfolgt die Seitenwurzelbildung aus dem Kambium. Wurzelbürtige Sprosse werden bei jungen Wurzeln ebenfalls im Perizykel angelegt.

Bei älteren Wurzeln mit sekundärem Dickenwachstum ist der Perizykel nicht mehr vorhanden und wurzelbürtige Sprosse können hier aus meristematischen oder parenchymatischen Zellen an unterschiedlichen Stellen, z.B. im Bereich der Markstrahlen, des Kambiums oder des Phellogens entstehen.

2.4.4 Metamorphosen der Wurzel

Wurzeln können in auffälliger Weise umgewandelt sein. Eine der häufigsten Metamorphosen ist die Ausbildung von Speicherwurzeln (z.B. Wurzelknollen bei der Grünlilie, *Chlorophyllum comosum*; Vorsicht, Rüben bestehen definitionsgemäß aus Wurzel und Hypocotyl, und sind daher nicht nur eine Metamorphose der Wurzel!) In seltenen Fällen können sprossbürtige Wurzeln auch zu Dornen umgebildet sein (manche Palmen des tropischen Regen- bzw. Nebelwaldes).

Häufig ist die Umbildung zu Haft- oder Kletterwurzeln bei Kletterpflanzen (Efeu) und Epiphyten. Seltener sind Wurzelranken (z.B. *Vanilla planifolia*).

Luftwurzeln werden mehr oder weniger weit über dem Boden gebildet und können außer der Ernährung auch als Stelzwurzeln der Stabilität dienen (*Rhizophora*, *Pandanus*) oder als Atemwurzeln (*Avicennia*) oder mit Atemknien ausgestattete Wurzeln (*Taxodium*) die Sauerstoffversorgung von Wurzeln in reduzierendem, sumpfigen Milieu sicherstellen.

2.5 Der Spross

In der Morphologie der höheren Pflanzen wird neben der Dreigliederung in Sprossachse, Blatt und Wurzel auch eine Zweigliederung in Spross und Wurzel verwendet. Blätter und Sprossachse weisen zum einen manchmal anatomische Gemeinsamkeiten auf und zeigen zum anderen oft eine Synorganisation, die zur Bildung einer ganzen Reihe von Spezialbegriffen geführt hat.

2.5.1 Vegetative Sprosse

2.5.1.1 Bezeichnungen für vegetative Sprosse

- *Rhizom*, oberirdisch oder unterirdisch kriechende Achse, die mit normalen Blättern oder mit reduzierten Niederblättern besetzt ist und als Speicherorgan fungiert. Das Rhizom ist deshalb durch intensives Erstarkungswachstum verdickt (z.B. *Iris*).
- *Ausläufer*, oberirdisch oder unterirdisch kriechende Achse, die mit Niederblättern besetzt ist und stark verlängerte Internodien aufweist. Der Ausläufer hat keine oder keine nennenswerte Speicherfunktion und ist daher in der Regel relativ dünn.

Er erstarkt am distalen Ende, wo zugleich die Internodien wieder kürzer sind und normale Laubblätter gebildet werden (z.B. Erdbeere, Maiglöckchen). Die Abgrenzung zwischen Ausläufer und Rhizom ist mitunter schwierig und wird nicht einheitlich gehandhabt.

- *Langtrieb / Kurztrieb*; bei vielen Arten gibt es zwei mehr oder weniger stark voneinander verschiedene Typen von Sprossen. Die einen weisen stärker gestreckte Internodien auf, die anderen stärker gestauchte Internodien auf. Bei Vorliegen einer solchen Differenzierung werden die langen Triebe als Langtriebe, die kurzen als Kurztriebe bezeichnet. Beide Begriffe sind korrelative Begriffe und können auf Pflanzen, die nur einen Typ von Sprossen aufweisen unabhängig von der Länge dieser Triebe nicht angewendet werden.

- *Sprossgeneration* (shoot generation); als Sprossgeneration wird ein Sprossabschnitt bezeichnet, der von einem einzigen Apikalmeristem gebildet wurde. Die seitlichen Verzweigungen stellen eigene Sprossgenerationen dar. Der Begriff Sprossgeneration wird zur Beschreibung von Verzweigungsmustern (Architekturmodellen) und Verzweigungsgraden verwendet. Ein Spross weist z.B. dann vier Sprossgenerationen auf, wenn er Verzweigungen 4. Grades aufweist.

- *Primärspross* (= Keimspross); Fortsetzung der Keimachse; einziger Spross, der nicht aus einer seitlichen Verzweigung hervorgeht.

- *Primärspross*; der zuerst gebildete Spross innerhalb einer Gruppe von Beisprossen.

- *Beispross* (Abb. 8) (akzessorischer Spross); haben mehrere Seitensprosse ein gemeinsames Tragblatt, so werden sie als Beisprosse bezeichnet. Beisprosse gehen aus einem einzigen Achselmeristem durch Fraktionierung hervor; nach der Anordnung unterscheidet man serielle Beisprosse (übereinander angeordnet) und kollaterale Beisprosse (Abb. 9) (nebeneinander angeordnet).

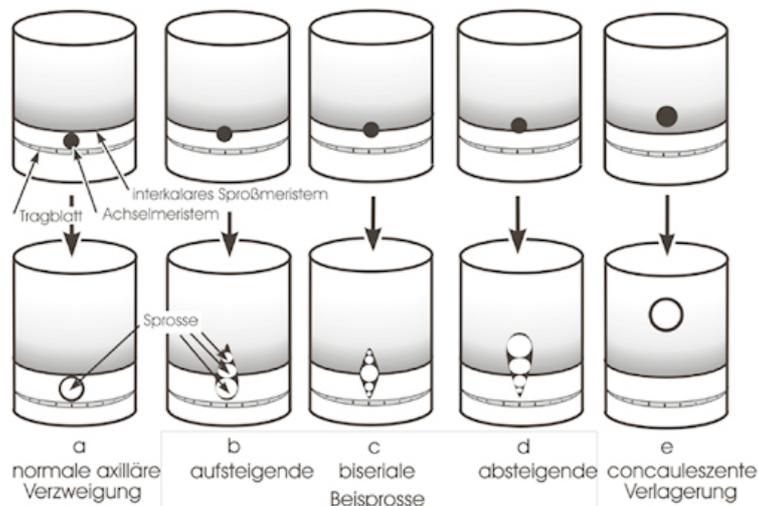


Abb. 8: Entstehung von Beisprossen.

a) das Meristem liegt vollständig unterhalb des interkalaren Meristems, das die Internodienstreckung verursacht, es entstehen keine Beisprosse; b) das Achselmeristem liegt so, dass ein Teil davon oberhalb des interkalaren Sproßmeristems liegt und wird dadurch so asymmetrisch verzerrt, dass der größere Teil nach unten orientiert ist, das Achselmeristem wird in aufsteigende Beisprosse unterteilt; c) das Achselmeristem wird durch das interkalare Meristem symmetrisch verzerrt, so entstehen biserielle Beisprosse; d) das Achselmeristem wird asymmetrisch verzerrt wobei der größere Teil nach oben zu liegen kommt, es entstehen absteigende Beisprosse; e) das Achselmeristem liegt vollständig oberhalb des interkalaren Meristems, es wird nicht verzerrt sondern concauleszent verlagert.

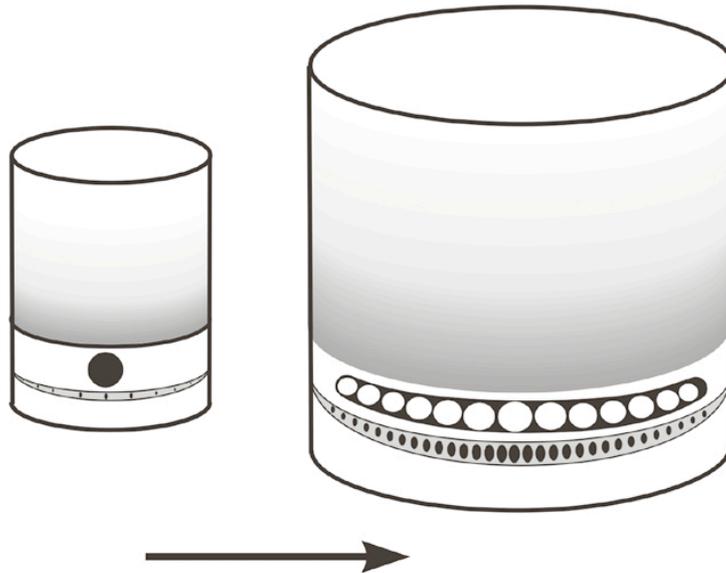


Abb. 9: Entstehung kollateraler Beisprosse (Sie entstehen, wenn das Achselmeristem in transversaler Richtung auseinander gezogen wird).

- *Adventiospross*; ein Spross der nicht auf ein Achselmeristem zurückgeht.
- *Jahrestrieb* (annual growth unit); als Jahrestrieb wird der aus einer Endknospe hervorgehende jährliche Zuwachs einer Pflanze bezeichnet. Dabei gehören auch die innerhalb des Jahres gebildeten Seitentriebe mit zum Jahrestrieb hinzu. In Gebieten mit einer Vegetationsperiode pro Jahr entspricht der Jahrestrieb der "seasonal growth unit" des englischen Sprachgebrauches.
- *Monopodium*, Sprossabschnitt, der eine durchgehende, von einem einzigen Apikalmeristem gebildete relative Hauptachse aufweist. Das Monopodium ohne seine seitlichen Verzweigungen stellt immer eine einzige Sprossgeneration dar. Bei Vorliegen einer monopodialen Verkettung von Sprossabschnitten sind alle Teile aus einem einzigen Scheitelmeristem hervorgegangen.
- *Sympodium*, Sprossabschnitt, bei dem die relative Hauptachse von mehreren Sprossgenerationen gebildet wird. Bei Vorliegen einer sympodialen Verkettung sind die betrachteten Abschnitte aus verschiedenen Sprossgenerationen zusammengesetzt und damit von verschiedenen Scheitelmeristemen gebildet. Einen Sonderfall des Sympodiums stellt im Bereich des Blütenstandes das Anthokladium dar.

2.5.1.2 Metamorphosen der Sprossachse

Seitliche Verzweigungen (seltener der Hauptspross) können als sog. Ausläufer ausgebildet sein, die entweder aus einem einzigen Internodium bestehen und deswegen dann blattlos sind, oder wenige Niederblätter aufweisen und nicht verzweigt sind.

Ausläufer dienen der vegetativen Vermehrung (z.B. Erdbeere, viele Gräser). Ausläufer können oberirdisch oder unterirdisch verlaufen.

Verdickte ober- oder unterirdische Kriechsprosse werden als Rhizome bezeichnet. Sie haben Speicherfunktion (*Iris*) und tragen normale Laubblätter oder häufiger reduzierte Niederblätter, aus deren Achsel aber eine Verzweigung erfolgen kann. Durch den Besitz von Blättern unterscheiden sich Rhizome immer eindeutig von Wurzeln. Zwischen Ausläufern und Rhizomen gibt es alle Übergänge und die Anwendung der beiden Begriffe ist nicht immer ganz einsichtig. So werden die unterirdischen Sprosse des Maiglöckchens meist als Rhizome bezeichnet, während die morphologisch sehr ähnlichen unterirdischen Sprosse der Quecke allgemein als Ausläufer angesehen werden. An Sprossen können durch Verdickung Sprossknollen gebildet werden, die aus einem oder mehreren Internodien gebildet werden. Sie dienen der vegetativen Vermehrung oder (und) der Überdauerung von Ruheperioden. Beispiele für Sprossknollen sind Kartoffel, Kohlrabi und die "Zwiebeln" von Krokus und Gladiole.

Kleine Knollen (Bulben) werden als Bulbillen bezeichnet. Dabei werden nicht selten wesentliche Teile des Speichers auch von Niederblättern gebildet, mit der Folge das Bulbillen nicht selten auch als Sonderform der Zwiebel betrachtet werden (*Dentaria bulbifera*, zwiebeltragende Zahnwurz). Bulbillen werden vielfach in der Achsel von Laubblättern gebildet und dienen der vegetativen Ausbreitung. Ein größerer Teil der Bulbille wird manchmal zur Ausbildung einer ersten sprossbürtigen Wurzel verbraucht, die als Zugwurzel die Bulbille in tiefere Bodenschichten befördert. Die Bulbille selbst ist aber von einer Epidermis umgeben und damit eine Bildung des Sprosses.

Eine Sonderform der Sprossknolle stellt die Hypocotylknolle (z.B. Radieschen, Alpenveilchen) dar, da das Hypocotyl zwar dem Spross zuzurechnen ist, aber kein Internodium darstellt. Sind an der Bildung der Speicherorgane neben der Sprossachse auch Teile der Wurzel beteiligt, spricht man von Rüben, z.B. beim Rettich und der Karotte. Im Zusammenhang mit xerophytischer Lebensweise oder als Frassschutz werden statt Blättern vielfach auch Sprosse zu Sprossdornen umgewandelt.

Bei Lianen kann die Achse windend oder rankend ausgebildet sein (dann meist Kurztriebe). Sprossranken, wie sie bei *Vitis* vorkommen, sind dabei sorgfältig von Blattranken (Erbse) zu unterscheiden. Nicht selten ist es bei verzweigten Sprossranken schwierig zu entscheiden, welche Teile Blättern und welche Sprossachsen entsprechen. (Spross = Sprossachse + Blätter!). Die Sprossachse kann auch sukkulent werden und der Wasserspeicherung dienen. Dabei kann der Wasserspeicher vorwiegend im Mark oder im Rindenbereich liegen, seltener umfasst er alle Sprossgewebe.

Bei der Zwiebel liegt ein kurzer, gestauchter Sprossabschnitt vor, der mit Speicherblättern besetzt ist. Es gibt eine große Vielfalt unterschiedlich gebauter Zwiebeln. Unterschiede ergeben sich vor allem aus dem Verzweigungsgrad und der Verzweigungsweise innerhalb der Zwiebel und dem maximalen Alter der am Aufbau beteiligten Sprossabschnitte. Weitere wichtige Unterschiede bestehen in der Anzahl und in der Morphologie der beteiligten Blätter. Dabei kann sowohl das ganze niederblattartige Blatt eine Zwiebelschuppe aufbauen als auch der basale Teil eines im distalen Teil laubigen und Photosynthese treibenden Blattes.

Eine Zwiebelschuppe kann aus einer röhrig geschlossenen Blattscheide bestehen (Schalenzwiebel) so dass Querschnitte typische "Zwiebelringe" liefern (Küchenzwiebel), oder sie kann eine Schuppenzwiebel aus mit schmaler Basis ansitzenden Schuppen sein (*Lilium*). Das Speichergewebe kann aus der Basis eines normalen Laubblattes gebildet sein, oder ein Niederblatt ohne assimilatorischen Teil sein. Stengelumfassende Blätter können mit nicht stengelumfassenden Blättern Abwechseln und schließlich kann die Dauer, die ein Blatt als Speicher dient ebenso unterschiedlich sein, wie die Lebensdauer der Sprossachse, an der es inseriert.

2.5.1.3 Verzweigung der Sprossachse

Die Sprossachse der Spermatophyten verzweigt sich ausschließlich aus der Achsel von Tragblättern. Achselprossen können prinzipiell in allen Blattachsen gebildet werden. Meist werden sie zumindest im vegetativen Bereich in Form von Achselknospen in jeder Blattachse angelegt, nur ein kleiner Teil davon treibt aber später zu Achselprossen aus. Der Rest dient als Reserve und treibt nur aus, wenn die Pflanze bereits vorhandene Seitensprosse oder den Haupttrieb durch Beschädigung verliert.

Zu den normalen axillären Sprossen können zusätzliche Achselprosse, sog. akzessorische Sprosse oder Beisprosse hinzutreten. Sie entstehen, wenn das Meristem das die Achselknospe bildet durch die Tätigkeit des interkalaren Meristems verzerrt wird, das für die Internodienstreckung verantwortlich ist. Das elliptische oder eiförmige Achselmeristem fraktioniert dabei in mehrere kreisförmige Sprossmeristeme, die nicht gleichzeitig sondern nacheinander differenzieren. Liegt das breitere Ende eines eiförmigen Achselmeristemes (schwarze Flächen in Abb. 7) nach unten an der Abstammungsachse, so entstehen die folgenden Beisprosse in serial aufsteigender Reihenfolge (*Lonicera*). Liegt das breitere Ende oben, so entstehen serial absteigende Beisprosse (*Rubus fruticosus*). Wird das Achselmeristem mehr oder weniger symmetrisch verzerrt, so entstehen biserialen Beisprosse, bei denen der zuerst gebildete Spross in der Mitte liegt und sich weiter in beiden Richtungen fortschreitend bilden. Seriale Beisprosse kommen nur bei Dikotyledonen vor.

Bei Monokotyledonen wird das Achselmeristem beim Erstarkungswachstum der Sprossachse in die Breite gedehnt und kann dann in ähnlicher Weise in nebeneinander liegende Sprosse zerfallen. Man spricht hier von kollateralen Beisprossen. Ein typisches Beispiel hierfür sind die aus mehreren Gruppen von Beisprossen aufgebauten, pinselartig angeordneten Seitensprosse von Papyrus (*Cyperus papyrus*). Kollaterale Beisprosse kommen nur bei Monokotyledonen vor und sind grundsätzlich in einer einzigen Reihe angeordnet. Ein wichtiges Kennzeichen von Beisprossen ist, dass alle Sprosse einer Beisprossgruppe relativ zur gemeinsamen Abstammungsachse die gleiche Stellung der ersten Blattorgane aufweisen. Man spricht deswegen auch von "koordinierten Sprossen" im Gegensatz zu normalen verzweigten Systemen, die als "subordinierte Sprosse" bezeichnet werden. Bei normaler Verzweigung sind die nebeneinander liegenden Sprosse Seitenachsen verschiedener Achsen und die Anordnung innerhalb der Gruppe in Bezug auf die relative Hauptachse ist deswegen nicht gleich. Innerhalb einer Gruppe von Beisprossen wird der stärkste, sich zuerst entwickelnde Spross Primärspross genannt.

Entwickeln sich alle Beisprosse einer Beisprossgruppe innerhalb kurzer Zeit, so sind sie auch morphologisch gleichartig. Erstreckt sich die Ausdifferenzierung und Entwicklung über einen längeren Zeitraum, so können die Beisprosse morphologisch und funktionell sehr verschieden sein. Bei einem Wechsel von der reproduktiven Phase zur vegetativen Phase (oder umgekehrt) während der Ausbildung der Beisprosse sind nicht selten die ersten Beisprosse Blüten oder auch (Teil-) Blütenstände, während die zuletzt ausgebildeten Beisprosse vegetative Sprosse (Innovationstriebe) sind (z.B. *Aristolochia clematitis*).

Besonders kompliziert und unübersichtlich können die Verhältnisse werden, wenn sich Beisprosse sofort aus den Achseln der Vorblätter verzweigen (z.B. *Forsythia*). In diesem Fall lassen sich ohne sorgfältige Analyse Beisprosse nicht mehr von normalen axillären Verzweigungen unterscheiden und man findet den Begriff "Beisprosse" daher nicht nur auf solche Sprosse angewendet, die in der Achsel eines gemeinsamen Tragblattes beieinander stehen (morphologisch korrekte Anwendung), sondern auch, wenn ein verzweigter Spross so gestaucht in einer Blattachsel steht, dass man nicht ohne weiteres sieht, dass jeder Trieb ein eigenes (u.U. stark reduziertes) Tragblatt aufweist (Beisprosse im weiteren Sinn, morphologisch nicht korrekte Anwendung, in Bestimmungsbüchern aber teilweise gebräuchlich). Oft stehen Seitensprosse nicht direkt in der Achsel eines Tragblattes, sondern ein ganzes Stück darüber an der Abstammungssachse oder auf dem Blattstiel oder sogar auf der Blattspreite auf der Mittelrippe. Auch in diesen Fällen sind die Seitensprosse regelgerecht in der Achsel von Tragblättern angelegt worden. Durch die Tätigkeit des für die Internodienstreckung oder des für die Streckung des Blattstiels verantwortlichen interkalaren Meristems können sie aber verlagert werden. Bei der concauleszenten Verlagerung (Abb. 10) wird der Achselspross an der Sprossachse nach oben verlagert. Er steht dann nicht mehr in der Achsel seines Tragblattes, obwohl er dort angelegt wurde. Die concauleszente Verlagerung kann als Endglied der Reihe der Beisprossbildungen verstanden werden. Im Unterschied zur Beisprossbildung wird das Achselmeristem nicht verformt, sondern insgesamt nach oben verlagert.

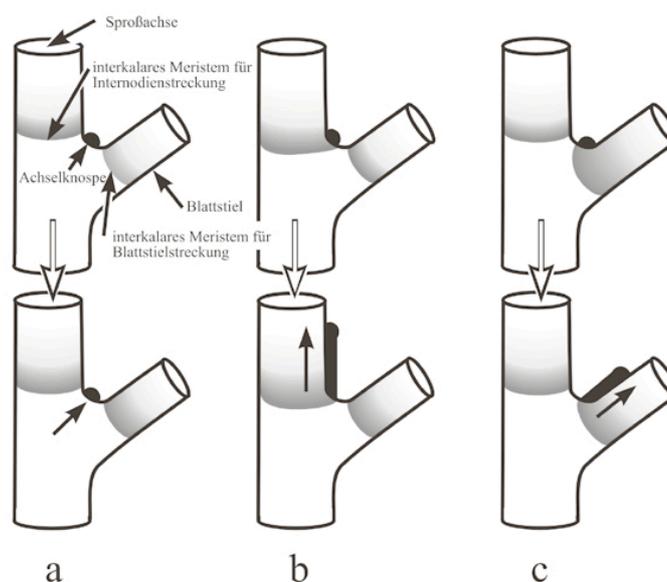


Abb. 10: Concauleszenz und Recaleszenz. a) normale Position, b) concauleszente und c) recaleszente Verlagerung einer Achselknospe.

Wird die Achselknospe dagegen von dem interkalaren Meristem, das den Blattstiel bildet aus seiner ursprünglichen Lage verschoben, so kommt eine rekauleszente Verlagerung zustande. Durch das Meristem, das den Blattstiel bildet, kann das Achselmeristem in ähnlicher Weise fraktioniert werden. Damit wird die Bildung von serialen Beisprossen hervorgerufen, wie das oben für das interkalare Sprossmeristem beschrieben wurde. Ein Beispiel hierfür ist die Anordnung von Areole und Blüte bei *Mamillaria* (Cactaceae, s. S.).

Es kommen bei Samenpflanzen jedoch auch Sprosse vor, die sich nicht auf regelgerecht gebildete Achselsprosse oder Teile von solchen zurückführen lassen, sondern irgendwo ohne definierte Lagebeziehung zu einer Blattachsel. Solche Sprosse nennt man Adventivsprosse. Adventivsprosse sind z.B. wurzelbürtige Sprosse und Hypocotylsprosse. Wurzelbürtige Sprosse entstehen wie Seitenwurzeln aus dem Perizykel, also endogen. Typische Hypocotylsprosse entstehen exogen am Hypocotyl (z.B. *Linaria*), im Bereich des Hypocotyls entstehen jedoch nicht selten auch Seitensprosse nach dem Modus wurzelbürtiger Sprosse (z.B. *Cyclamen*). Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn sich im Lauf der Entwicklung Epidermis und primäre Rinde im Bereich des Hypocotyls abschälen und die äußere Schicht des Hypocotyls von der Rhizodermis gebildet wird. Stockausschläge wie sie von manchen Bäumen nach dem Absägen des Stammes gebildet werden sind häufig ebenfalls Adventivsprosse. Sie entstehen an der Schnittfläche und werden von einzelnen Kambiumzellen regeneriert. Stockausschläge können aber auch aus schlafenden Augen austreiben und sind dann normale Seitensprosse.

2.5.1.4 Die Architektur des Sprosses

Abgesehen von den als Ausnahme auftretenden Adventivsprossen verzweigen sich Samenpflanzen nur aus den Achseln von Tragblättern. Würden sich die Pflanzen aber aus allen Blattachsen verzweigen und wären alle Seitentriebe gleichartig entwickelt, so kämen Gebilde zustande, in denen sich die Zweige gegenseitig behindern und die Blätter gegenseitig beschatten würden. Um dies zu verhindern, ist die Verzweigung auf bestimmte Blattachsen beschränkt. In den übrigen Blattachsen bilden sich mehr oder weniger weit entwickelte Knospen, die nicht austreiben und als schlafende Augen der Regeneration nach Verlust von Teilen des Verzweigungssystems dienen. Die zur Ausbildung gelangenden Seitenachsen entwickeln sich meist weder gleichzeitig noch gleichartig. Zur Beschreibung der auftretenden Unterschiede hat sich eine Reihe von Begriffen eingebürgert.

Im einfachsten Fall wächst ein Trieb mit seinem Apikalmeristem immer weiter, so dass er von einer einzigen Sprossgeneration gebildet wird. Ein solcher Trieb stellt ein Monopodium dar (Abb. 11). In vielen Fällen stellt jedoch das Apikalmeristem sein Wachstum nach einiger Zeit endgültig ein. Das geschieht immer nach Ausbildung einer Endblüte oder eines terminalen Blütenstandes, kann aber auch ohne ersichtlichen Grund Bauplanmäßig erfolgen. Der Haupttrieb wird dann durch einen starken, nahe der Spitze stehenden Seitentrieb fortgesetzt. Nach einiger Zeit stellt auch dieser sein Wachstum ein und wird seinerseits durch einen Seitentrieb 2. Ordnung fortgesetzt.

Auf diese Weise entsteht ein Trieb, der aus unterschiedlichen Sprossgenerationen aufgebaut ist und der als Sympodium bezeichnet wird.

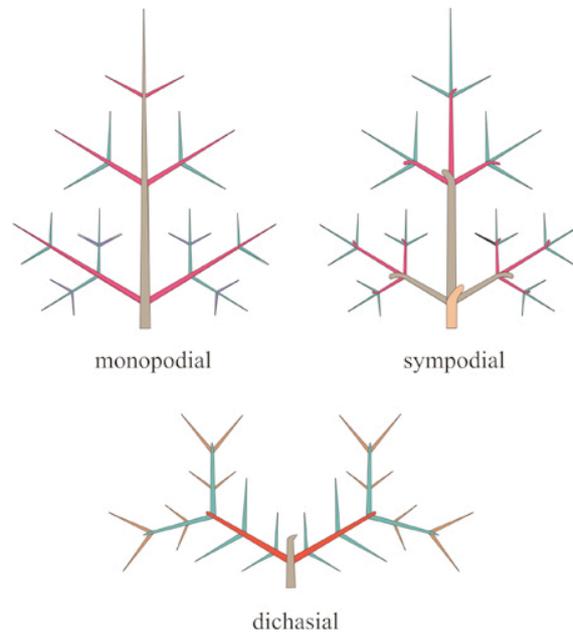


Abb. 11: Verzweigungssysteme der Sprosse.

a) monopodial - der Haupttrieb wird von einer einzigen Sprossgeneration gebildet; b) sympodial - der Haupttrieb wird von verschiedenen aneinander gereihten Sprossgenerationen gebildet, deren Endknospe jeweils verkümmert; c) dichasial - es gibt keinen durchgehenden Haupttrieb, das System wird von zwei gleich starken distalen Seitentrieben fortgesetzt.

Verzweigungssysteme, innerhalb derer nur Monopodien vorkommen, werden monopodial genannt, kommen nur Sympodien innerhalb eines Verzweigungssystems vor, so ist das System sympodial. Weil es nur von einem Trieb fortgesetzt wird, nennt man das Sympodium auch Monochasium. Ein Sympodium ist immer ein Monochasium, ein Monochasium wird aber nur dann Sympodium genannt, wenn die einzelnen Sprossgenerationen (= Sympodialglieder) einen durchgehenden Trieb oder Stamm bilden. Sympodium und Monopodium sind leicht zu unterscheiden, wenn im Schema die Sprossgenerationen markiert sind (Abb. 12). Werden dagegen die Jahrestriebe gekennzeichnet, so unterscheiden sich beide nur noch durch die rudimentierten und manchmal sogar abfallenden Endknospen (Abb. 12, "unten").

Weil sich in der Natur Jahrestriebe wegen der gleichartigen Färbung und Struktur von Rinde bzw. Borke besser erkennen lassen als Sprossgenerationen, kann es schwierig sein, Sympodien richtig zu erkennen.

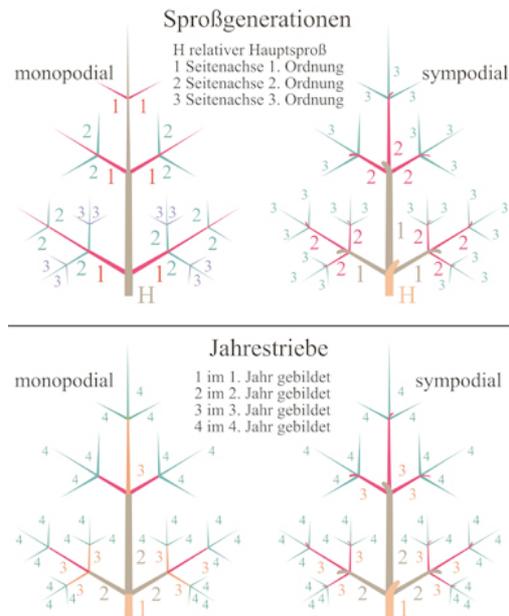


Abb. 12: Sprossgenerationen und Jahrestriebe an monopodialen und sympodialen Trieben.

Eine Sonderform des Monochasiums ist das Anthokladium. Beim Anthokladium besteht jedes Sympodialglied aus der gleichen Anzahl von Internodien und schließt mit einer Blüte ab. Die Knoten tragen dabei laubige, der Assimilation dienende Blätter, so dass jedes Sympodialglied des Anthokladiums auch produktionsbiologisch in gewisser Weise eine selbständige Einheit darstellt. Auch Wickel und Schraubel sind Sonderformen des Monochasiums. Wird das Sprosssystem nicht von einem einzigen Trieb, sondern von zwei distalen Trieben fortgesetzt, so entsteht ein gabeliges (dichasiales) Verzweigungssystem oder Dichasium. Die dichasiale Cyme ist eine Sonderform des Dichasiums.

Wird das System nicht nur von zwei distalen Ästen wie beim Dichasium, sondern von mehreren Fortsetzungstrieben, die zu einem Astwirtel zusammengedrückt sind, so liegt ein Pleiochasium vor. Pleiochasien sind besonders im Infloreszenzbereich häufig (*Sedum sediforme*, *Euphorbia helioscopia*), kommen aber auch ausserhalb des Blütenstandes vor (Rhododendron). Während die Begriffe Monopodium, Sympodium, Mono-, Di- und Pleiochasium die Fortsetzung der relativen Hauptachse beschreiben, werden die folgenden Begriffe benutzt, um Unterschiede in der Ausbildung von Seitentrieben zu beschreiben.

Es liegt Akrotonie (= akrotone Förderung) vor, wenn die zahlreichen Seitentrieben einer Achse von der Basis zur Spitze immer stärker werden, d.h. die untersten Seitentriebe am schwächsten und kürzesten und die obersten dagegen am längsten und dicksten sind. Sind dagegen die basalen Seitentriebe am stärksten, so spricht man von Basitonie (= basitone Förderung). Bei der Zwischenform, der Mesotonie (= mesotone Förderung) sind die Seitentriebe in der Mitte des Triebes am stärksten. Die Förderung erfolgt in dieser Weise meist nur innerhalb eines Jahrestriebes. Das hat zur Folge, dass sich an einem mehrere Jahrgänge umfassenden Trieb längere und kürzere Seitentriebe (jahres-) periodisch wiederholen.

Wenn der Unterschied zwischen den stark geförderten und nicht geförderten Trieben besonders deutlich und diskontinuierlich ist (d.h. keine oder kaum Zwischengrößen vorkommen) liegt eine Differenzierung in Langtriebe und Kurztriebe vor. Eine Langtrieb-Kurztrieb-Differenzierung ist besonders häufig bei laubwerfenden Bäumen anzutreffen. Kurztriebe ermöglichen im folgenden Jahr praktisch an derselben Stelle wieder ein oder mehrere Blätter zu bilden. Die Langtrieb-Kurztrieb-Differenzierung ermöglicht damit, die Krone laubwerfender Gehölze auch im Inneren belaubt zu halten. Mit der Förderung und Hemmung von Seitenachsen können noch andere Eigenschaften verbunden sein. Oft tritt z.B. Dornen- Blüten- oder Rankenbildung nur an Kurztrieben ein, während sie an Langtrieben ausbleibt. Sind die Blätter an Lang- und Kurztrieben verschieden gestaltet, spricht man von Langtriebblättern und Kurztriebblättern (z.B. *Berberis vulgaris*; *Pinus*, beide mit reduzierten Langtriebblättern). Hemmung und Förderung im Zusammenhang mit Akrotonie und Basitonie oder Langtrieb-Kurztrieb-Systemen bezieht sich nur auf die Längenentwicklung der betrachteten Seitenachsen. Hinsichtlich der Größe der an diesen Trieben entwickelten Blätter oder hinsichtlich der Blütenbildung verhalten sie sich nicht selten genau entgegengesetzt.

Während an vertikalen (orthotropen) Trieben die Orientierung der Seitenachsen im Raum ohne Bedeutung ist, sind die Seitenachsen an mehr oder weniger horizontalen Trieben nicht selten deutlich unterschiedlich ausgebildet. Sind die nach beiden Seiten abstehenden Seitenachsen deutlich stärker als die nach oben und unten ragenden Äste, so liegt Amphitonie (beidseitige oder amphitone Förderung) vor. Sind die nach oben stehenden Äste am stärksten ausgebildet, spricht man von Epitonie (oberseitige oder epitone Förderung) (Abb. 13). Stark epiton geförderte Seitenäste werden vor allem im Obstbau "Reiter" genannt. Stehen dagegen die am stärksten geförderten Seitenäste unten an der Abstammungsachse, so liegt Hypotonie (unterseitige oder hypotone Förderung) vor. Nicht selten sind bei ungleichmässiger Förderung der Seitentriebe plagiotroper Achsen diese selbst einseitig gefördert (dorsiventral), wobei die geförderte Seite der Achse immer mit der Seite zusammenfällt, an der die Seitentriebe gefördert sind.

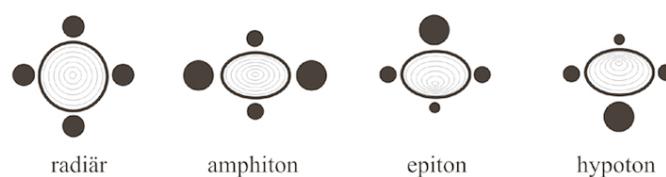


Abb. 13: Förderungstypen an waagerechten Achsen. Auf der geförderten Seite sind die Jahresringe der Abstammungsachse ebenfalls dicker.

Betrachtet man praktische Beispiele, so stellt man fest, dass die unterschiedlichen Arten der Förderung und Fortsetzung des Sprosssystems offenbar nicht zufällig kombiniert werden, sondern dass bestimmte Kombinationen besonders häufig sind. So ist z.B. eine sympodiale Fortsetzung des Stammes häufig mit einer wechselständigen Blattstellung und mit akrotoner Förderung innerhalb des Jahrestriebes kombiniert.

Nur bei dieser Kombination lässt sich in einfacher Weise sicherstellen, dass es genau eine stärkste Seitenknospe gibt und diese auch an der Triebspitze steht, Sympodien mit gegenständiger Blattstellung kommen deswegen normalerweise nicht vor. Monopodien findet man dagegen sowohl bei wechselständiger Blattstellung (Fichte, Tanne) als auch bei gegenständiger Beblätterung (Ahorn). Dichasiale Fortsetzung des Sprosses findet man häufig bei gegenständiger Blattstellung und akrotoner Förderung (z.B. Flieder, nach der Infloreszenzbildung), aber auch bei wechselständiger Blattstellung kann die Fortsetzung mit zwei Trieben dichasial erfolgen (z.B. *Magnolia*, nach der Infloreszenzbildung), sie ist dann allerdings oft nicht exakt symmetrisch.

Eine wichtige Voraussetzung für die Gestaltung des Sprosses durch seitliche Verzweigungen ist auch durch die meist unterschiedliche Internodienlänge der Abstammungsachse gegeben. In Bereichen mit Knospenschuppen sind die Internodien zunächst immer stark gestaucht, da nur so viele Schuppen gleichzeitig den Vegetationsscheitel schützen können. Häufig sind diese Abschnitte auch beim Austrieb der Knospe nur begrenzt zu interkalarem Wachstum befähigt. Man kann daher die Grenze des Jahrestriebes vielfach an den gehäuften Blattnarben der abgefallenen Knospenschuppen erkennen. Die folgenden Internodien werden dann immer länger bis zu einem Maximum, dann sind die Internodien bis hin zu den gedrängt stehenden Knospenschuppen der Endknospe immer kürzer ausgebildet. An einem Jahrestrieb sind somit die Internodien in der Mitte am längsten und nehmen nach beiden Seiten in der Länge in der Regel stark ab. Seitliche Verzweigungen können daher an der Basis eines Jahrestriebes viel dichter stehen als in der Mitte desselben Triebes.

Wesentlich für die Architektur einer Pflanze ist auch das zeitliche Verhalten der Seitentriebe. Die Seitentriebe können ohne nennenswerte zeitliche Verzögerung (d.h. ohne Ausbildung einer Ruheknospe und in der Regel in derselben Vegetationsperiode) austreiben. Man spricht in diesem Fall von sylleptischer Verzweigung oder sylleptischem Austrieb der Seitenachsen oder kurz von Syllepsis. Bei sylleptischem Austrieb sind die Seitenzweige innerhalb eines Jahrestriebes in der Regel in aufeinander folgenden Blattachsen angeordnet und es bleibt dazwischen keine Blattachse ohne Seitentrieb. Wird dagegen eine Ruheknospe gebildet, so spricht man von kataleptischem Triebverhalten oder Kataleptis. Im Zusammenhang mit Syllepsis und Kataleptis taucht häufig auch der Begriff Proleptis auf. Im Gegensatz zu Syllepsis und Kataleptis beschreibt Proleptis nicht das Austriebverhalten als solches, sondern im Vergleich (zum Normalverhalten oder zu verwandten Arten). Seitenknospen treiben dann proleptisch aus, wenn sie eine Vegetationsperiode früher als bei einer vergleichbaren Art austreiben. Proleptis ist also im Gegensatz zu Syllepsis und Kataleptis ein korrelativer (vergleichender) Begriff.

Sträucher als das Ergebnis basitoner Förderung und Bäume als das Ergebnis akrotoner Förderung darzustellen, wie das häufig geschieht, stellt eine unzulässige Verallgemeinerung und Vereinfachung dar, die weder praktischen noch theoretischen Anforderungen genügt (Abb. 14).

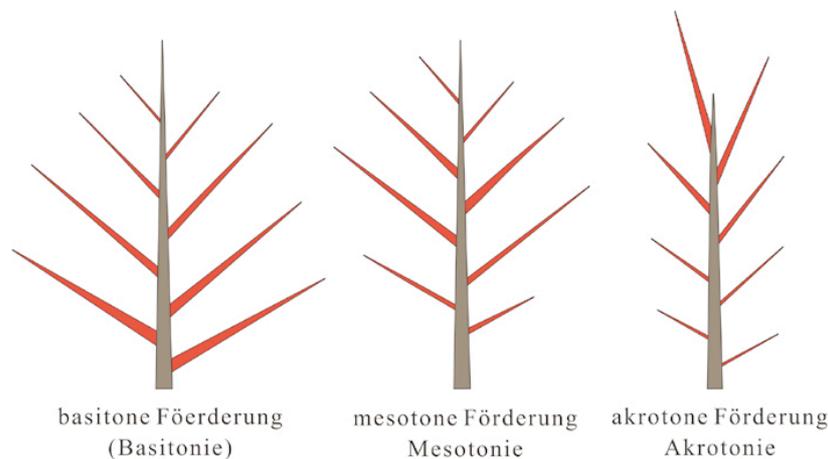


Abb. 14: Förderungstypen von Seitenachsen. Unterschiedliche Förderungen von Seitenachsen an aufrecht wachsenden Trieben.

Zwar bilden Sträucher an der Basis kräftige Äste, diese verzweigen sich jedoch noch im selben Jahr oder im darauf folgenden Jahr meist unter akrotoner Förderung. Solche Sträucher umfassen zwei verschiedene Triebssysteme, von denen das eine basiton gefördert ist und den Strauch von der Basis her regelmäßig erneuert und das andere aus einzelnen solchen akroton geförderten Ästen besteht. Es gibt Versuche, dieses komplizierte zeitliche und räumliche Wechselspiel von unterschiedlichen Verzweigungsmodi und Förderungstendenzen durch weitere Spezialbegriffe (übergeordnete Akrotonie etc.) zu bewältigen. Die darauf basierenden Beschreibungen sind aber weder kürzer noch übersichtlicher oder präziser als ganz normale Beschreibungen. Man muss daraus schließen, dass die offensichtliche Regelmäßigkeit komplexer Sprossgestaltung im Wesentlichen immer noch unverstanden ist.

2.5.1.5 Anisophyllie und Heterophyllie

Unter Anisophyllie versteht man die abwechselnde Ausbildung ungleich großer, aber sonst im wesentlichen gleich gestalteter Blätter an einem Spross. Der Unterschied kann modifikatorisch (induziert) und damit durch äussere Bedingungen verursacht sein oder genetisch fixiert sein. Unter Heterophyllie versteht man die Ausbildung verschieden gestalteter und damit in der Regel auch funktionell unterschiedlich angepasster Blätter an einem Spross.

Die Heterophyllie kann modifikatorisch (induziert) sein (Wasserblätter und Schwimmblätter bei Wasserhahnenfuss), oder sie kann genetisch fixiert sein (Wasser und Schwimmblätter an einem Knoten bei *Salvinia natans*).

2.5.1.6 Blattstellungen

Unter der Blattstellung versteht man die Verteilung oder Anordnung der Blätter relativ zueinander an der Sprossachse. Dabei ist es gleichgültig wie die Blätter gestaltet sind und ob alle gleich gestaltet sind oder nicht. Steht an jedem Knoten nur ein einziges Blatt, ist die Blattstellung wechselständig. Wechselständige Blätter können zerstreut oder in senkrechten Blattzeilen (Orthostichen) angeordnet sein. Nach der Zahl der senkrechten Zeilen unterscheidet man distiche, tristische, tetrastiche etc. Anordnung. Falls die Orthostichen leicht verdreht sind, wird dies durch die Vorsilbe "spiro"- vermerkt (z.B. spirodistich).

Stehen zwei oder mehr Blätter an einem Knoten, so ist die Blattstellung wirtelig oder quirlig. Bei Wirteln aus zwei Blättern benutzt man im vegetativen Bereich die Begriffe gegenständig oder kreuzgegenständig, da die weiter unten erläuterten Blattstellungsregeln eine andere Stellung nicht zulassen. Wenn vegetative Blätter wechselständig angeordnet sind, aber zu einer wirtelartigen Gruppe zusammengerückt sind, spricht man von scheinwirtelig. Zur Verbesserung der Lichtausbeute kann die Blattfläche durch Wachstums- oder Turgorbewegungen im Stielbereich anders orientiert werden (z.B. an waagrecht orientierten Zweigen der Tanne oder an Kriechsprossen von *Lysimachia nummularia* L.). Zur Ermittlung der Blattstellung ist daher die Insertionsstelle der Blattstiele heranzuziehen (Abb. 15).

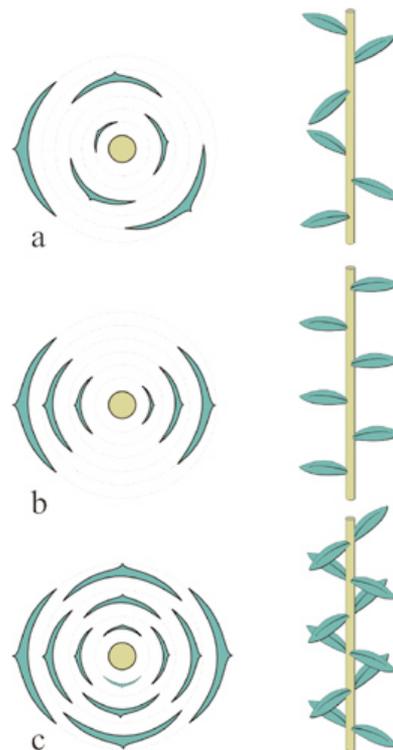


Abb. 15: Verschiedene Blattstellungs-Typen: a,b wechselständig, a zerstreut, b distich; c kreuzgegenständig (=dekussiert).

2.5.1.7 Blattanordnungen

Unter der Blattanordnung versteht man die Verteilung und Anordnung der Blätter längs der Sprossachse. Wenn die unteren Internodien alle kurz gestaucht sind, rücken die Blätter zu einer dem Boden auf liegenden Rosette zusammen und werden als grundständig bezeichnet. Bei einer Rosettenpflanze sind alle Laubblätter grundständig, d.h. zu einer grundständigen Rosette zusammengedrückt, die Pflanze besteht sonst nur noch aus der Blüte, oder aus dem Blütenstand mit blattlosem Schaft und reduzierten Hochblättern (z.B. *Primula elatior* L.). Bei der Halbrosettenpflanze kommen außer grundständigen Laubblättern auch noch Stängelblätter vor, die allmählich in die reduzierten Hochblätter des Blütenstandes übergehen. Manchmal sind die Laubblätter aber auch am distalen Ende des Sprosses rosettenartig gehäuft so dass ein palmenartiger Habitus entsteht. Dies nennt man schopfartige Anordnung.

2.5.1.8 Blattstellungsregeln

Vom Apikalmeristem und von jeder vorhandenen Blattanlage geht nach der gängigen Vorstellung ein Hemmfeld aus, das verhindert, dass in seiner unmittelbaren Umgebung eine neue Blattanlage entsteht. Das nächste Blatt entwickelt sich somit in einer maximalen Distanz zu allen anderen Blattanlagen und zum Apikalmeristem. Wie Sitte (19xx) gezeigt hat, kann man alle Blattstellungen als das Resultat hexagonal dichtester Kugelpackungen auffassen. Ob die Hemmfelder tatsächlich kreisförmig sind oder eine andere Form haben ist allerdings völlig unbekannt. Nicht einmal der Hemmstoff ist bekannt und es kann sein, dass es sich nicht um eine lokale Hemmung an den Stellen handelt, an denen nichts entsteht, sondern um eine Förderung an den Stellen, an denen eine Blattanlage gebildet wird. Beides läuft morphologisch zwar auf dasselbe hinaus, die physiologischen Regelmechanismen und die Transportrichtungen morphogener Stoffe wären jedoch grundverschieden. Obwohl es der Pflanzenphysiologie bisher nicht gelungen ist, die stoffliche Basis für diese morphogenetischen Felder nachzuweisen wird die Richtigkeit dieses Konzeptes allgemein angenommen, nicht zuletzt weil sich fast alle Pflanzen streng nach diesen Regeln verhalten.

Wirken auf die Stellung einer neuen Blattanlage nur die letzte vorhergehende Blattanlage und das Scheitelmeristem ein, so ergibt sich eine 1/2 Stellung (180°), weil dabei das neue Blatt den maximalen Abstand vom vorhergehenden Blatt hat. Es ergibt sich eine Anordnung der Blätter in zwei senkrecht verlaufenden Blattzeilen, sog. Orthostichen (z.B. *Aloe plicatilis*). Reicht das Hemmfeld des Blattes nicht um die ganze Sprossachse herum, so kann das folgende Blatt im Extremfall auf gleicher Höhe inserieren und es ist ein Wirtel aus zwei Blättern entstanden. Die Blätter des folgenden Zweierwirtels müssen zu denen des vorausgehenden Wirtels auf Lücke stehen, um den maximalen Abstand sowohl zu den Blatthemmfeldern als auch zum Scheitelhemmfeld zu gewährleisten. Wegen der dekussierten Anordnung entstehen am Spross so vier Orthostichen (z.B. *Crassula*, *Kalanchoe*, *Lamiaceae*).

Bei den beiden folgenden Stellungen wirken noch weitere Blätter auf die Anordnung der neuen Anlage ein. Die Hemmfelder des zweitletzten Blattes (und ggf. weiterer Blätter) drücken das neu gebildete Blatt aus der am weitesten vom vorhergehenden Blatt entfernten (180°) Position mehr oder weniger weit weg. Die $1/3$ Stellung (120° -Stellung) ist eine im vegetativen Bereich und besonders in der Blüte häufige Stellung. Es ergibt sich bei wechselständiger Blattstellung eine Anordnung der Blätter in drei Orthostichen. Sind die Blattzeilen verdreht, so ergibt sich Spirotristichie (z.B. *Pandanus*). Wirtelige Anordnung bei $1/3$ Stellung findet man bereits bei Gymnospermen (z.B. *Juniperus*), in der Blüte ist sie die häufigste Stellung bei den Monokotyledonen und kommt auch bei den Dikotyledonen vor (z.B. *Aristolochia*, *Annona*, *Magnolia*). Sie hat zur Folge, dass der folgende Wirtel auf Lücke zum vorhergehenden steht und lässt an vegetativen Achsen sechs Orthostichen erscheinen.

Die dritte wichtige Blattstellung ist die $2/5$ Stellung, die fast nur aus den Blüten der Dikotyledonen bekannt ist. Die Glieder der fünfzähligen Wirtel werden häufig nicht genau gleichzeitig angelegt und die Anlegungsfolge zeigt, dass der Winkel zwischen zwei aufeinander folgenden Blattanlagen ca. 144° beträgt. Die drei wichtigen Blattstellungen $1/2$, $1/3$, $2/5$ bilden den Anfang einer Reihe, bei der Zähler und Nenner jeweils eine Fibonacci-Reihe bilden, d.h. durch Addition der beiden vorausgehenden Glieder entstehen. Die Reihe setzt sich mit den Winkeln $3/8$, $5/13$, $8/21$ etc. fort und wird nach den Gründern der Blattstellungslehre Schimper-Braun'sche Hauptreihe genannt. Sie hat einen Grenzwert, den sog. Limitdivergenzwinkel von $137^\circ 28' 30''$. Der Limitdivergenzwinkel (Abb. 16) ist eine irrationale Zahl und teilt den Kreis nach dem Goldenen Schnitt.

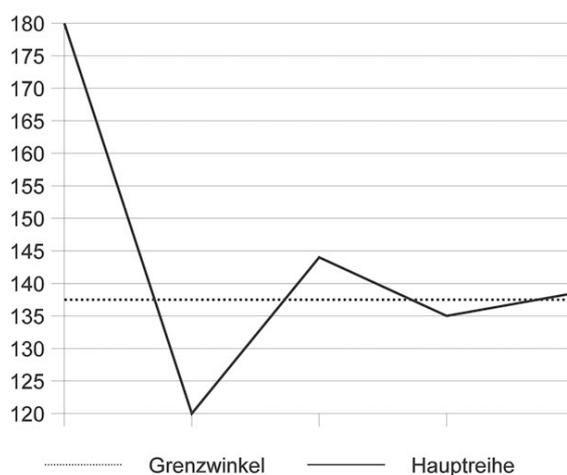


Abb. 16: Limitdivergenzwinkel. Die Blattstellung der Hauptreihe oszilliert um den Grenzwert der Limitdivergenz (gestrichelte Linie). Während die $1/2$ Stellung (180°) stark vom Grenzwert abweicht, stellen die $1/3$ und $2/5$ Stellung bereits gute Annäherungen dar. Sie sind deswegen als besonders ursprünglich einzustufen.

Bei der Anordnung nach dem Limitdivergenzwinkel kommt theoretisch kein Blatt direkt über einem anderen zu stehen. Er scheint als Blattstellungsmuster offenbar nicht selten vorzukommen. Ein nach dem Limitdivergenzwinkel konstruiertes Stellungsschema gleicht jedenfalls überraschend der Aufsicht auf einen Koniferenzapfen oder ein Kompositenköpfchen.

In einer solchen Anordnung sieht man keine senkrecht verlaufenden Blattzeilen, sondern unterschiedliche schräg verlaufende sog. Schrägzeilen oder Parastichen. Parastichen, in denen sich die einzelnen Organe berühren, nennt man Kontaktparastichen. Untersucht man jedoch vegetative Sprosse und Blüten genauer, so stellt man fest, dass $3/8$ Divergenzen oder noch höhere Divergenzen in der Praxis kaum erkannt werden können und schon die $2/5$ Stellung eine recht gute Annäherung an den Limitdivergenzwinkel darstellt. Bei der Reduzierung der Anzahl der Glieder einer Blütenhülle müssen diese der Wirtelstellung angenähert werden, da sie aus funktionellen Gründen alle etwa gleichzeitig gleich weit entwickelt sein müssen. Abb. 17 zeigt, dass die $1/3$ Stellung und die $2/5$ Stellung trotz besonders niedriger Zahl von Wirtelgliedern eine gute Annäherung an die zerstreute Stellung mit Limitdivergenz zeigen.

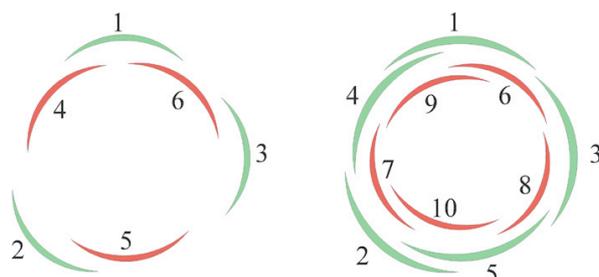


Abb. 17: Diagramme zum Limitdivergenzwinkel. Dreizähliges und fünfzähliges Diagramm, konstruiert auf der Basis des Limitdivergenzwinkels. Die Annäherung an ein Liliaceendiagramm oder ein Rosaceendiagramm erscheint relativ gut und zeigt, dass solche Diagramme leicht aus der zerstreuten Anordnung abgeleitet werden können.

Blüten mit vierzähligen Wirteln müssen demgegenüber als stärker abgeleitet betrachtet werden und können entweder durch Kondensation von aufeinander folgenden Zweierwirteln oder (vermutlich häufiger) durch Verlust eines Gliedes in einer fünfzähligen Blüte oder durch Verlust von zwei Gliedern in einer sechszähligen Anordnung gebildet werden. Die Reduktion von fünfzähligen auf vierzählige Blüten setzt dabei notwendigerweise zygomorphe Blüten mit Übergangsbildungen durch Verwachsungen zweier Blattorgane oder mit Reduktion eines einzelnen Blütenorganes voraus. Für den Fall wirteliger Blattstellungen und gleich großer Blattanlagen lassen sich aus dem Hemmfeldkonzept zwei einfache Stellungsgesetze ableiten, die Alternanzregel und die Äquidistanzregel, weil sie vor allem für die Analyse von Blütendiagrammen von entscheidender Bedeutung sind.

2.5.1.9 Anatomie des Sprosses

2.5.1.9.1 Spaltöffnungen

Spaltöffnungen kommen am Blatt ebenso wie an der Sprossachse der Samenpflanzen vor. Da sie auch an den blattlosen Moossporophyten vorkommen, können sie nicht als spezifische Struktur von Blättern betrachtet werden. Da Spaltöffnungen den Wurzeln grundsätzlich fehlen, aber überall in der Epidermis des Sprosses vorkommen können, sollen sie hier im Abschnitt Spross behandelt werden, obwohl sie nach gängiger Praxis meist im Kapitel Blätter behandelt und in den botanischen Grundpraktika am Beispiel von Blättern eingeführt werden.

Spaltöffnungen entstehen durch festgelegte Teilungsschritte aus bestimmten Zellen der Epidermis. Diese durchlaufen noch einige wenige Teilungsschritte und können die Bildung gleichartiger Bildungen in ihrer Umgebung verhindern (Hemmfelder). Sie sind damit typische Meristemoide. Spaltöffnungen können sehr verschieden aussehen. Selbst bei gleich aussehenden Spaltöffnungen kann die Teilungsabfolge, die zu ihrer Bildung führt bei verschiedenen Arten verschieden sein. Man kann deswegen Spaltöffnungen sowohl nach ihrem Aussehen (morphologische Typen) als auch nach ihrer Entstehungsweise (ontogenetische Typen) klassifizieren. Spaltöffnungen sind oft von Zellen umgeben, die sich in Form und Größe von den übrigen Epidermiszellen deutlich unterscheiden und die als Nebenzellen bezeichnet werden.

Immer dann, wenn zur Pflanzenbestimmung keine anderen Merkmale vorliegen, sind Spaltöffnungen besonders wichtig. Das kann bei der Bestimmung von fossilen Blattresten in der Palaeobotanik, bei der Unterscheidung von *Cannabis* und Pfefferminztee in der Kriminalistik oder nach Vergiftungsfällen bei der Bestimmung der Giftpflanze anhand von Resten des Mageninhaltes von Bedeutung sein. Die Bezeichnungen der morphologischen Typen enden immer auf "-cytisch" oder werden nach einer Pflanzengruppe benannt, die den Typ in charakteristischer Weise zeigt. Die vier wichtigsten Typen sind der anemocytische Typ (=Ranunculaceen-Typ), der anisocytische Typ (=Cruziferen-Typ), der paracytische Typ (=Rubiaceen-Typ) und der diacytische Typ (=Caryophyllaceen-Typ).

Beim anemocytischen Typ sind die den Schließzellen benachbarten Zellen nicht von den übrigen Epidermiszellen verschieden, typische Nebenzellen fehlen. Der anisocytische Typ weist drei Nebenzellen auf, von denen eine deutlich kleiner als die beiden anderen ist. Dieses Muster entsteht durch drei in charakteristischer Weise aufeinander folgende Teilungsschritte vor Bildung der Schließzellen. Beim paracytischen Typ liegen parallel zu den Schließzellen auf beiden Seiten eine oder mehrere Nebenzellen. Beim diacytischen Typ ist die Spaltöffnung von zwei Nebenzellen so umgeben, dass die Nebenzellen gekreuzt zu den Schließzellen orientiert sind. Der staurocytische Typ hat vier Nebenzellen, wobei zwei der Trennwände als Fortsetzung der Spaltöffnung erscheinen. Beim actinocytischen Typ sind zahlreiche (mehr als vier) Nebenzellen sternförmig um die Schließzellen herum angeordnet, beim cyclocytischen Typ bilden sie einen einfachen Kreis um die Schließzellen und beim amphicyclocytischen Typ mehrere Kreise aus jeweils mehr als vier Zellen. Beim pericytischen Typ "schwimmen" die Schließzellen frei in einer einzigen großen Nebenzelle, was sehr ungewöhnlich ist. Beim desmocytischen Typ erscheinen die Schließzellen an einer Wand der einzigen umgebenden Nebenzelle quasi aufgehängt.

Insgesamt gibt es 31 verschiedene "-cytische" Typen, von denen manche auf bestimmte Gruppen beschränkt sind. So kommen der desmocytische und der pericytische Typ ausschließlich bei Farnen vor. Manche Arten weisen nur einen Typ von Spaltöffnungen auf, andere mehrere verschiedene auf einem Blatt oder auf verschiedenen Blättern einer Blattfolge oder verschiedene an Blatt und Sprossachse. Bei den ontogenetischen Typen wird als Startpunkt der Betrachtung die erste inaequale Teilung in der Epidermis angenommen. Die kleinere der beiden Zellen ist die Stomaintiale. Entstehen aus dieser Intiale die Schließzelle und alle an die Schließzelle grenzenden Zellen, so ist die Spaltöffnung mesogen (= syndetocheil), entstehen die an die Schließzellen grenzenden Zellen teilweise aus der Spaltöffnungsinitialen und teilweise aus anderen Zellen, so ist die Spaltöffnung mesoperigen.

Entsteht keine der an die Schließzellen angrenzenden Zellen aus der Spaltöffnungsinitialen, so ist die Spaltöffnung perigen (= haplocheil). Nach Größenverhältnis und Entstehungsweise der aus der Spaltöffnungsinitialen entstehenden Nebenzellen können viele verschiedene ontogenetische Typen unterschieden werden. Derselbe morphologische Typ kann auf unterschiedlichem morphogentischem Weg entstehen, so dass unter Einbeziehung der Morphogenie eine bessere Unterscheidung und systematische Gruppierung möglich ist, als alleine mit den morphologischen Typen.

2.5.2 Die Blüte

2.5.2.1 Definition der Blüte

Eine Blüte ist ein unverzweigter, gestauchter Spross der nach der Bildung von Hüllblättern (Kelch- und Kronblättern) zuletzt Staubgefäße und Karpelle ausgliedert und sein Wachstum damit einstellt. Dabei können einzelne oder mehrere dieser Bestandteile fehlen, die Reihenfolge kann aber nie umgekehrt werden. Sporophylle dürfen nur fehlen (sterile Blüten), wenn durch Übergänge die Übereinstimmung mit fertilen Blüten sicher nachweisbar ist. Diese Definition trifft auch auf die Sporophyllstände mancher Bärlappe und Gymnospermen zu. In der Praxis wird der Begriff "Blüte" allerdings nur innerhalb der Angiospermen verwendet, die deswegen auch als Blütenpflanzen bezeichnet werden.

2.5.2.2 Bestandteile der Blüte

2.5.2.2.1 Die Blütenhülle

Die Blütenhülle (Perianth) ist meist in die außen stehenden Kelchblätter (Sepalen, sing. das Sepalum) und die nach innen folgenden Kronblätter (Petalen, sing. das Petalum) gegliedert. Der Kelch ist zwar häufig grün und hat vorwiegend Schutzfunktion und die Krone ist vielfach gefärbt und hat Schaufunktion, für die Definition ist jedoch nur wesentlich, dass die Blütenhülle zwei deutlich verschiedene Zonen oder Kreise aufweist. Auch die Kelchblätter können auffallend gefärbt sein und Schaufunktion haben, ein bekanntes Beispiel hierfür sind die Blüten der Fuchsien. Sind alle Perianthblätter gleich gestaltet, so spricht man von einem Perigon und bezeichnet die einzelnen Glieder als Tepalen (sing. das Tepalum). Sind die einzelnen Petalen miteinander verwachsen, so wird die Krone als sympetal bezeichnet, sind sie frei, so ist die Krone choripetal. Für den Kelch gibt es die analog gebildeten Begriffe synsepal und chorisepal, die allerdings seltener gebraucht werden. Kelch und Krone können auch so miteinander verwachsen, dass die freien Endabschnitte auf einer sog. Kelch-Kron-Röhre inserieren.

Die Kelch-Kron-Röhre wird auch als Hypanthium bezeichnet (Beispiel *Oenothera*). Manche Kelch-Kronröhren werden auch als Achsenbecher bezeichnet. Das gilt insbesondere, wenn diese grün sind, oder wenn auch noch die Filamente der Staubgefäße mit einbezogen sind, so dass eine Kelch-Kron-Staubgefäß-Röhre vorliegt.

2.5.2.2.2 Das Androeceum

Der mit Stamina (Staubgefäßen) besetzte Bereich der Blüte ist der männliche Abschnitt der Blüte und wird Androeceum genannt. In den meisten Fällen stehen die Stamina an den Stellen, an denen man nach den Blattstellungsregeln ein Blatt erwarten würde. Man homologisiert sie deswegen meist mit Blättern und bezeichnet sie auch als Staubblätter. Manchmal steht an Stellen, an denen nach den Blattstellungsregeln nur ein einziges Stamen zu erwarten wäre ein ganzes Bündel von Stamen. Solche Bündel entstehen ontogenetisch(!) immer sekundär durch nachträgliche Aufspaltung (Dédoublement) aus einer einzigen Anlage (zur phylogenetischen Interpretation siehe unten). Man spricht in diesem Fall von sekundärer Polyandrie. Auch bei anderen Ausgliederungsfolgen spricht man von sekundärer Polyandrie, wenn zahlreiche Staubgefäße gebildet werden und die Anlegungsfolge nicht den Blattstellungsregeln entspricht. Bei der primären Polyandrie entsteht jedes der zahlreichen Staubgefäße aus einer eigenen, nach den Blattstellungsregeln gebildeten Staubgefäßanlage. Die jüngeren Anlagen werden deshalb immer weiter zur Mitte der Blüte hin (zentripetal) gebildet.

Obwohl heute vielfach das einzelne Staubgefäß der Angiospermen einem Blatt homologisiert wird, gibt es dafür andere Hypothesen, die unter phylogenetischen Gesichtspunkten mindestens ebenso interessant sind, wie die Blatthypothese. Das einzelne Stamen besteht aus dem Filament (Staubfaden) und einer verdickten Anthere. Diese ist in der Regel in zwei Theken aufgliedert, welche durch das Konnektiv verbunden sind. Jede Theke besteht im typischen Fall aus zwei Pollensäcken (Sporangien). Eine solche Anthere ist bithecat und tetrasporangiat (Abb. 18).

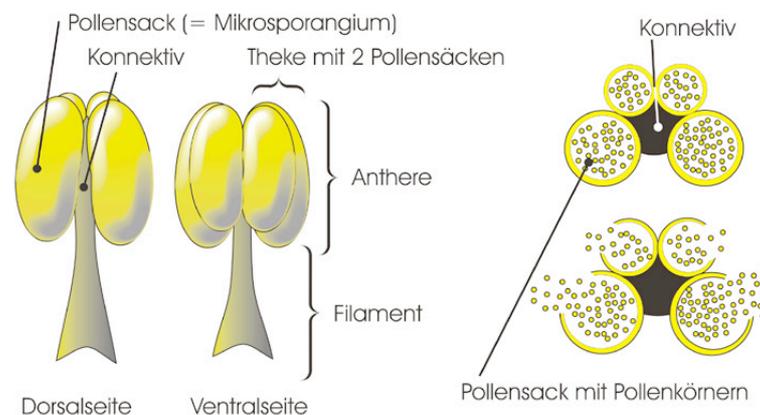


Abb. 18: Staubblätter der Angiospermen. Typisches Angiospermenstaubblatt mit zwei Theken und vier Pollensäcken (bithecat-tetra-sporangiat) und Öffnung durch je einen Längsschlitz.

Es kann aber auch eine Theke fehlen, das Stamen ist dann monothekat und bisporangiat. Ein bisporangiates Stamen kann aber auch zustande kommen, wenn von jeder Theke eines bisporangiaten Stamen ein Pollensack fehlt. Die Orientierung des Stamens in der Blüte und die Anheftung am Filament kann sehr unterschiedlich sein und ist für die Bestäubungsbiologie von erheblicher Bedeutung. Die Theken können nach aussen orientiert sein und das Filament setzt dann nach innen (dem Gynoeceum zugewandt) am Konnektiv an. Diese Orientierung wird ventrifix oder extrors genannt.

Sind die Theken dagegen nach innen gewandt und setzt das Filament auf der vom Gynoeceum abgewandten Seite am Konnektiv an, so wird die Anheftung als dorsifix oder intrors bezeichnet. Die Anheftung kann auch an der Basis des Konnektives erfolgen und wird dann basifix genannt. Ist die Anheftung leicht beweglich, so sind die Antheren versatil. Es gibt eine ganze Reihe von blütenbiologisch bedeutsamen Sonderbildungen der Antheren.

Im Querschnitt ist der Aufbau des typischen Angiospermenstaubblattes am besten zu erkennen. Unter der Epidermis der Sporangienwand liegt eine Schicht mit radial verlaufenden Wandverstärkungen, die Faserschicht oder das Endothecium. Darunter liegt die Schwundschicht, die bei der Pollenreife meist verschwunden ist (Name!), aber auch durch perikline Teilungen mehrschichtig werden kann, wobei diese Schichten dann als Zwischenschichten bezeichnet werden. Die innerste Wandschicht des Mikrosporangiums ist das Tapetum. Das Tapetum kann als sekretorische Schicht (Sekretionstapetum) erhalten bleiben, oder als Plasmodium zwischen die sich entwickelnden Mikrosporen einwandern (amöboides oder plasmodiales Tapetum). Mikrosporangien, die wie hier auch zum Zeitpunkt der Mikrosporenausbreitung einen mehrschichtigen Wandaufbau zeigen, nennt man Eusporangien bzw. eusporangiat. Die Pollenkörner gehen alle auf eine einzige Zelle zurück, die als primäre Archesporzelle bezeichnet wird. Aus dieser entwickelt sich durch mitotische Teilungen das primäre Archespor. Machen die Archesporzellen keine weiteren mitotischen Teilungen mehr durch, so werden sie als Pollenmutterzellen bezeichnet, da aus ihnen durch Meiose direkt die Pollenkörner hervorgehen. Pro Sporangium liegt also eine einzige primäre Archesporzelle vor. Das Sporangium kann auch nicht nachträglich durch sterile Zellen unterteilt werden. Bei septierten Sporangien liegen von vornherein mehrere, durch steril bleibende Zellen voneinander getrennte, primäre Archesporzellen vor.

Der Pollen wird aus den Pollensäcken im Allgemeinen durch einen Längsriss entlassen, seltener kommen Poren (porizide Antheren, z.B. *Ericaceen*) oder klappenartige Deckel (z.B. Lorbeergewächse) vor. Im Zusammenhang mit spezialisierten Bestäubungsmechanismen können auch Pollenpakete gebildet werden, in denen viele Pollenkörner zusammengeklebt als sog. Massulae (z.B. *Mimosaceae*) von Tieren verbreitet werden. In manchen stark abgeleiteten Familien werden alle Pollenkörner einer Anthere zu einem Paket verbunden (Pollinium z.B. *Asclepiadaceae*) und als Einheit übertragen. Bei den Orchideen besteht die übertragene Einheit noch zusätzlich aus einem Stielchen und einer von der Narbe gebildeten Klebscheibe. Diese Einheit wird Pollinarium genannt. Sterile, keinen Pollen bildende Stamen werden Staminodien genannt. Stamina können mit ihren Filamenten miteinander (Filamentröhre, z.B. *Fabaceae*) oder mit den Kronblättern kongenital verwachsen sein. Im Fall von sympetalen Kronen entsteht dann eine Kronstamen-Röhre. Stamen können untereinander entweder kongenital oder postgenital (z.B. *Campanulales* = *Synandreae*) verwachsen sein. Bei den allermeisten Angiospermen weisen die Stamina vier Sporangien auf, nur in einigen wenigen Ausnahmefällen sind in ein mehr oder weniger fleischiges Staubgefäß mehr als vier Sporangien eingesenkt. Häufiger kommt dagegen eine Reduktion auf nur zwei Sporangien vor. Dabei kann entweder von beiden Theken ein Sporangium fehlen (faciale Reduktion, oder es kann eine ganze Theke fehlen (laterale Reduktion; Abb. 19). Im letzteren Fall bildet die reduzierte Hälfte des Stamens manchmal hebelartige Fortsätze, die blütenbiologisch bedeutsam sein können (*Salvia pratensis*, Wiesensalbei).

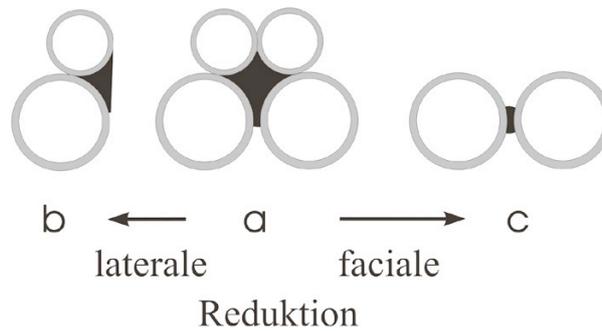


Abb. 19: Reduktion von Staubgefäßen.

Während bei den Moosen und Farnen die Sporangien einzeln stehen, sind sie bei manchen Gymnospermen zu mehreren zu einem mehr oder weniger einheitlichen Gebilde verwachsen. Ein solches Gebilde aus mehreren Sporangien wird Synangium genannt. Das typische Stamen der Angiospermen ist also ein Synangium aus vier Sporangien. Bei den Gymnospermen ist der Aufbau der Sporangien im Prinzip ähnlich wie bei den Angiospermen, die für den Öffnungsmechanismus wesentliche Schicht ist aber die Epidermis, so dass bei den Gymnospermen ein Exothecium vorliegt (einzige Ausnahme *Ginkgo* mit Endothecium!). Bei den Farnen liegt das Öffnungsgewebe immer in der Epidermis, die Gymnospermen sind in dieser Beziehung also den Farnen ähnlicher als den Angiospermen.

2.5.2.2.3 Das Gynoeceum

Der mit Karpellen besetzte Bereich ist der weibliche Abschnitt der Angiospermenblüte und wird Gynoeceum genannt. Das einzelne Karpell ist einem Blatt homolog und wird deswegen auch Fruchtblatt genannt. Es trägt im basalen Bereich (Ovar) die Plazenten mit den Samenanlagen und am distalen Ende ein rezeptives Gewebe zur Aufnahme des Pollens (Narbe). Dazwischen kann ein mehr oder weniger langer steriler Abschnitt als Griffel eingeschoben sein. Sehr oft sind mehrere Karpelle miteinander verwachsen. Die einzelnen Teile des Gynoeceums werden dann ebenfalls als Ovar, Griffel und Narbe bezeichnet. Besteht ein Gynoeceum aus nur einem Karpell, wird es als monomer bezeichnet (z.B. Fabaceen, Kirsche). Bei mehreren Karpellen werden folgende Möglichkeiten unterschieden

a) *Apokarpie* bzw. *Chorikarpie* (apokarpes bzw. chorikarpes Gynoeceum); die Karpelle sind untereinander nicht verwachsen (=frei, z.B. Ranunculaceae).

b) *Coenokarpie* (coenokarpes Gynoeceum); zwei oder mehrere Karpelle bilden ein gemeinsames kongenital verwachsenes Ovar; im Griffelbereich können die einzelnen Karpelle frei (plesiomorpher bzw. ursprünglicher Zustand) oder ebenfalls verwachsen sein. Im Narbenbereich sind die Karpelle vielfach auch bei coenokarpen Gynoeceen frei, die Anzahl der Karpelle kann dann leicht durch Abzählen der Narbenlappen ermittelt werden. Bei der Coenokarpie unterscheidet man zwei Formen:

- *Synkarpie* (synkarpes oder coeno-synkarpes Gynoeceum) liegt vor, wenn der Fruchtknoten durch echte Scheidewände (die Scheidewände oder Septen sind die verwachsenen Flanken benachbarter Karpelle) vollständig gefächert ist. Die Samenanlagen stehen dann zentralwinkelständig.

- *Parakarpie* (parakarpes oder coeno-parakarpes Gynoeceum) liegt vor, wenn die Karpelle mit ihren Rändern verwachsen sind und eine einheitliche, nicht gefächerte Ovarhöhle umschliessen. Ein parakarpes Gynoeceum kann sekundär durch falsche Scheidewände (Wucherungen der Plazenten) septiert werden.

Zwischen der synkarpen und der parakarpen Ausbildung gibt es Übergänge. Vielfach sind die Karpelle im basalen Bereich synkarp, weiter distal dagegen parakarp verwachsen (unvollständige Septierung). Die Samen entstehen bei Angiospermen stets aus im Fruchtknoten eingeschlossenen Samenanlagen. Als Fruchtknoten wird bei freien Karpellen meist das einzelne Karpell bezeichnet, bei verwachsenen Karpellen dagegen das gesamte Gynoeceum. Die Samenanlagen stehen dabei mit einem Stielchen (Funiculus) auf Plazenten. Die Plazenten befinden sich relativ zum einzelnen Fruchtblatt entweder auf der Fläche (laminale Plazentation) oder am Rand (marginale Plazentation).

Relativ zu einem verwachsenen Fruchtknoten aus mehreren Karpellen können sie an der Wand des Fruchtknotens (parietale Plazentation), an einer Zentralplazenta in der Mitte des Fruchtknotens (zentrale Plazentation) oder in der Mitte eines gefächerten Fruchtknotens (zentralwinkelständige Plazentation) stehen. In der Blüte ist dies oft nicht leicht festzustellen und man begnügt sich dann mit einer einfachen topografischen Angabe der Plazentation wie oben (apikal), unten (basal) oder in der Mitte (axil) der Frucht. Letzteres umfasst sowohl zentrale als auch zentralwinkelständige Plazentation, apikal und basal haben dagegen keine terminologische Entsprechung. Normalerweise stehen die übrigen Blütenorgane an der Basis des Fruchtknotens (unter dem Fruchtknoten), die Blüte ist dann hypogyn bzw. der Fruchtknoten oberständig (Abb. 20).

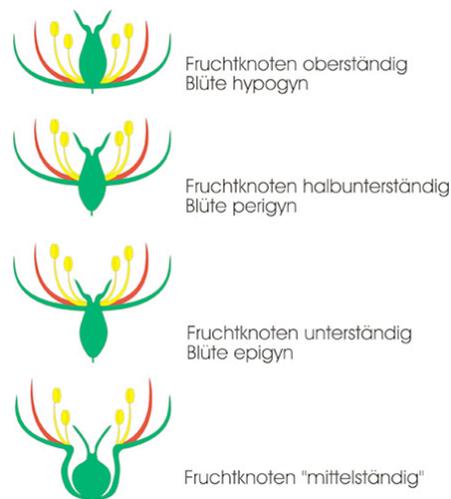


Abb. 20: Stellungstypen von Fruchtknoten. Anordnung von Blütenorganen und Gynoeceum. Der "mittelständige" Fruchtknoten ist eine Eigenheit der deutschsprachigen Literatur und sollte besser als oberständig bezeichnet werden.

Inserieren die übrigen Blütenorgane distal am Fruchtknoten, so liegt eine epigyne Blüte bzw. ein unterständiger Fruchtknoten vor. Stehen die übrigen Blütenorgane außen am Fruchtknoten etwa in der Äquatorialebene, so liegt eine perigyne Blüte bzw. ein halbunterständiger Fruchtknoten vor. Ein unterständiger oder halbunterständiger Fruchtknoten entsteht, wenn Blütenhülle, Androeceum und Gynoeceum mit ihren basalen Abschnitten zu einem röhrenartigen Abschnitt verwachsen. Ein mittelständiger Fruchtknoten ist nicht etwa intermediär zwischen ober- und unterständig (das wäre halbunterständig), sondern der (oberständige) Fruchtknoten ist von einem Becher umgeben, der als Verwachsungsprodukt von Kelch, Kron- und Staubblattbasen aufgefasst werden kann (z.B. Süßkirsche).

2.5.2.3 Die Frucht

Nach der Befruchtung der Samenanlagen entwickelt sich die Frucht. Manchmal sind an der Fruchtbildung neben dem Gynoeceum auch andere Blütenorgane (z.B. die Blütenachse bei der Erdbeere oder das Perigon bei der Maulbeere) beteiligt. Daraus ergibt sich die Definition "Frucht = Blüte der Angiospermen zum Zeitpunkt der Samenreife". In den meisten Fällen bildet allein das Gynoeceum die Frucht. Bei apokarpen Früchten wird die Karpellwand welche die Samen umgibt Perikarp genannt. Bei synkarpen Früchten wird der Begriff Perikarp dagegen auf alle Gewebe bezogen, welche die Samen umgeben, ganz gleich ob es sich von Karpellen oder der Blütenachse herleitet. Das Perikarp ist meist deutlich dreischichtig aus einem Exokarp, einem Mesokarp und einem Endokarp aufgebaut.

Neben der weit verbreiteten Definition "Frucht = Blüte im Zustand der Samenreife" wird nicht selten auch die Summe aller Karpelle eines Angiospermengynoeceums im Zustand der Samenreife als Frucht bezeichnet. Widersprüche zwischen beiden Definitionen ergeben sich nur dann, wenn neben dem Gynoeceum weitere Blütenteile maßgeblich am Aufbau der Frucht beteiligt sind. Dies ist z.B. bei der Erdbeere, aber auch bei allen unterständigen Gynoeceen der Fall. Nach der ersten Definition ist die Erdbeere eine Frucht, nach der zweiten Definition eine "Scheinfrucht", weil der wesentliche Teil der Frucht nicht von den Karpellen, sondern von der Blütenachse gebildet wird. Hier soll an der Definition "Frucht = Blüte im Zustand der Samenreife" festgehalten werden, "Scheinfrüchte" werden also im hier vorgestellten Begriffssystem nicht vorkommen.

2.5.2.4 Überblick über die wichtigsten Fruchttypen

Zur Blütezeit sind die Samenanlagen der Angiospermen einzeln oder zu vielen gemeinsam in einem Fruchtknoten eingeschlossen (Bedecktsamer). Für die Vermehrung und Ausbreitung und zur Vermeidung von Konkurrenz zwischen den jungen Keimlingen ist es jedoch wichtig, dass die Samen vor ihrer Keimung räumlich getrennt werden. Der einfachste Weg, dies zu erreichen, ist die Öffnung der einzelnen Karpelle zur Zeit der Samenreife, wie sie bei den ursprünglichen Angiospermen anzutreffen ist. Eine zunehmende Synorganisation von Frucht und eventuell sogar noch weiteren Blütenteilen im Dienst der Ausbreitung zeichnet stärker abgeleitete Verwandtschaftskreise aus.

Auf einer zweiten Stufe sind es mehrere unverwachsene oder verwachsene Karpelle, welche gemeinsam die Ausbreitung der Samen fördern. In stärker abgeleiteten Verwandtschaftskreisen treten andere Strukturen der ehemaligen Blüte oder sogar der Blütenstände zu einer funktionellen Einheit zusammen. Fruchtsysteme können entweder nach morphologischen oder nach funktionellen Kriterien entwickelt werden. Das hier vorgestellte morphologische System wird ergänzt durch ein funktionelles System. Da sich die Frucht aus der Blüte entwickelt, ist es sinnvoll, die morphologischen Grundtypen des Gynoeceums zur Blütezeit zu übernehmen. Es werden apokarpe Früchte den coenokarpen gegenübergestellt, eine apokarpe Frucht entwickelt sich dabei immer aus einem apokarpen Gynoeceum, eine coenokarpe Frucht immer aus einem coenokarpen Gynoeceum:

Apokarpe Früchte

a) Frucht besteht aus mehreren untereinander nicht verwachsenen (freien) Karpellen (= Sammelfrucht):

- *Sammelbalgfrucht* (z.B. *Paeonia*; Pfingstrose): Karpellöffnung entlang der Bauchnaht, das einzelne Karpell (Teilfrucht) kann als Balg bezeichnet werden.

- *Sammelnussfrucht* (z.B. *Geum*; Nelkenwurz): Perikarp der Karpelle hart, trocken, öffnet sich nicht, das einzelne Karpell (Teilfrucht) wird als Nüsschen oder Nuss bezeichnet.

Sonderformen: Das Achsengewebe kann nach der Blütezeit stark anschwellen und fleischig werden (z.B. Erdbeere, die einzelnen Karpelle sind dagegen in ihrer Größe stark reduziert und die Lockwirkung für das ausbreitende Tier geht nicht mehr von den Karpellen aus. Statt einer kegelförmigen Achse kann auch eine becherförmig eingesenkte fleischige Blütenachse auftreten (Hagebutte).

- *Sammelsteinfrucht* (z.B. *Rubus*; Himbeere, Brombeere): Die einzelnen Karpelle bilden ein dünnes Exokarp, ein fleischiges Mesokarp und ein hartes Endokarp ("Steinkern"). Sie sitzen auf der trockenen Fruchtachse, das einzelne Karpell (Teilfrucht) wird als Steinfrucht bezeichnet, obwohl es sich nur um Teilfrüchte handelt.

b) Frucht besteht aus einem (und damit auch freien) Karpell:

- *Balg* (z.B. *Consolida*; Rittersporn): Karpellöffnung entlang der Bauchnaht.

- *Hülse* (Frucht der meisten "Hülsenfrüchtler" Fabales, z.B. Bohne, Erbse, Linse): Karpellöffnung längs der ganzen Bauch- und Rückennaht.

- *Beere* (z.B. *Actaea*; Christophskraut): Karpellwand fleischig.

- *Steinfrucht* (z.B. *Prunus*; Kirsche) Endokarp hart, Mesokarp fleischig Exokarp häutig.

Coenokarpe Früchte

Besteht eine Frucht aus mehreren, verwachsenen Karpellen, sind fast alle o.g. Fruchttypen ebenfalls möglich. Hinzu kommt jedoch ein weit verbreiteter Fruchttyp, die Kapsel:

- *Beere* (z.B. *Ribes*; Johannisbeere): Das Perikarp aller verwachsenen Karpelle ist fleischig; Frucht öffnet sich nicht.

- *Steinfrucht* (z.B. *Sambucus*; Holunder, Kokos"nuss", Wal"nuss"): Endokarp der Karpelle hart, Mesokarp fleischig (seltener faserig wie bei der Kokosnuss), Exokarp häutig; Frucht öffnet sich nicht.

- *Nuss* (z.B. *Corylus*; Haselnuss): Perikarp hart; Frucht öffnet sich nicht. Auch wenn sie aus mehreren Karpellen besteht, enthält sie (fast) immer nur einen Samen. Einige Sonderformen der Nuss wurden mit einem speziellen Namen belegt:

- *Karyopse*, die Frucht der *Poaceae* (Gräser): Nur die Narbenlappen des einfächrigen (pseudomonomeren) oberständigen Fruchtknotens lassen (zur Blütezeit) auf die Anzahl der beteiligten Karpelle schließen; die dünne Samenschale haftet fest an der harten Fruchtwand.
- *Achäne*, die Frucht der *Compositae* (Korbblütler): Zwei Karpelle sind zu einer einsamigen, unterständigen Nuss verwachsen.

- *Kapsel*: Mehrere verwachsene Fruchtblätter bilden einen Behälter, aus dem nach Austrocknen der Frucht die Samen durch unterschiedliche Öffnungsmechanismen entlassen werden:

- Scheidewandspaltige oder septizide Kapsel z.B. *Hypericum* (Johanniskraut): Öffnung entlang der Scheidewände zwischen den Karpellen.
- Fachspaltige, loculizide oder dorsizide Kapsel z.B. *Iris*: Öffnung entlang der Rückennähte der Karpelle.
- Porizide Kapsel z.B. *Papaver* (Mohn): Öffnung durch kleine Poren.
- Deckelkapsel z.B. *Anagallis* (Gauchheil): apikale Öffnung über die Karpellgrenzen hinweg durch einen Deckel.
- Fleischige Kapsel z.B. *Impatiens* (Springkraut), *Echallium* (Spritzgurke): Perikarp fleischig; Frucht öffnet sich (bei *Impatiens* explosionsartig), seltene Sonderform der Kapsel, in der Regel hat die Kapsel ein trockenes Perikarp.

- *Spaltfrüchte* z.B. *Apiaceae* (Doldenblütler) oder *Acer* (Ahorn): Zur Zeit der Samenreife trennen sich die Karpelle des synkarpen Gynoeceums voneinander in einkarpellige, einsamige Teilfrüchte.

- *Bruchfrüchte*: Unabhängig von der Anzahl und dem Verwachsungsgrad der Karpelle haben sich in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen Früchte entwickelt, die nicht an den morphologischen Grenzen der Karpelle in Teilfrüchte zerfallen. Einige Beispiele:

- Gliederhülse bei Vertretern der Fabales (Hülsenfrüchtler): Das Karpell zerfällt in mehrere einsamige Teilfrüchte.
- Rahmenhülse (z.B. *Entada*): Dorsal- und Ventralnaht bleiben als Rahmen stehen, die beiden abfallenden Teile des Karpells erwecken zunächst den falschen Eindruck einer zweikarpelligen Frucht.
- Gliederschote (z.B. *Raphanus*, Rettich). Optisch ähnlich wie die Gliederhülse, aber aus zwei (je nach Interpretation auch vier) Karpellen bestehend.
- Klausenfrucht (nur Lamiaceae und Boraginaceae): synkarpes Gynoeceum aus zwei Karpellen, das in jeweils vier nussartige Teilfrüchte (Klausen) zerfällt, welche je einen Samen enthalten.

2.5.2.5 Same und Samenkeimung

Bei den Spermatophyten entwickelt sich die neue Pflanze im Gegensatz zu den phylogenetisch älteren Gruppen ganz auf der Mutterpflanze. Die nur bei den Samenpflanzen vorkommende Einheit aus Samenschale (Testa), Perisperm (Nucellus, Makrosporangium), Endosperm (Makroprothallium) und Embryo wird Same genannt (Ausnahme: Apomixis!). Der Anteil der einzelnen Teile wird dabei vor allem dadurch bestimmt, wo die Reservestoffe für den Keimling gelagert sind. In manchen Gruppen werden auch Samen gebildet, bei denen der Embryo nicht aus einer befruchteten Eizelle hervorgeht, sondern in unterschiedlicher Weise aus einer Zelle des Nucellus oder des Integumentes. Genetisch betrachtet entspricht dies einer vegetativen Vermehrung, es können jedoch die für die generative Vermehrung entwickelten Ausbreitungsstrukturen verwendet werden. Diese als Apomixis bezeichnete Vermehrungsweise führt zu Klonen, die von manchen Systematikern als selbständige Taxa betrachtet werden, wenn eine Unterscheidung möglich ist.

Ein aus dem Nucellus hervorgehendes Speichergewebe wird Perisperm genannt. Das aus dem Makroprothallium hervorgehende Speichergewebe heißt Endosperm. Endosperm und Perisperm sind in selteneren Fällen gleichzeitig vorhanden. Dies ist z.B. bei der Muskatnuss der Fall. Bei der Muskatnuss liegen beide Schichten nicht als einfache Lagen übereinander, sondern sie durchdringen sich gegenseitig mit Vorwölbungen und Einbuchtungen, es entsteht ein so genanntes ruminirtes Endosperm (Abb. 21).

Die vorwiegende Speicherung von Nährstoffen im Perisperm ist offenbar relativ selten. Bei einfachen Untersuchungen ist oft nicht feststellbar, ob ein Speichergewebe Perisperm oder Endosperm ist, man spricht dann neutral von Nährgewebe. Werden die Nährstoffe bereits vor der Keimung in den Embryo hinein verlagert, so kann es sein, dass von Nucellus und Endosperm im reifen Samen nichts mehr zu erkennen ist.

Im Keimling werden Nährstoffe am häufigsten in den beiden Keimblättern deponiert. Hierfür sind die Samen der Fabaceae (z.B. Bohnen, Erbsen) und die "Walnuss" ein gutes Beispiel.

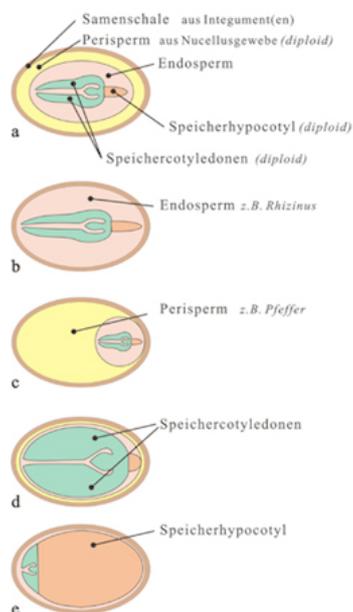


Abb. 21: Nähr-/Speichergewebe im Samen.

a) Übersicht über die möglichen Speicherorte, b-d verschiedene Beispiele, Erläuterungen siehe Text. Nur die Samenschale wird nie zur Speicherung eingesetzt.

Die beiden gehirnartig zerteilten Strukturen in der Walnuss sind die Keimblätter, die harte Schale ist der Steinkern einer Steinfrucht, so dass die Samenschale ebenfalls weitgehend reduziert sein kann. Eine Nährstoffspeicherung im Hypocotyl scheint eine große Ausnahme zu sein und kommt z.B. bei der Parannuss vor. Die Parannuss ist morphologisch aber ein Same, mehrere solcher Samen befinden sich in einer bis kindskopfgroßen Deckelkapsel. Der Ausbreitung dienen im ursprünglichen Fall die Samen, später ganze Früchte und nicht selten Früchte mit dem Blütenstandsbereich angehörenden Anhängen wie z.B. das Flugorgan bei den Früchten der Linde. Da es manchmal nicht einfach ist, zu erkennen, welche Teile oder Organe für die Ausbreitung benutzt werden, wird für Ausbreitungseinheiten gleich welchen Aufbaues der Begriff Diaspore verwendet. Diasporen können Sporen im eigentlichen Sinn, Samen, Früchte oder andere Ausbreitungseinheiten sein. Der Begriff wird allerdings in der Regel auf Ausbreitungseinheiten beschränkt, die dem Hauptzyklus angehören, also im Zusammenhang mit der sexuellen Reproduktion stehen.

Die nächste entscheidende Phase nach der Ausbreitung der Diasporen ist die Keimung und die Etablierung der Jungpflanze. Die Keimpflanze hat es umso leichter, je mehr Reservestoffe sie von der Mutterpflanze im Samen mitgebracht hat. Das nicht alle Samen so groß geworden sind wie die Seychellennuss (größter Same der Welt, wieder etwas was fälschlicherweise Nuss genannt wird), liegt daran das mit steigender Größe der Samen auch Nachteile verknüpft sind.

Die Fernausbreitung kleiner, leichter Samen ist einfacher, der Verlust von Samen die keine geeigneten Keimungsbedingungen finden oder die gefressen werden wiegt weniger stark, wenn nicht so viel in den Samen investiert wurde. Bei sehr kleinen Samen lohnt es sich für Tiere unter Umständen nicht, sie zu fressen, außerdem können sie leichter in Spalten und Ritzen des Bodens fallen wo sie geeignete Keimungsbedingungen finden und so weiter. Die Ausgestaltung der Diaspore ist daher in vielfacher Weise der Lebens- und Konkurrenzsituation der jeweiligen Art angepasst. Bei der Keimung lassen sich zwei Grundtypen unterscheiden. Bei der epigäischen Keimung dienen die Keimblätter zuerst innerhalb des Samens der Resorption der Nährstoffe und anschließend der Assimilation. Die Keimblätter sind bei dieser Art der Keimung die ersten sichtbaren, grünen Blätter der Pflanze. Bei der hypogäischen Keimung dienen die Keimblätter ausschließlich der Nährstoffresorption aus dem Nährgewebe oder als Nährstoffspeicher innerhalb der Samenschale und niemals der Assimilation. Sie verbleiben daher im Samen und die ersten photosynthetisch aktiven Blätter sind nicht die Keimblätter, sondern Primär oder Niederblätter. Nicht selten gehen den ersten flächigen Blättern mehrere schuppenförmige Niederblätter an der Keimachse voraus (siehe z.B. *Cycas*). Es ist wichtig, sich zu vergegenwärtigen, dass für die Definition von hypogäischer und epigäischer Keimung (Abb. 22) nicht die relative Lage des Samens zum Substrat wesentlich ist, sondern nur, ob die Keimblätter entfaltet werden und der Photosynthese dienen, oder ob sie nicht entfaltet im Samen verbleiben. Gerade besonders große Samen oder Früchte (Eichel, Kokosnuss) gehören dem hypogäischen Typ an, keimen in der Regel aber auf der Bodenoberfläche.

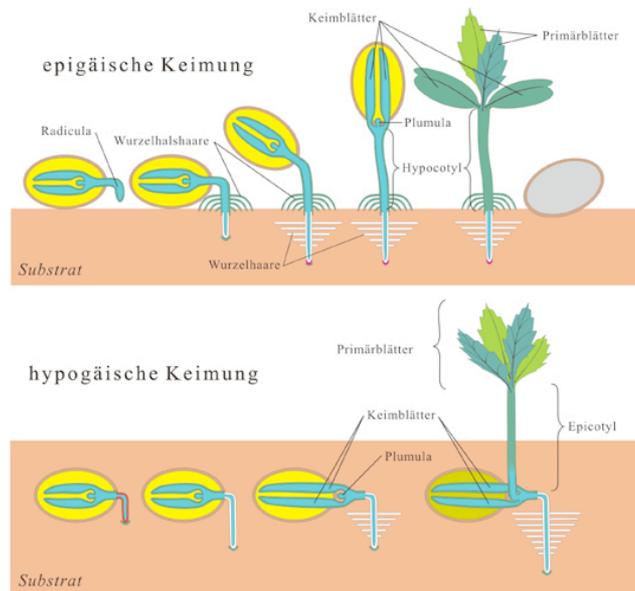


Abb. 22: Grundtypen der Keimung.

Samen mit epigäischer Keimung, die normalerweise bei der Keimung auf dem Substrat liegen, entwickeln vielfach an der austretenden Radicula Wurzelhalshaare, die der Anheftung am Substrat dienen und das Eindringen der Wurzel in das Substrat erleichtern. Arten deren Samen bei der Keimung im Boden liegen, können auf derartige Wurzelhalshaare ebenso verzichten wie Arten mit sehr schweren Samen. Der Keimungstyp ist von der Art der Nährstoffspeicherung im Samen unabhängig.

So können Arten mit epigäischer Keimung als Nährgewebe Endosperm haben (Nelkengewächse) oder Speichercotyledonen (z.B. alle Kreuzblütler, Rotbuche) aufweisen.

2.5.3 Blütendiagramme und Blütenformeln

2.5.3.1 Äquidistanz- und Alternanzregel

Ist bei wirtelig aufgebauten Blüten die Anzahl der Organe auf allen Wirteln einer Blüte gleich, so wird die Blüte als isomer bezeichnet. Treten auf den einzelnen Wirteln dagegen verschiedene Anzahlen von Organen auf, dann ist die Blüte heteromer. Bei isomeren Blüten wird die relative Anordnung der Blütenorgane zueinander durch zwei einfache Regeln beschrieben. Die Äquidistanzregel besagt, dass die Glieder eines Wirtels voneinander den selben Abstand haben, das also ein Zweierwirtel den Kreis in zwei 180° - Teile, ein Dreierwirtel in drei 120° - Teile, ein Fünferwirtel in fünf 72° - Teile unterteilt. Die Alternanzregel besagt, dass die Organe des folgenden Kreises immer auf Lücke zu den Organen des vorausgehenden Kreises stehen. Äquidistanz- und Alternanzregel sind eine logische Konsequenz aus dem Hemmfeldkonzept. Beide Regeln gelten deswegen streng genommen nur, wenn alle Anlagen der Blütenorgane ungefähr gleich groß sind. Treten starke Grössenunterschiede zwischen den Primordien aufeinander folgender Wirtel auf, so kann dies Abweichungen von der Regel (Alternanzstörungen oder Alternanzbrüche) zur Folge haben. Die bekannteste Alternanzstörung ist die Obdiplostemonie (Abb. 23).

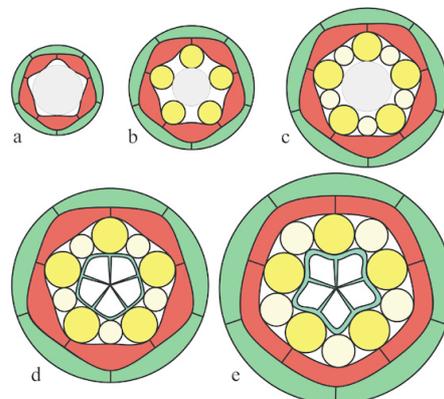


Abb. 23: Abweichungen von der Alternanzregel.

Obdiplostemonie am Beispiel der Caryophyllaceen. Die Anlegung der beiden Staubgefässkreise erfolgt nach der Alternanzregel. Der zuerst angelegte äussere Kreis hat aber größere Anlagen und reicht deshalb in Fig. c weiter zum Zentrum. Er scheint deswegen weiter innen zu stehen und die Alternanzregel zu verletzen. Dies ist aber nicht der Fall. Dagegen steht bei einigen Caryophyllaceen wie hier dargestellt das Gynoeceum nicht nach der Alternanzregel, sondern orientiert sich nach der Hemmfeldregel in die größte Lücke, die hier dann vor dem inneren Staubgefässkreis liegt. (Nach LEINS, verändert).

Dabei scheinen die beiden Staubgefäßkreise in ihrer Anordnung vertauscht, der äußere steht vor den Petalen und der innere vor den Sepalen. Betrachtet man jedoch die Ontogenie, so stellt man fest, dass die Anlegungsweise genau der Regel entspricht und zuerst der vor den Kelchblättern stehende Kreis und dann der vor den Kronblättern stehende Kreis gebildet wird. Da die Anlagen des äußeren Kreises deutlich größer sind, ragen sie jedoch weiter in das Zentrum vor und scheinen deswegen weiter innen zu stehen. In allen bisher bekannten Fällen von Obdiplostemonie erfolgt die Anlegung der Staubgefäßwirtel regelgerecht, nur die Morphologie des fertigen Zustandes täuscht einen Regelbruch vor. Allerdings steht bei manchen Caryophyllaceen die größte Lücke bei vielen Arten nicht vor dem äußeren Kreis, sondern vor dem inneren Kreis von Staubgefäßen, so dass das Gynoeceum nicht nach der Alternanzregel positioniert ist sondern die Karpelle vor den Staubgefäßen des inneren Kreises stehen. Die Alternanzregel ist zwar verletzt, das Hemmfeldkonzept, aus dem die Alternanzregel für den Spezialfall gleich großer Anlagen hergeleitet wurde, gilt jedoch offensichtlich. Auf gleiche Weise kommt der Alternanzbruch bei Fehlen des äußeren Staubblattkreises (hier am Beispiel von Mäusedorn *Ruscus aculeatus* L.) zustande (Abb. 24).

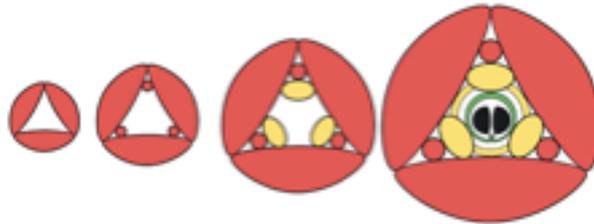


Abb. 24: Alternanzbruch bei fehlenden Antheren.

Blütenentwicklung von *Ruscus aculeatus*. Die Anlagen des äußeren Kreis von Tepalen sind viel größer als die des inneren Kreises. Bei maximalem Abstand vom Scheitel und den vorausgehenden Anlagen werden die einzigen drei Staubgefäße deswegen vor den inneren Tepalen gebildet. Die Staubgefäße bilden später eine Filamentröhre, die das einzige median hinten stehende Karpell umschließt. Die primäre Morphogenese ist für männliche und weibliche Blüten gleich, die Unterschiede ergeben sich durch Abort von Androeceum oder Gynoeceum in der Differenzierungsphase.

Dabei sind die Anlagen der äußeren Tepalen viel größer als die der inneren, und so müssen die drei Staubgefäße bei maximalem Abstand vom Scheitel vor den inneren Tepalen angelegt werden. Bei der mit *Ruscus* eng verwandten Art *Semele androgyna* (L.) KUNTH gibt es fast keine Größenunterschiede zwischen den beiden Kreisen von Tepalen. Es werden daher zwei Kreise von Staubgefäßen nach der Alternanzregel ausgebildet. Man kann deswegen annehmen, dass der äußere Kreis von Staubgefäßen in der Phylogenie durch solche Proportionsänderungen verloren gegangen ist und gibt ihn in theoretischen Diagrammen dann durch Sternchen wieder.

Durch das Prinzip, die neuen Anlagen immer in größtmöglichem Abstand vom Scheitel und von den vorausgehenden Anlagen zu entwickeln, lässt sich meist auch bei heteromeren Blüten die Anordnung von Blütenorganen sicher vorhersagen. Meistens wird dabei eine bestimmte Symmetrie (z.B. mediane Zygomorphie) durch alle Wirtel konsequent beibehalten. Diese Stellungsregeln erleichtern die vergleichende Analyse von Blütenbauplänen auch ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen mit dem Rasterelektronenmikroskop.

2.5.3.2 Symmetrie von Blüten

Blüten sind in den meisten Fällen hoch symmetrische Gebilde. Zur Beschreibung der Symmetrie- und Lageverhältnisse gibt es eine Reihe von Begriffen, die fast selbsterklärend sind, hier aber in einer Übersicht erläutert werden sollen. Die meisten Blüten sind radiärsymmetrisch oder strahlig. Die Anzahl der Symmetrieebenen ist dann durch die Anzahl der Glieder des Kronblattwirtels gegeben. Eine fünfzählige Blüte hat damit fünf Symmetrieebenen (Spiegelebenen) und ist weiterhin drehsymmetrisch, weil sie durch Drehung um 72° in sich selbst überführt werden kann. Drehsymmetrische Blüten sehen fast aus wie radiärsymmetrische Blüten. Da das einzelne Blütenblatt aber unsymmetrisch ist, gibt es in einer drehsymmetrischen Blüte keine Symmetrieebene. Drehsymmetrische Blüten haben eine Form, die an ein Windrad erinnert (z.B. *Nerium oleander*, Oleander oder *Vinca*, Immergrün). Disymmetrisch sind Blüten, durch die es nur zwei Symmetrieebenen gibt und die nur durch Drehung um 180° in sich selbst überführt werden können (z.B. *Dicentra*, tränendes Herz). Gibt es nur eine einzige Symmetrieebene und führt nur eine Drehung um 360° zu einem identischen Bild, dann ist die Blüte monosymmetrisch, zygomorph oder dorsiventral. Manche Blüten sind auch völlig asymmetrisch, es gibt keine einzige Symmetrieebene und nur eine Drehung um 360° ergibt ein identisches Bild (z.B. *Canna*, Blumenrohr).

2.5.3.3 Diagramm und Formel

Die Analyse einer Blüte wird zweckmäßigerweise in einem Blütendiagramm oder in einer Blütenformel protokolliert. Das Blütendiagramm kann dabei als ein Querschnitt durch die Blüte aufgefasst werden. Dabei wird idealisierend angenommen, dass alle Blütenorgane in ihrem wichtigsten Bereich getroffen seien, also die Karpelle im Bereich des Ovars und die Staubblätter im Bereich der Theken. Verwachsungen werden durch Verbindungslinien dargestellt. Im empirischen Diagramm werden die Verhältnisse dargestellt, wie sie tatsächlich vorliegen.

Das theoretische Diagramm enthält zusätzlich morphologische und systematische Interpretationen, z.B. zu erwartende, aber nicht vorhandene Staubblätter, Karpelle oder andere Organe. Das Blütendiagramm wird nach Möglichkeit immer nach einer Seitenblüte (d.h. einer achselständigen Blüte, der höchstens die beiden Vorblätter vorausgehen dürfen) gezeichnet. Abstammungsachse und Tragblatt ergeben ein Bezugssystem, mit dem sich beschreiben lässt, wie ein Achselspross und damit auch eine axilläre Blüte in den Bauplan der Pflanze eingefügt ist (Abb. 25). Die Ebene, die Abstammungsachse und Tragblatt symmetrisch teilt, wird Medianebene oder Mediane genannt, die Ebene die senkrecht zur Medianebene durch den Achselspross geht, ist die Transversalebene oder Transversale.

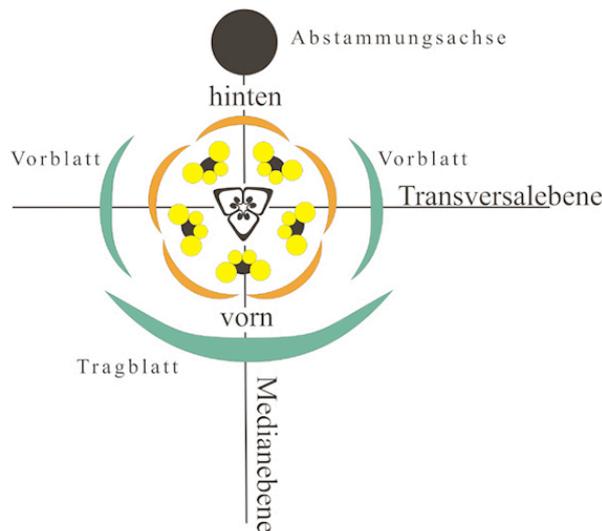


Abb. 25: Bezugssystem zur Beschreibung von Blüten. Auch wenn Tragblatt und Abstammungsachse nicht eingezeichnet sind, werden Blütendiagramme nach Möglichkeit immer in der hier wiedergegebenen Lage (Abstammungsachse oben, Tragblatt unten) dargestellt.

Fällt z.B. bei einer zygomorphen Blüte die Symmetrieebene der Blüte mit der Medianebene zusammen, so ist die Blüte median zygomorph (z.B. *Salvia*, Salbei oder *Lamium*, Taubnessel), stehen die beiden Ebenen in einem Winkel zueinander, so ist die Blüte schräg zygomorph (z.B. *Aesculus hippocastanum*, Rosskastanie). Zygomorphe Blüten, bei denen die Symmetrieebene mit der Transversalebene zusammenfällt, gibt es offenbar nicht. Werden beide Vorblätter nicht gleichzeitig angelegt, so wird das zuerst angelegte als α -Vorblatt, das andere als β -Vorblatt bezeichnet. Sind die Vorblätter unterschiedlich groß, so ist das größere, im Wachstum geförderte das + (Plus) Vorblatt, das kleinere das - (Minus) Vorblatt.

Man kann verschiedene Signaturen einführen um z.B. im Diagramm unterständige Fruchtknoten, Nektarien, Nebenkronen und ähnliches zu kennzeichnen. Verbindliche Verfahren gibt es hierzu aber nicht, und es ist in jedem Fall günstiger, die Verständlichkeit durch eine ordentliche Beschriftung zu gewährleisten als durch ein kompliziertes System von Signaturen. In den meisten Fällen ist eine eindeutige Beschreibung und Interpretation durch die Kombination von Diagramm und Blütenformel gegeben. Blütenformeln sind eine abgekürzte, noch stärker abstrahierende Darstellung von Blüten. Abkürzungen aus einem Buchstaben geben die jeweilige Organkategorie an, Zahlen die Anzahl der jeweiligen Organe.

Mehrere Wirtel einer Kategorie werden mit einem "+" verbunden (z.B. A_{3+3} ; Androeceum aus zwei Wirteln mit je drei Gliedern). Aufeinander folgende Organkategorien werden durch einen Zwischenraum getrennt, die Abfolge ist immer K-C-A-G (Kelch, Corolle = Krone, Androeceum, Gynoeceum) oder P-A-G (Perigon, Androeceum, Gynoeceum). Aufwendige Zählarbeit ist in der Regel nicht erforderlich. In den Blüten liegen entweder Wirtel aus 3 bis 5 Gliedern vor, oder es wird bei mehr als 10 Organen einer Kategorie schnell das Zeichen ∞ für "viele" verwendet, insbesondere wenn die Anzahl dazu noch variabel ist.

Beispiele für Blütenformeln:

- *Tulipa* (wie die meisten Liliaceen): * P₃₊₃ A₃₊₃ G(3)

- *Iris* (Iridaceae, theoretische Formel): * P₃₊₃ A₃₊₃₀ G(3)

- *Lamium* K(5) (C(5) A₄) G(2)

Eine Klammer (C, A) deutet dabei an, dass die Filamente mit der Krone verwachsen sind. Für Verwachsungen aufeinander folgender Kreise werden der Übersichtlichkeit häufig eckige Klammern verwendet. Eine Kelch-Kronröhre würde durch die Formel (Kx Cx) ausgedrückt. Die Formel (Kx C(x)) drückt aus, dass sich die Krone oberhalb der Kelchkronröhre in eine reine Kronröhre fortsetzt. Sekundäre Verlagerungen oder Verdrehungen werden im Blütendiagramm nicht wiedergegeben, weil sie für das Verständnis von systematischen Zusammenhängen in der Regel wenig aussagekräftig sind. So zeigt z.B. in der Orchideenblüte das so genannte Labellum bei den meisten Arten infolge einer Drehung im Bereich des unterständigen Fruchtknotens nach vorne (außen, unten) und dient als Landeplatz für die Bestäuber. Bei einigen Arten bleibt diese Drehung aus und das Labellum ist der Abstammungsachse zugewendet. Im Blütendiagramm wird das Labellum dagegen immer median hinten eingezeichnet.

2.5.4 Blütenstände

2.5.4.1 Deskriptive Aspekte

Blütentragende Verzweigungssysteme (Sprossverbände) heißen Infloreszenzen. Die Tragblätter innerhalb von Blütenständen sind oft zu Hochblättern vereinfacht (braktoöse Infloreszenzen), können aber auch laubblattartig ausgebildet sein (frondöse Infloreszenzen). Seltener sind die Tragblätter der Blüten soweit unterdrückt, dass sie an der blühenden Pflanze nicht erkennbar sind (Brassicaceae). Der Blütenstand ist meist durch eine deutliche Hemmungszone, in der die Verzweigung unterdrückt und die Blätter reduziert sind, vom vegetativen Bereich (Unterbau) getrennt. Diese Hemmungszone dient der besseren Exposition des Blütenstandes und ist später u. U. auch bei der Samenausbreitung funktionell wesentlich. Unterhalb der Hemmungszone folgt ein Bereich, in dem die Erneuerungs- oder Innovationstrieb gebildet werden. Dabei handelt es sich um diejenigen Seitentriebe, die in der Regel in der folgenden Vegetationsperiode Blütenstände bilden werden. Für Floren haben sich einige deskriptive Termini herausgebildet, die allgemein in Gebrauch sind. Bei der Traube stehen gestielte Blüten an einer unverzweigten Infloreszenz-achse.

Aus der Traube kann man durch einfache Proportionsänderungen Ähre (Reduktion der Blütenstiele), Kolben (Verdickung der Blütenstandsachse) und Köpfchen (Verkürzung und Verdickung der Blütenstandsachse) ableiten. Durch Verkürzung der Blütenstandsachse und Verlängerung der Blütenstiele wird aus der Traube eine Dolde. Mehrere Dolden können zu einer Doppeldolde zusammengezogen sein. Analog können aus Trauben Doppeltrauben, aus Köpfchen Doppelköpfchen usw. gebildet werden.

Die Ableitungen, wie sie hier beschrieben sind, sind leicht zu merken und deswegen häufig in den Glossaren zu Bestimmungsbüchern zu finden. In der Phylogenie sind Dolde, Doppeldolde und Doppeltraube meist auf ganz anderen, viel komplizierteren Wegen entstanden. Kolben können kompliziert aufgebaute thyrssische Blütenstände sein (z.B. *Typha*, Rohrkolben) und nicht einmal der Maiskolben stellt eine einfache Traube dar.

Das Köpfchen der Kompositen entspricht zwar vom Verzweigungsgrad her einer offenen Traube, bei Rhamnaceen, Cornaceen und anderen Familien treten jedoch thyrssisch gebaute Köpfchen auf. Die Begriffe Dolde, Köpfchen und Kolben bezeichnen daher keinen definierten Verzweigungsmodus, sondern nur eine habituelle Form. Die Ausbildung von Blütenständen hat für Pflanzen mehrere Vorteile. Blüten werden oft für die Bestäuber auf unverzweigte Sprossen mit reduzierter Beblätterung exponiert um die Fernwirkung zu verbessern. Da ist es dann sparsam, auf demselben Gerüst viele Blüten nacheinander zu präsentieren. Präsentiert man einen Teil der Blüten gleichzeitig, so kann auch mit sehr kleinen Blüten eine beachtliche Fernwirkung erzielt werden. Durch morphologische und physiologische Synorganisation innerhalb eines solchen Blütenstandes kann der gesamte Blütenstand den Eindruck einer einzelnen Blüte erwecken. In diesem Fall spricht man von einem Pseudanthium.

2.5.4.2 Typologie der Infloreszenzen

Leider sind die so genannten einfachen Blütenstände nicht selten phylogenetisch auf ganz verschiedenen Wegen entstanden, so dass man auf dieser Basis die Blütenstände nicht zur Ermittlung von stammesgeschichtlicher Verwandtschaft gelangen kann. Die Doppeldolde der Umbelliferen ist z.B. nicht aus einer Doppeltraube hervorgegangen. Man erhält eine solche Form immer, wenn man alle Internodien innerhalb des Blütenstandes mit Ausnahme des ersten Internodiums der Seitenachse und des letzten Internodiums vor der Blüte staucht. Köpfchenförmige Blütenstände erhält man unabhängig vom Verzweigungsmuster immer, wenn alle Internodien innerhalb des Blütenstandes gestaucht sind. Die für Verwandtschaftsanalysen wichtige typologische Infloreszenzmorphologie nimmt es deswegen mit den Begriffen genauer.

Sie unterscheidet geschlossene (monotele) Infloreszenzen, bei denen jede Achse mit einer Endblüte abschließt, und offene (polytele) Infloreszenzen, bei denen nie eine Endblüte vorkommt.

Einfachster und vielleicht auch phylogenetisch ursprünglichster Blütenstand ist die (monotele) Rispe. Einfachster polyteler Blütenstand ist die Traube. Typologisch werden auch Ähre, Kolben und Köpfchen als Traube bezeichnet, wenn ihnen dasselbe Verzweigungsmuster wie der Traube zugrunde liegt. Das ist aber selten der Fall. Die Grasähre ist eine Doppeltraube, der Maiskolben oder der Rohrkolben sind noch komplexer gebaut. Der Kolben des Aronstabes ist dagegen ebenso wie das Köpfchen der Kompositen typologisch eine Traube. Stehen anstelle der Einzelblüten in einer Traube Cymen, so bezeichnet man den Blütenstand als Thyrsus. Statt von Infloreszenzen ist häufig von Synfloreszenzen die Rede.

Durch die Verwendung des Begriffes Synfloreszenz macht man deutlich, dass man das untersuchte Aggregat von Blüten unter vergleichend morphologischen Gesichtspunkten betrachten will. Eine der wichtigsten Blüten tragenden Einheiten ist die Cyme (Abb. 26). Eine Cyme ist ein Teilblütenstand, der sich nur aus den Achseln der alleine vorhandenen Vorblätter verzweigt.

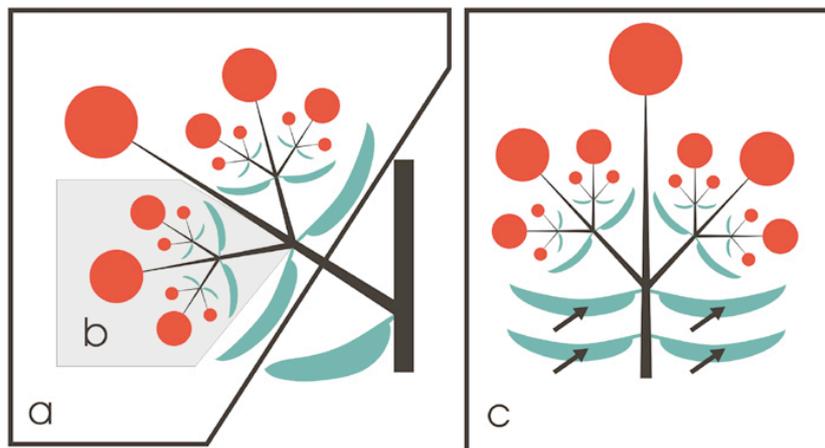


Abb. 26: Aufbau einer Cyme. Eine Cyme ist die größte Blüten tragende Einheit, innerhalb der ausschließlich Vorblätter vorkommen. Nur Kasten a) stellt daher eine Cyme dar. Kasten b) umschließt nur einen Teil einer Cyme und Kasten c) umschließt zwei Cymen, da die mit Pfeil markierten Blätter keine Vorblätter sind.

Wenn die Verzweigung aus beiden Vorblattachseln erfolgt, liegt ein Dichasium (dichasiale Cyme) vor. Wenn sie nur aus einer Vorblattachsel erfolgt, handelt es sich um ein Monochasium (monochasiale Cyme). Bei den Monochasien kann man verschiedene Formen unterscheiden, je nachdem, ob die Verzweigung jedes mal zur selben Seite hin erfolgt oder alterniert. Bei alternierender Verzweigung spricht man von Wickel (*Cincinnus*), im anderen Fall von Schraubel (*Bostryx*) (Abb. 27). Erfolgt die erste Verzweigung aus beiden Vorblattachseln und geschieht erst die Fortsetzung monochasial, liegen Doppelwickel (z.B. *Lamiaceae*) oder Doppelschraubel vor. Ist nur ein Vorblatt in adossierter Stellung vorhanden, so bildet die Cyme eine Fächer (*Rhipidium*) (Abb. 27).

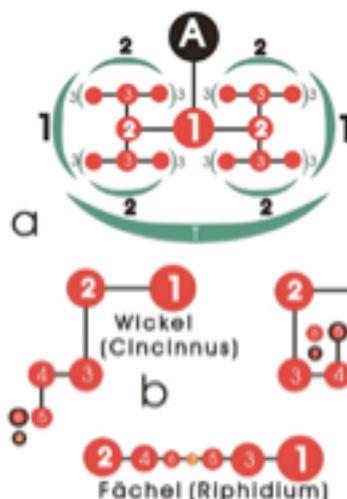


Abb. 27: Abwandlungen einer Cyme.

Die Fächer kommt wegen der dafür nötigen adossierten Stellung der Vorblätter in der Regel nur bei Monokotyledonen vor. Die Blätter sind der Übersichtlichkeit halber in b - e fortgelassen.

Kompliziert aufgebaute Blütenstände sind bei genauerer Betrachtung oft durch stereotype Wiederholung einer geringen Zahl verschiedener Grundeinheiten von Blüten aufgebaut. Sowohl der Aufbau dieser Grundeinheiten als auch die Art und Weise, wie diese zu Blütenständen zusammengefasst werden, ist nicht selten für ganze Verwandtschaftsgruppen einheitlich und typisch. Man kann den Blütenstands Aufbau deswegen erfolgreich zur Ermittlung von systematischen Zusammenhängen einsetzen.

2.5.4.2.1 Polytele Blütenstände

Am einfachsten sind die sich wiederholenden Bauelemente bei polytelen Blütenständen (solchen ohne Endblüte) zu ermitteln. Die Infloreszenzmorphologie beginnt deswegen zweckmäßigerweise mit den polytelen Blütenständen, obwohl die monotelen Blütenstände vermutlich phylogenetisch ursprünglicher sind. In einem polytelen Blütenstand sind alle Blüten Seitenblüten (d.h. sie stehen in Blattachseln und es gehen ihnen höchstens die Vorblätter an derselben Achse voraus).

Innerhalb eines polytelen Blütenstandes sucht man dann zunächst einen Teilblütenstand, der die relative Hauptachse des betrachteten Systems abschließt und der entweder nur axilläre Blüten oder nur axilläre Cymen umfasst. Dieser Abschnitt, der entweder eine Traube (Abb. 29) oder ein einfacher Thyrsus ist (Abb. 29), wird als Hauptfloreszenz bezeichnet (Abb. 28).

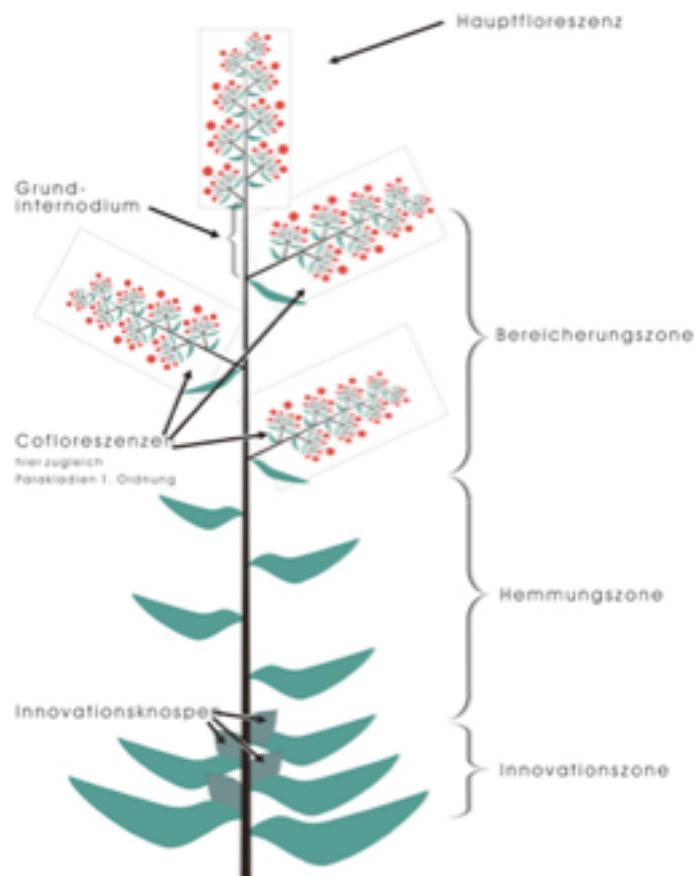


Abb. 28: Grundbegriffe der Infloreszenzmorphologie.

Die vier Floreszenzen

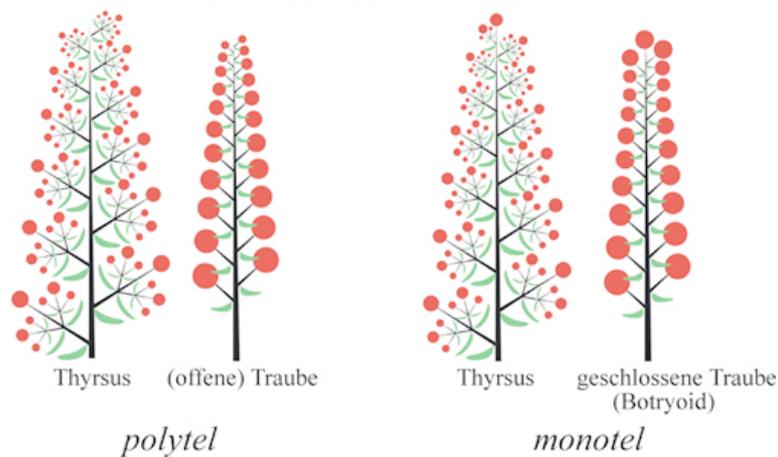


Abb. 29: Die vier Floreszenzen.

Als Thyrusus wird ein Blütenstand oder Teilblütenstand bezeichnet, innerhalb dessen nur Cyme als Untereinheiten vorkommen. Der Terminus "Traube" (lat. racemus, gr. botrys) wird normalerweise ausschließlich für den offenen Blütenstand verwendet, für die geschlossene Traube wird der Terminus "Botryoid" verwendet. Die Gestalt der vier Floreszenzen kann durch Variation der Internodienlängen innerhalb des Blütenstandes sehr unterschiedlich sein, für die Zuordnung zu den Typen ist alleine das Verzweigungsmuster maßgeblich.

Unterhalb der Hauptfloreszenz folgen meist blühende Seitentriebe, die nach Ausbildung weniger Blätter mit einem Blütenstand abschließen, der in seinem Aufbau im Prinzip mit der Hauptfloreszenz übereinstimmt (meist weicht nur die Anzahl der Blüten bzw. Cymen geringfügig ab). Diese Triebe werden Wiederholungstriebe (= Parakladien oder Bereicherungstriebe) genannt. Die Teilblütenstände, die im Aufbau mit der Hauptfloreszenz übereinstimmen, nennt man Cofloreszenzen. Das Parakladium kann in den Achseln der untersten Blätter selbst wieder Parakladien tragen.

Ein Parakladium, das nicht an der Hauptachse des Blütenstandes steht sondern seinerseits an einem Parakladium inseriert, wird als Parakladium 2.Ordnung bezeichnet. Ein Parakladium, das an einem Parakladium 2.Ordnung inseriert, ist selbst ein Parakladium 3.Ordnung u.s.w.. Die Zone der Parakladien wird Parakladienzone oder Bereicherungszone genannt. Sie wird nach unten in der Regel durch eine Zone begrenzt, in der keine seitliche Verzweigung vorkommt. Diese Zone wird Hemmungszone genannt. Zwischen der Bereicherungszone und der Hauptfloreszenz liegt ein einziges Internodium, das nicht selten besonders auffällig verlängert ist und deswegen einen besonderen Namen trägt, das Grundinternodium. Auch bei den Cofloreszenzen wird das entsprechende Internodium unterhalb der letzten Blüte oder Cyme Grundinternodium genannt. Unterhalb der gesamten Synfloreszenz liegt in der Regel die Innovationszone (Erneuerungszone). In den Blattachseln dieser Zone werden die Seitentriebe gebildet, die in der nächsten Vegetationsperiode Blütenstände bilden werden. Annuellen Pflanzen fehlt folgerichtig eine Innovationszone.

2.5.4.2.2 Monotele Blütenstände

Blütenstände, in denen irgendwo eine Endblüte vorkommt, werden als monotel bezeichnet. In der Regel schließen in einem monotelen Blütenstand alle Achsen mit Blüten ab. Der Blütenstiel (Pedicellus) hat in monotelen Blütenständen oft durch seine Länge eine besonders herausragende Stellung und wird als Endinternodium bezeichnet. In einfachen monotelen Blütenständen gibt es keine Floreszenzen, die als feste Struktureinheiten innerhalb des Blütenstandes wiederholt werden. Von den ersten Seitenachsen unter der Endblüte bis zu den letzten blütentragenden Seitentrieben oberhalb der Hemmungszone gibt es einen kontinuierlichen Übergang. Die Rispe ist ein typischer Fall eines solchen monotelen Blütenstandes (Abb. 30).

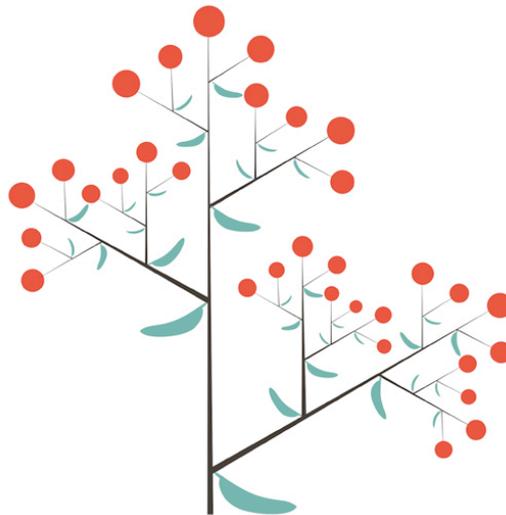


Abb. 30: Aufbau einer Rispe.

Rispe, Grundform des monotelen Blütenstandes auch innerhalb der Rispe kommen Teilblütenstände vor, die sich ausschließlich aus der Achsel von Vorblättern verzweigen und daher als Cymen bezeichnet werden können (eingerahmter Abschnitt).

Die obersten Seitentriebe in einer solchen Rispe tragen in der Regel nur eine oder zwei Blüten, die dann auch in der Achsel von Vorblättern stehen. Solche zweiblütigen oder dreiblütigen Einheiten werden als Dyaden bzw. Triaden bezeichnet. Häufig findet man aber auch in monotelen Blütenständen größere Blütenaggregate, die recht stereotyp wiederholt werden. Ein häufiger Typ ist der monotele Thyrsus, der sich in seinem Verzweigungsmuster vom polytelen Thyrsus nur durch die Endblüte unterscheidet. Oft lassen sich monoteler und polyteler Thyrsus aber auch an der Aufblühfolge innerhalb des Blütenstandes gut unterscheiden. Der polytele Typ blüht von der Basis zur Spitze auf, beim monotel Typ blüht fast immer die Endblüte vor den vorausgehenden Blüten auf, so dass wenigstens im Spitzenbereich des Blütenstandes die Aufblühfolge von der Spitze zur Basis fortschreitet.

Obwohl solche monotelen Thyrsen oft in gleicher Weise wie polytele Thyrsen als feste Baueinheiten wiederholt werden, soll nach Troll für diese Einheiten auf keinen Fall der Begriff "Floreszenz" verwendet werden. Nach Troll entspricht die Endblüte des monotelen Blütenstandes der Hauptfloreszenz des polytelen Blütenstandes.

Aus dieser Homologisierung leiten sich auch die Begriffe her (monotel = von einer einzigen Blüte abgeschlossen, polytel = von einer Gruppe von Blüten, der Hauptfloreszenz abgeschlossen). Troll hat sich damit bei monotelten Blütenständen der so praktischen Möglichkeit beraubt, größere Wiederholungseinheiten zu kennzeichnen.

2.5.5 Blütenbiologie

2.5.5.1 Blüten und Blumen

Als Blüten werden morphologische Einheiten bezeichnet, die der Blütendefinition genügen. Für die Reproduktionsbiologie sind dagegen weniger die morphologischen oder typologischen Gegebenheiten wesentlich als die funktionellen Einheiten. Die funktionelle, bestäubungsbiologische Einheit stimmt in vielen Fällen mit der morphologischen Einheit (Blüte) überein, sie kann jedoch auch eine aus vielen Blüten zusammengesetzte Einheit sein (z.B. das Köpfchen der Kompositen) oder eine einzige Blüte kann mehrere bestäubungsbiologische Einheiten umfassen (z.B. die Irisblüte). Für die bestäubungsbiologische Einheit wird der Begriff Blume verwendet. Bilden mehrere Blüten eine Blume, so liegt ein Pseudantium vor. Besteht eine Blüte aus mehreren Blumen (seltene Ausnahme, z.B. *Iris* mit 3 Blumen pro Blüte) so wird die funktionelle Einheit Meranthium genannt. Unabhängig davon, ob sie sich mit Blumen oder Blüten befasst, wird die Forschungsrichtung, die sich mit funktionellen Aspekten der Bestäubung, insbesondere mit den Wechselwirkungen mit Bestäubern befasst Blütenbiologie genannt.

In der Blütenbiologie werden die Blumentypen je nach Fragestellung nach unterschiedlichen Gesichtspunkten gegliedert. Gängige Gliederungsprinzipien richten sich nach der bestäubenden Tiergruppe, nach dem angebotenen Futter, oder nach der morphologischen Gestalt. Besondere Begriffe haben sich dafür dann eingebürgert, wenn mit der Bestäubung durch ein bestimmtes Tier oder eine Tiergruppe oder ein bestimmtes Futterangebot eine Reihe von gleichartig wiederkehrenden Baueigentümlichkeiten, ein so genanntes bestäubungsbiologisches Syndrom, verbunden ist.

3 Die Phylogenie wichtiger Merkmale

3.1 Generationswechsel als Grundlage zum Verständnis der Evolution höherer Pflanzen

3.1.1 Der Hauptzyklus

Eine der evolutiv bedeutendsten Erfindungen war die Erfindung der Sexualität. Von nun an gibt es im Lebenszyklus eines Organismus mindestens zwei unterschiedliche "Generationen". Die eine ist haploid (Haplont) und bildet früher oder später Geschlechtszellen (Gameten). Aus diesen entsteht durch Verschmelzung von zwei Zellen und nachfolgend durch Verschmelzung von deren Kernen (Karyogamie) die diploide Zygote. Die Zygote ist die erste Zelle der anderen, diploiden Generation. Die diploide Generation (Diplont) bildet irgendwann durch Reduktionsteilung haploide Meiosporen, die jeweils die erste Zelle eines neuen Haplonten darstellen. Ein Lebenszyklus oder Generationswechsel, in dem Meiose und Karyogamie durchlaufen werden, wird Hauptzyklus genannt.

Durch Variation des Anteiles der haploiden und der diploiden Generation am Zyklus entstehen drei prinzipiell verschiedene Typen, der heterophasische (antithetische, zwei-phasige), der gametische und der zygotische Generationswechsel. Den gametischen und den zygotischen Generationswechsel kann man als homophasischen (einphasigen) Generationswechsel zusammenfassen (Abb. 31).

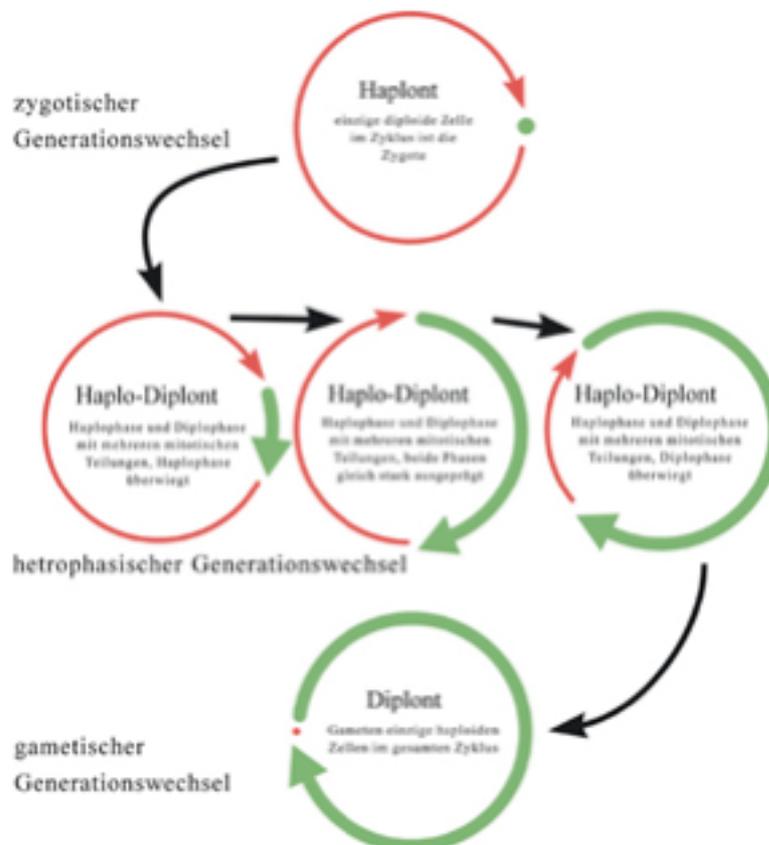


Abb. 31: Die drei Grundtypen des Generationswechsels.

Von einem zygotischen Generationswechsel wird gesprochen, wenn die Zygote die einzige diploide Zelle im Generationszyklus ist. Die Zygote macht also hier als erste Teilung sofort eine Reduktionsteilung durch, der ganze Zyklus ist mit Ausnahme der Zygote haploid. Der gametische Generationswechsel ist dagegen durch einen vollständig diploiden Zyklus gekennzeichnet. Im gametischen Generationswechsel verschmelzen die aus der Meiose hervorgehenden Zellen sofort und ohne eine einzige mitotische Teilung durchzuführen mit einer anderen haploiden Zelle zur Zygote. Im gametischen Generationswechsel gehen also aus der Meiose direkt Gameten hervor.

Ein heterophasischer Generationswechsel liegt immer dann vor, wenn die Zygote mindestens eine mitotische Teilung durchführt bevor die Reduktionsteilung erfolgt, und wenn die aus der Reduktionsteilung hervorgehenden haploiden Zellen ebenfalls mindestens eine Mitose durchlaufen, bevor es zur Zygotenbildung kommt. Der heterophasische Generationswechsel ist also nicht notwendigerweise symmetrisch (Abb.31, "mittlere Reihe").

Bei Moosen, Farnen und Samenpflanzen liegt immer ein heterophasischer Generationswechsel vor, und in beiden Phasen werden mehrzellige Organismen gebildet. Der in der haploiden Phase gebildete mehrzellige Organismus wird Gametophyt genannt, weil auf ihm die Gameten gebildet werden. Der in der diploiden Phase gebildete mehrzellige Organismus wird Sporophyt genannt, weil auf ihm unter Reduktionsteilung die Sporen gebildet werden, aus denen die Gametophyten hervorgehen. Der evolutive Fortschritt von Moosen zu Farnen und Samenpflanzen ist mit einer unterschiedlichen Ausgestaltung eines heterophasischen Generationswechsels gekoppelt.

3.1.2 Die Nebenzyklen

Organismen sind vielfach in der Lage, stark reduzierte Vermehrungs- oder Verbreitungseinheiten oder Dauerstadien zu bilden, ohne dass ein Wechsel in der Kernphase von diploid nach haploid oder umgekehrt stattfindet. Aus solchen Stadien entwickeln sich wieder ganze Organismen, und man erhält Lebenszyklen, die keinen Wechsel der Kernphase beinhalten. Zyklen ohne Wechsel der Kernphase werden Nebenzyklen genannt.

In einem heterophasischen Generationswechsel kann ein haploider und ein diploider Nebenzyklus vorkommen, in einem zygotischen Generationswechsel nur ein haploider und in einem gametischen Generationswechsel nur ein diploider Nebenzyklus (Abb. 32). Von einem Nebenzyklus spricht man in der Regel nur, wenn in ihm typische Vermehrungs- oder Verbreitungseinheiten auftreten (z.B. Sporen).

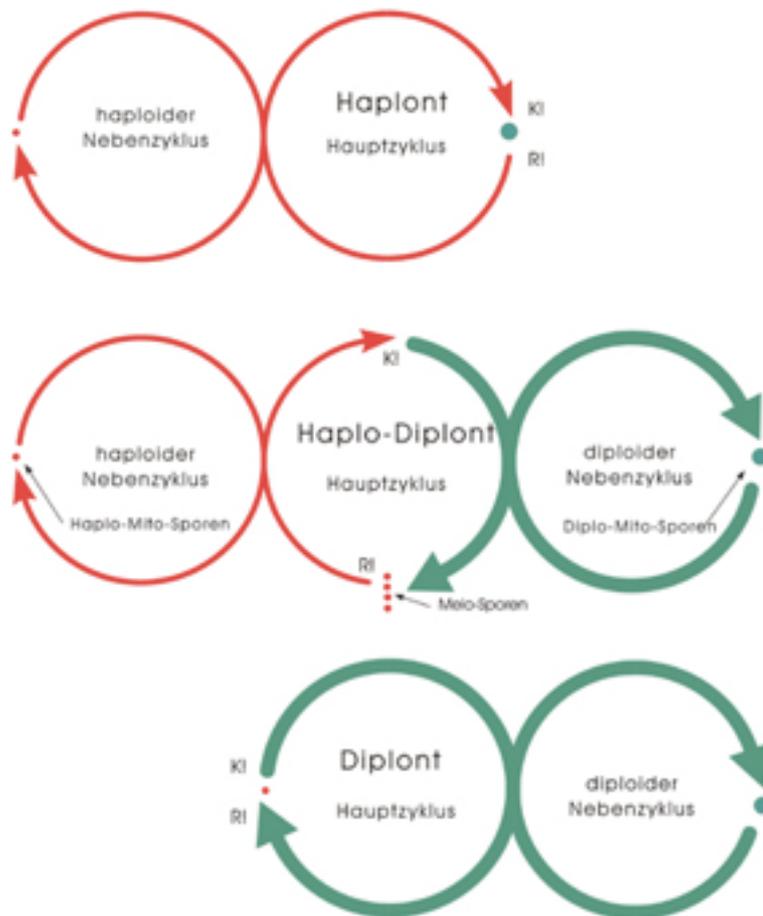


Abb. 32: Die Nebenzyklen.

Nur der heterophasische Generationswechsel kann einen diploiden und einen haploiden Nebenzklus aufweisen. K! markiert die Stelle der Karyogamie R! die Reduktionsteilung. In den Nebenzyklen können anstelle von Sporen auch andere vegetative Vermehrungs- und Ausbreitungseinheiten gebildet werden.

Bei vegetativer Vermehrung höherer Pflanzen durch Rhizomstücke, klonales Wachstum, Apomixis oder dergleichen wird der Terminus "Nebenzklus" i.A. nicht benutzt, obwohl es sich faktisch um einen solchen handelt. Obwohl alle Landpflanzen einen heterophasischen Generationswechsel aufweisen, gibt es hier nirgends einen haploiden Nebenzklus. Von manchen Organismen kennt man nur den Nebenzklus. Wenn zum Beispiel von einem Organismus mit heterophasischem Generationswechsel und zwei Nebenzyklen nur die beiden Nebenzyklen, nicht aber der Hauptzyklus bekannt sind, so hat dies zwangsläufig zur Folge, dass dies nicht erkannt wird, dass die aus den Nebenzyklen bekannten Organismen zur selben Art gehören. Selbst wo Haupt- und Nebenzklus bekannt sind, ist der Nachweis, dass es sich um die Zyklen eines Organismus handelt oft schwer und nur in Kulturexperimenten zu führen.

Das gilt vor allem, wenn ein Organismus unbegrenzt in einem Zyklus verharren kann, und Haupt- und Nebenzklus nicht in gesetzmäßiger Abfolge durchlaufen werden müssen. Beispiele für gesetzmäßige Abfolgen beim Durchlaufen mehrerer Zyklen und Generationen findet man bei vielen parasitischen Organismen mit Wirtswechsel.

3.1.3 Isomorphe und heteromorphe Generationszyklen

Wenn die Organismen in den einzelnen Phasen des Generationswechsels sehr verschieden aussehen (heteromorpher Generationswechsel), kann es leicht passieren, dass sie als verschiedene Organismen angesehen werden und dann unter Umständen sogar unsinnigerweise systematisch verschieden eingruppiert werden. Sieht der Organismus dagegen unabhängig von der Kernphase in Haupt- und Nebenzyklen gleich aus (isomorpher oder auch homomorpher Generationswechsel), so werden die Teile systematisch richtig eingeordnet, aber unter Umständen ohne das erkannt wird, dass verschiedene Kernphasen vorliegen.

3.1.4 Die Anzahl der Generationen in einem Zyklus

Bisher wurde unterstellt, dass in einem Hauptzyklus maximal zwei Generationen und in einem Nebenzyklus höchstens eine Generation vorkommen kann. Dies ist jedoch nicht zutreffend. So kommen z.B. im Generationswechsel des Getreiderostes fünf verschiedene Sporentypen vor, die in gesetzmäßiger Folge nacheinander auftreten. Die aus Ihnen hervorgehenden Organismen sind völlig verschieden und kommen teilweise auf verschiedenen Wirtspflanzen oder sogar frei lebend vor. Die einzelnen Stadien aus einem solchen Zyklus können als eigene Generationen aufgefasst werden. In solchen Fällen wechselt die Generation innerhalb eines Zyklus, ohne dass die Kernphase von diploid nach haploid oder umgekehrt wechselt. Es gibt also einen Wechsel der Generation, ohne dass ein Wechsel der Kernphase eintritt. Der umgekehrte Fall, ein Wechsel in der Kernphase ohne einen Wechsel der Generation, ist jedoch ausgeschlossen. Komplizierte Generationswechsel mit mehr als zwei Generationen kommen jedoch bei Moosen, Farnen und Samenpflanzen nicht vor. Sie treten vor allem bei parasitischen Tieren und Pilzen mit Wirtswechsel auf.

3.1.5 Die Geschlechtlichkeit in den einzelnen Phasen des Generationswechsels

3.1.5.1 Die Differenzierung der Gameten

Obwohl die sexuelle Differenzierung im Prinzip eine einfache Sache ist, entsteht hier leicht große Verwirrung. Das rührt daher, dass die verwendeten Begriffe ohne Rücksicht auf die Kernphase dieselben sind. Im einfachsten Fall gibt es weder in der haploiden, noch in der diploiden Phase eine geschlechtliche Differenzierung.

Alle gebildeten Geschlechtszellen sehen gleich aus und sind auch in Bezug auf ihr Paarungsverhalten nicht unterscheidbar. In diesem Fall spricht man von Isogamie (Abb. 33.1, „oben“).

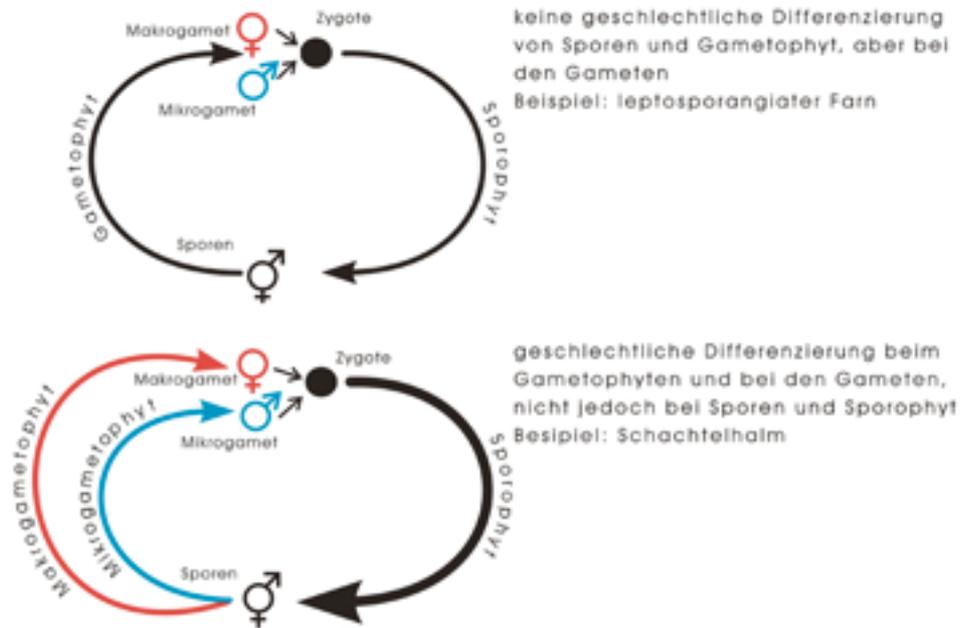


Abb. 33.1: Beginnende sexuelle Differenzierung im Generationswechsel.

Die ersten Differenzierungsschritte betreffen die Gameten. Sie sind dann zunächst zwar noch nicht morphologisch verschieden, es kann aber bereits nicht mehr jede Zelle mit jeder anderen Zelle kopulieren, Anisogamie ist entstanden. Wenn sich die Keimzellen bereits morphologisch unterscheiden, ist die Stufe der Heterogamie erreicht. Der größere und meist unbewegliche Gamet wird als weiblicher Gamet oder Makrogamet und der kleinere und meist bewegliche als männlicher Gamet oder Mikrogamet bezeichnet.

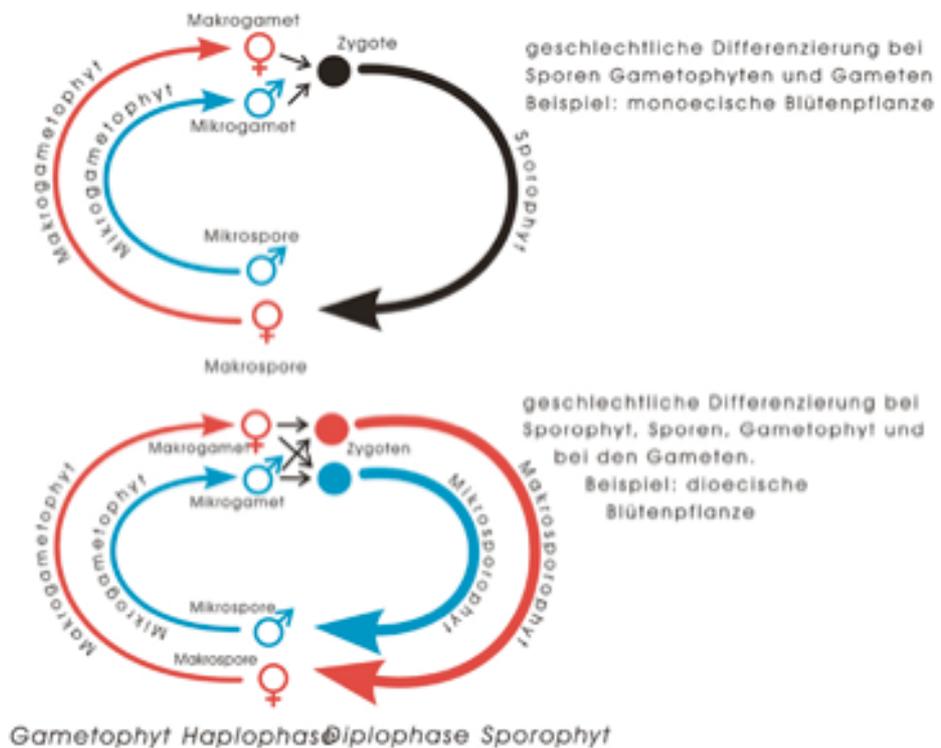


Abb. 33.2: Fortgeschrittene sexuelle Differenzierung im Generationswechsel.

Die Tatsache, dass alle drei Fälle auch heute noch vorkommen zeigt, dass dem Vorkommen von Aniso- und Heterogamie alleine noch kein entscheidender evolutiver Vorteil zukommt. Anderenfalls wäre die Isogamie im Verlauf der Evolution längst verschwunden. Die geschlechtliche Differenzierung der Keimzellen ist nur im Zusammenhang mit anderen Gegebenheiten des Generationszyklus zu verstehen.

3.1.5.2 Die Differenzierung der Gametophyten

Wenn erst einmal geschlechtlich verschiedene Keimzellen gebildet sind, dann stellt sich als nächstes die Frage, wo sie gebildet werden. Die Gameten werden immer in speziellen Behältern, den Gametangien gebildet. Dabei wird in einem Gametangium immer nur eine Sorte von Gameten gebildet. Unterschiede kann es also nur noch in der Verteilung dieser Gametangien geben. Im einfachsten Fall werden beide Typen von Keimzellen auf ein und demselben Gametophyten gebildet. Ein solcher Organismus wird haplomonözisch genannt. Selbstbefruchtung auf einem Gametophyten, d.h. dass Makro- und Mikrogamet vom selben Gametophyten stammen, würde zu 100% Homozygotie führen, da beide Keimzellen in diesem Fall durch Mitosen von einer einzigen Ausgangszelle abstammen.

Die negativen populationsgenetischen Konsequenzen der Homozygotie werden durch Polyploidisierung etwas abgemildert, da in einem polyploiden Organismus mehrere Allele auch im Fall von Homozygotie vorhanden sein können. Ein besserer Ausweg aus der Homozygotiefalle sind jedoch geschlechtlich verschiedene Gametophyten, die nur eine Sorte von Keimzellen bilden können (Abb. 33.2). Solche Organismen sind haplodiözisch. In diesem Fall bezeichnet man den Gametophyten als weiblich, der nur weibliche Keimzellen bildet. Der Gametophyt, der nur männliche Keimzellen bildet, wird dagegen als männlicher Gametophyt bezeichnet. Die Differenzierung in männliche und weibliche Gametophyten kann modifikatorisch oder genetisch bedingt sein. Bei modifikatorischer Geschlechtsbestimmung wird durch die Umwelt, z.B. durch Ernährungsbedingungen oder durch das Geschlecht bereits vorhandener Gametophyten bestimmt, ob ein sich entwickelnder Gametophyt männlich oder weiblich wird. Da die weiblichen Gameten größer und von ihrem Materialaufwand her aufwendiger gestaltet sind, ist oft auch der sie hervorbringende weibliche Gametophyt aufwendiger gestaltet als der männliche Gametophyt.

Da eine morphologische Differenzierung der eingeschlechtlichen Gametophyten aber nur dann vorkommt, wenn auch die Gameten morphologisch unterscheidbar sind, wird der Gametophyt, der Makrogameten hervorbringt, Makrogametophyt genannt. Derjenige Gametophyt, der die Mikrogameten hervorbringt, heisst Mikrogametophyt. Der Makrogametophyt ist fast immer größer als der Mikrogametophyt. Eine Ausnahme bilden nur die diözischen Moose, bei denen beide Gametophyten morphologisch gleich gestaltet sind.

3.1.5.3 Die Differenzierung der Sporen

Orientiert man sich an der Terminologie der Zoologie, so gehören die Sporen im Grunde einer „ungeschlechtlichen“ Generation an. In der Botanik hat es sich jedoch eingebürgert, Sporen das Geschlecht zuzuschreiben, das die aus ihnen hervorgehenden Gametophyten aufweisen.

In gleicher Weise hat der Sporophyt dann das Geschlecht der Sporen, die er zu bilden in der Lage ist. Kommt nur ein einziger Typ von Sporen vor, aus dem zwittrige Gametophyten hervorgehen, so liegt Isosporie vor. Im einfachsten Fall der Differenzierung sind geschlechtlich differenzierte Sporen morphologisch gleich gestaltet. Dies kann als Anisosporie (analog zu Anisogamie) bezeichnet werden und kommt nur bei diözischen Moosen vor. Fast immer sind geschlechtlich verschiedene Sporen auch morphologisch unterscheidbar. Dies liegt daran, dass für die größeren Makrogametophyten zweckmäßigerweise bereits größere, nährstoffreichere Sporen eingesetzt werden. Pflanzen mit großen und kleinen Sporen nennt man heterospor. Aus den größeren Makrosporen geht dabei immer ein Makrogametophyt hervor, auf dem auch ausschließlich Makrogameten gebildet werden. Aus den kleineren Mikrosporen gehen dagegen immer Mikrogametophyten hervor, die ausschließlich Mikrogameten bilden.

3.1.5.4 Die Differenzierung von Sporangium und Sporophyt

Die Sporen werden immer in Behältern mit einer wenigstens zu Beginn der Entwicklung mehrere Zellschichten dicken Wandung gebildet. Diese Behälter werden Sporangien genannt. Makrosporen und Mikrosporen können theoretisch in einem einzigen Typ von Sporangien gemeinsam gebildet werden. Dieser Fall ist jedoch äußerst selten und kommt nur bei wenigen Laubmoosen (z.B. *Macromitrium*; Moose sind sonst isospor oder anisospor!). Sonst werden Makrosporen und Mikrosporen immer in verschiedenen Sporenbehältern gebildet.

Das Sporangium, in dem Makrosporen gebildet werden heißt Makrosporangium, das in dem Mikrosporen gebildet werden heißt Mikrosporangium. Da Mikrosporen aus Gründen die noch zu erörtern sind, in größerer Zahl benötigt werden als Makrosporen, sind die Mikrosporangien einer Art häufig gleich groß und manchmal sogar größer als seine Makrosporangien. Die Begriffe Mikro- und Makrosporangium sagen nichts über die Größe des Behälters, sondern nur über seinen Inhalt. Im einfachsten Fall werden auf einem Sporophyten Mikrosporen und Makrosporen gebildet. Solche Sporophyten sind monözisch. Als letzte Differenzierungsstufe können Mikro- und Makrosporangien auf verschiedene Individuen verteilt sein (Abb. 33.2, „unten“). Der Sporophyt ist dann diözisch. Individuen, die ausschließlich Makrosporangien, bilden werden als weiblich, solche die nur Mikrosporangien bilden als männlich bezeichnet, obwohl sie nie Geschlechtszellen (Gameten) bilden.

3.2 Die Evolution des Generationswechsels

3.2.1 Die Lage der Gametangien als erster Entscheidender Schritt

Die ersten Landpflanzen war mit einiger Sicherheit noch keine modernen Landpflanzen, sondern mehr oder weniger thallos organisiert und immer noch regelmäßig überflutet und nur zeitweise trocken liegend. Sie konnten daher ihren Befruchtungsmodus durch frei schwimmende Spermatozoide beibehalten und hatten zunächst nur das Problem zu lösen, den Befruchtungsvorgang auf die Zeit der Wasserbedeckung zu beschränken. Die bereits bei den Algen entwickelten komplexen Such- und Anlockungsstrategien konnten somit beibehalten werden. Der Generationswechsel der ersten Landpflanzen war bereits durch Heterogamie gekennzeichnet. Die Eizelle wurde nicht mehr freigesetzt, sondern innerhalb des charakteristischen Gametangiums befruchtet, das immer nur eine einzige Eizelle enthält und als Oogonium bezeichnet werden kann (Oogoniogamie). Dieses charakteristische Oogonium wird Archegonium genannt. Das männliche Gametangium heißt Antheridium und setzt begeißelte Spermatozoide frei.

Im Unterschied auch zu den am höchsten entwickelten Grünalgen und den Pilzen bilden die Landpflanzen stets eine Hülle aus sterilen Zellen um die Gameten bzw. die Gameten bildenden Zellen herum aus, d.h. die Wand des Gametangiums besteht aus Zellen und nicht nur aus einer Zellwand. Eine solche zellige Wand des Gametangiums kommt sonst nirgends vor und ist eine Neuerwerbung (Autapomorphie) der Landpflanzen. Wird ein Organismus regelmäßig überflutet, so sind die Gametangien zweckmässiger Weise auf der Oberfläche eines Thallus angeordnet. Bei Wassermangel sind sie dagegen besser auf der Unterseite, da sich zwischen dem Thallus und dem Substrat ein Wasserfilm hält, in dem die Spermatozoide schwimmen können.

3.2.2 Die Notwendigkeit Sporen zu bilden

Solange alle Keimzellen ins freie Wasser abgegeben wurden, war die Zygote automatisch auch eine geeignete Ausbreitungseinheit zur Besiedlung neuer Standorte. Bei einem oogamen, landlebenden Organismus ist das nicht mehr der Fall. Selbst die noch freigesetzten männlichen Keimzellen legen auch unter günstigen Bedingungen nur noch sehr kurze Strecken zurück. Unter ungünstigen Bedingungen ist sogar die Überlebensfähigkeit des gesamten Organismus in Gefahr. Es war für solche Organismen daher erforderlich, Dauerstadien zu entwickeln, die das Überleben von stärkeren Trockenperioden ermöglichten. Solche Dauerstadien werden zweckmäßiger Weise in größerer Zahl gebildet und sind klein, um den Verlust gering zu halten, wenn die Dauerstadien nicht zum Einsatz gelangen.

Während viele Algen hierfür die freischwimmende Zygote einsetzen und sog. Cystozygoten bilden, ist das hier unzweckmäßig, da bei einem heterogamen Befruchtungsmodus mit nur einer Eizelle pro Gametangium vergleichsweise wenig Eizellen vorhanden sind und damit viel zu wenig Zygoten gebildet werden. Die Zygote muss also eine Reihe von Mitosen durchführen bevor dann die einzelligen Dauerstadien gebildet werden können die im Gegensatz zur Eizelle auch freigesetzt werden müssen. Sehr kleine Dauerstadien eignen sich auch gut zur Ausbreitung der Art an neue Standorte durch Wind.

Aus dieser Ausgangslage wird die Entwicklung von einzelligen Sporen verständlich. Für die Durchmischung des Genpools ist es am zweckmäßigsten, wenn die freigesetzten Sporen haploid sind und den Ausgangspunkt einer neuen gametophytischen Generation bilden. Tatsächlich sind die Sporen aller Landpflanzen haploid und entstehen durch Meiose direkt und ohne Nachschaltung weiterer Mitosen aus einer Sporenmutterzelle. Dadurch wird die Anzahl der Meiosen für die Bildung einer gegebenen Anzahl von Sporen maximiert und damit die Chance für die evolutiv wichtige Rekombination optimiert.

Die Sporen werden in charakteristischen Behältern, den Sporangien gebildet, die bei Landpflanzen damit immer Teile des diploiden Sporophyten sind. Die Sporangien bilden ebenso wie die Gametangien in Anpassung an das Landleben eine zellige Sporangienwand aus, die im Gegensatz zur Wand der Gametangien meist aus mehreren Zellschichten besteht. Für die Ausbreitung der haploiden Sporen werden unterschiedliche Wege zur Verbesserung der Ausbreitungschancen besprochen.

3.2.3 Der Generationswechsel der Lebermoose und seine evolutionsbiologische Potenz

Die einfachsten Lebermoose sind thallös organisiert und tragen Antheridien und Archegonien auf der Oberseite des Thallus. Eine gute Wasserbedeckung ist erforderlich, damit die Spermatozoide zum Archegonium schwimmen können. Allerdings reicht die Wasserbedeckung meist nur, um im Oberflächenfilm auf einem Thallus zu schwimmen und nicht, um von einem Thallus zu einem andern zu gelangen. Durch auftreffende Wassertropfen können Spermatozoide jedoch weggeschleudert oder weggespritzt werden und so einen anderen Thallus erreichen. Der sich aus der Zygote entwickelnde Sporophyt bildet einen langen Stiel, der ein einziges, sich mit Klappen öffnendes Sporangium trägt. Der Sporophyt ist sehr kurzlebig und ist bereits kurze Zeit nach dem Ausstreuen der Sporen nicht mehr zu finden. Die "Spritzverbreitung" der Spermatozoide ist offenbar etwas sehr Wichtiges, denn sie wurde vermutlich mehrfach unabhängig verbessert. Dies geschieht am einfachsten durch Verlagerung der Gametangien an die Spitze von aufrecht wachsenden Thallusabschnitten. Beim Brunnen-Lebermoos (*Marchantia polymorpha*) werden die Gametangien auf langen Stielen emporgehoben, so dass auftreffende Wassertropfen die Spermatozoide weiter wegschleudern können. Der Stiel der schirmförmigen Gebilde und der Schirm selbst sind Thalluslappen, auf denen die Gametangien in die Oberseite eingesenkt sind.

Bei den Antheridien ist das für die Spritzverbreitung so am zweckmäßigsten, bei den Archegonien allerdings nicht, da auftreffende Wassertropfen nach unten abfließen und die Spermatozoide abspülen würden. Bei den weiblichen Gametangienständen sind die Archegonien daher durch sekundäre Wachstumsprozesse auf die Unterseite des Schirmes verlagert. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich ein Sporophyt, der nur aus einem kurzen Stiel und einem einzigen Sporangium besteht. Die Sporangien werden durch den Stiel des Gametangienstandes exponiert und benötigen daher keinen eigenen Stiel mehr. Manche thallöse Lebermoose weisen einen haploiden Nebenzyklus auf, in dem in speziellen "Brutbechern" so genannte "Brutkörper" auf der Thallusoberfläche gebildet werden, aus denen wieder Thalli heranwachsen können.

Obwohl die Lebermoose bei den beblätterten Lebermoosen bereits eine beträchtliche morphologische Differenzierung erreicht haben, ist ihre evolutionsbiologische Potenz gering. Sie sind auf feuchte Lebensräume beschränkt.

3.2.4 Der Generationswechsel der Laubmoose und seine evolutionsbiologische Potenz

Der Generationswechsel der Laubmoose entspricht in allen wesentlichen Teilen dem der Lebermoose. Die Gametangien sind jedoch grundsätzlich an die Spitze beblätterter Sprösschen verlagert und in Gametangienständen zusammengefasst. Die Gametangienstände sind seltener zwittrig und meist eingeschlechtig. Im letzteren Fall können Archegonienstände und Antheridienstände an verschiedenen Ästen einer Pflanze (monözisch) vorkommen oder auch auf verschiedene Pflanzen (diözisch) verteilt sein. Zur Verbesserung der Spritzverbreitung sind die Antheridienstände häufig von einer auffallenden Hülle aus sterilen Blättchen umgeben, die als "Perianth" bezeichnet wird. Die Napfform des Perianths begünstigt das Wegspritzen der Spermatozoide durch aufschlagende Regentropfen bedeutend.

Den weiblichen Gametangienständen fehlt ein solches Perianth. Durch die dem Moospross anliegenden Basen der Moosblättchen kann Wasser kapillar aufsteigen, und Spermatozoide können durch dieses als "äußere Wasserleitung" bezeichnete Phänomen dennoch die Archegonien erreichen, selbst wenn der Archegonienstand nicht direkt durch einen Wassertropfen mit Spermatozoiden getroffen wird. Ein Perianth wie beim Antheridienstand wäre hier hinderlich.

Der Sporophyt entwickelt sich zunächst völlig im Archegonium. Er sprengt im Verlauf seiner Entwicklung das Archegonium und hebt es als Haube (Calyptra) über dem Sporangium nach oben. Der Sporophyt wächst oben auf dem Gametophyten und wird daher nie ein selbständig lebender Organismus und muss daher zwangsläufig durch den Gametophyten ernährt werden. Seine Lebensdauer muss daher kürzer als die des Gametophyten sein. Obwohl der Sporophyt auch bei den Laubmoosen nur ein einziges Sporangium ausbildet, ist er morphologisch und histologisch viel stärker differenziert als der Sporophyt der Lebermoose. Der lange Stiel (Seta) weist bereits einfache Leitelemente für Wasser (Hydroiden) und Assimilate (Leptoiden) auf und an der Basis der Kapsel, der sog. Apophyse, findet man funktionsfähige Spaltöffnungen. Die Kapsel hat eine kompliziert gebaute Öffnung (Peristom), der Öffnungsmechanismus ist im Gegensatz zu den Lebermoosen reversibel. Im trockenen Zustand ist die Kapsel geöffnet, im feuchten Zustand geschlossen. Das Ausstreuen der trockenen Sporen ("Sporenstaub") kann deshalb über einen längeren Zeitraum erfolgen, und der Sporophyt der Laubmoose persistiert viel länger als der Sporophyt der Lebermoose. Deswegen findet man die Sporophyten der Laubmoose auch viel häufiger als die kurzlebigen Sporophyten der Lebermoose.

Aus der keimenden Spore entwickelt sich zuerst ein kurzer Faden, der als Protonema bezeichnet wird. An diesem verzweigten oder unverzweigten Faden entstehen dann erst die typischen Moospflänzchen. Das Problem der Homozygotie bei ursprünglichen haplomonözischen Moosen macht auch verständlich, warum bei Moosen der Sporophyt nicht die Oberhand über den Gametophyten gewinnt, wie das bei den Farnen und allen folgenden Gruppen der Fall ist. Ein vollständig homozygoter Sporophyt kann nicht wie ein heterozygoter Organismus von Heterosiseffekten profitieren und die diploide Situation bietet deshalb gegenüber der haploiden zunächst noch keinen Vorteil.

Für die Größe der mit Spritzverbreitung der Spermatozoide arbeitenden Pflanzen gibt es eine einsichtige Begrenzung. Wenn die Pflanzen so groß werden, dass ein aufschlagender Wassertropfen nicht mehr benachbarte Pflanzen anspritzt, dann funktioniert das System nicht mehr. Ein weiterer Nachteil ist, dass es mindestens zum Zeitpunkt der Verbreitung der Spermatozoide regnen muss. Fehlt es an ausreichenden Niederschlägen, so sind Spermatozoide, die nicht zufällig genau ein Archegonium getroffen haben, nicht in der Lage an weiblichen Moospflänzchen hinauf bis zum Archegonium schwimmen. Manche Moose (pleurokarpe Moose) können hier allerdings nachhelfen, indem sie die Archegonien nicht an der Spitze der Haupttriebe, sondern an die Spitze kurzer basaler Seitentriebe verlagern. Viele Moose legen in unseren Breiten die reproduktive Phase in das feuchtere Winterhalbjahr wo Perioden mit länger anhaltender Feuchtigkeit häufiger sind. Die Sporenausbreitung erfolgt dann im darauf folgenden Sommer, wo die trockenere Witterung eine Fernverbreitung der Sporen durch Wind begünstigt.

3.2.5 Die verschiedenen Generationswechsel der Farnpflanzen (Pteridophyta)

3.2.5.1 Die Farne (Filicopsida)

Die Farne haben einen völlig anderen Evolutionsweg eingeschlagen, der die Wasserabhängigkeit der Befruchtungsvorganges zwar nicht behebt, aber in seiner Konsequenz deutlich abmildert. Alle Sporen sind gleich gestaltet. Aus den Sporen entwickelt sich ein monözischer Gametophyt, der als Prothallium (Vorkeim) bezeichnet wird. Selbstbefruchtung wird allenfalls durch einen unterschiedlichen Reifungszeitpunkt von Antheridien und Archegonien auf einem Prothallium eingeschränkt. Die Gametangien sind auf die Unterseite des Gametophyten verlagert. Die Spermatozoide können in dem sich bei feuchter Witterung bildenden Wasserfilm zwischen Gametophyt und Untergrund schwimmen. Sie müssen damit auf den Vorteil der Spritzverbreitung verzichten.

Außerdem brauchen die Farne einen viel kräftigeren Sporophyten, da der Gametophyt zur Exposition des Sporangiums nichts beiträgt. Da sich der junge Sporophyt aber auf der Unterseite des Prothalliums entwickelt, erhält er zwangsläufig frühzeitig Kontakt zum Boden und damit die Möglichkeit sich einzuwurzeln und ernährungsphysiologisch selbständig zu werden. Diese Möglichkeit wird genutzt, um den Farnsporophyten größer und vor allem langlebiger zu machen. Während der Moossporophyt nur ein einziges Mal sporuliert und dann abstirbt, ist der Farnsporophyt kein Einwegprodukt, sondern wird mehrfach verwendet. Er bildet auch nicht mehr nur ein einziges Sporangium aus, sondern sehr viele.

Die Sporangien befinden sich auf der Unterseite von großen Blättern, die gemeinhin als Wedel bezeichnet werden und sind in Gruppen zusammengefasst, die als Sori (sing. Sorus) bezeichnet werden. In vielen Farngruppen sind die Sori durch einen als Indusium bezeichneten Schleier geschützt, der erst bei der Reife der Sporangien schrumpft und das freie Abschleudern der Sporen erlaubt. Die Sporangien sind dadurch gegen Regen gut geschützt und die im Vergleich zu Moosen sehr große Fallstrecke bis zum Boden verbessert die Chancen für die Windverbreitung der Sporen wesentlich.

Die Wand der Sporangien ist im ursprünglichen Fall mehrschichtig. Farne mit mehrschichtiger Sporangienwand werden als eusporangiat bezeichnet. Die meisten unserer einheimischen Farne weisen eine stark reduzierte, einschichtige Sporangienwand auf und werden als leptosporangiat bezeichnet. Mit der Größe des Sporophyten steht in unmittelbarem Zusammenhang, dass jetzt nicht mehr der Gametophyt, sondern der Sporophyt die ausdauernde, langlebige Generation darstellt. Der Farnsporophyt überwuchert seinen Gametophyten rasch, so dass dieser abstirbt, sobald der Sporophyt ihm alle Nährstoffe entzogen hat. Die Mehrfachverwendung des Sporophyten macht auch einen größeren Materialeinsatz wirtschaftlich. Bei Farnen werden daher erstmals baumartige Wuchsformen und vor allem baumartige Größen erreicht. Mit entscheidend für diesen großartigen Evolutionsschritt war aber die Erfindung der Wurzel, die es im Gegensatz zur Differenzierung in Spross und Blatt bei den Moosen nicht gibt.

Die für das Erreichen baumförmiger Wuchsformen und -größen erforderlichen Evolutionsschritte sind damit abgeschlossen. In der weiteren Evolution geht es darum, die bei den Farnpflanzen noch wasserabhängige Phase beim Übergang von der gametophytischen Generation zur sporophytischen Generation wasserunabhängig (und damit trockenere Standorte besiedelbar) zu machen. Innerhalb der großen Gruppe der Farnpflanzen sind dabei verschiedene Progressionen bis hin zu Verhältnissen erkennbar, die denen der Samenpflanzen ähneln.

3.2.5.2 Der Generationswechsel der Schachtelhalme (Equisetopsida)

Bei den Moosen besteht der Vegetationskörper fast vollständig aus dem Gametophyten, der Sporophyt ist auf die Mooskapsel und den Kapselstiel begrenzt. Für die Befruchtung müssen Spermatozoide von den Antheridien zu den Archegonien schwimmen, was voraussetzt, dass diese Organe wenigstens zeitweise von Wasser umgeben sind. Alle Lebensvorgänge des Gametophyten sind bei Moosen an diesen Wasserüberschuss angepasst. Wo es Anpassungen an Trockenheit gibt, bestehen sie vor allem darin, dass alle Lebensfunktionen eingestellt werden und der Organismus in einem vielfach als "latentes Leben" beschriebenen Zustand wartet, bis Wasser wieder im Überfluss vorhanden ist. Die Farne haben mit der Entwicklung ausdauernder, bewurzelter Sporophyten einen beachtlichen Fortschritt erreicht. Sie können in der konkurrenzkräftigen sporophytischen Phase sehr lange verharren und die von günstigen Bedingungen abhängige Haplophase und insbesondere den wasserabhängigen Befruchtungsvorgang notfalls lange Zeit vermeiden. Sie haben allerdings keine Fortschritte gemacht, um die Wasserabhängigkeit des Befruchtungsvorganges einzuschränken oder sogar aufzuheben.

Hier sind bei den Schachtelhalmen interessante Lösungsansätze zu beobachten. Ein erster und noch sehr einfacher Schritt besteht darin, die Strecke zu reduzieren, welche die Spermatozoide schwimmen müssen. Sie kommen dann nicht nur sicherer an, sondern zusätzlich ist für das kleinere Schwimmbecken auch weniger Wasser erforderlich. Da die Selbstbefruchtung auf einem Prothallium wegen der eintretenden Homozygotie evolutiv ungünstig ist, muss das Problem der kurzen Strecke für den wesentlich schwierigeren Fall diözischer Prothallien gelöst werden. Das heißt, es werden Mechanismen benötigt, die gewährleisten, dass männliche und weibliche Prothallien möglichst dicht benachbart sind.

Bei den Schachtelhalmen werden zu diesem Zweck die Sporen zu mehreren durch Anhänge der Sporen (Hapteren) zusammengehalten und zusammen verbreitet. Es entsteht also immer eine Gruppe von Prothallien. Dabei entwickelt sich die erste keimende Spore immer zu einem weiblichen Prothallium, alle folgenden jedoch zu männlichen Prothallien. Das Geschlecht der Prothallien wird also durch die Umgebungsbedingungen bestimmt. Man bezeichnet diese Art der Geschlechtsbestimmung des Gametophyten als "haplomodifikatorisch". Den Schachtelhalmen gelingt es mit diesem Trick, die Homozygotiefalle zu umgehen. Der Nachteil des Verfahrens ist jedoch, dass fast immer Sporen des gleichen Sporophyten beieinander liegen, und der Effekt entspricht mithin genau dem, der vorliegt, wenn auf Blütenpflanzen Selbstbestäubung vorkommt.

3.2.5.3 Der Generationswechsel der Moosfarne (Selaginellales)

Unter diesem Gesichtspunkt ist es günstiger, die Geschlechtsbestimmung nicht haplomodifikatorisch, sondern genetisch zu determinieren, und dafür zu sorgen, dass Prothallien unterschiedlichen Geschlechts möglichst dicht zusammen kommen. In dichten Beständen einer Art wird auf diese Weise gewährleistet, dass Paarungen von männlichen und weiblichen Prothallien aus Sporen verschiedener Sporophyten ungefähr gleich häufig vorkommen, wie Paarungen, die auf einen Sporophyten zurückgehen. Bei einzeln stehenden Pflanzen besteht dagegen kein Unterschied zu den Verhältnissen bei Schachtelhalmen.

Will man zwei Prothallien verschiedenen Geschlechts zueinander bringen, so ist das eine Aufgabe, die in ähnlicher Weise schon einmal gestellt war, nämlich als es darum ging, Gameten zueinander zu bringen. Es gibt dafür offenbar nur eine einzige Lösung, denn überall wurde das Problem in übereinstimmender Weise gelöst. Bei den Gameten erfolgte eine Differenzierung in geringer Zahl produzierte, große, unbewegliche Makrogameten, welche die ersten Nährstoffe für das Makroprothallium (und seltener auch für den künftigen Embryo) enthalten und bewegliche, sehr kleine und dafür in großer Zahl produzierte Mikrogameten. Das gleiche gilt jetzt für die Sporen. Es werden Sporen unterschiedlicher Größe gebildet. Die großen Makrosporen werden in geringer Zahl produziert und werden entsprechend nur über geringere Distanzen verbreitet. Sie bilden große Prothallien, die auch entsprechend viel zur Ernährung des später auf ihnen "parasitierenden" jungen Sporophyten beitragen und bilden ausschließlich Makrogametangien (Archegonien) mit je einem Makrogameten (Eizelle) aus. Die viel kleineren Mikrosporen werden dagegen in großer Zahl produziert. Sie werden weiter verbreitet und können ihre Aufgabe nur erfüllen, wenn sie direkt auf dem Makroprothallium landen.

Das kleine Mikroprothallium hat dann keine andere Aufgabe, als Mikrogameten zu produzieren. Es wird daher im Verlauf der Phylogenie zunehmend auf das Mikrogametangium (Antheridium) reduziert. Da das Mikroprothallium auf dem Makroprothallium keimt, ist die Trefferquote für die Mikrogameten (Spermatozoide) sehr günstig und ihre Anzahl kann daher reduziert werden. Diese Prinzipien werden von den Selaginellen in hervorragender Weise umgesetzt. Die Mikro- und Makrosporen entstehen in verschiedenen Sporangien, die entsprechend als Mikro- und Makrosporangien bezeichnet werden. Das Makrosporangium enthält nur eine einzige Makrosporentetrade, während das Mikrosporangium eine Vielzahl von Tetraden enthält. Da die Mikrosporen viel kleiner sind als die Makrosporen, sind beide Sporangien etwa gleich groß, obwohl das Mikrosporangium viel mehr Sporen enthält. Äusserlich kann man das Makrosporangium jedoch an der sich durch die Sporangienwand abzeichnenden Form der Makrosporentetrade erkennen. Das Makroprothallium entwickelt sich bei den Sellaginellales vollständig innerhalb der Makrospore.

Durch die Zellteilungen erfolgt also kein Zuwachs an Biomasse, sondern nur eine Differenzierung des vorhandenen Materials. Das Makroprothallium ist von der Sporenwand gegen Austrocknung bestens geschützt. Die Spore öffnet sich nur an drei Linien an ihrem proximalen Pol. In diese Öffnungen muss die Mikrospore hineinfallen, andernfalls kann eine Befruchtung nicht erfolgen. Das bedeutet eine geringe Trefferquote, aber auch, dass nur ein verschwindend kleiner Wassertropfen erforderlich ist, um die Befruchtung zu ermöglichen. Es werden zwar mehrere Archegonien gebildet, es kann sich jedoch wie schon bei den Moosen und Farnen nur eine befruchtete Eizelle zu einem Sporophyten entwickeln. Die anderen erliegen der Konkurrenz des stärksten Sporophyten. Das Mikroprothallium entwickelt sich ebenfalls innerhalb der Sporenwand und entwickelt nur noch eine funktionslose Rhizoidzelle und ein aus acht Wandzellen bestehendes Antheridium. Das Antheridium enthält mehrere spermatogene Zellen, aus denen sich je ein Spermatozoid entwickelt. Bei manchen fossilen Verwandten der Selaginellen wurden die Makrosporen befruchtet, bevor sie aus dem offenen Makrosporangium herausfielen. Bei einigen entwickelte sich nur eine Spore der Tetrade, und die Makrospore fiel nicht aus dem Makrosporangium heraus, sondern das Makrosporangium fiel mit der einzigen befruchteten Makrospore herab. Solche Komplexe kann man bereits als einfache Samen auffassen, obwohl noch evolutiv bedeutsame Unterschiede zu den Samen der Samenpflanzen bestehen. Diese Gruppen wurden entsprechend als Samenbärlappe bezeichnet.

Für diese Entwicklung zu Samenbärlappen ist ein bedeutsamer Unterschied in der Anordnung der Sporangien entscheidend. Bei den Farnen befinden sich die Sporangien an der Unterseite der Sporophylle. Das stellt sicher, dass die Sporangien bei Regen nicht nass werden. Bleibt allerdings die Makrospore im Makrosporangium, so ist es fast unmöglich, dass eine Mikrospore in die geöffnete Makrospore hineinfällt. Das geht nur, wenn die Sporangien auf den Blatträndern oder wie bei allen Selaginellen und Bärlappen auf der Oberseite der Sporophylle exponiert werden. Pflanzen mit einer Organisation, wie sie die leptosporangiaten Farne aufweisen, sind daher von einer Evolution, die zu Samenpflanzen hinführt von vornherein ausgeschlossen.

3.2.6 Der Generationswechsel der Gymnospermen

Auch in dichten Beständen ist es nicht ganz einfach, mit den Mikrosporen genau in den Öffnungsspalt der Makrosporen hineinzutreffen. Da der Makrospore bei den Selaginellen schon der ganze Nährstoffgehalt mitgegeben wird, ist auch der gesamte Materialeinsatz verloren, wenn keine Mikrospore trifft. Günstiger wäre hier ein Verfahren, das ermöglicht, nur erfolgreiche Makrosporen (d.h. solche deren Makroprothallium später eine befruchtete Eizelle trägt) mit Nährstoffen auszustatten.

Der im freien Wasser zurückzulegende Weg ist bei den Selaginellen zwar drastisch verkürzt worden, aber grundsätzlich besteht die Abhängigkeit von freiem Wasser noch immer. Bei den Gymnospermen sind für diese Probleme überzeugende Lösungen entwickelt worden. Die Vorfahren der Nacktsamer, die so genannten Progymnospermen, hatten vermutlich parallel und unabhängig den gleichen Evolutionsweg wie die Bärlappgewächse beschritten und vergleichbare samenähnliche Bildungen entwickelt. Die Ausgangssituation für die weitere Evolution war daher ähnlich den von den Selaginellen und Samenbärlappen her bekannten Verhältnissen.

Als erster wichtiger Schritt wurde der Nährstoffeinsatz für unbefruchtete und damit verlorene Makroprothallien reduziert. Das geht leicht, wenn nur Makroprothallien mit befruchteten Eizellen mit Nährstoffen ausgestattet werden. In diesem Zusammenhang sind zwei wichtige Neuerungen aufgetreten. Zum ersten wurde die Sporenwand der Makrospore reduziert, so daß noch nach der Befruchtung des Makroprothalliums eine Versorgung mit weiteren Nährstoffen möglich wurde. Zum zweiten wird von nun an die Mikrospore nicht mehr vom Makroprothallium eingefangen, sondern das aufnehmende Organ ist jetzt primär das Makrosporangium. Die Sporenwand der Makrospore ist reduziert oder fehlt sogar ganz um den Nährstofftransport in die Spore hinein zu ermöglichen. Die Schutzfunktion, die bisher von der Sporenwand wahrgenommen wurde, wird nun von der Sporangienwand und vor allem von einer Hülle um das Sporangium herum übernommen, dem so genannten Integument. Das Makrosporangium ist in seiner Entwicklung zunächst als wenig differenzierter, von einer Hülle (dem Integument) umgebener "Gewebekern" zu erkennen. Es wird bei allen Samenpflanzen traditionsgemäß Nucellus genannt. Das Integument lässt eine Pore frei, die als Mikropyle bezeichnet wird.

Das auf dem Sporophyten weiter wachsende Makrosporangium mit umhüllenden Integumenten und darin entstehendem Makroprothallium und Embryo wird Samenanlage genannt. Mit der Reifung wird aus der Samenanlage der Same. Damit ist erstmals der junge Sporophyt eine Ausbreitungseinheit. Er ist dabei eingehüllt von Schutzschichten und Nährgewebe der vorausgehenden gametophytischen und sporophytischen Generation. Zum Einfangen der Mikrosporen wird bei fast allen Gymnospermen ein vom Makrosporangium (Nucellus) gebildeter Bestäubungstropfen eingesetzt. Nur bei wenigen Arten werden narbenähnliche Strukturen gebildet. Innerhalb der Gymnospermen wurden sehr verschiedene Strategien zur Optimierung der kritischen Schritte des Generationswechsels eingeschlagen. Davon sollen im Folgenden drei der wichtigsten erläutert werden.

3.2.6.1 *Cycas* als Beispiel für Gymnospermen mit Spermatozoidbefruchtung

Alle *Cycadeen* sind diözisch, es gibt also männliche Pflanzen (Mikrosporophyten) und weibliche Pflanzen (Makrosporophyten). Die Sporophylle bilden eiförmige bis zylindrische, kompakte Sporophyllstände, die Zapfen genannt werden. Die Zapfen sind unverzweigt und haben meist ein begrenztes Wachstum, sie können daher als Blüten aufgefasst werden. Nur die weiblichen Zapfen der Gattung *Cycas* wachsen nach der Blüte vegetativ weiter (durchwachsende Zapfen) und genügen daher streng genommen der Definition der Blüte nicht. Die Makrosporophylle zeigen in Ausnahmefällen (*Cycas revoluta*) im distalen Teil noch die für die Trophophylle typische Fiederung. Im unteren Teil (Abb. 34 "A") tragen sie an ihren Rändern mehrere Samenanlagen. Die Samenanlagen haben nur ein Integument. Tief im Nucellus wird eine einzige Zelle zur Makrosporenmutterzelle und macht anschließend eine meiotische Teilung durch, aus der eine lineare Makrosporentetrade hervorgeht (Abb. 34 "B,C"). Aus der zum Stiel der Samenanlage hin orientierten Spore geht ein Makroprothallium hervor, die anderen Makrosporen degenerieren. Die Bildung des Makroprothalliums beginnt mit freien Kernteilungen ohne anschließende Zellteilungen, so dass eine polyenergide kugelige Zelle entsteht, die mehrere Millimeter Durchmesser haben kann und die mit bloßem Auge in halbierten Samenanlagen erkennbar ist. Die polyenergide Zelle beginnt dann nach und nach, von der Peripherie her fortschreitend, zellig zu werden. Etwa zur gleichen Zeit beginnt der Nucellus einen zuckerhaltigen Flüssigkeitstropfen zu sezernieren, an dem die durch den Wind ausgebreiteten Pollenkörner haften bleiben (Abb. 34 "D").

Danach wird dieser Bestäubungstropfen wieder resorbiert und das Pollenkorn gelangt dadurch in eine Höhlung, die von Nucellus und Integument gebildet und Bestäubungskammer genannt wird (Abb. 34 "E"). Der Nucellus schließt sich über der Bestäubungskammer, so daß der Rest des Bestäubungstropfens ganz innerhalb des Nucellus liegt. In der Bestäubungskammer keimt das Pollenkorn aus und bildet ein Mikroprothallium, das mit einem rhizoidartigen Pollenschlauch im Nucellus verankert ist und von diesem ernährt wird. Im Makroprothallium werden 2 (-5) Archegonien gebildet, deren Eizellen bis 1 cm groß werden können und damit die größten des Pflanzenreiches sind (Abb. 34 "F"). Noch vor Beginn der Samenreife wird das Integument im äußeren Bereich fleischig.

Der notwendige Schutz des Embryos erfolgt durch die innere sklerifizierte Schicht des Integuments, so dass die Samenschale des reifen Samens analog dem Perikarp einer Steinfrucht aufgebaut ist (Abb. 34 "G"). Als Nährgewebe für den Embryo dient das sich kräftig entwickelnde Makroprothallium, das primäres Endosperm genannt wird. Der Embryo ist dicotyl, die beiden Keimblätter dienen der Resorption der Nährstoffe aus dem Endosperm und verbleiben bei der hypogäisch verlaufenden Keimung im Samen (Abb. 34 "H,I").

Die Mikrosporophyllstände bestehen aus zahlreichen Sporophyllen, die auf der Unterseite mehrere bis viele Sporangien tragen (Abb. 34 "a"). Diese sind meist zu mehreren auf kurzen Stielchen zusammengefaßt, so daß gestielte Synangien vorliegen (Abb. 34 "b"). Die Epidermis der einzelnen Sporangien weist lokale Wandverstärkungen auf, die bei Austrocknung der Epidermis zum Öffnen des Sporangiums führen, die Epidermis ist als Exothecium ausgebildet.

Aus einer primären Archespore zelle gehen durch mitotische Teilungen lauter Pollenmutterzellen hervor, die nach Meiose zu je vier Mikrosporen werden (Abb. 34 "c"). Die Entwicklung des Mikroprothalliums beginnt noch im geschlossenen Mikrosporangium mit einer ersten Teilung, aus der eine Prothalliumzelle und eine Initiale hervorgeht (Abb. 34 "d"). Die Initiale teilt sich nochmals in eine generative und eine vegetative Zelle oder Pollenschlauchzelle.

In diesem dreizelligen Stadium wird das nunmehr reife Pollenkorn aus dem Mikrosporangium freigesetzt, das deswegen mit gutem Grund als "fliegendes Prothallium" bezeichnet werden kann (Abb. 34 "e,f"). In diesem Zustand wird es vom Bestäubungstropfen einer Samenanlage eingefangen und setzt seine Entwicklung erst fort, wenn es in die Bestäubungskammer der Samenanlage eingesaugt ist. Bei der Keimung vergrößert sich zunächst die generative Zelle durch Aufwölbung (Abb. 34 "g"). Anschließend erfolgt eine Teilung der generativen Zelle in eine ringförmige Stielzelle und eine von dieser völlig eingekreisten spermatogenen Zelle. Im Längsschnitt ist die ringförmige Stielzelle daher zweimal getroffen (Abb. 34 "h"). Die Pollenschlauchzelle wächst zu einer schlauchförmigen, haustorialen Zelle aus, die in den Nucellus eindringt (Abb. 34 "i,k"). Die spermatogene Zelle bildet zwei kugelige Spermatozoide aus, die ein schraubiges Wimpernband tragen und in die inzwischen zur Befruchtungskammer erweiterte ehemalige Bestäubungskammer entlassen werden. Dort schwimmen sie zu den Archegonien und verschmelzen mit den Eizellen zu Zygoten (Abb. 34 "G").

Zunächst beginnt jede befruchtete Zygote sich zu einem Embryo zu entwickeln (polyzygote Polyembryonie). Der kräftigste Embryo erdrückt jedoch bald die anderen und diese degenerieren und werden resorbiert. Nach der Befruchtung macht die Zygote zunächst ohne Größenzunahme eine Reihe von simultanen Kernteilungen durch, so daß eine polyenergide Zelle vorliegt (Abb. 34 "II"). Am von der Mikropyle abgewendeten Pol entwickelt sich dann jedoch ein kleinzelliges Meristem (Abb. 34 "III"), das dem als Basalkörper bezeichneten polyenergiden Rest aufsitzt. Aus ihm entwickelt sich der junge Embryo (Abb. 34 "IV"). Seine oberste Zellschicht differenziert sich histologisch besonders und hat vermutlich die Aufgabe, Nährstoffe aus dem Endosperm zu resorbieren. Die Zellen dieser Schicht werden wegen ihrer Lage und Anordnung Kappenzellen genannt. Auf der gegenüberliegenden Seite strecken sich die an den Basalkörper grenzenden Zellen stark und unter mehrfachen Querteilungen in diesem Bereich entwickelt sich der Suspensor in Form eines mehrzellreihigen Stiels (Abb. 34 "V,VI").

Der immer noch keine Keimblätter aufweisende Embryo kann sich im Verlauf des weiteren Wachstums mehrfach in zwei Embryonen aufteilen (monozygote oder Spaltungspolyembryonie). Davon entwickelt sich jedoch jeweils bald nur einer der aus der Spaltung hervorgegangenen Embryonen weiter, so dass zum Schluß der alleine zur vollständigen Entwicklung kommende Embryo sich am Ende des längsten Suspensorarmes befindet (Abb. 34 "VII,VIII"). Mit der beginnenden Entwicklung der beiden Keimblätter verlieren die nun nicht mehr an das Endosperm grenzenden Kappenzellen ihre besondere Differenzierung und die Nährstoffaufnahme erfolgt über die Oberfläche der Keimblätter (Abb. 34 "VIII"). Im Verlauf der Embryogenie werden Basalkörper und Suspensor mehr und mehr zerdrückt.

Die Basis des Embryos wird von einer kräftigen Gewebemasse (Wurzelkalotte) gebildet, in deren Innerem sich die Anlage der Keimwurzel entwickelt (Abb. 34 "XI"). Der Embryo bildet eine aus mehreren schuppenartigen Niederblättern und einem laubigen Primärblatt bestehende Plumula. Die Keimung erfolgt hypogäisch, die Keimblätter verbleiben im Samen und das Primärblatt ist das erste assimilierende Organ. Spermatozoidbefruchtung kommt bei den Gymnospermen nur noch bei den Cycadeen und bei *Ginkgo* vor. Die Spermatozoiden der beiden Gruppen sehen praktisch identisch aus. Auch die Entwicklung des Embryos zeigt große Übereinstimmung und auch bei *Ginkgo* erfolgt die Keimung hypogäisch und vor dem ersten assimilierenden Laubblatt werden zunächst eine Reihe schuppenförmiger Niederblätter gebildet.

Wesentlicher Fortschritt der spermatozoidbefruchteten Gymnospermen ist, daß die Befruchtung durch die Sezernierung eines Flüssigkeitstropfens von äußerem Wasser ganz unabhängig geworden ist. Dies war vielleicht die Präadaptation dafür, diesen Tropfen auch zum Auffangen der Pollenkörner einzusetzen. Mit der so erfundenen Bestäubung wird die von den Spermatozoiden zurückzulegende Strecke auf ein Minimum reduziert. In Folge der damit erreichten guten Befruchtungsquote kann die Anzahl der spermatozytischen Zellen pro Mikroprothallium auf eine einzige reduziert werden. Das Mikroprothallium besteht nur noch aus einer (Cycadeen) oder zwei Zellen (*Ginkgo*), das Antheridium selbst aus zwei Zellen und der spermatozytischen Zelle und ist damit schon fast bis zur Unkenntlichkeit reduziert.

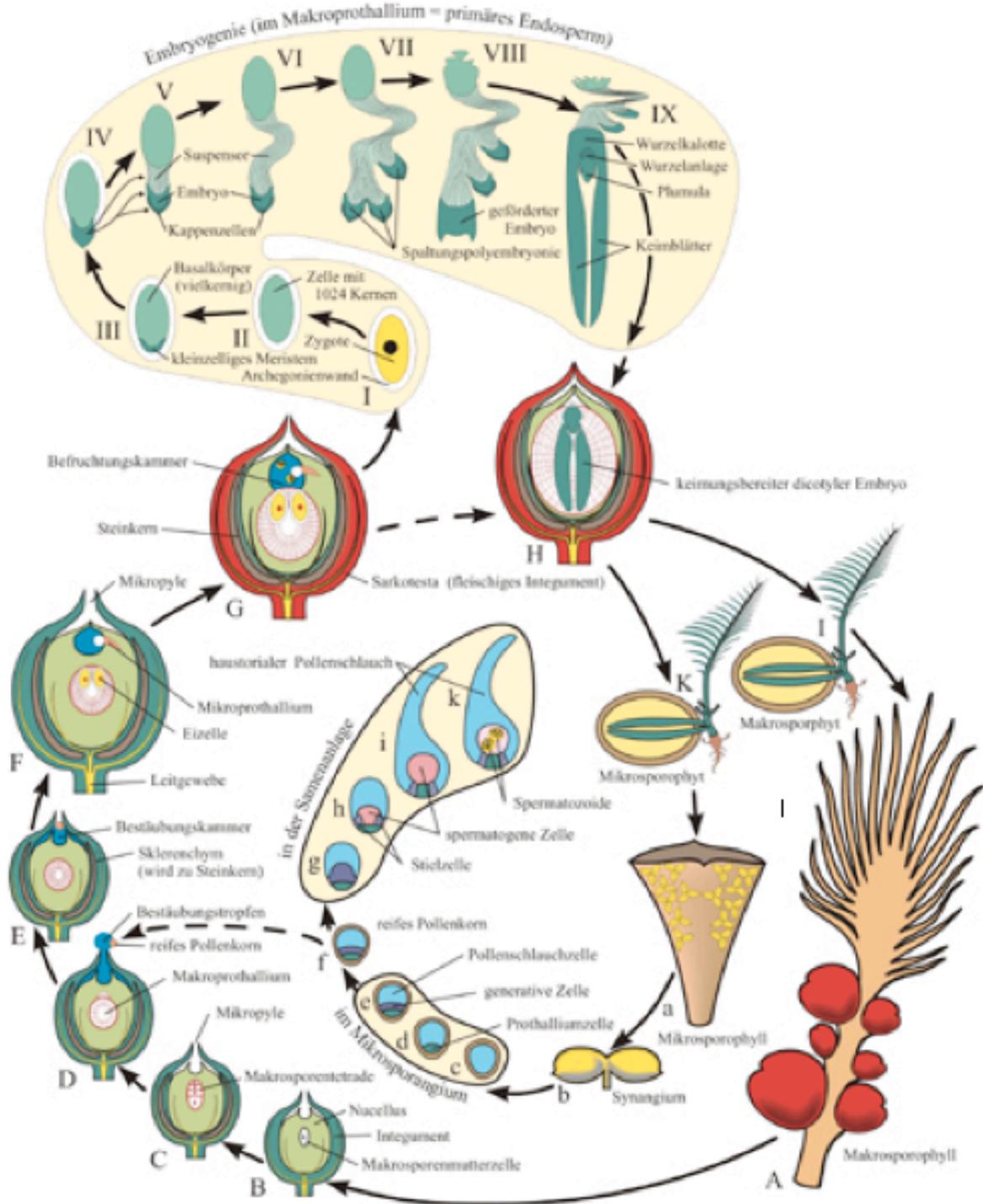


Abb. 34: Entwicklungsgang von *Cycas revoluta*.

Bei *Ginkgo* ist der haustoriale Pollenschlauch kräftiger entwickelt als bei den Cycadeen und stark verzweigt (aber dennoch einzellig!). Die Makrosporangien stehen aber an langen Stielen und nicht in klarer Lagebeziehung zu Blättern. Ob *Ginkgo* überhaupt Makrosporophylle hat oder ob die Sporangien an Achsenenden stehen (Stachysporie), wird daher kontrovers diskutiert. Da die Mikrosporangien klar an Mikrosporophyllen gebildet werden, erscheint es vernünftig anzunehmen, dass sich auch die Position der Makrosporangien von einer Position an Sporophyllen herleitet (Phyllosporie), nachgewiesen ist dies jedoch nicht. Die freie Exposition eines von der Pflanze produzierten Bestäubungstropfens, die wir gerade als wichtigen evolutiven Fortschritt kennengelernt haben, bringt aber auch neue Probleme mit sich. Der Bestäubungstropfen verdunstet z.B. rasch, wenn nicht neue Flüssigkeit nachgeliefert wird, oder er kann ganz einfach durch heftigen Wind weggeblasen werden. Bereits innerhalb der Cycadeen kann man daher Entwicklungen beobachten, die diese Mängel beseitigen oder wenigstens minimieren.

Zum ersten wird die Verdunstung des Bestäubungstropfens durch gelöste Zucker verringert. Durch die Bildung nektarartig zähflüssiger Bestäubungstropfen können diese auch größer werden, als dies bei reinem Wasser möglich wäre, ohne zu zerfließen oder abzutropfen. Zugleich werden die Bestäubungstropfen damit aber auch als Futterquelle für Insekten interessant. Zum zweiten besteht eine weitere Schutzmöglichkeit darin, den Bestäubungstropfen nicht frei zu exponieren, sondern innen im Zapfen zu verbergen. Tatsächlich sind bei vielen Gattungen (z.B. *Zamia*) die beiden einzigen Samenanlagen des Makrosporophylls so orientiert, dass die Mikropyle nach innen zur Zapfenspindel weist. Dies scheint zunächst im Widerspruch zu der Aufgabe des Bestäubungstropfens als Pollenfangeinrichtung zu stehen. Untersuchungen an Zapfen und Zapfenmodellen im Windkanal haben jedoch gezeigt, dass der Pollen gehäuft im Inneren des Zapfens akkumuliert, also genau dort, wo sich der Bestäubungstropfen befindet. Diese Umwendung der Samenanlage wird sich im folgenden als wichtiger Schritt zu modernen Gymnospermen und Angiospermen erweisen.

3.2.6.2 Gymnospermen mit (einfacher) Pollenschlauchbefruchtung

Als am besten untersuchtes Beispiel soll hier zunächst der Generationswechsel der Kiefer (*Pinus*) vorgestellt werden. Verschiedene Abwandlungen und Verbesserungen dieses Prinzips lassen sich im Anschluß daran vereinfacht darstellen. Wie bei den Cycadeen sind auch bei modernen Koniferen (Pinaceae) die Zapfen grundsätzlich eingeschlechtig. Die männlichen und weiblichen Zapfen sind dabei meist einhäusig verteilt, kommen also auf demselben Individuum vor. Die männlichen Zapfen sind unverzweigte Sporophyllstände und können demzufolge als Blüten bezeichnet werden. Jedes Sporophyll trägt auf der Unterseite in der Regel zwei Mikrosporangien. Die weiblichen Zapfen sind komplizierter gebaut und stellen verzweigte Systeme dar, die deswegen als Blütenstände angesehen werden müssen. Sie sind aus zwei verschiedenen Typen von Zapfenschuppen aufgebaut. Die Deckschuppen sind an der Zapfenspindel inseriert. In der Achsel der Deckschuppe steht die Samenschuppe, die auf der der Zapfenspindel zu gewandten Seite zwei Samenanlagen trägt. Da nach den Blattstellungsregeln in der Achsel eines Blattes (der Deckschuppe) nicht direkt ein weiteres Blatt stehen darf, wird die Samenschuppe heute meist als Flachspross (Kladodium) aufgefasst.

An fossilen Gymnospermenarten (*Lebachia*, Voltziales) konnten jedoch kurze Achsel-sprosse mit mehreren gestielten Samenanlagen festgestellt und die Interpretation der weiblichen Zapfen als Blütenstände damit bestätigt werden. Der Pollen ist bei der Verbreitung zwar vierzellig aber die beiden Prothalliumzellen sind bereits degeneriert und kollabiert, so dass nur noch zwei intakte, kernhaltige Zellen vorhanden sind. Der Pollen gelangt bei *Pinus* durch die Luftströmung an die beiden schwanzartigen Anhänge der Mikropyle, die in Bezug auf die Längsachse des Zapfens radial hintereinander angeordnet sind. Der Pollen bleibt dabei auf der Innenseite dieser Anhänge auf einem klebrigen Sekret haften. Der Bestäubungstropfen wird nur wenige Stunden nach Mitternacht exponiert. Er wird über die an den Anhängen haftenden Pollenkörner vorgestülpt und löst sie von diesen ab. Durch die beiden Luftsäcke schwimmt das Pollenkorn im Bestäubungstropfen nach oben in Richtung des Nucellus (Bojenefekt). Um zu verhindern, dass der Bestäubungstropfen bei Berührung der Zapfenschuppen zerfließt, sind die Zapfenschuppen durch eine starke Wachsschicht unbenetzbar gemacht. Um zu gewährleisten, dass das Pollenkorn zum richtigen Zeitpunkt keimt, muss der Stimulus für die Keimung des Pollens vom Bestäubungstropfen kommen. Bleibt ein Pollenkorn irgendwo hängen, so kann der auswachsende Pollenschlauch unter Umständen dem Bestäubungstropfen hinterher wachsen. Da die spermatogene Zelle ganz innerhalb der Pollenschlauchzelle liegt, kann sie durch den Pollenschlauch zum Ziel transportiert werden und die Befruchtung ist noch möglich, auch wenn das Pollenkorn selbst nicht bis zum Nucellus eingesaugt worden ist.

Die Befruchtung erfolgt jetzt nicht mehr durch Spermatozoide. Der Pollenschlauch "wurzelt" nicht mehr wie bei *Ginkgo* und den Cycadeen im Nucellus, sondern wächst durch den Nucellus hindurch direkt auf eines der mehreren befruchtungsfähigen Archegonien zu. Dort öffnet sich der Pollenschlauch zur Freisetzung der Gameten an der Spitze. Damit werden die männlichen Gameten erstmalig am Zielort vom Pollenschlauch abgesetzt. Die Pollenschlauchbefruchtung ist erfunden. Zugleich werden begeißelte Spermatozoide überflüssig und treten folgerichtig ab hier in der weiteren Evolution nirgends mehr auf. Der Pollen gelangt wie bei *Cycas* und *Ginkgo* mit dem resorbierten Bestäubungstropfen in die Mikropyle hinein, da der Pollenschlauch aber durch den Nucellus hindurch wächst, ist eine Pollen- oder Befruchtungskammer überflüssig und fehlt bei allen Arten mit Pollenschlauchbefruchtung. Da der Pollenschlauch direkt auf die Eizelle zu wächst, hat die zweite Spermazelle des Pollenschlauches keine Chance zur Befruchtung und degeneriert. Weitere Archegonien innerhalb derselben Samenanlage können nur durch Spermazellen anderer Pollenschläuche befruchtet werden.

Manche Koniferen bilden keinen großen, kugeligen Bestäubungstropfen mehr. Der Pollen wird durch narbenähnliches, rezeptives Gewebe aufgefangen, das vom Integument im Bereich der Mikropyle gebildet wird (*Larix*). In einigen seltenen Fällen (*Araucaria*) wird ein rezeptives Gewebe von der Deckschuppe gebildet. Dieses rezeptive Gewebe stimmt funktionell mit der Narbe der Blütenpflanzen überein. Um der Narbe der Blütenpflanzen homolog zu sein, müsste es jedoch von der Samenschuppe gebildet sein, die aber bei den Araukarien auf einen kleinen Wulst reduziert ist. Bei vielen Koniferen tritt die Bildung des Makroprothalliums erst nach der Bestäubung ein. Auf diese Weise wird bei nicht bestäubten Samenanlagen der Energieaufwand für die Bildung des Nährgewebes eingespart.

3.2.7 Weitere Verbesserungen und die Entwicklung zu den Angiospermen

Mit den Gymnospermen hat der Generationswechsel eine Entwicklung erreicht, die von freiem Wasser unabhängig ist und im Prinzip die Besiedelung aller nicht aquatischer Lebensräume und beliebige Größen der Individuen möglich macht. Weitere Verbesserungen zielen daher vor allem darauf, den Reproduktionserfolg zu verbessern beziehungsweise den Materialeinsatz für die Reproduktion zu minimieren. Hierzu werden bei der Evolution der Angiospermen Wege weiterbeschritten, die in Ansätzen schon bei den Gymnospermen erkennbar sind.

Der Grundtyp (Normaltyp oder Polygonum-Typ nach der Gruppe an der er zuerst untersucht wurde) ist in Abb. 35 dargestellt. Makrosporophylle und Mikrosporophylle (Karpelle und Staubgefäße bzw. Staubgefäßgruppen) sind in der Regel in zwittrigen Blüten zusammen gefasst (Abb. 36 "A"). An den Rändern der Karpelle entwickeln sich die Samenanlagen. Sie sind zunächst noch aufrecht oder nur leicht eingekrümmt und der Nucellus (Makrosporangium) ist noch nicht ganz von den beiden Integumenten umhüllt (Abb. 36 "B").

Im Verlauf der weiteren Entwicklung erfolgt die Einkrümmung in die anatrophe Form. Im Inneren des Makrosporangiums differenziert sich eine einzige Zelle zur Makrosporenmutterzelle und macht eine Meiose durch (Abb. 36 "B-D"). Die Makrosporenmutterzelle liegt bei Angiospermen entweder direkt unter der Epidermis des Nucellus und ist damit nur von einer Schicht Nucellusgewebe bedeckt (tenuinucellate Samenanlage), oder ist mehrere Zellschichten tief in den Nucellus eingesenkt (crassinucellate Samenanlage). Die Makrospore macht normalerweise (Normaltyp = Polygonumtyp) drei Kernteilungen durch (Abb. 36 "E-G"). Die entstehenden 8 Kerne bilden 7 Zellen (Abb. 36 "H", Abb. 35). Die größte davon ist das zweikernige Makroprothallium, das im lichtmikroskopischen Bild als glasiger, durchscheinender Sack erscheint und als Embryosackzelle bezeichnet wird, weil sich die ersten Schritte der Entwicklung des neuen Embryos innerhalb dieses Bereiches abspielen.

Die anderen 6 Zellen bilden zwei Dreiergruppen, die ganz innerhalb der Wand des Embryosacks und damit innerhalb der Makrosporenwand liegen. Beide Gruppen können als auf zwei Zellen reduziertes Archegonium mit Eizelle aufgefaßt werden. Von diesen beiden Gruppen stellt allerdings nur die unter der Mikropyle liegende Gruppe ein funktionierendes, reduziertes Archegonium mit Eizelle dar. Die andere Gruppe liegt am gegenüberliegenden Ende des Embryosacks und ist steril. Diese drei Zellen werden wegen dieser Lage als Antipoden bezeichnet. Die beiden seitlichen Zellen des funktionsfähigen Archegoniums werden Synergiden genannt, weil man eine unterstützende Funktion bei der Befruchtung angenommen hat. Die Embryosackzelle zusammen mit allen in ihr liegenden Zellen wird Embryosack genannt. Die Zellen innerhalb des Embryosacks bleiben zellwandlos. In diesem Zustand erfolgt die Befruchtung durch den Pollenschlauch, der durch die Mikropyle zum Embryosack vordringt.

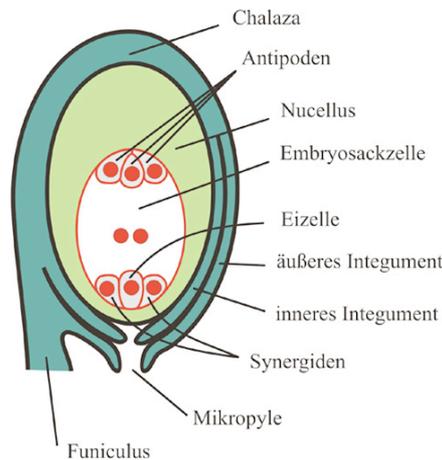


Abb.35: Samenanlage der Angiospermen (Normaltyp = Polygonumtyp).

In den Pollensäcken entwickelt sich eine Anzahl von primären Archesporzellen, aus denen durch weitere Teilungen Pollenmutterzellen hervorgehen (Abb. 36 "b"). Diese kugeln sich gegeneinander ab und sind zum Zeitpunkt der Meiose (Abb. 36 "d,e") von einer Kallosehülle umgeben, an der sie in Präparaten gut von anderen Zellen der Anthere unterschieden werden können. Nach Bildung der Sporenwand beginnt noch innerhalb des Sporangiums die Ausbildung des Mikroprothalliums mit einer ersten Teilung in eine vegetative und eine generative Zelle. Die generative Zelle liegt zunächst noch der Sporenwand an, kommt aber bald innerhalb der vegetativen Zelle zu liegen. Die Teilung der generativen Zelle in zwei Spermazellen kann artspezifisch entweder noch im Sporangium oder wie in der Abbildung dargestellt erst auf der Narbe erfolgen. Das reife Pollenkorn ist auch hier ein zwei- oder dreizelliges, fliegendes Prothallium. Erst auf der Narbe keimt das Pollenkorn aus. Es bildet sich ein einzelliger unverzweigter Faden, der Pollenschlauch aus, der der Narbe entlang und weiter über das vom Karpellrand auf den Plazenten gebildete Pollenschlauchleitgewebe zu den Samenanlagen wächst. Im typischen Fall dringt der Pollenschlauch durch die Mikropyle in die Samenanlage ein (porogame Befruchtung). Nach Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack öffnet sich der Pollenschlauch und eine generative Zelle verschmilzt mit der Eizelle, die andere mit der Embryosackzelle. In der Eizelle verschmelzen die beiden Kerne zur Zygote, im Embryosack verschmelzen die beiden dort vorhandenen Kerne und der zweite generative Kern zu einem triploiden Kern, dem sekundären Embryosackkern, aus dem sich das sekundäre, triploide Endosperm entwickelt. Die weitere Entwicklung des Endosperms beginnt dabei zunächst mit einer Phase freier Kernteilungen (Abb. 36 "L"). Später wird das Endosperm bei allen Angiospermen völlig in einkernige Zellen untergliedert (Abb. 36 "M"). Die Entwicklung des Embryos umfaßt die Bildung eines mehrzelligen, aber einzellreihigen Suspensors, der in einer vergrößerten, einkernigen Basalzelle endet (Abb. 36 "N"). Am keimungsbereiten Embryo sind Suspensor und Basalzelle nicht mehr zu erkennen (Abb. 36 "O"). Nach der Samenausbreitung und Keimung entwickelt sich ein neuer Sporophyt (Abb. 36 "O"). Bei den Gymnospermen ist erforderlich, dass sich alle Schuppen innerhalb eines Zapfens gleichmässig entwickeln, damit der Schutz der Samen durch den Zapfen gewährleistet ist. So muss auch in Samenschuppen investiert werden, die gar keine befruchteten Samenanlagen tragen. Dieser Nachteil ist bei den Angiospermen überwunden. Der vielleicht entscheidendste Schritt bei der Evolution der Angiospermen war die Entwicklung eines gemeinsamen Pollenauffanggewebes für mehrere Samenanlagen.

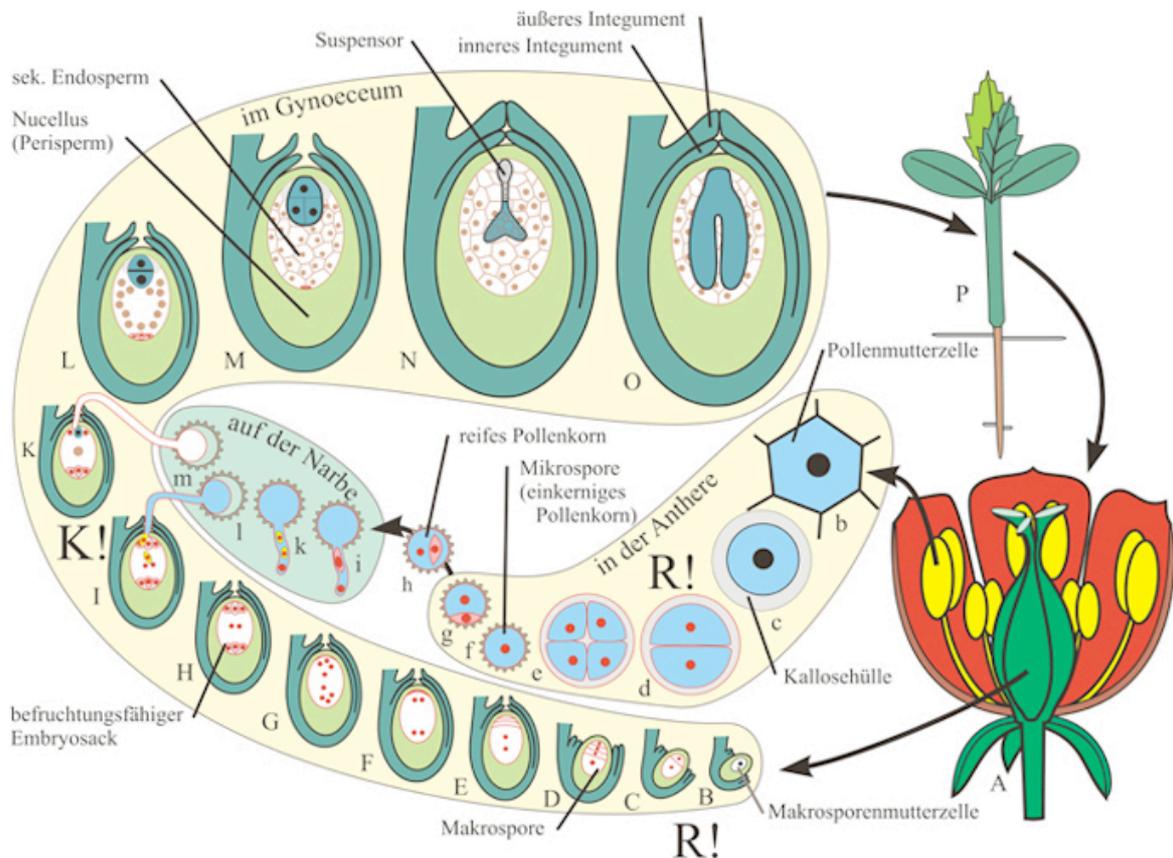


Abb. 36: Generationswechsel der Angiospermen.

3.3 Die Gametangien der Landpflanzen

3.3.1 Das Archegonium, seine Ontogenie und Phyllogenie

Bei den Moosen und Farnen liegt ein flaschenförmiges weibliches Gametangium mit einer einzigen Eizelle vor, das als Archegonium bezeichnet wird. Bei den Angiospermen findet man dagegen nur noch drei Zellen, deren Homologie zu einem Archegonium zunächst nicht besonders einsichtig erscheint. Zwischen beiden Formen gibt es jedoch eine ganze Reihe von Übergängen und Zwischenstadien sowohl in der Form als auch in der Entwicklung. Die interessantesten und wichtigsten dieser Zwischenformen treten bei den Gymnospermen auf, und die gesamte Entwicklungsreihe soll im Folgenden näher beleuchtet werden. Das Archegonium der Moose entsteht aus einer Epidermiszelle. Diese teilt sich periklin (d.h. parallel zur Oberfläche des Prothalliums) in eine primäre Halszelle und eine zentrale Zelle. Letztere teilt sich nochmals periklin in eine distal gelegene primäre Halskanalzelle und eine primäre Bauchzelle. Durch weitere Teilungen gehen aus der primären Halskanalzelle die Halskanalzellen des Archegoniums hervor. Die primäre Bauchzelle teilt sich nur noch einmal in die Bauchkanalzelle und die Eizelle.

Bevor sich das Archegonium öffnet, degenerieren und verschleimen die Halskanalzellen und die Bauchkanalzelle, so daß der Weg für anschwimmende Spermatozoide zur Eizelle frei ist. Bei vielen Farnen läuft die Ontogenie des Archegoniums vergleichbar ab.

Allerdings schafft die primäre Halskanalzelle oft zwar noch eine Kernteilung, aber keine Zellteilung mehr. Es gibt damit nur noch eine einzige, zweikernige Halskanalzelle. Bei den Koniferen teilt sich ebenfalls eine epidermale Zelle in eine primäre Halszelle und eine zentrale Zelle. Die primäre Halszelle teilt sich weiter und kann einen Archegonienhals aus bis zu acht Zellen bilden. Die zentrale Zelle teilt sich nur noch einmal periklin in eine kleinere distale Zelle, die als Bauchkanalzelle bezeichnet wird, und die Eizelle. Bei *Ephedra* teilt sich die epidermale Initiale ebenfalls in eine primäre Halskanalzelle und eine primäre Bauchzelle. Diese macht aber nur noch eine Kernteilung durch, ohne daß sich noch eine Zellteilung anschließt. Der distale Kern wird als Bauchkanalkern bezeichnet, der proximale als Eikern. Die gesamte, zweikernige Zelle fungiert als Eizelle; der Bauchkanalkern degeneriert bei manchen Arten vor der Befruchtung, bei manchen bleibt er jedoch erhalten. Bei manchen *Ephedra*-Arten verschmilzt dieser Bauchkanalkern sogar mit dem Kern der zweiten Spermazelle. Es liegt damit bei *Ephedra* im Prinzip eine doppelte Befruchtung wie bei Angiospermen vor. Allerdings entwickelt sich aus diesem diploiden Kern kein Nährgewebe.

3.3.2 Das Antheridium, seine Ontogenie und Phylogenie

Die Ontogenie des Antheridiums in den verschiedenen Gruppen der Landpflanzen zeigt von den Moosen bis hin zu den Angiospermen charakteristische Veränderungen, die als zunehmende Verkürzung und Reduktion des Entwicklungsganges bei Laubmoosen verstanden werden können. Drei wesentliche Beobachtungen ergeben sich beim Vergleich des Entwicklungsganges (Abb. 37).

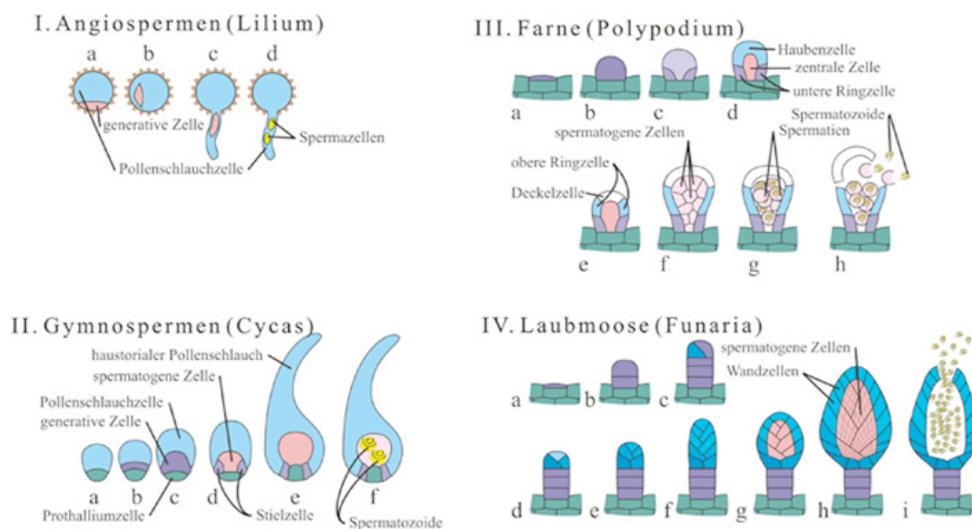


Abb. 37: Vergleich der verschiedenen Entwicklungsgänge.

Erstens wird das Prothallium immer stärker reduziert. Von der bei den Moosen noch dominierenden Generation bleibt bei den Angiospermen gerade noch eine einzige Zelle übrig, die zugleich das gesamte Antheridium repräsentiert. Dennoch bleibt die spermatogene Zelle auch bei stärkster Reduktion des Mikrogametophyten immer durch eine Zelle von der Umgebung getrennt, die "zellige Wand" der Gametangien als Apomorphie der Landpflanzen bleibt also erhalten. Zweitens wird die Anzahl der Spermatozoide bzw. Spermazellen pro Antheridium immer mehr reduziert, bis ab den Gymnospermen nur noch jeweils zwei vorhanden sind. Drittens bleibt die Anzahl der Spermatozoide bzw. Spermazellen je spermatogener Zelle dagegen erstaunlich konstant. Bei den Moosen sind es bereits zwei wie bei den Samenpflanzen und nur bei den Farnen ist eine Reduktion auf ein einziges Spermatozoid pro spermatogener Zelle erfolgt, was vermutlich im Zusammenhang mit der ungewöhnlichen Größe der Spermatozoide steht.

Die Ontogenie des Laubmoos-Antheridiums beginnt mit einer periklinen Teilung in einer Epidermiszelle (Abb. 37 "IV,a"). Durch weitere Teilungen entsteht zunächst ein kurzes haarartiges Gebilde (Abb. 37 "IV,b-f"), die Spitzenzelle teilt dabei bald die Segmente nicht mehr in gleichmässigen Scheiben ab, sondern bildet keilförmige Segmente. Die Spitzenzelle wandelt sich so von einer einschneidigen zu einer zweischneidigen Scheitelzelle (Abb. 37 "IV,c-f"). Danach wird durch weitere Zellteilungen eine äußere, einschichtige Antheridienwand und ein innerer Komplex von Zellen gebildet (Abb. 37 "IV,g"), aus denen nach weiteren Teilungen (Abb. 37 "IV,h") je zwei Spermatozoide hervorgehen (Abb. 37 "IV,i"). Die Ontogenie des Farn-Antheridiums beginnt zunächst wie bei den Moosen (Abb. 37 "III,a-b"), bei der nächsten Teilung wird jedoch durch eine trichterförmige Zellwand eine ringförmige Zelle abgegliedert. Diese untere Ringzelle wird im Längsschnitt zweimal getroffen und ist in Abb. 37 "III,c" dunkler dargestellt. Von der größeren Zelle wird durch eine weitere Wand eine Haubenzelle von einer zentralen Zelle abgegrenzt (Abb. 37 "III,d"). Die Haubenzelle wird durch eine zweite trichter- oder ringförmige Zellwand in eine weitere ringförmige Zelle und eine Deckelzelle unterteilt (Abb. 37 "III,e").

Die zweite Ringzelle liegt über der zuvor gebildeten und wird deshalb obere Ringzelle genannt. Alle durch weitere Teilungen aus der zentralen Zelle hervorgehenden Zellen werden letztlich zu spermatogenen Zellen (Abb. 37 "III,f"). Die spermatogenen Zellen kugeln sich gegeneinander ab und werden nach dem Absprengen des Deckels als Spermarien aus dem Antheridium entlassen (Abb. 37 "III,g-h"). Aus jedem Spermarium geht nach kurzer Zeit ein schraubig gewundenes Spermatozoid hervor (Abb. 37 "III,h"). Bei den Cycadeen beginnt die Bildung des Antheridiums bereits mit der Keimung des Pollenkornes. Das gesamte Mikroprothallium besteht hier letztlich aus einem einzigen und zudem noch stark reduzierten Antheridium. Bei der ersten Teilung der Mikrospore wird eine kleinere Prothalliumzelle und einer größere Initiale gebildet (Abb. 37 "II,a"). Die Initiale gliedert zur Prothalliumzelle hin nochmals eine Zelle ab, die generative Zelle genannt wird (Abb. 37 "II,b").

Der größere Rest der Initiale wird Pollenschlauchzelle genannt, weil sie dem Pollenschlauch der Blütenpflanzen homolog ist. Die generative Zelle wölbt sich im Verlauf der weiteren Entwicklung auf (Abb. 37 "II,c") und wird durch eine trichterförmige Zellwand in eine äußere ringförmige Zelle und eine innere spermatogene Zelle unterteilt. Die ringförmige Zelle wird Stielzelle genannt und ist im medianen Längsschnitt zweimal getroffen (in Abb. 37 "II,d-f" dunkler als die spermatogene Zelle dargestellt).

Vom Zustand in Abb. 37 "II,d" bis zum Zustand in Abb. 37 "II,e" finden keine weiteren Teilungen mehr statt, die Proportionen ändern sich aber und die Pollenschlauchzelle wächst zu einem kurzen haustorialen Pollenschlauch aus, der im Nuzellus "wurzelt". Wegen dieser Funktion wird er manchmal als das Rhizoid des Antheridiums betrachtet, er entspricht aber der Haubenzelle des Farn-Antheridiums und kann nicht ohne weiteres mit einem Rhizoid einer Moospflanze oder eines Farnprothalliums homologisiert werden. Aus der spermatogenen Zelle gehen in einem letzten Schritt zwei kugelige Spermatozoide mit einem schraubigen Wimperband hervor (Abb. 37 "II,f").

Bei den Angiospermen erfolgen insgesamt nur noch zwei Zellteilungen, bei denen keine festen Zellwände mehr ausgebildet werden. Alle aus der Mikrospore hervorgehenden Zellen sind daher wie tierische Zellen nackt. Aus einer ersten Teilung geht eine größere vegetative Zelle und eine kleiner generative Zelle hervor (Abb. 37 "I,a"). Die größere Zelle wird ohne weitere Teilung zum Pollenschlauch und kann daher auch als Pollenschlauchzelle bezeichnet werden. Die generative Zelle löst sich ganz von der Aussenwand und liegt dann vollständig innerhalb der Pollenschlauchzelle (Abb. 37 "I,b"). Sie teilt sich noch einmal und bildet zwei Spermazellen, die im Pollenschlauch hinter dem vegetativen Kern her zur Samenanlage wandern (Abb. 37 "I,c-d"). Dort öffnet sich der Pollenschlauch in den Embryosack hinein und eine der beiden Spermazellen vereinigt sich mit der Eizelle zur Zygote, die andere verschmilzt mit der Embryosackzelle und bildet das sekundäre Endosperm.

3.4 Die Entwicklung der Zygote zum Sporophyten, Embryogenie

Bereits nach der ersten Teilung der Zygote liegt ein kurzer, zweizelliger Zellfaden vor. Ein Faden hat zwei Enden, und der Embryo ist damit bereits in diesem Stadium bipolar. Es kommen im ganzen Pflanzenreich im wesentlichen zwei verschiedene Lagemöglichkeiten für diese beiden ersten Zellen im Archegonium vor. Entweder ist eine Zelle dem Archegonienhals zugewendet und die andere ist entsprechend abgewendet, oder die Trennwand zwischen beiden Zellen ist dem Archegonienhals zugewendet. Die zweite Lösung kommt bei den meisten Farnen (leptosporangiate Farne) vor. Bei der ersten Lösung muss man zwei wichtige Unterfälle unterscheiden.

Der künftige Sprosspol kann aus der außen zum Archegonienhals weisenden Zelle entstehen; diese Lage wird als exoskopisch bezeichnet. Die exoskopische Lage ist z.B. typisch für die Moose, bei denen der gegenüberliegende Pol sowieso als Haustorium im Archegonium verbleibt. Liegt dagegen der Sprosspol nach innen und der gegenüberliegende Pol wird dem Archegonium zugewendet, so wird diese Lage als endoskopisch bezeichnet. Die endoskopische Lage ist charakteristisch für die Samenpflanzen, da die spätere Keimwurzel am gegenüberliegenden Pol gebildet wird und diese bei der Keimung zuerst durch die Mikropyle austreten wird. Durch weitere Teilungen entsteht ein vielzelliges Gebilde, das bereits einen Sprossvegetationspunkt und eine oder mehrere Blattanlagen aufweist. Ein Teil der Zellen dieses Gebildes degeneriert allerdings frühzeitig wieder und ist nicht an der Bildung des fertigen, keimungsbereiten Embryos beteiligt. Bestimmte Teile des Embryos haben in einzelnen Entwicklungsphasen ganz spezielle und wichtige Aufgaben.

Die Nährstoffaufnahme wird bei Moosen und Farnpflanzen von einem so genannten Fuß wahrgenommen, bei Samenpflanzen dagegen von den Keimblättern. Bei den Farnpflanzen liegt der Fuß dem Sprossvegetationspunkt gegenüber und kann von ihm durch einen mehr oder weniger deutlichen Stiel getrennt sein. Dieser Stiel kann vielleicht der Seta (Kapselstiel) der Moose homologisiert werden. Die erste Wurzel entwickelt sich bei verschiedenen Farnpflanzengruppen an recht verschiedenen Stellen, sie entsteht aber nie am anderen Ende einer Symmetrieachse, wie das bei Samenpflanzen der Fall ist. Alle Farnembryonen sind daher mehr oder weniger stark unsymmetrisch.

Bei den Cycadeen durchläuft die Zygote zunächst bis zu zehn simultane Kernteilungen. Die dann bis zu 1024 Kerne enthaltende Zelle wird meist durch Wandbildung in einen zelligen, undifferenzierten Gewebekomplex verwandelt, der als Basalkörper bezeichnet wird. Von diesem ausgehend und von der Mikropyle abgewendet entwickeln sich eine oder mehrere fädige Strukturen, die im Querschnitt aber mehrzellig sind. Diese Strukturen werden als Suspensoren bezeichnet. An der Spitze jedes Suspensors entwickelt sich ein Sprossvegetationspunkt. Das bedeutet, dass aus einer Zygote nicht nur ein Embryo, sondern mehrere genetisch identische Embryonen entstehen können.

Neben dieser monozygotischen Polyembryonie oder Spaltungspolyembryonie kann immer dort, wo ein Makroprothallium mehrere Archegonien aufweist, auch eine polyzygotische Polyembryonie auftreten. Im Verlauf der Entwicklung bleibt von den verschiedenen Embryonen in einer Samenanlage allerdings regelmäßig nur ein einziger übrig, die anderen werden vom kräftigsten Embryo erdrückt und degenerieren frühzeitig. Das Phänomen der Polyembryonie zeigt, dass nicht alles aus der Zygote hervorgegangene Gewebe in die Bildung eines einzigen Embryos eingeht. Zum einen können mehrere Embryonen gebildet werden, zum anderen gehen Gewebekomplexe wie der Basalkörper und die Suspensoren vor der Samenreife zugrunde und sind nicht an der Bildung des Gebildes beteiligt, das üblicherweise als Embryo bezeichnet wird. Für alles, was durch Teilungen aus einer Zygote hervorgeht, hat sich daher der Begriff Gesamtembryo eingebürgert.

Bei *Pinus* bildet sich aus der Zygote zunächst ein 16-zelliger Komplex, bei dem die Zellen in vier Ebenen zu je vier Zellen übereinander angeordnet sind. Aus den vier nach innen orientierten Zellen entwickelt sich dann je ein Embryo. Aus den Zellen der darauf folgenden Ebene entwickeln sich voneinander getrennte, einzellreihige Suspensoren. Die beiden übrigen Ebenen bilden die sogenannte Basalplatte.

Bei den Angiospermen tritt normalerweise keine Polyembryonie mehr auf. Der Basalkörper, der bei *Pinus* schon auf eine achtzellige Basalplatte reduziert ist, wird weiter reduziert und besteht nur noch aus einer einzigen, vergrößerten Basalzelle. Der Suspensor ist ein einzellreihiger Faden. Verfolgt man die einzelnen Teilungsschritte von der Zygote bis zum Embryo, so fallen bemerkenswerte und systematisch verwertbare Unterschiede auf. Bei manchen Gruppen entstehen Basalzelle und Suspensor aus der nach der ersten Teilung der Zygote exoskop liegenden Zelle. Bei anderen bildet die exoskop liegende Zelle nur die Basalzelle und durchläuft keine weiteren Teilungen, der Suspensor wird vollständig von der endoskop liegenden Zelle gebildet. In anderen Gruppen gibt es Zwischenformen aus diesen beiden Extremen. Es gibt offenbar bei den Angiospermen eine für einzelne systematische Gruppen unterschiedliche und genau festgelegte Abfolge von Teilungsschritten bei der Entwicklung des Gesamtembryos.

Das Studium der Embryogenie kann daher oft wichtige Hinweise für die phylogenetischen Zusammenhänge liefern. Bei der Keimung wird der dem Sprosspol gegenüberliegende Pol zuerst durch die Mikropyle hervorgeschoben. Dieser als Radicula (Keimwurzel) bezeichnete Abschnitt ist aber meist das spätere Hypocotyl.

Die Keimblätter der Samenpflanze verbleiben zunächst als haustoriale Organe im Samen. Fungiert das ganze Keimblatt als Haustorium, so verbleibt es häufig insgesamt im Samen und übernimmt niemals Assimilationsfunktion. Die ersten assimilierenden Blätter sind dann bereits die Folgeblätter. Bei diesem Keimungstyp verbleibt der Same an oder unter der Bodenoberfläche und die Keimblätter werden nicht sichtbar, er wird deshalb als hypogäische Keimung bezeichnet. In vielen Fällen ist jedoch nur die Blattspitze haustorial und die Basis wird aus dem Samen hervorgeschoben und ergrünt. In diesem Fall wird die Samenschale zunächst als Haube auf den Keimblattspitzen hochgehoben und erst abgeworfen, wenn die Nährstoffe im Samen völlig resorbiert sind. Gleichzeitig streckt sich das Hypocotyl und hebt die Ansatzstelle der Keimblätter über den Boden empor. Dieser Keimungstyp wird als epigäische Keimung bezeichnet. Zwischen hypogäischer und epigäischer Keimung gibt es Übergänge.

3.5 Die Evolution der Angiospermenblüte

3.5.1 Euanthientheorie und Pseudanthientheorie

Für die Phylogenie der Angiospermenblüte gibt es zwei konkurrierende Vorstellungen. Nach der einen ist die Angiospermenblüte aus einem zwittrigen Sporophyllstand entstanden, der in etwa dem von *Selaginella* entspricht. Die Blüte war nach dieser Vorstellung in ihrer ganzen Evolution ein einachsiges (d.h. aus einer einzigen unverzweigten Sprossachse bestehendes) blütenähnliches Gebilde. Nach dem zapfenartigen Aufbau der Ausgangsform wird diese Theorie auch Strobilus-Theorie genannt, weil es in der ganzen Evolution immer mehr oder weniger blütenähnliche Gebilde waren, ist diese Theorie unter der Bezeichnung Euanthientheorie allgemein bekannt.

Bei der Entwicklung der Gymnospermen wurden im Zusammenhang mit dem Übergang zur Windblütigkeit männliche und weibliche Sporophylle auf getrennte Zapfen, d.h. eingeschlechtige männliche und weibliche Blüten verteilt. Besonders bei den Gnetatae ist zu beobachten, daß diese eingeschlechtigen Zapfen zu zwittrigen Zapfenständen zusammengezogen werden. Dabei wird die Zahl der Sporophylle in einem Zapfen stark reduziert und der zwittrige Zapfenstand kann einer Blüte sehr ähnlich werden. Nach der Pseudanthientheorie ist die Evolution der Angiospermenblüten nicht direkt aus selaginellaartigen, einachsigen Systemen erfolgt, sondern auf dem Umweg über solche zwittrigen Zapfenstände. Durch fortschreitende Reduktion der eingeschlechtigen Zapfen des Zapfenstandes ist wieder ein System entstanden das unverzweigt ist. Die Sporophylle, die ursprünglich an Seitenachsen des Zapfenstandes saßen, sind durch Reduktion der Seitenachsen an die Achse des Zapfenstandes verlagert, so dass sekundär wieder ein unverzweigter Sporophyllstand begrenzten Wachstums, d.h. eine Blüte entsteht.

Die Pseudanthientheorie geht auf den Systematiker Richard von Wettstein zurück, der in logischer Konsequenz die Angiospermenblüte als "primäres Pseudanthium" bezeichnet und Pseudanthien, die innerhalb der Angiospermen durch Aggregation von Blüten entstehen als "sekundäre Pseudanthien" bezeichnen muss.

3.5.2 Die Blütenhülle

Die ursprüngliche Blütenhülle besteht aus sterilen Blättern, die die Sporophylle umgeben, so wie das bei den "Blüten" der Bärlappe zu beobachten ist. Mit dem Übergang zur Zoophilie kommt der Blütenhülle aber nicht mehr nur eine Schutzfunktion zu, die sich vorwiegend auf die Knospenphase beschränkt. Jetzt übernimmt die Blütenhülle Schau-funktion und wird zum Anlockungssignal für die Bestäuber. Das primäre Signal könnte dabei die gelbe Farbe des Pollens und der Staubbeutel gewesen sein. Sie dient ursprünglich zum Schutz des Mikroprothalliums vor mutagener UV-Strahlung und ist deshalb bereits bei den windblütigen Gymnospermen allgemein anzutreffen. Die Blütenhülle kann diesen Anlockungseffekt auf verschiedenen Wegen steigern. Zum einen kann durch gelbe, möglichst auch noch verbreiterte Filamente mehr Pollen vorgetäuscht werden als tatsächlich da ist. Zum anderen kann durch eine geeignete Kontrastierung der Blütenhülle die Signalwirkung des Pollens verbessert werden. Diese beiden Möglichkeiten lassen auch bereits die beiden Wege zur Entstehung der Blütenhülle erkennen. Die ungegliederte Blütenhülle kann in der Phylogenie entweder aus umgestalteten Hochblättern unterhalb der Sporophylle entstehen, oder sie kann aus umgewandelten, steril gewordenen Staubblättern entstehen.

Bei gegliederten Blütenhüllen können sich im Prinzip entweder alle Teile aus dem Hochblattbereich entwickeln, oder sie entstehen aus sterilen Staubblättern. Als dritte Lösung ist auch denkbar, dass die äußere Blütenhülle aus dem Hochblattbereich und die innere Blütenhülle aus dem Staubblattbereich entstehen. Häufig ging man in der Vergangenheit davon aus, dass sich die äußere Blütenhülle (der Kelch) aus dem Hochblattbereich herleitet und die innere Blütenhülle (die Krone) aus dem Androeceum. Solche Ableitungen schienen insbesondere dort erforderlich, wo der einzige Kreis von Staubgefäßen oder der äussere Kreis von zwei Kreisen (Obdiplostemonie) vor den Kronblättern steht und damit die Alternanzregel verletzt. In solchen Fällen besteht nicht selten ein besonders enger ontogenetischer Zusammenhang zwischen der Anlegung des Petalums und dem davorstehenden Staubgefäß. Manchmal entstehen beide aus einer einzigen Anlage, die sich in der Ontogenie sekundär aufspaltet (Dédoublement).

Man konnte somit Staubgefäß- und Kronblattwirtel als einen einzigen Wirtel auffassen und das Blütendiagramm wurde ohne Einschub von fehlenden (im Diagramm durch Kreuzchen symbolisierte) Staubgefäße wieder regelgerecht. Es gibt allerdings auch andere Lösungen für dieses Problem. Vernünftigerweise kann nur erwartet werden, dass Äquidistanz- und Alternanzregel gelten, wenn die Größen- und Entwicklungsunterschiede zwischen den aufeinanderfolgenden Organen unwesentlich sind. Das ist aber gerade in der Blüte häufig nicht der Fall und man muss sich eher wundern, warum diese Regeln so häufig eingehalten werden als warum sie gelegentlich nicht anwendbar sind.

Die primitive Blütenhülle ist nach allgemeiner Auffassung schraubig angeordnet, als abgeleitet gilt die wirtelige (zyklische) Anordnung. Grund für diese Annahmen ist der Umstand, daß praktisch alle Arten, die als Vorfahren der Blütenpflanzen in Frage kommen eine schraubige Blattstellung haben. Gegliederte Blütenhüllen, die aus schraubigen und wirteligen Bereichen zusammengesetzt sind, werden als hemizyklisch bezeichnet. Auch wirtelig stehende Blütenhüllen oder solche die wenigstens auf den ersten Blick wirtelig zu sein scheinen, können noch unterschiedlich starke Anzeichen der ursprünglichen schraubigen Situation aufweisen. Dies ist nicht selten an der Knospelage erkennbar.

Man unterscheidet drei Grundtypen der Knospelage, die offene, die klappige und die dachige Knospelage. Nur bei der dachigen Knospelage überdecken sich die Ränder der Hüllblätter gegenseitig, und man spricht dann von Knospendeckung. Die drei Formen der dachigen Knospendeckung sind quincunzial, cochleat und contort.

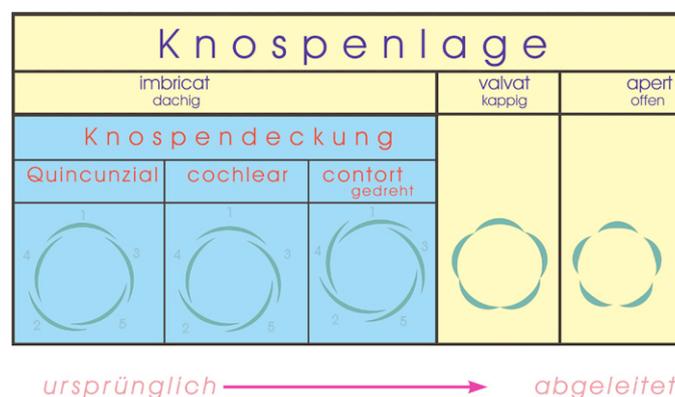


Abb. 38: Knospelage und Knospendeckung in der Blüte. Von den verschiedenen Möglichkeiten der cochlearen Knospendeckung ist der Übersichtlichkeit halber nur eine einzige abgebildet.

Die quincunziale Knospelage (Abb. 38 "links") zeigt noch deutlich die ursprüngliche schraubige Stellung. Obwohl alle Organe auf den ersten Blick auf einem Kreis zu stehen scheinen, decken die Ränder genau so, wie bei schraubiger Anordnung die äußeren Blätter die inneren decken würden. Von den beiden äußersten Blättern (Abb. 38 "1,2") eines fünfzähligen Wirtels sind von außen beide Ränder zu sehen, vom dritten Blatt ist ein Rand zu sehen und der andere nicht, und von den beiden inneren Blättern (Abb. 38 "4,5") sind beide Ränder verdeckt. In der Ontogenie ist meist erkennbar, dass die Blätter des Wirtels in schraubiger Folge nacheinander angelegt werden. In gewisser Weise handelt es sich also hier noch um "Scheinwirtel".

Bei der cochleaten Knospendeckung (Abb. 38 "Mitte links") sind nur vom äußersten Blatt ("1") beide Ränder zu sehen und vom innersten ("4") sind beide Ränder verdeckt. Von den dazwischen stehenden ist jeweils ein Rand verdeckt und der andere zu sehen, der verdeckte Rand ist dabei für alle Blätter übereinstimmend der linke oder der rechte. Ist das äußere Blatt des Wirtels der Abstammungsachse zugewandt, so spricht man von cochleat absteigender Deckung. Ist das äußere Blatt dagegen von der Abstammungsachse abgewandt, so wie die Deckung als cochleat aufsteigend bezeichnet. Die cochleate Deckung kann als Zwischenstufe von der schraubigen oder quincunzialen Stellung hin zur contorten Knospelage aufgefasst werden. Bei der contorten (gedrehten) Knospendeckung (Abb. 38 "Mitte") ist von allen Blättern ein Rand sichtbar und der andere verdeckt.

Je nachdem welcher Rand sichtbar ist, kann man links gedrehte und rechts gedrehte Knospen unterscheiden. Die contorte Knospendeckung ist nur bei einer streng wirteligen Stellung möglich. Man kann imbricate, valvate und aperte Knospenlage ebenfalls in eine merkmalsphylogenetische Reihe stellen, bei der die imbricate Knospenlage als am ursprünglichsten aufzufassen ist. Die valvate Knospenlage ist nur bei exakter Wirtelstellung (aber auch bei einer spiraligen Anlegungsfolge!) möglich und deshalb meist abgeleiteter als die imbricate Knospenlage.

Die aperte Knospenlage ist nur möglich, wenn der Schutz durch weiter außen liegende Hüllen (u.U. auch aus dem Hochblattbereich) erfolgt und ist daher als am stärksten abgeleitet zu betrachten. Bei der aperten Knospenlage kann aber aus der Lage der fertigen Organe weder zwischen wirteliger und schraubiger Stellung noch zwischen wirteliger und schraubiger Anlegungsweise unterschieden werden. Entsprechend wird hier mit einem Wechsel der Schutzfunktion auf weiter außen liegende Teile der Blüte oder den Hochblattbereich argumentiert, wenn die aperte Knospenlage als abgeleitet betrachtet wird. Die drei Formen der Knospenlage sind daher phylogenetisch schwieriger in eine Reihe zu bringen als die drei Formen der Knospendeckung.

Bei gegliedertem Perianth kann die Knospendeckung in Kelch und Krone verschieden sein. Dabei zeigt der Kelch in der Regel eine ursprünglichere Knospendeckung (d.h. der schraubigen Stellung ähnlichere Stellung) als die Krone. Bei offener oder klappiger Knospenlage kann an der entwickelten Blüte nicht mehr zwischen der schraubigen und der wirteligen Anlegungsfolge unterschieden werden. Daher kann auf einen valvaten Kelch ohne weiteres eine schraubige Krone folgen, ohne das dies im Widerspruch zu der Vermutung steht, die äußeren Wirtel seien der schraubigen Anordnung näher als die inneren.

3.5.3 Mikrosporophyll und Androceum

Das einzelne Stamen wird im Allgemeinen als Staubblatt bezeichnet und mit einem Mikrosporophyll homologisiert. Da in den meisten Blüten das einzelne Staubblatt genau die Stellung einnimmt, die nach der Alternanz- und der Äquidistanzregel ein Blatt einnehmen sollte, scheint diese Homologisierung gut gesichert, was sie aber durchaus nicht ist. Das typische Mikrosporophyll der Angiospermen hat an jedem Blattrand zwei lange, parallel verlaufende Sporangien, während es bei den Gymnospermen vielfach zwei (Pinaceae), seltener drei (manche *Ephedra*-Arten) oder mehr sind (sechs-zehn bei Araucariaceen; bei Cycadeen viele, die zu Synangien zusammengefasst sein können). Morphologisch ist das Mikrosporophyll der Pinaceen dem der Angiospermen am ähnlichsten. Die beiden Pollensäcke befinden sich auf der Unterseite des Mikrosporophylls, an der Spitze läuft es in einen sterilen Abschnitt aus. Wenn die Vorfahren der Angiospermen derartige Mikrosporophylle besessen haben sollten, wäre für die Angiospermen ein Staubblatt mit einem deutlichen Konnektivfortsatz (wie es bei vielen Magnoliales und Dioscoreales, z.B. *Paris quadrifolia* vorkommt) ursprünglich. Das Angiospermenstaubblatt würde sich von dem der Gymnospermen vor allem dadurch unterscheiden, dass es im ursprünglichen Fall immer vier Sporangien trägt.

Nach dem sogenannten "Diplophyllie-Konzept" ist das Staubgefäß der Angiospermen ein umgewandeltes Schlauch- oder Schildblatt. Dieses Konzept kann gut erklären, warum das Staubblatt immer vier Sporangien trägt und warum manchmal vorkommende Verbindungen zwischen einzelnen Pollensäcken ausschließlich apikal und basal vorkommen, wobei die apikale Verbindung sogar noch meist in Bezug auf die Blüte in tangentialer Richtung, die basale Verbindung dagegen in radialer Richtung verläuft. Da sich die Karpelle vieler apokarper Angiospermen wie Schlauch- oder Schildblätter entwickeln, bot das Diplophylliekonzept auch ein einheitliches morphogenetisches Prinzip für Staubblätter und Fruchtblätter an. Das Diplophylliekonzept wird heute weitgehend abgelehnt, ontogenetische Untersuchungen zu seiner Stützung haben sich als falsch erweisen. An der Vorstellung, das einzelne Stamen entspräche einem Blatt (daher der Begriff "Staubblatt") wird in der Regel jedoch festgehalten.

Es ist aber auch denkbar, daß das Staubgefäß gar nicht einem ganzen Blatt homolog ist, sondern daß mehrere Staubgefäße auf der Unterseite eines Mikrosporophylls inserieren, ähnlich wie dies bei den Cycadeen der Fall ist. Durch Reduktion des Blattes und frühzeitiger Anlegung der Staubgefäße könnte in der Phylogenie eine Situation wie bei der Pfingstrose entstehen. Hier steht an der Stelle, an der nach den Stellungsregeln ein Blatt zu erwarten ist, aber eine ganze, aus einem Primordium entstehende Gruppe von Stamina. Innerhalb einer solchen Gruppe von Staubgefäßen erfolgt die Ausgliederung zentrifugal. Das einzelne Staubgefäß genügt damit nicht mehr der Definition eines Blattes. Durch Reduktion der Stamina pro Mikrosporophyll auf ein einziges käme nach dieser Vorstellung das einzelne, an der Stelle eines Blattes stehende, aber nicht einem Blatt homologe Stamen zustande.

Solche Fälle ontogenetisch sekundärer Polyandrie könnten phylogenetisch durchaus ursprünglich und damit phylogenetisch primär sein. Das Staubgefäß ist nach dieser Vorstellung nicht einem ganzen Blatt, sondern nur einem gestielten Syngangium homolog, das auf einem Blatt steht.

Fälle in denen bei zentrifugaler Ausgliederungsfolge der einzelnen Stamen keine getrennten Primärhöcker erkennbar sind, sondern von Anbeginn an ein geschlossener Ringwall vorliegt, ist die der Deutung schwieriger. Man kann sich hierbei eine frühe seitliche Verbindung der einzelnen Primordien eines polyandrischen Androeceums zu einem Ringwall vorstellen und den Ringwall so auf die Verhältnisse bei *Paeonia* zurückführen. Solche Ringwalle treten auch in den frühen Entwicklungsstadien sympetaler Kronen auf und können als typisch für einen bestimmten Typ der Verwachsung der Blattoorgane eines Wirtels betrachtet werden (siehe hierzu "frühe" und "späte" Sympetalie im Abschnitt Blütenhülle).

Durch Reduktion der Anzahl, der auf einem solchen Ringwall gebildeten Stamen kommt man zu einem Ringwall, auf dem nur eine einzige Reihe von Stamen ausgebildet ist.

3.5.4 Makrosporophyll und Gynoecium

Hypothese zur Entwicklung von bedecktsamigen Makrosporophyllen (Abb. 39).

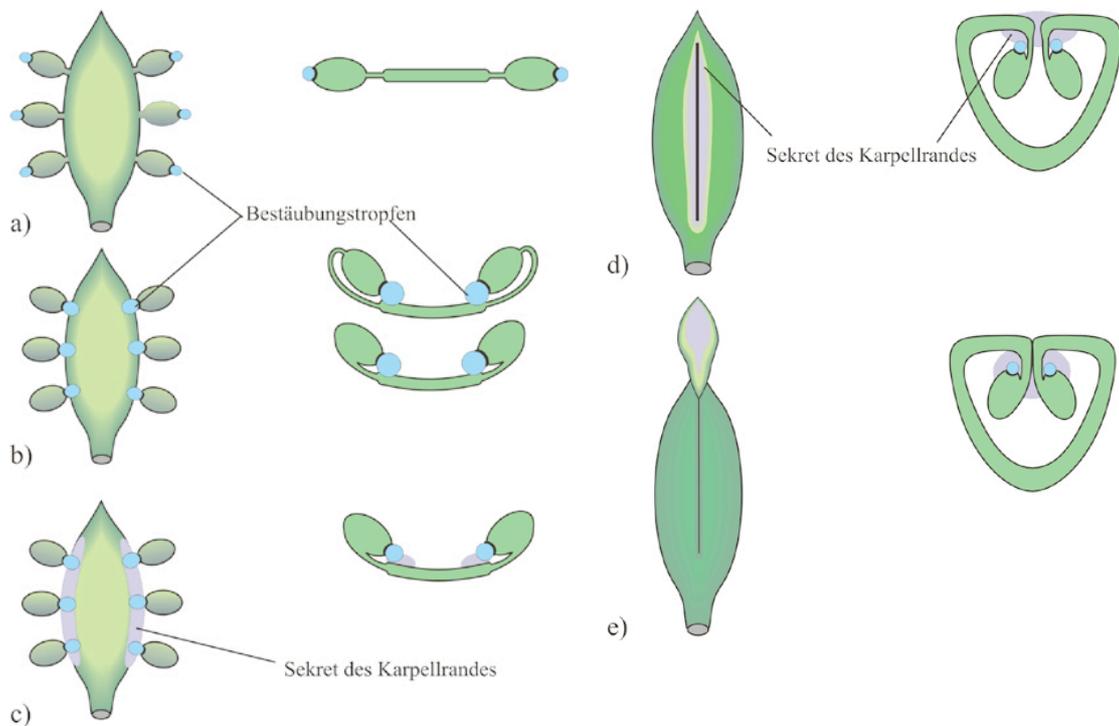


Abb. 39: Hypothetischer Entwicklungsgang von nacktsamigen zu bedecktsamigen Makrosporophyllen.

Für die Evolution angioskarpere (geschlossener) Karpelle wurde bisher meist der notwendige Schutz vor den beißenden Mundwerkzeugen bestäubender Käfer angenommen. Das ist aber nicht unbedingt richtig. Zum einen ist der Schutz der Samenanlagen durch das Karpell zur Zeit der Blüte unbedeutend und Käfer könnten es genau so leicht und mit gleichem Nährstoffgewinn auffressen wie die Samenanlagen, zum anderen ist es durchaus unklar, ob Käfer wirklich die ersten Blütenbesucher waren. Hier wird deswegen eine andere Hypothese für die Evolution geschlossener Karpelle vorgeschlagen. Nach außen gerichtete, frei exponierte Bestäubungstropfen, wie sie bei den Gymnospermen am leichtesten bei *Taxus* beobachtet werden können, sind aus physikalischen Gründen in ihrer Größe begrenzt und damit in ihrer Wirkungsweise limitiert. Durch Erhöhung der Viskosität durch gelöste Zucker ist eine Stabilisierung und damit auch Vergrößerung in begrenztem Umfang möglich, größere Tropfen würden aber ähnlich wie an einem tropfenden Wasserhahn bald abtropfen (Abb. 39 "a").

Kommt die Samenanlage jedoch in eine umgewendete Position, wie dies z. B. durch das Beibehalten einer eingerollten Knospenlage möglich ist, so werden die Bestäubungstropfen auf dem Karpellrand abgestützt und können deutlich größer werden als bei freier Exposition (Abb. 39 "b"). Es ist jetzt auch möglich, dass die Auffangfläche durch Sekrete des gesamten Karpellrandes vergrößert wird (Abb. 39 "c"). Es kann nun aber passieren, daß das Pollenkorn nicht in die Mikropyle eingesaugt wird, sondern auf dem Karpellrand haften bleibt.

In diesem Fall ist es dann notwendig, dass die Pollenschlauchzelle, die bisher direkt in den Nuzellus einwachsen konnte, zunächst in die Mikropyle hineinwächst. Es kommt damit zur Erfindung des Pollenschlauches. Eigentlich müsste man vermuten, dass es in der Evolution Organismen gegeben hat, bei denen der Pollen ausserhalb der Samenanlage gekeimt ist und der Pollenschlauch innerhalb der Samenanlage noch Spermatozoide entlässt. Rezent gibt es solche Organismen offenbar nicht, und bei Fossilien kann man nur an der Befruchtungskammer erkennen, ob Spermatozoidbefruchtung vorlag oder nicht. Der Ort der Pollenkeimung ist bei Gymnospermen Fossilien in der Regel nicht feststellbar. Beim Wachstum wird der Pollenschlauch durch Resorption von Zuckern ernährt, die ursprünglich vielleicht als Verdunstungsschutz gedachte waren. Zuckerhaltige Bestäubungstropfen und Narbensekrete dienen bei vielen rezenten Gymnospermen und Angiospermen auch als Keimungsstimulus für die Pollenkörner.

Während bei mehr oder weniger weit geöffnetem Karpell ein Pollenschlauch nur die Samenanlagen eines Karpellrandes erreichen kann (Abb. 39 "c"), ist bei einer eingerollten Lage, bei der sich die Ränder berühren, ein Wechsel auf die andere Seite des Karpells möglich (Abb. 39 "d"). Eine derartige eingerollte Lage kann sich z.B. durch Beibehaltung einer gerollten Knospenlage ergeben. Die Zahl der für einen Pollenschlauch erreichbaren Samenanlagen erhöht sich damit deutlich und damit auch der Reproduktionserfolg. Solche ventral auf dem geschlossenen Karpell befindlichen Narben finden sich bei den Angiospermen z.B. bei der Gattung *Saruma* (Aristolochiaceae) oder bei Winteraceen. Erst wenn durch Vermehrung der Karpelle die Bauchnaht mehr und mehr verdeckt wird, ist es erforderlich, die Pollenauffangfläche auf die Karpellspitze zu verlagern. Im letzten Schritt entsteht so die distale Narbe der Angiospermen (Abb. 39 "e"). Mit der Erfindung der Narbe ist die Trefferwahrscheinlichkeit für das einzelne Pollenkorn entscheidend verbessert worden. Es muss jetzt nicht mehr die einzelne Samenanlage getroffen werden, sondern es genügt, den Rand oder die Spitze des Makrosporophylls, das bei den Angiospermen als Karpell bezeichnet wird, zu treffen. Diese Spitze kann sogar nach Bedarf vergrößert werden.

Durch Verlagerung des Pollenschlauches in das Innere des geschlossenen Karpells oder (bei syncarpen Gynoeceen) in das Innere eines Griffelkanals werden für den Pollenschlauch Strecken überwindbar, die bei Nacktsamern unvorstellbar sind. Das Narbensekret ist ebenso wie der Bestäubungstropfen eine willkommene Nahrungsquelle für Insekten. In Zwitterblüten wird durch solche Narbensekret leckende Insekten fast zwangsläufig auch Pollen von Blüte zu Blüte übertragen. Damit ist der Ausgangspunkt für eine Evolution zu zoophilen Blüten gegeben.

Da auch bei Insekten mit saugend leckenden Mundwerkzeugen Pollen aufgenommen werden kann, ist ein Übergang von primitiven Nektarblumen zu Pollenblumen leicht vorstellbar. Wegen der viel präziseren Pollenübertragung durch die Insekten konnte die produzierte Pollenmenge jedoch bald stark reduziert werden, und die Bestäuber waren wieder auf andere Nahrungsquellen angewiesen. Dazu entwickelten die Pflanzen Nektarien am Grund der Blüten und verhinderten damit gleichzeitig, dass der Pollen durch Blütenbesucher wieder von den Narben abgeleckt wurde. Diese Evolution hin zu zoophilen Blüten verlief offenbar rasch und vollständig. Das kann daraus geschlossen werden, daß offenbar alle heute noch existierenden windblütigen Angiospermen sekundär aus tierbestäubten Formen entstanden sind.

Die Rückkehr zur Anemophilie wurde dabei vielfach durch Lebensbedingungen erzwungen, die für die Bestäuber nicht förderlich waren. Dazu gehört z.B. wenn die Blütezeit in eine Jahreszeit fallen musste, in der die Bestäuber aufgrund ihres eigenen Lebenszyklusses noch nicht da waren, wie das bei Winterblühern oder Arten die im zeitigen Frühjahr blühen der Fall ist. Die hier vorgestellte Entwicklungsreihe ist hypothetisch. Bekannt ist das *Saruma*-Karpell, das den vorletzten Schritt der Reihe repräsentiert und bekannt ist weiterhin auch, daß der Nucellus mindestens bei einigen Angiospermen noch einen deutlichen Tropfen sezerniert, der als Remineszenz an den Bestäubungstropfen der Gymnospermen verstanden werden kann. Seine Funktion kann nicht mehr dieselbe wie bei den Gymnospermen sein, wozu er dient ist aber bislang unklar.

Aus dem hier vorgeschlagenen Modell der Evolution des geschlossenen Karpells ergibt sich zwangsläufig, daß apokarpe Gynoeceen mit mehrsamigen Balgfrüchten und anatropen Samenanlagen als ursprünglich betrachtet werden. Besteht das Gynoeceum aus wenigen Karpellen, so ist es möglich, daß die den Pollenschlauch leitende Ventralnaht mehrerer Karpelle so zusammenstößt, daß ein Pollenschlauch von einem Karpell zu einem anderen überwechseln kann. Damit kann die Zahl der von einem Punkt aus erreichbaren Samenanlagen nochmals wesentlich vergrößert und der Bestäubungserfolg damit deutlich verbessert werden. Coenosynkarpe Gynoeceen mit zentralwinkelständiger Plazentation werden daher allgemein als die ursprünglichsten verwachsenen Fruchtknoten betrachtet.

Bei der weiteren Evolution der Frucht spielen unterschiedliche Faktoren eine Rolle. Bei allen Entwicklungen wird jedoch entweder der ununterbrochener Weg für den Pollenschlauch von der Narbe bis zur Mikropyle auf einer Oberfläche beibehalten, oder der Pollenschlauch überwindet einen mehr oder weniger großen Zwischenraum, in dem er durch eine Flüssigkeit hindurch wächst. Die wichtigsten Abwandlungen lassen sich als Proportionsverschiebungen in einem coenosynkarpen Gynoeceum mit zentralwinkelständiger Plazentation verstehen. In einem einzelnen Karpell eines coenosynkarpen Gynoeceums folgen charakteristische Zonen aufeinander.

Artenreiche und vielgestaltige Gruppen erfordern aus praktischen Gründen vielfach eine stärkere Aufgliederung als einförmige oder artenarme Gruppen. Die systematische Gliederung wird deshalb meist mehr oder weniger stark unsymmetrisch. Während die beiden Abteilungen Bryophyta und Pteridophyta direkt in Klassen unterteilt sind, werden die Spermatophyta zuerst in zwei Unterabteilungen und dann weiter in Klassen unterteilt. Wenn nicht alle Hierarchiestufen benötigt werden, ist es von untergeordneter Bedeutung, welche ausgelassen werden und welche benutzt werden.

Dies kann zu Verwirrungen führen, da einerseits die gleiche Bezeichnung für eine Rangstufe verschiedenes bezeichnen kann und andererseits die gleiche Gruppe verschieden bezeichnet sein kann. Wenn man sich einen Überblick über ein System verschaffen oder verschiedene Systeme vergleichen will, muss man daher im Einzelfall vergleichen, welche Einheiten niedrigeren taxonomischen Niveaus zu einer systematischen Gruppe gerechnet werden.

Um den Überblick wenigstens etwas zu erleichtern, gibt es für jede Rangstufe oberhalb der Gattung eindeutige Endungen. Diese sind für Rangstufen unterhalb der Familie verbindlich. Auf der Stufe der Familie und darunter werden die Endungen an den Namen einer namengebenden Gattung angehängt (z.B. *Ranunculus*; Ranunculaceae; Ranunculales). Oberhalb der Familie sind auch sog. beschreibende Namen möglich, denen ein bestimmtes, als wesentlich erachtetes Merkmal zugrunde liegt. Die Ordnung der Nelkenartigen kann so z.B. entweder nach der Familie der Nelkengewächse benannt werden und muss dann "Caryophyllales" heißen, oder man kann sie nach der für die Gruppe typischen zentrale Plazentation "Centrospermae" nennen.

Von den in der folgenden Übersicht dargestellten Rangstufen sind die fettgedruckten sogenannten Hauptrangstufen von besonderer Bedeutung. Zusätzlich zu den hier dargestellten Rangstufen dürfen bei Bedarf noch zusätzliche Stufen eingeschoben werden. Glücklicherweise macht von dieser Möglichkeit (fast) niemand Gebrauch und es sind in den meisten Systementwürfen weniger Rangstufen verwendet als hier angegeben. Die Hauptrangstufen müssen aber zwangsläufig in jedem Fall vorkommen.

- Abteilung (phylum, divisio): -phyta bei den Pilzen -mycota
- Unterabteilung (subphylum, subdivisio): -phytina bei den Pilzen -mycotina
- Klasse (classis): -opsida oder -atae
 - bei den Algen -phyceae
 - bei den Pilzen -mycetes
 - bei den Flechten -lichenes
- Unterklasse (subclassis): -idae (iflorae)
 - bei den Algen -phycidae
 - bei den Pilzen -mycetidae
- Überordnung (superordo, cohors): -anae
- Ordnung, Reihe (ordo): -ales
 - Unterordnung (subordo): -ineae
 - (Familiengruppe: -ineales)
 - Familie (familia): -aceae
 - Unterfamilie
- (subfamilia): -oideae
 - Tribus (tribus): -eae
 - Subtribus (subtribus): -inae

(Ab hier sind die Endungen fest vorgeschrieben!)

	Gattung (genus)
	Untergattung (subgenus)
	Sektion (sectio)
	Untersektion (subsectio)
	Serie (series)
	Art (species)
	Unterart (subspecies)
	Varietät (varie-
tas)	
(subvarietas)	Untervarietät
(forma)	Form

Im Dahlgrenogramm ist die Übersicht durch die Anordnung in einzelnen Blasen gegeben, das hierarchische Niveau der Benennung der einzelnen Gruppen ist für das Verständnis der Verwandtschaftsbeziehungen eher von nachrangiger Bedeutung. Die eindimensionale Abfolge in einem Systematikbuch macht den Überblick hier viel schwieriger. Hier müssen die Bezeichnungen der hierarchischen Ebenen genaueingehalten werden. Man benötigt "leere" Rangstufen, d.h. Stufen auf denen nichts zusammengefasst wird sondern nur die Bezeichnung auf einer anderen Rangstufe wiederholt wird, damit keine falschen Eindrücke entstehen (z.B. *Welwitschia*, Welwitschiaceae, Welwitschiales für die einzige Art *Welwitschia mirabilis*).

Bei der linearen Darstellung beginnt man in der Regel mit den als ursprünglich betrachteten Taxa und schliesst die abgeleiteten Taxa daran an. Da man heute die Monokotyledonen als von dicotylen Vorfahren abgeleitet betrachtet, schließen die Monokotyledonen in den Lehrbüchern an die Dikotyledonen an und kommen dann immer nach den Asteridae, welche die am stärksten abgeleiteten Dikotyledonen darstellen. Das die ursprünglichen Dikotyledonen und die ursprünglichen Monokotyledonen im Bereich Laurales, Nymphaeales, Piperales und Alismatales, Dioscoreales und vielleicht auch Arales eine gemeinsame Wurzel haben, ist im Dahlgrenogramm viel leichter erkennbar. Eine Familie wie die Paeoniaceen ist in den Systemen anderer Systematiker bei den Magnoliidae, den Ranunculidae oder den Dilleniidae eingeordnet. Das erscheint in der linearen Anordnung ein durch viele Seiten Text unüberbrückbarer Gegensatz. Im Dahlgrenogramm sind die drei Positionen dagegen ganz dicht beieinander und die Pfingstrosen bilden in jeder Gruppe, zu der sie gestellt werden, ein ursprüngliches Anfangsglied. Der Unterschied zwischen den verschiedenen Lehrmeinungen ist so auf seine tatsächliche (minimale) Größe zusammengeschumpft. Das Dahlgrenogramm kann durch die Anordnung und Form der einzelnen Blasen Zusammenhänge suggerieren. Im gegebenen Beispiel scheinen alle Blasen aus einem Zentrum hervorzugehen und der Peripherie zuzustreben. Die als ursprünglich betrachteten Gruppen sind in der Nähe des Zentrums, die am stärksten abgeleiteten Gruppen sind am weitesten vom Zentrum entfernt. Für das visuelle Gedächtnis sind Dahlgrenogramme daher besonders günstig. Sie können allerdings nicht beliebig fein aufgliedert werden, ohne dass die Übersichtlichkeit wieder verloren geht. Für die Übersicht über wichtige Gattungen Familien und Ordnungen sowie deren systematische Stellung ist daher die folgende Liste hilfreich:

Abteilung (-phyta)	Unterabteilung	Klasse (-opsida /-atae)	Unterklasse (-idae)	Ordnung (-ales)
Bryophyta		Anthocerotopsida Marchantiopsida Bryopsida	Marchantiidae Jungermanniidae Sphagnidae Bryidae Andreaeidae	
Pteridophyta		(Psilophytopsida) Psilotopsida Lycopodiopsida		(Protolepidodendrales) Lycopodiales Selaginellales (Lepidodendrales) Isoetales
Spermatophyta	Gymnospermae (Pinophytina)	Equisetopsida (Articulatae) Filicopsida Pinopsida (Coniferopsida) Cycadopsida	(Lyginopterididae) Cycadidae (Bennettitidae) Gnetidae	
	Magnoliophytina	Magnoliopsida Liliopsida		

4.2 Die verwandtschaftlichen Beziehungen

Am einfachsten sind die verwandtschaftlichen Beziehungen in einem Stammbaum darzustellen. In Abb. 41 ist dies für die Moose, Farne, Gymnospermen und Angiospermen gemacht worden.

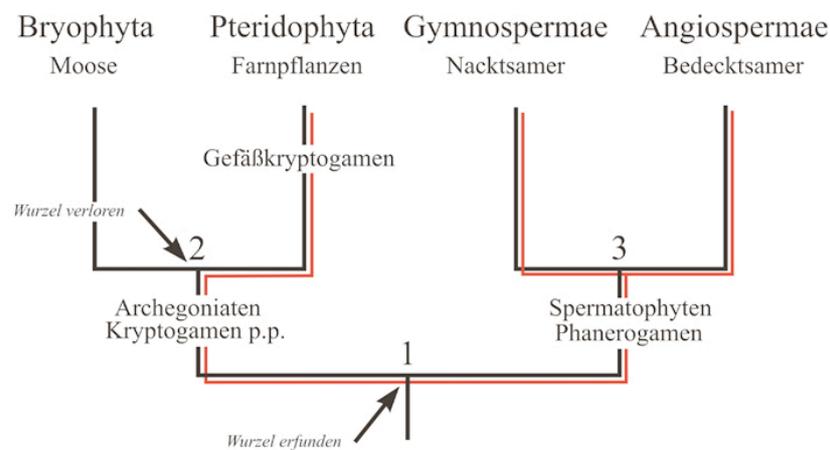


Abb. 41: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, erster Versuch.

Der einfache Stammbaum nimmt dabei keine Rücksicht darauf, daß es sich bei Moosen und Farnen um Abteilungen, bei Gymnospermen und Angiospermen aber um Untergruppen der Abteilung Samenpflanzen handelt. Bryophyta und Pteridophyta werden gerne als Archegoniaten zusammengefasst und den Phanerogamen gegenübergestellt. Allerdings weisen auch die Phanerogamen Archegonien auf. Das terminologische Gegenstück zum Begriff Phanerogamen sind die Kryptogamen, die außer Moosen und Farnen auch noch Algen und Pilze umfassen. Farnpflanzen und Samenpflanzen werden vielfach auch als Gefäßpflanzen zusammengefasst. Im Stammbaum gibt es neben den vier terminalen Taxa ("O-TU's") hypothetische Vorfahren ("HTU's"), die hier von eins bis drei durchnummeriert sind.

Als Merkmal, das alle Landpflanzen miteinander verbindet und von allen anderen Pflanzen unterscheidet (Autapomorphie von 1, Synapomorphie für alle von 1 abstammenden Taxa), haben wir bereits das Auftreten von zelligen Hüllen um die Gametangien kennengelernt.

Der heterophasische Generationswechsel ist dagegen vermutlich ein plesiomorphes Merkmal, da er vielleicht schon bei den algenartigen Vorfahren vorkam. Moose und Farne anhand der Archegonien als Archegoniaten zusammenzufassen und den Spermatophyten gegenüberzustellen ist nach den Regeln der Kladistik unzulässig, da das Archegonium eine Apomorphie für Taxon 1 ist und in (zwar stark reduzierter Form) auch bei den Samenpflanzen vorkommt. Der Begriff Kryptogamen nimmt auf die angeblich im Verborgenen ablaufenden Sexualvorgänge und -organe der Moose und Farne Bezug, während diese bei den Phanerogamen angeblich mit den Blüten offen zur Schau gestellt werden. Das zeigt schon, dass die Begriffe Phanerogamen und Kryptogamen älter sind, als die Kenntnis des Generationswechsel beider Gruppen.

Analysiert man den Stammbaum im Hinblick auf die Evolution der Wurzel, so bieten sich zunächst zwei Lösungen an. Entweder Taxon 1 hatte bereits eine Wurzel und diese ging bei den Moosen wieder verloren, oder Taxon 1 hatte noch keine Wurzel und sie wurde bei den Samenpflanzen und den Farnen unabhängig neu erfunden. Das ist beides nicht sehr befriedigend, und es gibt auch einen Stammbaum, bei dem die Wurzel nur einmal erfunden zu werden braucht und an alle Tochterarten weitergegeben wird ohne je wieder verloren zu gehen. Dieser Stammbaum ist in Abb. 42 dargestellt.

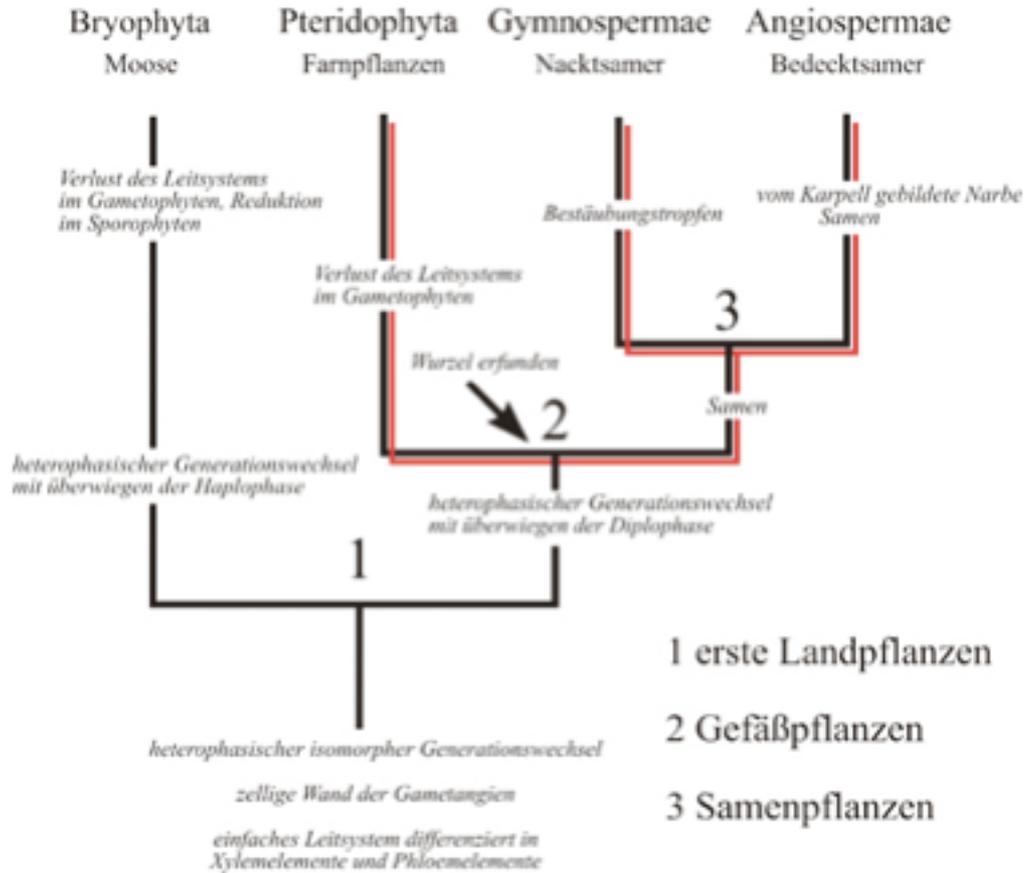


Abb. 42: Kladogramm der Hauptgruppen des Pflanzenreiches, 2. Versuch.

Der Stammbaum geht davon aus, dass Taxon 1 einen isomorphen Generationswechsel aufweist, in dem Gametophyt und Sporophyt gleichgestaltet sind. Taxon 1 hatte vermutlich bereits ein einfaches Leitssystem. Das passt gut zu der Beobachtung, daß in Moosen vereinzelt Leitelemente vorkommen, die der Wasserleitung (Hydroiden) oder der Assimilatleitung (Leptoiden) dienen und die in gleicher Weise mit Assimilatelementen an der Peripherie und Wasserleitelementen im Zentrum angeordnet sind, wie die Leitelemente der Farne und Samenpflanzen. Dass nur noch einzelne Leitelemente, aber kein durchgehendes Leitssystem vorhanden ist, kann als sekundäre Reduktion aufgefasst werden. Mit der Notwendigkeit einer äußeren Wasserleitung als Schwimmbahn für die Spermatozoiden wurde das innere System überflüssig und ist nur ausnahmsweise noch in einzelnen Elementen erhalten.

Während die Spermatophyten und Angiospermen durch Apomorphien definiert sind (Angiospermen durch Frucht und Narbe, Spermatophyten durch Samen), fehlen solche Apomorphien für die Gymnospermen und die Pteridophyten. Die Tatsache dass diese Gruppen nur negativ definiert werden können (Gymnospermen ohne Frucht, Farne ohne Same und ohne Bestäubungstropfen) ist ein erster Hinweis darauf, dass es sich um paraphyletische Taxa handelt. Dies kann jedoch im Kladogramm in Abb. 41 nicht dargestellt werden, denn hierzu müssen Farne und Gymnospermen in ihre Hauptgruppen zerlegt und das Kladogramm neu konstruiert werden.

Die Moose sind im Kladogramm ebenfalls durch Apomorphien definiert (überwiegen des Gametophyten, Verlust des Leitsystems) (Abb. 43). Dies liegt aber vor allem daran, daß bei der Betrachtung der Moose meist nur die Bryidae in Betracht gezogen werden. Verschafft man sich einen Überblick über die Moose, so stellt man fest, daß hier eine breite Vielfalt vorliegt und es sich bei den Moosen vermutlich um ein paraphyletisches Taxon handelt.

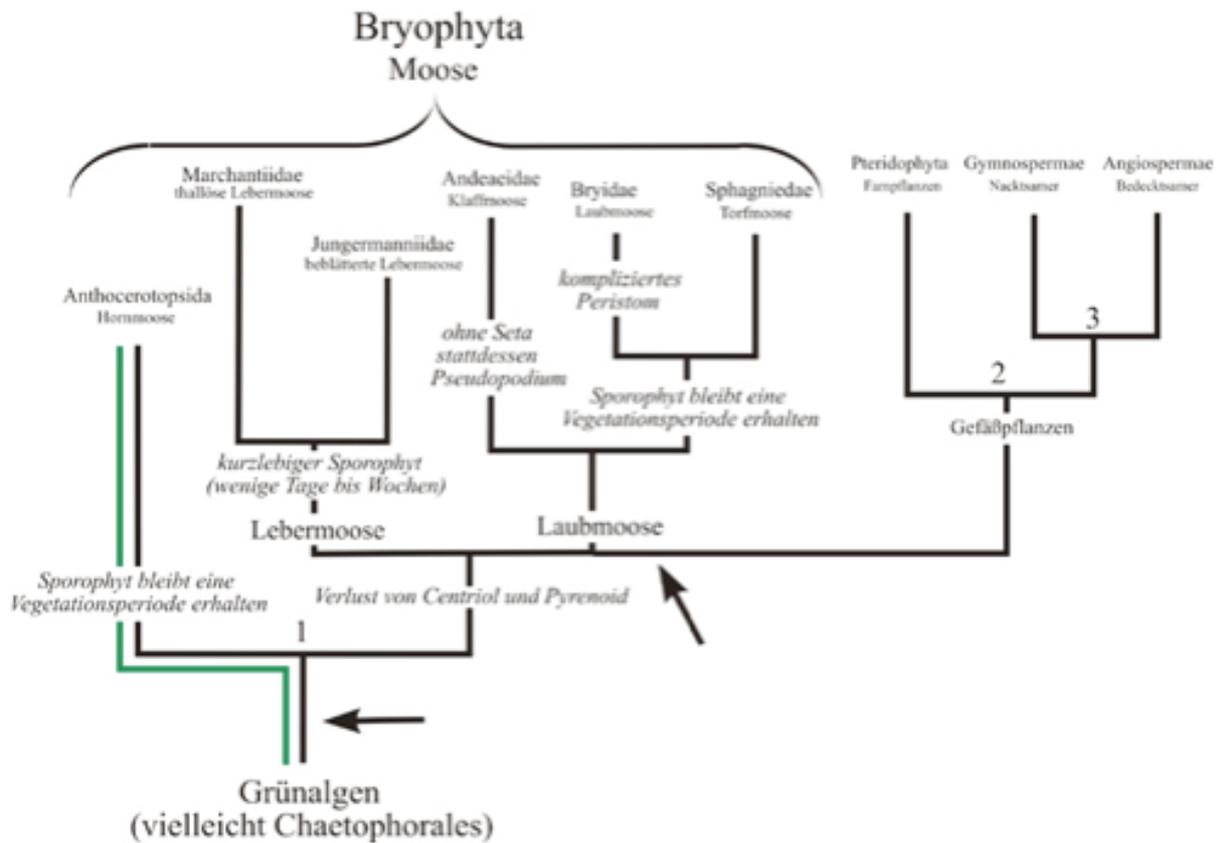


Abb. 43: Kladogramm der Landpflanzen, Moose detailliert ausgeführt.

5 Was ist anders als in den meisten Lehrbüchern?

5.1 Morphologie des Kormus

5.1.1 Verschiedene Definitionen des Blattes

Es gibt eine ganze Anzahl verschiedener Versuche, eine Definition des Blattes zu geben. Sie sind meistens recht lang und treffen dennoch nur meistens, in vielen Fällen aber dann doch nicht zu. Das wohl entscheidende Problem ist, daß es sich dabei meist nicht um eine Definition des Begriffes handelt, sondern um die Beschreibung verschiedener Blätter, also um Beispiele statt um Definitionen. Zu einer klaren Definition gehört, dass der Begriff innerhalb der Definition selbst nicht vorkommt, und dass ein Geltungsbereich angegeben wird, in dem die Definition ausnahmslos stimmt.

Für die Definition des Blattes ist charakteristisch, daß sie ohne die gleichzeitige Definition der Sprossachse nicht möglich ist. Der hier gemachte Versuch einer morphogenetischen Definition macht manche Bildungen zu Blättern, die üblicherweise nicht als solche betrachtet werden. So werden z.B. die in akropetaler Folge am Scheitel ausgegliederten Spreuschuppen mancher Farne nach dieser Definition zu Blättern. Das hat einerseits zur Folge, daß sich plötzlich auch die Farne streng an die Blattstellungsregeln halten, andererseits sind die völlig gleich aussehenden sekundär eingeschobenen Spreuschuppen keine Blätter. Das ist für die deskriptive Morphologie sicher unschön, für das Verständnis der morphogenetischen Prozesse aber sicher von Vorteil. Weiterhin sind die Staubgefäße nach dieser Definition manchmal Blättern homolog und manchmal nicht. Es wird dabei verständlich, warum "die Natur" der Staubblätter auch heute noch kontrovers diskutiert werden kann, und welche phylogenetischen Betrachtungsweisen mit den verschiedenen Konzepten in Zusammenhang stehen.

Im viel diskutierten Problemfall *Galium* liefert die Definition dagegen ein klares und brauchbares Ergebnis. Von den "Blattwirteln" der *Galium*-Arten tragen nur maximal zwei einen Achselspross. Betrachtet man nur die Achselsprosse tragenden Blätter, so erhält man zweizählige Wirtel, die der Äquidistanz und Alternanz folgen. Die übrigen "Blätter" sind aber morphologisch und anatomisch gleichartig gestaltet. Sie wurden vielfach als Stipeln interpretiert, was aber immer dann auf Schwierigkeiten stößt, wenn mehr als sechs solcher Organe auf einem Wirtel stehen. Die "Blätter" solcher Wirtel entstehen jedoch nicht gleichzeitig, sondern nacheinander. Nach der hier vorgeschlagenen Definition des Blattes können nur die zuerst gebildeten Primordien als Blätter angesprochen werden, diese sind es auch, die Achselsprosse tragen können. Die nachträglich eingeschobenen "Blätter" sind nach der hier vorgestellten Definition nicht eigenständige Blätter, sondern Teile der zuerst angelegten Blätter.

Das *Galium*-Blatt wird also dort, wo scheinbar vielgliedrige Quirle vorliegen als sitzendes, gefiedertes oder gefingertes Blatt aufgefasst. Rutishauser (1984) spricht hier von sukzedaner Wirtelbildung und will alle Teile eines Wirtels als gleichwertige Organe und somit als Blätter aufgefasst wissen. Bei einseitig gefördert Achsen oder Seitenachsen (z.B. bei zygomorphen Blüten) ist eine solche sukzedane Wirtelbildung die Konsequenz der einseitigen Förderung und ohne weiteres einsichtig. Bei *Galium* liegt aber ein radiärer Spross vor und die Voraussetzung für eine einseitige Förderung ist somit nicht gegeben.

Auf das Beispiel *Galium* kann die hier vorgestellte starre Blattdefinition problemlos (d.h. ohne dass dies zu offensichtlichen Widersprüchen und Inkonsistenzen führt) angewendet werden. Dennoch ist das Beispiel ein Hinweis, dass es hinsichtlich der Morphogenese der einzelnen Bildungen alle Übergänge zwischen Blättern, Teilblättern, Emergenzen und Haaren gibt. Die einzelnen Kategorien sind nur dann sinnvoll zu unterscheiden, wenn man außer ihrer Morphologie und Morphogenie auch ihre Stellung im Gesamtgefüge berücksichtigt.

Nach der hier vorgeschlagenen Definition gibt es auch keinen Grund mehr, die Blättchen der Moose als Phylloide zu bezeichnen und nicht mit den Blättern von Farnen und Samenpflanzen zu homologisieren. Der einzige Grund hierfür war, daß die Moosblättchen nicht am Sporophyten, sondern am Gametophyten gebildet werden. Für die morphogenetischen Prozesse scheint dies aber nicht besonders wichtig zu sein. Als Hinweis in diese Richtung können auch Fehlbildungen betrachtet werden, die bei Farnen nicht so selten sind. So können z.B. an Farnsporophyten anstelle von Sporangien diploide Prothallien gebildet werden. Man kann solche diploide Prothallien auch experimentell erzeugen, da durch Regeneration aus isolierten Zellen oder kleinen Gewebefragmenten häufig nicht typische Sporophyten, sondern Prothallien entstehen. Diese diploiden Prothallien können unter Umständen sogar normal Antheridien und Archegonien bilden.

Umgekehrt kann es vorkommen, dass Prothallien ohne Befruchtung zu sporophytischer Organisation übergehen. Die Fähigkeit zu sporophytischer oder gametophytischer Organisation ist damit nicht zwingend mit der Kernphase verbunden, sondern nur in der Regel mit ihr korreliert. Es ist sicher unsinnig, völlig gleichgestaltete Organe einmal als Blatt und einmal als Phylloid zu bezeichnen, je nachdem ob der Organismus, der es bildet haploid oder diploid ist. Aus diesem Grund sollte man die Definition des Blattes nicht an die Position im Generationswechsel binden und der Begriff "Phylloid" für das Moosblättchen erübrigt sich hiermit. Glücklicherweise haben Moose nie eine Wurzel und sind daher auch dann keine Kormophyten, wenn man die Begriffe Phylloid und Cauloid durch Blatt und Spross ersetzt.

Im phylogenetischen Kontext wird die Angelegenheit allerdings etwas schwieriger. Nach heutiger Auffassung waren die Psilophytopsida (mit *Rhynia* als bekanntestem Vertreter) primär blattlose Farnpflanzen. Die Frage ist nun, ob sich die Moose erst nach der Evolution des Blattes vom Ast der Farnpflanzen abgespalten haben, oder ob sie sich vorher von der Ausgangsgruppe der Farnpflanzen abgespalten und das Blatt unabhängig von den Farnen und vielleicht sogar auf anderem Weg "erfunden" haben.

Hier wird zunächst einmal unterstellt, dass das Blatt nur einmal erfunden wurde, die fossilen Nachweise von Moosen sind für eine Entscheidung dieser Frage allerdings bisher zu dürftig.

5.1.2 Blätter, Emergenzen, Haare; Gemeinsamkeiten und Unterschiede

Blätter, Emergenzen und Haare sind Anhangsorgane der Sprossachse und werden üblicherweise nach der Art ihrer Entstehung unterschieden. Emergenzen entstehen wie Blätter mit einer ersten Zellteilung in einer subepidermalen Zellschicht und sind aus Gewebe epidermaler und subepidermaler Herkunft aufgebaut. Sie genügen aber in ihrer Stellung nicht den Blattstellungsregeln und werden am Scheitel später angelegt als die Blätter. Emergenzen können sowohl zwischen Blätter eingeschoben werden, als auch auf Blättern gebildet werden. Hinsichtlich ihrer Stellung und Anordnung stimmen Haare mit Emergenzen überein, werden jedoch ausschließlich aus der Epidermis gebildet. Diese in den meisten Lehrbüchern zu findenden Definitionen sind jedoch nur für Samenpflanzen zutreffend. Bei Farnen wachsen die Blätter mit Scheitelzellen, die aus einer Epidermiszelle hervorgehen. Folglich sind bei Farnen sowohl Blätter als auch Emergenzen (Spreuschuppen) und Haare rein epidermaler Herkunft und eine Unterscheidung auf dieser Basis ist somit nicht möglich.

Untersucht man die Anlegungsfolge und Stellung von Blättern und Spreuschuppen, so fällt als erstes auf, daß bei vielen Farnen mit horizontal wachsenden Rhizomen die Blätter nicht nach den Blattstellungsregeln angeordnet sind. Ontogenetische Studien zeigen, daß die Blätter nicht durch sekundäre Wachstumsprozesse in eine abweichende Stellung verschoben werden, sondern daß sie in der abweichenden Position gebildet werden. In Abweichung zur Situation bei den Samenpflanzen werden bei Farnen Emergenzen (Spreuschuppen) nicht ausschließlich nachträglich zwischen vorhandene Blattanlagen eingefügt, sondern können direkt am Scheitel nach den Blattstellungsregeln in spiralförmiger Folge entstehen. Dies ist später an dem deutlichen Parastichenmuster der Spreuschuppen z.B. bei *Polypodium aureum* noch erkennbar. Ontogenetische Studien belegen, daß Spreuschuppen und Blattanlagen am Farnscheitel eine einzige, den Blattstellungsregeln folgende ontogenetische Spirale bilden. Die auf dieser ontogenetischen Spirale liegenden Spreuschuppen genügen damit der hier vertretenen Definition von Blättern. Es gibt sogar Übergänge zwischen normalen Blättern und Spreuschuppen. Während die Spreuschuppen zunächst mit einer einschneidigen Scheitelzelle wachsen und einen einzelligen Faden bilden, beginnt die Entwicklung des Blattes mit der Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle. Gelegentlich finden sich jedoch intermediäre Bildungen, die so klein wie Spreuschuppen bleiben, aber dennoch mit einer zweischneidigen Scheitelzelle beginnen. Es besteht offenbar eine Korrelation zwischen dem Erstarkungsgrad des Scheitels und der Art der gebildeten Anhangsorgane.

Bei erstarktem Scheitel werden Spreuschuppen gebildet, bei kleinem Scheitel Blätter. Dies stimmt mit der Beobachtung überein, daß Farnembryonen mit der Bildung von blattähnlichen Gebilden beginnen und erst ab einer gewissen Erstarkung die ersten Spreuschuppen auftreten. Allerdings werden im Verlauf des weiteren interkalaren Wachstums der Sprossachse bei den meisten Farnen sekundär weitere Spreuschuppen zwischen die bereits bestehenden eingefügt, die damit dann nicht mehr der Blattdefinition genügen. Damit ist gezeigt, daß sich auch die Farne wohl ausnahmslos an die Blattstellungsregeln halten. Das ist für die theoretische Morphologie sehr befriedigend, für die Praxis aber eher unerfreulich, da einerseits nicht alle Blätter so bezeichnet werden und andererseits die Spreuschuppen teilweise Blättern entsprechen und teilweise nicht. Hier wird bei den Farnen von "Wedeln" und "Spreuschuppen" geredet und diese Begriffe im üblichen Sinn angewendet. Immer wenn von Blättern die Rede ist, so ist der Begriff im strengen Sinn der hier verwendeten Definition (s.o.) verwendet.

5.1.3 Anmerkungen zur Sprossachse

5.1.3.1 Abgrenzung von Blatt und Sprossachse

Die Abgrenzung von Sprossachse und Blatt spielt für viele morphologische Probleme eine entscheidende Rolle. Während morphologisch eine solche Abgrenzung in meist befriedigender Weise möglich ist, kann auf anatomischer Ebene keine genaue Abgrenzung gegeben werden. Es ist niemals entscheidbar, bei welcher Zelle exakt eine solche Grenze verläuft. "herablaufende" Blattbasen oder Blattränder sind ein anschauliches Beispiel für dieses Dilemma. Es ist daher anzustreben, dass Bildungen, die immer in eindeutiger Lagebeziehung zum Blatt stehen, auch diesem zugerechnet werden. So sollten z.B. "Achsenporne" als mit der Achse kongenital verwachsene Blattsporne betrachtet werden, da sie immer in der Medianebene zu einem Blatt liegen. Verfährt man nicht so, dann gibt es Probleme, die ihre Ursache weniger in einem biologischen Problem als in der Unzweckmässigkeit der Terminologie haben.

Zu diesem Problemkreis gehört vielleicht auch der sog. Achsenbecher bei mittelständigen Fruchtknoten. Bei der Kirsche (*Prunus*), die hier i.A. als Paradebeispiel angeführt wird, sind die Blütenblätter am Rand eines Bechers inseriert, der üblicherweise als Achsenbecher bezeichnet wird. Zuerst fallen die weiss gefärbten Petalen ab. Später wird der sogenannte Achsenbecher aber von der wachsenden Frucht gesprengt und fällt zusammen mit den ansitzenden Kelchblättern ebenfalls ab. Das eine solche Kelch-Kron-Röhre als Achsenbecher bezeichnet werden soll, während man Kron-Staubgefäss-Röhren niemals als Achsengebilde bezeichnet, ist unlogisch.

Der Umstand, dass Kron-Staubgefäss-Röhren meist blumenblattartig bunt gefärbt sind während in den bekannten Beispielen die Kelch-Kron-Röhre grün ist, genügt nicht um darauf so grundlegende morphologische Unterschiede aufzubauen. Die angelsächsische Literatur kennt den mittelständigen Fruchtknoten überhaupt nicht, und auch die deutsche Morphologie ist nicht in der Lage, an der reifen Frucht zu unterscheiden, ob der Fruchtknoten ober- oder mittelständig ist. Man sollte daher auf den Terminus "mittelständig" verzichten, zumal er fälschlicherweise nicht selten mit "halbunterständig" verwechselt wird.

5.1.3.2 Verzweigung der Sprossachse

Die Samenpflanzen sollen sich nach allgemeiner Vorstellung ausschließlich aus der Achsel von Tragblättern verzweigen. Ausnahmen hiervon sind nur Beisprosse im engeren Sinn, Hypocotylsprosse und wurzelbürtige Sprosse. Vielleicht kann man wurzelbürtige Sprosse und Hypocotylsprosse unter diesem Gesichtspunkt sogar zusammenfassen, da beide im Pericycel, also endogen in derselben Gewebeschicht angelegt werden. Beisprosse können als das Ergebnis der Fraktionierung eines zu groß gewordenen, asymmetrischen axillären Scheitels aufgefaßt werden. Der große Unterschied zu den Pteridophyten besteht darin, daß dort die Verzweigung angeblich immer ganz anders erfolgt.

Bei den meisten Farnen erfolgt sie irgendwo, ohne feste Lagebeziehung zu den Farnwedeln, und bei den Lycopodiaten als dichotome Verzweigung des Sprossscheitels, wobei sich die Scheitelzelle antiklin in zwei gleich große oder verschieden große (bei Anisotomie) Tochterzellen teilt. Es stellt sich damit die Frage, ob die Samenpflanzen eine ganz neue Verzweigungsweise erfunden haben, oder ob es sich nicht doch um eine Fortentwicklung von bekanntem handelt. Was die echten Farne anbelangt, so sieht die Situation ganz anders aus, wenn man berücksichtigt, daß auch die Spreuschuppen von ihrer Anlegungsweise und Stellung her zum Teil Blättern entsprechen. Untersuchungen, ob die Verzweigung hier immer aus der Achsel eines Wedels oder einer Spreuschuppe mit Blattnatur erfolgt, fehlen bisher. Es ist aber möglich, dass Farne sich entgegen dem äußeren Anschein hier genauso wie höhere Pflanzen verhalten. Der Gegensatz zwischen der Dichotomie der Lycopodiaten und der axillären Verzweigung der Samenpflanzen bleibt dagegen zunächst bestehen.

Betrachtet man aber Seitensprosse, die in der Achsel des obersten Laubblattes direkt neben dem Scheitel entstehen, so tritt eine neue Situation auf. Solche Verhältnisse trifft man sowohl bei der Blütenbildung (z.B. *Fritillaria*) als auch bei der Infloreszenzbildung (z.B. *Convallaria*) an. Für den klassischen Morphologen stellt sich in solchen Fällen die schwer zu beantwortende Frage, welches denn nun der Achselspross ist und welcher den Hauptspross fortsetzt. In manchen Fällen lässt hier die Blattstellung eine eindeutige Entscheidung zu. In manchen Fällen erlaubt die Blattstellung jedoch, jeden der beiden Sprosse als Haupt- oder als Achselspross zu betrachten. Diese Fälle können problemlos als dichotome Verzweigungen aufgefasst werden, da beide Sprosse auch gleichzeitig an der Sprossspitze entstehen. Die klassische Morphologie hat sich offenbar darauf festgelegt, diese Fälle als Grenzfälle der axillären Verzweigung aufzufassen. Es gibt jedoch keinen stichhaltigen Grund, der gegen die gegenteilige Auffassung spricht, die axilläre Verzweigung als Extremfall der anisotomen Verzweigung zu betrachten. Gegenargument ist in der Regel, daß Dichotomie und Anisotomie die Teilung von Scheitelzellen und nicht von Scheitelmeristemen beinhalten. Das ist jedoch lediglich eine Frage der Größenrelationen. Sind die Zellen im Vergleich zur Scheitelregion sehr groß, so tritt u.U. nur eine einzige Initiale auf. Sind sie wesentlich kleiner, so tritt an die Stelle der Scheitelzelle ein Scheitelmeristem. Dem Lebermoos *Marchantia polymorpha* spricht niemand die dichotome Verzweigungsweise ab, obwohl hier keine Scheitelzelle, sondern ein Scheitelmeristem vorliegt. Es ist also durchaus vorstellbar, daß es bei allen in Sprossachse und Blätter gegliederten Pflanzen einheitliche und durchgehende Verzweigungsprinzipien gibt. Nachgewiesen sind solche Prinzipien allerdings bisher nicht, da bei den Lycopodien Stellungenuntersuchungen der Blätter im Bereich der Verzweigungen bisher fehlen und bei den Farnen die Spreuschuppen nicht im erforderlichen Ausmaß in die Betrachtungen einbezogen worden sind.

5.1.4 Anmerkungen zur Wurzel

5.1.4.1 Endogene Entstehung der Primärwurzel

In Anlehnung an Schneckenburger (1989) wird hier die Primärwurzel als endogen entstanden betrachtet. Diese Auffassung ist von Yamashita (19xx) heftig angegriffen worden. Yamashita hat in mehreren Arbeiten gezeigt, daß die erste Wurzel mancher Monokotyledonen (z.B. der Gräser) nicht der Keimwurzel, sondern der ersten Seitenwurzel entspricht. Die Coleorrhiza der Gräser entspricht z.B. der Anlage der Primärwurzel anderer Monokotyledonen und die erste Wurzel des Gramineenkeimlings ist bereits eine sprossbürtige Seitenwurzel. Entscheidend für diesen Beweis war das Auftreten einer sogenannten Wurzeltasche, eines Hohlräumens vor der von innen hervorbrechenden Seitenwurzel. Eine solche Wurzeltasche ist aus mechanischen Gründen immer zu erwarten, wenn bereits differenziertes Gewebe durchdrungen werden muss, ganz ähnlich wie sich das Holz nicht erst an der Schneide der Axt, sondern bereits ein ganzes Stück davor teilt, wenn die Axt erst einmal in das Holz eingedrungen ist. Im Embryo liegt nun aber in dem Bereich, in dem sich die erste Wurzel bildet, kein ausdifferenziertes Gewebe vor.

Das Fehlen der Wurzeltasche kann mithin nicht als Argument gegen eine endogene Entstehung der Primärwurzel verwendet werden. Akzeptiert man die Interpretation Schneckenburgers, dann hat man plötzlich eine einheitliche Entwicklungslinie von den Farnen bis zu den Angiospermen. Die Tatsache, dass durch die endogene Entstehung immer nicht cutinisierte Oberflächen aus Hemizellulosen exponiert werden, weil die Gewebe an den verschleimenden Mittellamellen auseinanderweichen, liefert auch eine hervorragende Begründung für die Notwendigkeit und den Wert dieser Erfindung. Ein weiteres Argument in diese Richtung ist, dass manche Lycopodien zunächst gar keine Wurzel ausbilden, sondern erst, wenn der Embryo bereits vom Prothallium unabhängig geworden ist. Bei *Salvinia* wird eine Wurzel zu keinem Zeitpunkt angelegt, und die Entwicklung der Wurzel ist mithin nicht immer etwas, was in den ersten Entwicklungsschritten des Embryos erfolgen müsste. Der Embryo ist zwar bipolar gebaut, einfach weil es ähnlich wie bei Magneten einen einzelnen Pol nicht geben kann. Der Gegenpol, die am weitesten vom Sprosspol weg liegende Stelle ist aber nicht notwendigerweise der Wurzelpol.

Die Arbeiten von Yamashita über exogene und endogene erste Wurzeln bei manchen Monokotyledonen (z.B. Gräser, siehe oben) werden durch das Konzept Schneckenburgers weder widerlegt noch entwertet. Lediglich die terminologische Basis wird verschoben, die festgestellten Entsprechungen bleiben erhalten. Die terminologische Basis wird aber auch noch an anderer Stelle etwas verschoben. Die Begriffe allorhiz und homorhiz sind nicht mehr in ihrer ursprünglichen Bedeutung verwendbar, da mit der Annahme einer endogenen Entstehung der Primärwurzel der Samenpflanzen plötzlich alle Gefäßpflanzen homorhiz geworden sind. Man kann sich hier retten, indem man Pflanzen mit einer dominierenden Hauptwurzel als allorhiz und solche, die lauter sprossbürtige Wurzeln aufweisen, als homorhiz bezeichnet. Der Kunstgriff ist aber zweifelhaft und vielleicht überflüssig, da mit diesen Begriffen letztlich nur die unterschiedliche Morphologie des Wurzelsystems bei Vorhandensein und Fehlen von sekundärem Dickenwachstum der Wurzel beschrieben werden kann. Angesichts der vielen morphologisch und ökologisch interessanten Möglichkeiten zur Ausgestaltung des Wurzelsystems sind diese zwei Typen aber ohnehin nicht besonders wertvoll.

5.1.4.2 Mechanische Funktion der Wurzelhaare

Die mechanische Funktion der Wurzelhaare wird hier gegenüber der Resorptionsfunktion stark in den Vordergrund gestellt. Hierfür sind mehrere Gründe maßgeblich. Wäre die primäre Aufgabe der Wurzelhaare die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen, dann wäre völlig unverständlich, warum sie auch bei Wurzeln ohne sekundäres Dickenwachstum und ohne seitliche Verzweigungen nur eine kurze Zone hinter der Wurzelspitze einnehmen und dahinter meist zusammen mit der gesamten Rhizodermis und nicht selten auch noch darunter liegenden Schichten bis zur Exodermis abstirbt. Wo die dargestellte mechanische Funktion der Wurzelhaare überflüssig ist, fehlen diese auch tatsächlich. So sind z.B. Luftwurzeln immer ohne Wurzelhaare, und erst wenn diese auf den Boden aufzutreffen werden Wurzelhaare ausgebildet.

Das gleiche gilt für frei flottierende Wurzeln vieler Wasserpflanzen. Sumpfpflanzen und Wasserpflanzen bilden dagegen oft an allen in den Untergrund eindringenden Wurzeln Wurzelhaare aus, obwohl die Wasserversorgung kaum ungünstiger sein kann als bei frei flottierenden Wurzeln. Typische Landpflanzen bilden dagegen Wurzelhaare aus, und zwar meist auch, wenn sie in Nährlösung oder in feuchten Kammern ohne Substrat gezogen werden.

Am Keimling sind zunächst noch keine Wurzelhaare vorhanden. Die Haltefunktion wird in diesem Fall nicht selten von einem Kranz von Haaren aus der Epidermis des Hypocotyls übernommen. Diese Haare stehen direkt am Übergang von Rhizodermis zur Epidermis des Sprosses. Sie fehlen bei hypogäischer Keimung oder sehr schweren Samen bzw. Früchten (z.B. Kokosnuss). Beim Verpflanzen können viele Pflanzen einen Großteil ihrer Feinwurzeln und damit auch ihrer Wurzelhaare verlieren. Die auftretenden Schäden müssten größer sein, wenn die Pflanzen nicht mit der gesamten Wurzel Wasser resorbieren könnten. Schliesslich sind die Durchlasszellen in der Endodermis auch hinter der Wurzelhaarzone zu finden und auch die Zellen der tertiären Endodermis weisen in den tangentialen Wänden große Tüpfel auf. Das ist eigentlich nur sinnvoll, wenn es in diesem Bereich noch Wasseraufnahme und Wassertransport in den Zentralzylinder hinein gibt.

Um letztlich entscheiden zu können, ob die Resorptionsfunktion oder die mechanische Funktion überwiegt, müsste untersucht werden, ob die Wurzelhaare einen nennenswerten Einfluss auf den Verlauf des Wassersättigungsgradienten im Bereich der Wurzelspitze haben. Vermutlich stehen die Wurzelhaare aber für eine optimale Wasseraufnahme viel zu dicht, und erst die Anlegung von Seitenwurzeln erfolgt optimiert für die Wasseraufnahme.

5.1.5 Anmerkungen zur Infloreszenzmorphologie

Gute Begriffssysteme weisen eine in sich widerspruchsfreie logische Struktur auf. Es ist daher hilfreich und erleichtert das Verständnis, diese Struktur zu analysieren. Troll hat seine beiden Typen, die monotele und polytele Infloreszenz ursprünglich als übergangsfreie Gegensätze aufgefaßt. Er gelangt typologisch vom monotelen zum polytelen Blütenstand, indem er anstelle einer Blüte des monotelen Blütenstandes eine polytele Floreszenz (offene Traube oder offener Thyrsus) setzt (Abb. 44).

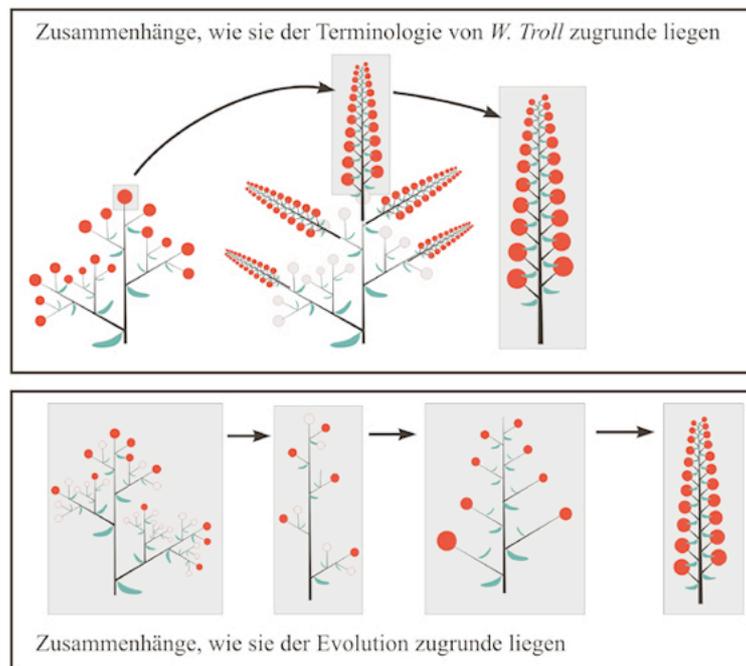


Abb. 44: *Evolutionäre und terminologische Zusammenhänge bei Infloreszenzen.*

Wie man inzwischen weiß (und wie Troll auch noch selbst festgestellt hat), hat es den Übergang von monotelen zu polytelen Blütenständen entgegen den ursprünglichen Vermutungen in der Evolution doch gegeben und zwar vermutlich sogar mehrfach. Dabei wurde der Verzweigungsgrad der Seitentriebe unterhalb der Endblüte reduziert (Blüten die durch nicht ausgefüllte Kreise dargestellt sind, sind im jeweils nächsten Schritt fortgelassen). Dadurch wird der Endabschnitt der Rispe (grauer Kasten) zunächst zum Botryoid. Dieser Vorgang wurde von Sell (19xx) als Racemisation beschrieben. In einem weiteren Schritt unterbleibt die Anlegung der Endblüte (Trunkation) und aus dem Botryoid wird damit eine Traube (Racemus). Während die Terminologie Troll's die Traube so beschreibt, als stünde sie anstelle einer einzigen Blüte, steht sie in der evolutiven Ableitung anstelle eines größeren Blütenstandsabschnittes. Daraus zu schließen, die Terminologie Troll's sei falsch, ist aber unzulässig, da eine Terminologie nie richtig oder falsch sein kann. Die Terminologie Troll's ist aber von ihrer Konzeption her ungünstig, wenn man sich mit dem Übergang zwischen monotelen und polytelen Blütenständen befasst. Solange man Gruppen bearbeitet, in denen nur der polytele oder nur der monotele Typ auftritt, hat man dieses Problem nicht und bei den vielen Gruppen bei denen dieser Übergang nicht vorkommt, hat sich das Troll'sche Konzept daher hervorragend bewährt.

Statt sich damit abzufinden, dass die Terminologie Troll's bei der Beschreibung des Überganges von monotel nach polytel gewisse Nachteile hat, wurde hier versucht, durch geringfügige Abwandlungen des Begriffssystems und schärfere Definitionen diesen Mangel zu beheben. Die Verschärfung der Definitionen wurde dadurch möglich, daß Begriffe jetzt nur noch den Zustand beschreiben und nicht mehr explizit oder implizit Aussagen über die morphologische oder phylogenetische Ableitung der so bezeichneten Strukturen haben. Damit werden gleichzeitig eine Reihe weniger gebrauchte und schwer verständliche Begriffe überflüssig.

Das gilt z.B. für die Begriffe "Dyade" und "Triade", die jetzt als zwei- bzw. dreiblütige Cymen bezeichnet werden. Damit gibt es für morphologisch gleichartige Strukturen in monotelten und polytelten Blütenständen keine unterschiedlichen Termini mehr. Auch der Begriff Parakladium wird unterschiedslos in polytelten und monotelten Systemen verwendet. Seine Anwendung ist umso nützlicher, je umfangreicher die sich wiederholenden Einheiten (Parakladium = Wiederholungstrieb) sind. Solche Parakladien sind insbesondere in monotelten, thyrsoch gebauten Synfloreszenzen häufig und können dort die Beschreibung der Blütenstände erheblich vereinfachen.

5.2 Anmerkungen zur Evolution des Generationswechsels

In Kapitel 3.2 wurde die Evolution von einfachen Moosen zu Blütenpflanzen als mehr oder weniger linearer Prozess zunehmenden evolutiven Fortschrittes dargestellt. Das macht die Angelegenheit übersichtlicher und leichter verständlich. Eine solche Anagenese oder Orthogenese hat sich aber überall, wo sie unterstellt wurde, als falsch erwiesen. Sie hätte nämlich zwangsläufig zur Folge, dass rückständige Formen aussterben müssen, ähnlich wie die ersten Computer mit 8088 Prozessoren inzwischen ausgestorben sind. Da die angeblich primitiveren Pflanzen aber nicht ausgestorben sind, sind sie mit Sicherheit nur anders spezialisiert und allenfalls in den hier betrachteten Merkmalen primitiver, nicht aber insgesamt.

Daher ist es mit einiger Wahrscheinlichkeit nicht richtig, daß sich Farne aus moosartigen Vorfahren entwickelt hätten. Die heutigen Moose sind vermutlich vielmehr Reduktionsformen, bei denen ein ursprünglich stärker differenzierter Sporophyt zurückgebildet wurde. Darauf deuten unter anderem die starke anatomische Differenzierung des Moossporophyten hin, der bereits Wasser- und Assimilatleitbahnen aufweist. Dabei liegen erstaunlicherweise die Zellen der Assimilatleitung (Leptoiden, in Analogie zu Leptom = Phloem) außen und die Zellen der Wasserleitung (Hydroiden) innen, genau wie das bei allen höheren Pflanzen auch der Fall ist. Auch bei den Gametophyten tritt eine solche Zelldifferenzierung auf. Wo sie fehlt, wird das als sekundäre Reduktion betrachtet. Warum sollte auch eine innere Wasserleitung erhalten bleiben, wenn wegen der Befruchtung sowieso eine äußere entwickelt werden musste. Man nimmt heute allgemein an, dass Moose von Vorfahren mit isomorphem Generationswechsel abstammen, solche Organismen haben wohl auch an der Basis der Farne gestanden. Moose repräsentieren damit eine völlig andere Anpassungsrichtung als Farne und nicht etwa einen missglückten Versuch der Evolution, Farne zu bilden.

Auch die Paläontologie liefert recht deutliche Hinweise in dieser Richtung. So treten die ersten fossilen Nachweise von Moosen deutlich später auf als Nachweise von Farnen, Bärlappen und Schachtelhalmen. Ähnliches gilt auch für die anderen Hauptgruppen. So entwickelt sich z.B. bei manchen Cycadeen das Makroprothallium erst nach der Bestäubung. Die Aufwendungen für das primäre Endosperm treten daher nur ein, wenn der Befruchtungserfolg bereits gesichert ist. Auf ganz anderem Weg haben diese Arten das gleiche erreicht wie die Angiospermen, bei denen die Bildung des sekundären Endosperms als Ergebnis der doppelten Befruchtung ebenfalls vom Befruchtungserfolg abhängt. Die Angiospermen treten allerdings in der Phylogenie mit Sicherheit später auf als die Gymnospermen und haben sie heute weitgehend verdrängt. Es gibt heute weniger verschiedene Arten Gymnospermen als verschiedene Arten innerhalb der Compositengattung *Hieracium*.

5.3 Anmerkungen zur Evolution der Angiospermenblüte

5.3.1 Unterschiedliche Auffassungen zur Blüte der ursprünglichen Angiospermen

Üblicherweise wird heute meist noch angenommen, daß die primitive Angiospermenblüte von Käfern bestäubt wurde, relativ groß und robust war. Der Zwang, die Samenanlagen einzuschließen, ergab sich nach dieser Auffassung daraus, daß sie vor den Käfern geschützt werden mussten, die mit ihren bissenden Mundwerkzeugen in den Blüten einige Verwüstung anrichten können. Für diese Ansicht sprach, daß viele der als primitiv betrachteten Magnolien-Verwandten solche käferbestäubte Blüten besitzen. Auch ist bekannt, dass vereinzelt Rüsselkäfer in den Zapfen von Cycadeen leben und vielleicht auch die Bestäubung herbeiführen. Käferbestäubung bei Cycadeen soll hier nicht in Abrede gestellt werden, hier wird aber unterstellt, dass sie sich spät entwickelt hat und nicht den Ausgangspunkt für die Entwicklung zu den Angiospermen bildet. Rüsselkäfer minieren in den unterschiedlichsten Materialien und die im Jugendstadium noch faserigen, wenig verholzten Zapfen vieler Cycadeen eignen sich besonders gut als Substrat für Rüsselkäfer. Nach der hier vorgestellten Auffassung dient die Bildung geschlossener Karpelle nicht primär dem Schutz der Samenanlagen. Sie ist vielmehr notwendig, um die zu diesem Zeitpunkt bereits vorhandene Narbe so zu gestalten, daß der Pollenschlauch möglichst sicher und ökonomisch eine befruchtungsfähige Samenanlage erreichen kann. Die Narbe ist nach der hier vorgestellten Auffassung im Gegensatz zur landläufigen Vorstellung älter als die Angiospermie. Es ist daher auch nicht sicher zu entscheiden, ob die Karpelle zuerst geschlossen waren und dann die Zoophilie erreicht wurde (ob die ersten Angiospermen anemophil waren) oder ob es umgekehrt war. Übereinstimmung zur allgemeinen Lehrauffassung besteht dahingehend, daß alle heute lebenden Angiospermen entweder selbst zoophil sind, oder von zoophilen Vorfahren abstammen.

Hier wird desweiteren angenommen, daß die ersten Bestäuber Insekten mit saugend leckenden Mundwerkzeugen waren, die keine Schäden an Blüten anrichten konnten. Diese haben möglicherweise schon bei den Gymnospermen zuckerhaltige Bestäubungstropfen geleckt. Nach dem Wechsel zur Angiospermie haben diese Bestäuber dann Narbensekret geleckt, das wegen des Verdunstungsschutzes und der Keimungsstimulierung ebenfalls zuckerhaltig sein musste. Das bedeutet, dass die ursprünglichsten Bestäuber vermutlich nicht Käfer, sondern Dipteren waren.

Die Käferhypothese passte gut zu der Vorstellung, daß die ursprünglichsten Angiospermen holzige Magnoliales waren. Die von den Blütenbiologen ebenfalls mit großem Interesse studierten Hymenopteren scheiden dagegen als primitive Bestäuber aus, da die bestäubenden, insbesondere die sozialen Hymenopteren phylogenetisch jünger sind als die Angiospermen und die primitiven Hymenopteren (Blattwespen) räuberisch lebten. In der Zwischenzeit weiss man, dass Käferblütigkeit ein sehr hoch evoluiertes, komplexes Syndrom darstellt. Die Dipteren als unspezialisierte Gelegenheitsbestäuber eignen sich dagegen als Bestäuber der primitiven Angiospermenblüte hervorragend. Das sie so wenig Beachtung finden, liegt vermutlich vor allem daran, daß es nichts vergleichbar Interessantes zu beobachten gibt wie bei Käfern und Hymenopteren, und das Dipteren so unangenehm zu bestimmen sind.

Tatsache ist, daß die unspezifische Fliegenbestäubung keine oder nur geringfügige Anpassungen an die Bestäuber erfordert und das es Dipteren zur fraglichen Zeit schon gab. Es bereitet daher keine Schwierigkeiten, Dipteren als primitive Bestäuber anzunehmen. Das Dipteren üblicherweise als wenig blumenstet eingestuft werden müssen, ist beim Übergang von der Anemophilie zur Zoophilie noch nicht nachteilig. Effektive Windbestäubung verlangt relativ homogene Bestände einer Art und sichere Kreuzungsbarrieren zwischen sympatrisch lebenden Arten. Die primitiven Bestäuber zu Beginn der Angiospermen-Evolution hatten daher vermutlich nur in sehr begrenztem Ausmaß die Möglichkeit, "falsche" Blüten zu besuchen. Die Entwicklung von Bestäubungssyndromen, die eine starke Blumenstetigkeit erfordern, ist deswegen mit einiger Wahrscheinlichkeit erst später in der Evolution der Angiospermen entstanden.

Erwiesen ist die Vermutung, dass Dipteren die ursprünglichsten Bestäuber seien, jedoch genausowenig wie die Käferhypothese. Gegen die Käferhypothese spricht aber auch, daß holzige oder baumförmige Magnolien in jüngster Zeit wieder aus ihrer Rolle als primitivste Angiospermen durch das "Palaeoherb", d.h. durch die Annahme verdrängt worden sind, daß die ursprünglichsten Angiospermen wenig spezialisierte, ausdauernde Kräuter waren. Käferhypothese und Magnolialeshypothese haben sich daher möglicherweise in einem einfachen Zirkelschluss gegenseitig gestützt. Die Vermutung, der Einschluss der Samenanlagen in einen geschlossenen Fruchtknoten diene als Frassschutz, erscheint ebenfalls nicht ganz schlüssig. Zur Zeit der Bestäubung ist das Makrosporophyll noch sehr weich und es würde Insekten mit bissenden Mundwerkzeugen leicht fallen, die Karpelle gemeinsam mit den Samenanlagen aufzufressen.

Da noch kein Endosperm gebildet ist, gibt es auch noch keinen Grund, die Samenanlage gegenüber Karpellgewebe als Futter zu bevorzugen. Später, wenn bereits Nährstoffdepots im Samen angelegt sind, ist der Same oder die Samenanlage jedoch auch bei den meisten Gymnospermen hervorragend geschützt. Die Samenschuppen schliessen fest aneinander an und verholzen, so dass die Samen bis zu ihrer Freisetzung mindestens ebenso gut geschützt sind wie bei einer Angiosperme. Nur zum Zeitpunkt der Bestäubung besteht bei den Gymnospermen ein freier Zugang zu den Samenanlagen. Davor und danach gibt es diesen freien Zugang nicht, und selbst dort, wo er besteht, sind die Samenanlagen meist so in der Tiefe zwischen den Zapfenschuppen verborgen, dass Insekten kaum eine Chance haben, sie zu erreichen. Der Schutz der Samenanlage wird also bei den Gymnospermen in gleichwertiger Weise, aber auf ganz anderem Weg erreicht.

Ein Nachteil des Gymnospermenzapfens ist lediglich, dass die Schutzfunktion nur erreicht wird, wenn sich alle Schuppen entwickeln, unabhängig davon ob die dazu gehörigen Samenanlagen befruchtet sind oder nicht. Bei Angiospermen mit freien Karpellen können dagegen Karpelle ohne befruchtete Samenanlagen abortieren, ohne daß die Funktionalität der Frucht beeinträchtigt wird.

Problematisch im Hinblick auf den hier vorgeschlagenen Evolutionsweg ist die Tatsache, daß viele fossile Angiospermen aus der Kreide einsamige Karpelle aufweisen. Entscheidende Vorteile ergeben sich aber vor allem bei mehrsamigen Karpellen. Die Gymnospermen mit Narben hatten aber andererseits die Zahl der Samenanlagen bereits auf zwei oder sogar auf eine einzige (Araukarien) reduziert. Vielleicht hat die Evolution der Mehrsamigkeit erst sekundär nach der Entwicklung des geschlossenen Karpells wieder eingesetzt. Vielleicht sind einsamige Früchte (Nüsse?) aber auch nur günstiger für die Fossilisation. Bei einer Streufrucht ist es jedenfalls auch bei rezenten Arten weit schwieriger, Samenanlagen in situ im geschlossenen Karpell in der Streu zu finden als bei Nüssen.

6 Literaturverzeichnis

- ARBER, A. (1928): The tree habit in angiosperms: its origin and meaning. *New Phytologist* XXVII No.2
- CARLQUIST, S.J. (1974): *Island biology*. Columbia Press, New York
- DOYLE, J. & M. O'LEARY (1935): Pollination in *Pinus*. *Scientific Proceedings, Royal Dublin Society* 21(20):181-191
- ECKARDT, T. (1964): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. *Phytomorphology* 14:79-92
- ERBAR, C. & P. LEINS (1994): Flowers in Magnoliidae and the origin of flowers in other subclasses of angiosperms. I. The relationship between flowers of Magnoliidae and Alismatidae. *Pl.Syst.Evol. [Suppl.]* 8: 193-208
- ESCHRICH, W. (1995): *Funktionelle Pflanzenanatomie*. Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- FRIEDMAN, W.E. & GIFFORD, E.M. (1988): Division of the generative cell and late development in the male gametophyte of *Ginkgo biloba*. *Amer. J. Bot.* 75(9): 1424-1442
- GOTTSBERGER, G. (1988): The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37(3):630-643
- HENNIG, W. (1982): *Phylogenetische Systematik*. Herausgegeben von Wolfgang Hennig. Verlag Paul Parey, Berlin / Hamburg
- KAPLAN, D.R. (1980): Heteroblastic leaf development in *Acacia*. Morphological and morphogenetic implications. *La Cellule* 73:137-203
- KIRCHER, P. (1986): Untersuchungen zur Blüten und Infloreszenzmorphologie, Embryologie und Systematik der Restionaceen im Vergleich mit Gramineen und verwandten Familien. *Dissertationes Botanicae* Bd. 94
- LEINS, P. & C. ERBAR (1994): Flowers in Magnoliidae and the origin of flowers in other subclasses of angiosperms. II. The relationship between flowers of Magnoliidae, Dilleniidae and Caryophyllidae. *Pl.Syst.Evol. [Suppl.]* 8: 209-218
- LOTSY, J.P. (1907, 1909, 1911) *Vorträge über Botanische Stammesgeschichte*. Fischer Jena
- PLATE, L. (1914): Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung der Systeme der Tiere. *Kultur der Gegenwart* 3. Teil, Abt.IV 4:92-164

- ROMBERGER, J.A., Z. HEJNOWICZ, J.F. HILL (1993): Plant structure: Function and Development. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York
- RUTISHAUSER, R. (1984): Blattquirle, Stipeln und Kolleteren bei Ruibee (Rubiaceae) im Vergleich mit anderen Angiospermen. Beitr. Biol. Pflanzen 59:375-424
- STEARNS, W.T. (1983): Botanical Latin. Verlag Newton Abbot London
- TILLICH, H. J. (1980): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Keimpflanzen der Liliopsida (Monocotyledonae). Habilitationsschrift (Promotion B) Mühlhausen.
- TILLICH, H. J. (1977): Morphologie des Graskeimlings. Wiss. Z. Pädag. Hochsch. Erfurt/Mühlhausen, math.-nat. Reihe 13:124-135
- TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen Bd.1, Teil 1-4. Berlin

7 Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1: Stammbaumdarstellung von Linné (Giesecke) 1792
Abb. 2: Stammbaumdarstellung nach Weberling/ Schwantes 1994
Abb. 3: Stammbaumdarstellung von Haeckel 1866
Abb. 4: Stammbaumdarstellung nach Agazziz
Abb. 5: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, erster Versuch
Abb. 6: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, zweiter Versuch
Abb. 7: Keimung der Samenpflanzen
Abb. 8: Entstehung von Beisprossen
Abb. 9: Kollaterale Beisprosse
Abb. 10: Verlagerung einer Achselknospe
Abb. 11: Verzweigungssysteme der Sprosse
Abb. 12: Sprossgenerationen und Jahrestriebe an monopodialen und sympodialen Trieben
Abb. 13: Unterschiedliche Förderung an waagrecht wachsenden Achsen
Abb. 14: Unterschiedliche Förderungen von Seitenachsen an aufrecht wachsenden Trieben
Abb. 15: Verschiedene Blattstellungstypen
Abb. 16: Limitdivergenzwinkel
Abb. 17: Diagramm zum Limitdivergenzwinkel
Abb. 18: Staubblätter der Angiospermen
Abb. 19: Reduktion von Staubgefäßen
Abb. 20: Stellungstypen von Fruchtknoten
Abb. 21: Speichergewebe im Samen
Abb. 22: Die beiden Grundtypen der Keimung
Abb. 23: Abweichungen von der Alternanzregel
Abb. 24: Alternanzbruch bei fehlenden Antheren
Abb. 25: Lagebeziehungen und Symmetrieebenen für die Beschreibung von Blüten
Abb. 26: Aufbau einer Cyme
Abb. 27: Abwandlungen einer Cyme
Abb. 28: Grundbegriffe der Infloreszenzmorphologie
Abb. 29: Die vier Floreszenzen
Abb. 30: Aufbau einer Rispe
Abb. 31: Die drei Grundtypen des Generationswechsels
Abb. 32: Die Nebenzyklen
Abb. 33.1: Beginnende sexuelle Differenzierung im Generationswechsel Teil 1
Abb. 33.2: Fortgeschrittene sexuelle Differenzierung im Generationswechsel Teil 2
Abb. 34: Entwicklungsgang von *Cycas revoluta*
Abb. 35: Samenanlage der Angiospermen (Normaltyp = Polygonumtyp)
Abb. 36: Generationswechsel der Angiospermen
Abb. 37: Vergleich der verschiedenen Entwicklungsgänge
Abb. 38: Knospelage und Knospendeckung in der Blüte
Abb. 39: Hypothetischer Weg von nacktsamigen zu bedecktsamigen Makrosporophyllen
Abb. 40: Dahlgrenogramm der Angiospermen
Abb. 41: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, erster Versuch
Abb. 42: Kladogramm für die Hauptgruppen des Pflanzenreiches, zweiter Versuch

- Abb. 43: Kladogramm der Landpflanzen, Moose detailliert ausgeführt
Abb. 41: Evolutive und terminologische Zusammenhänge bei Infloreszenzen
Abb. 45: Generationswechsel der Moose
Abb. 46: Diagramm zur Verwandtschaft der Moose
Abb. 47: Systematische Gliederung der Moose nach Kapselöffnungs-Typen
Abb. 48: Terminologie der Mooskapsel und anderen Organen
Abb. 49: Folie zur Kladistik; Monophylla, Paraphylla, Polyphylla

8 Anhang: Moose (Bryophyta)

8.1 Allgemeine Übersicht

Die Moose sind durchweg kleine bis sehr kleine Pflanzen (wenig mm bis einige cm groß). Nur wenige Arten sind sekundär wieder zum Wasserleben (z.B. *Fontinalis*) übergegangen, die überwiegende Mehrheit ist landlebend. Feuchte Lebensräume zeigen die größte Artenvielfalt, aber auch an zeitweise sehr trockenen Standorten kommen Moose vor. Phasen der Trockenheit werden dabei praktisch ohne messbare Stoffwechselaktivität und weitestgehend dehydriert in einem Zustand überdauert, der gerne „latentes Leben“ genannt wird.

Bei allen Moosen repräsentiert der Gametophyt die langlebige und von der Biomasse her überwiegende Phase des Generationswechsels. Der Sporophyt besteht immer nur aus einem einzigen, meist deutlich gestielten Sporangium (Sporenkapsel) und stirbt nach der Reifung der darin gebildeten Sporen ab. Die Differenzierung des Sporophyten beschränkt sich im Wesentlichen auf eine manchmal komplizierte histologische Differenzierung der Sporenkapsel. Die Kapsel weist meist einen deutlichen Stiel auf, der immer ein glatter Träger (Sporangiophor) ohne äußere Differenzierung und niemals mit Blättern oder Haaren besetzt ist. Fast immer wird der Kapselstiel vom Sporophyten gebildet (Seta), nur in Ausnahmefällen wird er vom Gametophyten gebildet (Pseudopodium bei Klaff- und Torfmoosen). Der kurzlebige Sporophyt bleibt zeitlebens in Verbindung (1) mit dem Gametophyten und wird im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Farnen niemals eine vom Gametophyten unabhängige Pflanze. Die Moose sind in der Regel isospor. Nur bei wenigen Laubmoosen (z.B. *Macromitrium*, *Orthotrichum*) kommt Anisosporie (2) vor. Eine sexuelle Differenzierung in morphologisch gleichgestaltete männliche und weibliche Sporen aus denen männliche und weibliche Moospflanzen (Gametophyten) hervorgehen ist dagegen häufiger (z.B. *Polytrichum*, *Marchantia*). Werden verschiedene Sporen gebildet, so gehen aus einer Meiose zwei weibliche und zwei männliche Sporen hervor, die Differenzierung erfolgt durch Geschlechtschromosomen.

Während sich die systematische Gliederung in besonderem Maß auf die meist nicht das ganze Jahr über anzutreffenden Sporophyten stützt, ist für das Erkennen und Bestimmen der Moose vor allem die Morphologie des Gametophyten wesentlich. Es gibt sowohl thallose als auch beblätterte Moose. Thalli können einschichtig oder vielschichtig (Gewebethallus) sein. Moosblättchen sind mit Ausnahme der Blattbasis und der gelegentlich auftretenden Mittelrippe immer einschichtig. Zwischen den Blättchen können am Stengel der Laubmoose sog. Paraphyllien stehen.

Paraphyllien sind einzellreihige Haare oder mehrzellreihige flächige Gebilde, die im Gegensatz zu Rhizoiden Chloroplasten enthalten. Manchmal sehen die Blattbüschel reduzierter Seitentriebe ähnlich wie Paraphyllien aus, sie werden dann Pseudoparaphyllien genannt. Die Verankerung am Substrat erfolgt durch epidermale Haare, die Rhizoide genannt werden. Die Rhizoide sind mehrzellig (Laubmoose) und haben dann charakteristische, schief gestellte Zellwände, oder sie sind einzellig (3) (Lebermoose). Bei Lebermoosen können die Rhizoide auf der Innenseite zapfenartige Wandverstärkungen aufweisen. Echte Wurzeln kommen bei Moosen niemals vor.

Der Gametophyt ist ausdauernd und kann über viele Jahre hinweg immer wieder Gametangien ausbilden und Sporophyten tragen. Zahlreiche Moose sind in der Lage, aus kleinsten Bruchstücken zu regenerieren. Manche Arten bilden dazu leicht abbrechende Brutknospen, andere kugelige Ausbreitungseinheiten (Brutkörper, Gemmen). Neben der exogenen Bildung von Brutkörpern kommt (nur bei Lebermoosen) eine endogene Bildung solcher Vermehrungseinheiten vor. Sie gleicht der Sporenbildung insofern, als der Zellinhalt bei der Bildung der 1-4 Ausbreitungseinheiten aufgebraucht und wird und bei der Ausbreitung die leere Zellwand zurückbleibt. Von Sporen oder Konidien unterscheiden sich solche Ausbreitungseinheiten vor allem dadurch, dass sie keine Ruhe- oder Dauerstadien darstellen. Sie wachsen oft direkt auf der Mutterpflanze weiter und werden dann an einer Pflanze in ganz unterschiedlicher Größe freigesetzt.

Es gibt Blütenpflanzen, die vegetativ Moosen auf den ersten Blick sehr ähnlich sein können. Das sind z.B. kleinblättrige Polsterpflanzen, und eine Art (*Mayaca sellowiana*) trägt sogar in ihrer Heimat (Südbrasilien) den Namen „Moos mit Blüten“. Moose haben im Gegensatz zu moosähnlichen Blütenpflanzen niemals aus Geweben aufgebaute Wurzeln sondern nur fädige Rhizoide. Im Gametophyten kommt zwar eine Differenzierung in verschiedene Zellen und Gewebe vor, es finden sich aber niemals Leitbündel mit Wasserleitelementen (Tracheen, Tracheiden).

Typische Wasserleitelemente treten selten und als isolierte Zellen nur im Sporophyten auf. Spaltöffnungen oder ähnliche Strukturen finden sich nur an der Sporenkapsel oder auf dem Thallus mancher thallöser Lebermoose, niemals aber auf den Blättchen beblätterter Moose. Diese Blättchen sind bis auf die (manchmal fehlende) Mittelrippe einschichtig. Eine Spaltöffnung wäre hier sinnlos und würde nicht wie bei höheren Pflanzen in eine Atemhöhle führen, sondern einfach auf die andere Seite des Blättchens.

8.2 Der Generationswechsel der Moose

Die Spore eines Mooses keimt zunächst mit einem (4) Faden aus (Abb.45). Dieser Faden kann sich verzweigen und wird Protonema (5) genannt. Nach einiger Zeit bildet eine oder mehrere Fadenspitzen eine dreischneidige Scheitelzelle (6) aus und gehen zur Bildung einer beblätterten Moospflanze über. Nach einiger Zeit bildet die Moospflanze am Gipfel der Sprösschen (gipfelfrüchtige Moose) oder an der Spitze kurzer basaler Seitentriebe (seitenfrüchtige Moose) männliche und weibliche Gametangien aus.

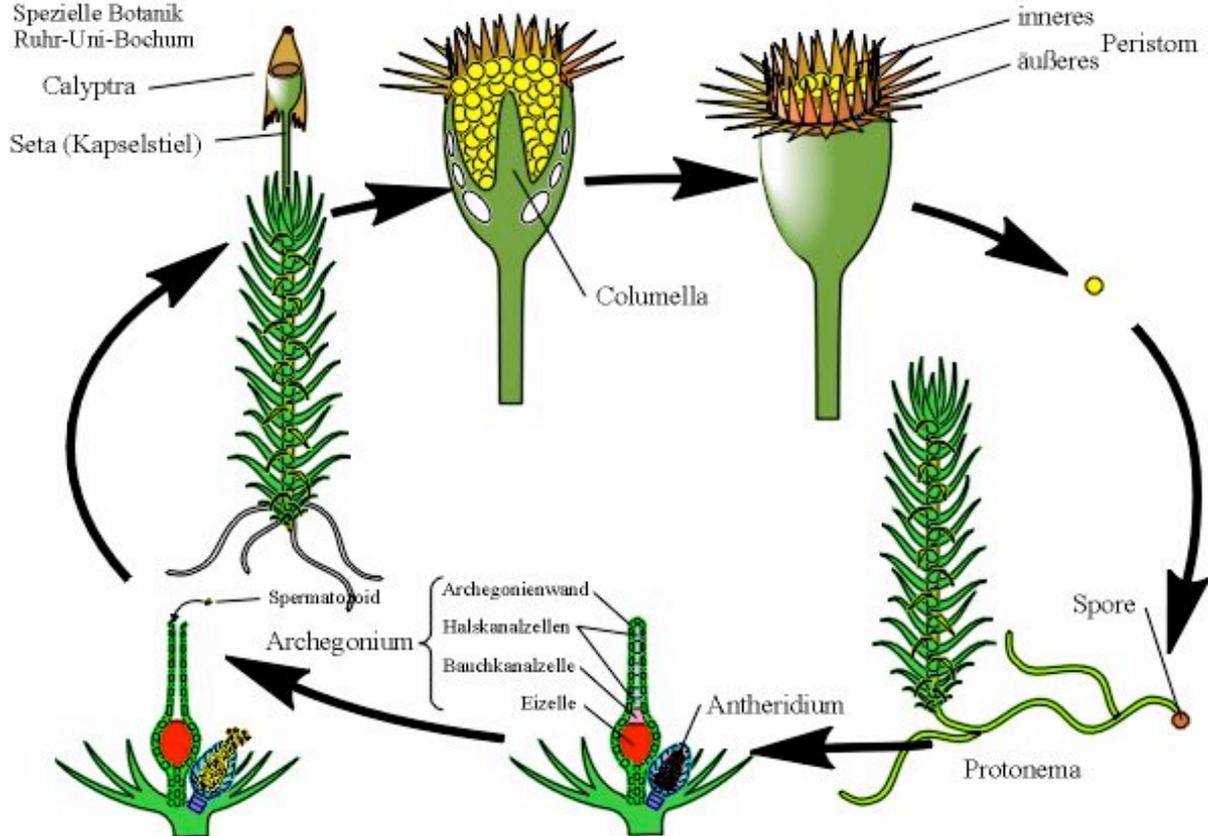


Abb.45: Generationswechsel der Moose.

Männliche und weibliche Gametangien können auf einer Pflanze vorkommen (monözische Moose) oder auf verschiedene Individuen verteilt sein (diözische Moose). Bei den monözischen Moosen kann weiter unterschieden werden, wie die Gametangien auf der Pflanze verteilt sind.

Die weiblichen Gametangien enthalten nur einen einzigen Gameten, die Eizelle. Ein solches Gametangium nennt man bei niederen Pflanzen Oogonium. Bei Moosen und Farne wird es aus historischen Gründen Archegonium (7) genannt. Das Archegonium hat eine Wand aus einer Zellschicht. Es besteht aus einem die Eizelle umschließenden Bauch und einem kaminartigen Hals. Der Hals umschließt eine einzige Zellreihe, die sog. Halskanalzellen. Zwischen den Halskanalzellen und der Eizelle liegt eine größere Zelle, die Bauchkanalzelle. Wenn sich das Archegonium öffnet, verschleimen Bauchkanal- und Halszellen, so dass die Spermatozoiden zur Eizelle schwimmen können. Durch Befruchtung entsteht aus der Eizelle die Zygote, die sich unter Zellteilungen zum Sporophyten weiterentwickelt. Zunächst folgt die Wand des Archegoniums diesem Wachstum. Wenn aber das Wachstum des Kapselstiels (Seta) einsetzt, wird die Archegonienwand an der Basis abgerissen und als Haube (Calyptra) auf der Kapsel emporgehoben. Bei der Kapselentwicklung gibt es eine festgelegte Teilungsfolge. Die Spitzenzelle des Sporophyten teilt sich zunächst in vier Quadranten, dann wird jeder Quadrant in eine inner und eine äußere Zelle unterteilt. Die äußere Schicht bildet als Amphithecium die spätere Kapselwand, die inneren Zellen als Endothecium (8) sowohl die sporenbildende Schicht (Archespor) als auch die sterile zentrale Säule (Columella). Das Amphithecium differenziert sich im Spitzenbereich der Kapsel in die für die einzelnen Moosgruppen typischen Öffnungsstrukturen.

Die Antheridien haben ebenfalls eine Wandung aus einer Zellschicht. Die zahlreichen Zellen innerhalb dieser Wand sind die spermatogenen Zellen. Jede von ihnen bildet zwei Spermatozoide, die unter Auflösung der Zellwände im Innenraum und durch Öffnung der Hülle an der Spitze freigesetzt werden. Die Spermatozoide gelangen durch chemotaktische Anlockung (sog. Gamone) zu den Archegonien. Größere Strecken können überwunden werden, indem die Spermatozoide durch auftreffende Wassertropfen weggeschleudert werden. Diese „Spritzverbreitung“ wird bei manchen Arten durch eine becherartige Hülle („Perianth“; nicht zu verwechseln mit dem Perianth der Blütenpflanzen!) um die Antheridienstände begünstigt. Damit die Spermatozoide die an der Spitze der Moosprösschen liegenden Archegonien erreichen können, muss dieses vollständig mit Wasser bedeckt sein. Diese Wasserbedeckung liegt meist in Form von Kapillarwasser zwischen Stämmchen und den Basen der Blättchen vor. Diese „äußere Wasserleitung“ macht eine innere Wasserleitung weitgehend überflüssig. Hochentwickelte Wasserleitstrukturen wie Phloem oder Xylem fehlen den Moosen daher.

8.3 Die Hauptgruppen der Moose

8.3.1 Laubmoose (Bryopsida)

8.3.1.1 Bryidae

Die bekannteste und grösste Gruppe der Moose sind die Laubmoose s.str. (9) (Bryidae) (Abb.46).

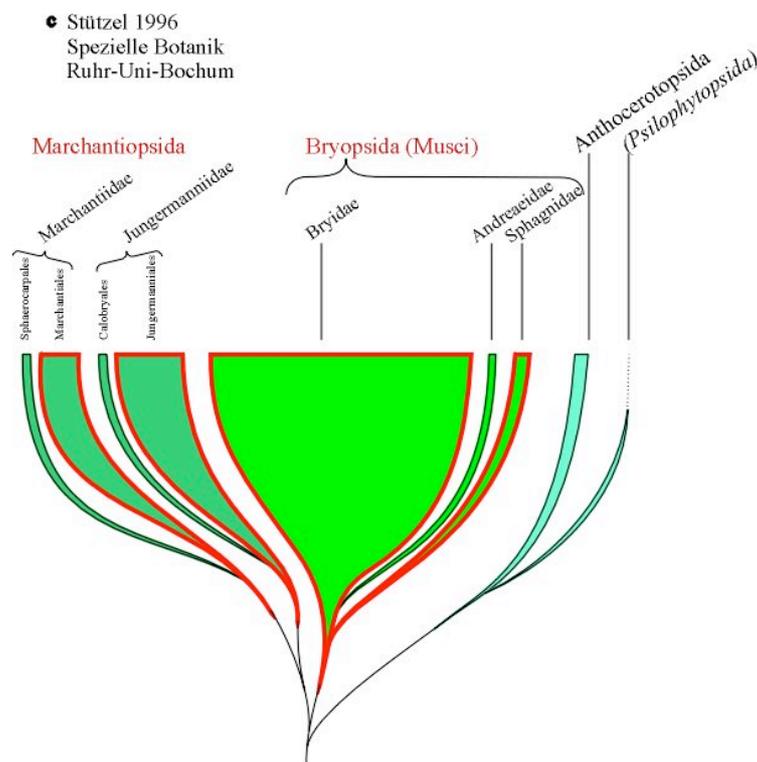


Abb.46: Diagramm zur Verwandtschaft der Moose.

Für die systematische Gliederung ist vor allem die Morphologie der Kapsel und hier insbesondere die Öffnung der Kapsel wesentlich (Abb.47).

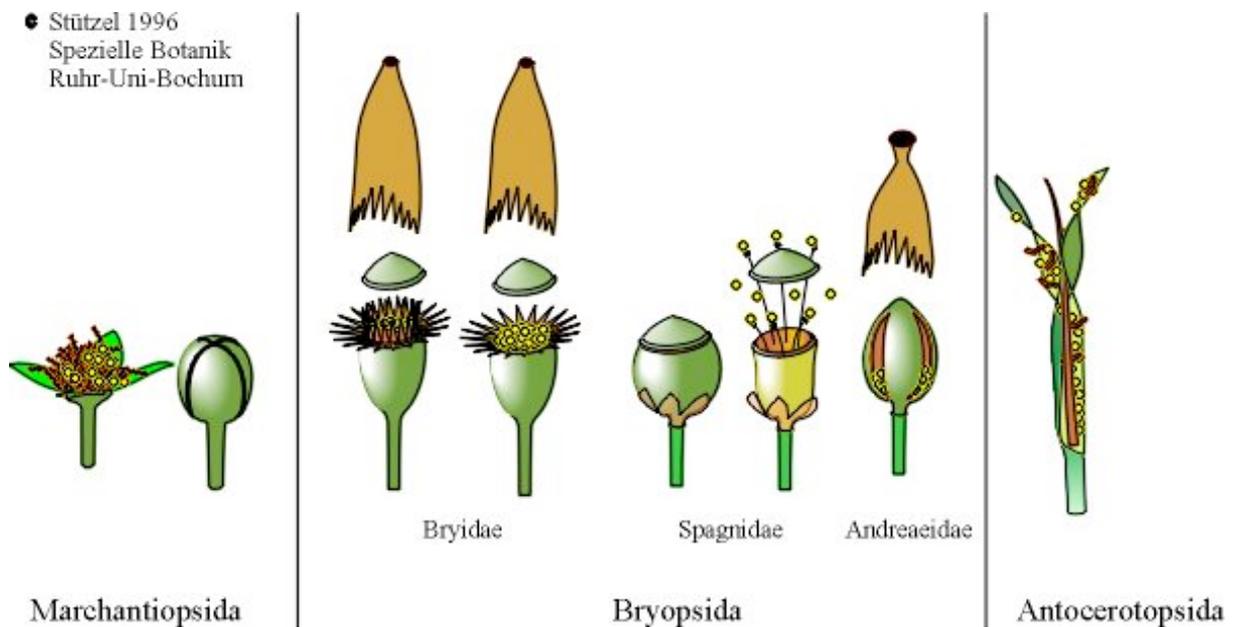


Abb.47: Systematische Gliederung der Moose nach Kapselöffnungs-Typen.

Dieses Peristom liegt unter einem Deckel und ist aus zahlreichen Zähnen gebildet. Bei den Verwandten des Frauenhaarmoses (*Polytrichum*, Polytrichales) sind diese Zähne aus Zellen aufgebaut. Bei den anderen Laubmoosen bestehen diese Zähne nicht aus zahlreichen ganzen Zellen, sondern um die verdickten Wände zwischen zwei benachbarten Zellreihen. Die Zellen selbst zerreißen dabei. Solche nur aus Zellwänden bestehenden Zähne können in zwei Reihen oder in einer Reihe stehen. Man spricht dann von einem doppelten oder von einem einfachen Peristom (Abb.48).

In der Mitte der Kapsel steht eine sterile Säule, die Columella. Die Zellen um diese Säule herum machen alle eine Meiose durch und werden alle zu Sporen. Sterile Zellen zwischen den Sporen wie bei den Lebermoosen kommen bei den Laubmoosen nicht vor. Der Sporophyt ist ein typisches Einwegprodukt und stirbt nach der Reife der Sporen ab. Er ist aber relativ derb und haltbar und man kann deswegen die Kapseln bei vielen Arten das ganze Jahr hindurch finden.

8.3.1.2 Sphagnidae (Torfmoose) und Andreaidae (Klaffmoose)

Zu den Laubmoosen im weiteren Sinn werden die Torfmoose (Sphagnidae) und die Klaffmoose (Andreaidae) gerechnet (Abb.47). Den Torfmoosen und den Klaffmoosen gemeinsam ist, dass der Stiel der Sporenkapsel vom Gametophyten gebildet wird (Schemazeichnung). Er wird Pseudopodium genannt und damit auch begrifflich von der zum Sporophyten gehörenden Seta der Bryidae unterschieden.

Die Torfmoose umfassen nur die einzige, weltweit verbreitete Gattung *Sphagnum* (Torfmoos). Die Torfmoose sind charakteristisch für Torfmoore, kommen aber auch an anderen, feuchtigkeit- und nährstoffarmen Stellen vor. In perhumiden tropischen Gebieten kann man sie sogar als Polster auf blankem Fels finden. Der Spross der Torfmoose zeigt eine charakteristische Verzweigung in ein Stämmchen und zahlreiche wagrecht abstehende Ästchen, die beide kleine Blättchen tragen. Die einschichtigen und stets nebenlosen Blättchen der Torfmoose sind aus einem Netz lebender, grüner Zellen (Chlorocyten) und von diesen umgebenen abgestorbenen Zellen (Hyalocyten) umgeben. Die Hyalocyten weisen eine oder mehrere Poren nach außen auf. Die Hyalocyten sind dafür verantwortlich, dass Torfmoose wie ein Schwamm enorme Mengen Wasser speichern können. Die subarktischen Moore wachsen nur sehr langsam. Da aber in Torfmooren praktisch keinerlei Remineralisierung stattfindet, sind Torfmoore trotzdem eine wichtige Senke für CO₂.

Die aus Torfmoosen im Lauf von Jahrhunderten entstehenden Torfe sind wichtige Substrate für den industrialisierten Gartenbau, unter anderem weil Torf praktisch keimfrei ist und die daraus hergestellten Substrate nicht sterilisiert werden müssen. Unter den heutigen klimatischen Bedingungen regenerieren abgetorfte Hochmoore in Deutschland praktisch nicht. Die Nutzung geht daher in unserem Gebiet mit einem endgültigen Verlust dieser Biotope einher.

Die Klaffmoose haben ihren Namen von der mit vier Spalten öffnenden Kapsel. Die wichtigste Art (*Andrea petrophila*) wächst auf Silikatfelsen. Bei den Klaffmoosen entsteht aus der Spore nicht wie bei den Bryidae ein Zellfaden, sondern ein mehrzelliger Körper. Erst aus diesem wächst dann ein Faden heraus, der aber rasch wieder zu thalloser Organisation übergeht. Auf diesem verzweigten Thallus entstehen dann neben eigenartigen sog. Thallusblättchen auch typische Moospflänzchen.

8.3.2 Die Lebermoose (Marchantiopsida)

Die Lebermoose weisen eine mit (meist) vier Klappen öffnende Kapsel auf (Abb.47) Es bildet sich keine einheitliche Sporenmasse aus, sondern zwischen den Zellen, die eine Meiose durchlaufen, bleiben zahlreiche Zellen vegetativ und bilden langgestreckte sog. Elateren. Im mikroskopischen Bild fallen die Elateren durch ihre spiraligen Wandverstärkungen auf. Die Anzahl der Spiralen ist variabel und artspezifisch. Oft bleiben vor allem an den Spitzen der Klappen Elateren mit der Kapselwand verbunden. Die Elateren bilden auf der geöffneten Kapsel eine watteartige Struktur, die mit den Sporen eingepudert zu sein scheint. Auf diese Weise fallen nicht sofort alle Sporen heraus, sondern werden im losen Geflecht der Elateren für die Ausbreitung durch den Wind exponiert. Bei manchen Arten bleiben Elateren in je einem kleinen Büscheln an der Spitze der vier Klappen stehen, bei anderen bleibt ein einziges Büschel in der Mitte am Kapselboden zurück. Im Gegensatz zu den gelben oder braunen Sporen der Laubmoose und Farne sind die Sporen der Lebermoose vielfach grün.

Der Sporophyt ist sehr kurzlebig und meist wenige Tage nach dem Öffnen der Sporenkapsel schon wieder verschwunden. Man findet die Sporophyten deswegen viel seltener als bei den Laubmoosen. An der Basis ist der Sporophyt ausser von der Archegonienwand noch von einer zweiten, meist etwas blasig aufgetriebenen Hülle umgeben, dem sog. Perichaetium. Anatomisch sind die Lebermoose durch das Auftreten von Ölkörpern in den Zellen gekennzeichnet. Diese Ölkörper kommen einzeln oder zu mehreren in einzelnen Zellen des Thallus vor und sind von einer Membran umgeben, so dass sie richtiger als Ölvakuolen anzusprechen wären.

Bei den Lebermoosen gibt es sowohl beblätterte als auch thallöse Formen. Die beblätterten Lebermoose weisen normalerweise eine dreizeilige Beblätterung auf. Es tritt jedoch praktisch immer ein auffallender Dimorphismus der Blätter auf, der in Zusammenhang mit der plagiotropen Wuchsform gesehen werden muss. Der aufrechte Spross der (hypothetischen) Ausgangspflanze legt sich dabei immer so auf das Substrat, dass eine Blattzeile dem Substrat zugewendet ist und zwei Reihen vom Substrat abgewendet sind. Die dem Substrat zugewendete Blattzeile (Unterblätter (II), Bauchblätter, Amphigastrien) ist mehr oder weniger stark reduziert, ausnahmsweise kann sie sogar ganz fehlen. Wenden die seitlichen Blätter ihre Oberseite nach unten zum Substrat hin, dann ist der zur Sprossspitze hin zeigende Blattrand sichtbar. Diese Art der Beblätterung wird ober-schlächting genannt. Weisen die Blättchen die morphologische Oberseite vom Substrat weg nach oben, dann taucht der zur Spitze weisende Blattrand unter das nächste distale Blatt. Diese Beblätterung wird unterschlächtig genannt.

Bei vielen Lebermoosen sind die Seitenblätter gefaltet. Man unterscheidet dann einen dem Substrat zugewendeten Unterlappen und einen vom Substrat weg gewendeten Oberlappen. Ober- und Unterlappen können morphologische sehr verschieden gestalten sein. Es gibt Arten bei denen der Oberlappen größer ist als der Unterlappen. In diesem Fall kann der Unterlappen zu einer Art Wassersack umgebildet sein (*Frullania*). Es gibt aber auch Arten, bei denen der Unterlappen größer ist, so dass von der Oberseite her beide zu sehen sind und der Eindruck einer Verdoppelung der Blattzeilen entsteht. Manche Lebermoose können zusätzlich rhizomartige Stolonen mit meist reduzierter Beblätterung entwickeln.

Bei den thallosen Lebermoosen finden sich solche mit einfach gebauten, einschichtigen Thalli und solche mit hoch differenzierten mehrschichtigen Thalli. Auf der Unterseite der Thalli finden sich Rhizoide, deren Innenwand entweder glatt oder mit vorspringenden Zäpfchen versehen sein kann (Zäpfchenrhizoide). Ausserdem findet man vor allem im Bereich der Mittelrippe sogenannte Bauchschuppen. Diese Bauchschuppen sind flächig, quergestellt, stets einschichtig und chlorophyllfrei. Sie treten in zwei Längsreihen entlang der Thallusmitte bzw. der Mittelrippe auf.

1Die vielfach verwendete Formulierung, der Sporophyt „parasitiere“ auf dem Gametophyten ist absurd. Unter Parasitismus versteht man eine Beziehung zwischen verschiedenen Arten, aber nicht die Beziehung zwischen aufeinanderfolgenden Generationen oder Phasen des Generationswechsels einer Art.

2Gelegentlich wird der geringe Grössenunterschied auch ausreichend für die Bezeichnung als Heterosporie betrachtet. Wegen ihrer Bildungsweise sind beide Sporentypen in gleicher Menge in einem einzigen Sporangium vorhanden. In anderen Gruppen (manche Farnpflanzen, Samenpflanzen) werden die weiblichen Makrosporen und die männlichen Mikrosporen in verschiedenen Sporangien gebildet!

3Die einem Lebermoos manchmal sehr ähnlichen Prothallien der Farne tragen mehrzellige Rhizoide. Bei der (beblätterten) Lebermoosgattung *Schistochila* treten mehrzellige Rhizoide auf, bei denen die Mehrzelligkeit aber auf einen verdickten bis Blumenkohlartig aufgeteilten Endabschnitt des sonst einzelligen Rhizoids beschränkt ist.

4In seltenen Fällen kommt wohl auch eine Keimung mit 2-4 Fäden vor. Das ist eigentlich nur denkbar, wenn bereits in der Spore eine Teilung in mehrere Zellen oder wenigstens mehrere Kerne vorgelegen hat. Ob der Faden oder der Zellhaufen die plesiomorphe Situation darstellt, ist schwierig. Im Allgemeinen legt man sich auf den Faden als ursprüngliche Form fest, wohl mit dem merkmalsphylogentischen Konzept, die trichale Organisation sei nach der einzelligen (monadalen, capsalen oder coccalen) die ursprünglichste.

5proto- gr. zuerst; nema gr. Faden;

6Die Richtung der schräg eingezogenen Teilungswand wechselt bei den aufeinanderfolgenden Teilungen der Scheitelzelle um 120°, dass die Abkömmlinge der Scheitelzelle in drei Reihen angeordnet sind.

7Dillenius (1741) und Linné verglichen die Mooskapsel mit der Anthere der Blütenpflanzen. Später wurde sie von dem bedeutenden Moosforscher Hedwig mit der die Samen enthaltenden Frucht der Blütenpflanzen verglichen. Das Archegonium, aus dem die Samenkapsel hervorgeht, nannte er „Pistillidium“. Das männliche Organ nannte er entsprechend „Antheridium“ und homologisierte es mit der Anthere der Blütenpflanzen. Bischoff glaubte ebenfalls, dass das ganze Archegonium zur Sporenkapsel wird und nannte es „Archegonium“ (= „Vorfrucht“ oder „zur Frucht werdendes“). Die auf falschen Homologisierungen basierenden Begriffe erhielten sich, als W. Hoffmeister 1851 den Generationswechsel der Moose und Farne endgültig aufgeklärt hatte.

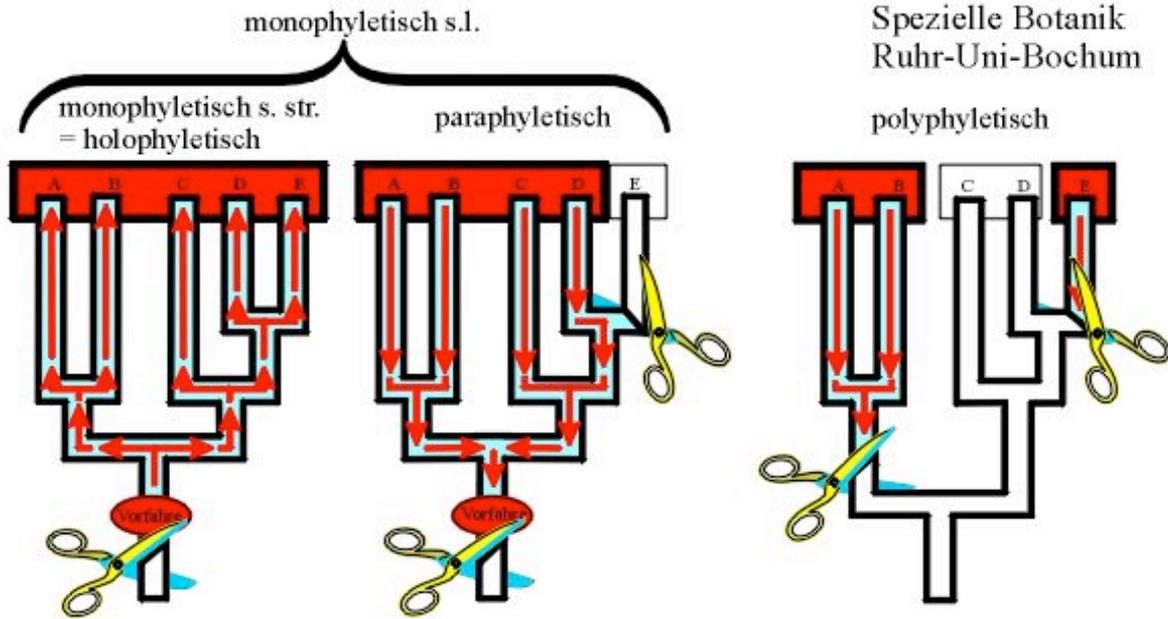
8Bei den Samenpflanzen bezeichnet der Begriff „Endothecium“ die für die Antherenöffnung verantwortliche subepidermale Schicht in den Theken der Staubgefässe von Angiospermen. Ist die für die Öffnung der Antheren verantwortliche Schicht die Epidermis wie bei den Gymnospermen, heisst diese „Exothecium“.

9Ohne Klaff- und Torfmoose

10 Bei *Polytrichum* trägt die Mittelrippe lamellenartige Assimilatoren. Wer nur *Polytrichum* gesehen hat, kann nicht verstehen, wie man auf die Idee kommen kann hier die Beschreibung zu verwenden „Mittelrippe die gesamte Blattbreite einnehmend“ und zugleich an der Einschichtigkeit des Moosblattes fest zu halten. Nur im Vergleich zu verwandten Arten wie *Atrichum* ist dies leicht einsichtig. Auch wenn *Polytrichum* leicht zu kennen und zu finden ist, sollte *Polytrichum* deswegen nicht als einziges Beispiel für die Moose (z.B. im Schulunterricht) verwendet werden!

11 Bei den Blütenpflanzen wird mit dem Terminus „Unterblatt“ der basale, die Nebenblätter tragende Teil des Blattes bezeichnet und gegen das aus Blattstiel und Blattspreite bestehende „Oberblatt“ abgegrenzt. Das Unterblatt der Lebermoose ist also etwas ganz anderes als das Unterblatt der Angiospermen!

© Stützel 1996
 Spezielle Botanik
 Ruhr-Uni-Bochum



holophyletisch:

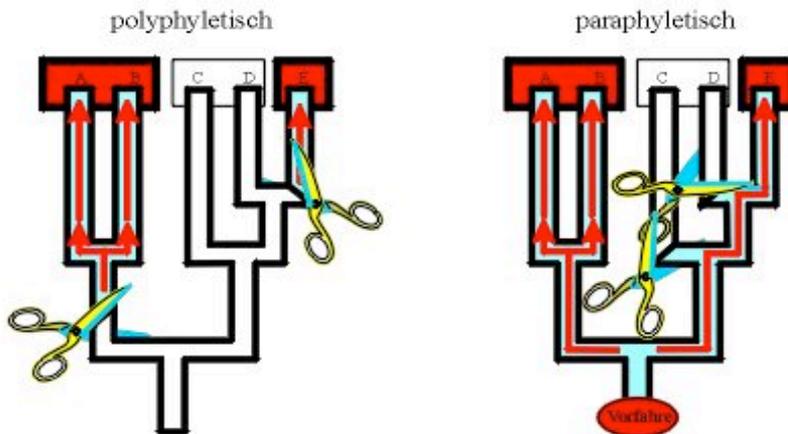
alle Nachkommen einer Ausgangssippe gehören zur Gruppe
 ein einziger Schnitt liefert einen Zweig

paraphyletisch:

alle Vertreter der Gruppe stammen von derselben Sippe ab, aber nicht alle Nachkommen dieser Sippe gehören zur Gruppe
 mehrere Schnitte liefern einen Zweig

polyphyletisch:

nicht zusammenhängende Äste des Stammbaumes werden zu einer Gruppe zusammengefaßt
 mehrere Schnitte liefern mehrere Zweige



Ob eine Gruppe polyphyletisch oder paraphyletisch ist, läßt sich nicht aus der Topologie des Stammbaumes erkennen. Die Gruppe ABE ist polyphyletisch, wenn sie mit Merkmalen begründet wird, die unabhängig voneinander in der Gruppe AB und der Gruppe E erworben wurden. Dieselbe Gruppe ist paraphyletisch, wenn sie mit Merkmalen begründet wird, die vom gemeinsamen Vorfahren von ABCDE stammen und die bei C und D verloren gegangen sind.

Abb. 49: Folie zur Kladistik; Monophylla, Paraphylla, Polyphylla.