

3 Die pflanzlichen Gewebe

Die hohe Organisation der Pflanze kommt in der Ausbildung von **Organen** mit sehr spezifischen Aufgaben zum Ausdruck (Sprossachse, Blätter, Blüte, Wurzel). Die Organe bestehen ihrerseits aus sehr spezialisierten **Geweben**, die arbeitsteilig den Anforderungen des jeweiligen Lebensraums an eine Pflanze gerecht werden können. Als Gewebe bezeichnet man Verbände aus morphologisch und funktionell gleichartigen Zellen. Bau und Funktion der Gewebe zu erforschen, ist Gegenstand der **Histologie** (Gewebelehre).

Charakteristisch für die hohe Organisationsstufe der Pflanze ist eine klare Trennung zwischen **Bildungsgeweben** und **Dauergeweben**. Bildungsgewebe produzieren durch fortwährende Teilung neue Zellen, die Zellen der Dauergewebe sind dagegen teilungsinaktiv, jedoch auf verschiedene andere Leistungen spezialisiert. Entsprechend ihrer Funktion lassen sich die Dauergewebe einer Pflanze in **Grundgewebe**, **Exkretionsgewebe**, **Abschlussgewebe**, **Festigungsgewebe** und **Leitgewebe** einteilen.

3.1 Bildungsgewebe (Meristem)

Bildungsgewebe oder **Meristeme** (griech. *meristes* = Teiler) bestehen aus undifferenzierten, teilungsbereiten Zellen und kommen bei Pflanzen nur in ganz bestimmten Arealen vor. An der Spitze von Sprossachse und Wurzel befindet sich

jeweils ein **Apikal-** oder **Scheitelmeristem**, das für das Längenwachstum der Pflanze verantwortlich ist. Die Zellen der Apikalmeristeme, die sich direkt aus Embryonalzellen herleiten, sind isodiametrisch und relativ klein. Im Unterschied zu Dauerzellen sind sie dünnwandig, plasmareich und kaum vakuolisiert. Das **Apikalmeristem** besitzt pluripotente, unbegrenzt teilungs- und wachstumsfähige **Initial-** oder **Stammzellen**, die sich inäqual teilen, wodurch zwei unterschiedliche Tochterzellen entstehen. Aus der einen wird wiederum eine teilungsbereite Initialzelle, die zweite Tochterzelle kann sich noch mehrfach teilen, wodurch Primärmeristeme entstehen. Diese sind sowohl am Längenwachstum als auch an der späteren Gestaltbildung der Pflanze beteiligt.

Das Dickenwachstum der Sprossachse ausdauernder Pflanzen (Sträucher, Bäume), das sog. sekundäre Dickenwachstum, geht von einem **lateralen Meristem** aus, und zwar von einem **Kambium**, das in Form des **faszikulären** und **interfaszikulären Kambiums** als geschlossener Gewebezyylinder in der Sprossachse liegt. Die Teilungsfähigkeit des Kambiums ist auf wenige Schichten von Initialzellen beschränkt (kambiale Zone), die sich, wie beim Apikalmeristem beschrieben, inäqual teilen. Eine Tochterzelle wird wieder zur Initialzelle, die andere differenziert sich unmittelbar zu einer Dauerzelle. Durch neue tangentielle Zellwände werden abwechselnd nach außen und innen neue Zellen

gebildet, die zur Umfangserweiterung beitragen. Im Unterschied zu den meristematischen Zellen der Apikalmeristeme sind Kambiumzellen stark vakuolisiert und lang gestreckt (prosenchymatisch). Im weiteren Verlauf des Dickenwachstums sorgt dann ein anderes, ganz in der Peripherie der Sprossachse liegendes Kambium, das **Korkkambium (Phellogen)**, für die Bildung eines neuen Abschlussgewebes. Ebenfalls von einem Kambium, dem **Perizykel (Perikambium)**, geht in der Wurzel die Seitenwurzelbildung aus.

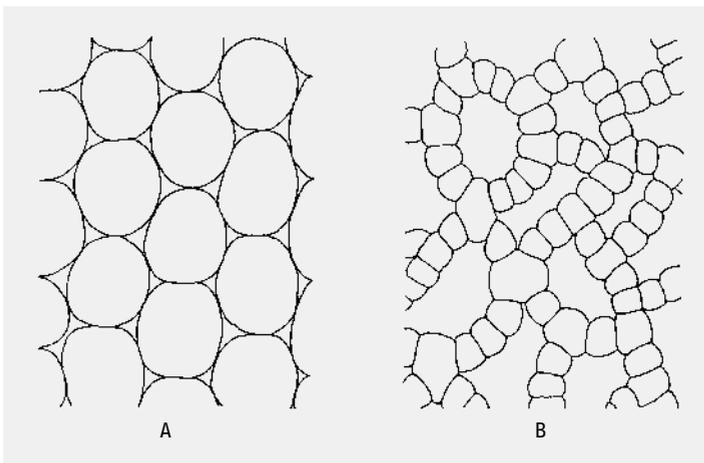
Rührt die Teilungsfähigkeit eines Meristems noch von den Apikalmeristemen her, spricht man von einem **primären Meristem** oder **Restmeristem**. Dies trifft für die interkalaren Wachstumszonen der Sprossachse (Internodienstreckung) sowie für das faszikuläre Kambium des Sprosses und den Perizykel der Wurzel zu. Andere Meristeme, z. B. das interfaszikuläre Kambium und das Korkkambium, entstehen zu einem späteren Zeitpunkt durch Umbildung von Dauergeweben und werden als **Folgemeristeme** oder **sekundäre Meristeme** bezeichnet. Handelt es sich dabei nur um eine kleine Zellgruppe oder eine Einzelzelle, spricht man von einem **Meristemoid**. So entstehen z. B. die Spaltöffnungen (Stomata) und Haare (Trichome) der Blätter aus Meristemoiden der Blattepidermis.

3.2 Grundgewebe (Parenchym)

Das Grundgewebe oder **Parenchym** (griech. *enchyma* = das Eingeschlossene) stellt die Hauptmasse der pflanzlichen Dauergewebe dar. Es besteht in der Regel aus lebenden, meist isodiametrischen Zellen mit großer Zentralvakuole und kaum verdickter Zellwand aus Primärwandmaterial (● Abb. 3.1 A). Durch den hydrostatischen Innendruck (Turgor) tragen die Parenchyme wesentlich zur Festigkeit von krautigen Pflanzen bei.

Grundgewebe werden nach ihrer Lage in der Pflanze, z. B. als Rindenparenchym, Markparenchym, Xylemparenchym, Phloemparenchym oder Holzparenchym benannt. Haben sie als solche spezielle Aufgaben, kann man sie z. B. als **Assimilationsparenchym**, **Speicherparenchym**, **Durchlüftungsparenchym** oder **Wasserspeicherparenchym** näher beschreiben. Manchmal ist auch die Form der Zellen namensgebend und man spricht von einem **Schwamm-**, **Stern-** oder **Palisadenparenchym**.

Assimilationsparenchyme stehen im Dienste der Fotosynthese und sind grün, da ihre Zellen viele Chloroplasten enthalten. Das Gewebe ist reich an Interzellularen, um den Gasaustausch (CO₂, O₂, Wasserdampf) zu gewährleisten. Naturgemäß sind Assimilationsparenchyme im Blatt besonders reichlich, wo sie in Form von



● **Abb. 3.1** Parenchyme: (A) Markparenchym, z. B. Holundermark (B) Aerenchym, z. B. Kalmus (NH)

Palisaden- und Schwammparenchym das Mesophyll bilden.

Speicherparenchyme sind farblos und dienen der Speicherung von Reservestoffen wie Kohlenhydrate (Stärke), fettes Öl und Eiweiß (Aleuron). Sie finden sich vorzugsweise im Mark und in den Markstrahlen von Sprossachse und Wurzel, außerdem in den Nährgeweben von Samen und natürlich in typischen Speicherorganen wie in Zwiebeln, Rhizomen und Knollen.

Durchlüftungsparenchyme (Aerenchyme) sind mit vielen großen, luftgefüllten Interzellularen durchsetzt, die der Belüftung der Gewebe dienen (• Abb. 3.1 B). Bei Sumpf- und Wasserpflanzen sind Aerenchyme besonders stark ausgeprägt, damit der Gasaustausch bei untergetauchten Organen erleichtert wird. Außerdem tragen sie entscheidend zur Schwimmfähigkeit von Wasserpflanzen bei. Auch das Schwammparenchym der Blätter kann als Aerenchym aufgefasst werden. Es besitzt extrem große Interzellularen und dient so der Belüftung des Gewebes sowie der Abgabe von Wasserdampf (Transpiration). Das ist wichtig gegen Überhitzung und zur Aufrechterhaltung des Transportstroms von der Wurzel zum Spross.

Wasserspeicherparenchyme stellen das typische Grundgewebe von Pflanzen extrem trockener Standorte dar. Die Wasservorräte liegen in den Vakuolen der dadurch stark vergrößerten Parenchymzellen. Die wasserspeichernden Organe sind stark angeschwollen, was als **Sukkulenz** bezeichnet wird. Man kennt Spross-, Blatt- und Wurzelsukkulenten. Kakteen sind typisch sukkulente Pflanzen (Sprossukkulenz).

Verschiedentlich sind in das Grundgewebe Zellen eingestreut, die sich durch Größe, Form, Wandstruktur und Funktion von den übrigen parenchymatischen Zellen deutlich unterscheiden. Solche Zellen werden als **Idioblasten** (griech. *idios* = eigen; *blastos* = Trieb, junger Zweig) bezeichnet. Typische Idioblasten sind z. B. Kristall-, Gerbstoff-, Alkaloid- oder Ölzellen.

3.3 Ausscheidungsgewebe (Exkretionsgewebe)

Als **Exkretionsgewebe** werden Zellen oder Zellverbände bezeichnet, die Exkrete bilden und diese dann entweder im Zellraum oder außerhalb von diesen in Interzellularen ablagern. Zu den pflanzlichen Exkreten zählt man z. B. ätherische Öle, Harze, Milchsäfte, Blütenduftstoffe und Nektar. Exkrete können dem Fraßschutz der Pflanze dienen, vor allem wenn sie giftig sind oder bitter schmecken (z. B. Alkaloide, Gerbstoffe). Sie können einen Wundschutz und Wundverschluss darstellen (Gummen, Harze, Milchsäfte) oder zur Anlockung von Tieren gebildet werden (Duftstoffe, Nektar). Ein sehr spezielles Exkret ist der Fangschleim des Sonnentaus (*Drosera*), der Insekten verdaut (proteinhaltiges Exkret).

Für die Drogenanalyse sind vor allem Exkretionsgewebe, die ätherisches Öl bilden, interessant.

Ölzellen sind Idioblasten (Ölidioblasten), die ätherisches Öl akkumulieren. Ihre Zellwände sind auf der Innenseite durch eine Suberinlamelle abgedichtet. Vom systematischen Standpunkt aus sind sie als „einfaches“ Merkmal zu bezeichnen und deshalb für Pflanzenfamilien typisch, die eher am Anfang des Systems stehen, z. B. die Lauraceae (Lorbeergewächse) oder die Piperaceae (Pfeffergewächse).

Ölbehälter oder **Ölgänge** können auf verschiedenen Wegen entstehen. Wenn der Ablagerungsraum nach Auflösung von Mittellamellen zwischen den Zellen durch Auseinanderweichen von Zellen als Interzellularraum entsteht, bezeichnet man sie als schizogen (griech. *schizein* = spalten). **Schizogene Ölbehälter** und **Ölgänge** sind meist mit einem Drüsenepithel ausgekleidet. Als typische Ölablagerungsräume findet man solche Ölbehälter in Hypericaceae (Johanniskrautgewächse). Schizogene Ölgänge sind auch für Apiaceae (Doldengewächse) und schizogene Harzgänge für Pinaceae (Kieferngewächse) charakteristisch. Ablagerungsräume können auch dadurch entstehen, dass Zellen degenerieren und sich schließlich auflösen. Solche Ölbehälter bezeich-

net man als lysigen entstanden (griech. *lysis* = Auflösung). **Lysigene Ölbehälter** sind z. B. in den Fruchtschalen der Zitrusfrüchte (Rutaceae, Rautengewächse) zu finden (● Abb. 3.2). Eine Kombination dieser beiden Bildungsformen stellen die **schizolysigenen Ölbehälter** dar, wie sie z. B. für die Myrtaceae (Myrtengewächse: Eukalyptusbaum, Gewürznelken) typisch sind.

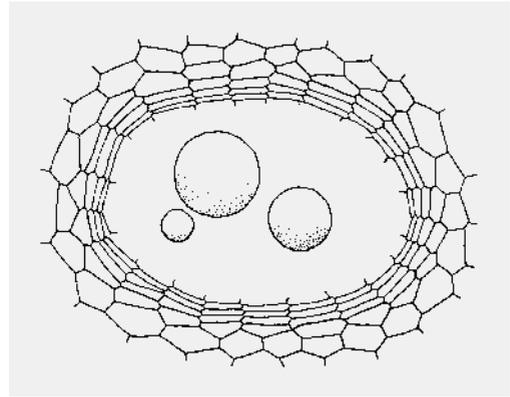
Drüsenhaare liegen an der Oberfläche des Pflanzenkörpers und sondern ihr Exkret nach außen ab. Bei den **Köpfchenhaaren** besteht das Köpfchen aus einer oder zwei Drüsenzellen (sezernierende Zellen) auf einem ein- bis mehrzelligen Stiel. Das ätherische Öl wird nach außen unter die Cuticula abgeschieden, die sich dabei etwas anhebt (● Abb. 3.3).

Drüsenschuppen sind schuppenförmig ausgebildete Drüsenhaare, die bis zu 16 sezernierende Zellen vereinen, die das ätherische Öl durch die Zellwände hindurch in einem gemeinsamen großen Subcuticularraum unter der Cuticula ablagern. Dadurch wölbt sich die Cuticula stark emporgewölbt. Drüsenschuppen sind vom systematischen Standpunkt aus gesehen „abgeleitete“ Merkmale und deshalb in hochentwickelten Pflanzenfamilien wie den Asteraceae (Korbblütler) und den Lamiaceae (Lippenblütler) zu finden. Sporadisch kommen sie in anderen Pflanzenfamilien vor wie den Cannabaceae (Hopfen, Hanf) und den Betulaceae (Birke).

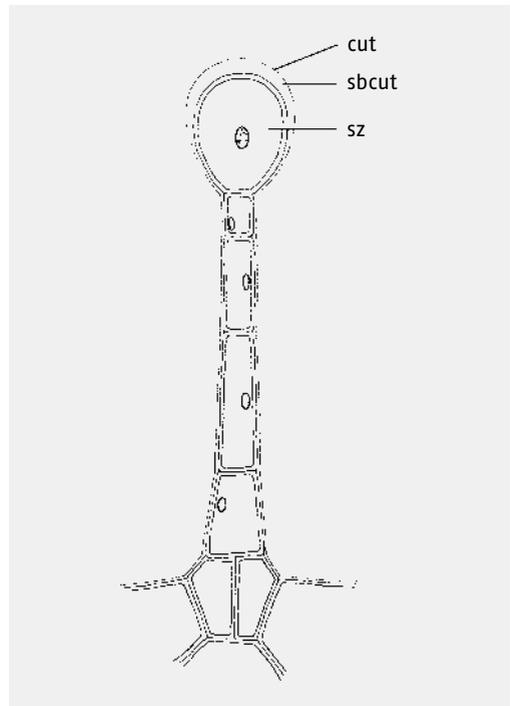
Die Drüsenschuppen der Asteraceae und der Lamiaceae sind unterschiedlich aufgebaut:

Die Asteraceen-**Drüsenschuppe** (● Abb. 3.4, links) besteht in der Regel aus fünf Zellpaaren, die übereinander angeordnet sind. Die obersten drei Zellpaare sezernieren ätherisches Öl in den Subcuticularraum. Die Lamiaceen-Drüsenschuppe (● Abb. 3.4, rechts) besteht aus vier bis 16 sezernierenden Zellen, die in einer Ebene angeordnet sind und von einer Stielzelle getragen werden.

Milchröhren enthalten eine weißliche Flüssigkeit, den Milchsaft, der beim Abtrennen oder Verletzen einer Pflanze austritt (z. B. Löwenzahn, Wolfsmilch). Er besteht aus einer wässrigen Matrix und darin dispergierten Latexparti-

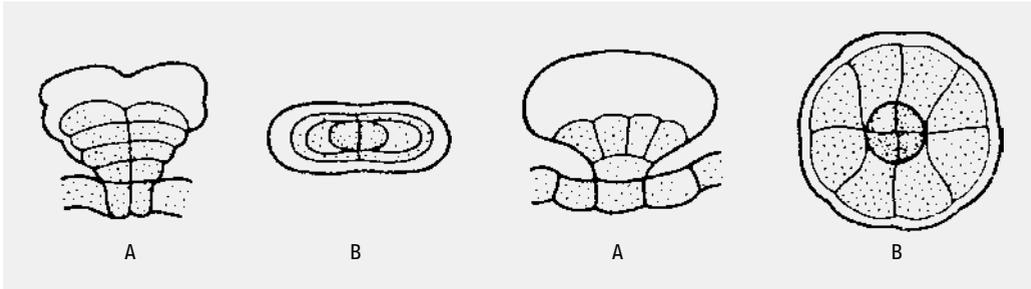


● **Abb. 3.2** Lysigener Ölbehälter mit Öltröpfchen in der Fruchtwand der Zitrone (*Citrus limon*) (nach Tschirch, NH)

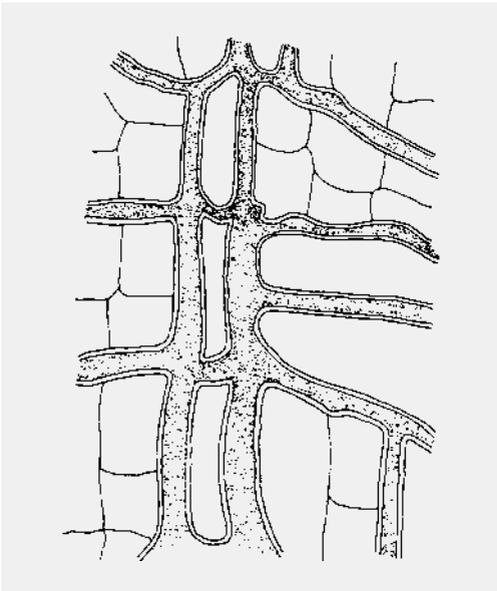


● **Abb. 3.3** Drüsenhaar von Salbei (*Salvia officinalis*): cut Cuticula, sbcut subcuticulärer Raum, sz sezernierende Zelle (nach Nultsch, NH)

keln, die das milchige Aussehen verursachen. Weiterhin können Zucker, Stärke, Alkaloide, Kristalle und Öle enthalten sein. Milchröhren durchziehen als Röhrensystem den ganzen



● **Abb. 3.4** Drüsenschuppen: links Asteraceen-Drüsenschuppe, rechts Lamiaceen-Drüsenschuppe (A) Seitenansicht (B) in Aufsicht (aus Frohne)



● **Abb. 3.5** Gegliederte, anastomosierende Milchröhren (z. B. Löwenzahn) (nach Fitting, aus Strasburger)

Pflanzenkörper. Sie kommen ungegliedert und gegliedert vor.

Ungegliederte Milchröhren bestehen aus einer einzigen, geraden oder stark verzweigten (verzweigten) Zelle, die mehrere Meter lang werden kann. Ihr Protoplast ist wandständig und oft mehrkernig. Man findet sie u. a. bei vielen Euphorbien, beim Oleander und beim Gummibaum. **Gegliederte Milchröhren** entstehen aus mehreren Zellen durch Zellverschmelzung (Zellfusion) unter teilweiser oder vollständiger Auflösung ursprünglich vorhandener Quer-

wände. Die gebildeten Milchröhren können durch Anastomosen (Querverbindungen) auch seitlich miteinander in Verbindung treten und so ein regelrechtes Milchröhrensystem ergeben (● Abb. 3.5). Nicht anastomosierende Milchröhren kommen u. a. beim Schöllkraut (*Chelidonium*) vor, dessen Milchsaft durch Alkaloide orange gefärbt ist, außerdem bei der Zwiebel (*Allium*) und der Winde (*Convolvulus*). Anastomosierende Milchröhren findet man beim Mohn (*Papaver*), beim Löwenzahn (*Taraxacum*) und beim Kautschukbaum (*Hevea*).

Nektarien sind Drüsen, die zuckerhaltigen Nektar ausscheiden. Sie sind meist in Blüten enthalten, wo sie der Anlockung von Blütenbestäubern dienen. Bei manchen Pflanzen entstehen Blütenduftstoffe in besonderen Drüsen, den **Osmophoren**. Zu den Exkretionsgeweben kann man auch **Idioblasten** zählen, in denen Gerbstoffe, Schleim, Farbstoffe, Kristalle und andere Stoffwechselprodukte akkumuliert werden.

3.4 Abschlussgewebe

An die Abschlussgewebe einer Pflanze werden hohe Anforderungen gestellt, da sie einerseits einen Schutz gegen die wechselnden Bedingungen der Umwelt bieten, andererseits auch einen Austausch mit der Umwelt gewährleisten müssen. Letzteres betrifft sowohl Spross (Gasaustausch, Wasserdampfabgabe) als auch Wurzel (Wasseraufnahme). Der Spross junger, noch krautiger Pflanzen (primäre Sprossachse und Blätter) und die primäre Wurzel werden durch

ein **primäres Abschlussgewebe** nach außen abgeschlossen. Dazu zählt die **Epidermis** (Spross) und die **Rhizodermis** (Wurzel). Sobald bei der Sprossachse und der Wurzel das sekundäre Dickenwachstum einsetzt und der Umfang sich erweitert, reißen die primären Abschlussgewebe auf und müssen durch ein **sekundäres Abschlussgewebe** ersetzt werden. Als solches ist bei Spross und Wurzel das **Periderm** anzusehen, das aus einem eigens dafür gebildeten Kambium, dem **Korkkambium**, hervorgeht. Von der **Borke** als einem **tertiären Abschlussgewebe** spricht man, wenn an den Stämmen von Bäumen und an dicken Ästen und auch bei Wurzeln viele Korkschichten als abgestorbene Zellmasse abblättern.

3.4.1 Primäre Abschlussgewebe

Die **Epidermis** (griech. *epi*=auf, an, darüber; *derma*=Haut) schließt die primäre Sprossachse und das Blatt nach außen ab. Ihre Zellen schließen lückenlos aneinander. Die Zellwände sind entweder gerade oder wellig miteinander verzahnt, so dass die Epidermis im Mikroskop in der Aufsicht oft wie ein Puzzle erscheint. Die Außenwände ihrer Zellen sind oft verdickt, außerdem bildet sie zur Unterstützung ihrer Schutzfunktion nach außen eine wasserabweisende Schicht (Cuticula). Mitunter ist die Cuticula gefälteht, sodass sie in Aufsicht im Mikroskop an der Cuticularstreifung erkannt werden kann. Manchmal bedecken auch andere Ausscheidungen wie Wachse die Oberfläche. Die unter der Epidermis liegende Zellschicht, die **Hypodermis**, kann durch Verdickung ihrer Zellwände in die Abschlussfunktion einbezogen sein.

In Erweiterung der Schutzfunktion der Epidermis kommt es zur Ausbildung von **Trichomen** (Pflanzenhaare). Sie entstehen typischerweise in der Epidermis durch inäquale Zellteilung von Meristemoiden. Der Formenreichtum der Haare dient in der mikroskopischen Drogenanalyse häufig zur Identifizierung von Pflanzenmaterial. Er reicht von der kaum sichtbaren papillösen Ausbuchtung der Epidermiszellen (**Papillen**) über einzellige Haare bis zu mehrzel-

ligen, auch verzweigten, verschieden geformten Gebilden (◉ Abb. 3.6).

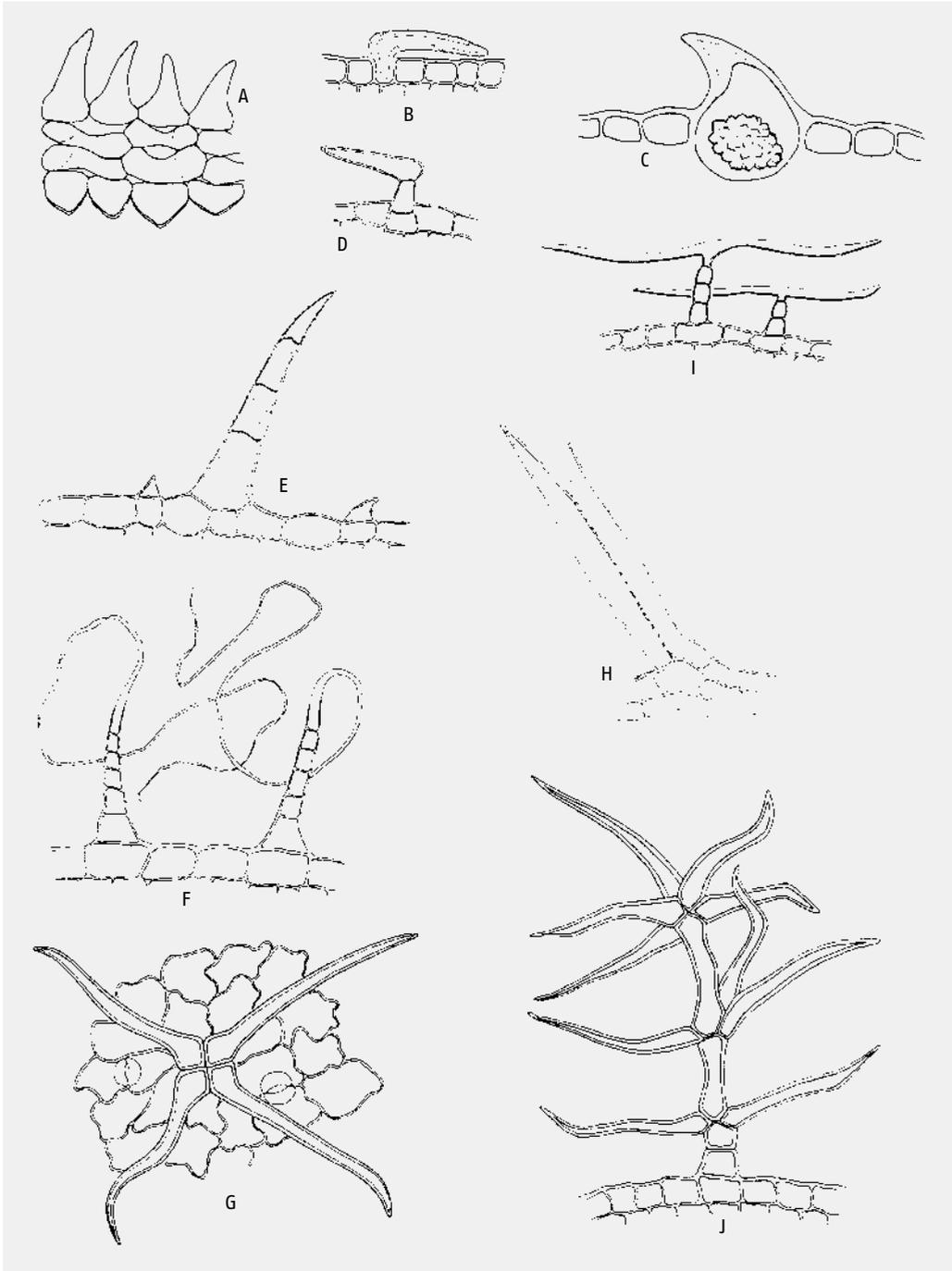
Manche Haare übernehmen spezielle Funktionen, z. B. die Ausscheidung (Drüsenhaare und Drüenschuppen, ▶ Kap. 3.3) oder Schutzfunktion durch hautreizende Vakuolenflüssigkeit (z. B. Brennhaare der Brennnessel). Brennhaare bezeichnet man als **Emergenzen**, da außer den Epidermiszellen auch darunter liegende, subepidermale Gewebeschichten in Form eines Sockels beteiligt sind (◉ Abb. 3.7). Auch die Stacheln der Rose sind Emergenzen.

Das Abschlussgewebe der primären Wurzel (▶ Kap. 6.2.2) ist die kurzlebige, einschichtige **Rhizodermis**. Sie ist für die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen verantwortlich und deswegen nicht von einer Cuticula überzogen. Zur Oberflächenvergrößerung wachsen die Rhizodermiszellen im Bereich der Wurzelhaarzone zu einzelligen Wurzelhaaren aus.

Charakteristisch für unterirdische Organe (Wurzel und Rhizom) ist die Ausbildung eines inneren Abschlussgewebes, der **Endodermis**. Sie stellt die innere Begrenzung der primären Rinde dar. Durch spezielle Veränderungen der Zellwände blockiert sie den apoplastischen Wasserweg und verhindert so das unkontrollierte Eindringen von Wasser und Nährsalzen in den Zentralzylinder.

3.4.2 Sekundäre Abschlussgewebe

Sobald nach Einsetzen des sekundären Dickenwachstums der Sprossachse die Epidermis der Erweiterung des Umfangs nicht mehr standhalten kann, wird sie durch ein sekundäres Abschlussgewebe, das **Periderm**, ersetzt. Es wird vom **Korkkambium (Phellogen)** gebildet, das als sekundäres Meristem in subepidermalen Zellschichten neu angelegt wird, ausgelöst durch die stärker werdenden Spannungen in den peripheren Rindenbereichen (◉ Abb. 3.8 A). Das Korkkambium gliedert nach außen in mehreren Schichten Zellen ab, die das **Phellem** bilden. Dieses wird unabhängig davon, ob dessen Zellen verkorkt sind oder nicht, als **Kork** bezeichnet. Nach innen werden meist nur eine oder zwei Schichten parenchymatische Zellen abgeglie-

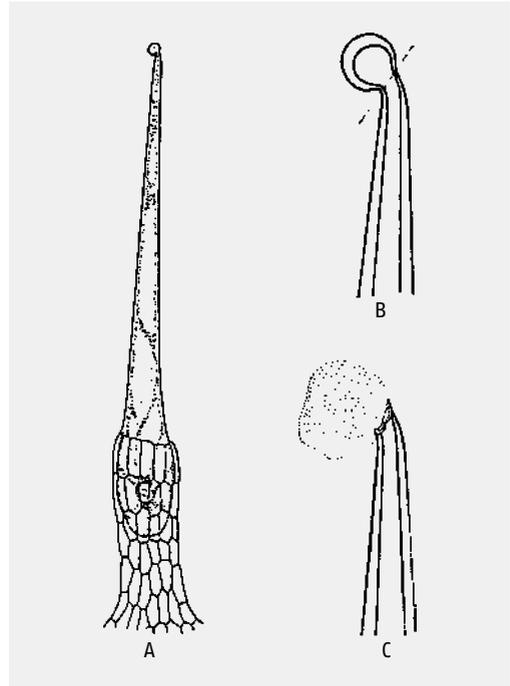


● **Abb. 3.6** Verschiedene Haartypen: (A) Papillen: Stiefmütterchen (B) Revolverhaar: Sennespflanze (C) Haar mit Cystolith: Hanf (D) Kniehaar: Thymian (E) Eckzahnhaar und Gliederhaar: Melisse (F) Peitschenhaar: Hufplattich (G) Sternhaar: Malve (H) Zwillingshaar: Arnika (I) T-Haare: Wermut (J) Etagenhaar: Königskerze (aus Deutschmann et al.)

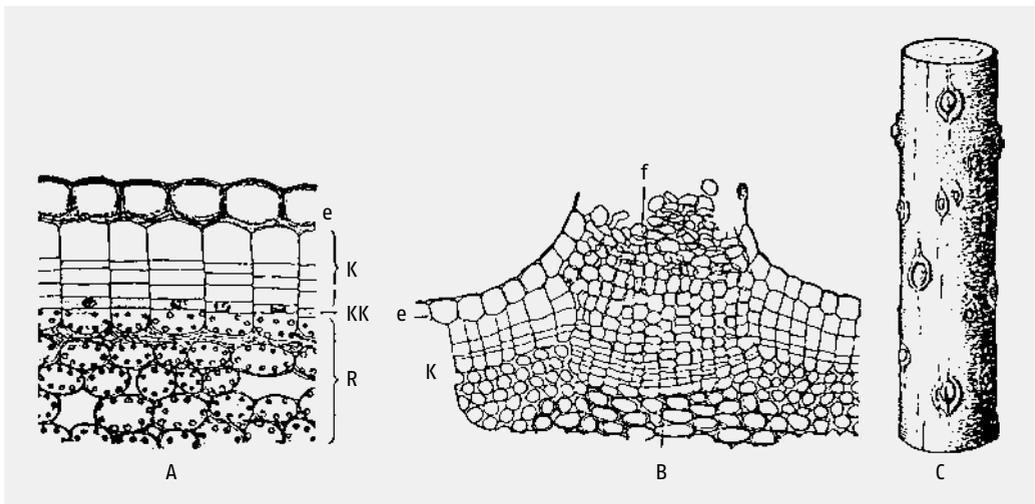
dert, die das **Phelloderm** bilden. **Phellem**, **Phellogen** und **Phelloderm** bilden zusammen das **Periderm**. Auch bei Wurzeln bildet sich als sekundäres Abschlussgewebe ein Periderm, das vom Perizykel (Pericambium) gebildet wird.

Kork (Phellem) ist ein Gewebe von geschichtetem Bau, das aus regelmäßigen, radial angeordneten Zellreihen besteht. Den sekundären Zellwänden des Phellems werden **Suberinschichten** akkrustiert (Verkorkung). Die Zellen sterben dadurch ab. Durch Lignineinlagerung in die Zellwand kommt es zur Bildung von Steinkork. Die abgestorbenen Korkschichten können noch mit Phlobaphenen (unlösliche Kondensationsprodukte der Catechingerbstoffe) imprägniert sein. Sie verleihen dem Kork und später auch der Borke die braunrote Farbe. Durch ihre antimikrobielle Eigenschaft schützen sie das Periderm und die Borke gegen Fäulnis und verhindern so das Eindringen von Bakterien und Pilzen in den noch lebenden Rindenbereich.

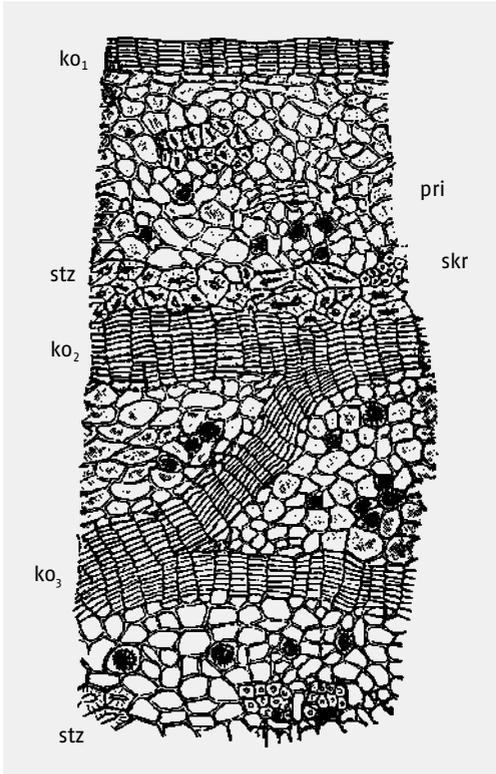
Durch die Suberineinlagerungen in die Korkzellen und das Fehlen von Interzellularen bietet das Periderm einen äußerst wirksamen Verdunstungsschutz. Allerdings ist dadurch der Gasaustausch des darunter liegenden Rindengewebes mit der Umgebung erheblich behindert.



● **Abb. 3.7** Brennhair der Brennnessel (*Urtica dioica*): (A) Brennhair mit Sockel (B) präformierte Abbruchstelle an der Spitze des Brennhairs (C) nach Abbrechen der Spitze tritt ein Zellsaft mit Entzündungsmediatoren aus, z. B. Histamin (nach Denffer, aus Strasburger)



● **Abb. 3.8** Sekundäres Abschlussgewebe und Lentizellen beim Holunder (*Sambucus nigra*): (A) Querschnitt durch die äußeren Teile eines einjährigen Zweigs, Beginn der Peridermbildung (B) Querschnitt durch eine Lentizelle (C) älteres Zweigstück mit Korkwarzen; e Epidermis, K Kork, KK Korkkambium, R Rindenparenchym, f lockere Füllzellen (nach Fitting und Strasburger, aus Deutschmann et al.)



◉ **Abb. 3.9** Querschnitt durch die Borke der Traubeneiche (*Quercus petraea*): ko_1 , ko_2 und ko_3 nacheinander entstandene Korksichten, pri durch Dilatation veränderte primäre Rinde, skr Reste eines ursprünglich nahezu geschlossenen Sklerenchymrings, der durch Dilatation gesprengt wurde, stz sekundär differenzierte Steinzellen, im Parenchym verstreut Exkretzellen und Calciumoxalat-Drusen. Alle Gewebe außerhalb der innersten Korksicht (ko_3) gebräunt und abgestorben (nach Schenk, aus Deutschmann et al.)

Mit Beginn der Peridermbildung werden deshalb bei Sprossachsen an Stellen ehemaliger Spaltöffnungen sog. **Lentizellen** angelegt. Erhöhte Teilungsaktivität des Phellogens lässt zahlreiche, locker liegende Füllzellen entstehen, die das darüber liegende Gewebe emporheben und schließlich durchbrechen (◉ Abb. 3.8 B). Lentizellen sind an Stämmen und Zweigen als weißliche, warzenartige Erhebungen, den sog. **Korkwarzen** oder **Korkporen**, mit dem bloßen Auge zu erkennen (◉ Abb. 3.8 C).

3.4.3 Tertiäres Abschlussgewebe

Nur in seltenen Fällen bleibt das erste Korkkambium dauernd tätig, z. B. bei der Korkeiche, *Quercus suber*. In der Regel stirbt es nach einiger Zeit ab. Seine Tätigkeit wird von einem zweiten Korkkambium übernommen, das in einer tieferen Rindenschicht entsteht. Auch dieses ist nur eine begrenzte Zeit tätig und wird durch ein drittes, noch tiefer liegendes abgelöst. Im Laufe der Zeit entwickeln sich so zahlreiche neue Korkkambien in immer tiefer gelegenen Gewebeschichten, zunächst in der primären Rinde, später auch in der sekundären Rinde (Bast). Durch die im Innern der Rinde entstandenen Korklagen („Tiefenperiderme“) werden alle weiter außen gelegenen Rindenschichten von jeglicher Wasser- und Nährstoffzufuhr abgeschnitten; sie sterben ab und bilden das sog. tertiäre Abschlussgewebe, die **Borke**. Als solche bezeichnet man die Gesamtheit der außerhalb des zuletzt gebildeten Periderms liegenden, abgestorbenen Gewebeschichten (◉ Abb. 3.9). Je nach Form der neuen Korkkambien unterscheidet man Ringelborke (z. B. bei der Kirsche, der Birke), Schuppenborke (z. B. bei der Kiefer, der Lärche, der Eiche, der Pappel) und Plattenborke (z. B. bei der Platane).

3.5 Festigungsgewebe

Zur mechanischen Festigkeit einer Pflanze trägt jede voll turgeszente Parenchymzelle bei. Dies zeigt besonders deutlich der Vorgang des Welkens, wenn die Turgeszenz durch den Zusammenbruch des osmotischen Systems nicht mehr aufrechterhalten werden kann (► Kap. 2.3). Zusätzlich ist die Pflanze auf die Ausbildung spezieller Festigungsgewebe angewiesen. Bei der auf Biegung beanspruchten Sprossachse findet man Festigungsgewebe vorwiegend in der Peripherie, bei der auf Zug beanspruchten Wurzel liegen sie dagegen mehr im Zentrum.

Die Festigkeit der Zellen solcher Gewebe ergibt sich aus der Beschaffenheit der Zellwand. Man unterscheidet dabei zwei Typen von Festigungsgewebe. **Kollenchym** besteht aus lebenden

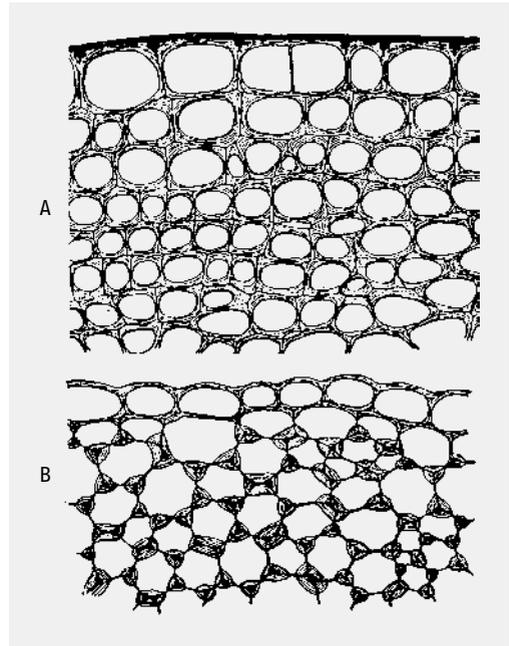
Zellen und ist das Festigungsgewebe in krautigen Pflanzenteilen, die ihr Streckungswachstum noch nicht beendet haben. In ausgewachsenen Pflanzenteilen dient das **Sklerenchym** der Festigung. Seine Zellen sind im ausdifferenzierten Zustand tot, die Festigung ist effektiver.

3.5.1 Kollenchym

Die Zellen eines **Kollenchyms** (griech. *kolla* = Leim) behalten ihren plasmatischen Inhalt und sind deshalb im Stoffaustausch kaum behindert. Sie sind lang gestreckt (prosenchymatisch), und ihre Primärwand ist verdickt, typischerweise aber nur in bestimmten Bereichen (● Abb. 3.10). In Querschnittsbildern erkennt man diese Wandverdickungen entweder an den Tangentialwänden (**Plattenkollenchym**, ● Abb. 3.10 A) oder nur in den Ecken der Zellen (**Ecken- oder Kantenkollenchym**, ● Abb. 3.10 B). Sind nur die Zellwände verdickt, die eine Interzellulare umschließen, dann spricht man von **Lückenkollenchym** (● Abb. 3.33 C). Die Wandverdickungen bestehen aus abwechselnden Lamellen von Cellulose und von Pektinstoffen. Sie bleiben unverholzt und sind im Mikroskop stark lichtbrechend und dadurch hell leuchtend. Kollenchyme liegen in der Peripherie der Rinde krautiger Stängel, meist lokal begrenzt an Vorsprüngen von Blattrippen, Blattstielen und Stängeln unterhalb der Epidermis oder ihrem Nachfolgewebe.

3.5.2 Sklerenchym

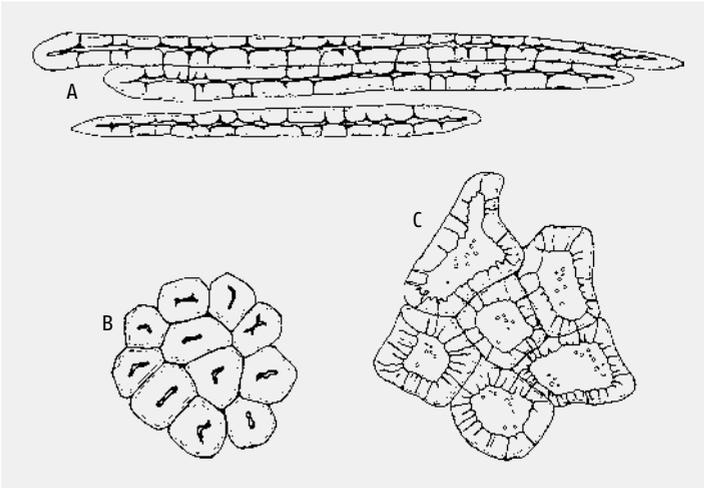
Bei den Zellen eines **Sklerenchyms** (griech. *skleros* = trocken, hart, spröde) ist die Sekundärwand verdickt und meist verholzt. Sie haben häufig nur noch ein kleines Zelllumen und sind am Ende ihrer Entwicklung tot, weil kein Stoffaustausch mehr möglich ist. Sklerenchymatische Zellen kommen in zwei verschiedenen Formen vor: **Sklerenchymfasern** sind prosenchymatisch und an den Enden zugespitzt (● Abb. 3.11 A, B). Sklerenchymfasern im Holzteil bezeichnet man als **Holzfasern**, Sklerenchymfasern im Bast bzw. in der sekundären Rinde als **Bastfasern**. Bastfasern liegen häufig in Bündeln zusammen (Bastfaserbündel). Mitunter sind die Leitbündel von Sklerenchymfa-



● **Abb. 3.10** Kollenchym in Stängelquerschnitten: (A) Plattenkollenchym, Wandverdickung hauptsächlich bei tangentialen Wänden, z. B. Holunder (B) Eckenkollenchym, Wandverdickung in den Zellecken, z. B. Kürbis (nach Esau, aus Deutschmann et al.)

sern umgeben. Man spricht dann von einer **Leitbündelscheide**. Da Sklerenchymfasern meist verholzt sind (Lignin-Inkrustierung), färben sich ihre Zellwände beim Färben mit Phloroglucin-Salzsäure rot und können so im Mikroskop leicht gefunden werden.

Steinzellen sind isodiametrische sklerenchymatische Zellen (● Abb. 3.11 C). Sind sie etwas länglich, spricht man von **Sklereiden** (● Abb. 3.36 C). Ihre Sekundärwände sind häufig so stark verdickt, dass nur ein kleines Lumen frei bleibt. Im ausdifferenzierten Zustand sind sie ebenfalls tot. Im Mikroskop erscheinen die Zellwände der Steinzellen deutlich geschichtet, wobei die Tüpfel bei der Wandauflagerung ausgespart bleiben und deshalb als **Tüpfelkanäle** in der Wandung sichtbar sind. Steinzellen findet man häufig in der Rinde des Sprosses und als Festigungselemente in der Frucht- und Samenschale (z. B. Nusschalen).



● **Abb. 3.11** Sklerenchym:
(A) Sklerenchymfasern längs:
Chinarinde (B) Sklerenchym-
fasern quer: Oleander
(C) Steinzellen: Zimtrinde
(aus Deutschmann et al.)

Im sekundären Stadium von Sprossachse und Wurzel übernehmen hauptsächlich die verholzten Elemente des Leitgewebes („Holz“) die Festigungsfunktion.

3.6 Leitgewebe

Höhere Pflanzen besitzen für die Leitung von Wasser und für die Leitung von Fotosyntheseprodukten gesonderte Leitelemente, die sich von der Wurzel durch die Sprossachse bis in die Blätter erstrecken. Im primären Stadium der Pflanze und in den Blättern sind die beiden Leitelemente als Gewebesystem zu **Leitbündeln** zusammengefasst. Sie bestehen aus **Xylem**, in dem Wasser und darin gelöste Nährsalze von der Wurzel nach oben geleitet werden, und aus **Phloem**, in dem die Fotosyntheseprodukte (Assimilate) transportiert werden. Die Anordnung von Xylem und Phloem im Leitbündel differiert je nach Organ und Pflanzengruppe.

3.6.1 Xylem

Am Aufbau des **Xylems** (griech. *xylon* = Holz) sind verschiedene Zellelemente beteiligt. **Tracheiden** und **Tracheen** dienen dem Ferntransport von Wasser, das zusammen mit den darin gelösten Nährsalzen von der Wurzel aufgenommen wird. Beides sind tote, verholzte Zellen mit

starken Wandverdickungen. Dabei stellen die Tracheiden die ursprünglicheren Leitelemente dar. Sie sind im Laufe der Evolution früher entstanden als die Tracheen und sind die ausschließlichen Wasserleitelemente der phylogenetisch älteren Gymnospermen (Nadelbäume). Die phylogenetisch jüngeren Angiospermen haben neben Tracheiden vorwiegend Tracheen als Wasserleitungselemente.

Tracheiden sind lang gestreckte, an den Enden schräg zugespitzte, englumige Röhrenzellen. Ihre Wände sind verschiedenartig durchbrochen, sodass Wasser in die benachbarten Leitungsbahnen übertreten kann. Über Tüpfel in den schräg stehenden Querwänden sind die Tracheiden in Längsrichtung miteinander verbunden. Tracheiden bieten dem Wassertransport noch einen relativ großen Widerstand. Die Tracheiden der Gymnospermen sind stark verdickt und sind in den Radialwänden mit typischen **Hoftüpfeln** ausgestattet (● Abb. 4.9). Die Tracheiden der Angiospermen können ring- oder schraubenförmige Wandverdickungen aufweisen (Ring-, Schraubentracheiden).

Tracheen entstehen durch Zellfusion lang gestreckter, weitlumiger Röhrenzellen, deren Querwände waagrecht orientiert sind (Tracheenglieder). Die Querwände sind entweder ganz aufgelöst oder es bleiben einzelne Stege stehen, sodass ihre Wand leiterartig aussieht. Die

ehemaligen Zellgrenzen sind dann durch Ringwülste aus Sekundärwandmaterial, das an den Nahtstellen der einzelnen Tracheenglieder abgelagert wurde, zu erkennen. Im ausdifferenzierten Zustand stellen Tracheen weitlumige, relativ lange Röhren dar, die dem Wasserstrom wesentlich weniger Widerstand entgegensetzen als die Tracheiden.

Die Antriebskraft des Wassertransports von der Wurzel nach oben ist hauptsächlich die Transpiration (Wasserdampfabgabe) durch den Spross. Um zu verhindern, dass die Röhren bei starker Transpiration durch die Bildung eines Unterdrucks kollabieren, besitzen die Tracheen charakteristische Wandverdickungen in Gestalt ringförmiger, schraubiger oder netzartig miteinander verbundener Verdickungsleisten. Man bezeichnet die Tracheen – je nach Ausgestaltung der Wand – als Ring-, Schrauben-, Netz- oder Tüpfeltracheen (Abb. 3.12).

Im Xylem der Angiospermen findet man außer den wasserleitenden Elementen lebende, parenchymatische Zellen, das sog. **Xylem-** oder **Holzparenchym**, und tote Sklerenchymfasern, die **Holzfasern**.

3.6.2 Phloem

Im Phloem (griech. *phloios* = Rinde, Bast) werden Assimilate (Fotosyntheseprodukte) in beide Richtungen geleitet. Die dafür verantwortlichen Zellen sind die **Siebzellen** und die **Siebröhren**. Beides sind lebende Zellen. Siebzellen stellen die ursprünglichere Form dar, die in ihrer Funktion noch nicht so ausgereift sind. Sie kommen nur in den phylogenetisch älteren Pteridophyten (Farnpflanzen) und Gymnospermen (Nadelbäumen) vor. In Angiospermen bewerkstelligen ausschließlich Siebröhren den Assimilatetransport. Sie bilden zusammen mit den Geleitzellen eine funktionelle Einheit.

Siebzellen sind lang gestreckt (prosenchymatisch) und an den Enden mehr oder weniger spitz zulaufend. Über ihre schräg stehenden Endwände schließen sie an die jeweils nächsten Siebzellen der Zellreihe an. Ihre Querwände und radialen Längswände sind von feinen Siebporen durchbrochen, die meist in Gruppen zu

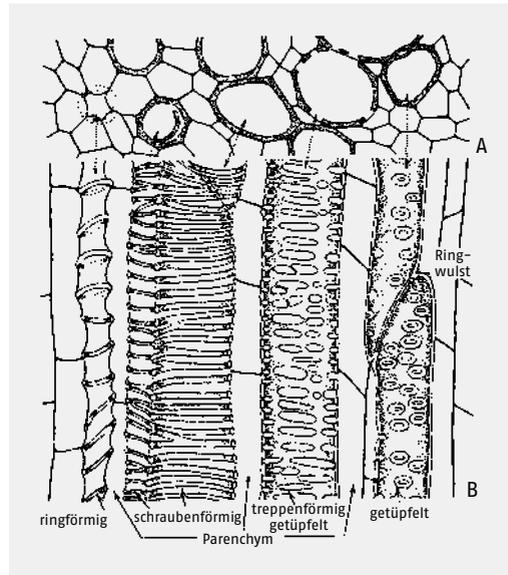
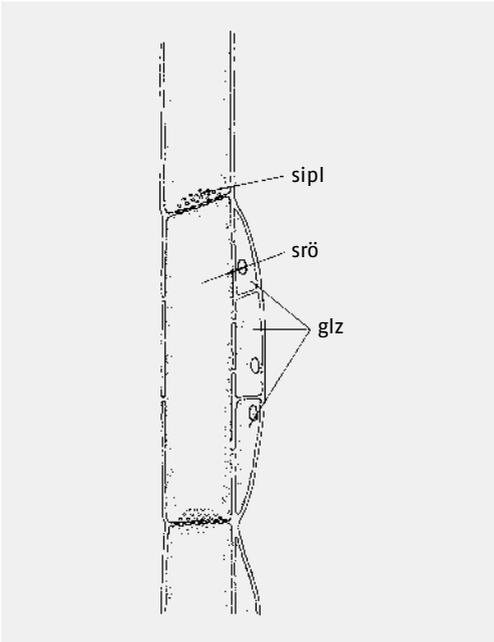


Abb. 3.12 Teil des primären Xylems im Stängel von *Aristolochia*: (A) quer (B) im Längsschnitt. Die Schraubentracheen zeigen Übergänge zu netzförmiger Wandaussteifung. Die Endwände der Tüpfeltracheenelemente (rechts in B) sind aufgelöst, die einfache Perforationsplatte ist am verbleibenden Ringwulst zu erkennen (nach Esau, aus Deutschmann et al.)

einem Siebfeld zusammengefasst sind. Über die Siebfelder stehen die Protoplasten benachbarter Zellen in Verbindung.

Siebröhren bestehen aus einzelnen Siebröhrengliedern, die durch siebartig durchbrochene Schräg- oder Querwände in Verbindung stehen (Abb. 3.13). Querwände mit besonders großen Siebporen bezeichnet man als **Sieblatten**, die im Mikroskop gut sichtbar sind.

Siebröhren sind weitlumiger als die Siebzellen und deswegen als Transportsystem effizienter. Zellkern und Tonoplast der Siebröhren lösen sich frühzeitig auf, der Protoplast bleibt jedoch lebend, da die Siebzellen über Plasmodesmen mit **Geleitzellen** in Verbindung stehen, die die Stoffwechselleistung der Siebröhren unterstützen (Abb. 3.14). Siebröhren und die sie begleitenden Geleitzellen entstehen durch inäquale Teilung aus einer **Siebröhrenmutterzelle**. Die Geleitzellen teilen sich wiederholt quer, sodass



○ Abb. 3.13 Siebröhre mit Siebplatten: glz Geleitzelle, sipl Siebplatte, srö Siebröhre (nach Nultsch, NH)



○ Abb. 3.14 Phloem mit Siebröhren (große Zellen) und Geleitzellen (kleine, gefüllte Zellen) im Leitbündel des Mais (*Zea mays*) (StB)

sie insgesamt kürzer sind als die Siebröhrenglieder. Siebröhren bleiben nur während einer Vegetationsperiode funktionstüchtig. Anschließend werden die Siebporen durch Kallose verstopft. Außer den assimilaleitenden Elementen können im Phloem parenchymatische Zellen enthalten sein, das **Phloemparenchym**.

3.6.3 Leitbündel

Die Anordnung von Xylem und Phloem in den Leitbündeln ist je nach Leitbündeltyp unterschiedlich (○Abb. 3.15). Bei den **kollateralen Leitbündeln** liegen sich Xylem und Phloem auf demselben Radius gegenüber, wobei das Xylem zur Sprossachsenmitte ausgerichtet ist. In den **geschlossen kollateralen Leitbündeln** grenzen Xylem und Phloem unmittelbar aneinander (○Abb. 3.15 A), im **offen kollateralen Leitbündel** liegt zwischen Xylem und Phloem ein Kambium (○Abb. 3.15 B). Das **bikollaterale Leitbündel** besitzt zwei Kambien, an das zweite schließt sich ein weiterer Phloemteil an (○Abb. 3.15 C). Als **konzentrische Leitbündel** bezeichnet man einen Leitbündeltyp mit kreisförmig angeordnetem Phloem und Xylem. Man unterscheidet dabei **leptozentrische Leitbündel**, bei denen das Phloem innen liegt und von einem Ring Xylemgewebe allseits umgeben wird (○Abb. 3.15 D), und **hadrozentrische Leitbündel**, bei denen das Xylem vom Phloem eingeschlossen wird (○Abb. 3.15 E). Zwischen Xylem und Phloem liegt kein Kambium.

Das offen kollaterale Leitbündel ist der Leitbündeltyp der primären Sprossachse dikotyler Pflanzen. Nur einige Vertreter bestimmter Pflanzenfamilien wie der Kürbisgewächse (Cucurbitaceae), der Glockenblumengewächse (Campanulaceae), der Nachtschattengewächse (Solanaceae) und der Enziangewächse (Gentianaceae) enthalten bikollaterale Leitbündel. Das geschlossen kollaterale Leitbündel ist der Leitbündeltyp der Sprossachsen monokotyler Pflanzen. In Ermangelung eines Kambiums sind diese nicht zum Dickenwachstum befähigt. Konzentrische Leitbündel findet man in unterirdischen Sprosssteilen, den Rhizomen. Monokotyle Rhizome enthalten leptozentrische Leitbündel mit Innenphloem, Farnrhizome hadrozentrische Leitbündel mit Innenxylem.

Der Leitbündeltyp der Wurzeln ist ein völlig anderer. Wurzeln enthalten jeweils nur ein **radiäres Leitbündel**, bei dem das Xylem strahlenförmig angeordnet ist. Auch hier kann zwischen dikotylen und monokotylen Pflanzen unterschieden werden. Das radiäre Leitbündel der dikotylen Wurzel ist **oligarch** (○Abb. 3.15 F) und enthält nur wenige Xylemstrahlen (di-, tri-,

tetr-, pent-, hexarch), das radiäre Leitbündel der monokotylen Wurzel ist **polyarch** und hat viele (acht bis zwölf) Xylemstrahlen (● Abb. 3.15 G). Das Phloem liegt bei beiden Typen jeweils zwischen den Xylemstrahlen.

3.7 Praktische Aufgaben

3.7.1 Bildungsgewebe (Meristem) – Scheitelmeristem

Wasserpest – Sprossvegetationskegel in Aufsicht

Objekte

- Kanadische Wasserpest, *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae
- Dichtblättrige Wasserpest, *Elodea densa*, Hydrocharitaceae

Präparation, Beobachtung und Aufgabe

► Kap. 4.5.1 Sprossvegetationskegel

3.7.2 Grundgewebe – Markparenchym Holunder – Querschnitt der Sprossachse

Objekt

- Schwarzer Holunder, *Sambucus nigra*, Viburnaceae

Bereits verholzter Zweig von ca. 0,5 cm Durchmesser; geeignet ist frisches oder in Ethanol (MR 01) eingeleitetes Material

Präparation

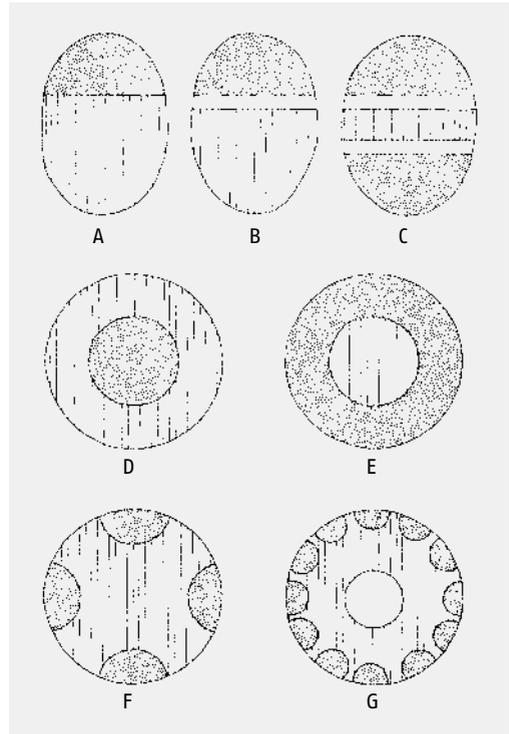
Die äußeren verholzten Teile der Zweige werden mit einem Messer entfernt. Das verbleibende innere Mark wird exakt quer angeschnitten und dort ein Querschnitt geführt, der auf dem Objektträger in Wasser eingebettet wird. Es genügen kleine Teilschnitte.

Option

- Färbung mit Hämalan (MR 10)

Beobachtung

Das helle Mark des Holunders besteht aus runden, dünnwandigen Zellen, die beim Aufeinanderstoßen kleine, dreieckige **Interzellularen** bilden. Dies ist schon bei schwacher Vergrößerung (50-fach) zu erkennen. Bei Schnitten, die nicht



● Abb. 3.15 Verschiedene Leitbündeltypen (Schemazeichnung): (A) geschlossen kollateral (B) offen kollateral (C) bikollateral (D) leptozentrisch (E) hadrozentrisch (F) radiär oligarch (G) radiär polyarch, Phloem gepunktet, Xylem schraffiert (NH)

dünn genug sind, scheinen sich die Zellen zu überlappen (● Abb. 3.16 A). Bei Vergrößerung (400-fach) sind in den Zellwänden zwischen zwei Zellen die **Tüpfel** sichtbar. Beim Fokussieren der unteren oder oberen Zellwand zeigen sie sich als große, runde Aussparungen. Auffallend sind einige dunkelgelb gefärbte Ölioblasten.

Aufgabe

- Zeichnen eines Gewebeausschnitts von 6–8 Zellen bei 100-facher Vergrößerung. Dabei ist besonders auf die Form der Interzellularen zu achten. Eingezeichnet werden auch die Tüpfel. Um anzudeuten, dass es sich um einen Gewebeausschnitt handelt, muss die Zeichnung am Rand mit offenen Zellen enden.