

Grundriß der allgemeinen Botanik

Von

Karl Wetzell

o. Professor am Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Berlin

Mit 364 Abbildungen im Text
und auf 4 Tafeln



WALTER DE GRUYTER & CO. / BERLIN W 35

vormals G.J. Göschen'sche Verlagshandlung / J. Guttentag, Verlags-
buchhandlung / Georg Reimer / Karl J. Trübner / Veit & Comp.

1940

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten

Copyright 1940 by Walter de Gruyter & Co.

vormals G. J. Göschen'sche Verlagshandlung — J. Guttentag, Verlags-
buchhandlung — Georg Reimer — Karl J. Trübner — Veit & Comp.

Berlin W 35, Woyrschstraße 13

Archiv-Nr. 52 58 40

Printed in Germany

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig

Meinem hochverehrten Lehrer

WILHELM RUHLAND

in Dankbarkeit

gewidmet

VORWORT

Der vorliegende „Grundriß der allgemeinen Botanik“ wendet sich in erster Linie an die Studierenden der „angewandten“ biologischen Wissenschaften. Wenn auch die Unterschiede zwischen angewandter und „reiner“ Wissenschaft weniger im Grundsätzlichen und Methodischen als vielmehr in der Problemstellung und der Wahl der Untersuchungsobjekte liegen, so macht sich doch im Rahmen der verfügbaren Zeit eine gewisse stoffliche Beschränkung einzelner biologischer Teil- und Hilfswissenschaften im Unterricht der angewandten Biologie notwendig. Diese Einschränkung schließt die Gefahr einer Verflachung in sich, wenn sie vielerlei statt vielem übrig läßt. An die Stelle eines Grundrisses tritt dann ein Abriß, der zwar viele Begriffe, aber doch nur wenig an Vorstellung, Anschauung und Problematik zu übermitteln vermag. Das Bestreben des Verfassers ging dahin, unter Verzicht auf die eingehende Darlegung spezieller Teilgebiete, die bevorzugt die engere Fachbotanik interessieren, die verbleibenden allgemeinen biologischen Grundprobleme so eingehend zu behandeln, daß dem Studierenden die Anwendung der erworbenen Kenntnisse auf sein biologisches Spezialgebiet möglich wird. In der Zellenlehre sind die Ergebnisse der optischen Erforschung der Zelle zugunsten der physikalisch-chemischen Forschungsrichtung eingeschränkt worden. Gewebelehre und Organographie sind auf die Bedürfnisse der Physiologie abgestimmt. Die Morphologie ist weitgehend unter den Entwicklungsgedanken gestellt.

Besonderen Wert aber legte der Verfasser darauf, der Physiologie auch im gegenwärtigen Lehrbetrieb jene Stellung und Ausdehnung zu geben, die ihr in der Forschung seit langem zukommt. Die Physiologie ist das Band, das alle biologischen Teilwissenschaften verbindet und allen Zweigen der angewandten Biologie Wesentliches zu vermitteln hat. Die relative Einfachheit der Abläufe wie auch der anzuwendenden Methoden machen die Pflanzenphysiologie zur Einführung in die Gesamtphysiologie besonders geeignet. Die gerade neuerdings erkannten engen Beziehungen zur Tierphysiologie nehmen ihr durchaus den Charakter einer engeren Spezialwissenschaft.

In Verfolg der dargelegten Gesichtspunkte weicht das Lehrbuch in Anlage und Durchführung in mancherlei Hinsicht vom Herkömmlichen ab. Der Grund hierfür liegt nicht in billigem Bestreben nach gesuchter Originalität, sondern in dem Wunsch, die wissenschaftliche Botanik aus ihrer zum Teil selbstgewählten Beengung zu befreien und die Aufnahme ihrer Erkenntnisse und Ergebnisse in den allgemeinen Rahmen der angewandten biologischen Wissenschaften zu erleichtern.

Die notwendige stoffliche Begrenzung der Morphologie und Anatomie suchte Verfasser durch reichliche Illustration auszugleichen. Die Zeichnungen sind nach bewährten Vorbildern umgezeichnet oder nach Originalen neu aufgenommen. Den größten Teil dieser Arbeit hat Herr *F. Falbrede* durchgeführt. In der Durchsicht der Korrekturen und der Aufstellung des Sachregisters hat mich Frl. Dr. *R. Meißner* weitgehend unterstützt.

Berlin, im Mai 1940

Karl Wetzel

INHALT

	Seite
Unterschiede zwischen Organischem und Unorganischem	I
Unterschiede zwischen Pflanze und Tier	3
Teilgebiete der Pflanzenlehre	4
Die Zellstruktur der Pflanze	5
Die Entwicklung vom Einzeller zur vielzelligen Pflanze	6
Einzeller	6
Koloniebildung	7
Mehrzeller	10
Morphologie	
Die Gliederung des Pflanzenkörpers als Ausdruck der Entwicklungshöhe	12
Der Thallus	12
Vergrößerung der Oberfläche	13
Morphologische und anatomische Differenzierungen	14
Der Kormus	14
Differenzierung von Sproß und Wurzel	14
Der Sproß	14
Der Vegetationspunkt	15
Die Knospe	15
Die Sproßachse	16
Die Verzweigung der Sproßachse	17
Verzweigungssysteme	18
Blattstellung	21
Das Blatt	24
Entwicklung	24
Das Oberblatt	24
Der Blattgrund	31
Die Wurzel	34
Bau der Wurzel	34
Form des Wurzelsystems	35
Länge des Wurzelsystems	35
Sproßbürtige Wurzeln	36
Metamorphosen	36
1. Metamorphosen der Wurzel	36
2. Metamorphosen des Blattes	38
3. Metamorphosen des Sprosses (einschließlich der Blüte)	44
Analoge und homologe Organe	61
Lebensformen	62
Die Fortpflanzung	64
Die ungeschlechtliche Fortpflanzung	65
Die geschlechtliche Fortpflanzung	67
Die Sexualität	68
Die Befruchtung	70
Beispiele von Kernphasen-, Generations- und Gestaltswechsel	74
I. Thallophyten	74
II. Archegoniaten	75
III. Samenpflanzen (Spermatophyten)	78
Die physiologischen Bedingungen der verschiedenen Fortpflanzungsweisen	83
Bedeutung des Generationswechsels	86
Altern und Tod	86
Der Samen	88
Der Keimling	89

	Seite
Die Frucht	90
1. Kapselfrüchte	91
2. Schließfrüchte	92
Verbreitung der Samen und Früchte	92
Der anatomische Bau der Pflanze	
Die Zellenlehre (Zytologie)	95
Bau der Zelle, Zellgröße, Zellformen	95
A. Das Zytoplasma	97
B. Der Zellkern	107
C. Die Chromatophoren oder Plastiden	111
D. Die Zellwand	113
E. Vakuole und Zellsaft	118
F. Inhaltsstoffe der Zelle	118
Gewebslehre (Histologie)	121
Bildung und Einteilung der Gewebe	121
1. Das Bildungsgewebe	121
2. Das Hautgewebe	123
3. Das mechanische System (Stützgewebe)	128
4. Das Leitungsgewebe	132
5. Das Speicher- und Grundgewebe	136
6. Das Exkretions- und Sekretionsgewebe	138
Anatomischer Bau und Entwicklung des Sprosses	141
Die Sproßachse (Stengel)	141
a) Der primäre Bau des Stengels	141
b) Das sekundäre Sproßwachstum	144
Anatomischer Bau und Entwicklung des Blattes	150
Anatomischer Bau der Wurzel	154
Die Primäranlage der Wurzel	154
Das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel	156
Physiologie	
Die chemische Zusammensetzung der Pflanze	158
Der Wassergehalt	158
Die Trockensubstanz	159
Die wichtigsten organischen Pflanzenstoffe	159
Die Pflanzenasche	161
Die Stoffaufnahme	163
Die Diffusion	163
Gase	163
Lösungen	163
Die Osmose	164
Osmose von Gasen	164
Osmose von gelösten Stoffen	164
Die Zelle als Osmometer	166
Die Bestimmung der osmotischen Zustandsgrößen der Zelle	167
Der osmotische Wert in Pflanzenzellen	168
Die Saugkraft der Zelle	169
Der Turgor	170
Die Permeabilität	170
Wasserhaushalt der Pflanze	173
Übersicht	173
Allgemeine Bedeutung des Wassers für das Leben der Pflanze	173
Wasseraufnahme	174
Wasserabgabe	174
Wasserleitung	174
Die Wasseraufnahme	174
Die Physik der Dampfspannung	174
Die Saugkraft der Wurzeln	176
Die Saugkraft des Bodens	177
Die Wasserbewegung im Boden	179
Mechanismus des Wassereintritts in die Wurzeln	180
Wasseraufnahme durch oberirdische Teile der Pflanze	180
Messung der Wasseraufnahme	181

	Seite
Die Wasserabgabe	182
Die Physik der Transpiration	182
Die physiologische Komponente der Transpiration	184
Die Bedeutung der Transpiration	190
Das Bluten	190
Die Wasserleitung	192
Die osmotische Wasserbewegung	193
Die Massenströmung des Wassers	193
Die Wasserbilanz	195
Ökologie des Wasserhaushalts	196
Hygrophyten	196
Mesophyten	196
Xerophyten	197
Die Mineralstoffernährung der Pflanze	199
Die unentbehrlichen Mineralstoffe	200
Verwendung der Mineralstoffe im Stoffwechsel der Pflanze	205
Die Aufnahme mineralischer Nährstoffe durch die Pflanze	207
Boden und Pflanze	208
Kalk- und Kieselpflanzen	208
Moorpflanzen	216
Salzpflanzen	216
Die Assimilation des Kohlenstoffes	216
Die Photosynthese	217
Die Grundversuche	217
Der physiologische Apparat der Photosynthese	218
Meehanismus der Photosynthese	220
Bestimmung der CO ₂ -Assimilation	221
Produkte der CO ₂ -Assimilation	222
Beeinflussung durch äußere Faktoren	222
Die Wirkung des Lichtes	223
Abhängigkeit vom CO ₂ -Gehalt	227
Temperatureinflüsse	229
Wechselwirkung der Faktoren	229
Beeinflussung durch innere Faktoren	230
Die Assimilation in natürlichen Pflanzenbeständen	231
Die Chemosynthese	232
Nitrifikation	233
Die Schwefelbakterien	233
Die Eisenbakterien	234
Oxydation von Wasserstoff und Methan	235
Die Assimilation des Stickstoffs	235
Symbiotische N-Sammler	235
Freilebende N-Sammler	236
Die Aufnahme des Stickstoffs in die höhere Pflanze	237
Die chemischen Prozesse der Stickstoffassimilation	237
Die Nitratreduktion	237
Die Synthese von Aminosäuren	238
Die Eiweißbildung	239
Die Eiweißmobilisierung	241
Der pflanzliche Eiweißstoffwechsel als Fermentvorgang	244
Das Eiweißproblem in der Ernährungswirtschaft	245
Die Ernährung der heterotrophen Pflanzen	246
Insektivoren	246
Symbiosen	247
Parasiten und Saprophyten	248
Höhere Pflanzen als Parasiten	248
Niedere Pflanzen als Parasiten	249
Der Fettstoffwechsel	249
Chemische Zusammensetzung der Fette	250
Bildung und Mobilisierung der Fette	251

	Seite
Der Betriebsstoffwechsel der Pflanze	252
Die Fermente	253
Spezifität	253
Bau und Wirkungsweise	253
Gewinnung	254
Einteilung	255
Die biologische Stärkespaltung	257
Der biologische Zuckerabbau	258
Die Gärungen	260
Die Essigsäuregärung	260
Die alkoholische Gärung	261
Die Milchsäuregärung	267
Die Buttersäuregärung	268
Die Pektin-gärung	268
Die Atmung	270
Die Atmungsfermente	270
Chemismus der Atmung	272
Der Atmungsgaswechsel	273
Wirkung der Außenfaktoren auf die Atmung	274
Energiebilanz der Pflanze	274
Kreislauf der Stoffe	275
Kreislauf des Kohlenstoffs	275
Kreislauf des Stickstoffs	277
Die Physiologie des Wachstums und der Entwicklung	278
Das Wachstum	278
Wachstumsmessung	279
Wachstumszonen	280
Äußere Wachstumsfaktoren	283
Innere Wachstumsfaktoren ..	282
Die Wuchstoffe (Auxine)	287
Andere Wuchshormone	292
Die Entwicklung	294
Ruhe und Aktivität	294
Die Samenruhe	294
Die Keimung	295
Die experimentelle Beeinflussung der Entwicklung	299
Jahreszeitliche Periodizität	304
Korrelation	306
Polarität	307
Neubildung	309
Regulation	311
Die Vererbung	312
Die Mendelschen Vererbungsgesetze	313
Die Geschlechtsvererbung	317
Die Variabilität	320
Modifikationen	320
Kombinationen	321
Mutationen	321
Physiologie der Bewegungen	324
Die lokomotorischen Bewegungen	326
Die Krümmungsbewegungen	327
Die hygrokopischen Bewegungen	328
Krümmungsbewegungen lebender Pflanzenteile	329
Tropismen	331
Nastien	339
Sachregister	343

Unterschiede zwischen Organischem und Unorganischem

Das Streben naturwissenschaftlicher Forschung geht dahin, den Bau der Naturkörper möglichst eingehend zu beschreiben, ihre Entstehung zu ermitteln und Naturvorgänge zu erklären, d. h. sie auf einfachste Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Eine scheinbar scharfe Grenzlinie scheidet die Natur in die Welt des Organischen und die des Unorganischen. Soweit die erstere Lebensäußerungen zeigt, ist sie Forschungsgebiet der **Biologie**, der Wissenschaft vom Leben.

Man hat früher irrtümlicherweise angenommen, organische Stoffe, d. h. die energiehaltigen Kohlenstoffverbindungen, seien ausschließlich das Erzeugnis einer unerklärlichen Kraft, der Lebenskraft, da bis vor 100 Jahren alle Versuche, diese Stoffe auf chemischem Wege herzustellen, mißlungen waren. Auch als es *Wöhler* 1828 zum erstenmal glückte, Harnstoff, ein verbreitetes tierisches Ausscheidungsprodukt, das indessen auch im Pflanzenreich nicht ganz fehlt, aus anorganischem Ausgangsmaterial künstlich aufzubauen, schenkte man dieser grundlegenden chemischen Leistung nicht die ihr gebührende Beachtung. Erst als um die Mitte des vorigen Jahrhunderts dieser ersten Synthese eines Naturstoffes weitere folgten, streifte die organische Chemie die beengende Fessel einer veralteten Auffassung ab und ging von der Beschreibung zur Darstellung der Naturstoffe über.

Erneuten Auftrieb erhielten die **Vitalisten**, d. h. die Anhänger der Lehre vom Wirken einer mystischen Lebenskraft, durch *Pasteurs* bedeutsame Entdeckung, wonach die alkoholische Gärung einen Lebensvorgang der Hefe darstellt. Aber als es um die Jahrhundertwende *Buchner* gelang, das gärungserregende Agens, das Zymaseferment, von der lebenden Hefe abzutrennen, war grundsätzlich die Entbehrlichkeit der sogenannten Lebenskraft für den Ablauf dieses Stoffwechselvorganges erwiesen. Damit aber war eine Aussicht eröffnet, einfache Lebensvorgänge auf physikalisch-chemische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Trotz alledem ist auch heute noch die Grenze zwischen Leblosem und Lebendem nicht verwischt, noch immer bestehen grundlegende Unterschiede zwischen den beiden Welten:

1. In jedem leblosen System wird ein Gleichgewicht unter Abgabe freier Energie (**Entropie**), der Abbau von Potentialgefällen, eine energetische Einebnung angestrebt, die schließlich zum „Wärmetod“ der unorganischen Welt führt. Beispiele hierfür bieten unter anderem der Zerfall der radioaktiven Elemente wie auch die unter Energieverlust ablaufende Autolyse vorsichtig (unter Schonung der Fermente) abgetöteter Organismen. Im Gegensatz hierzu erhält der lebende Organismus dauernd Potentialdifferenzen aufrecht. Das Plasma, die lebende Substanz, ist geradezu ein System von Ungleichgewichten, zu deren Aufrechterhaltung der Organismus fortwährend Energie aufwenden muß (**Ektropie**). Mit dem Zerfall der Ungleichgewichte erlischt das Leben. Physikalisch gesehen wirkt sich die Lebenskraft als Energie zur Erhaltung der Ungleichgewichte aus.

2. Die Vorgänge der unbelebten Natur werden von Außenbedingungen ihrer Umgebung maßgeblich bestimmt. Die Erhöhung der Temperatur wirkt z. B. auf einen chemischen Prozeß in gesetzmäßiger, eindeutig definierter Weise ein: wenn Zucker verbrannt wird, beschleunigt die Temperaturerhöhung diesen Prozeß in ganz bestimmtem Umfang. Die Atmung der Pflanze ist auch eine Zuckerverbrennung; in manchen Pflanzen wird die Atmung durch Temperaturerhöhung auch in derselben Weise wie die physikalische Verbrennung gesteigert. Es gibt aber auch gewisse frostresistente Pflanzen, die ihren Zuckervorrat bei Temperaturerhöhung entgegen den physikalischen Gesetzmäßigkeiten

zu schützen vermögen. Ganz allgemein können die Organismen ihre Lebensprozesse in einer zweckmäßigen, d. h. lebenserhaltenden Weise regulieren. In ähnlicher Weise vermag der Organismus auch die Intensität der einzelnen Lebensprozesse so aufeinander abzustimmen, daß die Erhaltung des labilen lebenden Systems, energetisch die Ektropie, gesichert bleibt. Wird diese physiologische Harmonie gestört, so verfällt der Organismus unrettbar der Selbstauflösung (Autolyse). Unsere bisherigen Forschungsergebnisse berechtigen uns indes noch nicht, in der Erhaltung des Lebens nur die Auswirkung eines sehr komplizierten physikalisch-chemischen Systems zu sehen.

3. Völlig eigenartig und eindeutig von leblosen Vorgängen abgesetzt ist auch die Art des Aufbaus des lebenden Körpers aus anorganischen und organischen Nährstoffen, die in autonomer Auswahl und unter erheblichen chemischen und energetischen Umsetzungen der körpereigenen Substanz angeglichen (assimiliert) werden (**Assimilation** im weiteren Sinne).

4. Man hat den Organismus gern mit einer Maschine oder einer weitläufigen technischen Anlage verglichen, die aus dem Rohstoff eine komplizierte Fertigware herstellt. Man könnte sich vorstellen, daß eine besonders raffiniert gebaute Anlage ohne jeglichen menschlichen Handgriff aus Rohstoffen bestimmte Fertigwaren herzustellen vermöchte. Bei hinreichend großen Reserven an Roh- und Betriebsstoffen würde schließlich die „Lebensdauer“ der Maschine die Gesamtleistung bestimmen. Daß eine solche Maschine nach erfolgter betriebsstörender Abnutzung jedoch ohne richtenden Einfluß von außen her statt der bisherigen Fertigwaren nun auf einmal Maschinen ihrer eigenen Konstruktion und Leistung erzeugt, erscheint völlig ausgeschlossen. Wir kennen kein mechanisch betriebenes System, das neben einer Produktion spezifischer Erzeugnisse noch die Fähigkeit der Selbsterneuerung besitzt. Die Pflanze hat dagegen die Fähigkeit, ungünstigen Lebensbedingungen, welche ihren Fortbestand bedrohen, mit der Erzeugung neuer Organismen (**Fortpflanzung**) zu begegnen und so die Beständigkeit des Lebens zu sichern.

5. In derselben Richtung liegen die Fähigkeiten lebender Organismen, in Verlust geratene lebensnotwendige Teile zu ersetzen (**Restitution**) (Wurzelbildung bei Stecklingen; Neubildung von Sprossen aus schlafenden Augen usw.). In all dem wirkt sich eine Kraft oder Energie aus, welche die Erhaltung des Lebens anstrebt. Ihre Wirksamkeit ist indes nicht unbegrenzt, sie ist vielmehr auch an bestimmte äußere Faktoren gebunden, die jedoch für den Lebensvorgang nur Verwirklichungs-, niemals Erzeugungsfaktoren sind. Lebenskraft, Entelechie (*Driesch*), Dominanten sind Namen und Begriffe, die sachlich nichts zu erklären vermögen.

6. Besonders charakteristisch für die Organismen ist endlich ihr zellulärer Bau. Je nach der Organisationshöhe setzt sich der Organismus aus einer $\pm$ großen Zahl von Einzelzellen zusammen, die alle ein gewisses Individualleben führen, dieses aber doch wieder den Bedürfnissen des Gesamtorganismus unterordnen. Der Aufbau des Organismus erfolgt in einem von innerer Gesetzmäßigkeit und äußerer Faktoreinwirkung bestimmten Entwicklungsgang. Dem Aufbau und der Erhaltung des Organismus (Formwechsel) dient ein autonom gesteuerter Stoffwechsel, der aufbauend der Stoffbildung (Assimilation), abbauend der Energielieferung dient. **Stoff-, Energie- und Formwechsel** sind mannigfaltig wechselseitig verzahnt.

Das Problem der Abgrenzung des Lebenden gegen die unbelebte Natur ist mehr als ein Streit um Begriffe, denn sie führt uns an den Ursprung des Lebensstromes zurück. Die Frage nach dem Woher des Lebens ist so alt wie die Philosophie. Die mechanistische Atomlehre *Demokrits* und *Epikurs* überließ dem Zufall die mannigfaltigste Kombination von Atomen, aus welcher die verschiedenartigsten Organe, Augen ohne Köpfe, Finger ohne Arme usw., hervorgehen sollten. Unter unzähligen Organkombinationen erwiesen sich einige als zweckmäßig, d. h. sie konnten sich selbst erhalten; so entstanden erst die Pflanzen, dann die Tiere. Auch im Mittelalter ließ man Insekten noch aus faulendem Fleisch entstehen, und Parasiten betrachtete man bis ins 19. Jahrhundert als Neubildung

der Wirtspflanze. Erst *Pasteur* hat uns die Erkenntnis vermittelt, daß sich alle Organismen aus Keimen derselben Art entwickeln, Lebendes also nur von Lebendem gebildet werden kann. Über die Entstehung des Lebens selbst vermag die Biologie keine Erklärung zu geben. Die sogenannte Urzeugung ist ein logisches Postulat, keine wissenschaftlich erwiesene Tatsache. Es ist uns nicht bekannt, wie das einfachste Lebewesen aussah, und auf welche Weise es aus dem Unbelebten gebildet wurde. Sicherlich aber liegt zwischen diesem ersten lebenden System und den erhalten gebliebenen einfachsten Lebewesen eine lange Entwicklungsreihe, von der uns leider keine Zwischenglieder bekannt geworden sind. Neuerdings glaubt man in bestimmten **Viren**, das sind Krankheitserreger, deren Größe weit unterhalb der Sichtbarkeitsgrenze unserer besten optischen Instrumente liegt, Lebensträger einer unvergleichlich einfacheren Struktur gegenüber derjenigen einer Amöbe gefunden zu haben. So ist das Virus der Mosaikkrankheit ein chemisch wohl definierter Eiweißkörper, der nach wiederholter Umkristallisierung eine charakteristische Lebensfunktion beibehält, nämlich sich in den Zellen seiner Wirtspflanze zu vermehren und auszubreiten, also aus den Nährstoffen des Wirtes körpereigene Substanz aufzubauen, zu assimilieren. Da sich indes Viren nur intrazellulär zu vermehren vermögen, scheint es wahrscheinlicher, daß sie auf die Wirtszelle nur einen auf Viruseiweißbildung hingerichteten Reiz ausüben.

Die Beschreibung der Lebewesen nach Entstehung, Gestalt, Lebensweise und Verbreitung ist Aufgabe der Biologie. Die ganze Welt des Lebendigen stellt sich dem Beschauer in zwei scheinbar scharf getrennten „Reichen“, dem der Tiere und dem anderen der Pflanzen, dar.

Unterschiede zwischen Pflanze und Tier

a) Das Tier

1. Die Aufnahme organischer Stoffe durch vielgestaltige Mundwerkzeuge, 2. weitgehende Gliederung des Körpers in Organe mit spezifischer Leistung, 3. die freie Ortsbewegung und in Verbindung damit die Ausbildung von Sinnesorganen zur Orientierung in dem sich erschließenden Raum, 4. vor allem aber eine der menschlichen Empfindungswelt irgendwie verwandte und verständliche Art der Reaktion auf die Außenwelt, der Besitz einer — wenn auch zum Teil wenig entwickelten — Intelligenz, das alles sind Eigenschaften und Merkmale spezifisch tierischer Eigenart.

b) Die Pflanze

Dagegen tritt uns die Pflanze im allgemeinen 1. ortsverbunden, ohne Eigenbewegungen entgegen; 2. ihre Nahrung besteht aus anorganischem Material und wird durch die freie Oberfläche der Pflanze oder einzelner Teile aufgenommen. Diese Unterschiede treten indes nur bei den höher entwickelten Formen scharf hervor, während die ersten Anfänge des Lebens sich in Formen verlieren, in denen eine derartige Differenzierung noch nicht vollzogen ist. Wir haben vielmehr untrügliche Hinweise dafür, daß Pflanzen und Tiere aus gemeinsamen Urformen hervorgegangen sind.

Die lebentragende Substanz, das **Protoplasma**, ist bei Pflanzen und Tieren von wesensgleicher Struktur, weshalb auch die wichtigsten Lebenserscheinungen ihrem Wesen nach bei Pflanze und Tier identisch sind. Selbst die bei den höher entwickelten Organismen so scharf in Erscheinung tretenden Unterschiede in der Ernährungsweise von Tier und Pflanze können sich bei niederen Formen so weit verwischen, daß ein und derselbe Organismus sich in Abhängigkeit von Außenbedingungen bald heterotroph, bald autotroph ernähren kann. Außerdem wird die Ernährungsregel auch von den pflanzlichen Parasiten und Saprophyten durchbrochen (z. B. Pilze), die wie tierische Organismen

organischer Nährstoffe zum Aufbau und zur Erhaltung ihres Körpers bedürfen. Sicher aber steht fest, daß die Urformen des Lebens autotrophe, im üblichen Sprachgebrauch also pflanzliche Organismen waren.

Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchungen über Formbildung und Stoffwechsel sowie die Resultate der Durchforschung der Erdschichten nach erhalten gebliebenen Überresten einer im weiteren Verlauf der Erdentwicklung zum Teil wieder verschwundenen Lebenswelt lassen die grundlegende Tatsache erkennen, daß unsere heutige lebende Formenwelt sich aus einfacher gebauten Organismen in einem grandiosen **Entwicklungsgang** entfaltet hat. Diese Abstammungs- oder Deszendenztheorie ist ein Kernstück biologischer Forschung und Lehre.

Teilgebiete der Pflanzenlehre

Hunger und Krankheit sind zweifellos die ersten botanischen Lehrer der Menschheit gewesen. Nur soweit die Pflanzen Spender von Nahrung und Träger von Heilkräften waren, konnten sie das Interesse des frühzeitlichen Menschen erregen. Daran änderte sich auch prinzipiell nichts, als mit fortschreitender Kultur die mündliche Überlieferung der Pflanzenkenntnisse in den schriftlichen Darstellungen eines Theophrast festere Formen annahm. Fast 2000 Jahre später mußten die deutschen Verfasser der Kräuterbücher die Pflanzenkunde aus der Wirnis, in die philologischer Verbalismus sie gestürzt hatte, befreien und zwar durch exakte, auf dem Wege unmittelbarer Anschauung gewonnene Pflanzenbeschreibung. Dabei wurden zwar nur die Pflanzen berücksichtigt, denen man medizinische Kräfte zuschrieb. Da man indes der Mehrzahl aller bekannten Pflanzen irgendwelche Heilkräfte beimaß, kam in den Kräuterbüchern eine, wenn auch keineswegs vollständige, so doch reichhaltige Pflanzenbeschreibung zustande. Zum Range wissenschaftlicher Bestrebungen wurden diese Bemühungen erst erhoben, als man begann, die Pflanze um ihrer selbst willen zu studieren, um die Eigengesetzlichkeit ihrer Bildungsweise und ihrer Lebensäußerungen als selbständige Probleme zu erkennen und zu untersuchen. Hier waren es zunächst 2 Fragenkomplexe, welche die ersten wissenschaftlichen Botaniker bewegten, nämlich einerseits die regionale Verbreitung der Pflanzen und andererseits ihre natürliche Verwandtschaft, die in einer äußeren Formenähnlichkeit in völliger Unabhängigkeit von der Heilwirkung ihren Ausdruck fand. Die im 17. Jahrhundert sich mehrenden regionalen Florenlisten sowie die Versuche, zunächst allerdings nur aus organisatorischen Gründen zu einem natürlichen System der Pflanzen zu gelangen, sind auf uns überkommen als Zeugnisse einer ersten wissenschaftlichen Botanik. So entwickelte sich eine rein beschreibende regionale **Pflanzengeographie**, die entweder von der Pflanze ausgehend eine möglichst genaue Festlegung der Verbreitungsgebiete (Areale) der Pflanzen zu erreichen suchte oder, mehr geographisch orientiert, den Pflanzenbestand einer natürlichen Landschaft zusammenstellte. Das Bestreben, eine übersichtliche Ordnung in die Pflanzenlisten zu bringen, beschäftigte neben anderen besonders *Linné*, der ein künstliches System der Pflanzen schuf und ein natürliches anstrebte. Dieser Zweig botanischer Wissenschaft, die **Systematik**, verfuhr zunächst ebenfalls rein beschreibend und zog zur Diagnose einer Pflanzenart in erster Linie Merkmale des äußeren Pflanzenbaus heran, dessen exakte Beschreibung bald sich zu einem besonderen Wissenschaftszweig, der **Morphologie**, entwickelte. Mit der Erfindung des Mikroskops und seiner Verbesserung wurde in zunehmendem Maß der innere Bau der Pflanze einer Betrachtung zugänglich. Die Ergebnisse dieser Forschungen sind in der **Anatomie** zusammengefaßt. Sie beschäftigt sich insbesondere mit dem Bau der mikroskopisch kleinen Elementarbausteine des Organismus, den Zellen, und ihren im Dienste einer weitgehenden Arbeitsteilung stehenden zahlreichen Formabwandlungen und Zusammenschlüssen zu Geweben (**Zellenlehre** = Zytologie und **Gewebelehre** = Histologie). Die zu einer

Funktionseinheit höherer Ordnung vereinigten Gewebe bilden die Organe. Im Gegensatz zum Tier ist die Organbildung im pflanzlichen Körper nur relativ wenig entwickelt, denn letzten Endes lassen sich alle Pflanzenorgane auf die drei morphologischen Grundformen: Wurzel, Sproß und Blatt zurückführen (**Organographie**). Im einzelnen freilich müssen diese Grundtypen unter dem Einfluß des Standorts und im Dienste spezieller Funktionen weitgehender Abwandlungen fähig sein, da die Entfaltung der Organfunktion von Außenbedingungen abhängig ist und die Anpassung des Organbaues an den Lebensraum der Pflanze notwendig macht. Die Beziehungen zwischen Organisation und Lebensweise der Pflanze einerseits, dem Standort andererseits sucht die **Ökologie** auf experimentellem Weg zu klären. Dabei muß sie allerdings auf die bedeutsamste botanische Disziplin, die **Physiologie**, zurückgreifen, deren Aufgabe darin besteht, Lebensäußerungen der Pflanze soweit als möglich auf physikalisch-chemische Grundlagen zurückzuführen, wobei sich jeder einsichtige Physiologe darüber klar ist, daß der Gesamtkomplex Leben in einer derartigen mechanistischen Auffassung niemals seine letzte Erklärung finden kann. Schon die das Leben der Pflanze erhaltende, ganzheitliche Einordnung der einzelnen physiologischen Teilprozesse, die ausgeglichene Harmonie der Lebensvorgänge und ihre Regulation machen einer exakten Erklärung heute noch scheinbar unüberwindliche Schwierigkeiten.

Unsere Vorstellung vom Wesen der Pflanze bleibt indes eine lückenhafte und einseitige, so lange sie die Plastizität der Pflanze nicht in ihren Rahmen einbezieht. Der pflanzliche Organismus ist das Ergebnis einer langreihigen stammesgeschichtlichen Entwicklung und gleichzeitig Ausgangspunkt neuer Entwicklungsreihen. Die stammesgeschichtliche Entwicklung (**Phylogenie**) spiegelt sich in ihren Grundzügen in der individuellen Entwicklung (**Ontogenie**) der Pflanze wider. „Die Ontogenie ist eine abgekürzte Wiederholung der Phylogenie“ (Biogenetisches Grundgesetz). Die **Paläobotanik** gibt uns einen, wenn auch in vielen Stufen lückenhaften Begriff von der Entwicklungsgeschichte der heutigen pflanzlichen Formen. Die **Vererbungslehre** sucht einerseits an Stelle der überlebten Lamarckistischen und Darwinistischen Auffassungen die Wege und Ursachen dieser Entwicklungen aufzudecken und gleichzeitig im Vererbungsexperiment den konstitutionellen Erbbestand des Einzelindividuums festzustellen. Methodisch greift sie hierbei auf Zytologie und Physiologie zurück. Physiologie und Vererbungslehre sind die beiden tragenden Pfeiler des modernen Pflanzenbaues und daher von überragender wirtschaftlicher Bedeutung. Der jüngste Zweig botanischer Forschung ist die **Pflanzensoziologie**, welche — zunächst in überwiegend beschreibender Manier — das Zusammenleben der Pflanzen in sogenannten Lebensgemeinschaften darstellt und dieses dann als Ergebnis einer standortlichen Auslese und eines gegenseitigen Konkurrenzkampfes der in den soziologischen Einheiten zusammengeschlossenen Pflanzen zu erklären versucht.

Die Zellstruktur der Pflanze

Im Jahre 1667 machte *Robert Hooke* die grundlegende Entdeckung, daß sich der Körper der Pflanzen aus mikroskopisch kleinen, in ihrer Form den Zellen der Bienenwabe ähnelnden Elementarräumen zusammensetzt (Abb. 1). Freilich hat es fast noch 200 Jahre gedauert, bis man erkannte, daß diese sogenannten Zellen nicht nur die architektonischen Bauelemente, sondern auch die elementaren Träger des pflanzlichen Lebens darstellen. Dabei führt, wenigstens in der höher organisierten Pflanze, die einzelne Pflanzenzelle kein willkürliches und unabhängiges, individuelles Leben, sie ist vielmehr auch hinsichtlich ihrer Lebensäußerung in einen größeren Rahmen eingespannt und hat einem Ganzen, nämlich der Erhaltung des Gesamtorganismus, zu dienen. All die Millionen Zellen, die einen Organismus aufbauen, hängen gleichsam an einem unsichtbaren, aber

trotzdem zwingenden Befehlsnetz, das die individuellen Lebensäußerungen der Einzelzelle auf das dem Ganzen dienliche Ausmaß reguliert. Wo sich einzelne Zellen dieser Unterordnung dem Ganzen gegenüber entziehen, gefährden sie das Leben des Organismus wie ihr eigenes (Krebs). So gleicht die höhere Pflanze einer



Abb. 1. Zellstruktur des Flaschenkorkes.
(Nach Hooke)

ausgedehnten und komplizierten technischen Anlage, die wir in ihren Einzelheiten wie in ihrer Gesamtheit nur verstehen können, wenn wir Zeuge ihrer Entstehung aus kleinen Anfängen und eingeweiht in die bestimmenden Richtlinien ihrer Erbauer sind. Seit Darwins befreienden Darlegungen können wir mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die kompliziert gebauten höheren Pflanzen sich aus einfachen Formen und letzten Endes aus Einzellern entwickelt haben. So müssen uns denn auch Bau und Funktion des einzelligen Organismus und der Zelle überhaupt Schlüssel zum Verständnis der höheren Pflanze werden. Diese Betrachtung wird uns zeigen, wie die Einzelzelle mit zunehmendem Zusammenschluß zum Mehrzeller ihre Unabhängigkeit und Totipotenz zugunsten

einer im Gesamtinteresse liegenden Arbeitsteilung und damit baulichen und funktionellen Spezialisierung verliert.

Die Entwicklung vom Einzeller zur vielzelligen Pflanze

Einzeller

Die **Urform**, der Prototyp des ersten einzelligen Organismus, ist sicherlich nicht erhalten geblieben. Ausgeschlossen jedoch ist es nicht, daß höher organisierte Einzeller sekundär wieder auf eine primitive Entwicklungsstufe zurückgesunken sind und so ein,

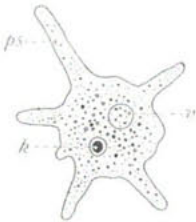


Abb. 2.

Abb. 2. Amöbe.
(ps) Plasmaausstülpung;
(k) Kern; (v) Vakuole

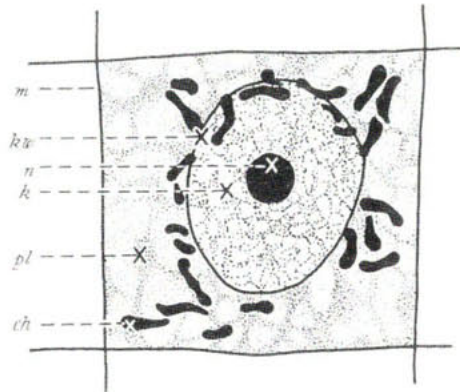


Abb. 3.

Abb. 3. Junge Zelle aus der Wurzelspitze des Hafers.
(pl) Plasma; (k) Kern; (ch) Chromatophoren; (n) Kernkörperchen; (m) Zellwand; (kw) Kernwand. Vergr. 3000.
(Nach Lewitzki)

wenn auch in Einzelheiten verzerrtes Bild der Urzelle geben. Wir haben Grund zu der Annahme, daß Zellformen, wie sie uns in den nackten Myxamöben der Schleimpilze entgegneten, dem Urtyp der Zelle am meisten von allen bestehenden Zellformen ähneln: ein winziges Schleimklümpchen (**Protoplasma**), das ein zentral gelegenes differenziertes tropfiges Gebilde (**Zellkern**) umschließt (Abb. 2), erweist sich in Bewegung, Nahrungsaufnahme und -abgabe sowie in der Fähigkeit zur Teilung in mehrere selbständige Individuen als Träger der Vorgänge, die wir in ihrer Gesamtheit als Leben bezeichnen. Nur

in den Zellen der Spaltalgen und der Bakterien fehlt ein wohlorganisierter Zellkern. Als dritter selbständiger Zellbestandteil treten in den meisten Zellen zu Zytoplasma und Zellkern noch die **Chromatophoren**, stark lichtbrechende, im Plasma eingebettete

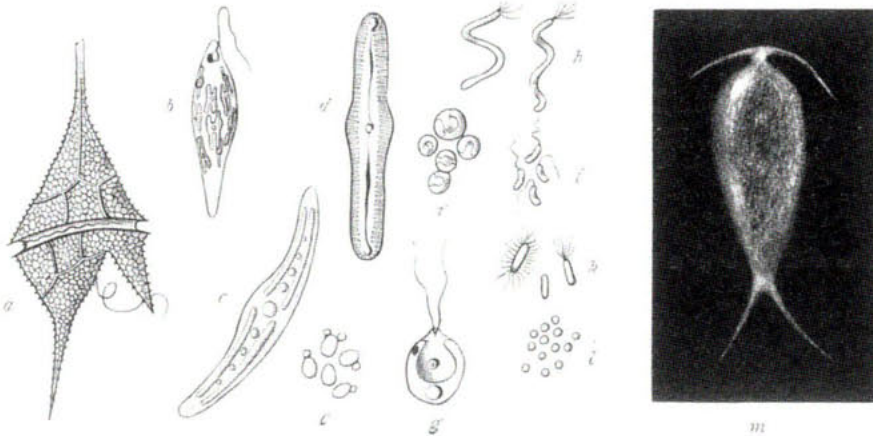


Abb. 4. Zellformen: (a, b u. g) Flagellaten; (c) Bandalge; (d) Kieselalge; (e) Hefe; (f) Grünalge; (h—l) Bakterien; (m) Bakterium, stark vergrößert

Körperchen. Diesen drei Gebilden kommt eigene Individualität zu; ihre Vermehrung erfolgt nur aus eigener Substanz (Abb. 3).

Entwicklungsgeschichtlich früh schon scheidet das Protoplasma zu eigenem Schutz eine aus chemisch $\pm$ einheitlichem Stoff bestehende Hülle, die **Zellwand**, aus. Diese ist somit kein selbständiges Zellorgan, sondern ein Produkt des Protoplasmas. Mit ihr nimmt die Zelle eine $\pm$ feste, zum Teil für die Art charakteristische Form an (Abb. 4). Im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung der Zelle hält die Zytoplasmavermehrung mit der Größenzunahme der Zelle nicht ganz Schritt: es entstehen im Plasma zunächst kuglige, mit Flüssigkeit (Zellsaft) erfüllte Räume, die **Vakuolen**. Später verschmelzen benachbarte Vakuolen, bis schließlich ein zentraler Saft Raum entsteht, der das Plasma in Form eines dünnen Belages an die Zellwand drängt (Plasma-schlauch). Gelegentlich durchziehen auch in ausgewachsenen Zellen feine Plasmafäden den Zellsaft-raum. Der Kern bleibt stets im Plasma eingebettet und liegt entweder im wandständigen Plasma oder in den Plasmasträngen, niemals da-gegen frei im Zellsaft Raum (Abb. 5).

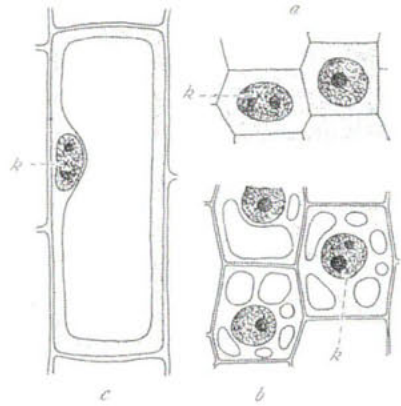


Abb. 5. Zellentwicklung. (a, b, c) fortschreitende Entwicklungsstadien; (k) Kern. (a) junge Zelle; (b) beginnende Vakuolenbildung; (c) ausgewachsene Zelle mit wandständigem Plasma, im Inneren Vakuole. Vergr. etwa 280

Koloniebildung

Nur die niedersten Formen blieben auf dem Stand der Einzelligkeit stehen; die fortschreitende Entwicklung drängte nach Erweiterung des Lebensraumes, damit eber auf Anpassung an neue Standortsverhältnisse. Diese Anpassung verlangte Leistungs- arhöhung auf Grund immer weitergehender Arbeitsteilung, die anatomisch in fort-

schreitender Differenzierung zum Ausdruck kam. Diese Vorgänge vollzogen sich nicht auf der Grundlage baulicher Veränderung im einzelligen Organismus, sondern in der Form von Wechselwirkungen benachbarter Zellen. So erkennen wir im phylogenetischen Entwicklungsverlauf schon frühzeitig die Neigung, die Einzelzellen räumlich in die Sphäre gegenseitiger Wirkungsmöglichkeit zu bringen. Ein noch primitiver Versuch



Abb. 6. Bakterien-Kahmhaut

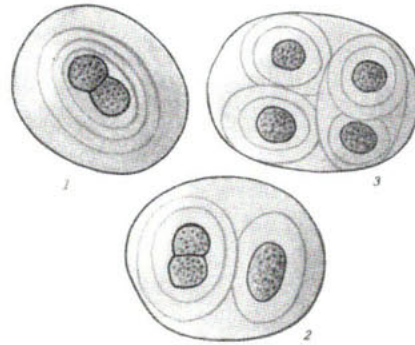
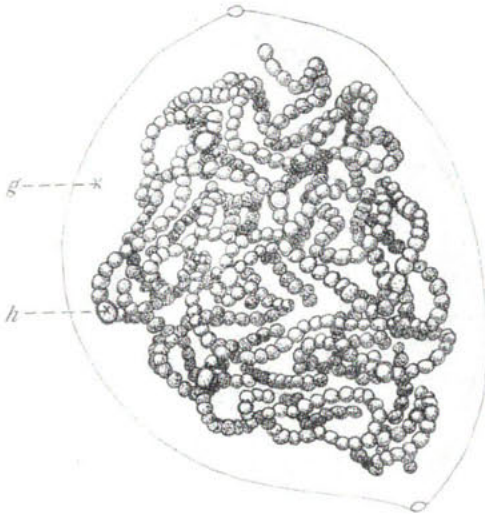
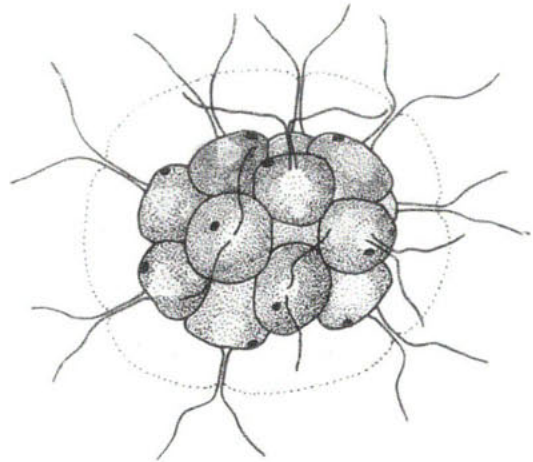


Abb. 7. Gloeocapsa. Koloniebildung

Abb. 8. Nostoc.
(g) Schleimhülle; (h) Heterozyste. Vergr. 3000Abb. 9. Pandorina morum.
Vergr. 700. (Nach Pringsheim)

dieser Art führt bei den Bakterien zur Bildung von **Kahmhäuten** (Abb. 6). Auch bei den Blaualgen treten ähnliche einfache Zellvereinigungen als sogenannte **Zellkolonien** auf; dabei bleiben im einfachsten Fall die aus einer Zellteilung hervorgehenden Tochterzellen von einer gemeinsamen Schleimhülle umschlossen (Abb. 7). So bilden Kolonien von **Blaualgen** jene blaugrünen Schleimüberzüge, die in Gewächshäusern nicht selten Mauern und Blumentöpfe bedecken. Dabei sind es zu Beginn nur wenige Zellen, die in einer solchen Zellkolonie zusammengeschlossen sind. Jede Einzelzelle bewahrt hierbei

ihre volle Selbständigkeit, und eine Trennung bleibt ohne schädigende Rückwirkung auf die einzelnen Zellen. Noch innerhalb der Blaualgen macht indes die Koloniebildung wesentliche Fortschritte: bei *Nostoc* reihen sich die aus der Teilung hervorgegangenen Zellen fadenförmig aneinander, wobei die einzelnen tonnenförmigen Zellen durch Plasmodesmen, das sind feine, die Zellwand durchsetzende Plasmafäden, in Verbindung bleiben. Einzelne Zellen (Heterozysten) schwellen hierbei stark an, verlieren den blaugrünen Farbstoff und bestimmen die Bruchstellen der Fäden in einzelne Teilstücke (Hormogonien) (Abb. 8).

Deutlicher offenbart sich eine gewisse „Verständigungsmöglichkeit“ der geißeltragenden Zellen untereinander in der einheitlichen Bewegung der scheibenförmigen Zellkolonie von *Gonium*. Bei *Pandorina* (Abb. 9) erfolgt die endgültige Zellanordnung dreidimensional in einer kugelförmigen Kolonie, und auch hier ist die Geißelbewegung der Einzelzellen von einem übergeordneten Prinzip regiert. Ähnliche Koloniebildungen sind bei *Chlorococcum*, *Pediastrum* (Abb. 11), *Hydrodictyon*, *Scenedesmus* (Abb. 10) u. a. zu beobachten. Der Entwicklungsschritt von der Zellkolonie

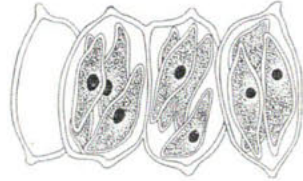


Abb. 10. *Scenedesmus*.
Vergr. 1500. (Nach Senn)

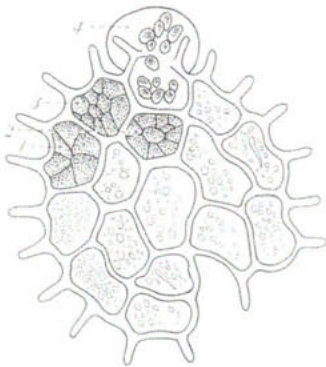


Abb. 11. *Pediastrum granulatum*.
Mutterkolonie zerfällt in 16 Tochterkolonien.
Vergr. 400. (Nach Braun)

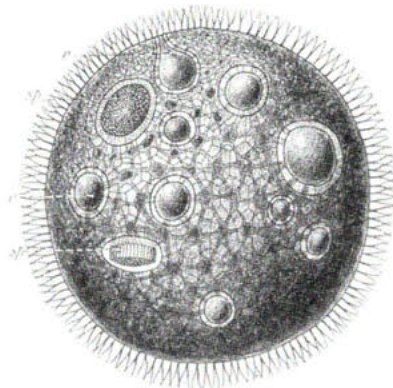


Abb. 12. *Volvox globator*.
(e) Eizelle; (sp) Spermatozoiden. Vergr. 180.
(Nach Cohn)

zum **Zellverband** der ganzheitlichen mehrzelligen Pflanze steht in engster Verbindung mit der ersten grundlegenden Arbeitsteilung in **Ernährungs- und Fortpflanzungsfunktion**. Träger der ersteren werden die somatischen Zellen, während die Geschlechtszellen mit der Übernahme ihrer speziellen Funktion der Fortpflanzung in ernährungsphysiologische Abhängigkeit der Somazellen geraten. Diese erhalten somit das Individuum, die Sexualzellen dagegen die Art. Damit aber wird die räumliche Vereinigung der differenzierten Zellen zu einer Voraussetzung der Entwicklung, die lose Zellkolonie geht in den festen Zellverband, der Einzeller in den mehrzelligen Organismus über. Dieser Fall tritt erstmalig bei *Volvox* (Abb. 12) in Erscheinung. Zahlreiche (bis 12000) geißeltragende grüne Zellen stecken in der Gallertwand einer Hohlkugel; sie ernähren und bewegen den Organismus. Zwischen ihnen liegen zerstreut grüne **Eizellen** und gelb gefärbte Zellen, deren Inhalt in zahlreiche **Spermatozoiden** aufgeteilt wird. Nach dem Zerfall der Mutterzellen werden die Spermatozoiden frei, bewegen sich nach den Eizellen hin und dringen durch die äußere Gallertschicht in das Ei-Innere ein, um die Befruchtung zu vollziehen. Diese erst macht die Eizellen entwicklungsfähig (Zygoten) und läßt sie zu einem neuen

Zellverband heranwachsen. Die somatischen Zellen des Mutterverbandes gehen nach der Sprengung desselben zugrunde. Solange es bei dieser einfachen Arbeitsteilung und Differenzierung bleibt, behält auch die somatische Zelle noch eine gewisse Selbständigkeit bei; vor allem bleibt sie teilungsfähig und vermag daher in vielen Fällen, aus dem Verband mit den geschlechtlichen Zellen herausgelöst, den Pflanzenkörper zu regenerieren. Wenn der Thallus des Lebermooses *Marchantia* in mehrere Stücke zerschnitten wird, so wachsen diese wieder zu ganzen Pflanzen aus. Der Organismus behält neben einer geschlechtlichen Fortpflanzung auf niederen Entwicklungsstufen eine leistungsfähige vegetative Vermehrung bei.

Mehrzeller

Immerhin führt die wechselseitige Abhängigkeit zwischen Soma- und Geschlechtszellen naturgemäß zu einer engeren Verbindung beider auch anatomisch bereits stark voneinander abweichenden Zellarten. Diese Bindung wird im Interesse der Erhaltung des Ganzen zu einer unlöslichen und leitet damit zu einer Einheit höherer Ordnung, eben der mehrzelligen Pflanze, über, in der die Einzelzelle ihre individuelle Selbständigkeit mehr und mehr einbüßt. Schon bei fadenförmiger Anordnung der Zellen (Fadenalgen) erfolgt eine Differenzierung der somatischen Zellen in teilungsunfähige **Dauerzellen** und unbeschränkt teilungsfähige **Scheitel- oder Spitzenzellen** (Abb. 13).

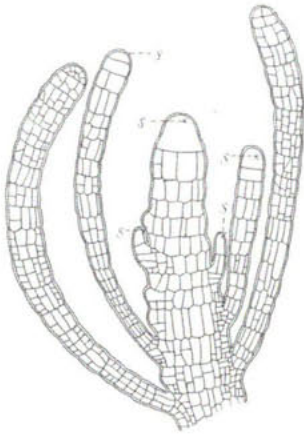


Abb. 13. Endtrieb einer Braunalge. (s) Spitzenzellen. Vergr. 30. (Nach *Pringsheim*)



Abb. 14. *Laminaria Cloustoni*. $\frac{1}{3}$ natürl. Größe. (Nach *Oltmanns*)

Zu einer weiteren Arbeitsteilung und Differenzierung innerhalb der somatischen Zellen kommt es dann im Dienste der räumlichen Orientierung und Fixierung. So bilden Algenfäden bestimmte Zellen zu heterotrophen **Haftorganen** um, und die Ernährung obliegt den übrigen Zellen. Wird das Wachstum noch auf das den Haftorganen gegenüberliegende Ende des Zellkomplexes beschränkt, so kommt es zu einer polaren Differenzierung in Spitze und Basis der Pflanze (Abb. 14). Diesen Grad der Differenzierung kann auch übriges der einzellige Organismus bereits erreichen. Die einzellige Meeresalge *Caulerpa prolifera* verankert ihren oft mehrere Quadratdezimeter großen lappigen Körper mittels fadenförmiger Rhizoiden im Meeresboden.

Schlauchalgen und Algenpilze sind durchgängig einzellige Organismen mit zum Teil erstaunlicher Architektur. Vielzelligkeit ist somit keine unentbehrliche Voraussetzung einer morphologischen Gliederung (*Acetabularia*, Abb. 15). Sobald jedoch die Pflanze ihr ursprüngliches Medium, das tragende Wasser, verläßt, bedarf sie zur Entfaltung einer gewissen Größenordnung einer funktionellen Spezialisierung, welche ihr anatomisches Fundament nur in einem viel- und verschiedenenzelligen Organismus finden kann; ja selbst im Wasser sind die einzelligen Großformen durchaus in der Minderzahl. Anatomische Differenzierung im Dienste einer funktionellen Spezialisierung und Arbeitsteilung ist geradezu eine Voraussetzung für den entwicklungsmäßigen Fortschritt über ein Primitivstadium hinaus.

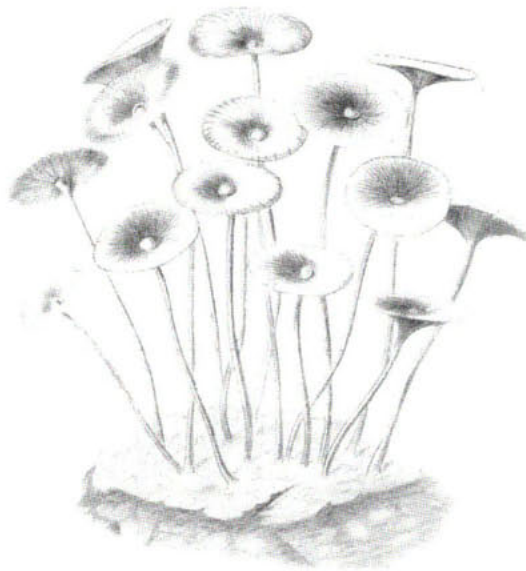


Abb. 15. *Acetabularia mediterranea*. Natürl. Größe. (Nach Oltmanns)

MORPHOLOGIE

Die Gliederung des Pflanzenkörpers als Ausdruck der Entwicklungshöhe

Das Ausmaß äußerer und innerer Gliederung ist ein Ausdruck der Entwicklungshöhe der Pflanzen. Bei den entwicklungsgeschichtlich ältesten und daher auch primitivsten Pflanzen setzt die Differenzierung relativ spät im Verlauf der individuellen Entwicklung ein. Gewöhnlich entsteht zunächst ein kaum differenziertes, vielzelliges fädiges oder lappiges Gebilde, der sogenannte **Thallus**, von dem aus dann einzelne Zellen oder Zellgruppen sich im Dienste besonderer Funktionen differenzieren (Haftzellen, Sexualorgane und Sexualzellen). Pflanzen, welche sich nicht über dieses Stadium hinaus entwickeln können, werden als **Thallophyten** bezeichnet. Zu ihnen gehören: Bakterien, Algen, Pilze und Moose.

Die höher organisierten Pflanzen durchlaufen — gleichsam in Erinnerung an ihre Abstammung — zwar diese thallophytische Entwicklung auch, aber sie bauen auf der primitiven Thallusgeneration eine zweite Entwicklungsphase auf, die zu wesentlich höherer äußerer und innerer Differenzierung und Organisation führt. Sie nimmt ihren Ausgang in den meisten Fällen von einer auf dem Thallus entstandenen, befruchteten Eizelle. Gleichsam im Bewußtsein ihrer hohen Gestaltungsaufgabe setzt die Differenzierung schon im Verlauf der ersten Zellteilungen ein. Dafür kommt es aber dann auch nicht nur zur Ausbildung einzelner differenzierter Zellen, die zu Sonderfunktionen befähigt sind. Es steigt vielmehr nicht nur die Zahl der Sonderleistungen und damit der Zellformen, sondern die Zellen schließen sich im Dienste einer einheitlichen Funktion zu Geweben zusammen, und einzelne dieser Gewebe vereinigen sich wieder zu Verbänden höherer Ordnung, den Organen. Ein derartiger kompliziert gebauter Pflanzenkörper wird als **Kormus** bezeichnet, und entsprechend gebaute Pflanzen heißen **Kormophyten**.

a) Der Thallus

Vergrößerung der Oberfläche

Formenmäßig drängt mit der Vergrößerung des Körpers die Entwicklung von der ursprünglichen Kugelform (Bakterien, Algen, Hefepilze) weg zur Bildung größerer Oberflächen, denn alle Wechselbeziehungen der behäuteten Zelle mit der Außenwelt, wie Aufnahme und Abgabe von Wasser, Gasen und gelösten Stoffen, Lichtabsorption usw., vollziehen sich durch die Zelloberfläche. Schon bei den ursprünglichen Wasserpflanzen herrschen daher oberflächenbegünstigte Formen durchaus vor. Nach der räumlichen Entfaltung lassen sich die eindimensionalen Zellfäden (Fadenalgen, Pilzhypen, Abb. 16) von den zweidimensionalen blattartigen Zellflächen (viele Braun- und Rotalgen) unterscheiden, und nur relativ selten kommt es zur dreidimensionalen körperhaften Formbildung (Braunalge Chorda).

Demselben Prinzip der Oberflächenvergrößerung dienen auch die zum Teil reichlichen **Verzweigungen** dieser primitiven Pflanzenformen. Sogenannte falsche Verzweigungen entstehen schon bei den in einer Gallertscheide steckenden Fadenbakterien dadurch, daß ein solcher Faden entzweibricht, wonach beide Stücke weiterwachsen und von der Gallerthülle auch weiterhin zusammengehalten werden (Abb. 17).

Die echten Verzweigungen dagegen kommen auf andere Weise zustande, und zwar 1. durch Teilung der wachstumsfähigen Spitze in zwei gleichmäßig wachsende Glieder

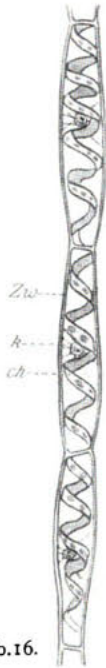


Abb. 16.

Abb. 16. Die Fadenalge Spirogyra. (Zw) Zellwand; (ch) Chromatophor; (k) Kern

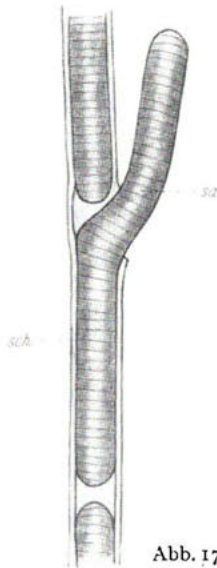


Abb. 17.

Abb. 17. Falsche Verzweigung einer Blaualge. (sch) Gallertscheide; (sa) Seitenast



Abb. 18 a. Gabelung des Scheitels von Dictyota dichotoma. Vergr. 250. (Nach de Wildemann)



Abb. 18 b. Dictyota dichotoma. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. (Nach Strasburger, Lehrb.)

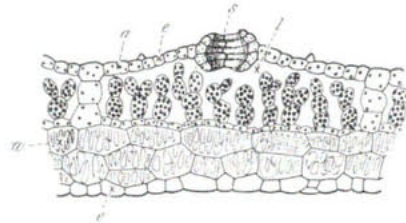


Abb. 20. Lebermoos. (e) Epidermis; (s) Luftspalte; (l) Luftkammer; (a) Assimilationsgewebe; (w) Speichergewebe. Vergr. 120



Abb. 19. Thallus der Rotalge Delesseria sanguinea (nach Schenck). (h) Haftorgan

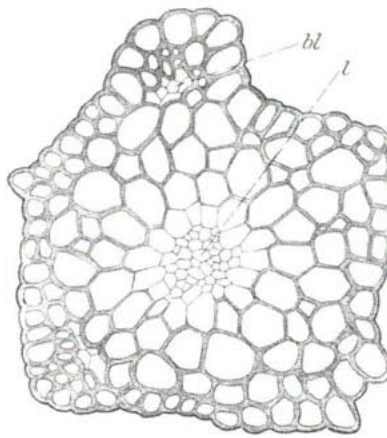


Abb. 21. Querschnitt durch ein Moosstämmchen. (bl, l) Leitgewebe

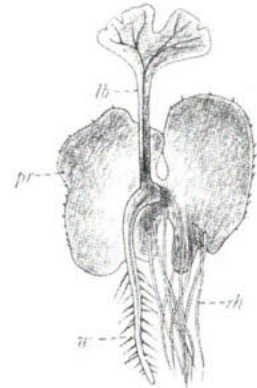


Abb. 22. Farnprothallium (pr) mit Rhizoiden (rh); (lb) Laubblatt; (w) Wurzel der Farnpflanze. Vergr. 8. (Nach Schenck)

(gabelige oder dichotome Verzweigung) (Abb. 18a und 18b), 2. durch Bildung seitlicher Auswuchsstellen (seitliche Verzweigung) an einem spitzenwüchsigen Organ. Wächst hierbei die primäre Spitze rascher als die sekundär gebildete seitliche, so entsteht ein sogenanntes **traubiges** oder **razemöses Verzweigungssystem**, dessen tragender Pfeiler die primäre Hauptachse (Monopodium) ist. Wird die Hauptachse von den Nebenachsen im Wachstum übertroffen, so entsteht das **doldige** oder **zymöse** Verzweigungssystem, in welchem jeweils ein Seitenzweig Träger der weiteren Verzweigung wird (vgl. S. 18).

Morphologische und anatomische Differenzierung

Mit der Größe der niederen Pflanzen nimmt vielfach auch ihre morphologische und anatomische Gliederung zu. Neben typischen Haftorganen weisen z. B. **Rot- und Braunalgen** stengelartige Teile auf, welche ausgebreitete blattartige Assimilationsorgane tragen, so daß Organismen entstehen, die rein äußerlich stark an die Tracht höherer Pflanzen erinnern (Abb. 19).

Damit hält freilich die anatomische Gliederung und daher auch die Leistungsfähigkeit des ganzen Gebildes in der Ausnützung der herrschenden Außenbedingungen des Standortes und in der Widerstandsfähigkeit gegen ungünstige äußere Beeinflussung nicht ganz Stand.

Mit der Entwicklung der **Moose** wagt die Pflanze erstmals in größerem Umfang den bedeutungsvollen Schritt vom ursprünglichen Wasserleben aufs Land, und in Zusammenhang damit stehen die ersten morphologischen und anatomischen Differenzierungen, die die Landpflanze vor der Wasserpflanze auszeichnen. Die Befestigung an der Unterlage und die Wasserzuleitung erfolgt noch unverändert durch Rhizoiden. Schon bei den primitiveren Lebermoosen (Abb. 20) überzieht eine derbe **Epidermis** zum Schutz gegen verderblichen Wasserverlust das oberseitige **Assimilationsgewebe** und das unterseitige **Wasserspeichergewebe**. Kompliziert gebaute Luftkammern stehen im Dienst des Gasaustausches. Bei den Laubmoosen treten dann vereinzelt die auch für die höheren Pflanzen spezifizierten Spaltöffnungen an ihre Stelle. Der Transpirationsschutz hat durch Ausbildung einer wenig wasserdurchlässigen Kutikula an Wirksamkeit gewonnen, und das Sproßinnere durchziehen bei den höchst differenzierten Formen in der Längsrichtung Stränge gestreckter dünnwandiger Zellen als Wege der **Stoff- und Wasserleitung**, die sich von den dickwandigen Elementen der **Stützstränge** auch anatomisch deutlich unterscheiden (Abb. 21). Die thallophytische Generation der Kormophyten fällt mit steigender Entwicklungshöhe einer fortschreitenden Reduktion anheim. Bei **Landfarnen** wächst das thallophytische Jugendstadium als sogenannter Vorkeim (Prothallium) zu einem noch bestenfalls pfenniggroßen, lappigen, grünen Gebilde heran (s. Abb. 22). Bei Wasserpflanzen erreicht es nur mehr mikroskopische Größe, und in den Blütenpflanzen ist es schließlich auf eine oder wenige Zellen reduziert.

b) Der Kormus

Differenzierung von Sproß und Wurzel

Schon auf den allerersten Stufen der Entwicklung der befruchteten Eizelle erfolgt die Differenzierung in Sproß und Wurzel.

Der Sproß

Seine normale Ausbildung nimmt der Sproß über der Erde; hier gliedert er sich deutlich in Stengel (= Sproßachse) und Blätter. Physiologisch ist das Stengelsystem nur ein Hilfsorgan der Pflanze, um den lebenswichtigsten Ernährungsorganen, den Blättern, die hinreichende Ansatzfläche zu bieten und sie in die günstigste Lage zum Licht zu bringen. Morphologisch dagegen sind die Blätter nur spezialisierte Aus-

wüchse der Sproßachse. Während die Blätter die hauptsächlichen Assimilations- und Transpirationsorgane der Pflanze darstellen, sind in den Stengeln die Stütz- und Leitungssysteme untergebracht.

Gelegentlich entwickeln sich Teile oder auch der ganze Stengel unterirdisch; diese der Speicherung dienenden Erdsprosse sind gewöhnlich bleiche, $\pm$ voluminöse Gebilde, die nur unscheinbare Schuppenblätter tragen (s. Sproßmetamorphosen).

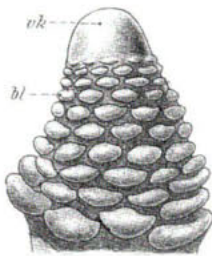


Abb. 23. Vegetationskegel von Hippuris. (vk) Vegetationskegel; (bl) Blattanlagen. (Nach Hegi)

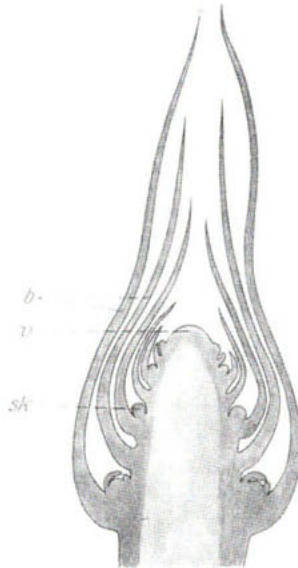


Abb. 24, 1. Längsschnitt durch eine Knospe. (b) Laubblätter; (v) Vegetationspunkt; (sk) Seitenknospe

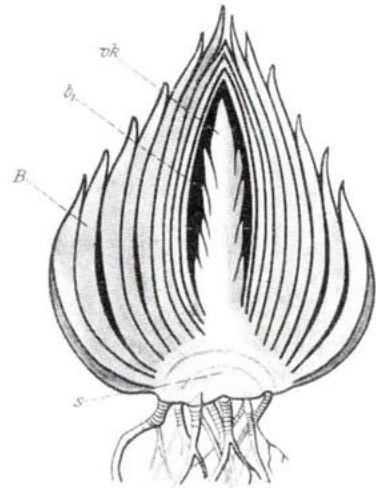


Abb. 24, 2. Längsschnitt durch eine Zwiebel mit Hauptknospe. (vk) Vegetationskegel; (b₁) Stengelblätter; (B) Grundständige Blätter; (s) Zwiebelscheibe. (Nach Troll)

Der Vegetationspunkt.

In den meisten Fällen entwickelt der oberirdische Sproß ein weitverzweigtes Stengelsystem, das seine Vergrößerung und Erweiterung aus **Vegetationspunkten** oder Vegetationskegeln erfährt. Der primäre Vegetationskegel liegt an der Sproßspitze; wenig unterhalb derselben entstehen die Blattanlagen (Abb. 23). Sie entfalten sich in akropetaler Folge und eilen im Wachstum bald dem Sproßende voraus, wobei die Blattunterseite zunächst am stärksten gefördert wird. Daher wölben sich die einzelnen Blätter kuppelartig über die schutzbedürftige zarte Vegetationsspitze. Dieser Entwicklungszustand wird als **Knospe** (Abb. 24) bezeichnet. Später bilden sich in den Blattachseln neue Vegetationspunkte, aus denen in den allermeisten Fällen die Verzweigung des Sproßsystems ihren Ursprung nimmt.

Die Knospe. Die Knospen entstehen schon früh als exogene Hervorwölbungen der Sproßachse, bei den Pteridophyten neben den Blatthöckern, bei den Samenpflanzen

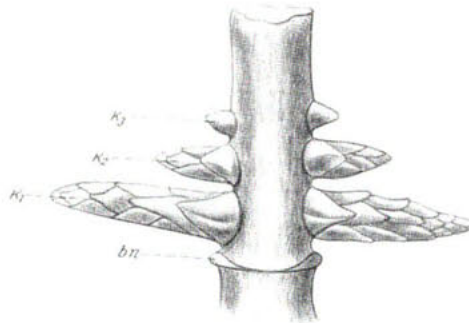


Abb. 25. Seriale Beiknospen (K₁, K₂, K₃) von Lonicera. (bn) Blattnarben

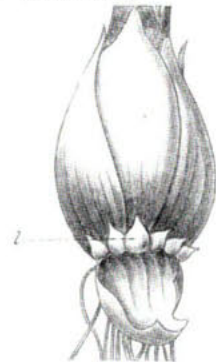


Abb. 26. Laterale Beiknospen (l) an der Zwiebel von Muscari

gewöhnlich in der Einzahl in der Achsel des sogenannten Tragblattes. Gelegentlich folgen auf die Anlage dieser primären Achselknospe noch weitere Knospenbildungen (sogenannte Beiknospen), die entweder über (serial) z. B. *Lonicera*, *Robinia* (Abb. 25), oder neben (lateral) der primären Achselknospe (Pfirsich, *Allium*- und *Muscari*-arten, Abb. 26) liegen. Bei den krautigen Pflanzen folgt der Bildung der Knospen im allgemeinen unmittelbar ihre Entfaltung. Bei Holzgewächsen hingegen entsteht ein Großteil der Knospen im Frühsommer und verharrt bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe. Diese sogenannten Winterknospen (Abb. 27) sind gewöhnlich durch derbe ledrige Knospenschuppenges schützt, nur selten (Schneeball) fehlen diese letzteren (nackte Knospen).



Abb. 27. Winterknospen

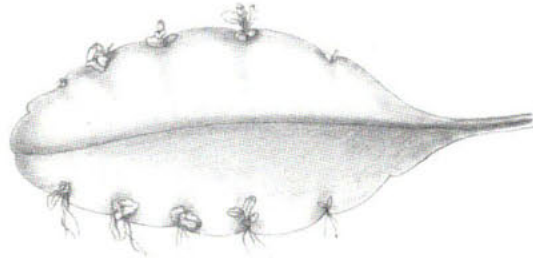


Abb. 28. Blattbürtige Jungpflänzchen auf Bryophyllum



Abb. 29.
Tausend-
güldenkraut.
(kn) Knoten;
(i) Internodium.
(Nach Troll)

Manche sogenannte schlafende Augen verharren sogar jahrelang in Ruhe (bei Eiche und Buche bis 100 Jahre), um unter besonders günstigen Verhältnissen, z. B. bei natürlichem Schnee- und Windbruch oder bei künstlicher Knospenverminderung (Baumschnitt), auszutreiben. Nicht selten werden solche ruhenden Augen an abgeschnittenen Sproßstücken zur Stecklingsvermehrung verwendet. Die Entfaltung der Knospen wird in erster Linie durch korrelative Beziehungen (s. S. 306) der Knospen untereinander geregelt. Im allgemeinen sind die endständigen Knospen im Austreiben begünstigt, was zur Bildung der besonderen Form der Baumkrone führt. Manche Pflanzen (Pappel, Pflaume, Rose, *Rhus*, Flieder) neigen stark zur Bildung von Wurzelschößlingen (Wurzelbrut). Besonders nach dem Fällen der Bäume entwickeln sich die ruhenden Adventivknospen der Wurzeln zu reichlichem Stockausschlag. Nur ausnahmsweise (z. B. bei *Bryophyllum*, nach Verletzung bei *Begonien*) entstehen Knospen auch auf Blättern (Abb. 28).

Die Sproßachse. In einiger Entfernung vom Vegetationskegel beginnen sich beim Austreiben der Knospen die Zellen der Sproßachse zu strecken, wodurch sich die Blattanlagen mehr und mehr voneinander entfernen; die zwischen den Blättern sich erstreckenden Stengelstücke werden als Internodien, die Zonen der Blattansatzstellen als Nodien oder Knoten bezeichnet. Je ein Knoten mit einem Internodium macht ein Stengelglied aus. Im Knoten ist das Streckungswachstum sehr gering, in den Internodien dagegen ist es zum Teil sehr lebhaft und hält bisweilen lange Zeit an. Häufig nehmen die Internodien basalwärts zunächst an Länge erheblich zu, um dann wieder abzunehmen (Abb. 29).

Bei manchen mehrjährigen Pflanzen erfolgt die Streckung der Sproßachse erst bei der Blütenbildung bzw. sogar erst bei der Blütenentfaltung. Die vegetative Entwicklung schließt daher mit einer sehr gestauchten Sproßachse ab, an der die Blätter dicht gedrängt stehen. Diese Wuchsform wird als Rosette bezeichnet. Reichlich

vertreten sind derartige Rosetten bei zweijährigen Pflanzen, besonders in der alpinen Matten- und Felsenregion (Abb. 30).

Die Verzweigung der Sproßachse. Die gestellte Aufgabe, die Blätter in möglichst günstige Beleuchtungslage zu bringen, vermag eine verzweigte Sproßachse weitergehend zu erfüllen als ein einfacher Stengel. Eine Verzweigung kann auch beim Sproß, ähnlich wie beim



Abb. 30. Rosette eines alpinen Steinbrechs (*Saxifraga aizoon*)

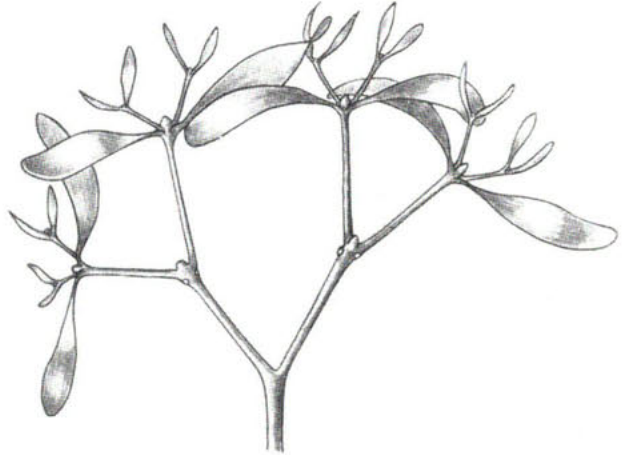


Abb. 31. Falsche Dichotomie der Mistel. (Nach Troll)

Thallus, durch Gabelung der Mutterachse in zwei gleichwertige Tochterachsen (gabelige Verzweigung) oder durch Entfaltung der seitlich stehenden Achselknospen (seitliche Verzweigung) entstehen; jedoch tritt die gabelige Verzweigung nur noch bei bestimmten Pteridophyten auf. Eine scheinbar gabelige Verzweigung kommt bei höheren Pflanzen gelegentlich dadurch zustande, daß die Endknospe zwischen zwei austreibenden Seitenknospen abstirbt (falsche Dichotomie, Mistel, Abb. 31).

Die seitliche Verzweigung ergibt je nach der relativen Wachsfreudigkeit der Achsen verschiedener Ordnung und nach Art der Orientierung im Raum verschiedene Verzweigungssysteme. Bei Gräsern wachsen zuerst nur die untersten Achselknospen aus, so daß **Büschel** (Horste) unverzweigter Halme entstehen. Im **Strauch** bilden kräftige basale Knospen die stärksten Achsen, die indes nur von begrenzter Lebensdauer sind, so daß sich der Strauch von einem kurzen basalen Stammstück aus immer wieder erneuert und verjüngt. Auch die Seitentriebe gleicher Ordnung unterscheiden sich in manchen Fällen auffallend durch die Intensität ihres Streckungswachstums: nur ein Teil derselben zeigt erhebliche Internodienstreckung und nimmt maßgeblichen Einfluß auf die Gesamtarchitektur des Verzweigungssystems (**Langtriebe**, Abb. 32). Daneben finden sich sogenannte **Kurztriebe** mit stark gestauchten Achsen und dichter Blättfolge, die nicht selten Stellen bevorzugter Blütenbildung sind, weshalb ihre reichliche Entwicklung durch entsprechenden Baumschnitt gefördert wird. Schöne

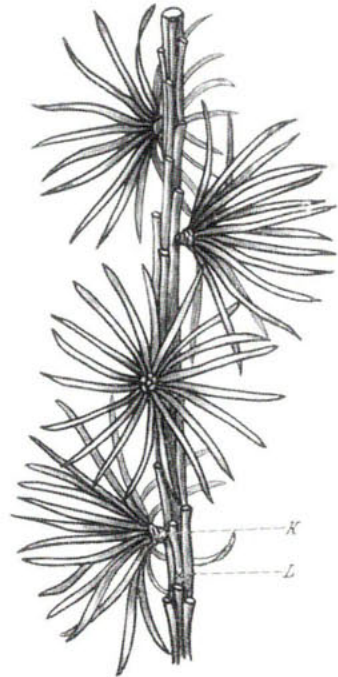


Abb. 32. Langtriebe (L) und Kurztriebe (K) der Lärche

Beispiele für die Ausbildung von Lang- und Kurztrieben finden sich auch unter unseren heimischen Bäumen. So entwickelt die Rotbuche an den dicken Ästen häufig Kurztriebe, das sind kurze Ästchen, die mit einer Knospe abschließen. Der jährliche Zuwachs dieser Kurztriebe ist äußerst gering, und nach einem Jahrzehnt ist kaum eine Länge von wenigen Zentimetern erreicht. Die Vergrößerung der Baumkronen erfolgt im wesentlichen durch die am Ende der großen Äste befindlichen Langtriebe. Bei der Waldkiefer schließt der Kurztrieb mit zwei von einer Scheide schuppenförmiger Blätter umschlossenen Nadeln ab (Abb. 45, 10), zwischen denen der Vegetationspunkt ruht, während die Langtriebe keine Nadeln, sondern nur braune Schuppen tragen.

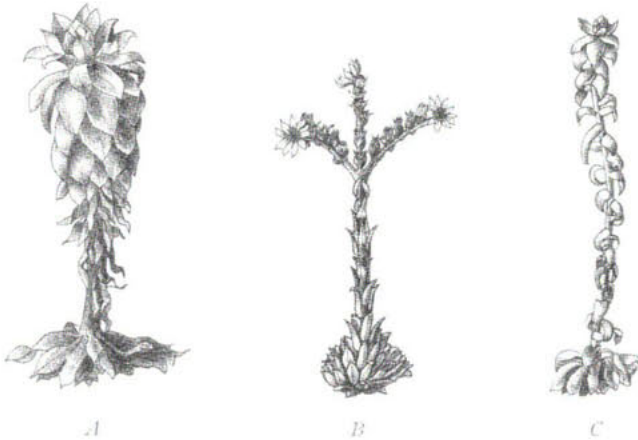


Abb. 33

Abb. 33. Wuchsformen von *Sempervivum Funkii*. A im roten Licht, B im natürlichen Sonnenlicht, C im Dunkeln zur Streckung gebrachte Pflanzen. (Nach Klebs)

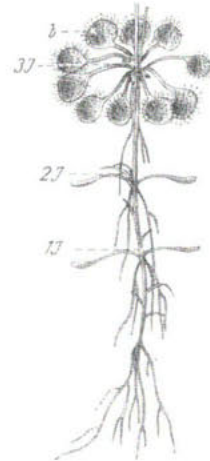


Abb. 34

Abb. 34. Etagenwuchs des Sonnentaus. (17) Sproßgipfel des 1. Jahres; (27) Sproßgipfel des 2. Jahres; (37) Sproßgipfel des 3. Jahres; (b) Blatt

Daß das Maß der Internodienstreckung weitgehend von Außenbedingungen abhängig ist, hat Klebs an vielen Beispielen überzeugend darlegen können. Besonders Licht, Temperatur und Feuchtigkeit üben nach dieser Richtung einen starken morphogenetischen Einfluß aus (Abb. 33). Bei manchen Pflanzen steht die Internodienverlängerung in enger Beziehung zum Standort; so entzieht sich der Sonnentau (*Drosera rotundifolia*) mit Hilfe seines Etagenwuchses der drohenden Überwucherung durch das umgebende Torfmoospolster (Abb. 34).

Verzweigungssysteme. In erster Linie wird das Verzweigungssystem durch das Wuchsverhältnis von Haupt- und Nebenachsen beeinflusst. Besonders vielgestaltig treten die Verzweigungssysteme in den Blütenständen (Infloreszenzen) auf. Das sind Sprosse, deren Laubblätter entweder ganz fehlen oder als Hochblätter (Deckblätter, Brakteen) eine wesentlich einfachere Form annehmen, und deren Kurztriebe in Blüten (vgl. S. 44) umgewandelt sind. Im Gegensatz zum vegetativen Sproß kommen im Blütenstand alle Achselknospen zur Entfaltung, woraus sich die oben erwähnte Mannigfaltigkeit der Verzweigung erklärt.

1. Im **razemösen System** ist eine echte einheitliche Hauptachse (Monopodium) Trägerin des ganzen Verzweigungssystems. Gewöhnlich wächst die Hauptachse senkrecht nach oben (orthotrop), indes die Seitenäste unter bestimmtem Winkel von der Längsachse abgehen. So entsteht die Pyramidenform vieler heimischer Bäume wie Tanne,

Fichte und Lärche. Im Wurzelsystem erweist sich die Hauptachse als Pfahlwurzel, von der unter bestimmtem Winkel die Seitenwurzeln abgehen.

Nach Länge und weiterer Verzweigung der Seitenachsen unterscheidet man die folgenden razemösen Verzweigungstypen:

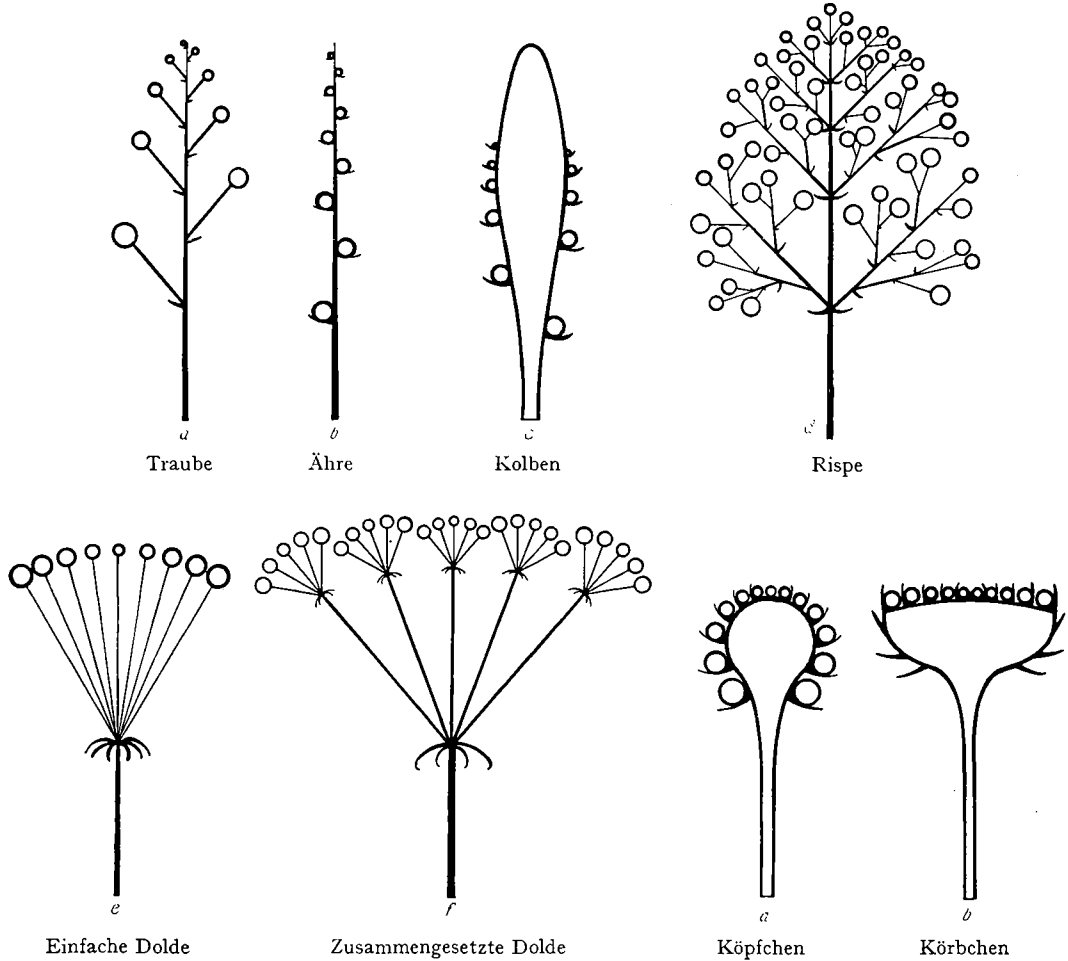


Abb. 35.

Razemöse Verzweigungstypen

Abb. 36.

I. Die Hauptachse überragt deutlich die Nebenachsen.

A. Seitenachsen 1. Ordnung unverzweigt:

a) Seitenachsen gestreckt (Blüten gestielt), ihre Länge von der Basis zur Spitze der Hauptachse abnehmend: **Traube** (Abb. 35 a, Traubenkirsche, Hyazinthe).

b) Seitenachsen gestaucht (Blüten sitzend):

α) Hauptachse unverdickt: **Ähre** (Abb. 35 b, Gerste, Weizen).

β) Hauptachse keulenartig verdickt: **Kolben** (Abb. 35 c, Aronstab).

B. Seitenachsen 1. Ordnung verzweigt: **Rispe** (Abb. 35 d, Flieder, Hafer).

II. Haupt- und Nebenachsen werden etwa gleich lang.

A. Seitenachsen gestreckt (Blüten gestielt); ihre Enden mit dem der Hauptachse in gleicher Höhe liegend:

- a) **Die einfache Dolde:** Die Nebenachsen (Strahlen) entspringen an einem Punkt der Hauptachse und unterscheiden sich in Länge und Gestalt nicht merklich vom überstehenden Teil der Hauptachse (Abb. 35 e, Primel).
- b) **Die zusammengesetzte Dolde:** Nebenachsen und gewöhnlich auch die Hauptachse tragen selbst Dolden 2. Ordnung (Döldchen, Abb. 35 f, Doldengewächse).

B. Seitenachsen gestaucht (Blüten sitzend):

- a) Hauptachse kugelförmig: **Köpfchen** (Abb. 36 a, Grasnelke).
- b) Hauptachse zum Blütenboden verbreitert, der von zahlreichen Hüllblättern (Hüllkelch) umgeben ist: **Körbchen** (Abb. 36 b, Korbblütler).

2. **Zymöses System.** Stellen dagegen die Spitzen der Mutterachsen das Wachstum vor ihren zugehörigen Tochterachsen ein, so fehlt dem Verzweigungssystem naturgemäß eine durchgehende Hauptachse.

Übernimmt hierbei jeweils nur eine Tochterachse die Fortsetzung des Systems, so ergibt sich ein **Monochasium**. Setzt hierbei die Tochterachse jeweils die Richtung der Mutterachse fort, so entsteht ein **Sympodium** (Abb. 37) mit einer scheinbaren Hauptachse. Trotz der äußeren Ähnlichkeit zwischen Traube und Sympodium unterscheidet die Stellung des Deckblattes doch die beiden ähnlichen Systeme eindeutig. Die Verzweigungssysteme vieler einheimischer Laubbäume (Buche, Linde) sind solche Sympodien. Je nach Stellung der Tochterzweige zu ihren zugehörigen Abstammungsachsen kann das Monochasium recht unterschiedliche Verzweigungsformen ergeben. Zur Feststellung der Zweigstellung bedient man sich der folgenden Terminologie: Die Ebene, welche durch die Abstammungsachse sowie durch die Mittelrippe des Deckblattes geht, heißt **Medianebene** und wird bei Beobachtung in Übereinstimmung mit der Scheitelebene des Beschauers gebracht. Liegt die Nebenachse in dieser Ebene, so heißt der Raum zwischen Beschauer und Nebenachse vorn, der zwischen Neben- und (relativer) Hauptachse (= Abstammungsachse) hinten. Die **Transversalebene** geht durch die Hauptachse und steht senkrecht auf der Medianebene; letztere scheidet eine rechte von einer linken Seite der Transversalebene.



Abb. 37.
Sympodium

I. Für die **Monochasien** ergeben sich nun die folgenden Möglichkeiten:

A. Die Seitensprosse aller Ordnungen liegen in der Medianebene.

a) Sämtliche Seitenachsen entwickeln sich jeweils hinter ihren Abstammungsachsen (**Fächel**, Abb. 38 A).

b) Die Seitenachsen stehen jeweils vor ihren Mutterachsen (**Sichel**, Abb. 38 B).

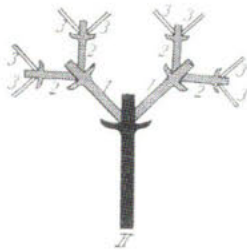
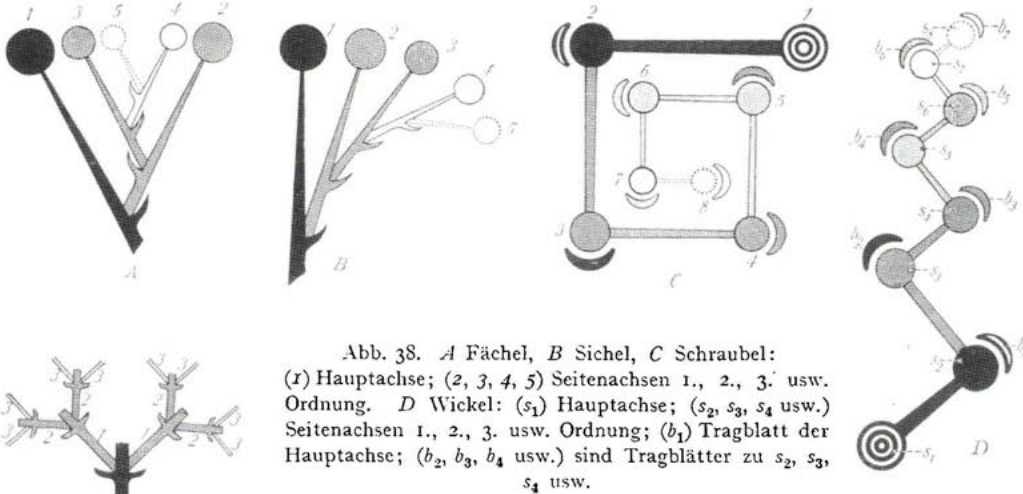
B. Die Tochterachsen liegen in der Transversalebene ihrer Abstammungsachse.

a) Entspringen sie stets nach derselben Seite, so entsteht der **Schraubel** (Abb. 38 C).

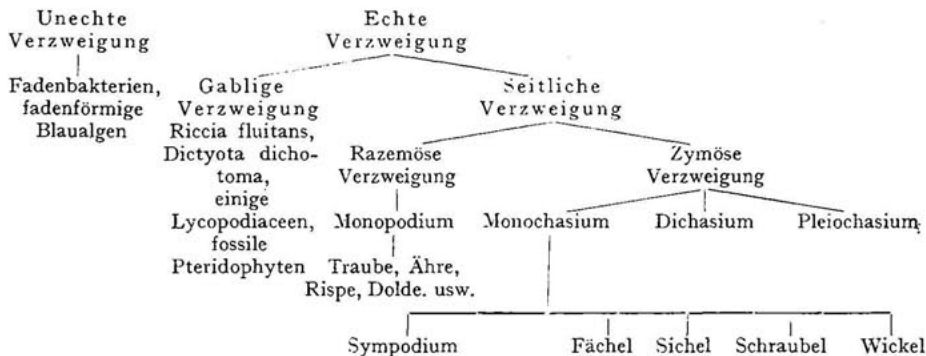
b) Bei wechselnder Richtung wird ein **Wickel** (Abb. 38 D) gebildet.

II. Setzen zwei gegenüberliegende Seitenachsen an Stelle des im Wachstum gehemmten Hauptsprosses die Verzweigung fort, so kommt es zur Bildung eines **Dichasiums** (Abb. 39). Wenn die Ebenen der Dichasien verschiedener Abstammungsordnung nicht zusammenfallen, sondern etwa je zwei aufeinanderfolgende Systeme aufeinander senkrecht stehen, so kommt es zur Bildung einer dreidimensionalen Verzweigung.

III. Ein **Pleiochasium** endlich liegt vor, wenn mehr als zwei Achsen die Verzweigung fortsetzen; aus räumlichen Gründen ist diese Verzweigung auf das Ende des Verzweigungssystems beschränkt (*Euphorbia*).



Schema der Verzweigungen



Blattstellung. Im Dienste einer optimalen Lichtausnützung hat sich an den Sproßverzweigungssystemen in Anpassung an den Standort der Pflanze eine für die Art weitgehend konstante und eigentümliche Stellung der Blätter am Sproßachsensystem herausgebildet (Blattstellung). Die Blattstellung ist bereits am Vegetationspunkt festgelegt. Entwirft man vom Vegetationskegel mit den angedeuteten Blatthöckern einen Grundriß, so erhält man ein sogenanntes Blattstellungsdiagramm (Abb. 40).

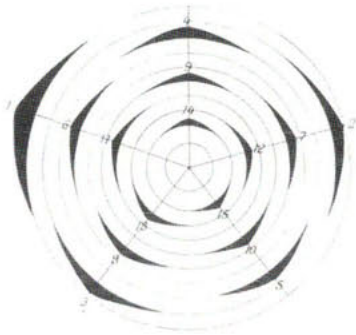
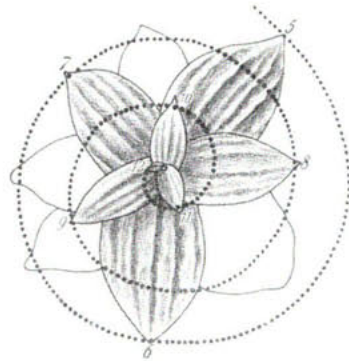
Abb. 40 A. Diagramm der $\frac{2}{5}$ -Blattstellung

Abb. 40 B. Grundspirale einer Rosettenpflanze



Abb. 41 a. Wirtelige Blattstellung (Oleander)

Abb. 41 b. Dekussierte Blattstellung
(Tausendgüldenkraut)Abb. 41 c. Spiralige Blattstellung ($\frac{2}{5}$ -Divergenz, Ficus)

Abb. 41 d. Zweizeilige Blattstellung (Gasteria)

1. Bei manchen Formen setzen an einem Stengelknoten mehrere Blätter auf gleicher Ebene an, in der die einzelnen Blätter gleiche Winkel gegeneinander bilden (**wirtelige** Blattstellung, Abb. 41 a). Je nach der Zahl der Blätter spricht man von einem 3-, 4-, 5- teiligen Wirtel. Entspringen nur zwei Blätter demselben Knoten, so stehen sie sich gegenüber (**gegenständig**). Sind die Ansatzstellen zweier aufeinanderfolgender Blattpaare um 90° gegeneinander verschoben, so liegt sogenannte **gekreuzte oder dekussierte** Blattstellung vor (Abb. 41 b).

2. Steht an jedem Knoten nur ein Blatt, so erscheint der ganze Stengel $\pm$ gleichmäßig rundum beblättert [**wechselständige** (spiralige) Blattstellung, Abb. 41 c]. Verbindet man die Blattansatzstellen durch eine Linie, so entsteht eine Spirale (**Grundspirale**, Abb. 42), an der nach gleichen Bruchteilen eines Umlaufes (**Divergenz**) ein Blatt steht. Die durch den Sproß und die Mittelrippen zweier aufeinanderfolgender Blätter gelegten Ebenen schließen den **Divergenzwinkel** ein. Der Teil der Grundspirale, der von einem Blatt bis zum nächsten darüberliegenden Blatt führt, heißt **Zyklus**. Bei Monokotylen herrscht die zweizeilige Blattstellung (Divergenz $\frac{1}{2}$; Divergenzwinkel 180°) vor (Abb. 41 d). Bei den Dikotylen findet sich am häufigsten die folgende Hauptreihe wechselständiger Blattstellung:

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{3}{8} \quad \frac{5}{13} \quad \frac{8}{21} \quad \frac{13}{34} \cdot \cdot \cdot \frac{Z_{n-2} + Z_{n-1}}{N_{n-2} + N_{n-1}}.$$

(Z = Zähler, N = Nenner der Divergenz)

Hierbei gibt der Nenner die Zahl der auf einem Zyklus liegenden Blätter, der Zähler die auf einem Zyklus vollführten Umkreisungen der Sproßachse an. Alle homolog in den einzelnen Zyklen liegenden Blätter stehen senkrecht übereinander in sogenannten Gerad-

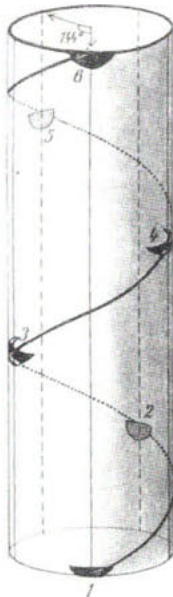


Abb. 42

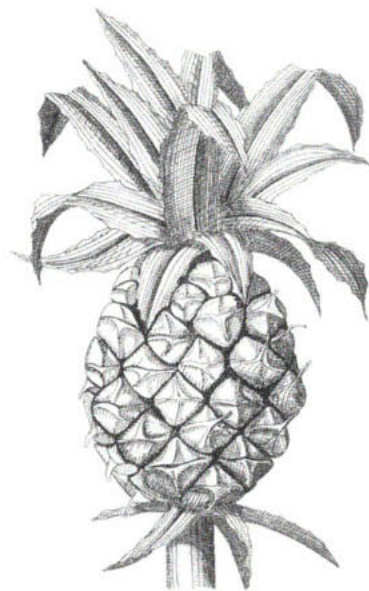


Abb. 43

Abb. 42. Blattstellungsmodell. 1, 2, 3, 4, 5, 6 Ansatzstellen der Blätter; die Verbindungslinie = Grundspirale; (1—6) = Zyklus. Divergenz $\frac{2}{5}$. Divergenzwinkel 144°

Abb. 43. Ananasfrucht mit deutlich hervortretenden Schrägzeilen

zeilen (Orthostichen, Abb. 42). An gestauchten Sproßachsen treten daneben noch sogenannte Schrägreihen (Parastichen), gebildet von den Blättern mit geringstem seitlichen Abstand, in Erscheinung (Ananasfrucht, Abb. 43).

Beispiele für verschiedene Blattstellungssysteme:

Wirtelige Blattstellung:

gegenständig: Nelkengewächse, Buche.
dekussiert: Lippenblütler, Flieder, Brennessel.
wirtelig: Wasserpest, Einbeere, Wacholder.

Spiralige Blattstellung: $\frac{1}{2}$ Iris, Mais, Gasteria (Abb. 41 d).
 $\frac{1}{3}$ Erle.
 $\frac{2}{5}$ Weide, Himbeere, Tabak.
 $\frac{3}{8}$ Kohl, Rettich, Löwenmaul.
 $\frac{5}{13}$ Königskerze.
 $\frac{8}{21}$ Fichtenzapfen.
 $\frac{13}{34}$ Rudbeckia.

Das Blatt

Die Blätter sind nach *Sachs* im Grunde nichts als flächenartige Auswüchse des Sprosses, die dazu dienen, den gebildeten grünen Farbstoff (Chlorophyll) möglichst weitgehend dem Licht auszusetzen, um so die Bildung von Zucker und damit organischer Pflanzensubstanz überhaupt zu steigern. Sie sind im allgemeinen dorsiventral gebaut, besitzen Ober- und Unterseite, die morphologisch und anatomisch (vgl. S. 151) wesentliche Bauunterschiede zeigen.

Entwicklung. Die Blätter entwickeln sich exogen aus etwas unterhalb der Vegetationsspitze entstandenen, zunächst ungegliederten Höckern (vgl. Abb. 23), die anfangs, ähnlich dem Sproß, gefördertes Spitzenwachstum zeigen. Bald aber gehen die Zellen der Blattspitze in Dauergewebe über und stellen ihr Wachstum ein; extrem langanhaltendes Spitzenwachstum dagegen zeichnet die Farnblätter aus. Im Normalfall aber ist das Spitzenwachstum der Blätter im Gegensatz zu dem des Sprosses begrenzt. Das weitere Blattwachstum vollzieht sich in anderen Regionen des Blattes.

Im Verlauf der pflanzlichen Gesamtentwicklung haben die Blätter verschiedenartige Funktionen zu übernehmen. Hier soll nur auf die Entwicklung des normalen Laubblattes eingegangen werden. Schon frühzeitig, lange vor Be-



Abb. 44. Blattentwicklung.
(o) Oberblatt; (g) Blattgrund; (v) Vegetationskegel.
(Nach Strasburger)

endigung des Blattwachstums, vollzieht sich die erste Blattgliederung in zwei Abschnitte, das Ober- und das Unterblatt (Abb. 44). Aus dem ersteren entwickelt sich die im einzelnen recht vielgestaltige Blattspreite, und auch der Blattstiel ist ein Bildungsprodukt des Oberblattes. Das Unterblatt dagegen liefert den Blattgrund, der vielfach gegenüber der Blattspreite wenig hervortritt, in einzelnen Fällen aber doch ansehnliche Gebilde entwickelt, z. B. die Blattscheide und die Nebenblätter.

a) Das Oberblatt. Überwiegend Bildungen des Oberblattes sind die normalen Laubblätter der höheren Pflanzen, die ganz auf CO_2 -Assimilation eingestellten Produktionsstellen organischer Pflanzensubstanz. Ihre wesentlichsten Teile sind:

1. Die Blattspreite. Während die Größe der Blattspreite selbst bei derselben Pflanzenart weitgehend von Außenbedingungen (Licht, Luftfeuchtigkeit) abhängig ist, bleibt doch die charakteristische Form im allgemeinen erhalten, so daß sie dia-

gnostisch zur Pflanzenbestimmung weitgehend herangezogen werden kann. Für die Unterteilung der Blattformen sind in erster Linie Spreitenform, Spreitengrund und Randentwicklung des Blattes von Bedeutung. Im Verhältnis zur Blattfläche ist die Randentwicklung am geringsten beim kreisförmigen Blatt. Mit zunehmender Ungleichheit der beiden Durchmesser nimmt die relative Randentwicklung zu.

Nach der Form des Gesamtumrisses (Abb. 45) unterscheidet man kreisförmig (1, Wassernabel), nierenförmig (2, Haselwurz), elliptisch (3, Kirschbaum), eiförmig (4, Birnbaum), verkehrt eiförmig (Primel), spatelförmig (5, Gänseblümchen), rautenförmig (6, Schwarzpappel), lanzettlich (7, 8, Seidelbast, Weidenröschen), linealisch (9, Gräser), nadelförmig (10, Kiefer).

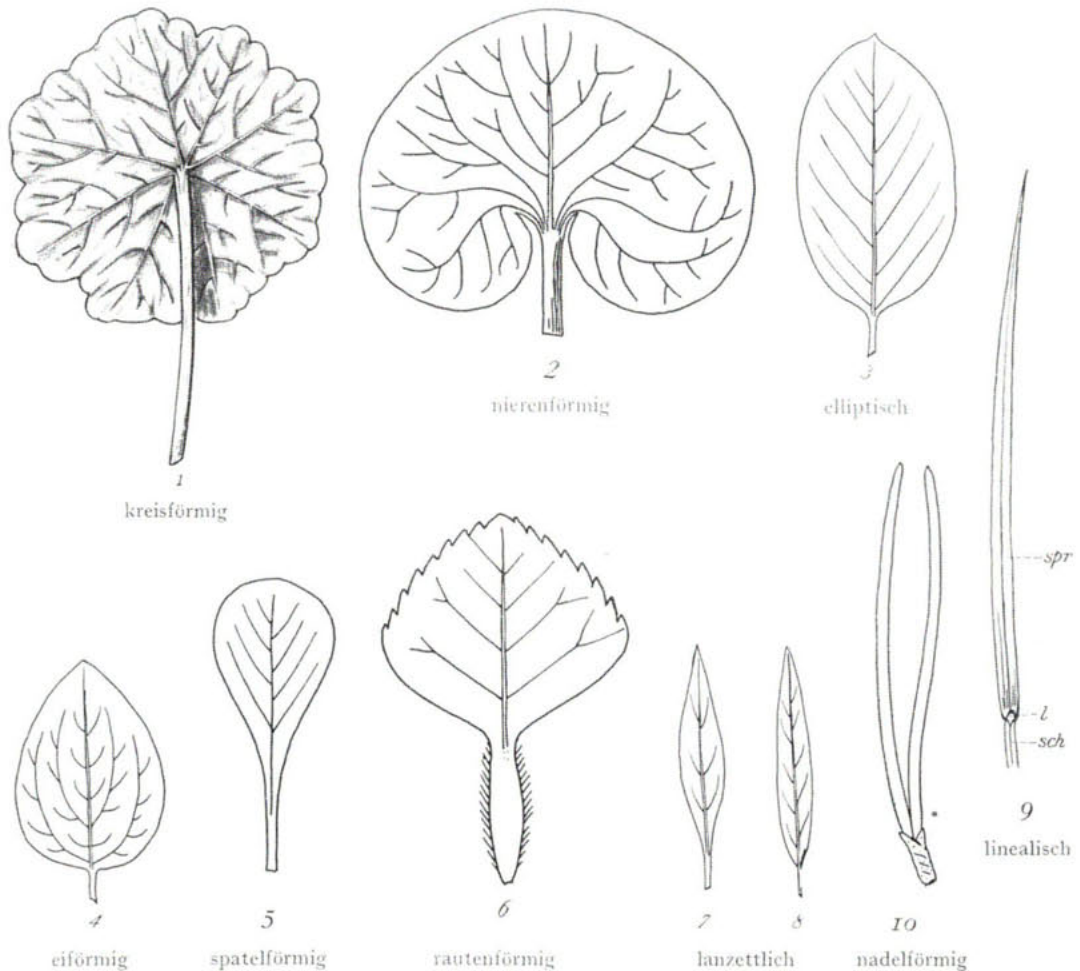


Abb. 45. Blattformen

Nach der Gestaltung des Spreitengrundes (vgl. Abb. 46) differenziert man herzförmig (1, Flieder), nierenförmig (2, Haselwurz), pfeilförmig (3, Pfeilkraut), spießförmig (4, Melde).

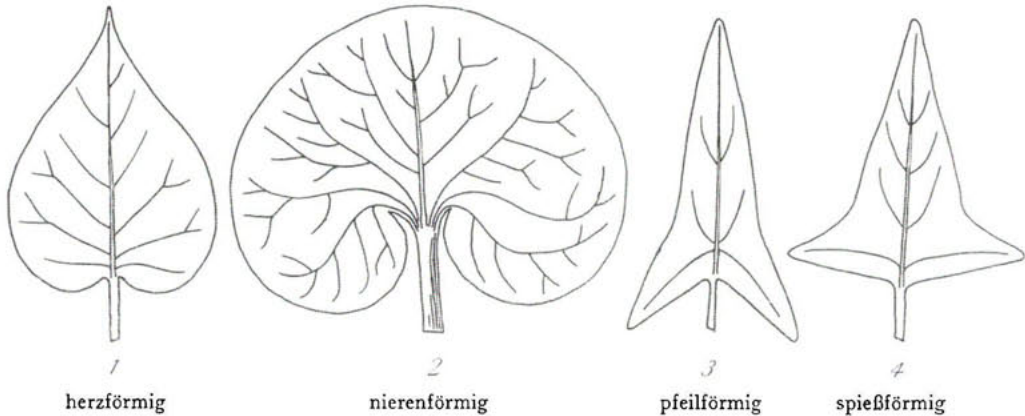


Abb. 46. Spreitengrund

Nur relativ selten ist der Blattrand völlig ungliedert (ganzrandig). Nach Art der Randzerteilung spricht man von

Geschweift: Rand nur leicht gewellt (Spinat, Abb. 47, 1).

Gesägt: wenn die spitzen Zähne in spitzem Winkel zusammenstehen (Rose, Abb. 47, 2).

Abb. 47, 3 zeigt ein doppelt gesägt (Hainbuche), Abb. 47, 4 ein schrotsägeförmiges Blatt (Löwenzahn).

Beim gezähnten Blatt (Abb. 47, 5) stoßen die Zähne in stumpfem Winkel zusammen (kleine Brennessel); die Umkehrung dieser Randkurve ergibt das gekerbte Blatt (Abb. 47, 6, Veilchen).

Beim buchtigen Blatt (Eiche, Abb. 47, 7), sind ein- und ausspringende Stellen des Randes gerundet.

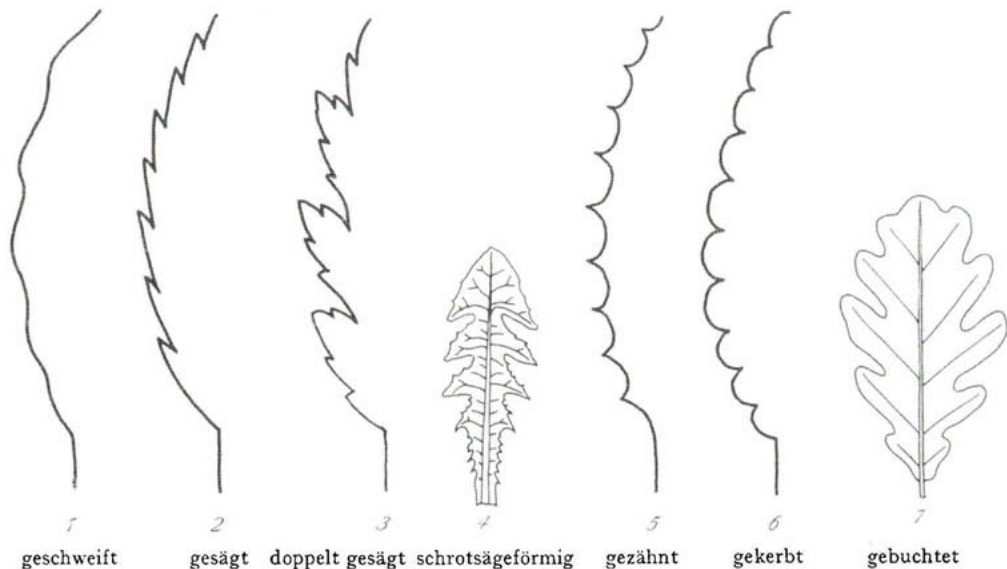


Abb. 47. Blattrand



Abb. 48, 1—9. Zerteilung der Blattspreite
 1 fiederspaltig, 2 fiederteilig, 3 fingerspaltig, 4 paarig gefiedert, 5 unpaarig gefiedert,
 6 unterbrochen gefiedert, 7 mehrfach gefiedert, 8a 3-zählig, 8b 5-zählig, 9 fußförmig

Fiederspaltig (Abb. 48, 1): Tiefere Einschnitte laufen von verschiedenen Stellen des Blattrandes $\pm$ parallel zueinander auf die Mittelrippe zu, ohne sie ganz zu erreichen (Raps); bleibt längs der Mittelrippe nur ein schmaler Spreitensaum erhalten, so nennt man das Blatt fiederteilig (Abb. 48, 2, Wasserfeder). Das leierförmig fiederteilige Blatt

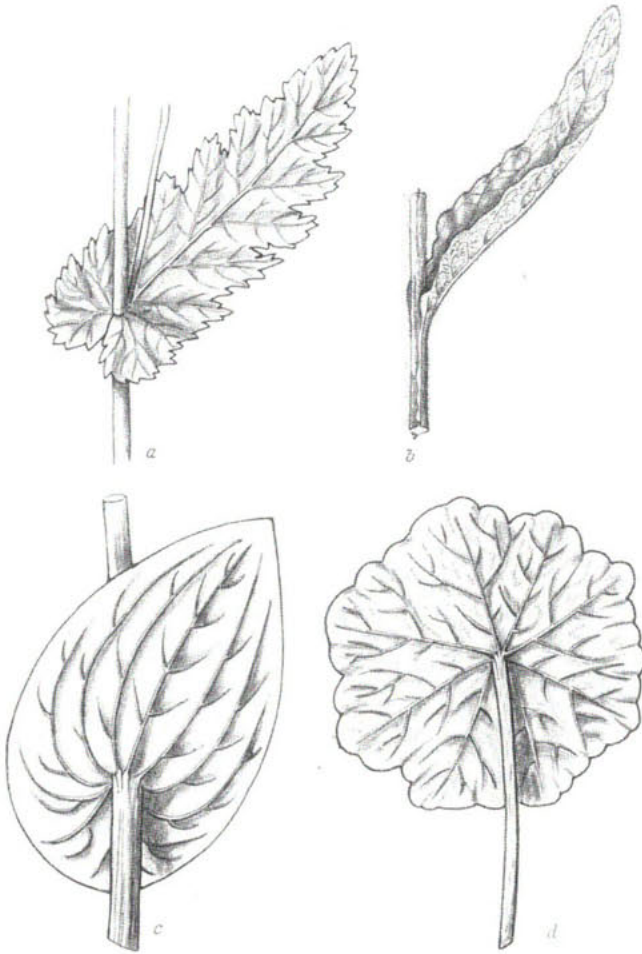


Abb. 49. a Stengelumfassendes Blatt; b am Stengel herablaufendes Blatt; c durchwachsenes Blatt; d schildförmiges Blatt

von einer $\pm$ senkrecht zum Blattstiel verlaufenden Linie des Spreitengrundes ausgehen.

Hinsichtlich der Ausbildung und Ansatzstelle der Blattstiele gibt es:

Sitzende Blätter (Blattstiel fehlt). Nicht selten ist dann der Spreitengrund stengelumfassend (Abb. 49a, Schlafmohn) oder auch am Stengel herablaufend (Abb. 49b, Wallwurz), durchwachsen, wenn die Ränder des Spreitengrundes miteinander verwachsen (Abb. 49c, Hasenohr).

Gestielte Blätter. Gewöhnlich sitzt der Blattstiel am Spreitengrund, nur beim schildförmigen Blatt sitzt er in der Mitte der Spreite auf (Kapuzinerkresse, Wassernabel, Abb. 49d).

besitzt einen vergrößerten Endlappen. Streben Spreiteinschnitte dagegen einem Punkt des Spreitengrundes zu, so liegt ein fingerspaltiges Blatt vor (Geranium- und Hahnenfußarten, Abb. 48, 3).

Erreichen die Einschnitte die Mittelrippe des Blattes, so entsteht ein zusammengesetztes Blatt. Je nach Art der Gliederung der Blattspreite in mehrere selbständige Teile unterscheidet man das paarig (Abb. 48, 4, Platterbse) und unpaarig (Süßholz, Abb. 48, 5) gefiederte, sowie das unterbrochen gefiederte Blatt (Abb. 48, 6, Kartoffel). Sind die Fiederblättchen selbst wieder gefiedert, so entstehen die zwei- bis mehrfach gefiederten Blätter (Abb. 48, 7, Umbelliferen).

Wie aus dem fiederteiligen Blatt durch Verlängerung der Einschnitte das gefiederte Blatt, so entsteht aus dem fingerspaltigen das handförmige Blatt: 3-zählig (Abb. 48, 8a) beim Klee, 5-zählig (Abb. 48, 8b) bei Fingerkräutern, 7-zählig bei der Roßkastanie.

Abb. 48, 9 zeigt das fußförmige Blatt der Nießwurz, an dem die Teilblättchen nicht von einem Punkt, sondern