

Institut für Botanik und Biodiversitätsforschung,
Fakultät für Lebenswissenschaften, Universität Wien,
Rennweg 14, A-1030 Wien (<http://www.botanik.univie.ac.at/>)

Skriptum für

Diversität und Organisation der Pflanzen, Algen und Pilze (LV-Nr. 300 153, VU = 2 Lehreinheiten/“Stunden“)

HINWEISE ZUM ZEICHNEN

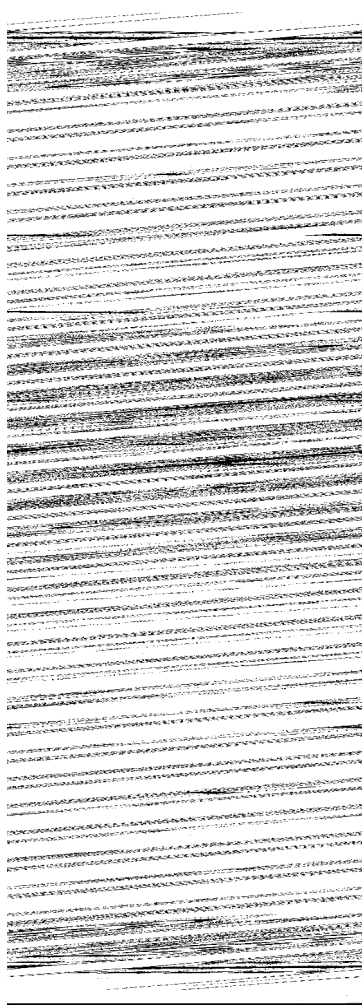
- ▶ Zeichenblatt beschriften: Objekt-Name, verwandtschaftliche Stellung (Klasse, Abteilung u.ä.)
- ▶ Nicht mehrere Untersuchungsobjekte auf ein Blatt zeichnen.
- ▶ Zuerst beobachten und verstehen, dann zeichnen.
- ▶ Besser zu groß als zu klein zeichnen!
- ▶ Einzelne Zeichnungen mit Titel versehen, z. B. *Längsschnitt durch Samenanlage, Thallusquerschnitt mit Oogonien*
- ▶ Mit einer Übersichts-Zeichnung oder –Skizze beginnen, dann erst Details mit stärkerer Vergrößerung herauszeichnen.
- ▶ Bei vielzelligen Objekten, bzw. bei Geweben ist es nicht notwendig, alle Zellen einzeln nachzuzeichnen! Eventuell Detailvergrößerungen genauer durchzeichnen.
- ▶ Linien nur dort zeichnen, wo wirklich welche zu sehen sind!
- ▶ Ganz wichtig ist eine umfassende und deutliche Beschriftung. Beschriftungspfeile genau setzen, nicht überkreuzen. Auch Anmerkungen zu wichtigen Details, die nicht auf der Zeichnung zu sehen sind, können gemacht werden.



DIE EUKARYOTEN-ZELLE

Die pflanzliche und pilzliche Eukaryoten-Zelle ist im allgemeinen wie folgt aufgebaut (vereinfachte Darstellung für die Kurszwecke; detailliertere Angaben siehe in *Strasburger Lehrbuch der Botanik*, 36. Aufl., pp. 45-113 (2008):

1. Die **Zellwand** umschließt den lebenden Zellkörper (= Protoplast). Sie besteht bei den meisten Pflanzen aus Zellulose (zumindest als Hauptkomponente), bei den Pilzen hingegen gewöhnlich aus Chitin (wie bei den Insekten). Bei Zellen im Gewebeverband existieren Perforationen (Plasmodesmen), die einen Protoplastenverband ermöglichen.
2. Der **Protoplast** wird außen von einer Doppelmembran (**Plasmalemma**) umhüllt, die selektiv Ionen und Moleküle permeieren läßt. Im Zentrum des Protoplasten befindet sich gewöhnlich eine **Vakuole** (gelegentlich mehrere), die vom **Tonoplasten** (= Vakuolenmembran) umhüllt wird. In ihr werden Speicher-, Abfall-, Farb- und Giftstoffe abgelagert.
3. Die viskose bis gallertige Grundmasse des Protoplasten ist das **Cytoplasma**. Es ist der Ort vieler Stoffwechselreaktionen und wird lokal durch das **Cytoskelett** (aus Mikrotubuli und Mikrofilamenten) verfestigt.



4. Im Cytoplasma befinden sich die **Zellorganellen**: Zellkern, Plastiden, Mitochondrien, Ribosomen, Endoplasmatisches Reticulum etc. Zellkern, Plastiden und Mitochondrien sind von Doppelmembranen umgeben.

5. Der **Zellkern** ist der Sitz der Erbinformation (Genom), die in den **Chromosomen** lokalisiert ist. Diese liegen im Arbeitskern gewöhnlich entspiralisiert vor (vgl. aber Euglenophyta!) und sind deshalb lichtmikroskopisch nicht sichtbar. Erst bei der Zellteilung werden die Chromosomen kondensiert. (Details dazu siehe Kurstag „Reproduktion“).

6. Die **Plastiden** besitzen im Inneren Membranen und Membranzisternen, an und in denen die Photosynthesepigmente lokalisiert sind. Plastiden besitzen ein eigenes, vom Kern unabhängiges Genom.

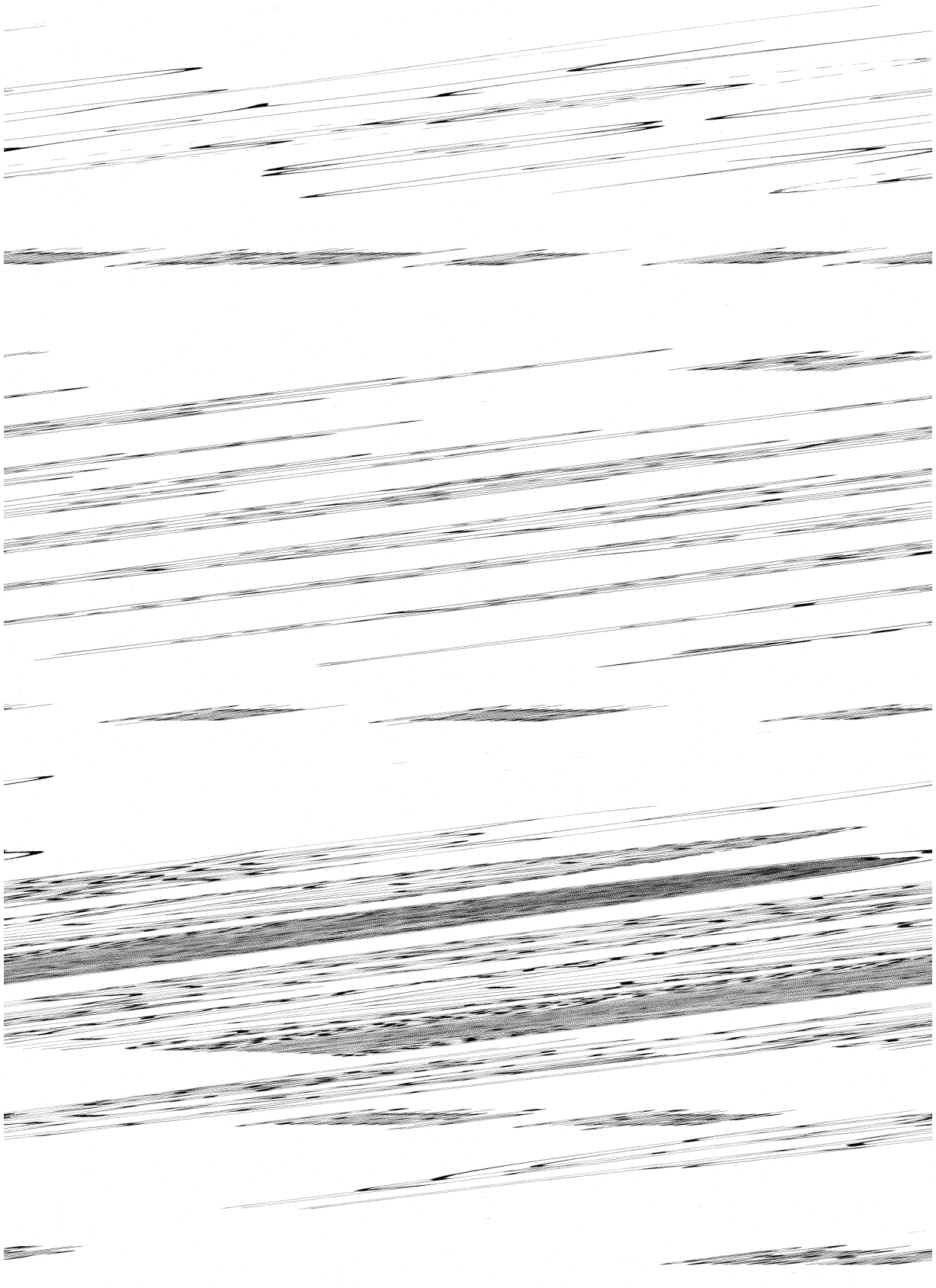
7. Die **Mitochondrien** sind der Ort der Zellatmung, die entsprechenden Enzyme sitzen in der inneren Hüllmembran, die durch Einfaltungen (Cristae) vergrößert ist. Auch Mitochondrien besitzen ihr eigenes, vom Kern unabhängiges Genom.

Abb. links: Die Pflanzenzelle im Lichtmikroskop. Schema einer Zelle aus dem Assimilationsparenchym eines Laubblattes: W = Zellwand; C = Cytoplasma; V = Vakuole, von Plasmasträngen (= CS) durchzogen; N = Zellkern mit Kernhülle (= KH), Chromatin (= Chr) und Nukleolen (= No); M = Mitochondrien; O = Oleosomen (Lipidtropfen); P = Plastiden (Chloroplasten).

Organisationsstufen der Algen

Algen besitzen durchwegs einen Thallus, zeigen also keine Gliederung in Stängel, Blätter und Wurzeln wie das für Kormophyten (Sprosspflanzen) charakteristisch ist. Man unterscheidet folgende Stufen der aufsteigenden Organisation:

- 1 Monadale Stufe: mit Geißeln versehene Einzeller; meist besitzen sie kontraktile Vakuolen und einen Augenfleck; nach der Zellteilung können sie zu mehr- bis vielzelligen Kolonien zusammenbleiben.
- 2 Amöboide (= rhizopodiale) Stufe: zellwandlose, amoeboiden Einzelzellen (Protoplasten); feste Nahrungspartikel werden mit Hilfe von Pseudopodien („Scheinfüssen“) aufgenommen.
- 3 Capsale Stufe: Einzeller, die (nach Zellteilung) in gemeinsamer Gallerte eingebettet bleiben und so Coenobien bilden. Geißeln fehlen oder sind stark reduziert, die Zellwand ist dünn oder fehlend.
- 4 Coccale Stufe: von einer festen Zellwand umgebene, unbewegliche Einzeller; sie können sich auch zu Coenobien oder Aggregationsverbänden (Zusammenlagerung) zusammenschließen.
- 5 Trichale Stufe: einkernige Zellen bilden einfache, unverzweigte oder verzweigte Zellfäden, die interkalar (= durch Zellteilung innerhalb des Fadens) oder mit einer Scheitelzelle wachsen (also nur am Fadenende).
- 6 Siphonale Stufe: vielkerniger, nicht durch Zellwände unterteilter Fadenthallus (Einzelzelle); kann makroskopische Ausmaße erreichen.
- 7 Siphonocladale Stufe: die Zellen eines Thallus enthalten jeweils mehrere Zellkerne (entspricht also einem zusammengesetzten siphonalen Thallus).
- 8 Hohlthallus: bei manchen Rotalgen sind die Thallusfäden dreidimensional baumartig verzweigt und die Wände der Endzellen verkleben, dadurch entsteht ein Gesamthallus mit einem zentralen Faden, mit Seitenfäden und dazwischen befindlichen Hohlräumen.
- 9 Filz- und Flechtthallus („Flechtgewebe“): hier sind die Thallusfäden miteinander verflochten und manchmal zusätzlich auch noch verklebt und verwachsen, wodurch ein gewebeähnliches Aussehen zustande kommt (bei Rotalgen).
- 10 Gewebethallus: Differenzierung des vielzelligen Vegetationskörpers in Bereiche mit unterschiedlichen Funktionen, z. B. Rhizoide zur Anheftung, ± blattartige Abschnitte zur Assimilation etc. (bei Braun- und Grünalgen).



Begriffserläuterungen

Kernphasenwechsel:

zyklische Abfolge von Kernphasen, verbunden mit Syngamie (Gametenverschmelzung) und Meiose.

Kernphasen: haploide Phase (n , Haplophase); dikaryotische Phase ($n+n$, eingeschobene Phase zwischen Plasmogamie und Karyogamie. Dikaryophase); diploide Phase ($2n$, Diplophase).

zygotischer Kernphasenwechsel: mitotische Zellteilungen nur in der Haplophase, Meiose erfolgt vor der Keimung der Zygote: H a p l o n t e n

intermediärer Kernphasenwechsel: mitotische Zellteilungen sowohl in der Diplo- wie in der Haplophase;

Diplohaplonten bzw. Haplodiplonten: Zygote keimt unter mitotischen Zellteilungen.

Dikaryohaplonten bzw. Haplodikaryonten: Mitotische Zellteilungen auch in der Dikaryophase, also zwischen Plasmogamie und Karyogamie

gametischer Kernphasenwechsel: mitotische Zellteilungen nur in der Diplophase; Meiose unmittelbar vor der Gametenbildung: D i p l o n t e n .

Generationswechsel:

vegetative und sexuelle Fortpflanzung sind auf \pm selbstständige Abschnitte (Generationen) des Lebenszyklus aufgeteilt.

Generation: Eine Generation beginnt mit einem bestimmten Keimtyp (Keimzelle, -körper) und schließt nach einer Folge von mitotischen Teilungen mit einem anderen Keimtyp ab. (Keime allein, z.B. Zygoten bilden noch keine Generation).

gametenbildende Generation: **Gametophyt**

sporenbildende Generation: **Sporophyt**

Zweigliedriger Generationswechsel: Abfolge von Gametophyt und Sporophyt

Dreigliedriger Generationswechsel: selten,

z.B.: Rotalgen: Gametophyt, Karposporophyt, Tetrasporophyt

z.B.: Rostpilze: Gametophyt, Aecidiosporophyt, Teleutosporophyt

Haplobiontischer Generationswechsel: versch. Generationen sind auf einem Individuum zusammengefaßt (z.B. Moose)

Diplobiontischer Generationswechsel: Generationen bilden selbstständige Individuen

isomorpher Generationswechsel: Generationen sind sich äußerlich ähnlich

heteromorpher Generationswechsel: Generationen sind deutlich verschiedenartig gestaltet

Heterophasischer Generationswechsel (antithetischer G.W.): mitotische Zellteilungen in den verschiedenen Generationen gehören zugleich verschiedenen Kernphasen an. Der Generationswechsel ist also mit einem Kernphasenwechsel gekoppelt.

Homophasischer Generationswechsel: Der Generationswechsel ist nicht mit einem Wechsel der Kernphase gekoppelt, z.B. Rotalgen: Karposporophyt \rightarrow Tetrasporophyt.

Sekundär homophasischer Generationswechsel: Fortpflanzung ohne Meiose und Syngamie, also ohne Kernphasenwechsel; z.B. bei apogamen (apomiktischen) Angiospermen

Diplonten und Haplonten (siehe oben) haben keinen Generationswechsel, da entweder die haplophasische oder die diplophasische Generation fehlt.

Themen: **Pilze: Oomycota (Eipilze), Zygomycota (Jochpilze), Ascomycota (Schlauchpilze).**

PILZE (MYCOTA)

Sammelbegriff für niedere (thallophytische), heterotrophe Eukaryota mit einzelliger oder trichaler Organisation. Keine monophyletische Gruppe, polyphyletisch aus verschiedenen Protistengruppen entstanden.

Thallus: Bei primitiven Sippen einzellig, zellwandlos, z.T. begeißelt; meist fadenförmig = **trichal** (siphonal oder septiert, Querwände aber stets mit Porus); einzelner Faden = **Hyphe**. Niemals echte Gewebe bildend!

Gesamtheit der Hyphen des veg. Thallus: = **Myzel(ium)**.

Kompaktes Hyphengeflecht (z. B. Fruchtkörper höherer Pilze): = **Plectenchym**.

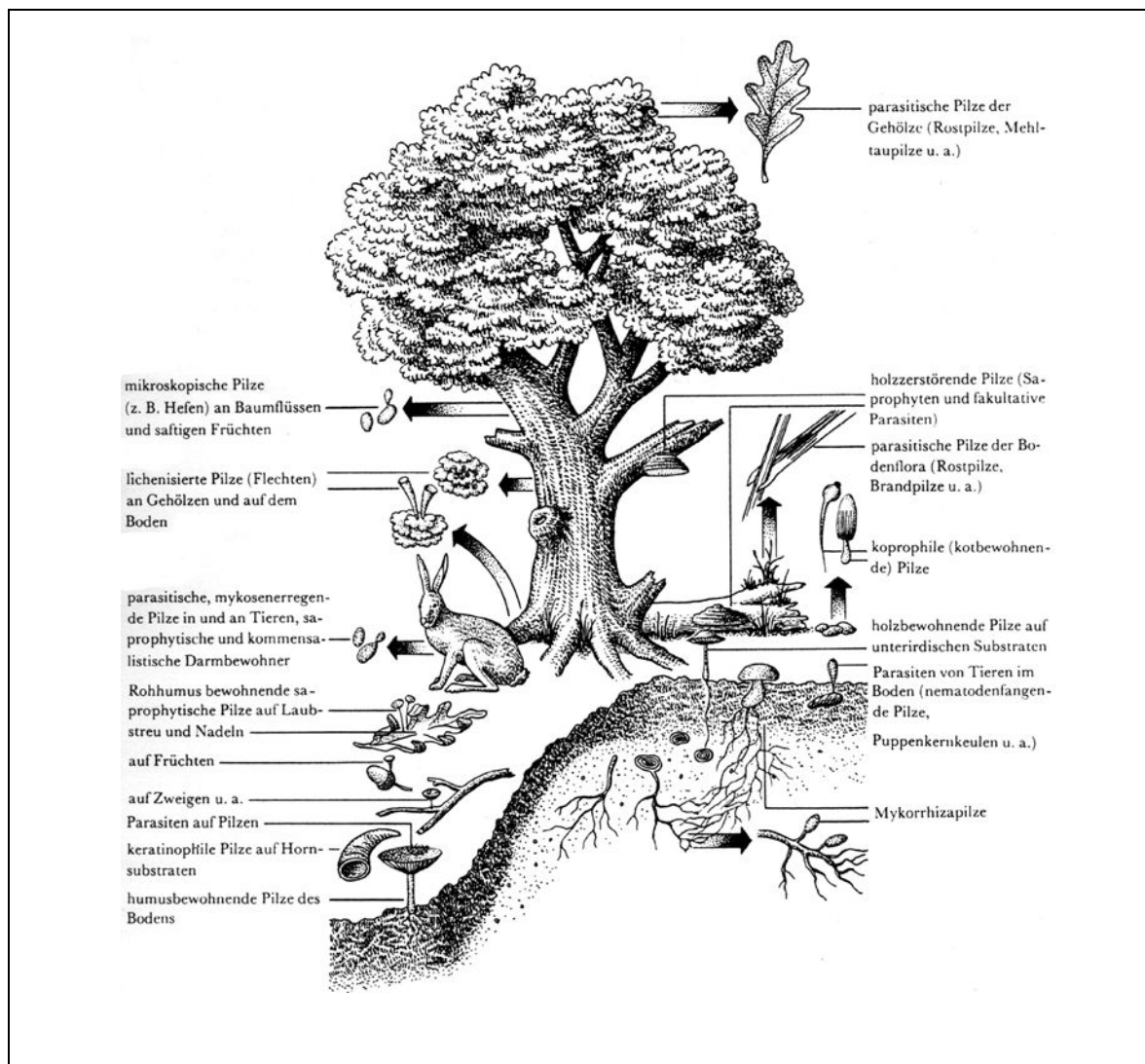
Verhärtetes, ± dichtes Myzel (Dauer-, Überwinterungsform): = **Sklerotium**.

Zellbau: Zellwand aus **Chitin** (nur bei Oomycota aus Zellulose).

Keine Chromatophoren bzw. Chlorophyll.

Speicherstoffe: Glycogen, Fette (nie echte Stärke!).

Ökologie: Ursprüngliche Sippen **aquatisch** (= wasserlebend), sonst **terrestrisch** (= landlebend).



Ökologische Nischen der Pilze im Ökosystem „Wald“

Ernährungsformen:

1. Saprotrophie

Ernährung durch Abbau von toter organischer Substanz. Saprotrophe Pilze leben überall und können je nach Substrat in ökologischen Gruppen zusammengefaßt werden; am wichtigsten sind:

- a. Holzbewohner
- b. Bodenbewohner
- c. Laubstreubesiedler

Daneben gibt es noch eine Reihe spezifischer Substrate, die darauf spezialisierte Pilze beherbergen, z. B. Feuerstellen, Exkreme, usw.

Saprotrophe Pilze leben also sowohl im Boden als auch im Holz auf ganz unterschiedlichen Substraten und mit unterschiedlicher Substratspezifität. Pilze sind die wichtigsten Holzabbauer und Humusbildner. Abgebaut werden fast alle Substanzen: Zellulose, Hemizellulose, Zucker, Kohlenwasserstoffe, Lignin, Keratin, Eiweiß, Aminosäuren, Öl, Benzin, Teer u. a.

Es gibt zwei wichtige Typen des Holzabbaus:

- Weißfäule

Abbau von Zellulose und Lignin. Endprodukt hell faserig. Häufigster Typ, z. B. *Fomes fomentarius* (=Zunderschwamm).

- Braunfäule

Die Enzyme für den Ligninabbau fehlen, es wird nur Zellulose abgebaut. Endprodukt rotbraun und würfelig. Seltener, z. B. *Serpula lacrymans* (=Hausschwamm).

Bei der Besiedlung von Holz kommt es zu typischen Sukzessionen nach dem Zersetzungsgrad. Die Pilze schotten sich gegenseitig durch Grenzschichten, die Demarkationsschichten, ab.

2. Biotrophie

Biotrophe (= parasitische) Pilze beziehen Nährstoffe von lebenden Organismen. Von Pilzen parasitiert werden fast alle Organismengruppen; je nach Wirt kann man Phyto-, Zoo-, Myko-, Flechten-, Algenparasiten unterscheiden. Nach dem Befallsort unterscheidet man Ekto- und Endoparasiten.

Arten des Parasitismus:

a. Fakultative Parasiten: können auch saprotroph leben und sind nicht zwingend auf einen lebenden Wirt angewiesen. Spezialisierung an den Wirt in der Regel gering; viele Arten sind Schwächeparasiten (=Perthophyten): Pilze, die durch eigene Stoffwechselprodukte lebendes Gewebe abtöten und dieses dann besiedeln.

b. Obligate Parasiten: sind zwingend auf einen lebenden Wirt angewiesen und können oft ohne Wirt nicht kultiviert werden, z. B. Rostpilze (*Uredinales*), Echte Mehltaupilze (*Erysiphales*), Falsche Mehltaupilze (*Peronosporales*). Wirt wird meist nicht abgetötet, sondern möglichst lange am Leben erhalten. In der Regel Vorhandensein von spezifischen morphologischen Strukturen zum Stoffaustausch (Haustorien = Hyphen, die in die lebenden Zellen getrieben werden).

3. Symbiosen

Zusammenleben zweier (oder mehrerer) Organismen zu gegenseitigem Nutzen.

Es gibt pilzliche Symbiosen mit Pflanzen und mit Tieren. Am wichtigsten ist die Mykorrhiza (ca. 90 % aller Landpflanzen davon betroffen!).

Mykorrhiza: symbiontische Vergesellschaftung zwischen einem Pilz und den Wurzeln einer Pflanze. 90% aller Landpflanzen können zumindest fakultativ Mykorrhiza ausbilden! Mykorrhiza besonders wichtig in nährstoffarmen und klimatisch extremen Standorten!

Vorteile für die Pflanze:

- Erhöhte Wasseraufnahme durch Oberflächenvergrößerung - Pilz übernimmt Wurzelfunktionen!
- Erhöhte Nährstoffaufnahme (gesteigerte Phosphat-, N-, K-Aufnahme)
- Erhöhung des Stoffwechsels (Nettophotosynthese, Trockengewichtsproduktion, CO₂-Assimilation).
- Mechanischer Schutz vor Verletzungen (nur bei Ektomykorrhiza).
- Fraßschutz (nur bei Ektomykorrhiza).
- Schutz vor wurzelpathogenen Pilzen (nur bei Ektomykorrhiza).

Weiters kommt es zu Nährstoff- und Wassertransfer zwischen verschiedenen Pflanzen über die verbundenen Myzelien. Es ist quasi der ganze Boden vernetzt!

Vorteile für Pilz:

- erhält ca. 10 % einfacher Kohlenhydrate von der Pflanze.
- erhält Vitamine.
- erhält Wachstumsfaktoren (M-Faktor).

Es gibt 2 wichtige Mykorrhizatyphen:

a. Ektomykorrhiza

bei nur 3 % aller Samenpflanzen, typische Mykorrhiza unserer Waldbäume, ca. 5000 Pilzarten (vor allem Basidiomyceten; wenige Ascomyceten).

Ausbildung eines Hyphenmantels um die Wurzel und des Hartigschen Netzes zwischen den Zellen der Wurzelrinde (zum Stoffaustausch zwischen Pilzhyphen und Wurzelrindenzellen). Ersetzt Wurzelhaare (werden nicht ausgebildet!), Wachstum verdickter Kurzwurzeln. Da die Feinwurzeln ständig absterben und neu gebildet werden, wachsen auch ständig neue Mykorrhizen. Es gibt eine charakteristische Sukzession der Pilze.

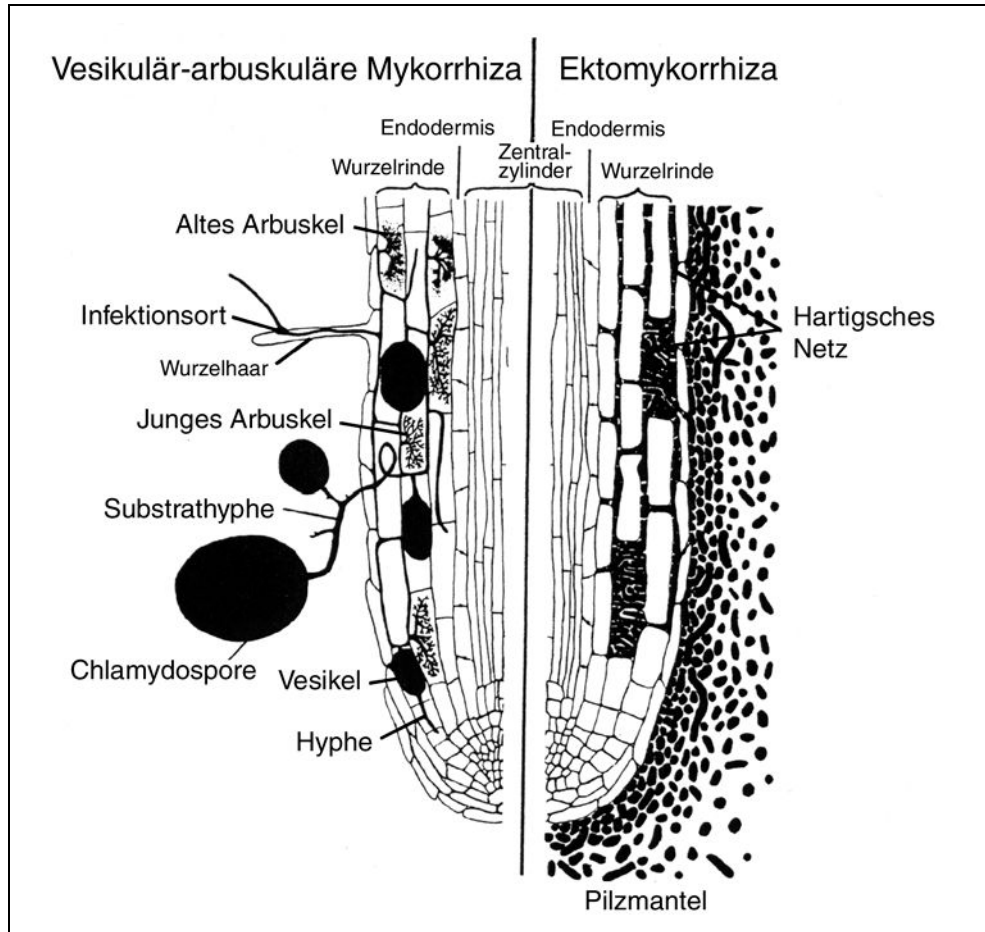
Rückgang der Mykorrhizapilze durch:

- Falsche Forstwirtschaft (Monokulturen, Kahlschläge).
- überhöhten Wildbestand (Verbiß anspruchsvoller Bäume)
- Hochwasser, Dürre, extreme Bodentemperaturen
- Bodenverdichtung durch Schwerfahrzeuge und Ausflügler
- Entlaubung
- atmosphärischen Schadstoffeintrag (Photooxidantien, Saurer Regen, anthropogener Stickstoffeintrag)
- Fraßschäden (z. B. Nematoden)
- Pestizide
- reduzierte Photosynthese der Bäume (z. B. Ozon?)

b. Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza (VAM):

häufigster Typ. Bei Moosen, Farnen, Gymnospermen und den meisten krautigen und holzigen Angiospermen; ca. 300000 Landpflanzenarten können VAM ausbilden! Pilzpartner: Zygomycetes (Jochpilze); bilden keine großen Fruchtkörper aus; es sind insgesamt nur ca. 200 Pilzarten beteiligt!

Pflanzenwurzel bleibt morphologisch unverändert; Pilz wächst in die Interzellularen und bildet in den Wurzelzellen verzweigte Haustorien (Arbuskel) und kleine Bläschen (Vesikel).



Vergleich von Vesikulär-arbuskulärer Mykorrhiza und Ektomykorrhiza

Symbiosen mit Tieren:

Gallmücken, Schildläuse, Holzwespen, Ambrosiakäfer, Termiten, Blattschneiderameisen, Schaumzikaden.

Mycetome: Anhangsorgane am Darm der Insekten mit Pilzen.

Fortpflanzung:

Sexuell: "Hauptfruchtform" (= HFF, Teleomorphe): Bildung von Meiosporangien und Meiosporen (als Endosporen) nach Plasmogamie, Karyogamie und Meiose. Progression hinsichtlich des Befruchtungsmodus:

Isogamie: gleiche, begeißelte Gameten.

Anisogamie: ungleiche, begeißelte Gameten.

Oogamie: Eizelle + Spermium.

Oogametangiogamie: Eizelle und männl. Kern.

Gametangiogamie: Gametangien kopulieren.

Somatogamie: Kopulation nicht speziell differenzierter Hyphenzellen.

Asexuell: "Nebenfruchtform" (= NFF, Anamorphe):

A) Endosporen (entstehen endogen in Sporocysten; = Sporocystosporen)

a) Zoosporen (= Planosporen): begeißelt (1 oder 2 Geißeln)

b) Aplanosporen: unbegeißelt, unbeweglich (passive Ausbreitung)

B) Exosporen = Konidien (entstehen exogen durch Abschnürung von den Hyphen)

C) Zerfall von Hyphen in Stücke oder in Einzelzellen. Weiters Sklerotien, Soredien, Isidien, Bulbillen.

Oft überwiegt die HFF (z. B. bei den Homobasidiomycetidae) oder die NFF (z. B. bei den Eurotiales). NFF und HFF derselben Sippe (zusammen = Holomorphe) sind zuweilen für verschiedene Taxa gehalten worden und daher unabhängig voneinander benannt worden, z. B.: *Eurotium* (HFF) = *Aspergillus* (NFF). Wenn die HFF völlig verschwindet und sich der Pilz nur noch durch die NFF fortpflanzt, ist eine taxonomische Einordnung in das natürliche System rein morphologisch oft nicht möglich: Fungi imperfecti = Deuteromycetes (die meisten imperfekten Pilze sind wahrscheinlich Ascomycetes). Molekulare Vergleiche haben jedoch viel zur Klärung beigetragen.

Abteilung **OOMYCOTA**

Klasse **Oomycetes (Eipilze)**

Charakteristik:

- Thallus bei primitiven Sippen einzellig-nackt, sonst **trichal-siphonal** (unseptierte Hyphen).
- Zellwand aus **Zellulose**.
- **Diplonten**, Meiose in den Gametangien.
- HFF: Oogametangiogamie.
- NFF: **Zoosporen**, mit heterokonter Begeißelung; bei höher evoluierten Formen **Konidien**.

Die Oomycota haben sich unabhängig von den Echten Pilzen (Eumycota) entwickelt und sind mit den heterokonten Algen nächst verwandt!

Vorkommen: Sapro- und biotroph im Wasser und terrestrisch. Wichtige Pflanzenschädlinge!

Fortpflanzung:

HFF: Oogametangiogamie (weibl. Gametangium = Oogon, enthält mehrere oder in abgeleiteten Fällen nur 1 Eizelle; männl. Gametangium ohne individualisierte Spermien, gesamter Plasmahalt mit vielen Kernen wird über Kopulationsschläuche in das Oogon übertragen).

NFF: a) Bei den **wasserlebenden** Formen (Saprolegniales) Zoosporen (Planosporen) mit heterokonter Begeißelung (kürzere, nach vorn gerichtete Flimmergeißel und längere, glatte, nach hinten gerichtete Schleppgeißel); Bildung in Zoosporocysten. Bei der ursprünglichen Gattung *Saprolegnia* folgen 2 Zoosporengenerationen aufeinander (**Diplanetic**), bei den übrigen Gattungen Reduktion einer und schließlich beider Zoosporengenerationen. Endstufe: Aus der Sporocyste keimen Hyphen.

b) Bei den **terrestrisch-biotrophen** werden von den Hyphen Sporocysten oder Konidien abgeschnürt und durch den Wind ausgebreitet. Je eine Konidie ist einer Zoosporocyste homolog.

Wichtige Progressionen:

wasserlebend → landlebend

Ausbreitung durch Wasser → durch Wind

Zurücktreten der HFF zugunsten der NFF

saprotroph → parasitisch (obligat biotroph)

mehrere → 1 Eizelle pro Oogon

Diasporen der NFF: Zoosporen → Konidien

Ordnung **Saprolegniales**

Meist aquatische Saprotrophe.

UNTERSUCHUNGSOBJEKT: *Saprolegnia* sp.

Saprolegnia lebt parasitisch auf geschwächten Fischen. *Achlya* ist hingegen ein aquatischer Pilz, der pflanzliches Substrat abbaut. Kultur auf Maiskörnern. In den Übungen wird fixiertes Material verwendet.

Fortpflanzung:

HFF: Oogametangiogamie: Oogon(ium) (= weibl. Gametangium) mit distinkten Eizellen, männl. Gametangien ohne individualisierte Gameten.

Oogonien: an Hyphenenden oder kurzen Seitenästen, ± kugelig, durch Querwand von der Traghyphie abgegliedert. Darin Meiose und Bildung der Eizellen.

Männl. Gametangium: verbreitertes, fingerförmig verzweigtes und durch eine Querwand von der Traghyphie abgegliedertes Gebilde, das sich handschuhartig über das Oogon legt. Die nach Ablauf der Meiose haploiden Kerne verbleiben im plasmatischen Verband (keine Spermien!) und gelangen über Kopulationsschläuche in das Oogon und jeder in 1 Eizelle.

Die Zygoten werden zu Dauersporen ("Oosporen"). Sie keimen bei günstigen Bedingungen zu einem diploid-vielkernigen Keimschlauch aus, der dann eine Keim(zoo)sporocyste bildet. Aus den Zoosporen geht das diploide Myzel hervor.

NFF: a) Chlamydosporenbildung (Abgliederung von Hyphenfragmenten).

b) Zoosporen mit Diplanetie: **nur bei *Saprolegnia***. Hier bilden die Oosporen Hyphen mit Zoosporocysten, die apikal begeißelten primären Zoosporen werden freigesetzt, encystieren sich und entlassen in der Folge die sekundären, seitlich begeißelten Zoosporen. Erst letztere wachsen zu Pflanzen aus die wieder Gametangien bilden können.

[Die Gattung *Achlya* ist dadurch charakterisiert, daß die aus der Zoosporocyste austretenden primären Zoosporen sich an der Spitze (Öffnung) der Sporocyste festsetzen und sich sofort encystieren.

Erst die aus den primären Cysten schlüpfende 2. Zoosporengeneration stellt ein Schwärmstadium dar. Die sekundären Zoosporen setzen sich nach einiger Zeit fest und encystieren sich. Aus den sek. Cysten gehen dann die Keimhyphen hervor. Daher keine Diplanetie bei *Achlya*.]

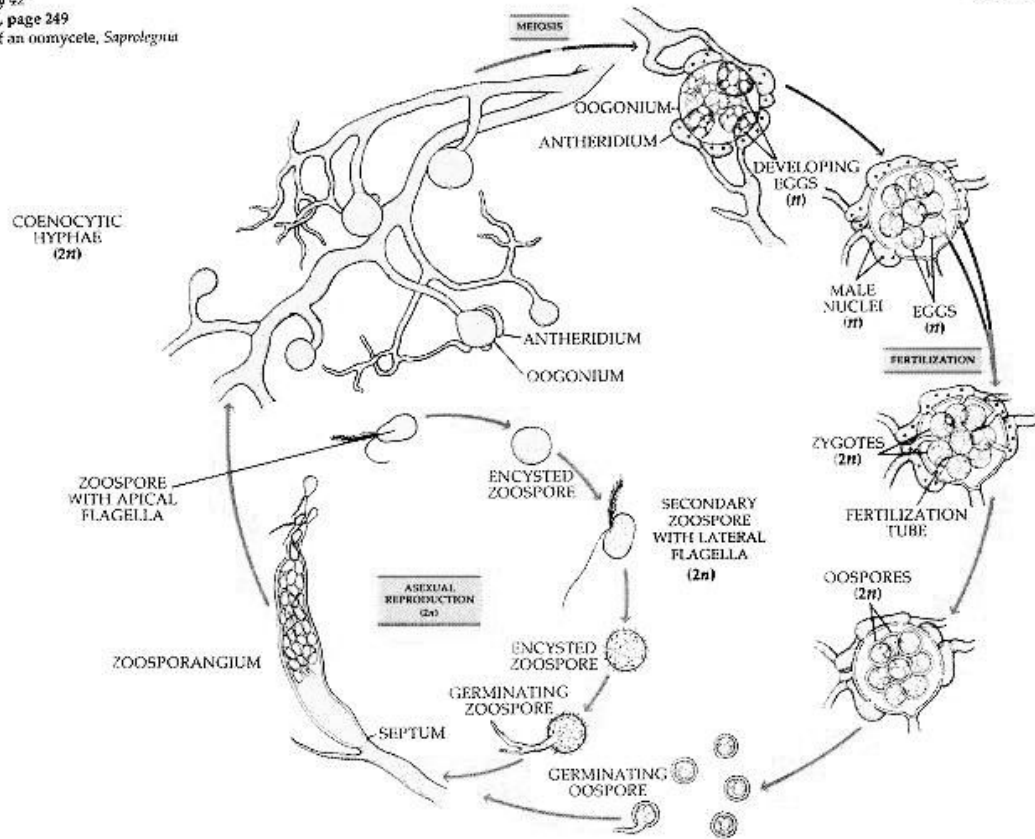
Zoosporocysten werden z.T. hintereinander oder in sympodialer Verkettung gebildet.]

Beobachtung im Mikroskop bei *Saprolegnia*: Hyphen; Oogonien + männl. Gametangien; Zoosporocysten.

From the transparencies to accompany Peter H. Raven, Ray F. Evert, and Susan E. Eichhorn, *Biology of Plants*, 5th edition. Worth Publishers, New York, 1992. Reproduced with permission.

Transparency 42
Figure 13-5, page 249
Life cycle of an oomycete, *Saprolegnia*

Copyright © 1992 by Worth Publishers, Inc.



Saprogales. Entwicklungszyklus von *Saprolegnia*.

Ordnung Peronosporales (Falsche Mehltapilze)

Hauptsächlich Parasiten auf Gefäßpflanzen, also Verursacher von Pflanzenkrankheiten.

Thallus: Die siphonalen Hyphen wachsen interzellulär und treiben intrazelluläre Haustorien in die Zellen des Wirtsgewebes.

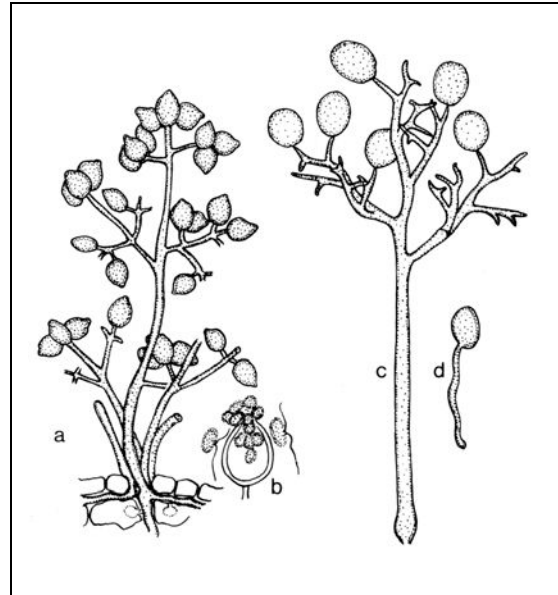
Fortpflanzung:

HFF: Oogametangiogamie. Oogonien (mit meist nur 1 Eizelle) im Inneren der Wirtspflanze. Bei den ursprünglichen Sippen werden bei der Keimung der Zygote noch Keimschlauch und Keimsporocyste gebildet, bei den abgeleiteten keimt die Zygote direkt zum neuen Myzel aus.

NFF: Tritt in den Vordergrund: Sporocysten oder Konidien. Primitivere Sippen bilden Sporocysten mit Zoosporen (allerdings keine Diplanetie!), die den Wirt über die Spaltöffnungen infizieren (*Plasmopara viticola*). Bei *Phytophthora infestans* (Erreger der Kartoffelkrautfäule) je nach Wetterbedingungen alternativ Keimung mit Zoosporen oder Hyphen. Bei *Peronospora* keimen die Sporocysten obligat mit Hyphen und bilden somit direkt das neue Myzel (sie stellen also echte Konidien dar!).

Konidien/Sporocysten entstehen zum Teil einzeln an bäumchenartig verzweigten Konidien-/Sporangien-trägern (*Plasmopara*, *Peronospora*) oder werden hintereinander in kettenförmiger Anordnung abgeschnürt (*Albugo candida*).

Enthält viele wirtschaftlich wichtige Phytoparasiten; z. B. *Phytophthora infestans* (Kartoffelkrautfäule), *Plasmopara viticola* (Falscher Mehltau des Weines), *Plasmopara halstedii* (Falscher Mehltau der Sonnenblume), *Peronospora tabacina* (Blauschimmel des Tabaks).



a, b *Plasmopara viticola*. a Sporocysten-träger, b Sporocysten mit ausschließenden Zoosporen. c, d *Peronospora ranunculi*. c Konidien-träger, d keimende Konidie

Abteilung **EUMYCOTA (ECHTE PILZE)**

Unterabteilung **MASTIGOMYCOTINA (= FÄHIGKEIT ZUR SCHWÄRMERBILDUNG)**

Klasse **Chytridiomycetes = Urpilze - nicht behandelt**

Im Wasser oder parasitisch in Zellen Höherer Pflanzen lebende Pilze mit ursprünglicher Organisation (z. T. noch einzellige Flagellaten).

Wichtiger Vertreter: *Synchytrium endobioticum* (Kartoffelkrebs).

Unterabteilung **AMASTIGOMYCOTINA (KEINE SCHWÄRMER)**

Überklasse **Zygomycia (= Zygomycota, = Zygomycetes + Trichomycetes)**

Klasse **Zygomycetes**

Landlebende, oft Schimmelrasen bildende Eumycota. Saprophyten oder Parasiten.

Hyphen in der Regel siphonal, Zellwand aus Chitin. Keine beweglichen Stadien, vegetativ Aplanosporen, sexuell Sporocystosporen.

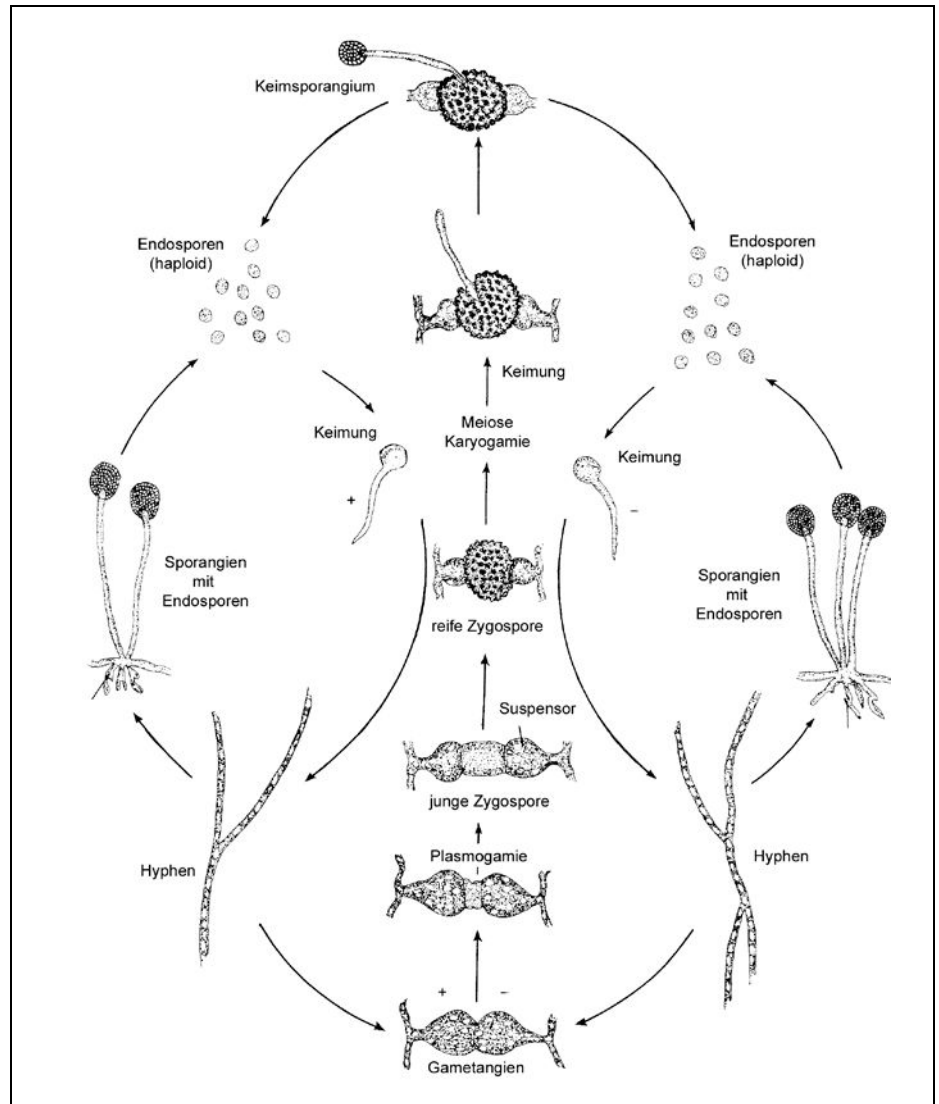
HFF: Gametangiogamie. Nach der Verschmelzung der Gametangien entsteht eine vielkernige Zygospore mit vielen diploiden Kernen und dicker, skulpturierter Wand. Die Kerne degenerieren bis auf einen. Die Zygospore keimt unter Meiose aus (Keimschlauch) und bildet sofort Keimsporocysten, aus denen haploide Endosporen hervorgehen.

NFF: Gestielte Sporocysten mit (tw. mehrkernigen) Endosporen (z. B. *Mucor*, *Rhizopus*); seltener Konidien.

UNTERSUCHUNGS- OBJEKT:

Rhizopus (Dauerpräparat)

Beobachtungen: Schimmelrasen mit Sporocysten mikroskopisch in unterschiedlichen Entwicklungsstadien; Gametangien und Zygosporen.



Entwicklungszyklus von *Rhizopus stolonifer*.

Überklasse **Dicaryomycia**

Klasse **Ascomycetes**

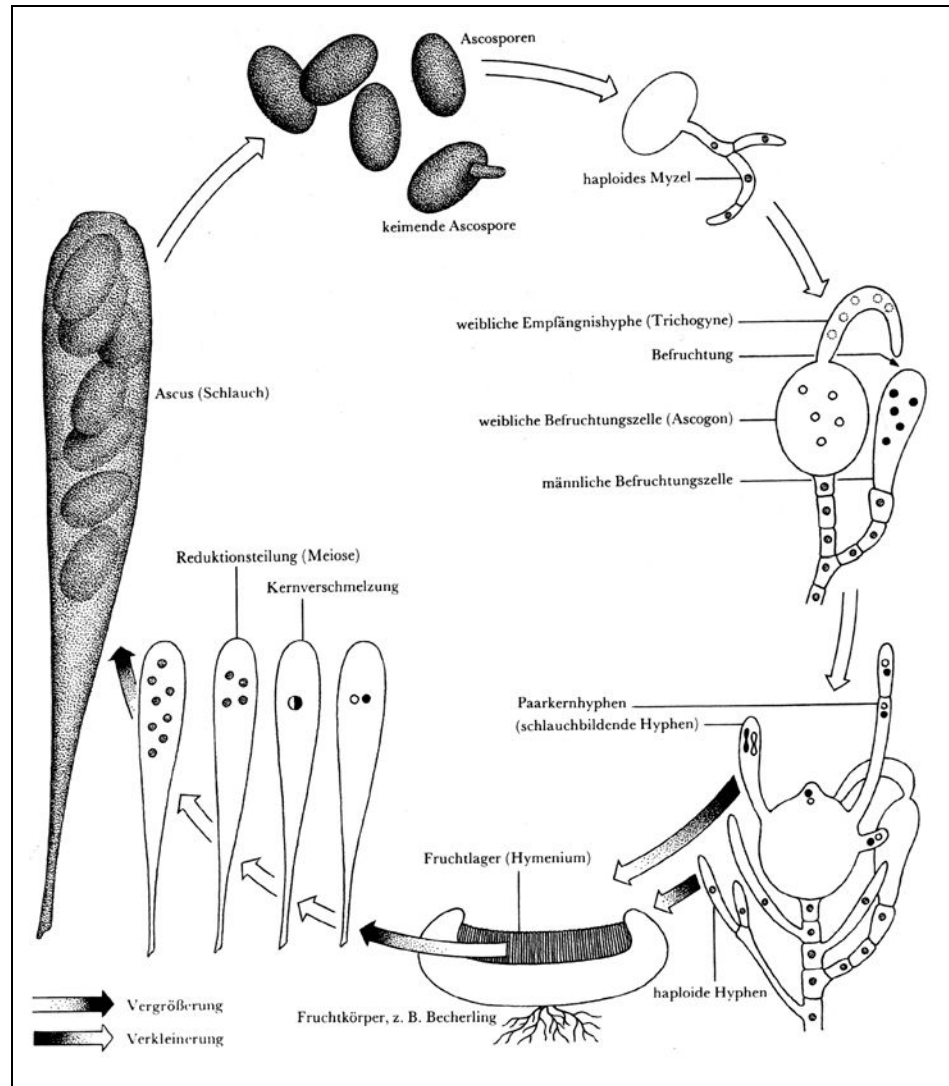
Äußerst mannigfaltige und hauptsächlich terrestrisch lebende Pilzgruppen. Benannt nach dem Ascus (Schlauch) = Meiosporocyste, die oft langgestreckt-schlauchförmig ist und vielfach die Ascosporen in einer Reihe liegend enthält.

Charakteristik:

Thallus: Einzellig (Hefen) oder **trichal** (=fädig), z. T. Plectenchyme und Pseudoparenchyme. Hyphen septiert, Septen mit einfachem Porus (vgl. dagegen Basidiomycetes), Zellen einkernig (monokaryotisch) bzw. nach Plasmogamie zweikernig (dikaryotisch). Zellwand zweischichtig. Haplonten (Hefen) oder Haplo-Dikaryonten.

Saprophyten, Parasiten, Symbionten (z. B. Pezizales wichtige Mycorrhizapilze).

HFF: Meist Gametangiogamie (nur Plasmogamie!), dikaryotische Phase (Dikaryon), Endzellen der dikaryotischen Hyphen werden zu Ascus, in denen Karyogamie und Meiose mit nachfolgender Sporenbildung (eventuell 1 bis mehrere Mitosen) stattfinden. Nur bei den Hefen wird sofort nach Verschmelzung der als Gametangien fungierenden Zellen der Ascus gebildet (kein Dikaryon). Bei höherentwickelten



Entwicklungsschema (HFF) von *Ascobolus* sp. (Pezizales).

Formen Bildung von \pm komplexen Fruchtkörpern (Ascocarpe) in Form von Kleisto-, Peri- oder Apothecien (s. unten).

Hakenbildung (vgl. Abb. auf der nächsten Seite): Die Spitze der dikaryotischen Hyphe biegt sich zu einem Haken. Die zwei Kerne teilen sich synchron nahe der Spitze und je ein + und – Tochterkern bleibt in der Scheitelzelle. Je ein Septum trennt die Scheitelzelle, die zum Ascus wird, vom Hakenrest mit einem Kern bzw. von der vormals dikaryotischen Hyphe mit dem zweiten Kern. Der Hakenrest fusioniert mit der Zelle von der die Teilung ausging wodurch diese wieder dikaryotisch wird.

NFF: Konidien (in der monokaryotischen Phase), bei den höheren Formen tritt die NFF zurück bzw. entfällt ganz.

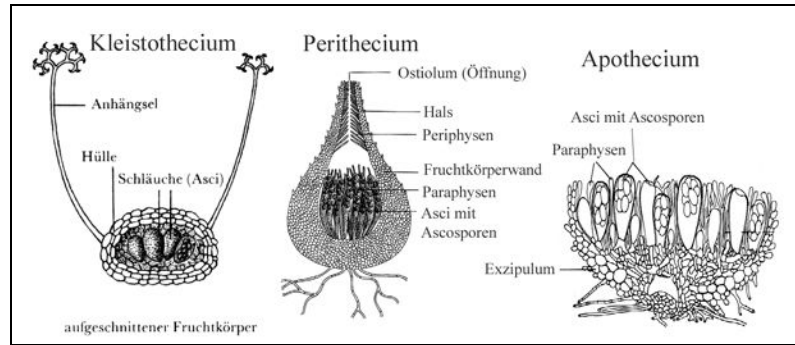
Der Befruchtungsmodus ist oft stark abgewandelt (Somatogamie, Autogamie, Apomixis, Parthenogamie).

Die Ascus treten im Fruchtkörper vielfach - zusammen mit sterilen Paraphysen - zu einer Fruchtschicht (**Hymenium**) zusammen. Die Zahl der Ascosporen beträgt meist 8, kann aber auch darunter oder darüber liegen; auch können die Ascosporen 2- oder mehrzellig sein.

Einige

Fruchtkörpertypen:

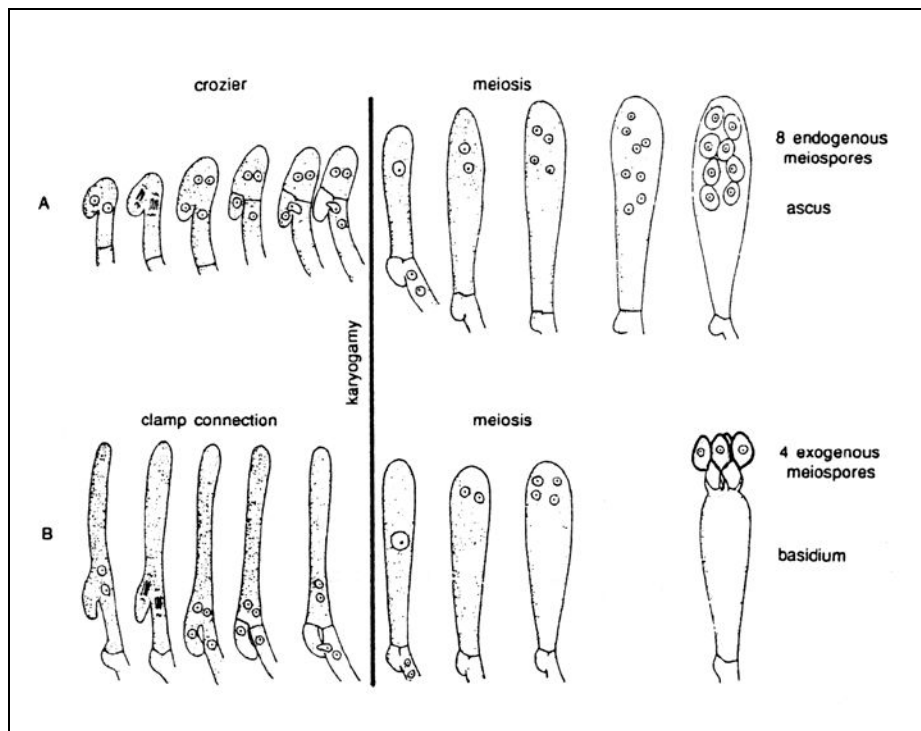
Kleistothecium: ± kugelig, geschlossen (keine präformierte Öffnung). Asci liegen darin ± ungeordnet (kein Hymenium). Ascosporen werden durch Zerfall der Fruchtkörper frei. Meist unter 1 mm groß.



Perithecium: krugförmig, mit Porus (Ostiolum), Asci bilden Hymenium; z.T. Ausschleudermechanismus (z. B. *Claviceps*: zahlreiche Perithezien in Sammelfruchtkörper vereinigt).

Apothecium: schüsselförmig, Hymenium liegt offen zutage, oft (z. B. *Pezizales*) mehrere cm im Querschnitt.

Der Bau der Asci ist sehr verschiedenartig (mit oder ohne präformierter Öffnung, Wand ein- oder zweischichtig, Öffnung mit oder ohne Deckel, diverse Ausschleudermechanismen) und liefert systematisch wichtige Merkmale.



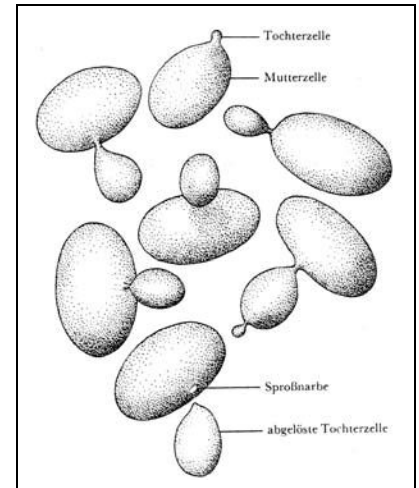
Vergleich von **A** Ascomycetes and **B** Basidiomycetes [vgl. nächsten Kurs!]. Links Haken- bzw. Schnallenbildung, rechts Entwicklung eines Ascus bzw. einer Basidie.

Unterklasse Endomycetidae

Hefepilze und Verwandte. Kein Dikaryon; Stark reduzierter Thallus als Anpassung an nährstoffreiche flüssige Substrate; meist Sproßmyzel: Zellvermehrung durch Zellsprossung (Knospung), seltener trichal. Ascosporen werden nicht ausgeschleudert. Saprotroph (im Blutungssaft von Holzpflanzen, in Nektar, in Früchten).

Ordnung Endomycetales

Saccharomyces ellipsoideus (Weinhefe), *S. cerevisiae* (Bier- und Bäckerhefe), verursachen alkoholische Gärung, Verwendung in der Broterzeugung. *S. cerevisiae*: wichtiger molekularbiologischer Modellorganismus (Genom bereits vollständig sequenziert!)



Sprossende Hefezellen (*S. cerevisiae*)

Unterklasse Ascomycetidae

Ordnung Eurotiales

Saprotrophe Schimmelpilze, Frk. (HFF): Kleistothecien, Öffnung durch Zerfall. NFF: Konidien.

Ordnung Erysiphales

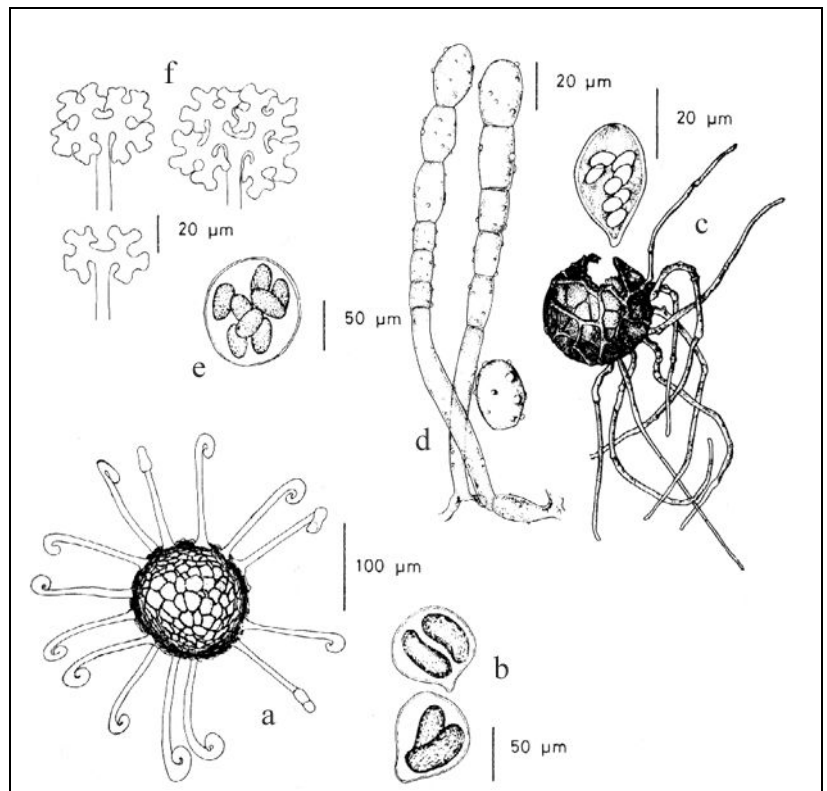
Echte Mehltaue. Obligate Ektoparasiten auf vielen Pflanzenarten. Nährstoffversorgung durch Haustorien in die Epidermiszellen der Pflanzen. Frk. (HHF): mikroskopisch kleine rundliche Kleistothecien, mit einem oder mehreren Ascis, Öffnung durch Aufplatzen +/- entlang eines präformierten Ringes. NFF: Konidienketten.

UNTERSUCHUNGSOBJEKTE:

Erysiphe graminis (Gräser- oder Getreidemehltau)

Dauerpräparate der NFF: oberflächliche Myzelrasen mit Konidienketten: verdickte Fußzellen tragen die Konidienmutterzellen, die gegen das Ende zu dicker werdende Konidienketten abschnüren.

Peziza sp. (siehe Pezizales nächste Seite:



Erysiphales. a, b *Uncinula*; a Kleistothecien, b Ascis. c, d *Sphaerotheca*; c Kleistothecium mit ausgetretenem Ascus, d Konidienträger mit Konidienkette. e, f *Podosphaera*; e Ascus, f Endverzweigungen der Anhängselhyphen.

Querschnitt durch Apothecium

Ordnung **Sphaeriales**

Holzbewohnende Saprophyten und Parasiten. Asci in krugförmigen Perithechien, oft zusammenge- lagert und in sterile Polster (Stromata) eingesenkt.

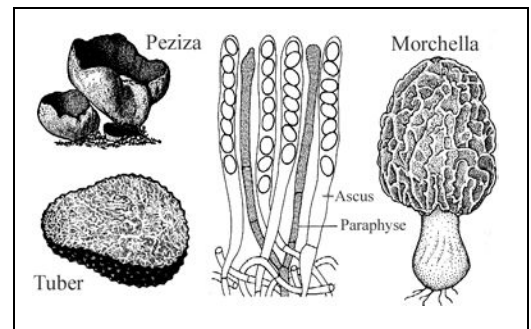
Ordnung **Pezizales** (Becherlinge und Verwandte)

Sehr mannigfaltige Gruppe. Aktive Sporenausschleuderung. Frk.: Apothecium und davon abzulei- tende Formen, häufig makroskopische Dimensionen erreichend und eßbar. Aus mono- und dikaryotischen Hyphen aufgebaut. Hymenium palisadenförmig, aus Asci und sterilen Paraphysen.

Peziza (Becherling): Schlüsselartige, eßbare Frk.

Morchella (Morchel): Frk. in Hut und Stiel gegliedert, der ganze Frk. entspricht einem Apothecium; der Hutteil ist wabenartig gegliedert (Oberflächenver- größerung des Hymeniums). Z. B. *Morchella esculenta*.

Tuber (Trüffel): Knollig, unterirdisch (geokarp)! Entspricht einem kompliziert gegliederten und sekundär geschlossenen Apothecium (= Tuberothecium). Fruchtkörper verfaulen im Boden oder werden von Tieren gefressen, wodurch die Ascosporen frei bzw. verbreitet werden. Z. B. *Tuber aestivum*.



Fruchtkörper der Pezizales

Themen: **Basidiomycetes (Ständerpilze); Großpilze = "Schwammerl"**.

Klasse **Basidiomycetes (Ständerpilze)**

Sehr mannigfaltige Gruppe terrestrischer Saprophyten, Parasiten und Symbionten (Ektomykorrhiza!). Benannt nach dem charakteristischen Meiosporangium, der **Basidie** (Sporenständer, daher der eher unglückliche deutsche Name der Gruppe: Ständerpilze). Die Basidie ist dem Ascus der Ascomyceten homolog.

Charakteristik:

Thallus: Die aus der Basidiospore keimenden monokaryotischen Hyphen fusionieren sehr bald (Somatogamie), und es entsteht ein **mehrfähriges, dikaryotisches Mycel**. Dieses besitzt meist Querwände mit einer komplizierten, tonnenförmigen Durchbrechung (Doliporus), die beiderseits von einer Kappe (Parenthosom = Bildung des ER) bedeckt wird. Zellwand mehrschichtig.

Zellteilung in den Hyphen bei vielen Basidiomyceten unter **Schnallenbildung** (vgl. Abb. in den Arbeitsblättern für den letzten Kurs!). Sie ist der Hakenbildung der Ascomyceten homolog, erfolgt aber bei den Basidiomyceten meist bei jeder Zellteilung des Dikaryons (Schnallenmycel). Durch die Schnallenbildung wird sichergestellt, daß jede Zelle zwei genetisch verschiedene Kerne erhält und daß diese verschiedenen Kerne bis in die Basidie weitergegeben werden. Bei vielen Gruppen ist jedoch die Schnallenbildung verlorengegangen (Vorhandensein bzw. Fehlen von Schnallen ist ein systematisch wichtiges Merkmal).

Fruchtkörper = Basidiokarp. Sofern Fruchtkörper gebildet werden (Homobasidiomyceten, Auriculariales, Tremellales), gehen sie stets aus dem Dikaryon hervor. Ihre oberflächlichen Plectenchym-schichten, die die Fruchtschicht (=Hymenium; besteht aus Basidien + meist Paraphysen + z.T. Cystiden) tragen, nennt man den Hymenophor. Dieser ist zur Vergrößerung der Hymeniumfläche

oft kompliziert strukturiert (Poren, Röhren, Stacheln, Leisten, Lamellen etc.). Bezüglich Fruchtkörperformen vgl. unten.

Basidie (vgl. Abb. in den Arbeitsblättern für die Ascomyceten!): Meiosporocyste, in der nach Karyogamie und Meiose meist 4 Sporen gebildet werden, die auf fingerartigen Fortsätzen (Sterigmen) exponiert und abgeschleudert werden. Die Wand der Basidiosporen besteht daher aus der Basidien-(Sterigmen)wand (= äußere Schicht) und der eigentlichen Sporenwand (innere Schichten). Die Abschleuderung wird durch ein Flüssigkeitströpfchen bewirkt, das sich an der Sterigmenspitze (zwischen Sterigmen- und Sporenwand) ansammelt.

Unterklasse Heterobasidiomycetidae

Basidien meist durch Quer- und Längswände septiert. Basidien entwickeln sich meist aus Probasidien (siehe unten). Querwände der Hyphen mit einfachen Poren oder Doliporen mit unperforiertem Parenthosom. Fruchtkörper fehlen meist. Pflanzenparasiten und Saprophyten. Basidiosporen keimen mit Sekundärsporen.

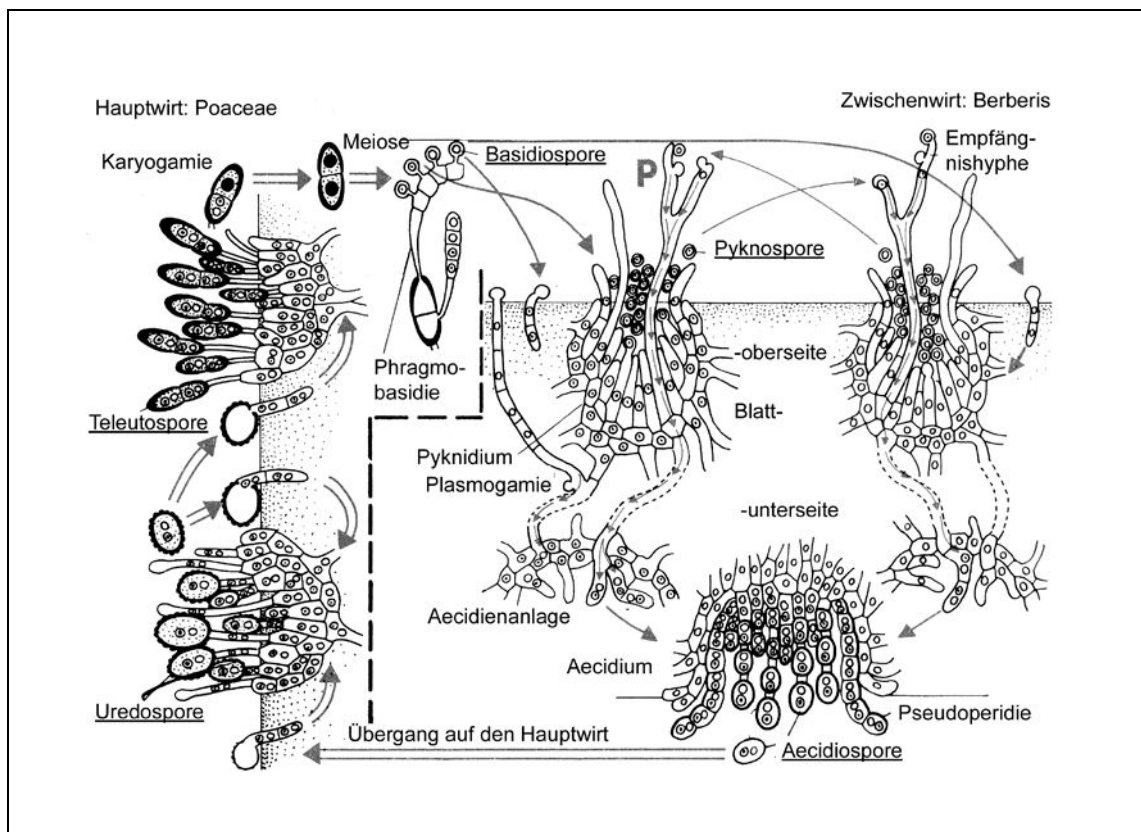
Ordnung Uredinales (Rostpilze)

Parasiten auf Gefäßpflanzen. Meist komplizierte Entwicklungszyklen mit mehreren Sporenarten (Basidio-, Pykno-, Aecidio-, Uredo-, Teleutosporen) und Wirtswechsel (Zwischen- und Endwirt).

UNTERSUCHUNGSOBJEKTE:

Puccinia graminis (Schwarzrost des Getreides) auf *Berberis vulgaris* / Gräsern (bes. Kulturgetreide) [oder

Uromyces pisi s.l. (Erbsenrost) auf *Euphorbia* spp. (Habitusveränderung!) / Fabaceae.]



Entwicklungszyklus eines Rostpilzes anhand von *Puccinia graminis*. Erläuterungen im Text.

Basidiosporen gelangen auf *Berberis*-Blätter (1. Wirt = Zwischenwirt) und bilden ein monokaryotisches Mycel (sie wachsen interzellulär, Ausbeutung der Zellen mittels Haustorien). Dieses Mycel bildet gleichzeitig:

- 1) durch Hyphenverdichtung an der Blattober- und -unterseite krugförmige Pyknidien (Spermogonien), in denen Pyknosporen (Spermatien = männl. Gameten) entstehen. Die Pyknidien sondern Nektar ab, wodurch Fliegen angelockt werden, die die Pyknosporen verbreiten.
- 2) ausschließlich nahe der Blattunterseite Aecidienanlagen. Sie fungieren als weibl. Gametangien. Aus den Aecidienanlagen entstehen nach Plasmogamie die dikaryotischen Aecidien.

Die Plasmogamie kann auf zweierlei Weise erfolgen:

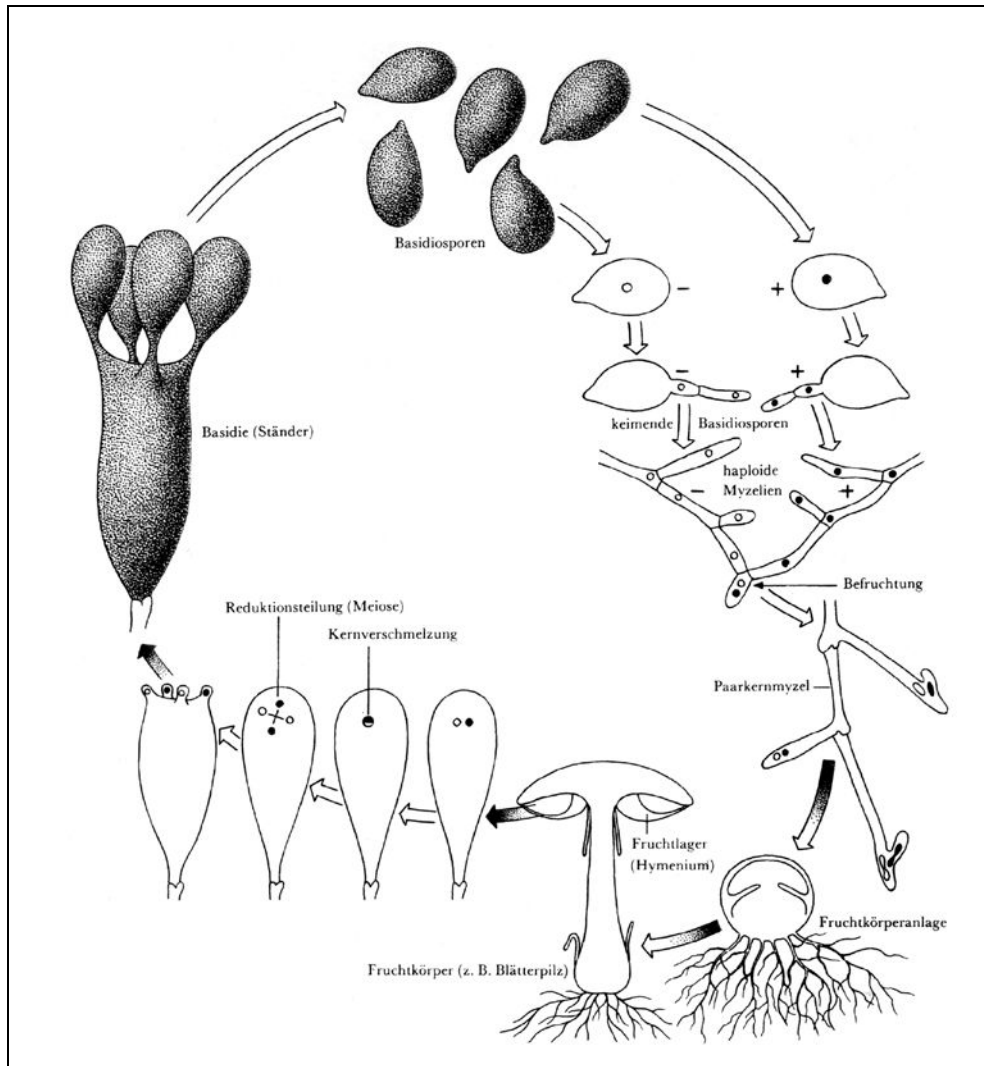
- a) Durch Somatogamie zwischen Hyphen verschiedenen Kreuzungstyps, wofür Voraussetzung ist, daß im selben Wirts-Blatt ein zweites Mycel von komplementärem Kreuzungstyp vorhanden ist.
- b) Durch Gameto-Gametangiogamie: Die Aecidienanlage bildet Empfängnishyphen aus, die die Pyknidien durchwachsen, aus diesen schließlich weit herausragen und Pyknosporen auffangen. Der Kern der Pyknospore durchwandert die Empfängnishyphe bis zur Aecidienanlage. Das Dikaryon bildet nun das Aecidium (= Aecidiosporenlager) mit den zweikernigen Aecidiosporen.

Die Aecidiosporen werden nun auf den 2. Wirt (Hauptwirt: z. B. Getreide) verbreitet und bilden dort wieder ein dikaryotisches Mycel, das zunächst Lager von Uredosporen (Sommersporen) produziert. Die die Wirtsepidermis durchbrechenden Lager sind makroskopisch als rostbraune Striche an Getreidehalmen zu erkennen.

Die zweikernigen Uredosporen sind Konidien und dienen der Sekundärinfektion des Getreides. Im Herbst werden dann vom selben Mycel Lager mit Teleutosporen (ebenfalls Konidien) gebildet. Diese sind dickwandig und zweizellig (und jede Zelle zweikernig). Lager: schwarze Striche. Im Frühjahr keimen die beiden Zellen (Probasidien) der Teleutosporen aus und bilden nach Karyogamie und Meiose je eine querseptierte Phragmobasidie mit 4 Basidiosporen.

Beobachtungen: Dauerpräparat mit Pyknidien und Aecidien mit Details.

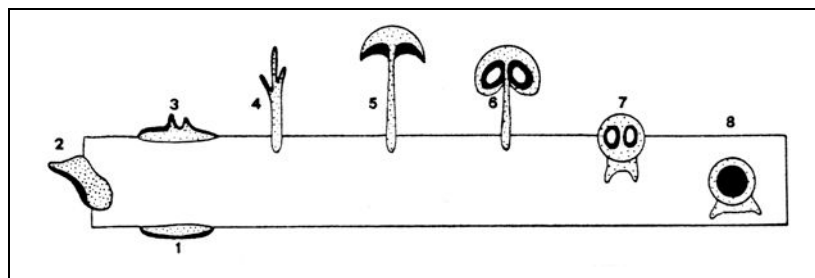
Unterklasse Homobasidiomycetidae



Entwicklungszyklus eines Homobasidiomyzeten anhand eines Blätterpilzes.

Basidien stets ungeteilt. Querwände der Hyphen stets mit Doliporus, Parenthosom siebartig perforiert. Fruchtkörper z.T. erhebliche Dimensionen erreichend ("Schwammerl"). Terrestrische Saprophyten und Parasiten; viele Mycorrhizabildner. Basidiosporen keimen stets mit Hyphen.

Wichtige Fruchtkörperformen:



Basidiomycetes. Einige Fruchtkörperformen: 1 krustenförmig, 2 krustig-konsolid, 3 krustig-stachelig, 4 keulig, 5 gestielt-hutförmig, 6 secotioid, 6 secotioid, 7-8 gastroid; das Hymenium ist dick schwarz gezeichnet.

- krustenförmig; häufig auf der Unterseite von am Boden liegenden Ästen
- krustig-konsolid
- krustig-stachelig
- keulig, koralloid
- gestielt-hutförmig (Hutpilz): Hymenium auf der Hutunterseite
- secotioid ≈ gestielter Bauchpilz
- gastroid (Bauchpilz): Hymenium im Fruchtkörperinneren

Die Entwicklung von einfachen zu komplizierten Fruchtkörpern hat sich in vielen Gruppen parallel vollzogen, sodaß es nicht möglich ist, natürliche Gruppen aufgrund der Fruchtkörper zu konstituieren. So haben sich z. B. hutförmige und gastroide Fruchtkörper sowie Lamellen- und Röhrenhymenophore in mehreren Verwandtschaftsgruppen parallel herausgebildet (d. h.: trotz Ähnlichkeit keine Verwandtschaft!), andererseits finden sich innerhalb einer einzigen Verwandtschaftsgruppe verschiedene Fruchtkörpertypen nebeneinander (Verwandtschaft trotz Unähnlichkeit!). Als wichtige verwandtschaftsindizierende Merkmale werden heute vor allem anatomische Strukturen (Sporenoberfläche, Aufbau der Trama und des Hymeniums) und chemische Charakteristika angesehen.

Da die Basidiosporen nicht weit abgeschossen werden können (einige μm), müssen die Sporen nach unten in den Luftzug fallen; deshalb ist die Fruchtschicht am Fruchtkörper NIE oben, sondern unten (selten seitlich)! Evolutiv sind bei den Fruchtkörpern 2 wichtige Strategien erkennbar, die anhand von Merkmalsprogressionen verfolgbar sind: 1. Abheben vom Substrat, um die Sporen in den Luftzug zu verfrachten (Vergrößerung des Ausbreitungsradius!); z. B. durch Stielbildung, Ausbildung der Fruchtkörper auf stehenden Baumstämmen. 2. Vergrößerung der sporenbildenden Oberfläche - wird entweder durch starke Verzweigung der Fruchtkörper (Korallen) oder durch die Ausbildung der Fruchtschicht auf Stacheln, Poren, Röhren oder Lamellen bewerkstelligt.

Wichtige Großpilzfruchtkörper:

- 1) **Schichtpilz**: Fruchtkörper einfach, dünnfleischig, das Substrat als Kruste überziehend
- 2) **Koralle**: Baumförmige Verzweigung des Fruchtkörpers zur Oberflächenvergrößerung. Sporen werden auf der gesamten Fruchtkörperoberfläche gebildet.
- 3) **Porling**: Fruchtkörper in der Regel konsolig (selten als Hutpilz), hart, zähfleischig, relativ langlebig (je nach Art von mehrere Wochen bis zu vielen Jahren!); Fruchtschicht als Poren (nicht vom Fruchtkörper ablösbar!) ausgebildet.
- 4) **Hutpilz**: Fruchtkörper in Hut und Stiel gegliedert; zusätzlich kann eine Reihe von Merkmalen ausgebildet sein, die für die Bestimmung sehr wichtig sind; etwa Vorhandensein eines Ringes am Stiel, einer Scheide an der Stielbasis, von fleckenartigen Hüllresten am Hut, etc. Ausgesprochen formenreich!
 - a) **Röhrling**: Fruchtkörper weichfleischig, kurzlebig (Unterschied zu Porlingen!); Fruchtschicht als Röhren (vom Fruchtkörper leicht ablösbar!) ausgebildet.
 - b) **Lamellenpilz**: Fruchtkörper weichfleischig, kurzlebig (einige Tage); Fruchtschicht als Lamellen ausgebildet. Bei weitem wichtigster Fruchtkörpertyp.
- 5) **Bauchpilz**: Verlagerung der Fruchtschicht ins Innere des Fruchtkörpers (gastroid); die Sporen werden durch Aufreißen der Hülle des Fruchtkörpers frei; Ausbreitung der Sporen oft durch Regentropfen (Stäublinge); seltener durch Insekten (Stinkmorchel).

Wichtige Ordnungen:

Poriales: Fruchtkörper krustig (häufig auf der Unterseite von Ästen; Hymenophor bei den ursprünglichen Formen glatt, sonst meist porig) oder - durch Übergänge verbunden - konsolig-hutförmig (z. B. *Fomes fomentarius* = Zunderschwamm. Frk. mehrjährig, Porenhymenophor mehrschichtig durch jährlichen Zuwachs). Auf Holz.

Cantharellales: Fruchtkörper kurzlebig, keulig (*Clavaria* = Keulenpilz), koralloid (*Ramaria* = Korallenpilz) bis gestielt-hutförmig (*Cantharellus cibarius* = Eierschwamm: Leistenhymenophor). Meist bodenlebend.

Polyporales s. l.: Fruchtkörper konsolig-hutförmig (z. B. *Piptoporus betulinus* = Birkenporling, ähnl. wie *Fomes*, aber einjährig) oder gestielt-hutförmig (*Polyporus* = Porling). Porenhymenophor. Auf Holz.

Boletales: Frk. sehr vielgestaltig: krustig (*Serpula lacrymans* = Hausschwamm; auf morschem Holz, in Gebäuden), gestielt-hutförmig mit Lamellenhymenophor (*Paxillus* = Krempling) oder mit Röhrenhymenophor (*Boletus edulis* = Fichten-Steinpilz, *B. satanas* = Satans-Röhrling). Viele weitere Gattungen und Arten sind als Speisepilze geschätzt, z. B. Maronenröhrling, Rotkappe. Der ungenießbare Gallenröhrling ist ein bitter schmeckender Doppelgänger des Steinpilzes.

Agaricales: Fruchtkörper kurzlebig, meist gestielt-hutförmig und mit Lamellenhymenophor. Im Hymenium neben Basidien und ev. Paraphysen auch Cystiden (charakteristisch geformte bzw. vergrößerte Hyphenenden, die meist der Exkretion dienen; die Exkrete werden häufig in Form von Kristallen abgelagert). In abgeleiteten Familien auch gastroide Fruchtkörper. — Beispiele:

Amanita muscaria = Fliegenpilz; giftig.

A. phalloides = Grüner Knollenblätterpilz; tödlich giftig.

A. rubescens = Perlpilz (Speisepilz!); leicht mit dem vorherigen zu verwechseln!

Macrolepiota procera = Parasol.

Armillaria mellea = Hallimasch, auf Baumstrünken; auch parasitisch (Baum- und Holzerstörer). Junges Mycel leuchtet nachts.

Coprinus = Tintling, Hut zerfließt in wenigen Stunden zu schwarzer, die Sporen enthaltender "Tinte".

Russulales: Frk. gestielt-hutförmig, mit Lamellenhymenophor. Trama incl. Lamellen spröde und brüchig wegen des Vorhandenseins von Sphaerocysten.

Russula = Täubling, ohne Milchsaft

Lactarius = Milchling; mit Milchsaft.

Lycoperdales: Frk. gastroid. *Lycoperdon* = Flaschenbovist; *Bovista* = Bovist, Stäubling.

Sclerodermatales: Frk. gastroid, geschlossen bleibend, konvergente Ähnlichkeit zu Lycoperdales. *Scleroderma* = Kartoffelbovist, giftig.

Nidulariales: Frk. nur wenige mm groß, becherförmig. Die Sporen liegen in kugeligen Behältern (Peridiolen), die durch den Regen aus dem Becher ausgeschwemmt (*Nidularia* = Nestpilz) oder aktiv abgeschleudert werden (*Sphaerobolus* = Kanonenpilz).

Phallales: Frk. gastroid, reißt später auf.

Phallus impudicus = Stinkmorchel; die gallertige Hülle des im Boden liegenden jungen gastroiden Frk. (Hexenei) wird durch den sich innerhalb von wenigen Stunden streckenden Stiel aufgerissen; letzterer trägt am oberen hutförmigen Teil eine tropfende und stinkende Masse von Sporen (= Gleba, Ausbreitung durch Aasfliegen).

UNTERSUCHUNGSOBJEKTE:

Diverse Vertreter der oben genannten Ordnungen (**Makroskopische Analyse!**).

Beobachtungen: Fruchtkörper- und Hymenophortypen. Analysieren, zeichnen und beschriften Sie jeweils einen Porling, Bauchpilz, Röhrling, Lamellenpilz!

Agaricus brunnescens (= *bisporus*): **mikroskopische Analyse** von Trama und Hymenium mit Basidien, Paraphysen und Cystiden.

Themen: **Flechten.**

Flechten (Lichenes)

Einige Pilzgruppen leben obligatorisch mit Algen zusammen, die sie in ihren Thallus einlagern. Sie werden auch **lichenisierte Pilze** genannt. Es handelt sich um einen gemäßigten Parasitismus. Der gemeinsame (aus beiden Partnern - Pilz und Alge - gebildete) Thallus ist eine charakteristische morphologisch-physiologische Einheit, die auch als "Konsortium" bezeichnet wird.

Mycobiont (Pilzpartner): meist **Ascomycetes** (Ascolichenes, vorwiegend Vertreter der Ordnung Lecanorales), sehr selten Basidiomycetes (Basidiolichenes).

Photobiont ("Phycobiont", Algenpartner): hauptsächlich einzellige oder trichale **Chlorophyceae**, seltener **Cyanophyceae** (in einigen Fällen auch beide gleichzeitig). Die Zahl der Algen, die als Photobionten fungieren, ist verhältnismäßig gering; das bedeutet, daß eine bestimmte Alge von zahlreichen Flechtenpilzen zum Aufbau eines Thallus benützt wird.

Das Konsortium läßt sich als einseitiger Parasitismus des Pilzes auf der Alge auffassen (bei der allerdings der Wirt i. a. kleiner ist als der Parasit und in dessen Plektenchym integriert ist). Die Fortpflanzung des Mycobionten ist ungestört, die des Photobionten gestört. Der Mycobiont kann ohne seinen Algenpartner nicht leben, der Photobiont kann ohne Pilz existieren. Der Mycobiont entzieht der Alge Assimilate. Einseitiger Energiefluß der Alge zum Pilz, daher Parasitismus. Das Konsortium ist sekundär wieder autotroph geworden.

Die Ausbeutung der Alge durch den Pilz ist \pm perfekt: Bei ursprünglichen Sippen wird die Alge wenig verändert, der Pilz treibt Haustorien in die Algenzelle und tötet sie aber allmählich ab. Für höher evoluierte Formen ist eine stärkere Unterdrückung der Alge üblich, sie wird aber \pm im Interesse des Parasiten nicht abgetötet, das gegenseitige Verhältnis ist stabilisiert.

Dieser hochspezialisierte Parasitismus ermöglicht den Flechten die Besiedelung von Extrembiotopen, die sie ohne ihren eingebauten Wirt nicht bewältigen könnten und in denen sie z.T. sogar allen übrigen Organismen überlegen sind (nivale Stufe der Hochgebirge, Tundra, Wüsten, etc.), sie lassen sich daher auch als "Doppelorganismen" kennzeichnen. Sie sind z. B. extrem widerstandsfähig gegen Kälte, Trockenheit (poikilohydrisch); dabei allerdings sehr empfindlich gegen Luftverschmutzung (SO_2 u. a.; sie eignen sich daher als Bioindikatoren; viele Arten erlitten durch die Luftverschmutzung starke Arealeinengungen und sind in ihrer Existenz deshalb heute ernstlich gefährdet!). Extrem langsames Wachstum.

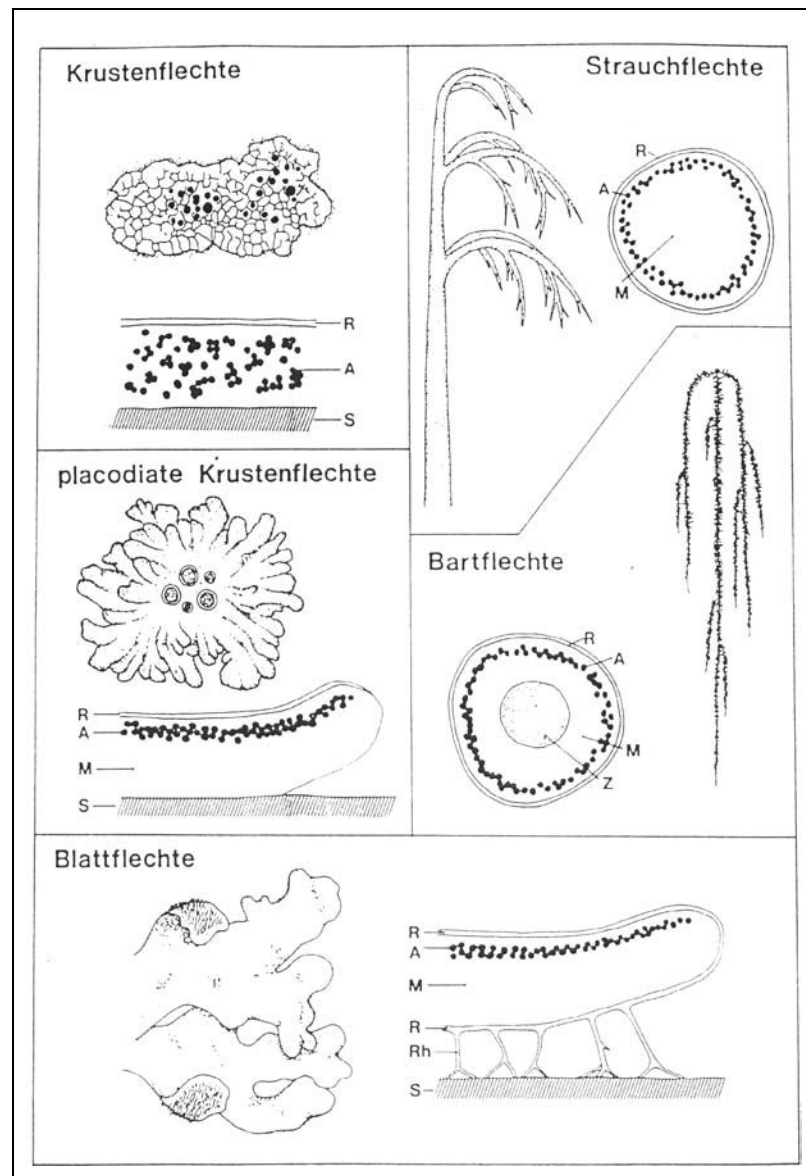
Habitus:

a) Krustenflechte: homöomerer oder heteromerer Bau (s. unten), ohne Unterrinde fest mit der Unterlage verwachsen und nicht ohne Verletzung von der Unterlage ablösbar. Besiedler besonders extremer (Pionier)Standorte, die meisten Arten Gesteinsbewohner; manche epiphytisch (Rinde von Bäumen), epiphyll (auf mehrjährigen Blättern, v. a. in den Tropen), wenige Bodenbewohner. Am unempfindlichsten gegenüber Luftverunreinigung.

b) Blatt (=Laub)flechte: mit heteromerer Schichtung in Oberrinde, Algenschicht, Marksicht und Unterrinde; Befestigung an der Unterlage oft mit Rhizinen (wurzelartige Hyphenstränge, die aber nicht der Wasserversorgung dienen!), meist ohne Verletzung von der Unterlage ablösbar. Hauptsächlich epiphytische Arten, manche Bodenbewohner. Viele Arten relativ empfindlich gegenüber Luftverunreinigung.

c) Strauchflechte: radiärer (\pm drehrunder) Thallusbau mit heteromerer Schichtung in Rinde, Algenschicht, Marksicht; strauchig-aufrechter Wuchs, raschwüchsig; meist Bodenbewohner und dann oft vegetationsbildend (z. B. arktische Flechtenheiden, -tundren), selten epiphytisch.

d) Bartflechte: radiärer Thallusbau mit heteromerer Schichtung wie Strauchflechten, aber oft mit zusätzlichem Zentralzylinder (Zugfestigkeit!); epiphytische, hängende Lebensweise in besonders luftfeuchten Wäldern; bilden dann oft meterlange Bärte zum Auskämmen der feuchten Luft; besonders empfindlich gegenüber Luftschadstoffen.



Wuchsformen von Flechten und anatomischer Bau. R Rindenschicht, A Algenschicht, M Markschrift, Z Zentralzylinder, Rh Rhizinen, S Substrat

Thallusbau:

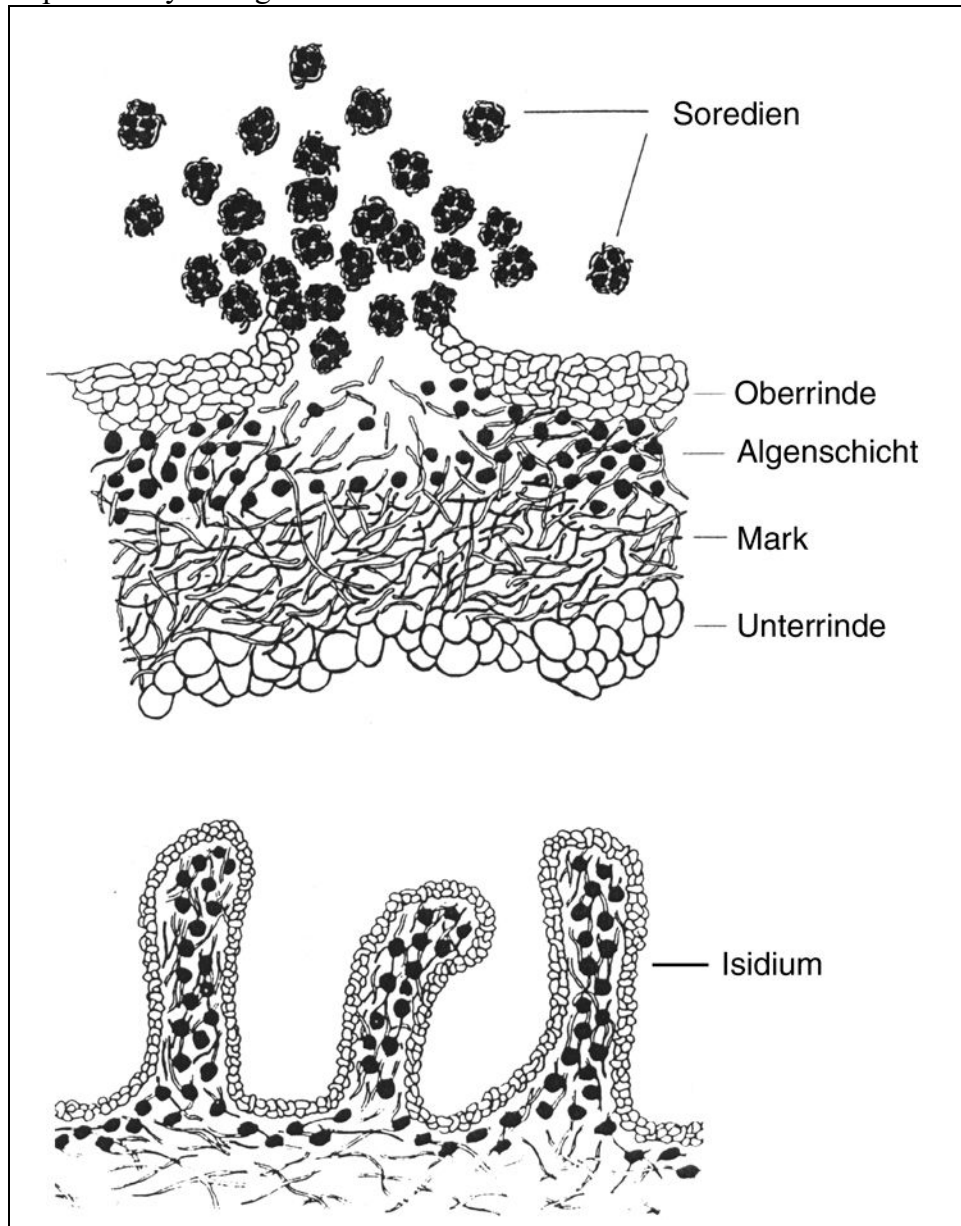
a) Hom(ö)omer: Pilzhyphen und Algenzellen am Thallusaufbau gleichmäßig beteiligt (z.B. Gallertflechten). Der Thallus ist ungeschichtet.

b) Heteromer: anatom. Differenzierung in 4 Schichten (Analogie zum Bau eines Laubblattes!).

"Flechtenstoffe": Charakteristische organische Verbindungen, die nur vom Konsortium gebildet werden können (z. B. aliphatische Säuren = Flechtensäuren, Chinone etc.). Sie werden vielfach an den Hyphen in Form von kleinen Kristallen ausgeschieden und verleihen der Flechte ihre kennzeichnende Farbe. Die ökologische Funktion der Flechtenstoffe wird als Licht- und Fraßschutz gedeutet.

Fortpflanzung:**Asexuell:**

Isidien: ± kugelige Körper von Pilzhyphen und Algen, die an der Thallusoberfläche gebildet werden, von Rindenplectenchym umgeben sind und abbrechen.



Soredien und Isidien als asexuelle Ausbreitungseinheiten bei Flechten

Soredien: veg. Vermehrungskörper, die im Inneren des Flechtenthallus gebildet werden (Hyphen umspinnen kugelige Algengruppen) und durch Aufreißen der Rinde frei werden. Die Soredienlager werden als Sorale bezeichnet. Bei manchen Flechten werden die Soredien auf stielartigen Auswüchsen (Pseudopodetien) gebildet.

Thallusbruchstücke.

Sexuell: Nur beim Mycobionten. Bildung von Fruchtkörpern (Apothecien, Perithechien). Bei manchen Flechten werden Apothecien in Ein- oder Mehrzahl auf besonderen, stiel- oder trichterartigen Auswüchsen (Podetien) gebildet.

Nomenklatur: Flechtenname = Name des Pilzes.

UNTERSUCHUNGSOBJEKTE:***Xanthoria parietina*** (Wandschüsselflechte)

Auf Baumrinde, tw. auch auf Steinen häufige Blattflechte; Thallus gelb, zahlreiche orange gefärbte berandete Apothecien (Rand vom Thallus gebildet).

Beobachtungen: Heteromerer Thallusaufbau und Apothecien (vgl. *Peziza!*) mit Details anhand von Dauerpräparaten.

Makroskopische Analyse (Zeichnung und Beschriftung) von jeweils einer Krusten-, Blatt- und Strauchflechte (Ihrer Wahl).

Demonstrationen:

Wuchsform diverser Flechten; versuchen Sie, sich die verschiedenen Wuchsformen einzuprägen!

LITERATUR: FLECHTEN

DOLL R 1992: **Die Flechten. Eine Einführung.** - Neue Brehm-Bücherei 40. - Wittenberg: Ziemschen.

HAWKSWORTH DL, DILL DJ 1984: **The Lichen-Forming Fungi.** - Glasgow, London: Blackie.

HENSSEN A, JAHNS HM 1974: **Lichenes. Einführung in die Flechtenkunde.** - Stuttgart: Thieme.

MASUCH G 1993: **Biologie der Flechten.** - UTB: 1546.

MOBERG R, HOLMASEN I 1991: **Flechten von Nord- und Mitteleuropa. Ein Bestimmungsbuch.** - Stuttgart: Fischer.

POELT J 1969: **Bestimmungsschlüssel der europäischen Flechten. 2. Aufl.** - Lehre: Cramer. Erg.-Heft 1977 und 1981.

WIRTH V 1980: **Flechtenflora. Ökologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete.** - UTB 1062. - Stuttgart: Ulmer.

WIRTH V 1987: **Die Flechten Baden-Württembergs. Verbreitungsatlas.** - Stuttgart: Ulmer.

Themen: **Cyanophyta (Blaualgen); Euglenophyta (Augenflagellaten); Chlorophyta (Grünalgen).**

Organisationstyp **PROCARYOTA**

Abteilung **CYANOPHYTA (CYANOBACTERIOTA, BLAUALGEN)**

Cyanophyta und Bacteria gehören zu den Prokaryota, d. h. sie sind einfacher gebaut als die Eukaryota (vgl. Charakteristik der Cyanophyceae!).

Klasse **Cyanophyceae**

Charakteristik: Den Zellen der Blaualgen fehlen Zellkern, Golgi-Apparat, Mitochondrien, endoplasmatisches Retikulum, Plastiden. Die DNS liegt frei im Zentrum der Zellen (Genophor, keine Kernmembran!). Die Thylakoide liegen frei im Protoplasma (keine Chloroplasten!). Keine sexuelle Fortpflanzung, keine Mitose und Meiose, keine begeißelten Stadien. Nach der Endosymbiontentheorie sind aus ihnen die Chloroplasten der Eukaryota entstanden.

Vorkommen: Hauptsächlich im Süßwasser, selten im Meer (Gezeitenzone, Brackwasser); auf bzw. in Erde, Felsen, Höhlen, Gletschern, Heißwasserquellen (bis +75° C); auf und in anderen Pflanzen; als Algenpartner der Flechten (häufig *Nostoc*). Endosymbionten: als sog. Cyanellen in anderen Algen (u. a. Diatomeen) oder in Protozoen. Symbiose zur Stickstofffixierung weiters mit *Sphagnum* (in Wasserspeicherzellen), in *Azolla* (ein Wasserfarn), in Cycadeen (Nacktsamer) und in *Gunnera* (Elefantenoher: Bedecktsamer). Wasserblüte: im Plankton lebende Blaualgen kommen bei Windstille aus dem Epilimnion (= warmes Oberflächenwasser bis etwa 7 m Tiefe) und bei Vollzirkulation des Gewässers aus dem Hypolimnion (= kaltes Tiefenwasser unter etwa 12 m) an die Oberfläche. Pionierpflanzen: erste Organismen auf neugebildetem und unbesiedeltem Land, z. B. auf vulkanischen Inseln. Stickstoffbinder: Reisfelder werden mit Blaualgen geimpft (z. B. mit *Tolypothrix*). Ca. 2000 Arten.

Zwei Grundorganisationstypen:

1. ± kugelige Einzelzellen oder Coenobien (= lockere Zellverbände).
2. Fadenthalli: a) Wachstum erfolgt entweder interkalar (häufiger) oder mit einer echten Wachstumszone (seltener). b) Echte trichale (= fädige) Individuen mit Plasmodiesmen (= Verbindungen durch die Zellwände); Differenzierung der Zellen möglich; Fäden können verzweigt sein, können eine deutliche Polarisierung aufweisen.

Zellbau: Zellgröße zwischen ca. 0,5 µm und ca. 100 µm.

Farbstoffe: Chlorophyll a; Carotinoide (bes. β-Carotin); Phycocyan (blau) und Phycoerythrin (rot) (= 2 wasserlösliche Eiweißkörper, sog. Phycobiline). Färbung der Blaualgen-Protoplasten: je nach Anteil der Farbstoffkomponenten blaugrün, olivgrün, schwarz, rot, braun, violett.

Assimilationsprodukte (Cyanophyceae leben autotroph!):

Verschiedene Glycoproteide, z. B. die sog. "Cyanophyceenstärke", die chemisch der Florideenstärke (siehe Rotalgen) ähnlich ist und in Form von kleinen Körnchen im Chromatoplasma abgelagert wird. Polyphosphate = "Volutinkörnchen" werden im Centroplasma gelagert. Öl und echte Stärke kommen nicht vor!

Protoplast: Zwei verschiedene Schichten sind zu erkennen.

1. **Centroplasma:** im Zentrum der Zelle; im Lichtmikroskop bei Lebendbeobachtung farblos und grobkörnig erscheinend; hier liegt der Genophor (= Erbgutträger). Bei der

Zellteilung wird das Centroplasma durchgeschnürt und das enthaltene DNS-Material gleichmäßig aufgeteilt.

2. **Chromatoplasma**: an der Peripherie der Zelle; erscheint im Lichtmikroskop gefärbt, dient als Assimilationsapparat. Hier liegen die Farbstoffe, diese sind an keine besonders geformten Träger (wie Plastiden) gebunden. Im Elektronenmikroskop erscheinen die vorhandenen Thylakoide \pm parallel zur Zellwand angeordnet, somit besitzt das Chromatoplasma im Prinzip die gleiche Struktur wie die Plastiden der übrigen Pflanzen (Endosymbiontentheorie!).

Zellwand: besteht aus mehreren Schichten. Die sog. Stüttschicht aus Murein (dieses ist nur bei Blaualgen und Bakterien, nicht aber bei eukaryotischen Algen [solche mit Zellkern etc.] zu finden!) ist oft äußerst zart und an lebenden Zellen u. U. schwer zu erkennen.

Gallerthüllen (außerhalb der Zellwand): vielfach vorhanden; bestehen aus verschleimenden Kohlenhydraten. Neue Gallertschichten werden periodisch vom Protoplasten abgegeben, daher entstehen deutliche Schichtungen. Bei fadenförmigen Blaualgen bilden die Gallerthüllen der Einzelzellen eine gemeinsame Scheide, in der sich der Faden bewegen kann. Gelegentlich kommt es zu Kalkeinlagerungen (Entstehung von Kalksintern!).

Fortpflanzung:

Nur vegetative Vermehrung durch:

im **aktiven Zustand**:

1. Einfache Zellteilung (Zweiteilung): Durchschnürung des Protoplasten in zwei Hälften mittels einer ringförmigen Zellwand, und zwar vom Rand zur Mitte der Zelle.
2. Hormogonien: durch Mikrofibrillen aktiv bewegliche Fadenfragmente; unbegeißelt!
3. Endogene Sporenbildung: zahlreiche nackte Protoplasten werden in einer Mutterzelle gebildet und umgeben sich nachträglich mit einer Wand.
4. Exogene Sporenbildung: eine basal festgewachsene Zelle schnürt Sporen ab, die bereits von einer Wand umgeben sind.

als **Dauerstadien**:

5. Dauerzellen: vegetative Zellen mit dicker Membran, enthalten Reservestoffe, überdauern "schlechte Zeiten" (z. B. Trockenperioden).
6. Hormocysten: kurze Fadenstücke, die einzystiert werden.

Heterocysten: keine Dauerzellen, sondern eine besondere Art von Zellen! Sie entstehen aus vegetativen Zellen fädiger Blaualgen, besitzen eine dicke Zellwand, enthalten keine Pigmente und keine Reservestoffe, sind stoffwechselaktiv. Funktion: spielen wichtige Rollen bei der Bindung von atmosphärischem Stickstoff (z. B. bei *Nostoc*).

UNTERSUCHUNGSOBJEKT:

Arthrospira sp.

Bauplanstufe: Prokaryotische Alge, zylindrische Einzelzellen, Bildung von vielzelligen Fäden ohne Gallerthülle.

Präparation: Mit einer sauberen (!) Pipette etwas Material mit Standortswasser aus der Kulturschale nehmen und auf einen gereinigten Objektträger geben; mit Präpariernadel Deckglas vorsichtig auflegen; überschüssige Flüssigkeit mit Filterpapier langsam absaugen.

Beobachtungen: Schraubiger Zellfaden; Centro- und Chromatoplasma; typische Farbe der Zellen einprägen (im Gegensatz zu den Grünalgen!).

Organisationstyp **EUCARYOTA**

Organismen mit Zellkern und Zellorganellen (siehe „Die Eukaryotenzelle“ p. 4!). Zellteilung unter Mitose und häufig geschlechtliche Vermehrung unter Meiose.

Abteilungen **CHLOROPHYTA UND STREPTOPHYTA (GRÜNALGEN im weiteren Sinn)**

Charakteristik: Rein grüne Algen mit Chlorophyll a und b, die von den Carotinen und Xanthophyllen nicht überdeckt werden. Reservestoff ist Stärke **in den Chloroplasten**. Zellwand vorwiegend aus Cellulose (+ Mannan und Xylan) und Pektin. Einzeller bis Gewebethalli. Meist Haplonten (einfaches Genom). Ca. 8000 Arten, großteils im Plankton (= im Wasser schwebend) oder Benthos (= auf Substrat angewachsen) des Süßwassers, selten luftlebend (*Trebouxia*, *Trentepohlia*). *Chlamydomonas nivalis* kann den Schnee im Hochgebirge rot färben. In Japan werden *Ulva* und *Enteromorpha* zu Nahrungszwecken kultiviert.

Klasse **Chlorophyceae (CHLOROPHYTA; Grünalgen im engeren Sinn)**

Charakteristik: Rein grüne Algen eukaryotisch; vielfältige morphologische Organisationsstufen (Bautypen, vgl. p. 30, 31): mikroskop. Einzeller bis makroskopische, büschelbildende Fadenalgen bzw. blattartige Thalli. Haplonten.

Vorkommen: 90% im Süßwasser (Plankton und Benthos); 10% im Brackwasser, Meerwasser; terrestrische Formen und Symbionten (in Flechten; Zoochlorellen in Ciliaten).

Zellbau:

Farbstoffe: Chlorophyll a und b; α - und β -Carotin; Xanthophylle (in den Chromatophoren = Chloroplasten lokalisiert).

Reservestoffe: Stärke (charakteristisch!). Im Chromatophor sind meist Pyrenoide mit einer Stärkehülle zu beobachten.

Zellwand: besteht aus Zellulose und einer äußeren, verquellenden Pektinschicht.

Begeißelung: meist 2, selten 4, gleichlange Geißeln, und zwar bei monadalen Vertretern (Volvocales), bei Gameten und Zoosporen. — Ausnahme: Zoosporen von *Oedogonium* (zahlreiche Geißeln in einem Kranz angeordnet = stephanokont).

Augenflecke: durch Carotinoide rot gefärbt; bei beweglichen Zellen häufig vorhanden.

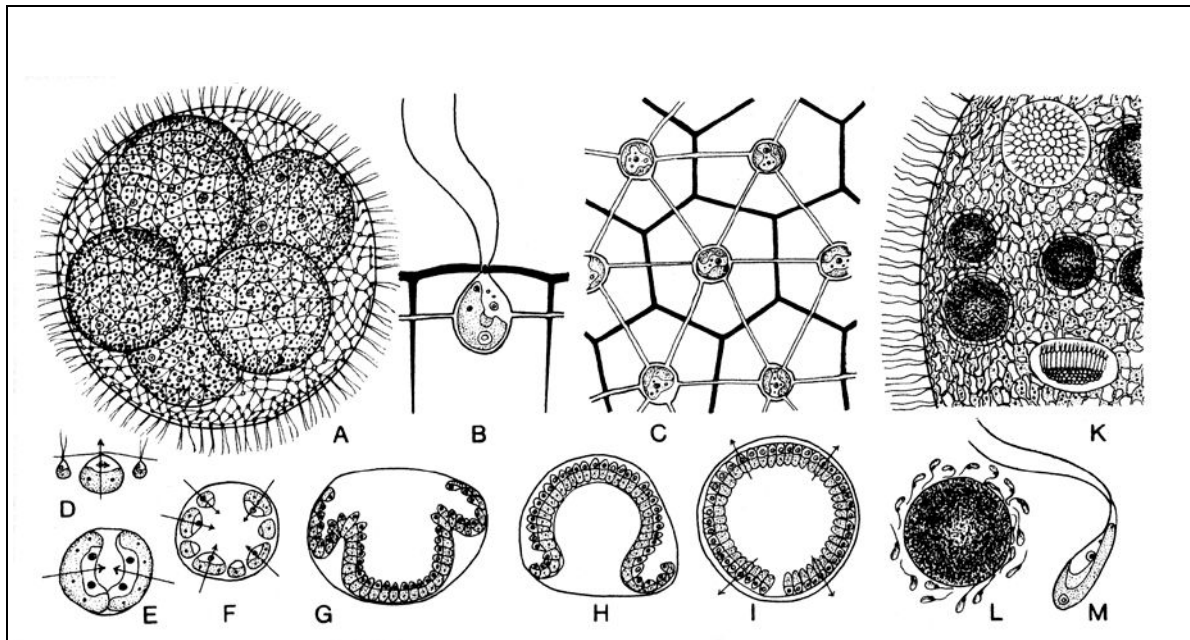
Fortpflanzung:

Asexuell: Zoosporen (als begeißelte Planosporen oder unbegeißelte Aplanosporen).

Sexuell: Gametenkopulation (**Iso-** [Gameten gleichartig], **Aniso-** [Gameten ungleich] oder **Oogamie** [σ -Gamet, beweglich, kopuliert mit unbeweglicher Eizelle]) und Zygotenbildung.

Ordnung **Volvocales**

Vorkommen: Im Süßwasserplankton von Teichen und Seen. Monadale Organisation, d.h. die Zellen sind mit Hilfe von Geißeln aktiv beweglich; ein- oder vielzellige Vertreter. In Mitteleuropa 2 Arten *Volvox*.



Volvox. **A** Individuum mit 6 Tochterindividuen. **B** Einzelzelle mit seitlich zu den Nachbarzellen verlaufenden Plasmodesmen. **C** Zellverband, Aufsicht. **D-I** Entwicklung und Umstülpung einer Tochterkugel. **K** Teil eines monöcischen Individuums mit 5 Eiern und 2 Spermatozoidenplatten. **L** Ei, von Spermatozoiden umschwärmt. **M** Spermatozoid. A-I, M: *Volvox aureus*, K, L: *V. globator*

UNTERSUCHUNGSOBJEKT: Dauerpräparat

Volvox sp. (Wimperkugel)

Bauplanstufe: echter Vielzeller (Haplont!)

Große grüne Kugeln (0,5 - 1,5 mm Durchmesser) aus bis zu 20.000 Chlamydomonas-artigen Einzelzellen, die in Gallerte eingebettet und durch feine Plasmastränge verbunden sind. An jeder Kugel sind ein generativer Pol (Hinterende) und ein vegetativer Pol (Vorderende) zu unterscheiden. Die Fortbewegung erfolgt durch synchronen Geißelschlag der einzelnen Zellen.

Vegetative Vermehrung:

Wenige relativ große Zellen am Hinterende teilen sich mehrmals längs und bilden je eine Tochterkugel aus relativ kleinen Zellen, deren Geißeln nach innen gerichtet und die in die Mutterkugel eingesenkt sind. Die Tochterkugeln stülpen sich um, somit weisen die Geißeln nach außen. Beim Aufreißen der Mutterkugel werden die Tochterkugeln frei.

Geschlechtliche Vermehrung:

Oogamie! (Individuen diözisch [*V. aureus* u. *carteri*] od. monözisch [*V. globator*]). Oogone (mit je 1 Eizelle) bzw. gelbliche Spermatogonien (mit bis zu 100 zweigeißeligen Spermien) werden aus generativen Zellen ebenfalls am Hinterende der Kugeln gebildet. Die Eizellen wachsen nach der Befruchtung zu dickwandigen, stacheligen Hypnozygoten heran. Nach Ablauf der Meiose keimt die Zygote (nur 1 Teilungsprodukt bleibt über) und bildet eine Zoospore, die durch vegetative Zellteilungen zu einer neuen *Volvox*-Kugel wird.

Beobachtungen: (an Dauerpräparaten):

Bau der Mutter- und Tochterkugeln (verschiedene Stadien), Plasmabezirke; Oogonien, Spermatogonien, Zygoten.

[Dauerpräparate bitte sorgfältig behandeln!]

Klasse **Zygnematophyceae** (= **Zygothryceae**, = **Conjugatae**, = **Jochalgen**; zu **STREPTOPHYTA**)

Charakteristik: Rein grüne Algen; die einzelligen (coccalen) Vertreter sind aus zwei gleichen Hälften aufgebaut; die fädigen sind stets unverzweigt (coenobial) und können in die funktionell gleichwertigen Einzelzellen (= Individuen) zerfallen (keine Plasmodesmen vorhanden!).

Vorkommen: Im Süßwasser; viele bevorzugen das saure Milieu der Moore. Die Einzelligen leben benthisch oder planktisch, die Fädigen bilden meist Algen-Watten nahe der Wasseroberfläche.

Zellbau:

Farbstoffe: Chlorophyll a und b; α - und β -Carotin; Xanthophylle.

Chromatophoren: ein, zwei oder mehrere, leuchtend hellgrün; charakteristische Formen, die besonders bei den Einzelligen weitgehend das Aussehen der Zellen bestimmen. Pyrenoide (= Zentren der Reservestoffbildung) liegen in den Chromatophoren.

Reservestoff: Stärke.

Protoplast: charakteristischer, symmetrischer Aufbau; der Zellkern liegt meist im Zentrum der Zelle in einer Plasmatasche die über Stränge mit dem wandständigen Plasma verbunden ist.

Zellwand: innen Zellulose, außen Gallerte.

Fortpflanzung:

Es gibt weder begeißelte Gameten (= sexuelle Fortpflanzungszellen) noch Zoosporen (= vegetative Ausbreitungszellen, die im Inneren von Mutterzellen entstehen)!

Vegetativ: Einfache Zellteilung.

Sexuell: Charakteristisch ist die Gametangiogamie = Gametangienkopulation; eine vegetative Zelle wird zum Gametangium (= Geschlechtszellenbehälter), der gesamte Protoplast wandelt sich zum Gameten (= Geschlechtszelle) um (unbegeißelt!), zwei Gameten verschmelzen zu einer diploiden Zygote (= Verschmelzungsprodukt der Gameten **vor** der 1. Zellteilung; dickwandig), bei der Keimung läuft die Meiose ab (Haplonten).

Auslösende Faktoren für die Kopulation: a) Verschlechterung der Lebensbedingungen, oder b) Überschreiten des Höhepunktes der vegetativen Entwicklung.

Nicht mit der Konjugation der Ciliaten (siehe Zoologie) verwechseln!

Familie **Zygnemataceae**

Fädige, stets unverzweigte Algen; die Chloroplasten besitzen in jeder Gattung charakteristische Formen.

Fortpflanzung:

Vegetativ: Irisblendenartige Querteilung und nachfolgende Streckung der Zellen. Die Kernmembran bleibt während der Teilung großteils erhalten.

Sexuell: Mehrere Formen der Gametangiogamie (= Gametangienkopulation). Jede Zelle wird zu einem Gametangium (Zellinhalt = Gamet). Kopulationsprodukt ist jeweils eine diploide (2n) Zygote!

1. Isogame Brückenkopulation: * 2 Algenfäden legen sich nebeneinander und jede Zelle bildet eine Kopulationspapille aus. Je 2 gegenüberliegende Papillen wachsen aufeinander zu, an der Berührungsstelle lösen sich die Wände auf und es entsteht ein durchgehender Kopulationskanal.* 2 aktive Gameten wandern aufeinander zu und

- verschmelzen zur Zygote, diese liegt im Kopulationskanal (bei *Mougeotia* und *Zygnema*).
2. Anisogame Leiterkopulation: * — * wie oben, aber ein aktiver "♂" Gamet wandert durch den Kopulationskanal zum passiven "♀" Gameten, die Zygoten liegen im "♀" Faden (bei *Spirogyra*).
 3. Anisogame seitliche Kopulation: Ein aktiver "♂" Gamet und ein passiver "♀" Gamet entstehen in benachbarten Zellen eines Fadens, die Zygoten liegen in den "♀" Gametangien (bei *Spirogyra*).

UNTERSUCHUNGSOBJEKT:

Spirogyra (Schrauben-Jochalgen, ca. 380 Arten)

Bauplanstufe: Fädige Alge mit coenobialer Organisation; vegetative und sexuelle Fortpflanzung ohne begeißelte Stadien (Gametangiogamie).

Organisation: Fadenförmiges Coenobium (Zellen selbständig, nicht durch Plasmodesmen verbunden!), keine Verzweigung.

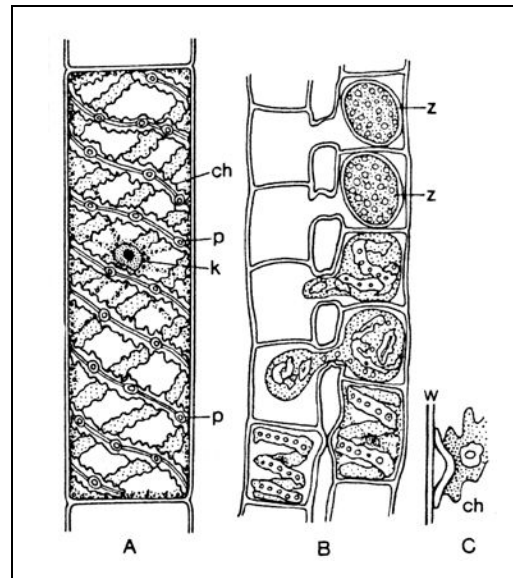
Zellbau: Einzelzellen zylindrisch; Zellwand (Zellulose) von dünner Schleimhülle (Hemizellulose) umgeben. Jede Zelle enthält 1 bis 10 (arttypisch!) bandförmige Chromatophoren; sie liegen der Zellwand schraubig gewunden an und enthalten Pyrenoide mit \pm großen Stärkeschollen. Der Zellkern liegt im Zentrum der Zelle in einer Plasmatasche an Plasmafäden aufgehängt; gewöhnlich gut sichtbar!

Präparation lebend: Einen Tropfen

Standortwasser auf einen Objektträger geben, dann mit einer feinen, spitzen Pinzette einige

Algenfäden hineinlegen; falls nötig mit einer Schere kürzen oder in "Schneckenform" auflegen.

Beobachtung: Am lebenden Material: Bau der Coenobien und Einzelzellen. — An Dauerpräparaten (werden ausgeteilt): Verschiedene Kopulationsformen, Zygoten.



Spirogyra sp. **A** Einzelzelle; **B** anisogame Leiterkopulation; **C** Chloroplastenstück an der Zellwand. ch Chloroplast, k Zellkern, p Pyrenoid, w Zellwand, z Zygote.

Themen: **Heterokontophyta: Bacillariophyceae (Kieselalgen) und Phaeophyceae (Braunalgen); Rhodophyta (Rotalgen).**

Abteilung **HETEROKONTOPHYTA**

Die Heterokontophyta umfassen mehrere, recht verschiedenartige Algengruppen. Neben (hier nicht näher behandelten) ultrastrukturellen Merkmalen ist ihnen (bzw. ihren Gameten) der Besitz von **2 ungleich langen (heterokonten) Geißeln** und (gelb-, gold- bis dunkel-)braunen Chromatophoren (wofür das Xanthophyll Fucoxanthin verantwortlich ist) gemeinsam.

Klasse **Bacillariophyceae (= Diatomeae) (Kieselalgen)**

Charakteristik: Äußerst formenreiche, zuweilen zu Bändern oder Fächern vereinigte coccale Einzeller (vgl. p. 29, 30) mit charakteristischer Kieselsäureschale (siehe unten).

Radiärsymmetrisch (Centrales) oder bilateral (Pennales) gebaut.

Vorkommen: Im Süß- und Brackwasser, epiphytisch auf Wasserpflanzen, seltener im Plankton des Süßwassers (Pennales) jedoch sehr bedeutend im marinen Plankton (Centrales).

Ca. 100 000 Arten (zweitgrößte Pflanzengruppe nach den Blütenpflanzen!).

Verwendung: Die Schalen fossiler Diatomeen werden als „Diatomeenerde“ abgebaut und für Filter, Deodorants, Bleichmittel und Scheuermittel (z. B. in Zahnpasten) verwendet, auch in medizinischen Präparaten sind sie enthalten.

Zellbau:

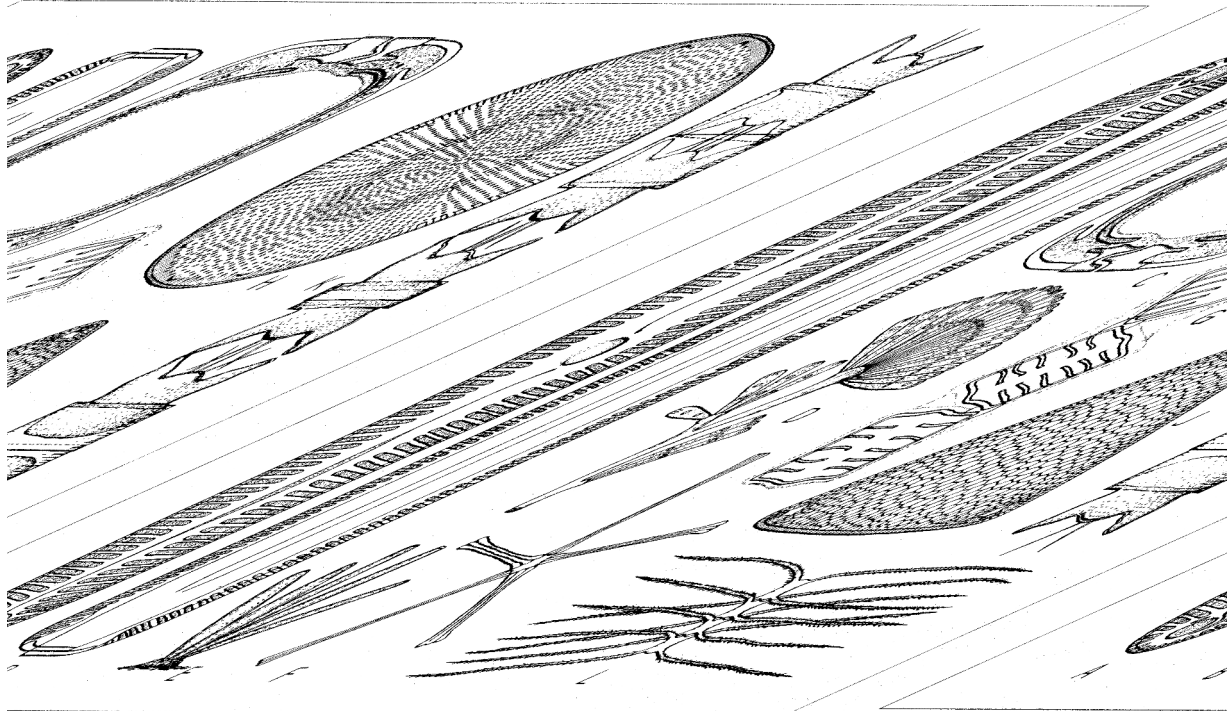


Abb. 3-127 Kieselalgen: A-C Pennales: A) *Chaetoceros*, B) *Chaetoceros*, C) *Chaetoceros*; D-E Centrales: D) *Chaetoceros*, E) *Chaetoceros*; F-G Centrales: F) *Chaetoceros*, G) *Chaetoceros*; H-I Centrales: H) *Chaetoceros*, I) *Chaetoceros*; J) *Chaetoceros*.

Zellwand: einzigartige Ausbildung, denn innerhalb der äußeren Plasmanschicht werden Silikatschalen abgelagert und zwar eine etwas größere (= Epitheca) und eine etwas kleinere (= Hypotheca). Die Epitheca greift über die Hypotheca wie ein Schachteldeckel über den Schachtelboden (Abb. 3-127 B). An die seitlichen Mantelflächen schließt ein Gürtel aus überlappenden Bändern an (Gürtelbänder). Die Aufsicht auf die Zelle wird daher „Schalenansicht“, die seitliche Ansicht hingegen „Gürtelbandansicht“ genannt. Die Silikathülle weist v. a. auf den Schalenflächen in Reihen angeordnete Strukturen auf (winzige Kammern), deren **Anordnung so**

regelmäßig ist, dass man Diatomeenschalen früher zur **Eichung von Mikroskoplinsen** verwendet hat.

Die Schalen der pennaten Diatomeen zeigen in Aufsicht eine Längsfurche, die Raphe, die in der Zellmitte durch eine Wandverdickung, den Zentralknoten, unterbrochen und an den Zellenden von jeweils einem Endknoten begrenzt ist. In der Raphe wurden fibrilläre Strukturen nachgewiesen, die eine Verbindung zwischen dem Substrat (außen) und dem Plasmalemma (innen) herstellen. Durch Strömen des Plasmalemmas (= äußere Plasmamembran) soll die Kriechbewegung der pennaten Diatomeen stattfinden. Raphenlose Kieselalgen, wie u. a. die Centrales, sind nicht zur Kriechbewegung befähigt.

Der Zellkern liegt in einer zentralen Plasmabrücke.

Farbstoffe: Chlorophyll a und c, β -Carotin, Fucoxanthin, Diatoxanthin, Diatinoxanthin.

Chloroplasten: Meist zwei große (seltener 1), plattenförmige bei Pennales; viele scheibchenförmige bei Centrales. Die Chloroplasten besitzen ein oder mehrere Pyrenoide.

Reservestoffe: Chrysolaminarin außerhalb der Chloroplasten.

Fortpflanzung: Vegetativ: Bei der Zellteilung weichen die Schalen der Mutterzelle auseinander und es wird zu jeder Schale eine Hypotheca ergänzt. Das führt unweigerlich zu einer Größenabnahme der Tochterzellen, bei denen zur Hypotheca der Mutterzelle ergänzt wurde. Wird etwa die Hälfte der Ausgangsgröße erreicht, so setzt sexuelle Vermehrung ein. Zwei vegetative Zellen kriechen zusammen und scheiden reichlich Gallerte aus. Jeder Zellkern teilt sich unter Meiose in 4 haploide Kerne, von denen 2 degenerieren. Die Schalen der beiden Zellen weichen nun auseinander und jeweils zwei unbegeißelte Gameten kopulieren. Es entstehen zwei Zygoten, die sich stark vergrößern (Auxozygoten) und wieder neue Schalen entwickeln. Sie stellen die Erstlingszellen dar, die nun wieder einen Zyklus vegetativer Teilungen beginnen. Die Diatomeen sind also Diplonten (doppeltes Genom).

UNTERSUCHUNGSOBJEKT: *Pinnularia* sp.

Lebendprobe aus dem Botanischen Garten: abpipettieren von etwas Detritus („Schmutz“), mit Deckglas abdecken und von schwacher Vergrößerung aufsteigend durchmustern.

Nach „zigarren- bzw. zeppelinartigen“, olivbraun gefärbten Einzelzellen suchen (es sind verschiedene Diatomeengattungen in der Probe), die langsam durch das Bild „fahren“.

Habitus und erkennbare Feinstrukturen zeichnen (Rappe, Knoten, Chloroplasten, Schalenmuster, etc.).

Klasse **Phaeophyceae (Braunalgen)**

Charakteristik (der Klasse): Braune Algen mit großer Mannigfaltigkeit im Thallusbau; erstmals Auftreten von echten Geweben (Zellen durch Plasmodesmen verbunden; Funktionstrennung) außerdem pseudoparenchymatische Gewebe. Alle Vertreter sind mehrzellig; einzellige Arten gibt es nicht. Jodspeicherer (daher Vorsicht vor übermäßigem Verzehr [siehe unten]: Beeinflussung der Schilddrüsenfunktion möglich). Ca. 2000 Arten.

Vorkommen: Fast ausschließlich im Meerwasser, meist festsitzende Küstenbewohner (bis 70 m Tiefe in klarem Wasser), zur Ebbezeit liegen sie oft trocken; im Süßwasser sehr wenige, unscheinbare Formen (z. B. *Pleurocladia*, *Bodanella*, *Lithoderma*).

Verwendung: Braunalgen (*Laminaria*, *Undaria*) werden in China und Japan in großem Ausmaß für Speisezwecke sowie zur Erzeugung von Alginaten (Dickungsmittel in der Lebensmittelindustrie) gesammelt und gezüchtet. Verschiedene Laminariaceen liefern aus ihrer Asche (Varec, Kelp) Jod.

Thallusbau: von mikroskopisch kleinen, fadenförmigen Arten bis zu kompliziert gebauten, riesigen Thalli (bis 70—80 m lang; Tange; die Braunalgen gehören somit zu den größten Pflanzen). Histologisch hoch entwickelt (s. o.); schleim- und gas- (luft-)gefüllte Schwimmblasen geben den nötigen Auftrieb. Die komplexen Thalli bestehen aus blattartigen (Phylloiden), stängelartigen (Cauloiden) und wurzelartigen (Rhizoiden) Abschnitten, "baumförmiger" Habitus, ähnlich dem der Höheren Pflanzen. Wachstum bei primitiven Vertretern interkalar; bei abgeleiteten Formen mit Scheitelzellen.

Zellbau: jede Zelle besitzt einen Zellkern.

Zellwand: Zellulose und Alginat (= Salze der Alginsäure) bilden die feste Zellwandfraktion, wasserlösliche Alginat und/oder Fucoidan die schleimige, amorphe Fraktion. (Nutzung der ungiftigen Alginat aufgrund ihrer kolloidalen Eigenschaften z. B.: von Lebensmittel- und Pharmaindustrie etc.)

Farbstoffe: Chlorophyll a und c, kein b; β -Carotin; Fucoxanthin.

Chromatophoren: sind meist klein, scheibchenförmig oder bandförmig und liegen wandständig; ein bis mehrere in einer Zelle. An den Chromatophoren sind oft ein bis mehrere Pyrenoid zu finden.

Reservestoffe: Chrysolaminarin (Polysaccharid), Mannit (Zuckeralkohol), Öl; nie Stärke!

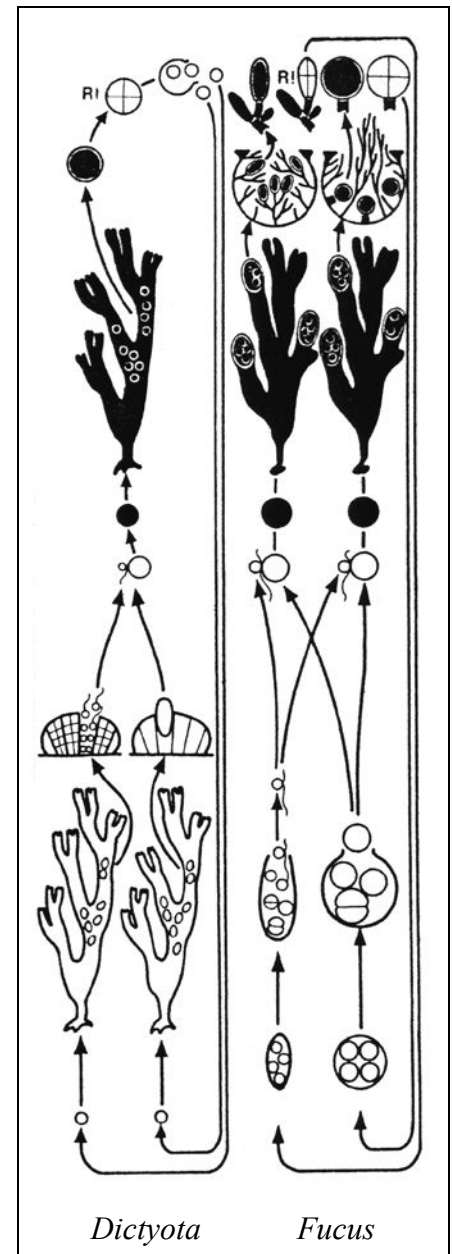
Fortpflanzung: (Abbildung rechts)

Vegetativ: a) Durch Zerfall der Thalli = Fragmentation (z. B. bei *Sargassum fluitans*).

b) Durch Zoosporen: birnen- oder spindelförmige Zellen mit zwei ungleich langen Geißeln, die seitlich entspringen (die lange Geißel besitzt Flimmern und weist nach vorne, die kurze Geißel nach hinten), meist nur ein Chromatophor (selten mehrere), ein Stigma (= „Augenfleck“).

Sexuell: Je nach Entwicklungshöhe der betreffenden Art gibt es einen heterophasischen (= antithetischen) Generationswechsel:

diploider Sporophyt, Meiose bei Sporenbildung, haploide Sporen, haploider Gametophyt mit ♂ u nd / oder ♀ Gametangien, Gametenkopulation, befruchtete Zygote, diploider Sporophyt usw. Bei vielen Braunalgen wird der Gametophyt zunehmend reduziert; bei *Fucus* fällt der Gametophyt praktisch vollkommen aus, d. h. die Diplogeneration bildet die Gameten, Dauerorgane fehlen, die Zygote keimt sofort aus.



UNTERSUCHUNGSOBJEKT:

Dictyota dichotoma (Ordnung **Dictyotales**)

Bauplanstufe: Hochentwickelter, parenchymatischer Thallus (flächig-bandförmig, gabelig verzweigt, im Querschnitt drei Zellschichten: obere und untere Rindenschicht, zentrale (großzellige) Speicherschicht); Wachstum mittels Scheitelzellen. Isomorpher, 2-teiliger Generationswechsel; Diözie; Oogamie. Drei verschiedene *Dictyota*-Pflanzen: 1. ♂ Gametophyt (n), 2. ♀ Gametophyt (n), 3. Sporophyt = Tetrasporophyt, bildet unbewegliche Tetrasporen (n) aus.

Sexuelle Fortpflanzung durch Oogamie:

Die ♂ Gameten (Spermien) entstehen am Gametophyten in Gametangien (Spermatogonien), die an der Oberfläche des Thallus in Gruppen (= "Sori") beisammen stehen; die ♀ Gameten (Eier) entstehen in Oogonien, die ebenfalls in Gruppen zusammengefaßt sind. Die befruchtete Eizelle (= Zygote) keimt aus und wächst zum diploiden Sporophyten

(gleiche Gestalt wie Gametophyt: isomorpher Generationswechsel) heran. Auf diesem entwickeln sich aus den Rindenzellen kugelige Sporocysten (= "Tetrasporocysten"), in welchen die Meiose abläuft; es entstehen je 4 unbegeißelte Sporen ("Tetrasporen"), die zu ♂ bzw. ♀ Gametophyten heranwachsen.

Beobachtungen: Anhand von Herbarexemplaren: Habitus des Thallus, makroskopisch sichtbare, gabelige (= dichotome) Verzweigung. — Dauerpräparate: Scheitelregion; Thalluszellschichten und Tetrasporocysten [z.T. jung, mit je einer Tetrasporenmutterzelle (noch vor Meiose!)].

Fucus: Thallus mit Schwimmblasen und fertilen, Gametangien tragenden Endabschnitten.

Abteilung **RHODOPHYTA (ROTALGEN)**

Klasse **Rhodophyceae**

Charakteristik: Meist rot gefärbte, vielzellige Thalli - oft kompliziert gebaut (aus Flechtgewebe = plektenchymatisch); nur wenige Einzeller. Vertreter mit sexueller Fortpflanzung sind oogam. Haplodiplonten! Nie begeißelte Stadien!

Vorkommen: Überwiegend im Meer, besonders in der Uferzone auf felsigem Substrat festgewachsen; Vordringen in große Tiefen möglich (bei ausreichender Lichtzufuhr bis ca. 200 m). Im Süßwasser selten: *Lemanea*, *Batrachospermum* (= Froschlaichalge). Auf feuchter Erde: *Porphyridium* (einzellig). Ca. 5500 Arten.

Verwendung: Rotalgen werden in China, Japan und auf den Philippinen marin kultiviert bzw. gesammelt. Neben Speisezwecken (*Porphyra*) werden die Zellwand-Polysaccharide genutzt (verschleimende Galactane: Agar-Agar, Carrageen [Dickungsmittel]).

Zellbau:

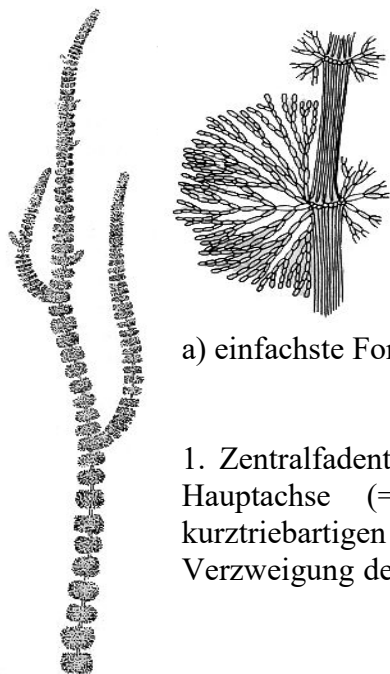
Zellwand: innen Zellulose; außen Pektin (in Wasser löslich), ± stark verschleimend, bei diversen Gattungen Gewinnung von Agar-Agar; z. T. CaCO₃-Inkrustierung, Gesteinsbildung (Lithothamnienkalke, Burgenland).

Protoplast: enthält je Zelle einen Zellkern.

Farbstoffe: Chlorophyll a, (kein b), d (bei einigen Arten); Carotinoide; Phycocyan und Phycoerythrin (Phycobiline, vgl. Blaualgen!).

Chromatophoren (= "Rhodoplasten"): meist wandständig, bei einfachen Formen in der Einzahl; sonst mehrere, scheibchenförmige oder gelappte in einer Zelle; rot, oliv, grün, braun oder violett gefärbte Thalli. Pyrenoide in den Chromatophoren selten.

Reservestoffe: "Florideenstärke" (= ein Polysaccharid, das sich mit Jod blau färbt), wird in Körnern an die Chromatophoren **außen** angelagert.



Abbildungen links: Froschlaichalge (*Batrachospermum*) im Habitus (ganz links) und mit Detail (halblinks). Von einem zentralen Faden zweigen wirtelig Seitenäste ab. An ihnen werden Karogonien und Spermatangien gebildet. Die Froschlaichalge lebt in sauberen, rasch fließenden Bächen und im Uferbereich unverschmutzter Seen, ist also ein Wassergütezeiger.

Thallusbau (Organisationsstufen):

- a) einfachste Formen einzellig;
- b) interkalar wachsende Faden- und Flächenthalli;
- c) plektenchymatische Thalli aufgebaut nach dem:
 1. Zentralfadentypus (siehe Abb. 1-271, rechts oben nächste Seite) (uniaxial): eine Hauptachse (= Zellfaden mit Scheitelwachstum) mit wirtelig gestellten, kurztriebartigen "Seitenästen" (z. B. *Batrachospermum*). Durch die dichte Verzweigung der Seitenäste und Gallertabsonderung ist an der Peripherie die Bildung

einer ± kompakten "Rinde" möglich (sog. "Hohlthalli"; Abb. 1-271); z. B.: *Batrachospermum*; *Polysiphonia*.

2. Springbrunnetypus (multiaxial): zahlreiche, parallele Zellfäden mit Scheitelwachstum, die distal springbrunnenartig divergieren; z. B.: *Nemalion*. Bei den höchst entwickelten Formen erfolgt die Gliederung des Thallus in Phylloide, Rhizoide und Cauloide, es treten aber nie echte Gewebe auf!

Fortpflanzung: Komplizierter drei(!)-teiliger Generationswechsel, die drei Generationen sind im "Normalfall" auf zwei Vegetationskörper verteilt (= "diplobiontisch").

Haplodiplonten! Gametophyt und Tetrasporophyt sind häufig gleichgestaltet (isomorpher Generationswechsel). Gametophyt und / oder Tetrasporophyt können sich oft zusätzlich durch Monosporen (= Einzelsporen ohne Meiose entstanden, Besonderheit der Rotalgen) asexuell vermehren.

Generationswechsel (Schema):

Am Gametophyten befinden sich:

- das ♀ **Gametangium = Karpogon**; dieses ist gegliedert in einen Basalteil, der die Eizelle enthält und in ein keulenförmiges Auffangorgan (für die Spermastien) = die Trichogyne.
- das ♂ **Gametangium = Spermatangium**; dieses bildet ein einziges Spermastium, welches nackt, chromatophorenfrei und geißellos ist.

Das Spermastium gelangt wohl passiv - möglicherweise durch Rotation - zum Karpogon, wo die Befruchtung stattfindet. Die Zygote verläßt das Karpogon nicht, sondern von dieser Stelle wachsen diploide, sporogene Fäden aus; die Summe dieser Fäden wird als **Karposporophyt** bezeichnet. Der Karposporophyt wird oft von Fäden des haploiden Gametophyten umhüllt, das ganze Gebilde bezeichnet man als Cystokarp (z. B. bei *Polysiphonia*). Die Endzellen der sporogenen Fäden sind verdickt und stellen die Karposporocysten dar, die je eine diploide Karpospore enthalten bzw. entlassen. Letztere werden ausgebreitet (fallen ab) und wachsen zu diploiden Tetrasporophyten aus. Darauf entstehen die Tetrasporocysten und nach Ablauf der Meiose vier haploide Tetrasporen. Diese werden ebenfalls ausgebreitet und wachsen zu neuen Gametophyten heran.

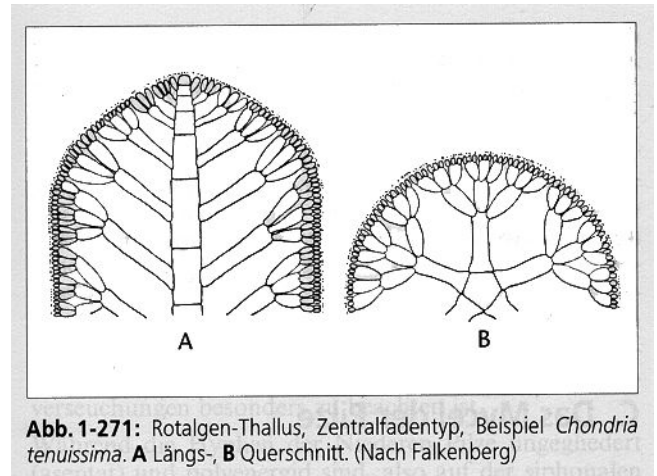


Abb. 1-271: Rotalgen-Thallus, Zentralfadentyp, Beispiel *Chondria tenuissima*. A Längs-, B Querschnitt. (Nach Falkenberg)

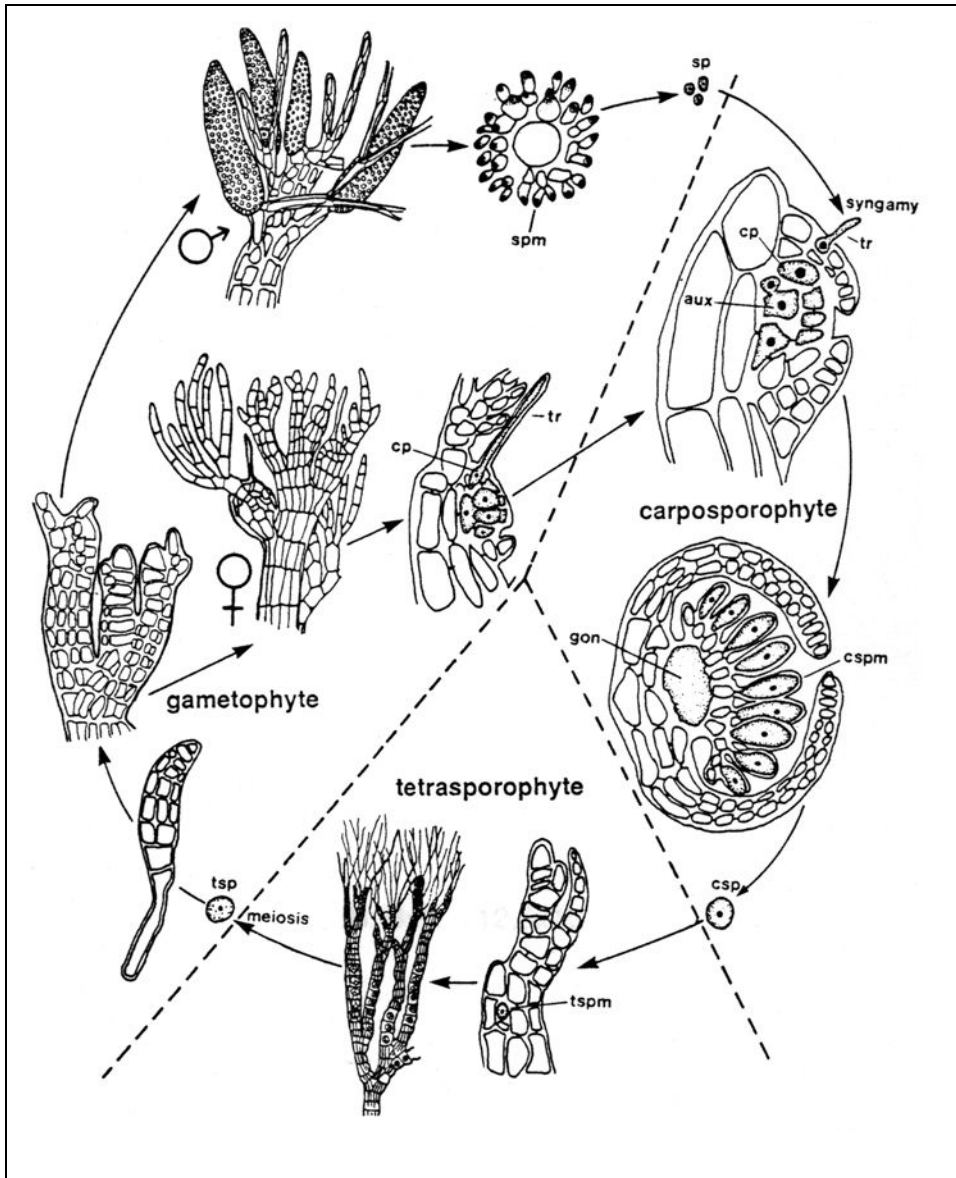
UNTERSUCHUNGSOBJEKT:

Polysiphonia sp. (Unterklasse Florideophycidae): siehe Schema des Entwicklungszykluses nächste Seite !

Bauplanstufe: Thallus nach dem Zentralfadentyp gebaut (1 Zentralzelle von mehreren Rindenzellen umgeben), fädig verzweigt. ♂ Gametophyten mit Spermatangienständen; ♀ Gametophyten mit Cystokarpen und Karposporophyten (+ Karposporen); Tetrasporophyten mit Tetrasporangien und Tetrasporen.

Beobachtungen: (Dauerpräparate):

Thallusbau, ♂ und ♀ Gametophyt, Tetrasporophyt mit den oben angeführten Details.



Entwicklungszyklus von *Polysiphonia*. Abkürzungen: cp Karpogon (mit t Trichogyne), csp Karpospore, cspm Karposporangium, sp Spermium, spm Spermatangium, tsp Tetraspore, tspm, Tetrasporangium.

Themen: **Bryophyta (Moospflanzen): Marchantiopsida (Lebermoose), Bryopsida (Laubmoose) und Sphagnopsida (Torfmoose).**

ORGANISATIONSTYP **EMBRYOPHYTA**

Embryophyten, Grüne Landpflanzen

Charakteristik: Primär autotrophe Eukaryoten mit heterophasisch-heteromorphem Generationswechsel, hochorganisiertem (an das extra-aquatische Leben angepaßtem) Vegetationskörper, vielzelligem Embryo (= Jugendstadium des Sporophyten) und Sporophyten, der von der Mutterpflanze ernährt wird.

Abstammung von höheren Chlorophyta, mit welchen zusammen sie eine phylogenetische Einheit ("Streptophyta") bilden. Gemeinsame Merkmale: Struktur der Chloroplasten, Chemie der Assimilationspigmente, Lage und Struktur der Pyrenoide, Zellwandmaterial, Geißelbau der ♂ Gameten.

Mit der Anpassung an das Landleben werden **neue Organisationsstufen** des Pflanzenkörpers und seiner Organe erreicht:

- Hochdifferenzierte Vegetationskörper: dominiert der Gametophyt, dann besteht er aus Rhizoiden zur Anheftung am Substrat, aus Cauloiden als tragende Achsen und Phylloiden als blattartige Organe der Photosynthese, bei ursprünglichen Gruppen ist der Gametophyt thalloidisch ohne Unterscheidung in Cauloide und Phylloide (vgl. thallose Lebermoose); dominiert jedoch der Sporophyt dann liegt ein hochorganisierter **Kormus** vor mit Achsen, Blättern und Wurzeln.
- Echte Gewebe mit Scheitelzellen- oder Meristemwachstum. Gemäß der Erfordernisse des primär extra-aquatischen Lebens differenzieren sie sich zu Abschlussgeweben (**Epidermis** mit **Cuticula**), Regulationsgeweben (Luftspaltensysteme, Stomata am Sporophyten), Festigungs-(Stütz-)gewebe, Assimilations- und Speichergewebe, Wasseraufnahme- sowie Wasser- und Assimilat-Leitungsgewebe (→ Leitgefäße der "Tracheophyta"; **Leitbündel**).
- Übereinstimmend ist der Bau der Sporangien und Gametangien: mehrzellig, mit einer Hülle aus sterilen Zellen (= Unterschied zu Sporocysten!); am Sporophyten Sporangien mit austrocknungsresistenten Meiosporen (vgl. aber "Megasporen" der Samenpflanzen!); am Gametophyten charakteristische Gametangien:
 ♂ Gametangium = **Antheridium**: die kugel- bis keulenförmige Hülle umschließt das spermatogene Gewebe, in dem aus den spermatogenen Zellen je zwei Spermatozoiden entstehen (vgl. aber die Vereinfachung bei den Samenpflanzen!);
 ♀ Gametangium = **Archegonium**: die ± flaschenförmige Hülle umschließt eine Zellkette - im "Bauch" (als Schwesterzellen) Eizelle und Bauchkanalzelle, darüber (mehrere bis 1, meist verschleimend) Halskanalzellen (vgl. aber die Vereinfachung bei den Samenpflanzen!).

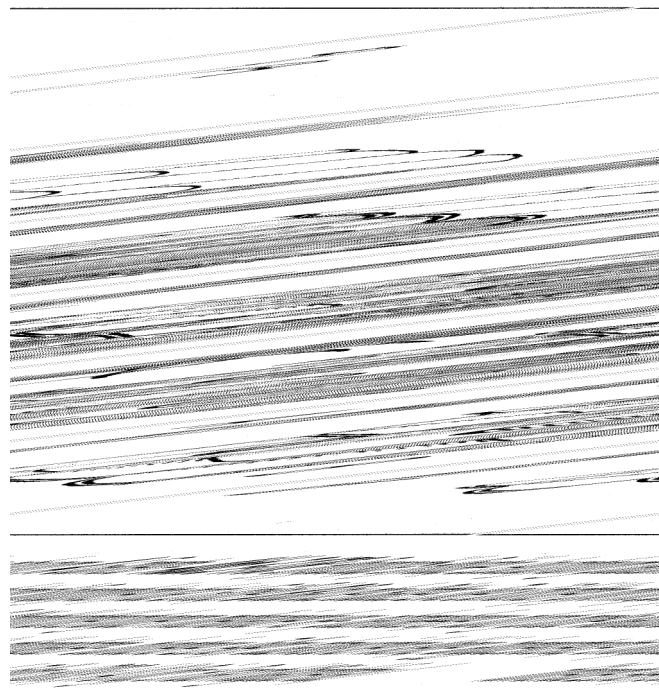
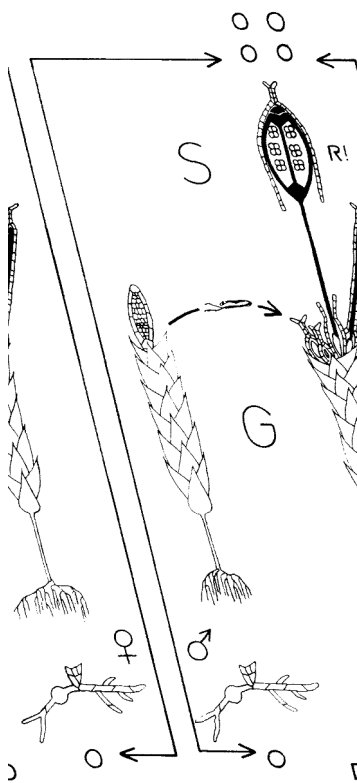
Der charakteristische und einheitliche Bau der Archegonien weist auf einen gemeinsamen Ursprung der Embryophyta hin - daher auch ihre Bezeichnung als Archegoniatae (im engeren Sinn ohne die Samenpflanzen, deren Gametangien so stark reduziert sind, daß ihre strukturelle Homologie namentlich bei den Angiospermen [Bedecktsamern] schwer erkennbar ist).

Als Embryophyta werden demnach einerseits die vier vom Gametophyten bestimmten Gruppen der Moose (**Bryophyten**), andererseits die vom Sporophyten dominierten Gefäßpflanzen (**Tracheophyten**) zusammengefaßt: Embryophyta = Bryophyta + Tracheophyta. Die Tracheophyta (Pflanzen mit Leitgefäßen) umfassen sowohl die

verschiedenen Gefäß-Kryptogamen (**Pteridophyten**) als auch die Samenpflanzen (**Spermatophyten**).

ABTEILUNG BRYOPHYTA (MOOSPFLANZEN) (ca. 16.000 Arten)

Chakteristik: Archegoniatae mit dominierender Haplophase. Entwicklungszyklus (Abbildung unten links): der **Gametophyt** (G) entwickelt sich aus Sporen über ein Protonema (meist fädiger Thallus) zur mit Rhizoiden versehenen grünen Moospflanze, die thalloidsch (meist als flächiges Lager) oder folios (in „Würzelchen“ = Rhizoide, „Stämmchen“ = Cauloid und „Blättchen“ = Phylloide gegliedert) organisiert ist und die Gametangien entwickelt (monözisch oder diözisch; Archegonien mit mehreren Halskanalzellen. - Zygotenbildung im Archegonium). Der darauf entstehende **Sporophyt** (S) differenziert sich aus dem Embryo (ohne Ruhepause!) zum Sporogon mit Fuß (Haustorium), Stiel (Seta) und Sporenkapsel (Sporangium), ist zeitlebens unselbständig und wird vom Gametophyten ernährt. Im Sporangium entstehen aus einem sporogenen Gewebe unter Meiose (R!) die haploiden Sporen.



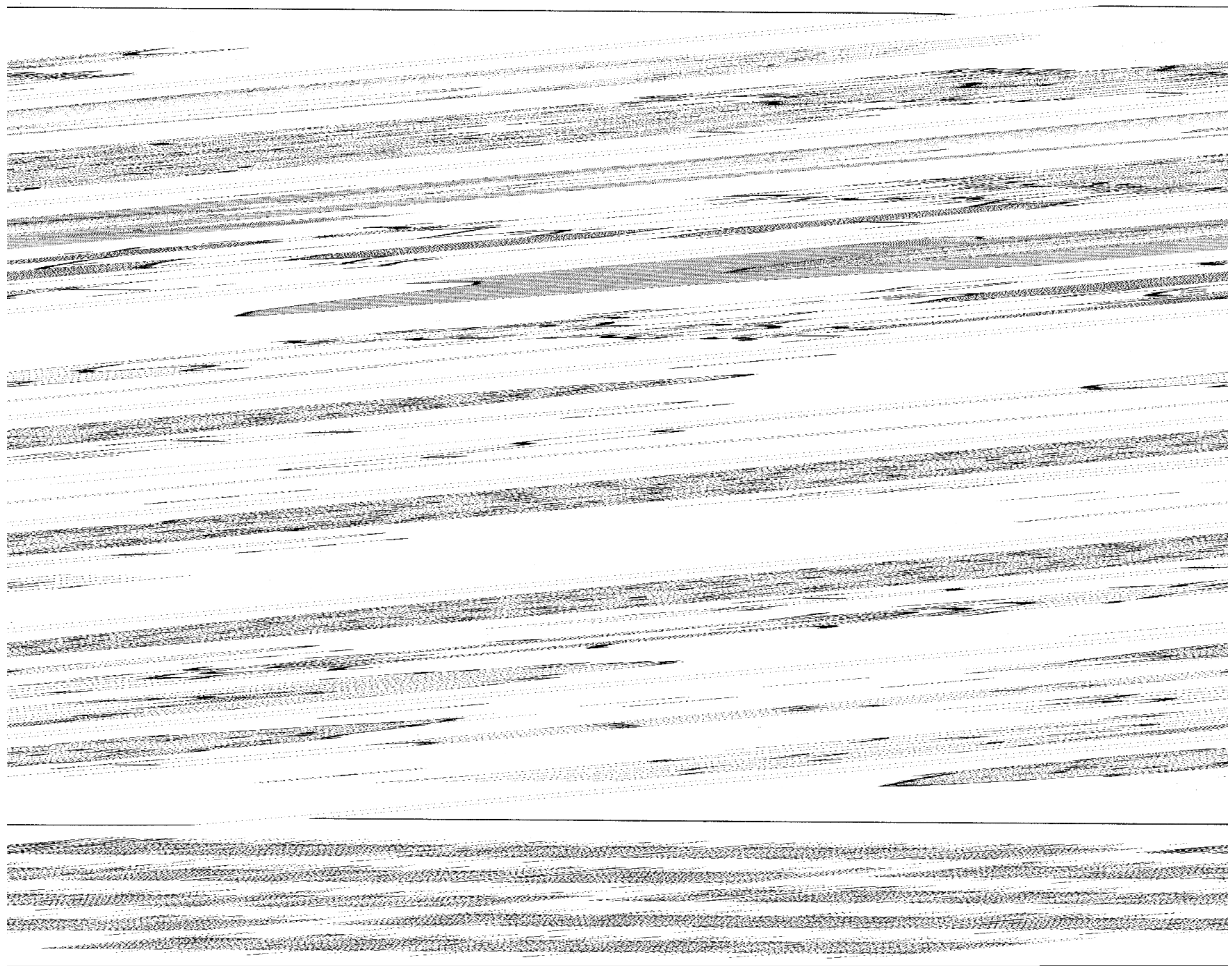
Die Blättchen der foliosen Moose sind in der Regel einschichtig (mit Ausnahme der Mittelrippe), in Ausnahmefällen jedoch mehrschichtig (*Leucobryum*, Abb. 3-176, oben rechts) und mit spezialisierten Zellen (Wasserspeicherung, vgl. auch *Sphagnum*). Spaltöffnungen zum Gasaustausch sind fast ausschließlich auf den Sporophyten beschränkt (Ausnahme: Hornmoose).

Die **Hornmoose** (Klasse **Anthocerotopsida**) sind eine reliktsche Gruppe mit einfachem Thallus; ca. 300 Arten. Dem gegenüber sind die Leber- und Laubmoose bei weitem bedeutsamer.

In den Tropen dominieren die **foliosen („beblätterten“)** **Lebermoose** (Jungermaniopsida) mit ca. 5600 Arten, meist als Epiphyten (häufig auf Blättern). Im temperaten Bereich sind hingegen die **thallosen Lebermoose** bemerkenswert (z. B. Brunnen-Lebermoos: *Marchantia polymorpha*).

Klasse *Marchantiopsida* (thallose Lebermoose) (ca. 300 Arten)

Thallus hochdifferenziert (Abb. 3-165 G), meist mit Epidermis (= Abschlussgewebe), mit Assimilations- und Speichergeweben; oberseits mit auffälligen Atemporen, Gametangien auf dem Thallus oder auf eigenen Trägern; Sporogone ohne Columella, vereinfacht, mit einschichtiger Kapselwand.



UNTERSUCHUNGSOBJEKTE:

Marchantia polymorpha (Brunnenlebermoos)

Beobachtungen: Vegetative Thalli mit Gametangienständen

Thallus **makroskopisch**: bandförmig-lappig, gabelig-verzweigt, oberseits Brutbecher (vegetative Fortpflanzung! siehe obige Abb. A), Oberfläche deutlich gefeldert und punktiert (Binokular! – Atemhöhlen und Stoma-ähnliche Atemporen), unterseits mit Rhizoiden und Bauchschruppen; Gametangienstände makroskopisch: Stiel und Schirm, Lage der Antheridien bzw. Archegonien am/im Schirm; **mikroskopisch**: Stiel (Querschnitt anfertigen): bilaterale Thallusnatur!

Unterscheidungsmerkmale der Leber- und Laubmoose

	Lebermoose	Laubmoose
GAMETOPHYT:		
Protonema	meist rudimentär, ephemer	häufig wohl entwickelt
Rhizoide	einzellig, unverzweigt (glatte oder/und Zäpfchenrhizoide); zur Verankerung und H ₂ O-Aufnahme	vielzellig, verzweigt (Fadenrhizoide mit schrägen Querwänden); nur zur Verankerung
Gestalt und Organisation	thalloidisch oder folios, meist dorsiventral; ohne Leitgewebe	stets folios, meist radialsymmetrisch; im Zentralstrang oft Leptoide und Hydroide
Verzweigung	neben den Blättchen	unter den Blättchen
Blattstellung	2(3)zeilig	meist schraubig (z. T. abgeflacht)
Blattbau	abgerundet oder oft mehrspitzig, gelappt, ohne Mittelrippe	einspitzig, einfach, meist mit Mittelrippe
Zellen mit Ölkörpern	meist vorhanden (mit Terpenen)	fehlend
Archegonium: Halskanalzellen	4-8(-20), aus Zentralzelle	10-∞, aus Zentral- und Deckelzelle
Lockstoffe	Proteine	Rohrzucker
Embryotheca ¹⁾	aufreißend	Oberteil als Kalyptra ringsum abreißend
SPOROPHYT:		
Stomata	fehlend	vorhanden
Seta	kurzlebig, zart (durchsichtig), anfangs kurz (oder fehlend), erst bei der Sporenreife gestreckt	langlebig, fest, schon vor der Kapselentwicklung heranwachsend
Columella ²⁾	fehlend	(meist) vorhanden
Peristom ³⁾	fehlend	(meist) vorhanden
Elateren ⁴⁾	(meist) vorhanden	fehlend
Kapselöffnungsweise	längs (Risse, Klappen)	quer: fast immer Deckel

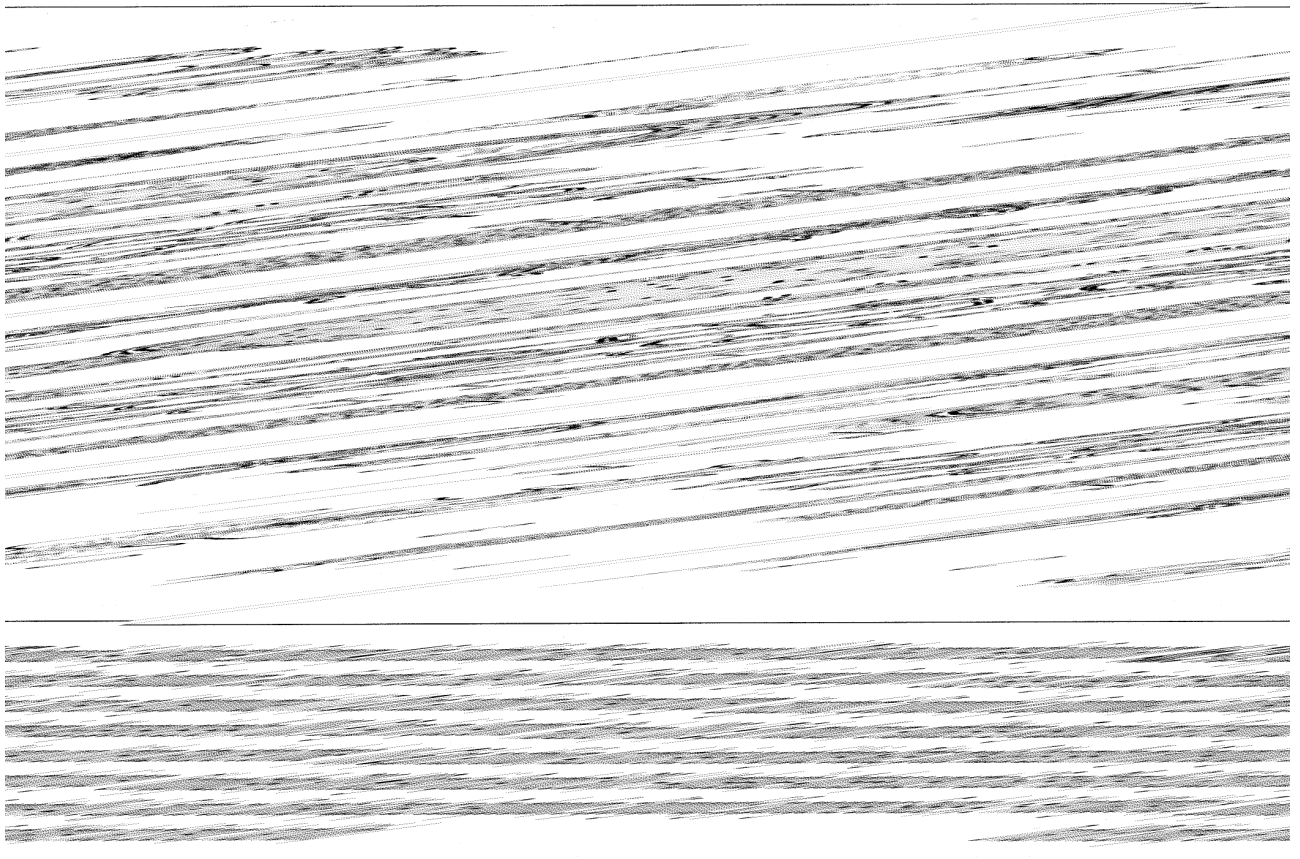
1) gametophytische Hülle (' Archegoniumwand) des Embryos (= junger Sporophyt).

2) sterile, ± massive, meist säulenförmige Gewebepartie in der Kapselachse.

3) Kranz zahnartiger, toter Zellen oder Zellwandreste am Rand der geöffneten Kapselmündung, die die Sporenausbreitung reguliert.

4) sterile, tote, hygroskopisch wirksame Abkömmlinge der Archesporzellen, oft Schwesterzellen der Sporenmutterzellen (dann Sporen-Elateren-Verhältnis 4:1).

Klasse *Sphagnopsida* (Torfmoose): Protonema zunehmend thallos (flächig, gelappt). Sprosse ± regelmäßig wirtelig-rosettig verzweigt mit Lang- und Kurztrieben (Äste teils abstehend, teils abwärts anliegend), mit "unbegrenztem" Wachstum. Blättchen 1schichtig, aus Chloro- und Hyalocyten aufgebaut (Abb. 3-175 G). Sporophyt auf einem (gametophytischen!) Pseudopodium (keine Seta!), die Archegoniumwand durchwachsend (keine Kalyptra!). Deckel-Kapsel (wird durch Überdruck abgesprengt) ohne Peristom (= zahnartiger, hygroskopisch beweglicher Verschlussmechanismus); Archespor (= Gewebe, aus dem die Sporen entstehen) die Columella (= Säule im Inneren der Kapsel) glockig überwölbend. (Nur eine Gattung [Sphagnum] mit ca 350 Arten. Torfmoos-Arten sind wichtige Torfbildner in Hochmooren und können große Mengen Wasser speichern: siehe Demonstration!).



UNTERSUCHUNGSOBJEKT: *Sphagnum* sp.

Blättchenanatomie (Chloro- und Hyalocyten). Dazu werden von einem Seiteast einige Blättchen abgeschabt und im Durchlichtmikroskop analysiert.

Empfohlene Demonstration für den Unterricht: Eine Handvoll Torfmoos wird im trockenen Zustand gewogen, das Gewicht notiert. Dann wird dieses gewogene Torfmoos in einem Glas in Wasser eingelegt bis die Luft entwichen ist. Nach kurzer Zeit wird das überstehende Wasser abgegossen bis kaum noch Wasser aus dem Glas tropft. Das nun wassergesättigte Torfmoos wird neuerdings gewogen und die Differenz zum Trockengewicht ermittelt. Daraus kann das Volumen eines Torfmooses (100x100x1 m) in Bezug zu einem Klassenzimmer gesetzt werden. Dieser einfache Versuch demonstriert eindrucksvoll die enorme Wasserspeicherkapazität der Moose, eine ökologisch überaus wichtige Funktion.

Klasse *Bryopsida* (= *Bryatae*, *Musci*; *Laubmoose*) (ca. 10.000 Arten)

Unterklasse ***Bryidae*** („**Birnmoosähnliche**“): Protonema meist fädlich. Sprosse akrokarp (= meist aufrecht mit endständigem Sporogon) oder pleurokarp (= häufig niederliegend und stark verzweigt, mit seitenständigen Sporogonen); Stämmchen meist mit Zentralstrang. Sporophyt nicht auf einem Pseudopodium, die Kapsel aber durch eine meist gut entwickelte Seta deutlich hervorgehoben. Kapsel meist mit Deckel, der durch einen Anulus (= Ring quellfähiger Zellen) abgesprengt wird; am Kapselrand in der Regel ein zahnförmiges Peristom (= hygroskopisch beweglicher Verschlußmechanismus, „Mundbesatz“), das die Sporenausstreuung regelt. Columella (= zentrale Säule in der Kapsel) bis zur Spitze durchgehend, Archespor (= Gewebe, aus dem die Sporen entstehen) daher hohlzylindrisch. Hierher 98% aller Laubmoosarten.

Überordnung ***Polytrichanae*** („Haarmützenmoosartige“): Peristomapparat aus ganzen hufeisenförmigen Zellen aufgebaut, meist mit 32 oder 64 Zähnen, darüber von einer Gewebeschicht verschlossen → Sporenausstreuung durch seitliche Poren. Moose mit hochentwickeltem Leitgewebe in Stämmchen und Blättchen.

Überordnung ***Bryanae*** („Birnmoosartige“): Peristomapparat aus tangentialen Zellwandpartien (meist 16zählig); einfach (i. d. R. 16 zweizipfelige Endostomzähne) oder doppelt (2 Reihen: meist 16 Exostomzähne und 16 Endostomzähne); Leitgewebe fehlend oder reduziert und funktionslos.

UNTERSUCHUNGSOBJEKTE:

1. Adulter (geschlechtsreifer) Gametophyt eines Laubmooses: ***Mnium*** sp. (Sternmoos): Archegonienstand (medianer Längsschnitt) im Mikroskop (Dauerpräparat).

An der Spitze der Stämmchen entstehen, zu Gruppen vereinigt und von manchmal auffällig gefärbten und/oder vergrößerten Hüllblättchen ('Perichaetium') umgeben, die gestielten, vielzelligen Gametangien (Archegonien) und ♂ Gametangien (Antheridien). Zwischen den Gametangien stehen mehrzellige, sterile, ± haarartige 'Paraphysen'. – Moose mit einem gemischt-geschlechtigen Gametangienstand bezeichnet man als synözisch; eingeschlechtige Moose als diözisch; zwittrige Moose mit getrennten Antheridien- und Archegonienständen als monözisch.

Beobachtungen: Archegonienstand (längs) mit Perichaetium, Archegonien und Paraphysen (Übersichtszeichnung). – Suchen Sie ein im Längsschnitt median getroffenes Archegonium mit steriler äußerer Zellschicht(en), Eizelle und Bauchkanalzelle, Halskanalzellen (manchmal schon verschleimt). Gegebenenfalls mehrere Schnittfragmente kombinieren!

Sporophyt der Laubmoose: ***Polytrichum*** sp. (Haarmützenmoos): ganze Moospflanze mit Sporogon (getrocknetes Material, **DEMO**).

Auf dem erwachsenen Gametophyten (beblätterte Moospflanze mit Rhizoiden, Blättchen mit deutlicher Mittelrippe) ist an der Spitze ("akrocarp") der Sporophyt entwickelt; im reifen Zustand ist er (= das Sporogon) in Seta und Sporenkapsel gegliedert. Die Seta bleibt mit ihrem Fuß im Unterteil des Archegoniumbauches verankert, dessen Reste als Vaginula die Sporogonbasis am Grunde umhüllen; der obere, nach der Befruchtung vergrößerte Teil der Archegoniumhülle verbleibt zunächst als Kalyptra (bei *Polytrichum* faserig) lose auf der heranwachsenden Sporenkapsel (dem Sporangium) sitzen.

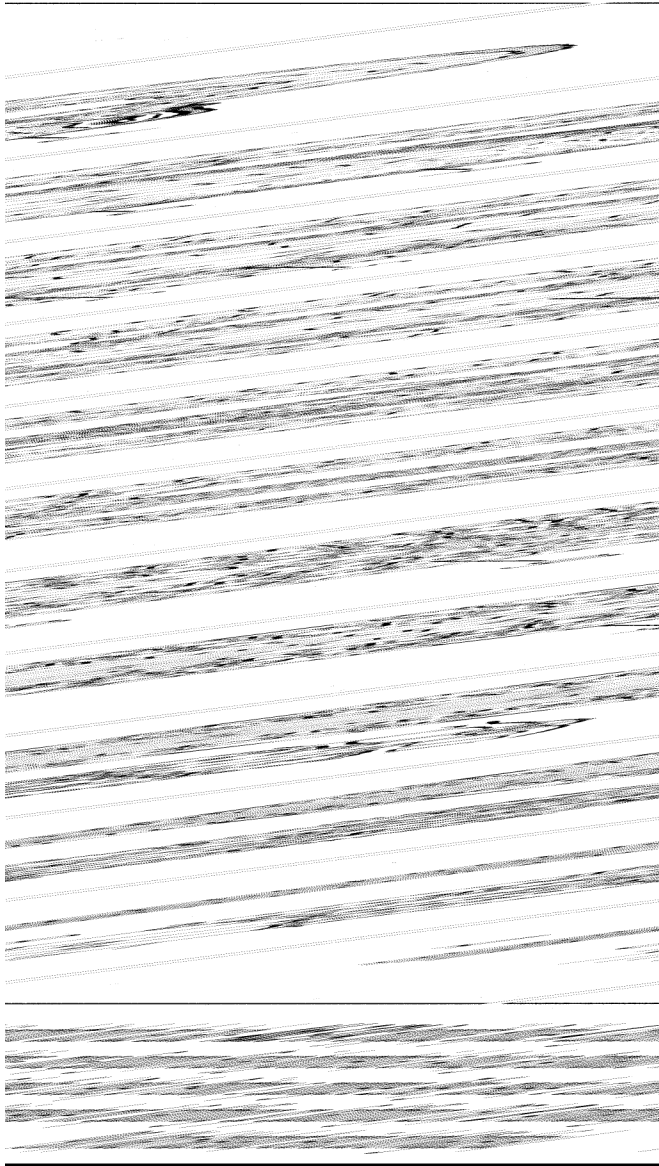
An der Sporenkapsel unterscheidet man Apophyse (sterile Region der Kapselbasis), Urne (Hauptabschnitt mit dem Sporensack) und Deckel. Der zwischen Urne und Deckel ausgebildete Anulus (ein ringförmiges Trennungsgewebe) verursacht bei der Sporenenreife das Abwerfen des Deckels. Damit wird die Urnenmündung frei, an deren Peripherie das Peristom ausgebildet ist, ein gewöhnlich zahnartiger "Mundbesatz", der die Sporenausstreuung regelt. Bei *Polytrichum* jedoch bestehen die Zähne aus ganzen Zellen, und die Mündung ist durch eine Gewebeschicht überspannt, sodaß die Sporen nur durch die Zahn-Lücken ausgestreut werden ("Poren-Kapsel").

Beobachtungen: Gestalt des *Polytrichum*-Sprosses (makroskopisch): Gametophyt (mit Rhizoiden; Blättchenstruktur) und Sporophyt (Seta, Sporogon), mit und ohne Kalyptra.

2. Sporenkapsel der Laubmoose: ***Polytrichum*** sp. (Haarmützenmoos): innerer Aufbau und anatomische Strukturen (mikroskopische Dauerpräparate).

Die Kapsel besitzt eine Epidermis mit Spaltöffnungen; darunter schließt ein Wandparenchym resp. Assimilationsgewebe an. Längs der Achse setzt sich ein Leitungsgewebe aus der Seta durch die Apophyse in die säulenförmige Columella fort, die als Stützelement bis unter den Deckel reicht. In einem Hohlraum um die Columella herum ist der hohlzylindrische Sporensack an den sog. Spannfäden aufgehängt, die ihn einerseits mit der Columella, andererseits mit der Urnenwand verbinden. Die Sporensack-Wand besteht aus 2 Zellschichten und umschließt das zunächst 1schichtige Archospor, aus dem nach mehreren Teilungsschritten die Sporenmutterzellen, und nach der Meiose schließlich die Sporen hervorgehen.

Beobachtungen: Bau der Sporenkapsel im Quer- und Längsschnitt: Kapselwand, Sporensack (z. T. geschrumpft; z. T. jüngere Stadien: 1schichtiges Archespor zwischen der zweilagigen Sporensack-Wand), Columella sowie Spannfäden (z. T. durch die Präparation zerrissen bzw. angeschnitten). Im Längsschnitt Apophyse (Leitgewebe), Urne (vergl. mit dem Querschnitt!) und Deckel, darunter die die Kapsel verschließende Gewebeschicht und peripher erkennbar Peristom (rotbraun) und Anulus (undeutlich). Auf Färbung und Zellwanddicken achten!



Peristom der Laubmoose: *Funaria* sp. (Drehmoos):

Sporogon mit doppeltem, hygroskopisch wirksamen Peristom (Trockenmaterial).

Das Peristom der Bryanae ist aus den durch Querwandleisten verstärkten Tangentialwänden der Sporangienwand (und zwar aus den 3 innersten Zellschichten) aufgebaut. Bei der Kapselreife und dem Absterben der entsprechenden Wandpartien bleiben die partiell verdickten Wandteile an der Urnenmündung bzw. unter dem Deckelrand erhalten; es sind in der Regel zahnförmige (oft paarweise zusammenhängende) Zellwandfragmente einer Reihe von Zellen, die in einer (einfaches P.) oder in zwei Reihen (doppeltes P.) am Urnenmund angeordnet sind, je nachdem ob die gemeinsamen Wandpartien von 2 oder 3 tangentialen Zellschichten beteiligt sind. Die quer, längs bzw. schräg verlaufenden Zellulosefasern in der Zellwand sind die Grundlage für die hygroskopischen Bewegungen der Peristomzähne (Auswärts- oder Einwärtsbiegen, spirales Verdrillen usw.), die die entdeckelte Urne verschließen und wieder öffnen können.

Versuch im Unterricht: Nach Entfernen des Deckels (sofern nicht schon abgefallen vorsichtiges Präparieren unter dem Binokular) wird der tote Peristomapparat sichtbar, der aus zwei Zahnreihen besteht; dem äußeren Exostom (mit derben, sklerenchymatischen bräunlichen oder gelblichen Zähnen) und dem inneren Endostom (mit zarten, membranösen, am Grund zusammenhängenden, oben

fransig auslaufenden Zähnen); darunter sind (bei entsprechend starker Vergrößerung) Reste der rundlichen Anuluszellen am Urnenrand erkennbar.

Durch Austrocknenlassen und Wiederbefeuchten (Behauchen) kann unter dem Binokular die Bewegung der Peristomzähne beobachtet werden, die beliebig wiederholt werden kann.

Unter starker Vergrößerung sind Querstreifen (manchmal auch ein vertikales Zickzackmuster) erkennbar, die den Ansätzen der Horizontal- und Vertikalwände der beteiligten Zellen entsprechen.

Themen: **Bärlappe (Lycopodiopsida): Bärlappartige, Moosfarnartige; Schachtelhalme (Equisetopsida) Echte Farne**

FARNPFLANZEN (PTERIDOPHYTA)

Die Farnpflanzen (wie auch die Samenpflanzen) besitzen einen ähnlichen Generationswechsel wie Moose: Gameto- und Sporophyt sind morphologisch deutlich verschieden, Zygotenbildung und Meiose folgen nicht unmittelbar aufeinander. Der Gametophyt bildet Sexualorgane in Form von Antheridien und Archegonien.

Der Gametophyt tritt aber stark in den Hintergrund und liegt als kleines, rübenartiges (Bärlappe), lappig-verzweigtes (Schachtelhalme) oder herzförmig-blättchenartiges (echte Farne) Gebilde vor, das die Sexualorgane trägt. Es wird als **Prothallium** bezeichnet.

Nach der Befruchtung der Eizelle im Archegonium wächst aus der Zygote der Sporophyt, der den eigentlichen Vegetationskörper der Pflanze bildet. Er ist in die drei Grundorgane Achse, Blatt und Wurzel differenziert.

Entwicklungszyklus (vgl. Abb.): Die Spore (A) keimt zum Prothallium (B) aus, das die Antheridien (C) und Archegonien (D; ähnlicher Bau wie bei den Moosen) bildet. Nach der Befruchtung wird aus der Zygote (E) der Sporophyt (F; eigentliche Pflanze). Dieser bildet Sporangien (G) und nach der Reifeteilung die Sporen.

* Während also der Vegetationskörper der Moose dem adulten Gametophyten entspricht, wird bei den Farnpflanzen die eigentliche Pflanze durch den Sporophyten repräsentiert. Da der Sporophyt diploid ist und deshalb alle Gene in zweifacher Ausführung vorhanden sind, ist seine Anpassungsfähigkeit höher.

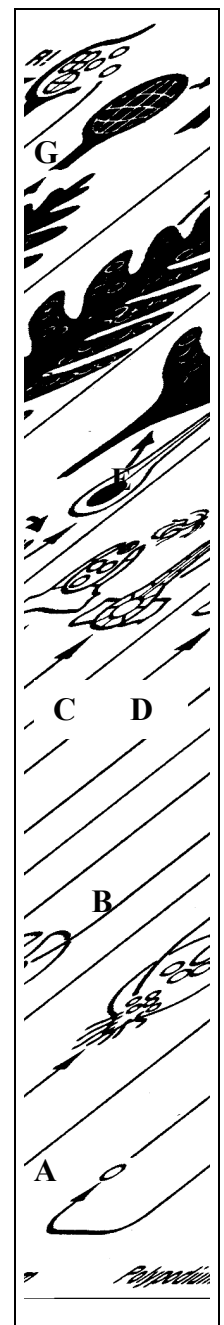
Progressionen (in den verschiedenen systematischen Gruppen mehrfach parallel!):

1) auf Seite des Gametophyten:

- Zunehmende Kurzlebigkeit von mehreren Jahren bis zu wenigen Stunden
- Abnehmende Selbstständigkeit, im Extremfall erfolgen Entwicklung, Befruchtung und Entwicklung des Embryos zur Gänze in der Spore oder im Sporangium

2) auf Seite des Sporophyten:

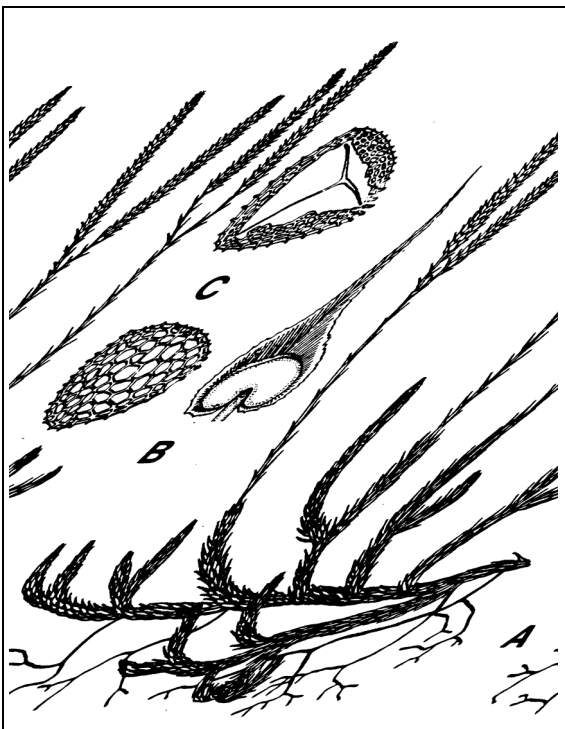
- ausgehend von blattlosen, gleichartig verzweigten Gabeltrieben (bei den ausgestorbenen Rhyniophyta) zunehmende Organisation des Sporophyten in bewurzelte Sproßsysteme (Verzweigung gabelig [dichotom] → seitlich [lateral]) mit Hauptachsen und Seitenorganen begrenzten Wachstums (Schuppen und Blattorgane, Sporophylle, Kurz- und Jahrestriebe)
- Vervollkommung des Stütz- und Leitsystems der Achsen (Ligninbildung: Verholzungsfähigkeit erhöht die Stabilität; Änderungen in der Verteilung des Leitbündelsystems)
- Spezialisierung von Blättern in ausschließlich der Photosynthese dienende Blätter (Trophophylle) und Sporangien tragende Blätter (Sporophylle)



- zunehmende Gruppierung der Sporophylle (→ Sporophyllstände)
- zunehmende Gruppierung der Sporangien (→ Sori) und Ausbildung von Schutzhüllen (→ Indusien), selten Verwachsung
- Sporangium mit mehrzellschichtiger Wand, entsteht aus einer Gruppe von Zellen (Eusporangium) → Sporangium mit einzellschichtiger Wand, entsteht aus einer Zelle (Leptosporangium)
- Differenzierung der Sporen in Mikrosporen (wachsen zum männlichen Gametophyten aus) und Megasporen (wachsen zum weiblichen Gametophyten aus): Das Phänomen der Sporendifferenzierung (Vorverlegung der sexuellen Differenzierung) wird als **Heterosporie** bezeichnet
- Reduktion der Megasporenzahl von 4 auf 1
- [sehr selten: Einhüllung der Megasporangien: Samenbildung]

Die heutigen Pteridophyten sind nur mehr ein winziger Bruchteil der einstigen Formenfülle und zerfallen in zwei sehr verschiedenartig organisierte Gruppen (Rai & Graham 2010): „Lycophytes“: Bärlappe sowie „Monilophytes“: Schachtelhalme, Gabelblattgewächse (hier nicht näher behandelt) und „echte“ Farne. Sie gehen auf primitive, im Silur/Devon entstandene Landpflanzen zurück, deren Vegetationskörper noch nicht klar in Achse, Blätter und Wurzeln gegliedert war, die sogenannten Psilophyten (*Rhynia*: nackte, gabelig verzweigte „Achsen“; *Asteroxylon*: mit blättchenartigen Emergenzen und entfernt bärlapp-ähnlichem Habitus; beide aber mit endständigen Sporangien).

Bärlappe (*Lycopodiopsida*, *Lycophytes*)



Bärlappe, Lycopodiales. *Lycopodium clavatum* (Keulenbärlapp): A Pflanze mit Sporophyllähren; B Sporangium mit aufgesprungenem Sporangium; C Sporen in zwei Ansichten.

Weltweit verbreitete Waldpflanzen mit meist niederliegender, gabelig verzweigter Sprossachse und kleinen, schraubig oder in Zeilen angeordneten **Mikrophyllen** (einfache, ungegliederte, einnervige Blätter). Am Ende der Sprosse werden **Sporophylle** gebildet, die an der Basis auf der Oberseite je ein Sporangium tragen.

Die Gruppe der Lycopodiopsida war schon im Paläozoikum (Karbon; Steinkohlebildung!) mit zahlreichen Formen und mit großen Baumarten (*Lepidodendron*, *Sigillaria*) vertreten. Heute sind sie bis auf wenige krautige Gattungen (mit zusammen etwa 1000 Arten) ausgestorben.

Wichtigste Gattungen: *Huperzia*, *Lycopodium*, *Selaginella*

Bärlappartige (Lycopodiales)

Der Gametophyt ist ein kleines, rübenförmiges Gebilde (mit Mycorrhiza: Symbiose mit Pilzen!), das zu seiner Entwicklung Jahrzehnte benötigt. Der Sporophyt ist spiralförmig beblättert, die Sporen sind nicht differenziert.

Moosfarnartige (Selaginellales)

Selaginella (Moosfarn): Kleine niederliegende Pflänzchen mit spiralg oder vierzeilig gestellten Blättern. Die Sporophyllähren tragen zwei Sorten von Sporophyllen bzw. Sporangien (und damit Sporen):

Megasporophylle, Megasporangien mit je vier Megasporen (E)

Mikrosporophylle, Mikrosporangien mit zahlreichen Mikrosporen (Γ).

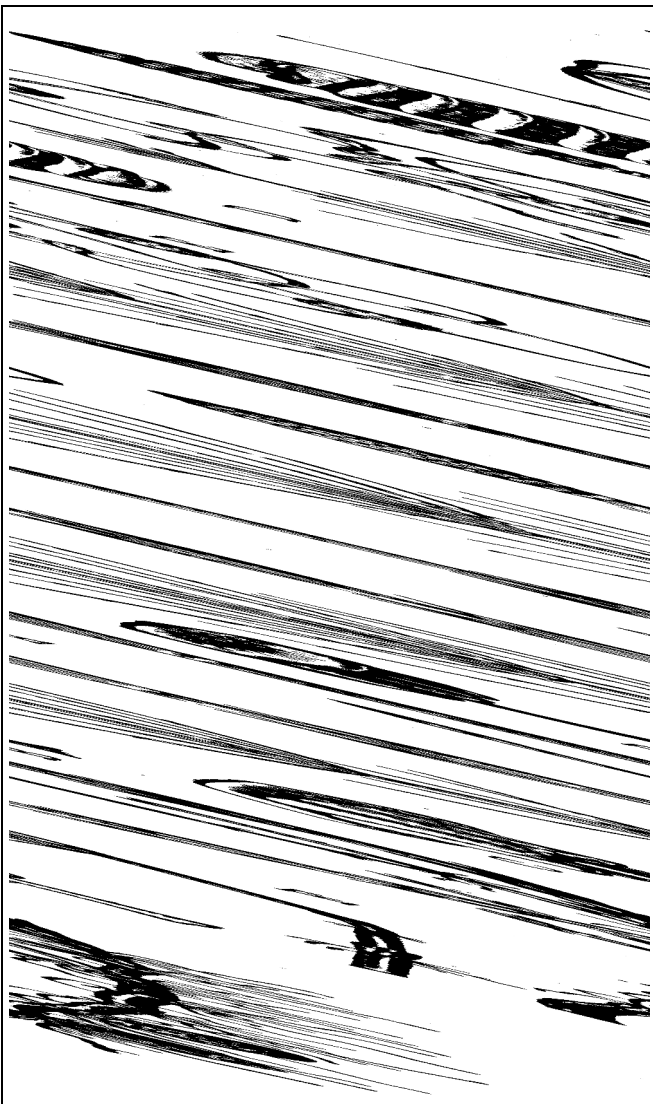
Entwicklungszyklus (vgl. Abb.): Aus den Mikrosporen (A) keimt das Mikroprothallium (B), das allerdings in der Mikrospore verbleibt und dort in Antheridienzellen die Spermatozoiden bildet (C). Das Megaprothallium entwickelt sich ebenfalls in der Megaspore (D), deren Wand später platzt (E), sodaß die Archegonien befruchtet werden können. Aus der Zygote entwickelt sich der Sporophyt (G; junger Sporophyt: F), der nach der Reifeteilung wieder Mikro- und Megasporen in Mikro- (H) bzw. Megasporangien (I) bildet.

Die Megaspore mit dem Embryo stellt eine formale Zwischenstufe zwischen Sporen- und Samen-Ausbreitung dar (vgl. Samenpflanzen).

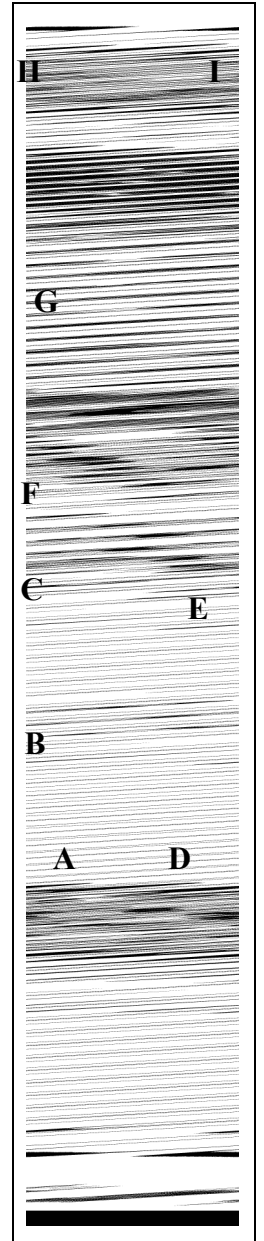
* Die Entwicklungszeit des Gametophyten ist gegenüber den echten Bärlappen sehr stark reduziert. Die sowohl morphologische als auch, damit verbunden, zeitliche Reduktion des Gametophyten, die zunehmende

Reduktion seiner Eigenständigkeit und die zunehmende

Differenzierung zwischen weiblichem und männlichem Gametophyten gipfeln in der evolutiv jüngsten und artenreichsten Gruppe der Landpflanzen, den Bedecktsamern.



Schachtelhalme. *Equisetum arvense* (Acker-Schachtelhalm): A fertile Frühjahrstrieb und F vegetativer Sommertrieb ; B-C Sporangienträger mit Sporangien an ihrer Unterseite; D Spore mit Hapteren; E Sporen mit den im trockenen Zustand ausgebreiteten Hapteren.



Schachtelhalme (Equisetopsida)

Diese ebenfalls im Paläozoikum reich vertretene Gruppe (darunter auch baumförmige Arten, z. B. *Sigillaria*, große Bedeutung als Steinkohlebildner!) ist rezent nur mehr durch eine einzige Gattung, *Equisetum* (mit ca. 30 Arten), vertreten.

Die Sproßachse ist in Internodien und Nodien (Knoten) gegliedert, an denen jeweils eine Manschette aus kleinen miteinander verwachsenen Blättern (Mikrophyllen) sitzt. Von den Knoten zweigen *zwischen* den Blättern (im Gegensatz zu Samenpflanzen!) wirtelige Seitenäste ab. Die Photosynthese erfolgt im wesentlichen durch die Achsen.

Die Sporen werden in Sporangien gebildet, die zu mehreren auf der Unterseite von tischchenförmigen Sporangienträgern (Sporangiophore, = Sporophylle) stehen. Diese

treten zu ährenförmigen Sporophyllständen zusammen. Sie können am Ende von vegetativen Trieben (z. B. Wald-Schachtelhelm /*Equisetum sylvaticum*) oder am Ende eigener, chlorophyllfreier und unverzweigter Frühjahrstriebe (z. B. Acker-Schachtelhelm/*Equisetum arvense*) stehen.

Equisetum ist isospor (in den Steinkohlewäldern des Paläozoikums gab es auch heterospore Vertreter). Die Sporen besitzen 4 bandförmige Anhänge („Hapteren“), die bei feuchtem Wetter die Spore gänzlich einhüllen. Bei Trockenheit breiten sie sich aus, wodurch sich die Sporen ineinander verfangen und in Form von lockeren Wolken leicht durch den Wind ausgebreitet werden können. Die Sporen wachsen zu kleinen, geweihförmig verzweigten Prothallien aus. Diese sind getrenntgeschlechtlich und tragen an den Spitzen die Antheridien bzw. Archegonien.

Die äußeren Zellwände der Epidermiszellen sind verkieselt. Früher benutzte man die Schachtelhalme wegen dieser Verkieselung zum Putzen von Zinngeschirr („Zinnkraut“).

Echte Farne (Polypodiopsida)

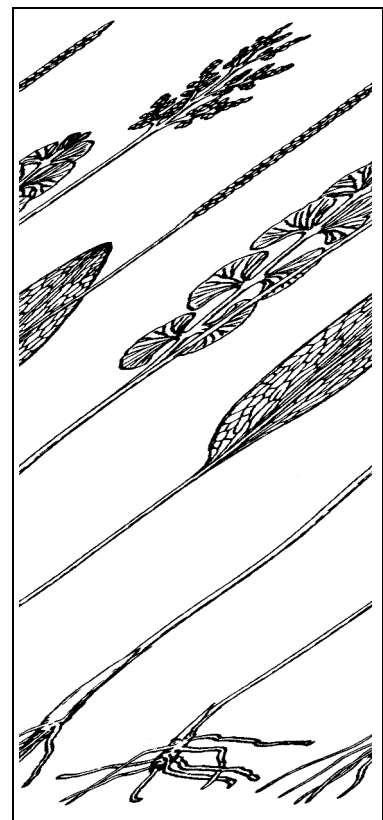
Im Gegensatz zu den Bärlappen und Schachtelhalmen mit ihren kleinen, einfach gebauten Mikrophyllen sind die Blätter der Farne groß, reich gegliedert und mit einem verzweigten Gefäßnetz versehen („Farnwedel“, **Megaphylle**, i. d. R. Sporotrophophylle, d.h., photosynthetisch **und** sporangienbildend).

Zu den ursprünglichen Vertretern in der heimischen Flora gehören die Ophioglossaceae. Bei ihnen sind die Sporophylle räumlich verzweigt und bestehen aus einer gestielten Spreite (wie die vegetativen Blätter) und einem sporangientragenden Abschnitt, der „quer“ zum Spreitenabschnitt entspringt. Bei *Ophioglossum* (Natternzunge) ist die Spreite ungeteilt, bei *Botrychium* (Mondraute) geteilt. Die Sporangien sind ursprünglich gebaut (eusporangiat).

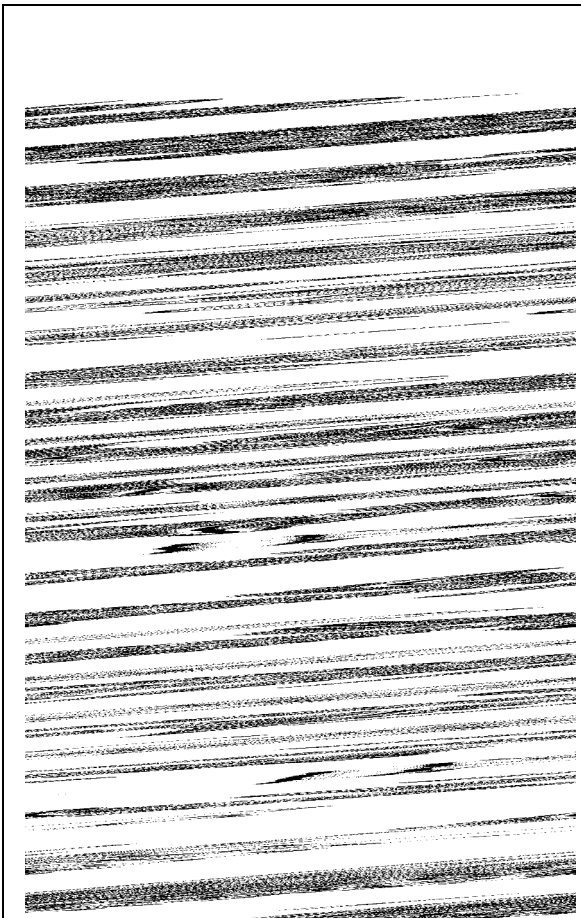
Den Großteil der heute lebenden Farne stellen die leptosporangiaten Farne (keine systematische Gruppe).

Vegetationskörper: Abgesehen von den tropischen Baumfarnen mit hohen, aufrechten Stämmen besitzen sie i. d. R. eine gedrungene, häufig schief aufrecht bis waagrecht am oder im Boden liegende Sprossachse (Rhizom), die an der Spitze laufend neue Blätter bildet und auf der Unterseite die Wurzeln trägt.

Zumeist bilden die der Photosynthese dienenden Blätter im Laufe der Entwicklung die Sporangien (→ Sporotrophophylle) die unterseits zu **Sori** (Sing.: **Sorus**) gruppieren (makroskopisch sichtbare braune Tupfen, Streifen oder Felder; Sori sind vielfach von einem Häutchen [= Indusium, Schleier] bedeckt). Seltener gibt es eine morphologische Differenzierung in nur der Photosynthese dienende Trophophylle und oft nicht photosynthetisierende, lediglich der Sporenbildung dienende Sporophylle.



Farne, Ophioglossaceae. Links *Ophioglossum vulgatum* (Natternzunge); rechts *Botrychium lunaria* (Mondraute).

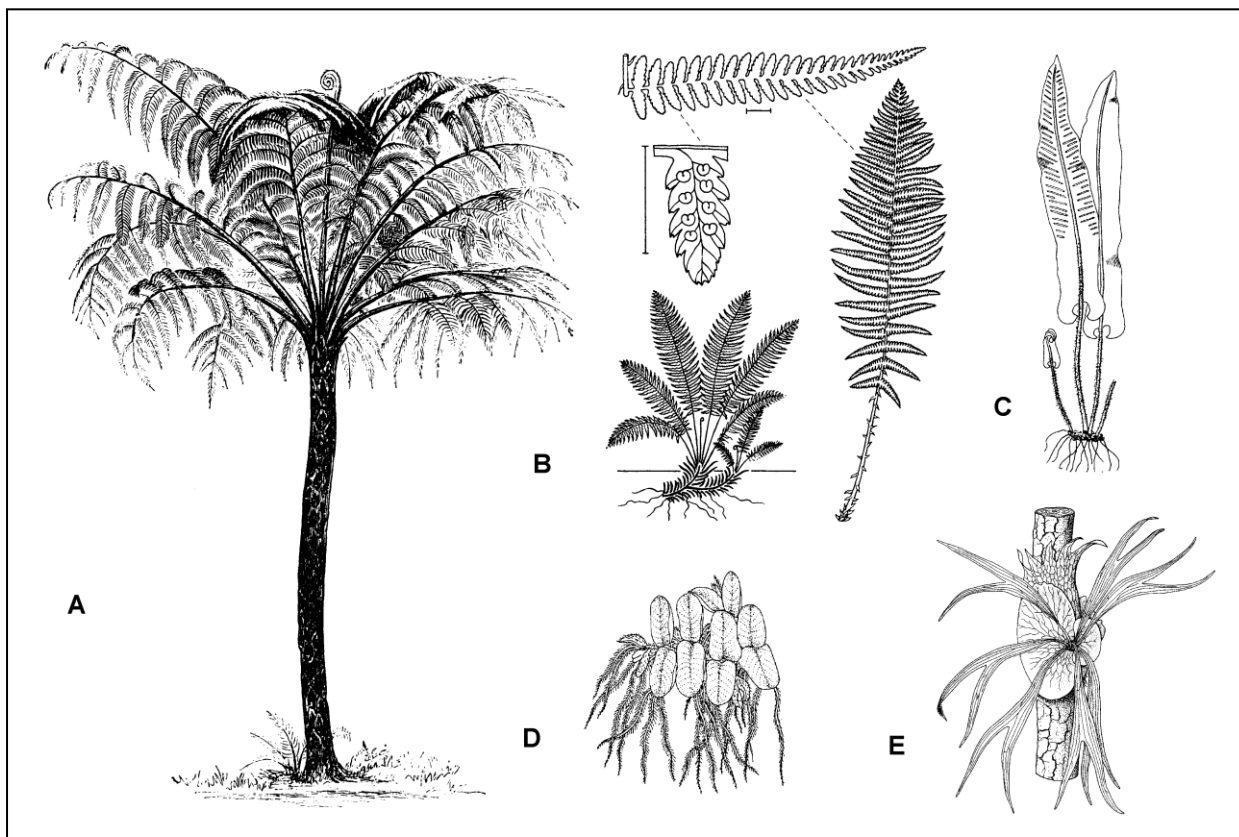


F... bitus; B Schnitt durch Sorus; C Fiederchen mit jungen, noch vom Indusium bedeckten Sori; D desgl., im älteren Stadium mit geschrumpften Indusien.

Sporangium: Eine Zellreihe aus großen, U-förmig verdickten Zellen bildet den sog. **Anulus** (Ring). Ihm schließen sich die unverdickten Zellen des **Stomiums** an. Die Öffnung des reifen Sporangiums erfolgt am Stomium: Durch den Kohäsionszug der Anuluszellen klappt bei Reife der obere Teil des Sporangiums zurück und gibt die Sporen frei.

Eine extrem abgeleitete Gruppen der Leptosporangiaten sind die durchwegs heterosporen sogenannten Wasserfarne, bei denen die Mikro- und Megasporangien in kompliziert gebaute, aus Blättern oder Blatteilen umgebildete Behälter (Sporokarprien) eingeschlossen sind.

A Baumfarn (*Cyathea*). **B** Gewöhnlicher Wurmfarne (*Dryopteris*): gesamte Pflanze (links unten), Wedel (rechts), Fieder 1. Ordnung (links oben), Fiederchen (links Mitte). **C** Hirschwurmfarn (*Asplenium scolopendrium*) mit ungeteiltem Blatt. **D** Schwimmfarn (*Salvinia*) mit zwei unterschiedlichen Blattparten, dem einfachen an der Wasseroberfläche schwimmenden Schwimmblatt und dem stark zerschlitzten untergetauchten Wasserblatt **E:** epiphytischer Farn (*Platycterium*) mit humussammelnden „Nischenblättern“ und Sporotrophophyllen.



Themen: **Samenpflanzen (Spermatophyta): Merkmale**
Nackt- und Bedecktsamer (Gymno- und Angiospermae): Merkmale

Untersuchungsobjekte: **Farnpflanzen: Bärlappe, Moosfarne, Schachtelhalme, Echte Farne**

Bärlappartige (Lycopodiales)

Teufelsklaue (*Huperzia selago*): Die gabelig (mit gleich starken Ästen) verzweigte *Huperzia selago* besitzt aufrechte Sprosse, die abwechselnd mit Trophophyllen oder Sporophyllen (kaum unterschiedlicher Gestalt) besetzt sind.

Schlangen-Bärlapp (*Lycopodium annotinum*), Keulen-Bärlapp (*L. clavatum*): Die gabelig verzweigten *Lycopodium*-Arten bilden einerseits ± liegende Sproßsysteme, daran andererseits aufrechte „Seiten“-Äste begrenzten Wachstums, die mit Sporophyllständen (auch morphologisch differenzierte Blätter!) abschließen.

Makroskopisch: **Nur DEMO**

Habitus [bei beiden Objekten]: unterschiedlicher Verzweigungstyp, Sporophyllstände

Moosfarnartige (Selaginellales)

Alpen-Moosfarn (*Selaginella selaginoides*): aufsteigende Sprosse mit spiraliger, gleichartiger Beblätterung.

Schweizer Moosfarn (*Selaginella helvetica*) mit liegenden, zweizeilig beblätterten Sprossen und aufrechten Sporophyllständen

Makroskopisch: **DEMO**

Habitus, Sporophyllstände

Mit Binokular untersuchen und zeichnen:

Sporophyllstand (Alkoholmaterial): Mikrosporophylle mit Mikrosporangien (zahlreiche Mikrosporen), Megasporophylle mit Megasporangien (häufig etwas größer als die Mikrosporangien, Umriss der 4 Megasporen erkennbar)

Mikro- und Megasporen: Größenvergleich!

Schachtelhalme (Equisetopsida)

Acker-Schachtelhalm (*Equisetum arvense*.)

Nur DEMO:

Aufbau von Sporophyllstand und Sporophyllen: wirtelig gedrängte Anordnung der Sporophylle in einem Zapfen, „einbeinige Tischchenform“ der Sporophylle mit nach unten gewendeten 5–10 Sporangien

Chlorophyllose Sporophyllestände (Frühjahr) und vegetative assimilierende Sprosse (später im Jahr)

Echte Farne (Polypodiopsida)

UNTERSUCHUNGSMATERIAL:

Verschiedene lebende Objekte mit Binokular:

Blattfiederchen: Unterseite (schwache Vergrößerung) – Anordnung, Lage und Form der Sori; Indusium. Vergleich mehrer Arten.

Gestieltes Sporangium von *Dryopteris*:

[Präparation: Indusium eines Sorus entfernen (Nadeln oder feine Pinzette!) und Sporangien mit einer Nadel ablösen; 2 Sporangien separat auf Objektträger legen; ein Sporangium (a) mit Wasser und Deckglas bedecken, das zweite (b) austrocknen lassen]

- a Seitenansicht: auffälliger Anulus (über Rücken und Scheitel des Sporangiums verlaufende Zellreihe mit verdickten Radial- und Innenwänden), Zellen der Sporangiumwand ansonsten zart und groß, besonders beim Stomium (präformierte Aufrißstelle, dem Anulus gegenüberliegend); Sporen im Inneren des Sporangiums erkennbar.
- b Öffnung des Sporangiums mikroskopisch verfolgen. – Geöffnetes Sporangium: Veränderung der Anuluszellen beachten; entlassene Sporen: warziges Perispor. (Die Perispormuster und -strukturen sind bei verschiedenen Farnen recht unterschiedlich.)

Prothallium: Habituszeichnung. Vergleichen Sie die Organisationsstufe mit der des Sporophyten!

Die Demonstrationsobjekte sollen die Vielfalt der heute noch vertretenen Farne zeigen:

Herbarbelege:

Mondraute (*Botrychium lunaria*): gehört zu jener Gruppe von Farnen, deren Sporangien eine mehrzellschichtige Wand besitzen

Straußfarn (*Matteuccia struthiopteris*): Differenzierung in Sporo- und Trophophylle

Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare*): deutscher Name wegen der runden Sori ohne Indusium

Männerfarn (*Dryopteris filix-mas*): einer der häufigsten heimischen Farne, Sori mit Indusium

SAMENPFLANZEN (SPERMATOPHYTA)

Im Prinzip handelt es sich bei den Samenpflanzen - wie bei den Farnpflanzen - um sporenbildende Pflanzen. Auch der Generationswechsel der Samenpflanzen ist von dem der Farnpflanzen ableitbar. Bei den Samenpflanzen ist der Gametophyt jedoch immer und noch stärker reduziert und seine Eigenständigkeit noch stärker eingeschränkt.

Bei den Samenpflanzen liegt obligate Heterosporie vor. Entsprechend sind die Sporophylle immer in Mikro- und Megasporophylle differenziert. Die Mikrosporophylle werden als Staubblätter (**Stamina**, Sing.: Stamen), die Megasporophylle als Fruchtblätter (**Karpelle**) bezeichnet.

Eine gewisse Ausnahme bilden nur die Coniferophytina, da sie keine Megasporophylle bilden, sondern die Megasporangien frei auf Achsen stehen.

Das Megasporangium wird von einer aus den sogenannten **Integumenten** gebildeten Hülle umgeben. Diese Einheit aus Hülle und Megasporangium wird als **Samenanlage** bezeichnet. Pro Megasporangium wird meist nur mehr eine einzige Megaspore gebildet. Die Megasporen werden nicht ausgebreitet, sondern verbleiben in ihrem Sporangium (= **Nucellus** der Samenanlage) auf der Mutterpflanze. Sie entwickeln sich sofort zu einem vielzelligen Megaprothallium weiter.

* Der weibliche Gametophyt ist durch das Verbleiben auf der Mutterpflanze und durch die Integumente von Umwelteinflüssen weitgehend unabhängig.

Die einkernigen **Pollenkörner** entsprechen den Mikrosporen. Der männliche Gametophyt, das mehrzellige Pollenkorn, wird durch den Wind oder (vor allem bei den Bedecktsamern) durch Tiere in jenen Bereich des Megasporangiums gebracht, wo ein Pollenschlauch mit meist unbegeißelten Spermazellen gebildet wird.

* Dadurch wird der Befruchtungsvorgang von der Verfügbarkeit von tropfbarem Wasser unabhängig: Die männlichen Gameten (im Pollenkorn) werden direkt zu den weiblichen Gameten transportiert.

Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich sofort der Embryo (= der junge Sporophyt). Er ist im Gewebe des Megaprothalliums eingebettet. Die Hülle um das Megasporangium, das Integument, wird zur **Samenwand (Testa)**. Hat der Embryo eine definierte Größe und Differenzierung erreicht, löst sich das Megasporangium, das nun vor allem den Embryo samt Endosperm enthält, als reifer **Same** von der Mutterpflanze und wird ausgebreitet. Im Gegensatz zu den heterosporen Pteridophyten (z. B. *Selaginella*) dient also nicht mehr nur die Megaspore der Ausbreitung der Pflanze, sondern das gesamte **Megasporangium, das bereits den jungen Sporophyten enthält**.

* Der junge Sporophyt erhält dadurch bessere Etablierungschancen, das Endosperm liefert Nährstoffe für die erste Wachstumszeit mit.

Weiters ist für Samenpflanzen die Bildung von Blüten charakteristisch. Unter **Blüte** versteht man einen der Fortpflanzung dienenden Kurzsproß mit begrenztem Wachstum und mit Mikro- und/oder Megasporophyllen.

Tendenzen in diese Richtung zeigen schon manche Farnpflanzen: Bei *Lycopodium* und *Equisetum* ist durch die Stauchung der Internodien bereits der Kurzsproßcharakter von Blüten vorweggenommen, bei den

lockeren Ähren von *Selaginella* liegt bereits eine Differenzierung der Sporophylle in Mikro- und Megasporophylle vor.

- * Vorteil der Blütenbildung ist die Arbeitsteilung innerhalb des Sprosses, die auch eine Prädisposition für die später in der Evolution hinzugekommene Tierbestäubung darstellt.

Die Samenpflanzen gliedern sich in die ursprünglicheren **Gymnospermen** und die jüngeren **Angiospermen**:

NACKTSAMER (GYMNOSPERMAE)

Unter diesem Begriff faßt man mehrere, untereinander nicht näher verwandte Gruppen von Samenpflanzen zusammen, die sich von den Angiospermen in der Struktur der Fortpflanzungsorgane und im Ablauf der Befruchtung unterscheiden.

Merkmale der Gymnospermen:

- Samenanlagen sitzen frei an Achsen oder auf Blättern (Sporophyllen), ohne von diesen bedeckt (eingehüllt) zu werden (daher der Name „Nacktsamer“)
- Die Samenanlagen besitzen 1 Integument, welches das Megasporangium, den sogenannten Nucellus, umhüllt.
- Der weibliche Gametophyt bildet bei ursprünglichen Gymnospermen noch Archegonien aus und bildet ein vielzelliges Megaprothallium; abgeleitete Arten bilden keine Archegonien aus.
- Der männliche Gametophyt besteht bei ursprünglichen Gymnospermen aus mehr als 3 Zellen. Selten (z. B. Ginkgo) werden (begeißelte) Spermatozoide gebildet.
- Das Nährgewebe für den Embryo ist das haploide Gewebe des vielzelligen Megaprothalliums (primäres **Endosperm**).
- Die Blüten bei den heutigen Vertretern stets getrenntgeschlechtlich
- In der Regel baumförmige Holzgewächse

Wichtige systematische Gruppen dieser heute mit weniger als 1000 lebenden Arten existierenden

Gymnospermen sind: siehe folgende Seiten

FIEDERBLÄTTRIGE NACKTSAMER (CYCADOPHYTINA)

Blätter gefiedert, Samenanlagen frei auf

Sporophyllen.

Cycadopsida („Palmfarne“)

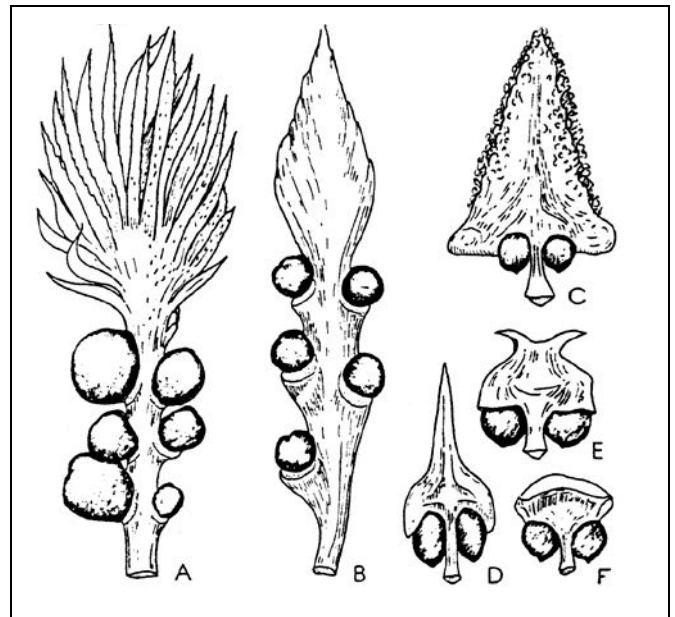
Bezogen auf die europäische Flora sind die Cycadeen ohne Bedeutung, sie zeigen aber in anschaulicher Weise die Progressionen im Bereich des Megasporophylls.

Früher weit verbreitet, heute nur mehr wenige (ca. 200) Vertreter in den Tropen und Subtropen.

Die Staubblätter sind immer zu Zapfenblüten vereinigt. Sie haben einen sterile

Endabschnitt und auf ihrer Unterseite eine große Zahl von Pollensäcken.

Die weiblichen Blüten (außer bei *Cycas*) sind Zapfen aus zahlreichen, meist dicht stehenden Megasporophyllen mit 2-10 Samenanlagen und einem sterilen, z. T. noch deutlich blattartigen Endteil. Letzterer wird innerhalb der Cycadopsida immer stärker rückgebildet (bei gleichzeitiger Verringerung der Zahl der Samenanlagen).



Megasporophylle von *Cycas revoluta* (A), *C. circinalis* (B), *Dioon edule* (C), *Macrozamia* sp. (D), *Ceratozamia mexicana* (E), *Zamia skinneri* (F).

Gnetopsida

Nur mehr sehr wenige rezente Vertreter in drei Gattungen: der Rutenstrauch *Ephedra* mit wind- und insektenbestäubten Vertetern, die breitblättrige, wahrscheinlich insektenbestäubte Liane *Gnetum* und die höchst eigenartige *Welwitschia mirabilis* aus der Namib-Wüste.

GABEL- UND NADELBLÄTTRIGE NACKTSAMER (CONIFEROPHYTINA)

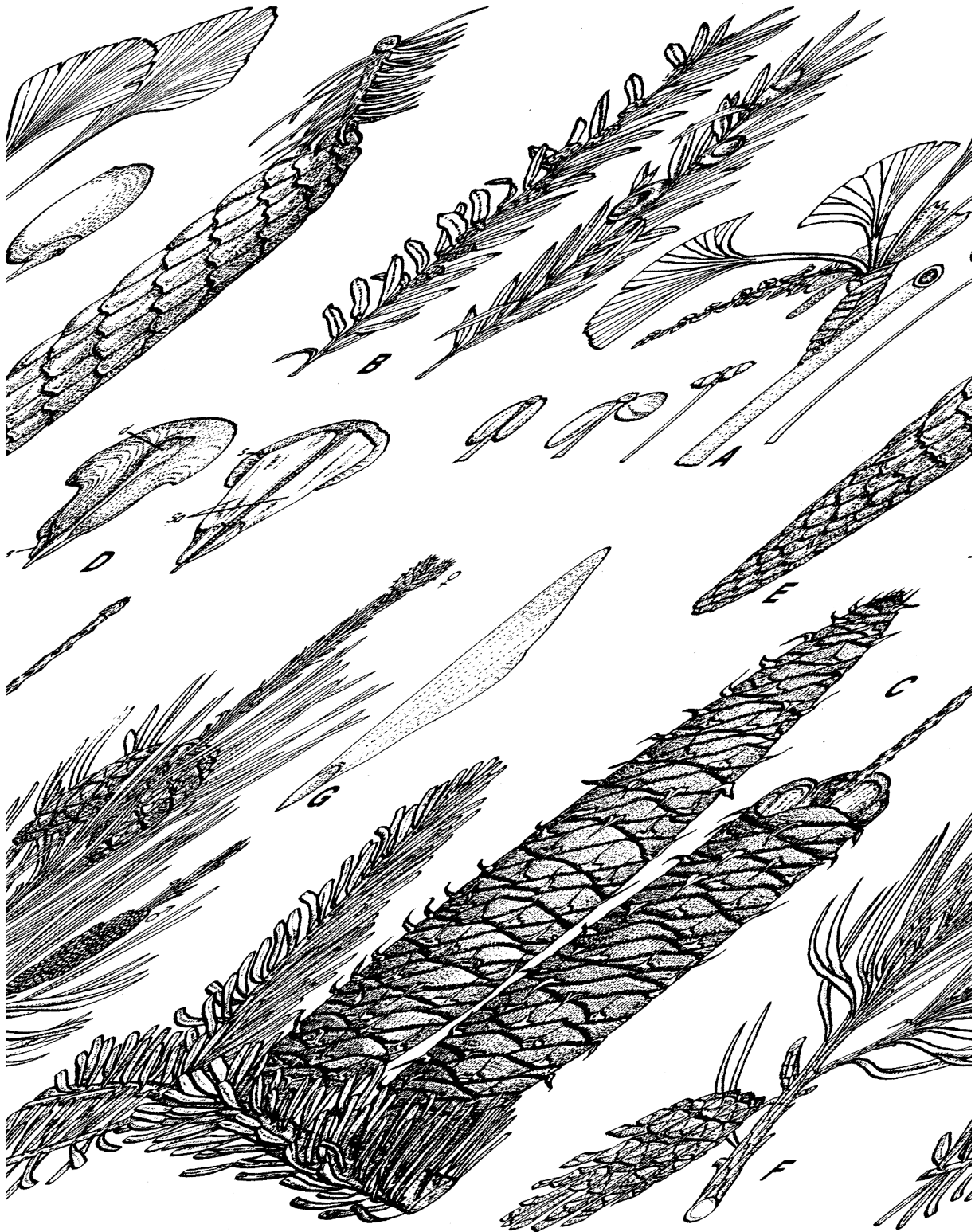
Blätter einfach, flächig-lappig (*Ginkgo*) oder nadelförmig; Stamm verzweigt (Astkrone); Samenanlagen frei an Achsen.

Gabelblättrige Nacktsamer (Ginkgoopsida)

Blätter flach

Einziger Überlebender einer besonders im Mesozoikum reich entfalteteten Gymnospermengruppe ist *Ginkgo biloba* (Ginkgo), ein „lebendes Fossil“. Die Art ist in Japan und China ein Kulturbaum und wurde so vor dem Aussterben bewahrt. Sie wird heute auch bei uns häufig als Parkbaum gepflanzt. Blätter flach, gabelig-lappig (in China wird der Baum wegen der eigenartigen Blattform als „Entenfuß“ bezeichnet), an Kurztrieben.

Coniferophytina. – **A** Ginkgoopsida (Gabelblättrige Nacktsamer). *Ginkgo biloba*: Kurztrieb mit männlicher Blüte und jungen Blättern, Staubblätter, Samenanlagen bzw. reifer Same. – **B-G** Pinopsida (Nadelblättrige Nacktsamer). **B** Taxidae. *Taxus baccata* (Eibe): Zweig mit männlichen Blüten (links) bzw. mit reifen Samen. – **C-G**, Pinidae, Pinaceae. C-D *Abies alba* (Tanne): C Zweig mit Zapfen, D Deck- und Samenschuppen-Komplex [d Deckschuppe; s Samenschuppe; sa geflügelte Samen] ; E *Picea abies* (Fichte): Zapfen; F-G *Pinus sylvestris* (Rotföhre): F Zweig mit männl. und weibl. Blüten und reifem Zapfen, G geflügelter Same.



Nadelblättrige Nacktsamer (Pinopsida)

Blätter nadelförmig, oft immergrün.

Sehr isoliert ist die Familie der Taxaceae und dem einzigen europäischen Vertreter *Taxus baccata*. Im Gegensatz zu den übrigen Vertretern dieser Gruppe trägt der fertile Kurzsproß nur eine einzige spitzenständige Samenanlage.

Sonst stehen die Samenanlagen auf holzigen, blattartig verbreiterten Achsen (**Samenschuppen**), die ihrerseits aus den Achseln von holzigen Blättern (= **Deckschuppen**) entspringen. Die Schuppen treten zu **Zapfen** zusammen, die damit morphologisch einem Blütenstand entsprechen. Die männlichen Blüten sind klein, ovoid und enthalten zahlreiche Staubblätter. Pflanzen harzreich.

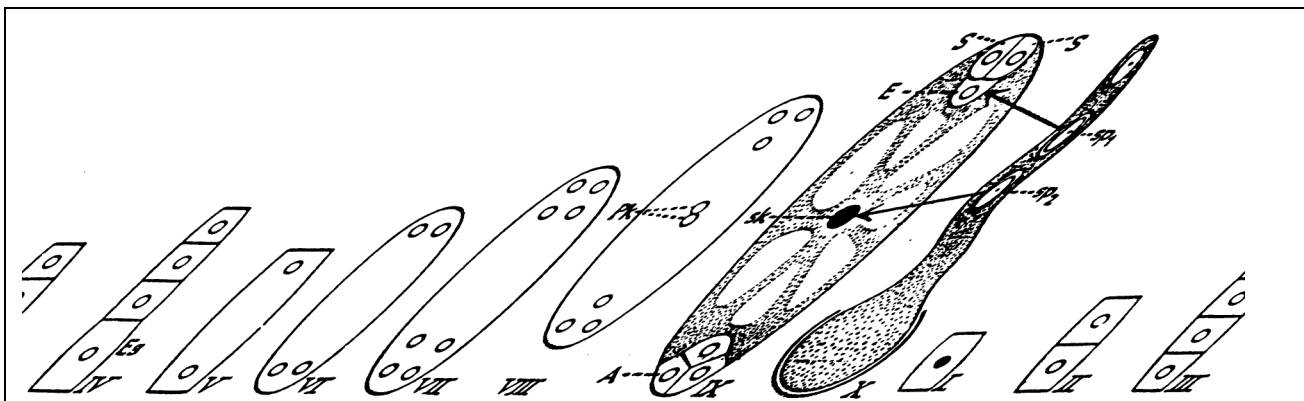
Vegetationsbestimmend sind Nadelgehölze heute nur mehr unter konkurrenzschwachen Bedingungen. Dies sind vor allem klimatisch ungünstige Gebiete (Taiga; Waldgrenze) oder nährstoffarme Standorte (Moore; nährstoffarme Böden), auf denen sie mit Hilfe einer Symbiose mit Pilzen (Mycorrhiza) wachsen können. Ein sehr anschauliches Beispiel liefert die Rotföhre/*Pinus sylvestris*: sie wird unter natürlichen Bedingungen (also unter Konkurrenz durch andere Arten) in feuchte bodensaure (z. B. Hochmoor-Ränder), trockene kalkige und trockene bodensaure (Felshänge über Kalk und Silikat) Standorte abgedrängt. Von ihren ökologischen Ansprüchen her besitzt sie das Optimum ihrer Wuchsleistung allerdings in ganz anderen Bereichen, nämlich dort, wo sie von der konkurrenzstarken Rotbuche/*Fagus sylvatica* verdrängt wird!

- * Die tatsächliche standörtliche Einnischung von Arten ist nicht nur von den Wechselbeziehungen der einzelnen Art zur abiotischen Umwelt abhängig, sondern ist stark überprägt von Wechselwirkungen mit der biotischen Umwelt z. B. durch Konkurrenzphänomene.

BEDECKTSAMER (ANGIOSPERMAE)

Die Angiospermen sind mit $\gg \frac{1}{4}$ Mio. Arten nicht nur die weitaus größte Gruppe der Spermatophyten, sondern umfassen nahezu die Hälfte aller bekannten Pflanzenarten. Von den Gymnospermen unterscheiden sich die Angiospermen vor allem durch Merkmale im generativen Bereich:

- Die Samenanlagen sitzen immer auf einem Megasporophyll (= Karpell, = **Fruchtblatt**) und werden von diesem (oder von mehreren) eingehüllt („bedeckt“, daher der Name „Bedecktsamer“!). Der von Tieren (sekundär auch vom Wind) ausgebreitete Pollen kann daher nicht direkt auf die Samenanlage gelangen, sondern wird von einem speziellen Teil der Fruchtblätter (nämlich von der **Narbe**) aufgefangen. Dieser Vorgang wird als **Bestäubung** bezeichnet. Die Pollenkörner keimen auf der Narbe, die Pollenschläuche wachsen in das Innere des Fruchtknotens bis zu den Samenanlagen, in denen die Befruchtung erfolgt.
- * Dadurch sind die empfindlichen Samenanlagen von direkten Umwelteinflüssen weitgehend geschützt. Dies ist auch ein wichtiger Faktor bei der bei den Bedecktsamern vorherrschenden Tierbestäubung.
- Die von einem Stielchen getragenen Samenanlagen besitzen (1—)2 Integumente. Sie umhüllen das eigentliche Megasporangium, den sogenannten Nucellus. Darin bildet sich nach der Reifeteilung 1 Megaspore (3 gehen zugrunde), die sofort 3 Zellteilungen durchmacht. Daraus resultiert im Normalfall ein 8kerniger aber 7zelliger „**Embryosack**“, der der weibliche Gametophyt (Megaprothallium) ist. Diese 7 Zellen besetzen eine klar festgelegte Position im Embryosack: Am apikalen Pol die Eizelle, flankiert von zwei Schwesterzellen (Synergiden), am gegenüberliegenden Pol drei Antipoden, dazwischen die größte Zelle mit den beiden restlichen Kernen, die in der Folge zum diploiden sekundären Embryosackkern verschmelzen.
- * Der Gametophyt wird gegenüber den Gymnospermen noch weiter reduziert („auf das Notwendigste“), das ermöglicht neben dem Sparen von Ressourcen auch eine Beschleunigung



Entwicklung des Embryosacks, Befruchtung. I Embryosackmutterzelle (2n); II-III Meiose \rightarrow 4 haploide Zellen; IV Differenzierung der Embryosackzelle (Es); V-VIII Kernteilungen in der Embryosackzelle, Paarung der Polkerne (VIII: PK); IX reifer Embryosack (S, Synergiden, E, Eikern; sK, sekundärer Embryosackkern, A, Antipoden); X keimendes Pollenkorn (Auswachsen des Pollenschlauches; sp₁ und sp₂ Spermakerne, einer verschmilzt mit dem Eikern, der zweite mit dem sekundären Embryosackkern).

der Fortpflanzung, was etwa für kurzlebige Arten von entscheidender Bedeutung ist.

- Der den männlichen Gametophyten repräsentierende Pollenschlauch (Mikroprothallium) enthält immer nur 3 Kerne, wovon zwei (!) der Befruchtung dienen.
- Die Befruchtung ist eine doppelte: Der auf der Narbe gekeimte Pollenschlauch durchwächst (im Pollenschlauchleitgewebe) den Griffel und dringt durch die von den Integumenten freigelassene Öffnung (Mikropyle) zum Embryosack vor und in eine Synergide ein. Dort entläßt er die **beiden** Geschlechtskerne. Einer befruchtet die Eizelle; daraus entsteht die Zygote und durch unmittelbar anschließende Zellteilungen der **Embryo** (= der diploide, junge Sporophyt). Der zweite befruchtet den bereits diploiden sekundären Embryosackkern, woraus ein triploider Kern (primärer Endospermkern) resultiert. Letzterer entwickelt sich durch aufeinanderfolgende Zellteilungen zu einem den Embryo umhüllenden (triploiden) Nährgewebe (dem **Sekundären Endosperm**) weiter (vgl. dagegen das primäre Endosperm der Gymnospermen = haploide Gewebe des vielzelligen Megaprothalliums)
- * Die Pflanze kann dadurch Ressourcen sparen, weil Nährgewebe erst nach tatsächlich erfolgter Befruchtung gebildet wird.

Die Bedecktsamer zerfallen in zwei Gruppen, die Ein- und Zweikeimblättrigen (**Mono-** und **Dicotyledones**). Da auf diese Gruppen im folgenden öfters hingewiesen wird, werden bereits hier die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale aufgelistet. Mit ° gekennzeichneten Begriffe werden erst weiter unten im Text erklärt:

Dicotyledones	Monocotyledones
Embryo bzw. Keimling mit 2 Keimblättern (Cotyledonen)	Embryo bzw. Keimling mit 1 Keimblatt (Cotyledo)
häufig Holzpflanzen und baumförmig	nur in Ausnahmefällen holzig und baumförmig (Palmen!)
Gefäßbündel in der Sproßachse in einem peripheren Kreis angeordnet	Gefäßbündel zerstreut
Gefäßbündel offen (mit Kambium ¹)	Gefäßbündel geschlossen (ohne Kambium)
sekundäres Dickenwachstum	kein sekundäres Dickenwachstum
Blätter oft gefiedert	Blätter meist ungeteilt
Blätter fiedernervig	Blätter in der Regel parallelnervig
Seitensprosse mit 2 transversalen Vorblättern	Seitensprosse mit einem adossierten Vorblatt
Blüten meist 4- oder 5zählig	Blüten meist 3-zählig

Die Angiospermen sind mit ihren über 1/4 Mio. Arten nicht nur die bei weitem artenreichste Gruppe der Samenpflanzen, sondern auch die vielgestaltigste. Dem gegenüber stehen die in sich stark heterogenen, aber heute nur mehr mit wenigen Arten vertretenen Gymnospermen. Die relevanten Unterscheidungsmerkmale liegen in der Struktur der Fortpflanzungsorgane und im Ablauf der Befruchtung. Auf sie wird in diesem Kurs

¹ teilungsfähiges Gewebe, das zwischen dem äußeren Siebteil (Phloëm) und dem inneren Gefäßteil (Xylem) der Gefäßbündel liegt und sich später zu einem Ring schließt

weniger stark eingegangen. Im vegetativen Bereich deckt die ungeheure Variation der Angiospermen praktisch die Gesamtvariation der Samenpflanzen ab.

Themen: **Vegetationsorgane: Achse, Blatt, Wurzel**
Lebens- und Wuchsformen

VEGETATIONSORGANE

Der Vegetationskörper der Gymno- und Angiospermen ist wie der der Farnpflanzen in die drei Grundorgane **Achse**, **Blatt** und **Wurzel** differenziert. Die Gesamtheit von Achsen + Blättern einer Pflanze bezeichnet man als den Sproß. Bereits der im Samen liegende Embryo zeigt diese Differenzierung.

Durch die Ausübung spezieller Funktionen können die Grundorgane sehr verschiedene Abwandlungen (Metamorphosen) erfahren, die so stark sein können, daß die Zuordnung zu einem der Organe auf den ersten Blick nicht möglich ist und erst unter Berücksichtigung gewisser Gesetzmäßigkeiten erschlossen werden kann.

Die Morphologie erforscht die Gesetzmäßigkeiten des Aufbaus der Pflanze sowie die evolutiven (entstehungsmäßigen) und ökologischen (funktionellen) Beziehungen, sie unterscheidet sich dadurch von der bloßen Beschreibung (= Phytographie).

Sproßachse

- Primär radiär gebaut
 - (potentiell) unbegrenzt wachstumsfähig (Spitzenmeristem, Terminalknospe)
 - Fähigkeit zur Verzweigung in den Achseln von Blattorganen (Achselknospen)
- Funktion: Träger der Blätter (Exponierung in den Luft- und Lichtraum); Wasser- und Assimilattransport.

Weitere wichtige Begriffe sind:

Knoten (Nodium): Insertionsstelle eines Blattes.

Internodium: Achsenabschnitt zwischen zwei Knoten. Sprosse mit stark verkürzten (gestauchten)

Internodien heißen **Kurzspresse** im Gegensatz zu **Langsprossen**.

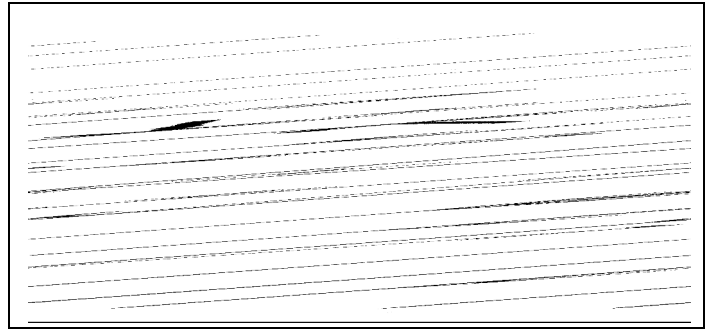
Knospe: der von schützenden Schuppenblättern (**Knospenschuppen**) umschlossene Endabschnitt eines Sprosses mit dem Spitzenmeristem.

Die Sproßverzweigung bei den Samenpflanzen erfolgt grundsätzlich **axillär**, d. h. Seitensprosse entspringen stets **aus der Achsel eines Blattes** (im Gegensatz z. B. zu den Schachtelhalmen).

Sproßverkettung

Bei der gegenseitigen Anordnung von Sproßabschnitten (Sproßgenerationen, z.B. Jahrestrieben) kann man zwischen **monopodialer** und **sympodialer** Sproßverkettung unterscheiden:

Monopodial: Die Hauptachse bleibt, wenn auch durch Ruhepausen unterbrochen (z. B. Winter, Trockenperiode), permanent wachstumsfähig. **Alle Seitenachsen sind der Hauptachse untergeordnet.** Eine solcherart verzweigtes Sproßsystem nennt man ein **Monopodium.**



Verzweigung. Links monopodial (Monopodium). Mitte und rechts sympodial (Mitte: Dichasium, rechts Monochasium).

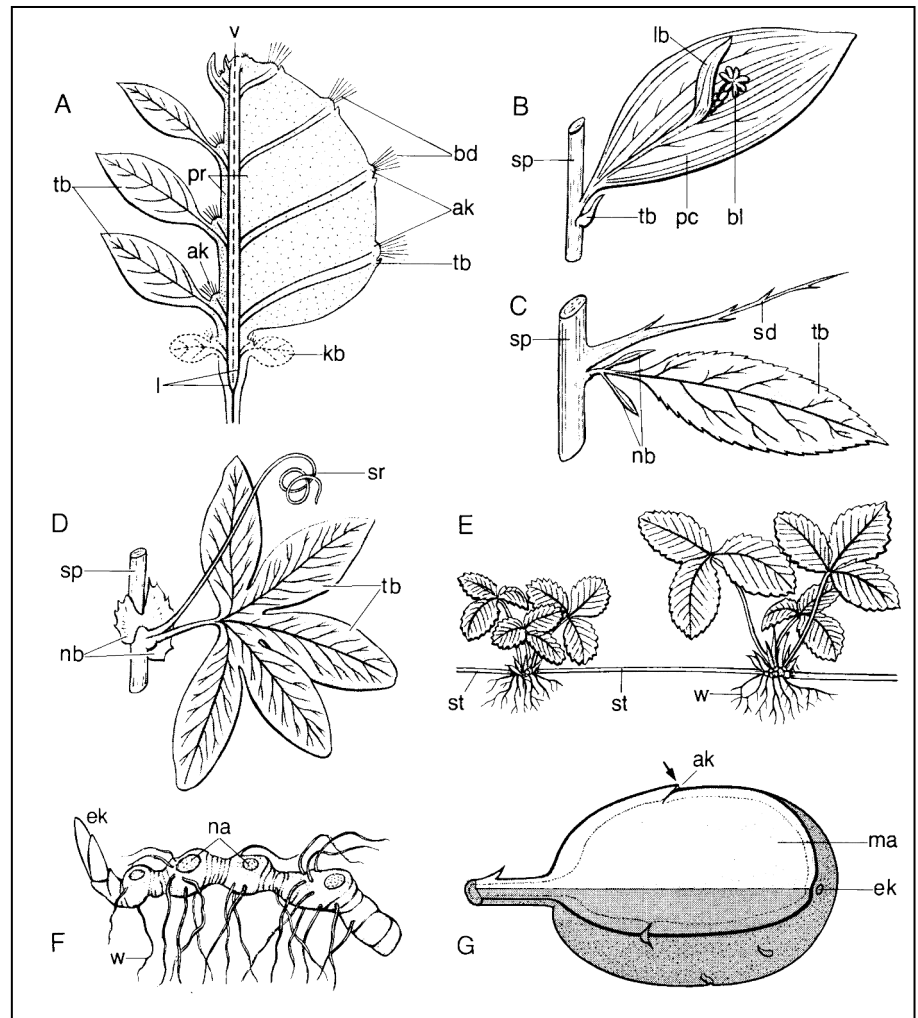
Sympodial: Hauptachse stellt Wachstum nach einer bestimmten Jahresperiodik oder durch Blüten- oder Infloreszenzbildung ein, die Fortsetzung wird von spitzennaher/n Seitenachse(n) übernommen (Übergipfelung). Alle Achsen eines Sympodiums sind einander äquivalent. Sind jeweils zwei Fortsetzungssprosse vorhanden, spricht man von einem **Dichasium**, ist jeweils nur einer vorhanden, von einem **Monochasium.**

Umbildungen (Metamorphosen) der Sproßachse

- Photosynthese
bei manchen an Trockenheit angepassten Pflanzen (Xerophyten) werden Blätter entweder frühzeitig abgeworfen oder nur mehr rudimentär ausgebildet, sodaß zumindest zeitweise die grüne Sproßachse das alleinige Photosyntheseorgan ist (**Rutengewächse**, z. B. viele Ginsterarten, unter den Nacktsamern Meerträubel/*Ephedra*)
Sonderfall **Platykladien:** abgeflachte, blattähnliche Seitensprosse (Kurz- oder Langsprosse) mit begrenztem Wachstum
- Speicherung
zur Wasser- (z. B. Sukkulenz bei Kakteen) und Nährstoffspeicherung (z. B. Sproßknollen bei Krokus und Kohlrabi);
- Überdauerung (zugleich immer Speicherung)
Rhizom: unterirdischer, meist waagrecht wachsender, speichernder Sproß mit Nieder- oder Laubblättern (z. B. Zahnwurz) oder nackt (z. B. Salomonssiegel).

(Überdauerungs-) **Knollen**: z. B. Ausläuferknollen der Kartoffel: die Spitze von dünnen Ausläufern (lange unterirdische Seitensprosse mit Niederblättern und verlängerten Internodien) schwillt knollig an (Stärkespeicherung); aus den Achselknospen der auf der Knolle befindlichen Niederblätter treiben im folgenden Jahr Seitensprosse, aus denen neue Pflanzen entstehen; die „Kartoffeln“ dienen zugleich der Überdauerung und der vegetativen Vermehrung.

A Ableitung einer sukkulenten (rechte Hälfte) aus einer belätterten (linke Hälfte) Kakteenform, schematisch, **B** Platykladium des Mäusedorns, **C** Sproßdorn der Schlehe, **D** Sproßranke der Passionsblume, **E** Ausläuferbildung bei der Erdbeere, **F** Rhizom des Salomonssiegels, **G** Sproßknolle der Kartoffel, zu einem Viertel aufgeschnitten. — Abkürzungen: ak = Achselknospe; bd = Blatt-dornen; bl = Blüte; ek = Endknospe; kb = Keimblätter; l = Leitbündel; lb = Laubblatt; ma = Mark; na = Narbe; nb = Nebenblatt; pc = Platykladium; pr = primäre Rinde; sd = Sproßdorn; sp = Sproß; sr = Sproßranke; st = Sproß; tb = Tragblatt; v = Scheitelmeristem; w = Wurzel



- Fraßschutz

Sproßdornen (z. B. Kreuzdorn), **Stacheln**: werden ausschließlich von epidermalemem Gewebe aufgebaut (z. B. Rose)

- Kletter- und Stützfunktion

Sproßranken (z. B. Zaunrube); **Spreizklimmer**: der Sproß bildet keine besonderen Strukturen zum Klettern aus, sondern verspreizt sich durch seinen Wuchs an der Trägerpflanze (z. B. Hühnerbiß)

- vegetative Ausbreitung

Ausläufer: lange, unter- oder oberirdische Seitensprosse mit Nieder- oder Laubblättern und verlängerten Internodien; z. B. Erdbeere/*Fragaria*

Brutknospen: knospenförmige, mit oft speichernden Blättern besetzte Kurzspresse, die von der Mutterpflanze abfallen und zu neuen Pflanzen auswachsen

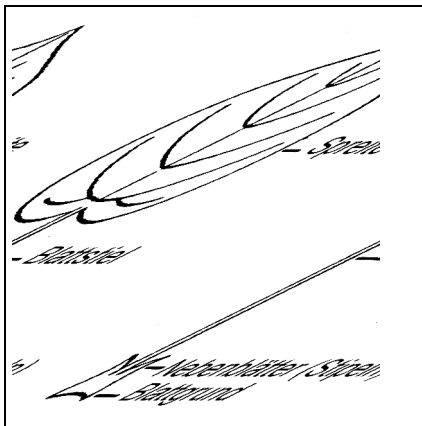
- * Die vegetative Vermehrung im allgemeinen hat den wesentlichen Vorteil, daß in relativ kurzer Zeit größere Flächen besiedelt werden können, ohne dabei von Bestäubern abhängig zu sein und den Risiken, die mit der Etablierung aus Samen (z. B. Fraßfeinde, ungünstige klimatische Bedingungen) verbunden sind, ausgesetzt zu sein.

Blatt

- seitlich an der Sproßachse sitzendes Organ
- primär flächig und bifazial, d. anatomisch in eine Oberseite mit sogenanntem Palisadengewebe und eine Unterseite mit sogenanntem Schwammparenchym gegliedert
- mit begrenztem Wachstum (daher definierte Gestalt!).

Funktion: primär Photosynthese

Blattgliederung:



Unterblatt: **Nebenblätter** (Stipeln)

Blattgrund: der an der Sproßachse sitzende unterste Bereich eines Blattes; meist unauffällig, manchmal scheidig ausgebildet

Oberblatt: **Stiel**
Spreite

Der Aufbau der Blattspreite und die Gestaltung des Spreitenrandes sind oft wichtige Unterscheidungsmerkmale. Entsprechend zahlreich sind die ihrer Beschreibung dienenden phytographischen Begriffe. Einige wichtige sind:

- bezüglich der Gliederung der Blattspreite
 - **einfach**
 - ungeteilt (Form z. B. lineal, lanzettlich, länglich, elliptisch, eiförmig, rundlich, herzförmig, nierenförmig, schildförmig);
 - zerteilt (gelappt bis geteilt, je nach der Tiefe der Einschnitte; z. B. fiederförmig; z. B. Eiche; z. B. handförmig; z. B. Ahorn);
 - **zusammengesetzt** mit den Elementen Blattspindel und Blättchen
 - pinnat: Blattspindel vorhanden

- unpaarig gefiedertes Blatt: Endfieder vorhanden;
- paarig gefiedertes Blatt: Endfieder fehlt;
- doppelt gefiedertes Blatt: Fiedern wiederum gefiedert;
- digitat (handförmig): Blattspindel extrem verkürzt, die Fiederblättchen entspringen daher aus einem Punkt

- bezüglich der Gestaltung des Spreitenrandes ganzrandig

gezähnt: Zähne spitz, Buchten zwischen den Zähnen stumpf

gesägt: Zähne und Buchten zwischen den Zähnen spitz

gekerbt: Zähne stumpf, Buchten zwischen den Zähnen spitz

Blattfolge (gesetzmäßige

Aufeinanderfolge von verschieden

gestalteten Blättern an der Sproßachse)

Keimblatt: erstes Blatt (bei den Einkeimblättrigen) bzw. die ersten beiden (gegenständig; bei den Zweikeimblättrigen) Blätter des Hauptsprosses, schon am Embryo vorhanden.

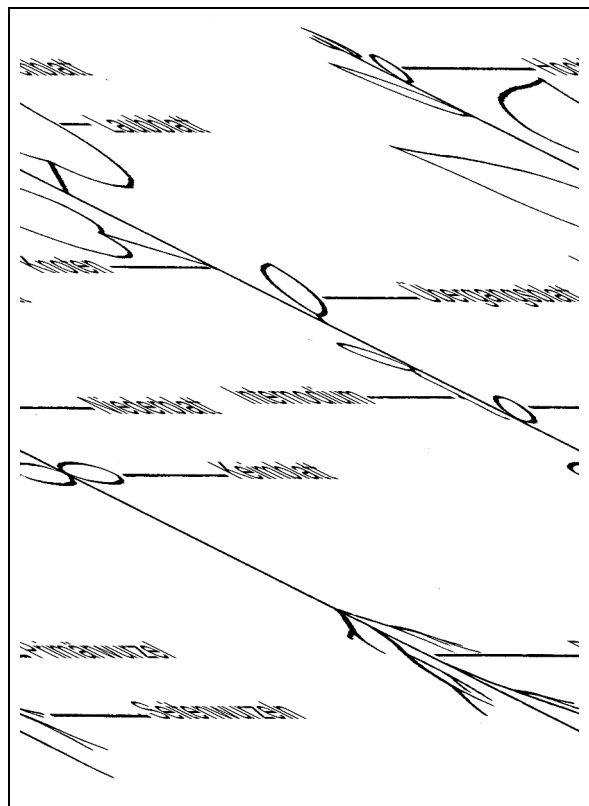
Niederblätter: unter dem Abschnitt mit Laubblättern stehende, vereinfachte Blattorgane, oft nur Unterblatt entwickelt

Laubblatt: voll entwickeltes Blatt

Hochblatt: ober dem Abschnitt mit Laubblättern stehende, vereinfachte Blattorgane, oft nur Unterblatt entwickelt

Die einzelnen Blattbereiche sind vielfach durch „Übergangsblätter“ miteinander verbunden.

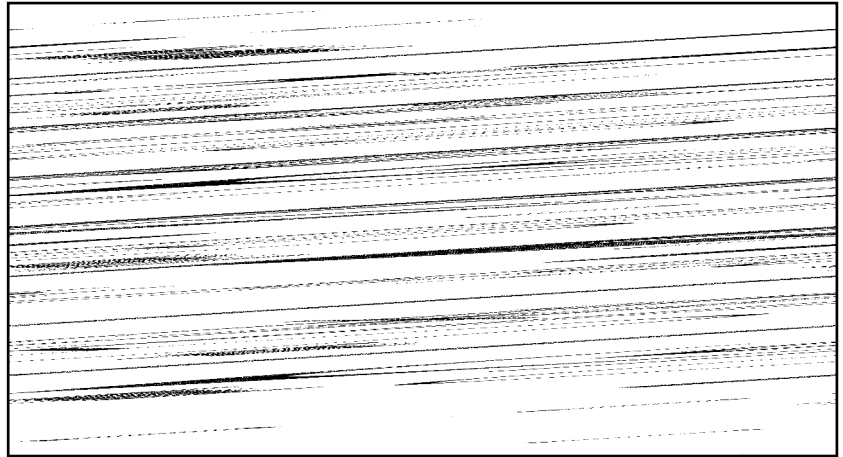
Trägt ein Blatt - unabhängig, ob es sich um ein Laub-, Nieder- oder Hochblatt handelt - eine Achselknospe bzw. einen Achselsproß, bezeichnet man es als **Tragblatt**. Ein Spezialfall des Tragblattes ist das **Deckblatt (Braktee)**, das in seiner Achsel eine Blüte trägt.



Blattfolge einer dicotylen Pflanze (Schema).

Als **Vorblatt** bzw. **Vorblätter (Brakteolen)** werden das erste (bei den Einkeimblättrigen) bzw. die ersten beiden Blätter (bei den Zweikeimblättrigen) eines Seitensprosses bezeichnet. Sie

Links: Axilläre Verzweigung. Rechts: Stellung der Vorblätter bei den Di- und Monocotyledonen (I Seitenansicht; II Grundrisse). II unten Dicotyledonen; I und II oben Monocotyledonen [α , β Vorblätter der Dicotyledonen in der Transversalebene; adV adossiertes Vorblatt der Monocotyledonen in der Medianebene (kongenitale Verwachsung von 2 Blättern, daher oft zweikeilig); A Abstammungssache, D Trag- oder Deckblatt].



unterscheiden sich von normalen Blättern oft sehr deutlich und zeigen folgende besondere Stellungsgesetzmäßigkeiten:

bei den Einkeimblättrigen: „**adossierte**“ Vorblattstellung, d.h. das Vorblatt steht in der durch Hauptachse und Seitensproß gebildeten Ebene an der dem Hauptproß zugewandten Seite des Seitensprosses („mit dem Rücken zur Hauptachse“)

bei den Zweikeimblättrigen: **transversale** Vorblattstellung, d.h. die beiden Vorblätter stehen **quer** zur durch Hauptachse und Seitensproß gebildeten Ebene

Bezüglich der **Blattstellung** können zwei Typen

unterschieden werden:

schraubig (= wechselständig). Pro Knoten nur ein Blatt.

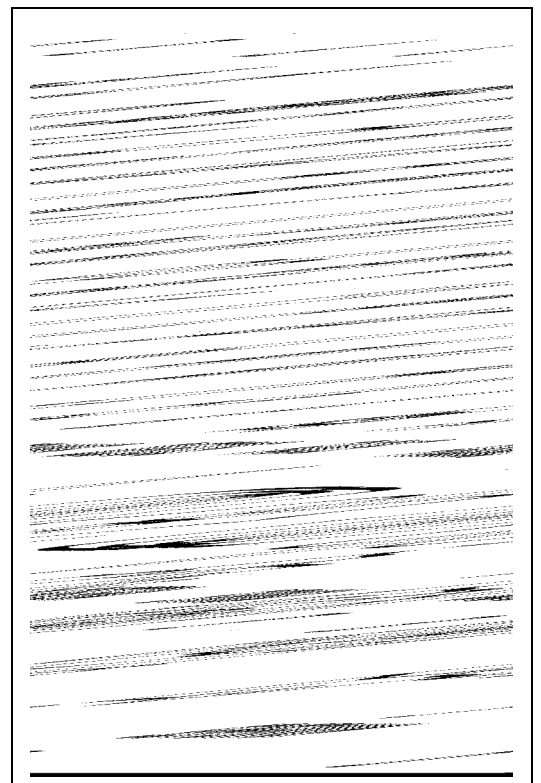
wirtelig: zwei oder mehrere Blätter pro Knoten. Der häufigste Fall ist jener mit 2 Blättern pro Knoten: (kreuz)**gegenständig (dekussiert)**

Zwei Gesetzmäßigkeiten bestimmen die Blattstellung:

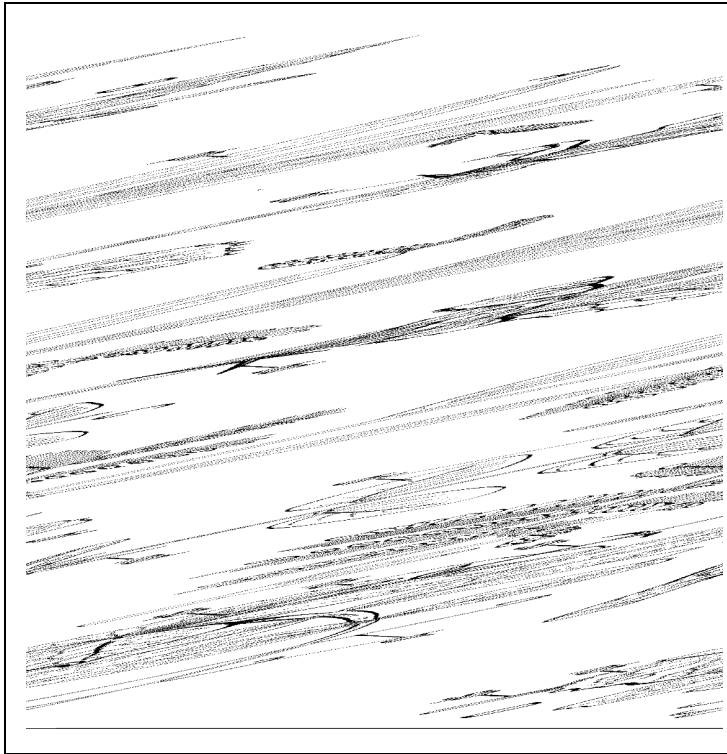
Äquidistanzregel: Blätter aufeinanderfolgender Knoten stehen in gleichen Winkelabständen (Äquidistanz).

Häufig beträgt der Winkel ca. 135° , d.h. etwa $2/5$ von 360° . Sonderfall: beträgt dieser Winkel 180° , kommen die Blätter in zwei gegenüberliegenden Zeilen zu stehen: **zweizeilige (distiche)** Stellung.

Alternanzregel: Wirtel aufeinanderfolgender Knoten stehen so, daß die Blätter des einen in die Lücken des anderen fallen. Entsprechend stehen



Blattstellung: **A-B** dekussiert; **C-D** schraubig; **E-F** distich (Zweige von *Fraxinus*, *Quercus* und *Fagus* im Winter-Habitus; die Orte, an denen die Blätter gegessen haben, sind durch die achselständigen Überwinterungsknospen gekennzeichnet).



bei dekussierter Blattstellung die Blätter

aufeinanderfolgender Knoten um 90° verdreht (daher die Bezeichnung *kreuzgegenständig*)

Nadelblatt: Anpassung an Trockenstreß, so vor allem auch bei immergrünen Pflanzen in winterkalten Gebieten (vgl. Nadelhölzer in der borealen Zone!)

Umbildungen (Metamorphosen) von Blättern

- Wasser- und Reservestoffspeicher:
Sukkulenz z. B. Hauswurz; oft auch Anpassung an Salzstreß!
Zwiebel: Internodien extrem verkürzt, Speicherung findet in den Blättern (Niederblätter oder Basen von Laubblättern) statt (z. B. Küchenzwiebel, Porree).
- Schutz gegen Tierfraß
Blattdornen (z. B. Berberitze), Nebenblattdornen (z. B. Robinie)
- Kletter- u. Stützorgane
Blattranken (z. B. Erbse, Bohne)
- Fangorgane
 bei tierfangenden, eiweißverdauenden Pflanzen z. B. Sonnentau, Venusfliegenfalle
- Photosynthese durch blattartig verbreiterte Blattstiele (Phyllodien)

Wurzel

- blattlos
- endogene Verzweigung
- charakteristischer anatomischer Bau (Wurzelhaube, Zentralzylinder etc.)

A Phyllodien von *Acacia heterophylla*. Übergänge von den fiederteiligen Laubblättern (unten) zu den Phyllodien (oben). **B** Blattdornen der Berberitze. **C** Nebenblattdornen der Falschen Akazie (Robinie). **D** Blattfiederranken der Erbse. — bd = Blattdornen, bf = Blattfiedern; br = Blattfiederranken; nb = Nebenblätter; nd = Nebenblattdornen; ph = Phyllodien; sp = Sproßachse; ss = Seitensproß

Funktion: Verankerung der Pflanze im Boden, Aufnahme von Wasser und Nährsalzen aus dem Boden.

Primärwurzel: aus der Keimwurzel hervorgehende erste Wurzel, die in der Verlängerung der Hauptachse liegt. Aus ihr gehen durch Verzweigung die Seitenwurzeln hervor.

Sproßbürtige Wurzeln: entstehen endogen an der Sproßachse (Sproßbasis, Rhizom!).

Es können zwei Typen der Bewurzelung unterschieden werden:

Allorhizie: Die Primärwurzel bleibt erhalten und wächst zu der Hauptwurzel aus, die sich unterschiedlich stark verzweigen kann; bei den meisten Zweikeimblättrigen

Homorhizie: Die Primärwurzel stirbt frühzeitig ab, an der ausgewachsenen Pflanze sind aus der Sproßachse entspringende Wurzeln vorhanden; bei den meisten Einkeimblättrigen Farne besitzen keine Primärwurzel und sind deshalb immer homorhiz bewurzelt: Man unterscheidet dies als primäre Homorhizie von der vor allem bei den Einkeimblättrigen auftretenden sekundären Homorhizie, bei denen die angelegte Primärwurzel frühzeitig abstirbt.

Umbildungen (Metamorphosen) der Wurzel

- Speicherorgane:
 - Rübe**: verdickte Primärwurzel, z. B. Zuckerrübe
 - Wurzelknollen**: stark verdickte Seitenwurzeln z. B. Dahlie, Scharbockskraut
 - Speicherwurzeln**: schwach verdickte Seitenwurzeln (z. B. Hahnenfuß-Arten)
- Kletterorgane z. B. Efeu
- Zugwurzeln z. B. bei Geophyten).

LEBENS- UND WUCHSFORMEN

Die äußere Gestalt der Pflanze wird von zwei unabhängigen Faktoren geprägt, dem erblich festgelegten Bauplan und den Umweltfaktoren, die innerhalb der Grenzen dieses Bauplanes modifizierend wirken.

Unter **Lebensformen** können gleichartige Anpassungsstrategien an einen Lebensraum, die nicht unbedingt auf homologen Teilen beruhen müssen, zusammengefaßt werden: z. B. Sukkulente (als Anpassung an Trockenstreß), Bäume. Ein im europäischen Raum viel verwendetes Lebensformensystem ist jenes des dänischen Botanikers RAUNKIAER, das als wichtigstes Einteilungskriterium die Art der Überdauerung ungünstiger Jahreszeiten (Winter und/oder sommerliche Dürreperiode) insbesondere anhand der Lage der Erneuerungsknospen (= Innovationsknospen) heranzieht.

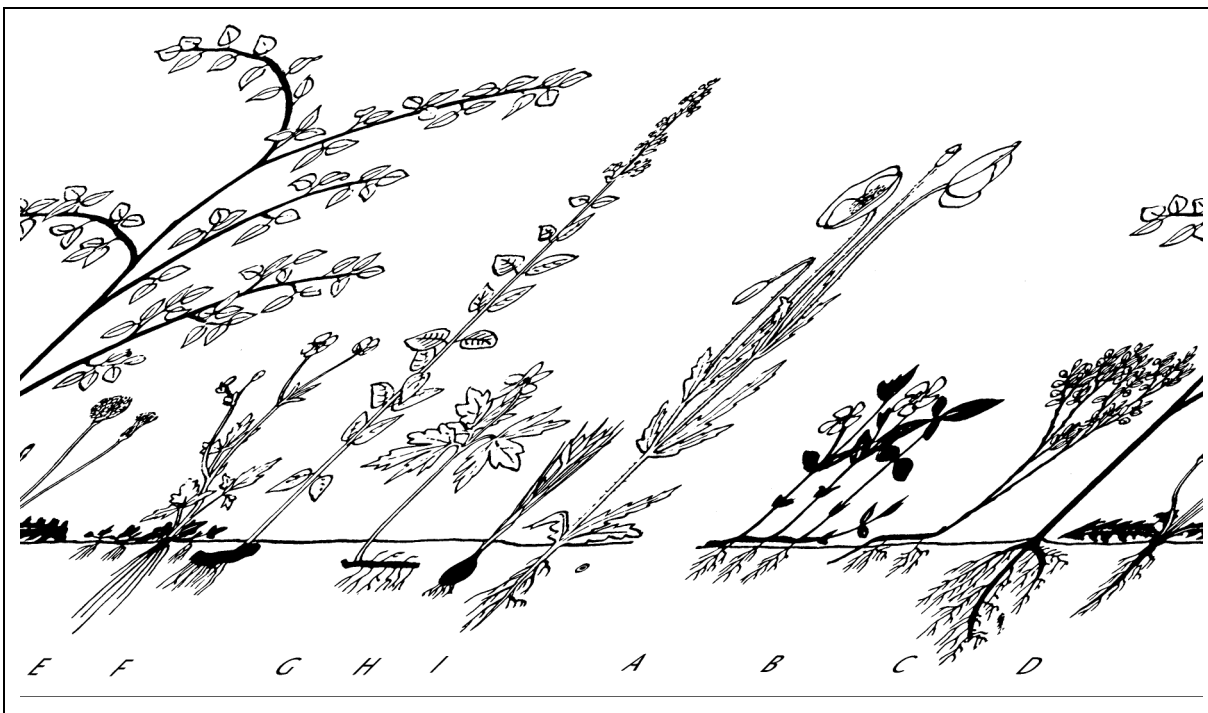
Hauptgruppen der Raunkiaer'schen Lebensformen:

Phanerophyten: Holzgewächse, Überdauerungsknospen höher als etwa 50 cm über dem Boden. Überdauernde Phytomasse groß, exponiert; Produktivität mittelhoch bis hoch.

Chamaephyten: Holzgewächse oder Krautige (= nicht verholzende Pfl.); Überdauerungsknospen oberhalb der Laubstreu, aber weniger als etwa 50 cm über dem Boden. Überdauernde Phytomasse mittelgroß bis klein, wenig exponiert (u. U. winterlichen Schneeschutz genießend); Produktivität meist gering: „Sparsamkeits-Extremisten“! Daher vor allem konkurrenzschwache Spezialisten auf ungünstigen Standorten (Insbes. Zwergsträucher).

Hemikryptophyten: Krautige; Überdauerungsknospen etwa im Niveau der Bodenoberfläche: in der Laubstreu. Überdauernde Phytomasse klein, ± geschützt (nicht bis kaum exponiert); Produktivität mittelhoch bis hoch. Charakteristisch für das mitteleuropäische Klima, an ± günstigen Standorten.

Geophyten: Krautige; Überdauerungsknospen unterirdisch, an unterirdischen Speicherorganen. Überdauernde Phytomasse klein bis mittelgroß, gut gegen Witterung geschützt; Produktivität hoch (die oberirdische Phytomasse muß jährlich rasch auf- und abgebaut werden!). Speicherorgane können Speicherrhizome, Achsenknollen, Zwiebeln, Wurzelknollen, Rüben etc. sein.



Lebensformen: Die schwarz gezeichneten Pflanzenteile überwintern, die übrigen sterben ab. **A, B** Chamaephyten **C** Phanerophyt **D, E, F** Hemikryptophyten **G, H** Geophyten **I** Therophyt

Therophyten: Krautige; einjährig (annuell): Überdauerungsknospen fehlend. Überdauernde Phytomasse sehr klein: nur die Samen. Produktivität hoch (die gesamte Phytomasse muß jährlich rasch aufgebaut werden!).

- * Geophyten und Therophyten sind einander ökologisch sehr ähnlich. Sie sind an Standorte angepaßt, wo auf eine kurze Zeit mit günstigen Verhältnissen mehr oder weniger lange Perioden mit ungünstigen Verhältnissen folgen (z. B. Winterkälte und/oder Sommerdürre, Schluß des Kronendachs in Laubwäldern im Frühjahr, anthropogene Störung durch Pflug, Herbizid etc.). Diesem ökologischen Zwang, ungünstige Zeiten überdauern zu müssen,

begegnen die beiden Lebensformen aber mit völlig unterschiedlichen morphologischen Anpassungen!

Unter **Wuchsform** versteht man die Gesamtheit der für jede Art charakteristischen morphologischen Merkmale des vegetativen Bereiches. Im Gegensatz zu den Lebensformen werden morphologische Gesichtspunkte viel stärker betont, z. B. Rhizomgeophyten gegen Zwiebelgeophyten.

Einige weitere Begriffe und Beispiele für Lebens- bzw. Wuchsformen samt Hinweisen auf Zusammenhänge zwischen Struktur und ökologischer Position:

Bäume: Holzpflanzen mit ausgeprägter Stammbildung. Die Krone wird meist von verzweigten Sprossen gebildet (= Astkronenbäume), seltener nur von (meist sehr großen) Blättern (= Schopfbäume, z. B. Palmen).

Sträucher: Holzpflanzen, die sich schon an der Basis verzweigen.

Lianen: holzige Kletterpflanzen. Infolge des im Vergleich zu den Bäumen geringen Stammdurchmessers Wasserleitungskapazität relativ gering; daher auf feuchte Standorte bzw. feuchtes Klima angewiesen → in den humiden Tropen häufig, in temperater Vegetation selten (in Mitteleuropa z. B. *Hedera helix* / Efeu, *Clematis vitalba* / Gewöhnliche Waldrebe).

Halbsträucher: Nur die Basis der Jahrestriebe ist verholzt; die distalen Teile sterben im Winter ab. Auf den verholzten Basalteilen sitzen die Erneuerungsknospen.

Stauden: ausdauernde (= perennierende = mehrere bis viele Jahre lang lebende) Krautige.

Hapaxanthe (= monokarpische Pfl.): nach dem erstmaligen Blühen und Fruchten absterbend. Am häufigsten sind einjährige (annuell) Hapaxanthe und zweijährige (bienne) Hapaxanthe, viel seltener mehrjährige (plurienne) Hapaxanthe.

Pollakanthe (= polykarpische Pfl.): mehrmals blühend und fruchtend (fast alle Stauden und fast alle Holzpflanzen). Alle pollakanthen Pflanzen sind ausdauernd (perennierend).

Hydrophyten: Wasserpflanzen. Unterwasserblätter meist stark zerteilt, aus schmalen Abschnitten bestehend („physikalische“ Anpassung). Achsen meist mit Aerenchymen (Durchlüftung!).

Xerophyten: mit deutlichen, morphologischen Gestaltungen zwecks Bewältigung von Trockenstreß. Einrichtungen zur Wasserspeicherung (z. B. Achsen- und Blattsukkulenz) und/oder zur Transpirationseinschränkung. Oft Reduktion der (transpirierenden!) Laubblattspreiten: schmale Spreiten, Falt- oder Rollblätter usw.; oft kompensatorische Vergrößerung von (wenig transpirierenden) Achsen (Rutengewächse, Phyllokladien).

Themen: **Blüte und Blütenstände**
Same

BLÜTE

Definition der Blüte: ein mit Sporophyllen (und meist auch noch sterilen Blattorganen = Blütenhülle, Perianth) besetzter Sproß mit extrem gestauchten Internodien und begrenztem Wachstum.

Blattfolge in der typischen Angiospermenblüte (von außen nach innen):

<i>Blütenblätter:</i>	<i>Gesamtheit dieser Blütenblätter:</i>
Blütenhüllblätter	Blütenhülle (Perianth)
Staubblätter (Stamen, Stamina)	Androeceum
Fruchtblätter (Karpell, -e)	Gynoeceum

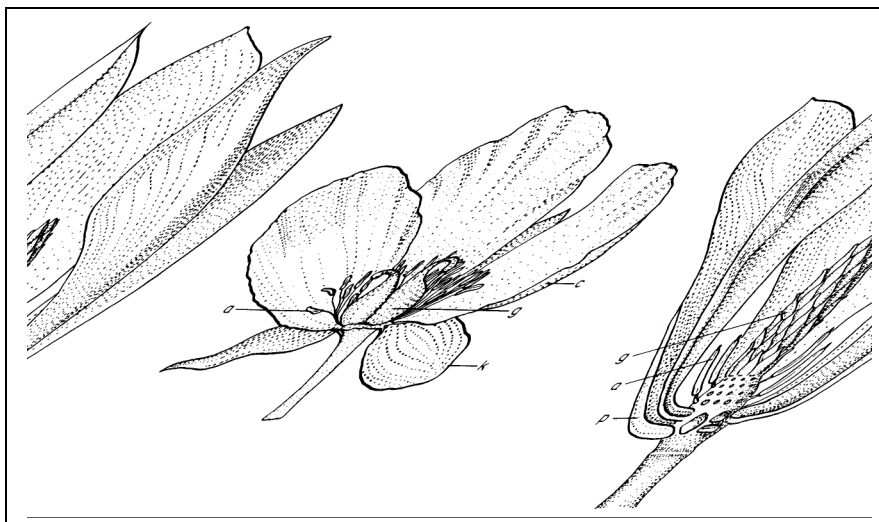
Blütenhülle

Sterile (d. h. hier: keine Sporangien tragende) Blattorgane unterhalb (außerhalb) der Stamina und Karpelle werden als Blütenhülle bezeichnet. Diese besitzt im Knospenstadium Schutzfunktion, bei der geöffneten Blüte Schaufunktion (Attraktion von Bestäubern).

Bei primitiven Blüten sind die Blütenhüllblätter schraubig angeordnet, weit häufiger sind sie aber in Wirteln angeordnet.

Es gibt zwei Typen von Blütenhüllen:

- solche mit \pm gleichartigen Gliedern der Blütenhülle. In diesem Fall nennt man die Blütenhülle **Perigon** und ihre Glieder **Tepalen** (v. a. bei Einkeimblättrigen)
- solche mit einer Differenzierung in (meist) bunt gefärbte **Kronblätter (Petalen)** und (meist) grüne **Kelchblätter (Sepalen)**



Angiospermenblüten mit Blütenhüllen aus gleichartigen Gliedern (links) und mit untereinander differenzierten Gliedern (rechts). — a = Androeceum, c = Krone, g = Gynoeceum, k = Kelch, p = Perigon.

Symmetrie der Blütenhülle:

- **schraubig**
- **radiärsymmetrisch:** 3 oder mehr Symmetrieachsen
- **zygomorph** (= dorsiventral): 1 Symmetrieachse
- disymmetrisch: 2 Symmetrieachsen
- asymmetrisch

* Die Blütensymmetrie steht wie der gesamte Blütenbau in enger Beziehung zum Modus der

Bestäubung. Blüten mit schraubiger Stellung der \pm zahlreichen Blütenorgane sind als

ursprünglich, dorsiventrale Blüten mit wirteliger Anordnung der meist zahlenmäßig reduzierten und fixierten Blütenblätter als abgeleitet anzusehen (bestäubenden Insekten wird durch den Blütenbau eine bestimmte Bewegungsweise aufgezwungen).

Die einzelnen Blütenglieder:

Kelch (Calyx): Sepalen gewöhnlich klein, grün; frei oder miteinander verwachsen; Knospenschutz

Krone (Corolla): Petalen meist durch Gestalt und Färbung auffällig von Kelchblättern verschieden; frei oder miteinander verwachsen.

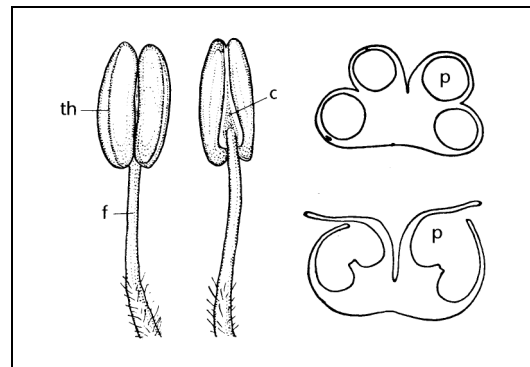
Die Verwachsung ist ontogenetisch nicht als nachträglicher Prozeß zu verstehen, sondern die entsprechenden Organe treten schon in den Anlagestadien als miteinander verbunden auf.

Evolution des Perianths: Da bei den Angiospermen Tierbestäubung ursprünglich ist, diente das Perianth wohl schon von Anfang an auch als Schauapparat. Das Perigon entstand wohl aus Hochblättern. Als zweiter Schritt ist vor allem bei den Zweikeimblättrigen ein doppeltes Perianth dadurch entstanden, daß äußere Staubblätter steril und flächig geworden sind und sich korollinisch gefärbt haben und dadurch zu einem Schauapparat geworden sind. Die so entstandene Krone hat das ursprüngliche Perianth nach außen gedrängt, wodurch dieses zum Kelch wurde.

Staubblatt (Stamen)

Gliederung [s. Abbildung rechts]:

- **Anthere (= Staubbeutel)** besteht aus:
 - 2 **Theken** [th] (= Antherenhälfte, jede enthält 2 Pollensäcke [p] = Mikrosporangien) und dem die Theken verbindenden
 - Konnektiv** [c] (= Mittelband, steriles Gewebe zwischen den Theken)
- **Filament** [f] (= **Staubfaden**).



Pollen

Die Pollenkörner werden nach einer Reifeteilung von den Pollenmutterzellen gebildet. Sie entsprechen im einkernigen Zustand den Mikrosporen. Noch während sie sich in der Anthere befinden, findet eine Mitose (Kernteilung) statt (Beginn der Mikroprothalliumentwicklung), und die Pollenkörner verlassen (meist) in einem 2kernigen (oder 2zelligen) Zustand die Anthere. Gelangen sie auf eine Narbe, so bilden sie dort einen Pollenschlauch aus. Dabei findet eine zweite Kernteilung statt, sodaß das **gekeimte Pollenkorn** (= Mikroprothallium) insgesamt 3 Kerne (3 Zellen) aufweist. Davon dient einer der Befruchtung der Eizelle und einer der Befruchtung des diploiden Polkerns (siehe oben).

Die Wand des reifen Pollenkorns ist sehr widerstandsfähig (Sporopollenine!). Bezüglich des Aufbaues kann man grob 2 Schichten unterscheiden: die widerstandsfähige Exine und die zarte Intine. Für das Ausstülpen des Pollenschlauches muß die Exine Durchbrechungen oder Dünnstellen aufweisen („Keimöffnungen“ = „Aperturen“). Anzahl, Lage und Gestalt zusammen mit der meist sehr komplizierten Exine-Skulptur sind je nach Pflanzengruppe unterschiedlich und sind oft für die jeweilige Pflanzengruppe charakteristisch.

Fruchtblatt (Karpell), Gynoeceum

Das Karpell läßt sich als umgerolltes Blatt verstehen, an dessen Rändern die Samenanlagen sitzen. Die manchmal stark vergrößerten Gewebepartien, an denen die Samenanlagen sitzen, werden als **Plazenten** bezeichnet.

Bei primitiven Familien sind die Karpelle oft untereinander **frei** und bilden ein freikarpelligen Fruchtknoten (chorikarpes Gynoeceum), bei den übrigen sind sie zu einem verwachsenkarpelligen Fruchtknoten (coenokarpes Gynoeceum) **verwachsen**.

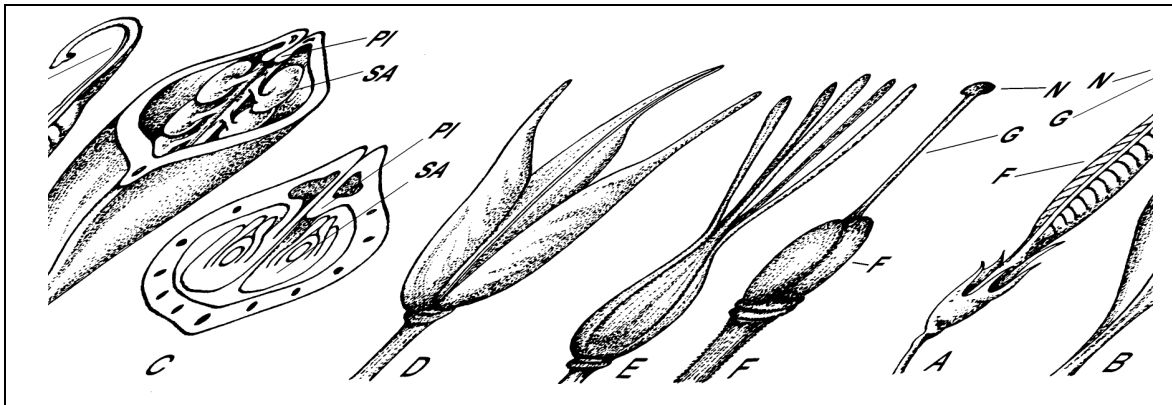
Die äußere Gliederung eines Einzelkarpells in einem chorikarpen Gynoeceum sowie die eines coenokarpen Gynoeceums ist meist folgende:

Narbe: vergrößerte, ± papillöse Oberfläche (dient dem Auffangen des Pollens);

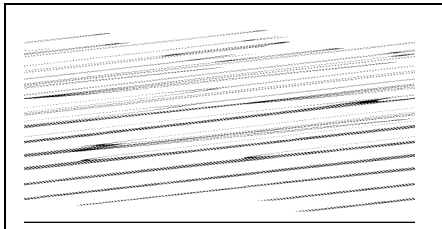
Griffel: im Zentrum Pollenschlauchleitgewebe;

Fruchtknoten: enthält die Samenanlagen.

Diese Einheit aus Narbe, Griffel und Fruchtknoten wird als **Stempel** bezeichnet.



A-C Einzelkarpell der Blüte von Erbse (*Pisum sativum*); B-C im Querschnitt. – **D** dreikarpelliges chorikarpes Gynoeceum von Rittersporn (*Delphinium elatum*). – **E-F** coenokarpes Gynoeceum mit freien bzw. verwachsenen Griffeln (E Flachs / *Linum usitatissimum*; F Tabak / *Nicotiana rusticana*). Bei Erbse (**A**) und Rittersporn (**D**) besteht der Stempel aus einem Karpell, bei Flachs (**E**) und Tabak (**F**) aus mehreren verwachsenen Karpellen. — F = Fruchtknoten, G = Griffel, N = Narbe, PI = Plazenta, SA = Samenanlage.

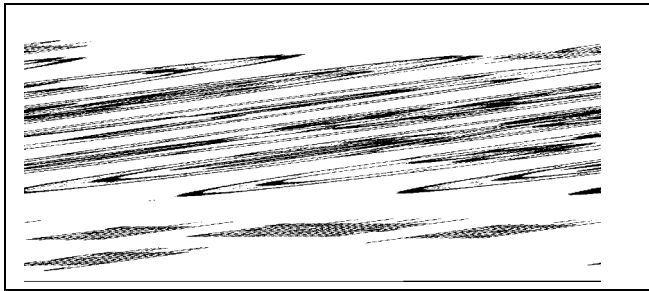


Nach dem Grad der Verwachsung des Fruchtknotens mit dem Blütenboden unterscheidet man **ober-** (nicht verwachsen; links), **halbunter-** (etwa zur Hälfte verwachsen; Mitte) und **unterständige Fruchtknoten** (völlig verwachsen; rechts).

- * Der oberständige Fruchtknoten ist der stammesgeschichtlich ältere Zustand. Die Verlagerung des Fruchtknotens in den Blütenboden (Unterständigkeit) ist im Zusammenhang mit der Tierbestäubung als Schutz vor Verletzungen durch die Blütenbesucher zu sehen.

Die Anzahl der Karpelle, die ein coenokarpes Gynoeceum bilden, ist oft an der Zahl der Narbenlappen, fast immer aber am Querschnittsbild des Fruchtknotens zu erkennen.

Der verschiedenartige interne Bau des coenokarpen Gynoeceums kann nach der **Plazentation** in folgender Weise grob klassifiziert werden:



- **zentralwinkelständige Plazentation:** Die miteinander verwachsenen Karpelle reichen als Scheidewände (**Septen**) bis ins Zentrum der Fruchtknotenhöhle. An den Rändern der Karpelle und somit im Zentrum des Fruchtknotens sitzen die Plazenten mit den Samenanlagen. (Beispiel: *Galanthus*, Schneeglöckchen).

verwachsenen Karpelle reichen nicht ins Zentrum, Septen fehlen deshalb; die Plazenten und Samenanlagen sitzen direkt an der Fruchtknotenwand. (Beispiel: *Viola*, Veilchen).

- **zentrale Plazentation:** Die Samenanlagen sitzen auf einer zentralen, zapfenartigen Plazenta; die Septen sind völlig reduziert. (Beispiel: *Primula*, Primel).

Blütendiagramm, Blütenformel

Die Zahlen- und Stellungsverhältnisse einer Blüte können in knapper Form durch Blütendiagramme und -formeln dargestellt werden. In dieser abstrakten Form treten die Gesetzmäßigkeiten im Blütenbau meist deutlich hervor. Diagramme und Formeln eignen sich daher in der Regel gut zum Erfassen der wesentlichen Blütenmerkmale.

Im Diagramm werden die Blütenblätter der Zahl und Stellung (**Alternanzregel!**) entsprechend auf konzentrische Kreise aufgetragen. Außen beginnend mit den Sepalen, gefolgt von den Petalen und (ein oder mehreren Kreisen von) Staubblättern, steht im Zentrum das Gynoeceum.

Folgende Symbole werden verwendet:

Symmetrie: ☉, *, +, ↓ : schraubige, radiäre, disymmetrisch, zygomorph

	bei gegliederter Blütenhülle	bei ungegliederter Blütenhülle
Blütenhülle:	K (Kelch) C (Corolle)	P (Perigon)
Androeceum:	A	A
Gynoeceum:	G	G

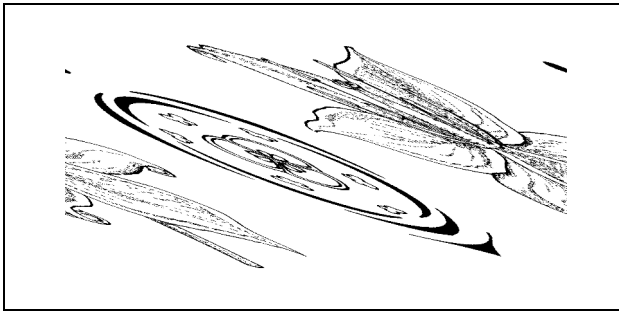
() Verwachsungen von Organen innerhalb eines Kreises

[] Verwachsungen von Organen benachbarter Kreise (z. B. Krone + Staubblätter)

Kreise gleicher Organe werden durch + getrennt

∞ Organe in größerer, zahlenmäßig nicht genau fixierter Zahl („zahlreich“)

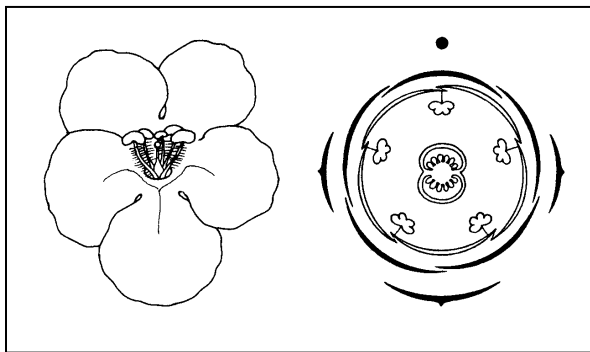
Beispiele:



Liliaceae (Liliengewächse): * $P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$

Erläuterung: Die Blüte ist radiärsymmetrisch, das Perianth liegt in Form eines Perigons vor, das aus zwei 3zähligen Kreisen von Tepalen besteht; die Staubblätter sind ebenfalls in zwei 3zähligen Kreisen angeordnet; das

Gynoeceum besteht aus 3 miteinander verwachsenen Karpellen, der Fruchtknoten ist oberständig.



Verbascum (Königskerze): $\downarrow K_5 [C_{(5)} A_5] G_{(2)}$

Erläuterung: Blüte zygomorph, 5 freie Kelchblätter, Krone aus 5 verwachsenen Petalen bestehend, die 5 - unter sich freien - Staubblätter sind der Krone angewachsen; Gynoeceum zweikarpellig-coenokarp, Fruchtknoten oberständig.

Untersuchungsobjekte: Blüten**A) Nacktsamer**

verschiedene Fiederblättrige Nacktsamer (Cycadophyta)

Makroskopisch

Dokumentieren (Photo oder Skizze) Sie die unterschiedlichen Megasporophylle mit besonderer Berücksichtigung der zunehmenden Reduktionen

Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*)

Makroskopisch

Skizzieren Sie den Zapfen. Die Samen sitzen auf verbreiterten Achsen, die ihrerseits aus den Achseln von Schuppenblättern entspringen!

B) Bedecktsamer

Tulpe (*Tulipa* sp.) und Hyazinthe (*Hyacinthus* sp.)

Makroskopisch:

Blüte mit ihren Teilen, Blütenformel, Blütendiagramm

Binokular:

Staubblatt: Aufbau eines Staubblattes, Querschnitt durch die Anthere (→ Pollensäcke)

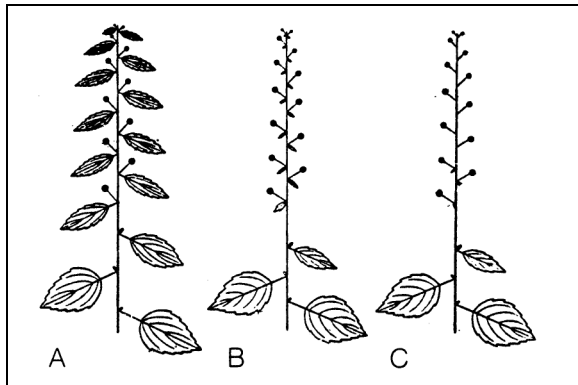
Gynoeceum (bei der Hyazinthe): Aufbau des Gynoeceums, Querschnitt durch das Gynoeceum (Plazentation). Als Hilfsmittel orientieren Sie sich an den bereitgestellten Tomaten-Querschnitten!

BLÜTENSTÄNDE (INFLORESZENZEN)

Unter Infloreszenz versteht man den blütentragenden Sproßabschnitt der Pflanze.

Grundsätzlich gelten im Blütenstandsbereich dieselben Gesetzmäßigkeiten wie im vegetativen Bereich (z. B. Äquidistanzregel).

Die Tragblätter von Blüten heißen **Deckblätter**.



Je nach Ausbildung der Tragblätter der einzelnen Blüte oder der Teilblütenstände unterscheidet man:

frondos (A): Tragblätter laubblattartig

brakteos (B): Tragblätter hochblattartig, sich von den Laubblättern deutlich durch Form, Färbung etc. unterscheidend

nackt (C): Tragblätter völlig reduziert

Zwischen diesen drei Typen gibt es alle Übergangsformen, da die Laubblätter oft allmählich in Hochblätter übergehen bzw. diese sukzessive auf Null reduziert werden.

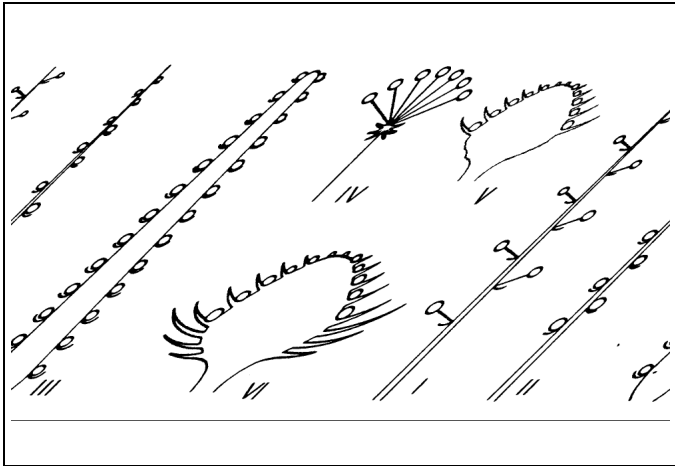
- * Die Reduktion der Tragblätter führt zu einer deutlichen Abhebung des Blütenstandsbereiches vom vegetativen Sproßabschnitt, insbesondere wenn es etwa durch stärkere Verzweigung im Blütenstandsbereich und dichte Stellung der Blüten zu einer zusätzlichen Erhöhung der Auffälligkeit kommt. Schließlich kann die Schaufunktion, die ursprünglich von der Blütenhülle der einzelnen Blüte wahrgenommen wird, zur Gänze auf Teile der Infloreszenz übergehen.

Wichtig für die Beschreibung und Klassifikation der Infloreszenzen ist die Art der Sproßverkettung:

- **racemös**: monopodial
- **cymös**: sympodial. Die Bildung von Folgeblüten erfolgt ausschließlich aus den Achseln der Vorblätter

Klassifikation der Infloreszenzen:

- **Einfache Infloreszenzen**: die Seitenachsen schließen mit einer Blüte ab und zeigen keine weiteren Verzweigungen



Traube (I): Infloreszenzachse verlängert, nicht verdickt; Blüten gestielt

Ähre (II): Infloreszenzachse verlängert, nicht verdickt; Blüten sitzend (ungestielt)

Kolben (III): Infloreszenzachse verlängert, verdickt; Blüten sitzend (ungestielt)

Köpfchen (V): Infloreszenzachse gestauch, verdickt; Blüten sitzend (ungestielt)

Eine Sonderform des Köpfchens ist der **Korb (VI)**, der sich durch eine Hülle (Involukrum) auszeichnet; diese wird von an die Infloreszenz herangerückten Hochblättern gebildet. Charakteristisch für Asteraceae (Korbblütler), eine der größten Familien der Angiospermen

Dolde (IV): Infloreszenzachse so stark gestauch, daß Blütenstiele scheinbar aus einem Punkt entspringen

— **Zusammengesetzte Infloreszenzen:** die Seitenachsen besitzen Seitenverzweigungen, die Infloreszenz besteht dadurch aus Partialinfloreszenzen.

Die Sproßverkettung dieser Partialinfloreszenzen ist das Hauptkriterium für die weitere Untergliederung:

racemöse

Partialinfloreszenzen:

Doppel- (I) bzw. **Mehrfachtraube,**

Doppeldolde (II) etc.;

Rispe (III):

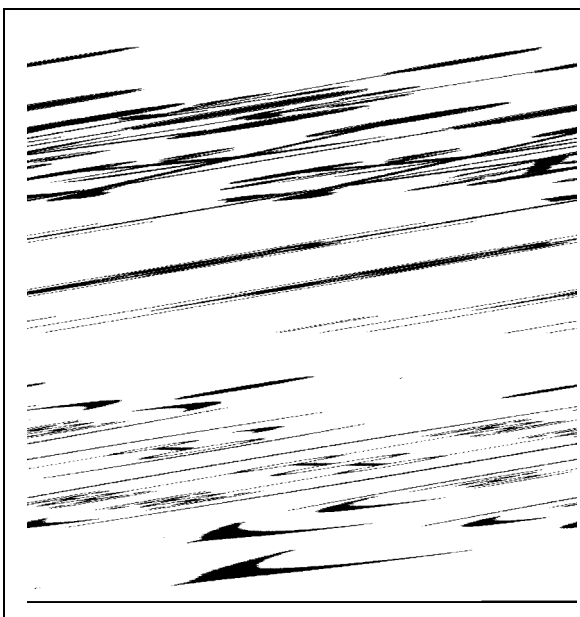
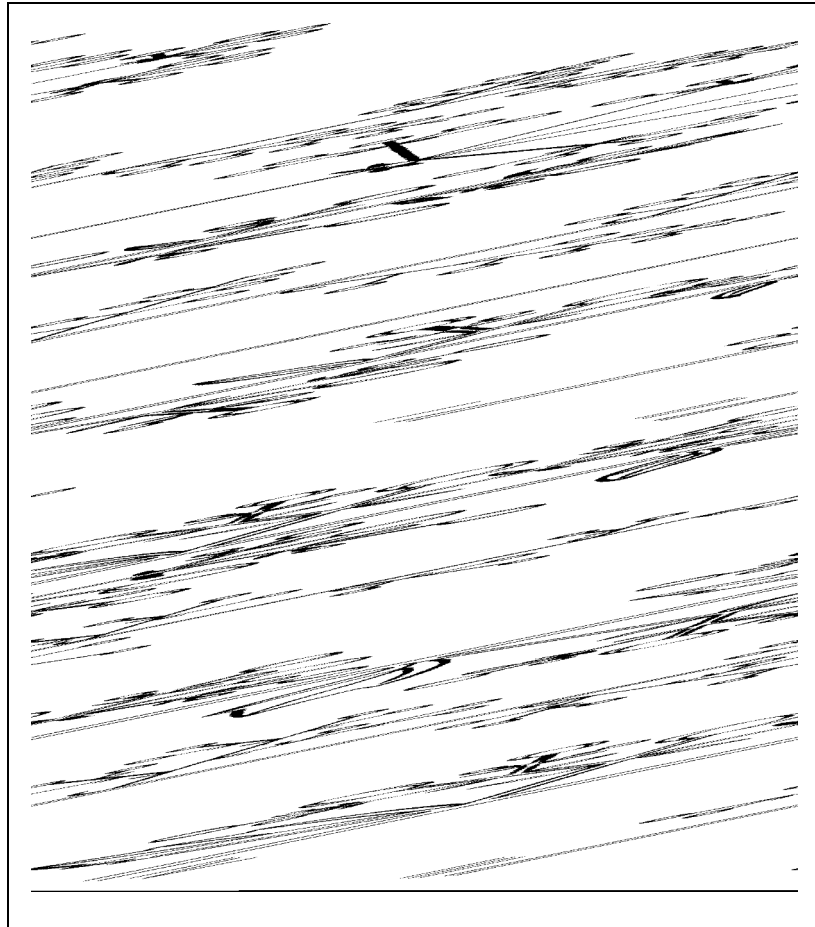
Verzweigungsgrad nimmt innerhalb des Gesamtblütenstandes wie auch innerhalb der Teilblütenstände von unten nach oben ab,

cymöse

Partialinfloreszenzen

(**Cymen**): **Thyrus** (IV):

auf einer monopodialen Hauptachse sitzen Cymen



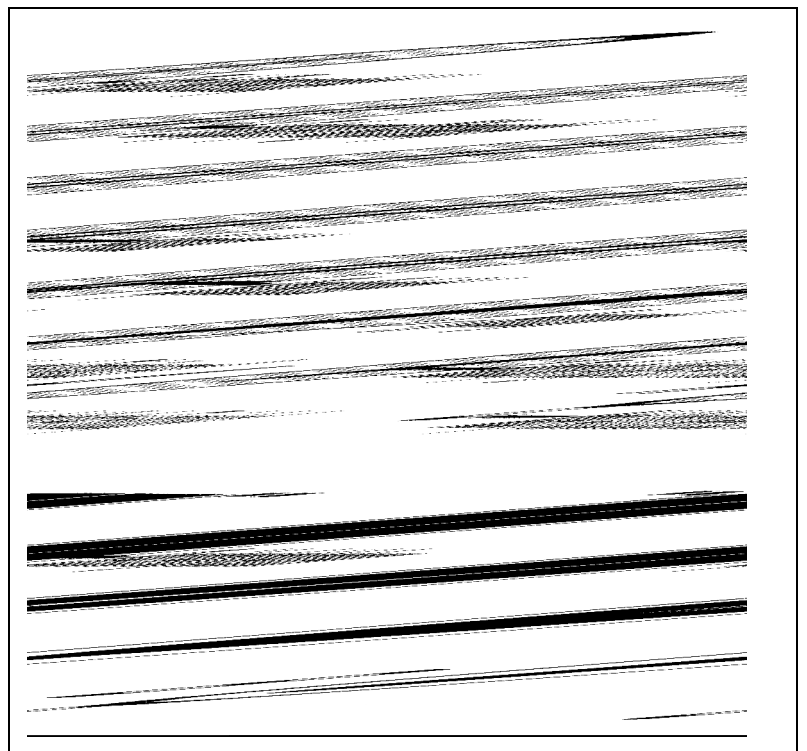
Die Cymen können unterschiedlich ausgebildet sein, wobei sich die Unterschiede primär durch Anzahl und Stellung der Vorblätter ergeben. Bei den Zweikeimblättrigen ist die Grundform das **Dichasium** (Abbildung links: I), bei dem in den Achseln beider Vorblätter Seitensprosse gebildet werden. Davon leitet sich durch Ausfall je einer Seitenverzweigung das **Monochasium** (Abbildung links: II) ab. Die häufigste Form ist die (!) Wickel, bei der die sukzessiven Sproßgenerationen in verschiedenen Ebenen liegen, wobei die Richtung der Auszweigung sich von Zweig zu Zweig umkehrt, sodaß die Folgeblüten in einem dreidimensionalen Zick-Zack-Muster angeordnet sind. Einkeimblättrige, die nur ein Vorblatt besitzen, können nur monochasiale Partialinfloreszenzen ausbilden.

Ein weiteres mögliches Einteilungskriterium betrifft das Vorhandensein bzw. Fehlen einer Endblüte (geschlossene bzw. offene Infloreszenzen).

SAME

Der Same ist die primäre Ausbreitungseinheit der Samenpflanzen. Er setzt sich aus 3 ihrer Herkunft und Entstehung nach sehr verschiedenen Bestandteilen zusammen: Testa (Samenschale; entsteht aus den Integumenten, die vom Muttersporophyten gebildet werden), Endosperm (Nährgewebe; entsteht aus einem Teil des Megaprothalliums durch doppelte Befruchtung bei den Angiospermen bzw. ist das Megaprothallium bei den Gymnospermen) und Embryo (der junge Sporophyt).

Der **Embryo** weist folgende Abschnitte auf: **Kotyledonen** (Sing.: Cotyledo; Keimblätter), **Hypocotyl** (Achsglied unterhalb der Kotyledonen), **Radicula** (Anlage der Primärwurzel) und **Haupt sproßanlage** (Sproßscheitel oberhalb des Cotyledonarknotens).



Bei manchen Angiospermen wird die Nährstoffspeicherung vom Embryo (meist in den Kotyledonen) selbst übernommen,

wobei das Endosperm ± stark reduziert ist. Je nach Ort der Speicherung ergeben sich zwei unterschiedliche Keimungstypen:

Speicherung im Endosperm (A):	Speicherung in den Kotyledonen (B) (abgeleitetes Merkmal):
Endosperm massiv entwickelt. Kotyledonen dünn und flächig entwickelt, werden durch Streckung des Hypocotyls über den Boden gehoben, wo sie ergrünen und photosynthetisch aktiv sind: epigäische Keimung.	Endosperm fehlt (rückgebildet). Kotyledonen dick, verbleiben fast immer in der Testa bzw. im Boden und ergrünen nicht, das Hypocotyl bleibt unentwickelt: hypogäische Keimung.

* Die im Endosperm oder im Embryo gespeicherten Nährstoffe (Stärke, Fette, Proteine) geben dem Embryo „Starthilfe“ bei der Keimung („Brutpflege“).

Themen: **Blütenökologie****BLÜTENÖKOLGIE**

Die Blütenökologie befaßt sich mit den vielfältigen Möglichkeiten des Pollentransportes von der Anthere zur Narbe, also mit der Bestäubung (Pollination). Dieser Begriff ist unbedingt klar von dem der Befruchtung zu trennen, die den Vorgang der erfolgreichen Verschmelzung der Gameten bezeichnet: Eine erfolgreiche Bestäubung muß nicht zwangsläufig zu einer erfolgreichen Befruchtung führen, ist umgekehrt aber auf jeden Fall unbedingt notwendig dafür.

Fremd- und Selbstbestäubung (Allo- und Autogamie)

Um die Fremdbestäubung (Durchmischung des Erbgutes! Vermeidung von Inzucht!) zu

gewährleisten, haben die Samenpflanzen verschiedene Einrichtungen entwickelt, die eine

Selbstbestäubung verhindern oder zumindest hintanhaltend: zeitliche und räumliche Trennung der

Geschlechter und/oder genetisch-physiologische Inkompatibilität.

- **Zeitliche Trennung:** Staub- und Fruchtblätter reifen zu verschiedener Zeit

Prot(er)andrie (Vormännlichkeit): Die Staubblätter reifen und stäuben den Pollen vor dem Zeitpunkt, zu dem die Narben belegungsfähig sind.

Prot(er)ogynie (Vorweiblichkeit): Die Staubblätter stäuben erst, wenn die Narben nicht mehr belegungsfähig sind; die Staubblätter reifen also nach dem Gynoeceum.

- **Räumliche Trennung**

1) Staub- und Fruchtblätter werden innerhalb einer Blüte räumlich getrennt, z. B. *Primula*: Es gibt Blüten mit kurzen Griffeln und langen Staubblättern und solche mit langen Griffeln und kurzen Staubblättern; kurzgriffelige Blüten können erfolgreich nur mit Pollen aus kurz-staubblättrigen Blüten und umgekehrt bestäubt werden

2) Staub- und Fruchtblätter werden auf verschiedene Blüten aufgeteilt, diese werden also eingeschlechtig

Monözie (Einhäusigkeit): Männliche und weibliche Blüten befinden sich auf einer Pflanze. Selbstbestäubung ist dann zwar nicht mehr möglich, aber (genetisch der Selbstbestäubung gleichende) Nachbarbestäubung.

Diözie (Zweihäusigkeit): Männliche und weibliche Blüten befinden sich auf verschiedenen Individuen.

- * Zweihäusigkeit ist die sicherste Methode zur Verhinderung der Selbstbestäubung.

Zweihäusige Pflanzen sind aber eindeutig in der Minderzahl, da sie jegliche „Not“-

Selbstbestäubung, wie sie für Arten unwirtlicher Habitats, wo Bestäuber sehr selten sind und

daher Fremdbestäubung eher unwahrscheinlich ist, notwendig ist, verhindert. So gibt es etwa

nur sehr wenige zweihäusige Arten in den Hochlagen der Gebirge. Umgekehrt sind die

meisten windblütigen Arten, die ja nicht von einem tierischen Bestäuber abhängig sind,

zweihäusig.

- **Physiologische Inkompatibilität:** Durch die Produktion bestimmter Proteine wird ein Auskeimen des Eigenpollens auf der Narbe verhindert.
Viele Pflanzen mit Zwitterblüten fördern die Fremdbestäubung zwar, lassen sich aber den Ausweg der Selbstbestäubung für den Notfall (d. h. bei Ausbleiben von Fremdbestäubung) offen. Andere, vor allem einjährige Pflanzen, die instabile Standorte besiedeln, „verzichten“ auf die Durchmischung des Erbgutes und sind zur „sicheren“ **Selbstbestäubung (Autogamie)** übergegangen, da im Extremfall aus einem einzigen Samen bzw. Frucht eine Population aufgebaut werden soll. Ihre Blüten sind klein, unscheinbar (Schauapparat ± verkümmert), Staub- und Fruchtblätter reifen gleichzeitig. In manchen Fällen öffnen sich die Blüten gar nicht mehr, und die Selbstbestäubung findet innerhalb der geschlossenen Blüte statt: **Kleistogamie**.

Bestäubung und Bestäubungsagentien

Die beiden wichtigsten Agentien des Pollentransportes zwischen verschiedenen Individuen einer Art (Fremdbestäubung; vgl. oben) sind der **Wind** (Anemophilie) und **Tiere** (Zoophilie). Was letztere betrifft, so spielen vor allem **Insekten** eine überaus wichtige Rolle, außerhalb Europas auch Vögel (Ornithophilie).

- Windbestäubung: besonders bei Pflanzen, die sehr individuenreiche Populationen aufbauen (Waldbäume, Gräser).

Merkmale von Windblüten:

kein Schauapparat, daher unscheinbar

kein Nektar

Blüten oft in großer Zahl

Pollenproduktion in großen Mengen

Pollenkörner klein, mit geringem spezifischen Gewicht, glatter Oberfläche, ohne Pollenkitt,

keine Klumpenbildung

Narbe mit großer (z. B. aufgefiederter) Oberfläche

- Tierbestäubung

Merkmale von Tierblüten:

von Tieren besuchte Blüten sind der Körpergröße der spezifischen Bestäuber entsprechend dimensioniert

lebhaft gefärbt [bei Insektenbestäubung oft purpurn, rot nur bei einigen Tagfalterblumen;
gelegentlich auch mit auffälligen, manchmal „unsichtbaren“ (UV-)Mustern]

Pollen oder Nektar (selten Öl) als Lockmittel

Pollenproduktion in kleinen, „ökonomischen“ Mengen

Pollenkörner groß, vielfältige Skulpturierung der Oberfläche (Stacheln, Warzen etc.;

Anheftung!), klebrig durch Pollenkitt; in manchen Fällen werden die Pollenkörner in ganzen
Paketen verfrachtet (z. B. Orchideen)

- * Die ursprünglichen Blütenbesucher (z. B. Käfer) mit ihren meist beißenden Mundwerkzeugen nutzen den Pollen, da dieser sehr nahrhaft ist. Daraus ergibt sich für die Pflanze die widersprüchliche Situation, daß der Blütenbesucher, der als Übertragungsvektor genutzt werden kann, gleichzeitig Fraßfeind ist. Deshalb sind viele Pflanzenarten dazu übergegangen, Blütenbesucher mit für die Pflanze weniger aufwendig herzustellenden Substanzen wie vor allem Nektar („Zuckerwasser“) zu belohnen. Damit einher geht bei den Blütenbesuchern die Ausbildung von leckend-saugenden Mundwerkzeugen. Diese im Laufe der Evolution stattgefundenene, immer bessere Anpassung von Bestäuber und Pflanze aufeinander ist ein Paradebeispiel für Ko-Evolution.

Als Pollenüberträger fungieren in erster Linie **Insekten**, in den Tropen und Subtropen² auch **Wirbeltiere (Vögel, Fledermäuse** und seltener **Kleinsäuger**).

Blütengröße, -gestalt, -färbung, -duft und Darbietung von Beköstigungsmitteln stehen in enger Beziehung mit der Bestäubergruppe. Wenn im folgenden von „**Blumen**“ und nicht von „Blüten“ die Rede ist, so bezieht sich das auf die funktionelle Einheiten, die nicht immer mit der morphologisch definierten Blüte identisch sind. So kann ein Aggregat von mehreren Blüten (**Pseudanthium**, z. B. Körbchen der Korbbblütler) oder auch ein Teil einer Blüte (**Meranthium**) eine bestäubungsökologische Einheit darstellen.

- * Der Vorteil eines Pseudanthiums besteht darin, daß bei einem Besuch meist viele Blüten
bestäubt werden können.

² Nur hier gibt es das ganze Jahr über Blüten, aus denen die Tiere ihren Nahrungs- und Wasserbedarf decken können.

Blumentypen können entweder nach morphologisch-beschreibenden Kriterien oder nach den Bestäubern eingeteilt werden:

1) morphologisch-beschreibende Kriterien:

- Scheiben- und Napfblumen: flach, radiär
- Becher- und Glockenblumen: mehr oder weniger glockenförmig, radiär
- Röhrenblumen: röhrenförmig, radiär
- Stieltellerblumen: wie Röhrenblumen, aber mit flach ausgebreitetem Saum
- Schmetterlingsblume: zygomorph, gegliedert in Fahne, Flügel und ein die Staubfäden verbergendes Schiffchen
- Rachenblume: zygomorph, mit röhrenförmiger Krone
- Lippenblume: zygomorph, gegliedert in Ober- und Unterlippe (Landefläche)
- Bürsten- und Pinselblumen: zahlreiche Staubblätter mit langen, meist gefärbten Filamenten, die weit aus der Krone herausragen

2) Bestäuber

- **Insektenblumen:** Je nach Insektengruppe recht verschieden gestaltet und gefärbt. Als Beköstigungsmittel wird hauptsächlich Pollen (**Pollenblumen**) oder Nektar (**Nektarblumen**) angeboten.
 - **Bienenblumen:** Pollen- oder Nektarblumen: der Pollen dient der Versorgung der Larven, Nektar der Versorgung des Adulttieres; sehr verschieden gestaltet, oft zygomorph (Lippen-, Rachen-, Schmetterlingsblumen); Bienen sind sehr lernfähig und können deshalb auch komplizierte Blumentypen „bedienen“; die Adressaten sind i. d. R. nicht die Honigbiene, sondern diverse Wildbienen, Hummeln, Wespen etc.
 - **Fliegenblumen:** meist flach-radförmig, oft unangenehm riechend, Nektar wird offen dargeboten, Blütenfarbe weiß oder grünlich- bräunlich-rötliche Farbtöne.
 - **Tagfalterblumen:** Nektarblumen, oft mit langer, dünner Röhre und flachem Saum (Stieltellerblumen; Sitzfläche!); lebhaft (auch rot) gefärbt; Duft.
 - **Nachtfalterblumen:** Nektarblumen; meist engröhrig; weiß oder hell; Öffnung und Duftentwicklung in den Abendstunden.
- **Vogelblumen:** Relativ groß; vor allem Röhren- und Pinselblumen, grelle, leuchtende Farben (bes. rot, gelb); reiche Produktion von dünnflüssigem Nektar.
- **Fledermausblumen:** Relativ groß; meist weit offen; grünlich-bräunliche Farbtöne, säuerlich-muffiger Duft, nachtblütig.
- **Säugerblumen:** in Bodennähe, ± versteckt und nachtblütig (nachtaktive Mäuse, Beuteltiere); vielfach werden auch Vogelblumen von kletternden Säugern besucht.

**Themen: Früchte und ihre Klassifikation
Frucht- und Ausbreitungsökologie**

FRÜCHTE UND IHRE KLASSIFIKATION

Nach Befruchtung der Samenanlagen wird das Gynoeceum mit den reifenden **Samen** zur **Frucht** (im engsten Sinn). Eine allgemeingültige morphologische Definition der Frucht kann nicht gegeben werden, da teilweise an der Fruchtbildung noch andere Blütenorgane (Kelch, Blütenboden) oder auch außerhalb der Blüte gelegene Organe (Hochblätter, Infloreszenzachsen) teilnehmen.

Es gilt, daß die **Frucht** die Gesamtheit aller Organe ist, die die Samen bis zur Reife umschließen und dann zu deren Verbreitung dienen.

Entsprechend dieser Definition haben Gymnospermen keine Früchte! Gymnospermen bedienen sich zur Verbreitung ihrer Samen aber durchaus derselben Agentien wie die Angiospermen.

Wichtige Begriffe:

Perikarp = Frucht(knoten)wand (Karpellwand), kann trocken oder fleischig sein oder in verschiedenartige Schichten differenziert sein (z. B. Steinfrucht!).

Diaspore = Ausbreitungseinheit (ausbreitungsökologisch definierter Begriff: morphologisch entweder Same oder Teilfrucht oder ganze Frucht oder ganzer Fruchtstand oder ganze Pflanze).

Die **Klassifikation** der Früchte kann nach verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen. Im folgenden ein vereinfachtes System, das morphologische und ausbreitungsökologische Aspekte kombiniert. **D** bedeutet Diaspore.

A) Einzelfrüchte: Frucht = 1 Karpell (Einblattfrüchte) oder coenokarpes Gynoeceum.

1. Streufrüchte: D = Same (Frucht gewöhnlich vielsamig)

a) 1 Karpell:

Balg: Öffnung an Ventralnaht (z. B. *Consolida* / Rittersporn; *Paeonia* / Pfingstrose);

Hülse: Öffnung an Ventralnaht und Mittelrippe (2 Klappen) (charakteristische Frucht der Hülsenfrüchtler: z. B. *Laburnum* / Goldregen; *Pisum* / Erbse).

b) coenokarpes Gynoeceum: **Kapsel:**

Spaltkapsel: Öffnung an Mittelrippen oder längs der Scheidewände). – Sonderform: **Schote** = zweiklappig, zweikarpellig, d. h. jede Klappe entspricht einem ganzen Karpell; z. B. charakteristische Frucht der *Brassicaceae* / Kreuzblütler; *Chelidonium* / Schöllkraut);

Zahnkapsel: Öffnung durch Zurückklappen von Zähnen, z. B. Nachterze

Porenkapsel z. B. *Papaver* / Mohn

Deckelkapsel z. B. *Anagallis* / Gauchheil; *Hyoscyamus* / Bilsenkraut

2. Zerfall-(Spalt-, Bruch-)früchte:

D = Teil der Frucht = Teilfrucht = Merikarp (gewöhnlich mit je 1 Samen)

z. B. Gliederhülse (z. B. *Coronilla* / Kronwicke), Gliederschote (z. B. *Raphanus* / Rettich);
Klausen der *Lamiaceae* und *Boraginaceae*;

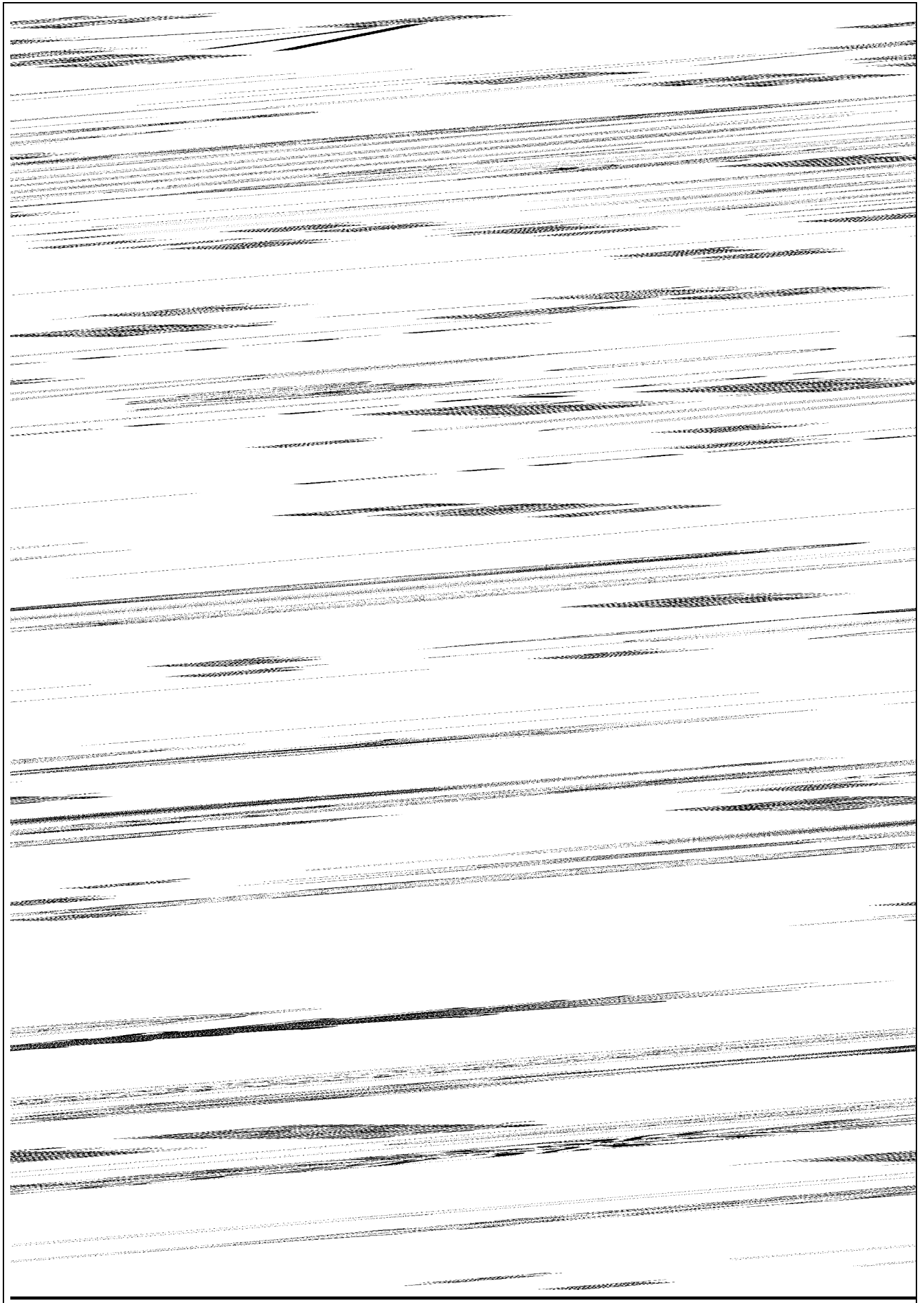
Flügelspaltfrucht des Ahorns / *Acer*; Spaltnuß der *Apiaceae*.

3. Schließfrüchte: D = Frucht

a) fleischig: **Beere** (z. B. Paradeiser, Gurke, Orange, Banane)

b) trocken: **Nuß** (gewöhnlich ein- oder wenigsamig! z. B. *Corylus* / Haselnuß);

c) Kombination von a) und b): **Steinfrucht** (z. B. *Olea* / Ölbaum; *Prunus domestica* / Zwetschke):
Perikarp 3-schichtig: „Haut“ = **Exokarp**, „Fleisch“ = **Mesokarp**, „Stein“ = **Endokarp**.



B) Sammelfrüchte:

D = Gesamtheit der Früchte aus einer Blüte mit chorikarpem Gynoeceum

z. B. Sammelnußfrucht: *Fragaria* / Erdbeere; *Potentilla* / Fingerkraut;
Sammelsteinfrucht: *Rubus* / Himbeere.

C) Aggregationsfrüchte (Fruchtverbände):

D = Gesamtheit der Früchte einer Infloreszenz

z. B. *Ficus carica* / Feige, *Morus* / Maulbeere, *Arctium* / Klette, *Ananas comosus* / Ananas.

FRUCHT- UND AUSBREITUNGSÖKOLOGIE

Abhängig von den angewandten Kriterien sind verschiedene Einteilungen von Früchten

möglich:

1) Streng vergleichend-morphologisches System

Kriterien sind:

- a) welche Organe sind an der Fruchtbildung beteiligt? (Gynoeceum/Karpell, Blütenachse, Blütenblätter, Deckblatt usw.)
- b) Zahl der Karpelle (Einblatt- u. Mehrblatt-Früchte)
- c) Zahl der Samen pro Frucht (einsamig, mehrsamig, vielsamig)
- d) Position des Fruchtknotens (ober- oder unterständig)

2) Konsequent deskriptives (\pm künstliches) System:

Kriterien sind:

- a) Konsistenz (trocken, häutig, hart, weich, fleischig, saftig etc.)
- b) Größe
- c) Gestalt (Zahl der Klappen, Septen etc.)
- d) Veränderungen bei der Reife (Öffnung, Zerfall in Teilfrüchte)

3) Konsequent diasporenökologisches System (nach dem Ausbreitungsmodus und dem Ausbreitungsweg)

Wird im folgenden etwas genauer erläutert (Forschungsgebiet **Ausbreitungsökologie** =

Diasporenökologie, „Verbreitungsbiologie“):

Ähnlich wie in der Blütenökologie entsprechen den verschiedenen Funktionsweisen jeweils

bestimmte Funktionstypen, wobei die entsprechenden morphologischen Strukturen sehr

verschiedenartig sein können und damit eindrucksvolle Beispiele für das Phänomen der

Analogie liefern. So wie zur Bezeichnung der bestäubungsökologischen funktionellen Einheit

der Begriff Blume für Blütenteile (= Meranthium), ganze Blüten (= Euanthium) oder Blütenstände (= Pseudanthium) verwendet wird, dient in der Ausbreitungsökologie der Begriff **Diaspore** als Bezeichnung für die ausbreitungsökologische Einheit, unabhängig davon, ob dies eine Spore, ein Same, eine Teilfrucht, eine Frucht oder ein Fruchtverband (Fruchtstand) ist.

Anemochorie

Während beim Bestäubungsvorgang nur kleine und kleinste Massen zu bewegen sind (Pollenkorngewichte liegen im Milliardstel-Gramm-Bereich), benötigen Diasporen i. d. R. erheblich höhere Transportenergien. Eine Ausnahme bilden hier nur die Sporen (z. B. Farnpflanzen / Pteridophyten) und die „Staubsamensamen“ (z. B. der Orchidaceen), deren Gewicht ebenfalls außerordentlich klein ist und die daher von Luftströmungen (Wind) sehr weit verfrachtet werden können. Schwerere Diasporen müssen spezielle passive Einrichtungen besitzen: Flügel an Samen (z. B. Föhre / *Pinus*) und Früchten (z. B. Birke / *Betula*, Ulme / *Ulmus*) bzw. Teilfrüchten (z. B. Ahorn / *Acer*) sowie Hochblätter (z. B. Linde / *Tilia*, Hainbuche / *Carpinus*) sorgen für verzögerten Fall (schraubige Flugbahn: Rotationsflieger) und erhöhen dadurch die Wahrscheinlichkeit, vom Wind erfaßt und über weit(er)e Strecken transportiert zu werden (**Flügelflieger**). Auch blasige Früchte erhöhen diese Chance (**Ballonflieger**), ebenso wirken lange, behaarte Schwänze (**Federschweifflieger**, z. B. Waldrebe / *Clematis*) und Fallschirme als Sinkbremsen, entweder in Form häutiger Gebilde (z. B. Skabiose / *Scabiosa*) oder, viel häufiger, in Form von Haarschöpfen (**Schopfflieger**) (z. B. an den Samen der Weidengewächse / Salicaceae und der Baumwolle / *Gossypium*) und analog als Pappus an den Früchten der Korbblütler / Asteraceae. - Besonders in offenen Lebensräumen (Steppenrasen) leben Pflanzenarten, bei denen der gesamte oberirdische Teil oder der komplette Fruchtstand zur Reifezeit zum Ausbreitungsorgan wird und als Schirmflieger vor dem Wind herläuft (**Steppenroller**, z. B. Mannstreu / *Eryngium*).

Hydrochorie

Etliche Pflanzensippen - und nicht nur Wasserpflanzen, sondern auch solche der Ufervegetation - benützen das Wasser als Transportmedium: Unbenetzbare Frucht- bzw. Samenoberflächen (Sumpfdotterblume / *Caltha*), gasreiche Schwimmkörper (Teichrose / *Nuphar*) oder auch Staubfeinheit in Verbindung mit extremer Unbenetzbarkeit erleichtern bzw. ermöglichen das Schwimmen. Häufig wurde beobachtet, daß die Diasporen hydrochorer Arten sich auch im Gefieder von Wasservögeln verfassen und dann sogar (Zugvögel!) interkontinental ausgebreitet werden können: Epizoochorie (s. u.).

Zoochorie

Epizoochorie

Außen am Tier werden alle Fell- und Federkletten (meist mittels widerhakiger Borsten oder dergleichen, z. B. Klett-Labkraut / *Galium aparine*; seltener durch klebrige Ausscheidungen: Kelch des Kleb-Salbeis / *Salvia glutinosa*) transportiert.

Endozoochorie

bei vielen heimischen Baum- (z. B. Eibe / *Taxus*, Vogelbeere / *Sorbus aucuparia*) und Straucharten (z. B. Brom- und Himbeere / *Rubus*, Holunder / *Sambucus*), deren meist kleine Samen unabsichtlich und daher unzerkaut beim Essen des Fruchtfleisches bzw. fleischigen Samenmantels mitverschluckt und so in den Darm aufgenommen, also im **Inneren** des Tieres transportiert und anschließend unverdaut ausgeschieden werden, sodaß sie aus dem Kot heraus keimen können (Darmtransport meist notwendig, um keimhemmende Substanzen abzubauen). Die fleischigen und außen meist auffällig gefärbten Strukturen sind verschiedener morphologischer Natur (Analogien!): Samenmantel (Eibe / *Taxus*), Frucht(knoten)wand (Tollkirsche / *Atropa*), Blütenachse (Rose / *Rosa*, Erdbeere / *Fragaria*), Perigon (Maulbeere / *Morus*). Je nachdem, welche Tiere die Ausbreitung durchführen, unterscheidet man **Ornithochorie** (Vögel; Diasporen oft leuchtend „vogelrot“ oder kontrastfarbig: rot-schwarz, in den Tropen auch leuchtend blau), **Mammaliochorie** (Säuger: in Mitteleuropa besonders sammelnde und depotanlegende Nager, wie Eichhörnchen,

Hamster); **Ichthyochorie** (Fische) und **Saurochorie** (Echsen) scheinen in Mitteleuropa eine nur geringe oder gar keine Rolle zu spielen.

Myrmekochorie (Ausbreitung durch Ameisen) ist besonders in Waldgesellschaften wichtig. (Andere Insekten treten - wohl wegen der größeren zu bewegendem Gewichte - im Gegensatz zur Bestäubungsökologie zumindest nicht planmäßig in Erscheinung.) Myrmekochore Diasporen besitzen meist ein für Ameisen (als Futterkörper) interessantes Anhängsel (**Elaiosom**), das häufig reich an Fetten, Eiweiß und organischen Säuren ist (z. B. Lerchensporn / *Corydalis* [Samen]; Lungenkraut / *Pulmonaria* [Teilfrüchte]); sie werden oft auf dem Boden, ± in der Laubstreu, präsentiert (z. B. Schneeglöckchen / *Galanthus* [Samen]; Erd-Primel / *Primula acaulis* [Samen]; Leberblümchen / *Hepatica* [Früchte]). Die Diasporen werden von den Tieren aufgenommen und weggetragen. Die Elaiosomen werden verzehrt, während die Samen bzw. Früchte als uninteressanter Rest liegen bleiben.

Ombrochorie

Besondere Einrichtungen entwickeln Pflanzenarten, die die Energie fallender Regentropfen nutzen (z. B. Gamander / *Teucrium*, Helmkraut / *Scutellaria*, Täschelkraut / *Thlaspi*), wobei die Federkraft des ausgetrockneten Fruchtsiels genutzt wird. Andere Formen ombrochorer Ausbreitung sind etwa **Spritzbecher** (z. B. Mauerpfeffer / *Sedum*: die Frucht lenkt hineinfallende Regentropfen um und läßt damit die Samen ausspülen) und

Regenschwemmlinge. Mit Ombrochorie ist oftmals auch **Myxospermie** gekoppelt:

Klebrigkeit der Diasporen durch quellende Schleimschichten (Salbei / *Salvia*, Zart-Simse / *Juncus tenuis*); solche Diasporen können ebenfalls epizoochor (durch Ankleben am Tier) ausgebreitet werden: es handelt sich dabei um Ausbreitung durch mehrere Agentien (Polychorie, s. u.).

Selbstausbreiter (Autochorie)

Selbstausbreiter zeigen oft kompliziertere anatomische Strukturen: Trocknungsspannungen oder Turgorspannungen in verschiedenen Teilen der Frucht (Springkraut / *Impatiens*) oder der

Samen (Sauerklee / *Oxalis*) erzeugen plötzliche Entlastungsstöße, die die Diasporen u. U. viele Meter weit wegschleudern können. Die Früchte (Panzerbeeren) der mediterranen Spritzgurke / *Ecballium elaterium* schleudern die in einem „Fruchtsaft“ enthaltenen Samen meterweit weg.

Interessante Spezialisierungen sind auch die Bohr-Diasporen („Bohrfrüchte“), die sich mittels hygroskopischer Bewegungen in das Keimbett einbohren (z. B. Reiherschnabel / *Erodium*: Frucht mit korkenzieherartigem, hygroskopischem Schnabel; Federgras / *Stipa*: die Frucht einschließende Deckspelze mit kräftiger, geknieter und tordierter, hygroskopischer Granne).

Schüttelstreuer

Schüttelstreuer besitzen steife, elastische Stengel, die Diasporen werden durch Wind oder vorbeistreifende Tiere weggeschleudert, z. B. viele Arten mit Kapsel Früchten (wie Bilsenkraut / *Hyoscyamus*), die sich stets oben (an der Spitze) öffnen, sodaß die Samen portionsweise und nicht alle auf einmal abgegeben werden (die hängenden, dadurch also verkehrten Kapseln der Glockenblume / *Campanula* öffnen sich dementsprechend am Grund); (hierher z. B. auch Gänseblümchen / *Bellis*). Als funktionelle Kapseln können auch andere Organe wirken, z. B. die Fruchtkelche bei den meisten Lippenblütlern / Lamiaceen: die Diasporen sind hier die Klausen (Teilfrüchte) (Analogie!).

Polychorie

Die Diasporen werden auf verschiedene Weise ausgebreitet. Bei der Klette / *Arctium* z. B. werden die Früchte zunächst nach der Methode des Schüttelstreuers aus den Körben geschleudert, schließlich können aber ganze Körbe mit restlichen Früchten dank der Widerhaken auf den Hüllblättern epizoochor verschleppt werden. (Bei *Arctium* sind oft Rudimente des Pappus vorhanden: die Vorfahren waren wie die meisten Compositen anemochor!) Beim Zimbelkraut / *Cymbalaria* werden die meisten Samen aus der Fruchtkapsel freigesetzt (Fernverbreitung), der letzte jedoch löst sich nicht ab, sondern bleibt fest mit der

Frucht verbunden. Diese wächst negativ phototrop in dunkle Fels- bzw. Mauerritzen hinein und wird dort, also im künftigen Keimbett, abgelegt (Nahausbreitung = Antitelechorie).

Anthropochorie

Seit der Jungsteinzeit, besonders aber in weltweitem Maßstab seit Beginn der Neuzeit, hat der **Mensch** Pflanzen ausgebreitet und zwar sowohl absichtlich, wie die Zier- und Nutzpflanzen, als auch unabsichtlich, wie etwa die Beikräuter, Woll- und Ballastwanderer.

Archäophyten: vor der Entdeckung Amerikas eingebrachte Arten, die dementsprechend altweltlicher Herkunft sind, z. B. die meisten Ackerunkräuter aus dem östlichen Mittelmeerraum und dem Orient

Neophyten: nach der Entdeckung Amerikas eingebrachte Arten, somit auch (aber nicht nur) neuweltlicher Herkunft, z. B. Goldrute / *Solidago* (aus Amerika), Fuchsschwanz / *Amaranthus* (vielfach aus Australien)

Man beachte die zahlreichen Analogien: Alle Funktionsstrukturen wurden im Lauf der Evolution mehrmals und oft mit verschiedenen „morphologischen Mitteln“ gebaut. Der Kelch vieler Labiaten wirkt wie die geöffnete Fruchtkapsel, die Klausen entsprechen den Samen etc.

Einige Beispiele aus der Diasporen-Ökomorphologie:

BAUPLAN-STRUKTUR	FUNKTIONS-STRUKTUR
Same Teilfrucht (Merikarp) Frucht Fruchtstand (<i>Tilia</i>) gesamter oberirdischer Abschnitt der Pflanze (<i>Eryngium</i>)	Diaspore
Samenhaare (<i>Salicaceae</i> , <i>Epilobium</i> , <i>Gossypium</i>) abgewandelter Kelch: Pappus (viele <i>Asteraceae</i>) postfloraler Griffel als Federschweif (<i>Clematis</i> , <i>Pulsatilla</i>) Hochblatt (<i>Tilia</i>) Teilfruchtflügel (Perikarp) bei <i>Acer</i>	Anemochorie
Kapsel bei <i>Caryophyllaceae</i> , <i>Papaver</i> etc. Kelch + Klausen (<i>Lamiaceae</i>) Kelch als Kapselersatz bei <i>Hyoscyamus</i>	Streufrucht (Schüttelstreuer)

Compositen-Involukrum bei <i>Arctium</i>	
Endokarp (Beere) Mesokarp (Steinfrucht) Blütenachse (<i>Fragaria, Rosa</i>) Perigon (<i>Maclura, Morus</i>) Infloreszenz (Infrukteszenz) (<i>Ananas, Ficus, Morus, Arctium</i>) Arillus (<i>Taxus</i>)	Endozoochorie: fleischiges (saftiges) Organ
Anhängsel an der Frucht (<i>Hepatica</i>) Anhängsel am Samen (<i>Chelidonium, Galanthus</i>)	Elaiosom für Myrmekochorie
Perikarp (<i>Geum, Sanicula, Circaea</i>) klebriger Kelch (<i>Salvia glutinosa</i>) stacheliger Blüten(achsen)becher (<i>Agrimonia</i>)	epizoochore Diaspore
Kelch + Klausen (Merikarprien: Schließfrüchte, „Teilnüsse“) (manche Lamiaceae, z. B. <i>Ocimum</i>) Schötchen (<i>Thlaspi</i>)	Hydrochorie: Ombrochorie: Regenballist

Die ununterbrochene Abgabe von Diasporen an die Umwelt führt zur Bildung sogenannter „Samenbanken“ im Boden, aus denen bei gegebener Gelegenheit Keimung und Etablierung der Keimlinge erfolgen kann (die Lebensdauer der Samen ist bei den einzelnen Sippen sehr verschieden lang, sie reicht von wenigen Tagen bis zu vielen Jahrzehnten). Wie effektiv die Ausbreitung durch Diasporen ist, zeigen uns nicht nur datierbare Wanderungen von Neophyten (= aus fremden Erdteilen in der Neuzeit eingeschleppte Sippen), sondern auch das Wissen um den Wiederaufbau der (mitteleuropäischen) Vegetation in wenigen Jahrtausenden nach deren weitgehender Zerstörung durch die (letzte) Eiszeit.

Literatur zu den Farnen und Samenpflanzen:

Diese Aufstellung ist keineswegs vollständig, und nur als Hinweis auf empfehlenswerte weiterführende Literatur zu verstehen!

Barth, F. G. (1982) Biologie einer Begegnung. Deutsche Verlagsanstalt GmbH.

Franke W. (1997) Nutzpflanzenkunde. 5. Auflage. Thieme.

Frohne D., Jensen U. (1992) Systematik des Pflanzenreiches. G. Fischer.

Heß D. (1990) Die Blüte. Eugen Ulmer.

Kramer K. U., Schneller J. J., Wollenweber E. (1995) Farne und Farnverwandte. Thieme.

Larcher W. (1994) Ökophysiologie der Pflanzen (5. Aufl.). Eugen Ulmer.

Leins P. (2000) Blüte und Frucht. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.

Proctor M., Yeo P., Lack A. (1996) The Natural History of Pollination. Timber Press.

Rai H. S. & Graham S. W. (2010): Utility of a large, multigene plastid data set in inferring higher-order relationships in ferns and relatives (Monilophytes). *American Journal of Botany* 97(9): 1444-1456.

Roth L., Dauderer M., Kormann K. (1988) Giftpflanzen, Pflanzengifte. 3. Auflage. Ecomed.

Schönfelder I., Schönfelder P. (2001) Der neue Kosmos Heilpflanzenführer. Kosmos.

Bresinsky A., Körner C., Kadereit J. W., Neuhaus G., Sonnewald U. (2008). Straßburger – Lehrbuch der Botanik, 36. Auflage. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag. – *gut als Nachschlagewerk, nicht zum Lernen!!*

Wagenitz G. (2003) Wörterbuch der Botanik. Spektrum Akademischer Verlag.

Willis K. J., McElwain J. C. (2002) The Evolution of Plants. Oxford University Press.

Außerdem gibt es etliche gute Bilderbücher (BLV, Kosmos, Mosaik, Steinbachs Naturführer, etc.)