

### 5.2.3 Anatomie des Laubblattes

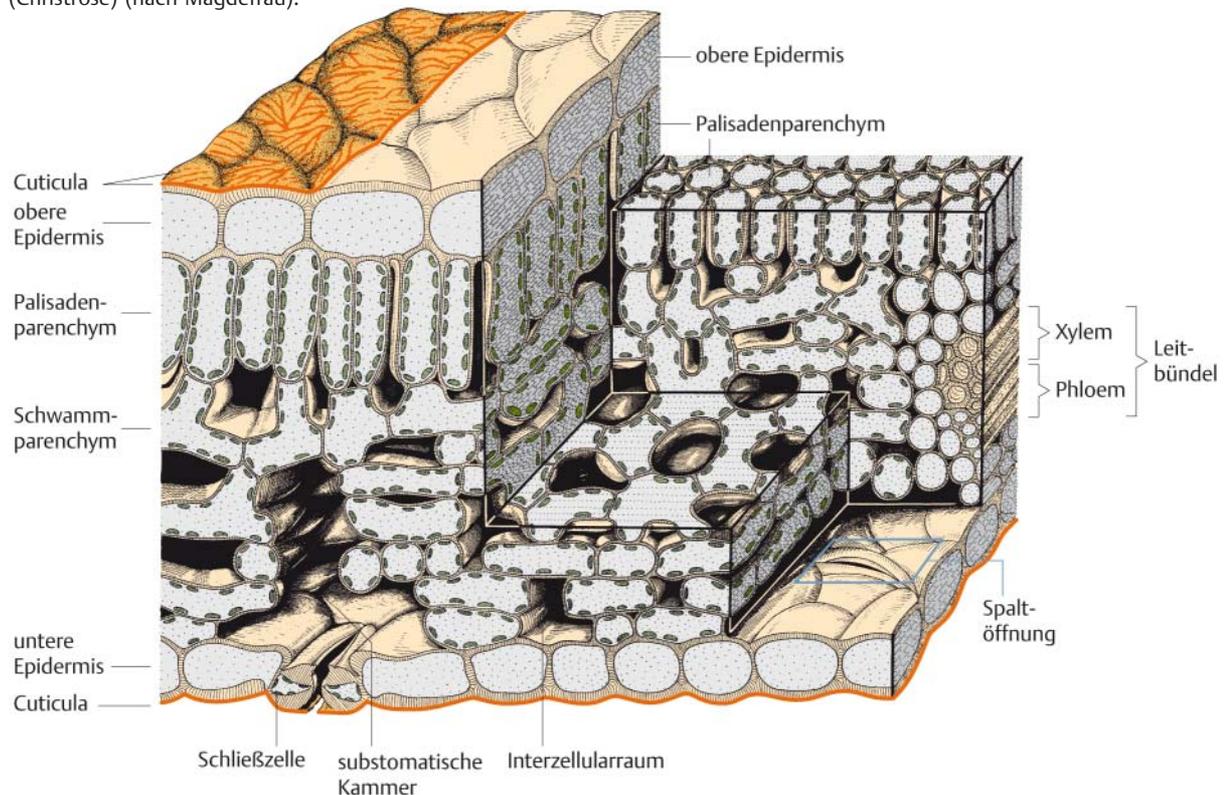
Am Aufbau eines Laubblattes sind – unabhängig vom Blatt-Typ – immer folgende Gewebe beteiligt: die Epidermis mit den Spaltöffnungen, das meist in Palisaden- und Schwammparenchym differenzierte Mesophyll sowie die Gewebe der Leitbündel.

Der anatomische Aufbau eines dorsiventralen Laubblattes ist am Beispiel von *Helleborus niger* in Form eines Blockdiagramms dargestellt (Abb. 5.23). Ober- und Unterseite des Blattes sind von einer einschichtigen **Epidermis** bedeckt, deren Zellen keine Chloroplasten enthalten. Sie schließen das Zwischenblattgewebe, das **Mesophyll**, ein. Dieses setzt sich bei den dorsiventralen Blättern aus dem oben liegenden Palisadenparenchym und dem darunter liegenden Schwammparenchym zusammen. Bei äquifazialen Blättern ist auch auf der Unterseite ein Palisadenparenchym entwickelt (Abb. 5.22).

Das Palisadenparenchym kann ein- oder mehrschichtig sein. Mehrschichtig ist das Palisadenparenchym z.B. bei **Sonnenblättern**, die auf der Südseite der Laubkrone meist relativ starker Strahlung ausgesetzt sind. Ihre Palisadenzellen sind höher und enthalten zahlreiche Chloroplasten, wohingegen das Palisadenparenchym der **Schattenblätter**, die sich auf der Nordseite bzw. in der Mitte der Laubkrone unter relativ geringem Lichtgenuß entwickeln, einschichtig ist und aus ungleich niedrigeren Zellen mit geringerer Chloroplastenzahl besteht (Abb. 17.13 S. 685). Das Palisadenparenchym ist von Interzellularen durchzogen, die jedoch enger sind als im Schwammparenchym. Die Palisadenzellen sind etwas

**Abb. 5.23 Bau des Laubblattes.**

Blatt von *Helleborus niger*  
(Christrose) (nach Mägdefrau).



in die Länge gestreckt und senkrecht zur Blattoberfläche angeordnet. Die Zellen des Schwammparenchyms sind unregelmäßig gestaltet und durch große Interzellularräume voneinander getrennt. Das Interzellularensystem steht durch die Spaltöffnungen mit der Außenluft in Verbindung und vermittelt den Gasaustausch zwischen der Umgebungsluft und dem Blattinneren.

**Hypostomatisch** werden Blätter genannt, wenn die Spaltöffnungen auf die Unterseite beschränkt sind, bei **amphistomatischen** Blättern finden sie sich auf beiden Seiten. Einen Sonderfall bilden die **epistomatischen** Schwimmblätter, z.B. der Seerose (*Nymphaea*), die mit der Unterseite dem Wasser aufliegen und deshalb die Spaltöffnungen auf der Oberseite tragen.

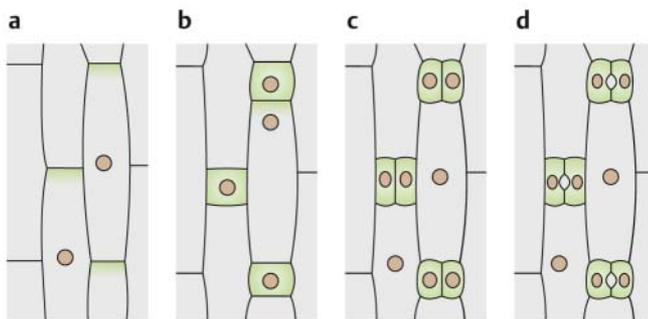
### Bau und Funktion von Spaltöffnungen

Die Spaltöffnungen entstehen durch Teilung aus Epidermiszellen, die ihre Teilungsfähigkeit wiedererlangt haben, also **Meristemoide** darstellen.

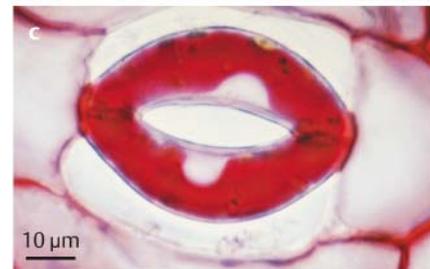
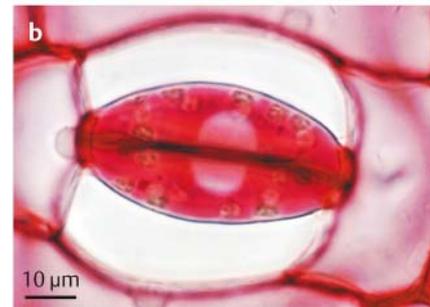
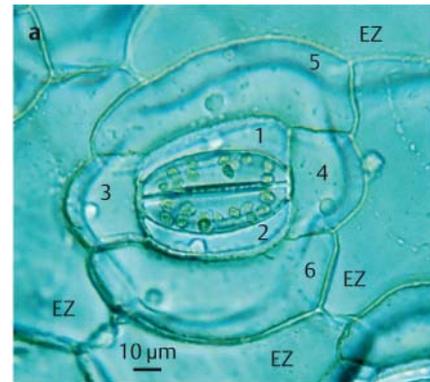
Die Entwicklung der Spaltöffnungen verläuft je nach Typus verschieden. Bei zahlreichen Pflanzen, z. B. *Iris* (Abb. 5.24), entsteht die Schließzellenmutterzelle (= Spaltöffnungsinitiale) durch inäquale Teilung einer Epidermiszelle. Die Schließzellenmutterzelle teilt sich nochmals der Länge nach. Die beiden Tochterzellen differenzieren zu den beiden Schließzellen, indem sie sich etwas abrunden und in der Mitte ihrer gemeinsamen Zellwand auf schizogenem Wege einen Spalt bilden. Schließzellen enthalten im Gegensatz zu Epidermis- bzw. Nebenzellen meist wenige Chloroplasten (Abb. 5.25). Diesen fehlen Granathylakoide, doch sind sie zur Bildung von Stärke befähigt (S. 83).

In manchen Fällen, so z. B. bei *Commelina communis* (Abb. 5.25), sind die Schließzellen noch von **Nebenzellen** umgeben. Von Nebenzellen spricht man, wenn es sich um äußerlich und funktionell von den übrigen Epidermiszellen unterscheidbare Zellen handelt. Die Nebenzellen bilden mit den Schließzellen den **Spaltöffnungsapparat**.

Als Beispiel für eine Spaltöffnung sei der *Helleborus*-Typus gewählt (Abb. 5.23 und Abb. 5.26). Die beiden bohnenförmigen **Schließzellen** berühren sich nur an den Enden, sodaß in der Mitte der Spalt ausgespart bleibt. Dessen engste Stelle, der Zentralspalt, erweitert sich nach außen zum Vor- und nach innen zum Hinterhof. Letzterer führt in einen relativ großen Interzellularraum, der als substomatische Kammer bezeichnet



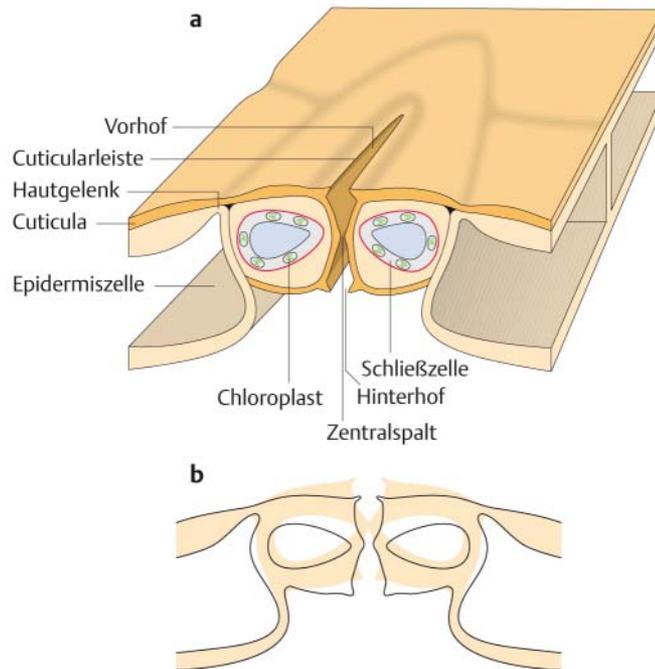
**Abb. 5.24** Entwicklung der Spaltöffnungen von *Iris* (Schwertlilie). **a, b** Inäquale Teilung der Epidermiszellen. **c** Teilung der Spaltöffnungsinitiale. **d** Fertig ausgebildete Spaltöffnung (verändert nach Eschrich 1995).



**Abb. 5.25** Spaltöffnungsapparat von *Commelina communis*. Der Spaltöffnungsapparat besteht aus zwei bohnenförmigen Schließzellen und sechs Nebenzellen; lichtmikroskopische Bilder in Aufsicht von der Blattunterseite betrachtet. **a** Ungefärbtes Präparat, Spalt geschlossen. Gut zu erkennen sind in den Schließzellen die Chloroplasten und in den Nebenzellen die Zellkerne. 1, 2 longitudinal gelegene Nebenzellen 1. Ordnung, 3, 4 transversal gelegene Nebenzellen 2. Ordnung, 5, 6 longitudinal gelegene Nebenzellen 2. Ordnung. Der Spaltöffnungsapparat von *Commelina communis* besteht also aus insgesamt 8 Zellen. EZ Epidermiszellen. **b, c** Mit dem Vakuolenfarbstoff Neutralrot gefärbte Präparate, **b** mit geschlossenem, **c** mit geöffnetem Spalt. Die rot gefärbten Vakuolen nehmen den größten Teil des Zellvolumens ein. Die hellen Bereiche sind die Zellkerne (**a** Originalaufnahme M. Feyerabend, **b, c** Originalaufnahmen G. Wanner).

**Abb. 5.26 Spaltöffnung von *Helleborus niger*.**

**a** Blockdiagramm einer Spaltöffnung, von der Blattunterseite betrachtet, Schließzellen quer angeschnitten. **b** Querschnitt, schematisch. Schwarz/weiß: turgeszent gespannt und geöffnet, hellbraun: entspannt und geschlossen (nach von Denffer).



wird. Er steht mit dem Interzellularensystem des Blattes in Verbindung. Die Wände der Schließzellen sind unterschiedlich stark verdickt. Im Falle des *Helleborus*-Typs sind die Außen- und die Innenwand zur Bauchwand hin (= nach dem Spalt hin) in zunehmendem Maße verdickt, während die an die Epidermiszelle grenzende Rückenwand sowie die mittlere Partie der Bauchwand unverdickt bleiben. Auf diese Weise entstehen innen und außen Verdickungsleisten, die an den Übergangsstellen zur Rückenwand an regelrechten Hautgelenken aufgehängt sein können. Die Cuticula ragt in Form sogenannter „Cuticularhörnchen“, die Querschnitte der rund um den Vorhof herumlaufenden Cuticularleisten darstellen, über den Vorhof hinaus.

Spaltöffnungen sind turgorgesteuerte Ventile. Der Bau der Schließzellen steht mit der Funktion der Spaltöffnungen in engem Zusammenhang. Sie sind z. B. mit den sie umgebenden Epidermis- bzw. Nebenzellen nicht durch Plasmodesmen verbunden. Der Protoplast einer Schließzelle ist also von einem geschlossenen Plasmalemma umgeben. Dies ist Voraussetzung dafür, daß überhaupt gegenüber den umliegenden Zellen stark abweichende Turgordrücke in den Schließzellen erzeugt und aufrechterhalten werden können (Kap. 7.3.3).

Eine Zunahme des osmotischen Potentials in den Schließzellen führt zu einem Anstieg des Zellvolumens durch Wasseraufnahme aus der Umgebung und somit des Turgordrucks der Zellen. Mit steigendem Turgor werden die Rückenwände der beiden Schließzellen einer Spaltöffnung gedehnt (Box 5.3). Da die dem Spalt zugekehrten Wände wegen der Verdickungsleisten der Dehnung nicht folgen können, krümmen sich die Schließzellen nach ihrer Rückenseite. Hinzu kommt, daß die beiden quer zur Längsachse der Schließzellen liegenden Nebenzellen eine bloße Längsstreckung der anschwellenden Schließzellen verhindern, sodaß sich diese unter Öffnung des Spaltes in Richtung der parallelen Neben-

zellen krümmen (Abb. 5.25). Eine Abnahme des Turgors in diesen Nebenzellen erleichtert den Vorgang. Umgekehrt führt eine Turgorabnahme der Schließzellen zu einer Entspannung der Rückenwände und somit zur Entkrümmung der Schließzellen, was den Spaltenschluß zur Folge hat. Diese Turgorabnahme ist die Folge einer Herabsetzung des osmotischen Potentials der Schließzellen und einer dadurch bedingten Schrumpfung des Zellvolumens durch Wasserabgabe an die Umgebung.

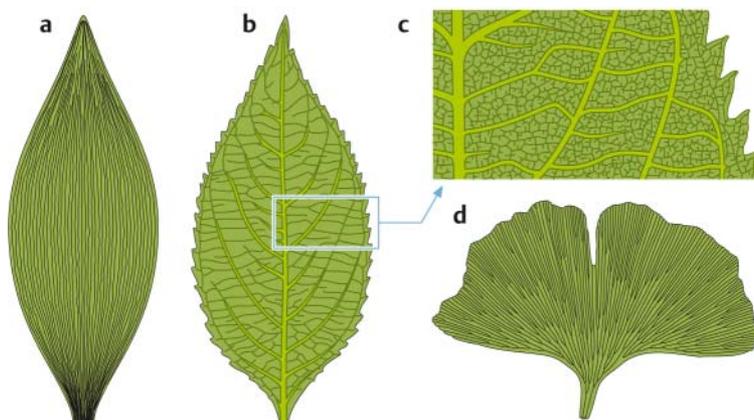
Schließzellen ohne Nebenzellen mit Blattgelenken (*Helleborus*-Typ) arbeiten eher wie Tore. Die Verformung der Rückenwand bei Turgorzunahme führt zu einem Einknicken der Schließzellen am Scharnier der Hautgelenke in Richtung des Blatinneren, wodurch sich der Spalt öffnet (Abb. 5.26b).

Über den Spaltöffnungsmechanismus wird der Gasaustausch der Blätter – also insbesondere die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme und die Wasserdampfabgabe – reguliert (Kap. 7.3.3).

### Leitbündelanordnung

Die Leitbündel treten als Blattspur durch den Blattstiel in das Blatt ein (Abb. 5.4 S. 170). Betrachtet man Querschnitte von Blattstielen, so sind die Leitbündel häufig in Gestalt eines nach oben offenen Halbkreises angeordnet. In der Blattspreite verzweigen sie sich in verschiedener Weise. Bei den meisten Dikotyledonen bilden die Leitbündel, die man unzutreffend auch als Blattnerven oder Adern bezeichnet, ein reichverzweigtes Netz, dessen Verästelungen von einem relativ starken, median liegenden Hauptstrang ausgehen (Abb. 5.27). Sie werden immer feiner und enden schließlich blind im Mesophyll. Diese Anordnung gewährleistet eine rasche Verteilung des Wassers sowie der darin gelösten Stoffe über die ganze Blattfläche.

Bei streifiger Anordnung, die für die Monokotyledonen charakteristisch ist, durchzieht eine größere Anzahl etwa gleichstarker und nahezu parallel laufender Leitbündel die Blätter in Längsrichtung. Allerdings sind auch hier feine Querverbindungen vorhanden. Phylogenetisch sehr alt ist die dichotome Gabelnervatur, die keine Mittelrippe aufweist. Sie findet sich nur noch bei wenigen rezenten Formen, z. B. *Ginkgo biloba*. In der Regel sind die Leitbündel kollateral gebaut und im Blatt so angeordnet, daß das Xylem oben und das Phloem unten liegt (Abb. 5.22a, b).



### Box 5.3 Nastische Bewegung

Durch Reize ausgelöste Bewegungen einzelner Zellen oder ganzer Organe (z. B. Blätter) einer festgewachsenen, also nicht zur Lokomotion befähigten, Pflanze werden **Nastien** (sing. die Nastie) genannt, wenn der Bewegungsablauf durch den Bauplan der Zelle oder des Organs bestimmt wird. Die Spaltöffnungsbewegung ist eine solche, lediglich von zwei Zellen, den Schließzellen, ausgeführte Nastie. Oft, wie im Falle der Spaltöffnungen, kommen nastische Bewegungen durch reversible Turgoränderungen in sogenannten Motorzellen oder Motorgeweben zustande, denen Veränderungen im osmotischen Potential vorausgehen. Nastische Bewegungen von Blättern (z. B. Tag- und Nachtstellungen der Fiederblätter der Mimose, *Mimosa*) werden durch Blattgelenke (Pulvini, sing. der Pulvinus) ausgeführt (Abb. 19.17 S. 797). Nastien können durch Lichtreize (Photonastien, *Mimosa*), chemische Reize (Chemonastien), durch Temperatureinflüsse (Thermonastien), durch Berührung (Thigmonastien, *Mimosa*), ja sogar durch Erschütterungen (Seismonastie, *Mimosa*) ausgelöst werden. Das Öffnen und Schließen der Tulpenblüte beispielsweise ist eine Thermonastie, das der Blütenstände des Löwenzahns eine Photonastie. Zum Mechanismus und zur Regulation der Spaltöffnungsbewegung: Kap. 7.3.3.

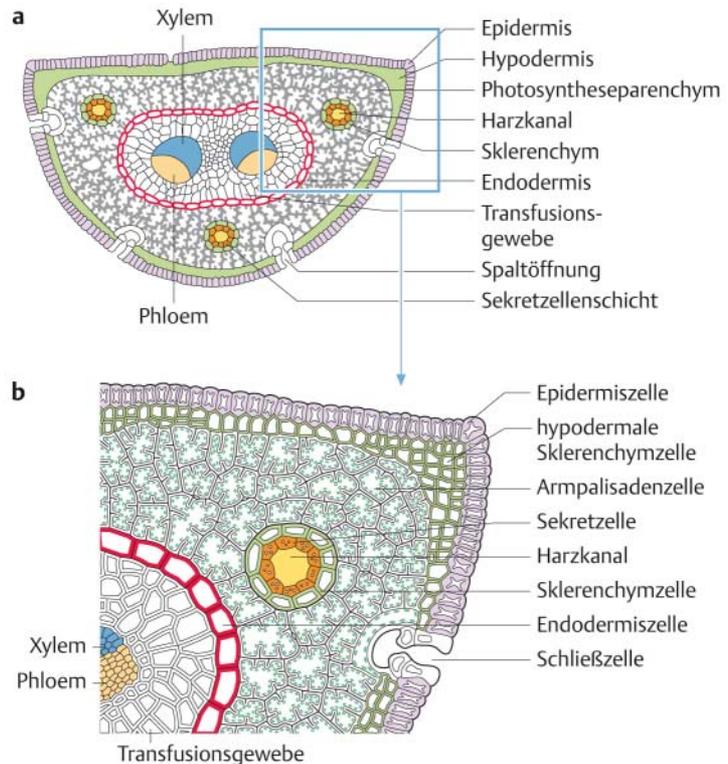
**Abb. 5.27 Leitbündelverlauf im Blatt.** **a** Streifiger Verlauf bei *Convallaria majalis* (Maiglöckchen, Monokotyle). **b** Netzartiger Verlauf bei *Impatiens parviflora* (Rühr-mich-nicht-an, Dikotyle). **c** Ausschnitt aus **b**, die blind endenden Verästelungen der Leitbündel zeigend. **d** Dichotom-gabelförmiger Verlauf bei *Ginkgo biloba* (Gymnosperme).

## Bau des Nadelblattes

Die **Nadelblätter** der Coniferen zeigen einen charakteristischen, von dem des normalen Laubblattes stark abweichenden, xeromorphen (= an Trockenheit angepaßten) Bau.

Als Beispiel sei das äquifaziale Nadelblatt der Kiefer gewählt (Abb. 5.28). Die Epidermis und das darunterliegende hypodermale Sklerenchymgewebe verleihen der Nadel ihre Festigkeit. Die Spaltöffnungen sind in das Blatt eingesenkt, die Wände der Epidermiszellen sind so stark verdickt, daß nur noch ein kleines Lumen übrigbleibt.

Das Nadelinnere ist von Photosyntheseparenchym erfüllt, dessen Zellen in das Zellinnere vorspringende Wände besitzen (Armpalisaden). Das Photosyntheseparenchym wird in Längsrichtung von Harzkanälen durchzogen, die, abweichend von denen der Sproßachse (Abb. 5.8 S. 173), von einer sklerenchymatischen Scheide umgeben sind. Die beiden kollateralen Leitbündel liegen als Doppelstrang in der Längsachse der Nadel. Sie sind von einem Transfusionsgewebe umgeben, das teils aus tracheidalen, teils aus plasmareichen Zellen besteht und den Wasser- bzw. Stoffaustausch mit dem Blattgewebe vermittelt. Das Transfusionsgewebe wird durch eine Endodermis, deren Zellen die charakteristischen Casparyschen Streifen (S. 121) aufweisen, gegen das Armpalisadenparenchym abgegrenzt.



**Abb. 5.28** Bau des Nadelblattes der Waldkiefer (*Pinus silvestris*). **a** Übersichtsbild des Querschnittes, schematisch. **b** Ausschnitt aus **a**, stärker vergrößert.

### 5.2.4 Metamorphosen des Blattes

Im typischen Falle ist das Blatt das Photosyntheseorgan. Infolgedessen sind seine Zellen reich an Chloroplasten und zeigen einen für die optimale Strahlungsabsorption geeigneten anatomischen Aufbau. Bei den Nadelblättern ist zwar die Oberfläche zwecks Verminderung der Transpiration reduziert, doch ist auch bei ihnen der Blattcharakter unverkennbar. Aber auch beim Blatt gibt es – wie beim Sproß – zahlreiche Fälle, in denen sowohl die äußere Gestalt als auch der anatomische Aufbau eine so durchgreifende Umwandlung erfahren haben, daß es nicht mehr ohne weiteres als Blatt zu erkennen ist. In solchen Fällen handelt es sich um Blattmetamorphosen.

Der extremste Fall einer Blattmetamorphose, nämlich die völlige Reduktion der Blattspreiten und die Übernahme ihrer Funktion durch die Sproßachse, wurde bereits im vorigen Kapitel behandelt (Abb. 5.16 S. 181). Nicht ganz so weit geht die Reduktion bei den **Phyllodien** (Abb. 5.29). Wie die Übergangsformen bei *Acacia heterophylla* zeigen, ist bei Phyllodien nur die Blattspreite reduziert, während die Stiele blattartig verbreitert sind und die Funktion der Spreite übernehmen. Bei der Kannenpflanze (*Nepenthes*) ist der Blattgrund als Photosyntheseorgan entwickelt.

Nicht selten sind Blätter in **Blattdornen** umgewandelt, wie bei den bereits besprochenen Kakteen (Abb. 5.16 S. 181) oder bei der Berberitze (*Berberis vulgaris*), wo anstelle der Tragblätter ein- bis mehrstrahlige Dornen zu finden sind. In den Achseln der Blattdornen stehen hier normal beblätterte Kurztriebe. Wie das Beispiel der Robinie (*Robinia pseudo-acacia*) zeigt, können auch die Nebenblätter in Dornen umgewandelt sein (Abb. 5.30). Bei den Kletterpflanzen schließlich sind die Blätter häufig ganz oder teilweise zu **Blattranken** umgebildet. Letzteres ist z.B. bei der Erbse (*Pisum sativum*) der Fall (Abb. 5.31). Hier ist der untere Teil des Fiederblattes normal ausgebildet, während der obere Teil in Blattfiederranken umgewandelt ist.

Eine Anpassung an die geophytische Lebensweise stellen die **Zwiebeln** dar (Abb. 5.32). Geophyten sind mehrjährige Pflanzen, die ausschließlich mit unterirdischen Organen überwintern, während alle oberirdischen Teile absterben (S. 167). Bei der Küchenzwiebel (*Allium cepa*) gehen die fleischigen, übereinandergreifenden Zwiebelschalen aus dem Blattgrund abgestorbener Laubblätter hervor. Die Sproßachse ist zu einem fast scheibenförmigen Gebilde verkürzt, dem die Blätter aufsitzen. In den Achseln der Zwiebelschalen liegen Achselknospen, die zu Beginn der neuen Vegetationsperiode austreiben, wobei die in ihnen gespeicherten Reservestoffe aufgebraucht werden. In anderen Fällen werden die Zwiebeln von Niederblättern gebildet. Beim Knoblauch umschließen mehrere derbe Zwiebel-

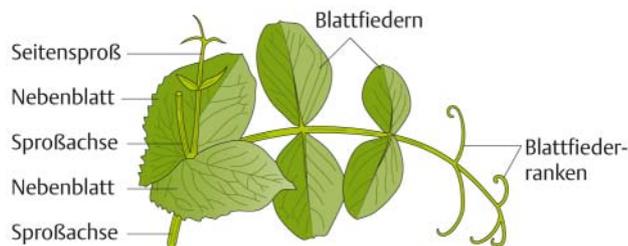


Abb. 5.31 Blattmetamorphosen. Blattfiederranken von *Pisum sativum* (Erbse) (nach Troll 1937).

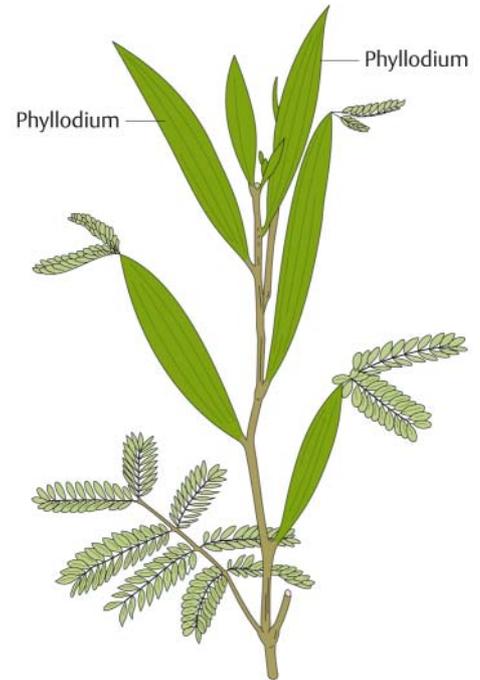


Abb. 5.29 Blattmetamorphosen. Phyllodien von *Acacia heterophylla*. Übergänge von den fiederartigen Laubblättern (unten) zu den Phyllodien (oben) (nach Reinke).

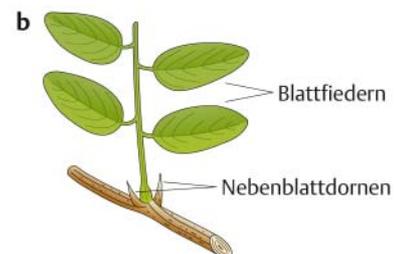
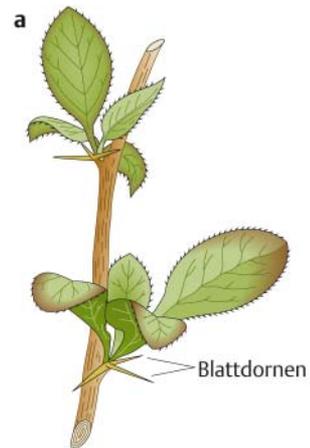
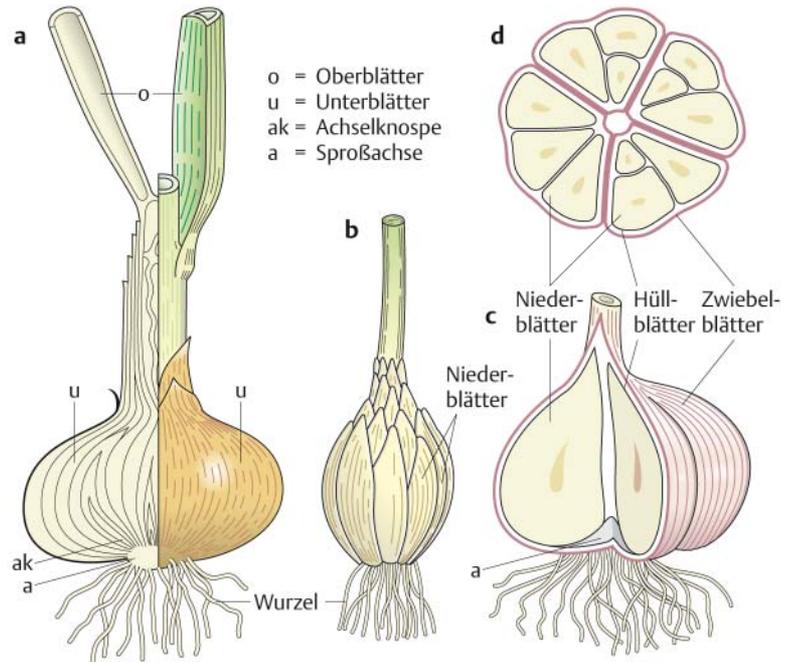


Abb. 5.30 Blattmetamorphosen. a Blattdornen von *Berberis vulgaris* (Berberitze). b Nebenblattdornen von *Robinia pseudo-acacia* (Robinie).

**Abb. 5.32 Zwiebeln.** **a** Küchenzwiebel (*Allium cepa*), links im Längsschnitt, die Zwiebelschalen zeigend, rechts in Aufsicht. **b** Türkenbundlilie (*Lilium martagon*), aus schuppenförmigen Niederblättern bestehend. **c** Knoblauch (*Allium sativum*), Zwiebel mit Brutzwiebeln im Herbst. **d** Querschnitt durch **c** (nach Rauh, Irmisch).



blätter, die an der stark gestauchten Sprossachse stehen, an ihrem Grunde jeweils eine Gruppe von 3–5 kleinen Zwiebeln (auch als Zehen oder Klauen bezeichnet). Jede der Zwiebeln besteht aus einem fleischig verdickten Niederblatt, welches von einem farblosen, häutigen Hüllblatt umgeben ist. Die Zwiebeln entstehen demnach als kollaterale Beiknospen in der Achsel des Zwiebelblattes, von denen jede zu einer neuen Pflanze heranwachsen kann.

Verwiesen sei hier noch auf Blattsukkulente, bei denen das Wasserspeichergewebe in den Blättern liegt, und auf Blattmetamorphosen der Carnivoren (Plus **19.6** S. 798).

### 5.3 Wurzel

Wurzeln dienen der Verankerung der Pflanze im Boden und der Aufnahme von Wasser und der darin gelösten Ionen. Zur Erleichterung der Wasser- und Ionenaufnahme ist die Oberfläche der Wurzeln nahe der Wurzelspitze in der Regel durch zahlreiche Wurzelhaare erheblich vergrößert. Wurzeln sind überwiegend einer Zugbelastung ausgesetzt, deshalb sind die Festigungselemente im primären Zustand nicht peripher, wie bei der Sprossachse, sondern zentral angeordnet. Auch die Leitungsbahnen verlaufen zentral, in Form eines radialen Leitsystems. Dieser sogenannte Zentralzylinder ist von einem Mantel aus parenchymatischen Zellen, dem Rindengewebe, umgeben und von diesem durch eine Endodermis abgegrenzt.

Beim Übergang von der Wurzel in die Sprossachse muß eine Umordnung der leitenden Elemente erfolgen, da die Leitbündel in der Sprossachse in der Regel kollateral gebaut und in einem peripher liegenden Ring angeordnet sind.