

Ulrich Lüttge, Manfred Kluge und Gerhard Thiel

Botanik

Die umfassende Biologie der Pflanzen



 WILEY-VCH

Leseprobe

In dieser Lehrbuchinformation finden Sie die folgenden Abschnitte:

- Die Autoren
- Inhaltsverzeichnis
- Vorwort
- Zum Aufbau des Buches
- Probekapitel
- Bestellschein

Ulrich Lüttge, Manfred Kluge, Gerhard Thiel

Botanik

Die umfassende Biologie der Pflanzen



WILEY-
VCH

WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA

Die Autoren



Ulrich Lüttge wirkte bis zum Jahr 2004 in Forschung und Lehre als Lehrstuhlinhaber am Institut für Botanik der Technischen Universität Darmstadt. Er lehrte über 40 Jahre lang Botanik auf breiter Basis und hält nach seiner Emeritierung immer noch gelegentlich Vorlesungen und Praktika ab. Er ist ein erfahrener Didaktiker und betreut das Vorgängerwerk gemeinsam mit Manfred Kluge seit über 20 Jahren. Ulrich Lüttge beschäftigte sich in seiner Forschung u.a. mit Membranphysiologie und -biochemie, circadianer Rhythmik von Photosyntheseprozessen sowie der physiologischen Ökologie von Pflanzen in den Tropen, wovon ebenfalls Bücher entstanden sind. Er ist u. a. Ehrenmitglied der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Mitglied der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina und ausländisches Mitglied der Académie d'Agriculture de France, Paris.



Manfred Kluge hatte bis zum Jahr 2002 einen Lehrstuhl am Institut für Botanik der Technischen Universität Darmstadt inne. Er blickt auf eine mehr als vierzigjährige Lehrtätigkeit zurück, die breite Bereiche der Botanik umfasste. Ein besonderes Anliegen waren ihm die Lehrveranstaltungen des Grundstudiums, darunter die Vorlesungen „Allgemeine Biologie“ und „Allgemeine Botanik“. Letztere Vorlesung hielt er im jährlichen Wechsel und in stetiger didaktischer Abstimmung mit Ulrich Lüttge. Forschungsschwerpunkte von Manfred Kluge waren die biochemischen und biophysikalischen Grundlagen ökologischer Anpassung von Pflanzen (Schwerpunkt Photosynthese) sowie die Erforschung der Partnerbeziehungen bei Endosymbiosen.



Gerhard Thiel ist seit 2001 Professor für Botanik an der Technischen Universität Darmstadt mit Schwerpunkt Membranbiophysik. Er hat u. a. an der University of California, Davis, und in Bremen Biologie studiert. Nach zweijährigem Aufenthalt an der renommierten Botany School der University of Cambridge (Großbritannien) hat er sich an der Universität Göttingen habilitiert. Seine Beiträge in der Lehre sind breit gefächert und beinhalten klassische Disziplinen wie die Biologie der Algen aber auch biophysikalisch geprägte Vorlesungen über Ionen-transport und Signaltransduktion bei Pflanzen. Gerhard Thiel beschäftigt sich in seiner Forschung vor allem mit der Aufklärung von Struktur-Funktionszusammenhängen in Ionenkanälen und mit den molekularen Mechanismen von Exo- und Endozytose in Pflanzen.

Inhaltsverzeichnis (gekürzt)

Teil A: Anfänge

1 Die Evolution bis zu den einfachsten Pflanzen: Progenoten Prokaryonten Eukaryonten

- 1.1 Einleitung
- 1.2 Die ersten Schritte der Evolution von Lebewesen
- 1.3 Die Ernährungsweise
- 1.4 Die Prokaryonten
- 1.5 Die eukaryotischen Zellen
- 1.6 Evolution der Eukaryontenzellen
- 1.7 Die Domänen und Reiche der Organismen

2 Bioenergetik

- 2.1 Fließgleichgewichte und Bioenergetik
- 2.2 Wärme und Arbeit sind verschiedene Formen von Energie
- 2.3 Die Entropie bestimmt die Richtung von Prozessen

- 2.4 Die Freie Energie ist ein Maß für nutzbare Energie
- 2.5 Die Energiekoppelung bei biochemischen Umsetzungen
- 2.6 Die Energiekoppelung bei biophysikalischen Umsetzungen mit Licht
- 2.7 Die Enzyme

3 Ebenen der Integration: Arbeitsteilung und Regulation

- 3.1 Struktur und Funktion auf verschiedenen Skalierungsebenen
- 3.2 Arbeitsteilung und Regulation
- 3.3 Fraktionierung der Systeme
- 3.4 Reduktionismus, Freiheitsgrade und emergente Eigenschaften

Teil B: Bau und Funktion der Pflanzenzelle

4 Prinzipien des Membrantransports

- 4.1 Membranen als kontrolliert zu überwindende Barrieren:
- 4.2 Membranaufbau
- 4.3 Membranspannung
- 4.4 Kanäle

5 Membrandynamik

- 5.1 Pflanzen ändern ihre Oberfläche mittels Exo- bzw. Endocytose
- 5.2 Exo- und Endocytose verändern den funktionellen Charakter der Membran
- 5.3 Viele dynamische Prozesse beginnen am Endoplasmatischen Reticulum
- 5.4 Die Untersuchung von Exo- und Endocytose
- 5.5 Exo- und Endocytose in Pflanzen sind reguliert
- 5.6 Mechanismus der Membranfusion
- 5.7 Mechanismus der Endocytose

6 Plasmalemma und Tonoplast

- 6.1 Membranproteine determinieren die Funktion von Membranen

7 Vakuole

- 7.1 Vakuolen und Lysosomen: Speicherfunktionen und hydrolytische Enzyme
- 7.2 Osmose und Turgor
- 7.3 Die Wasserpotenzialgradienten und der Volumenfluss

8 Cytoplasma: Seine Struktur und seine Stoffwechselprozesse

- 8.1 Das Cytosol
- 8.2 Das Cytoskelett
- 8.3 Die Stoffwechselprozesse im Cytosol
- 8.4 Die zentrale Stellung des Cytosols im Stoffwechsel der Zelle

9 Mitochondrien und Atmung

- 9.1 Die Struktur der Mitochondrien
- 9.2 Die Atmung
- 9.3 Oxidative Phosphorylierung: ATP-Bildung durch den mitochondrialen F_0/F_1 -ATPase-Komplex
- 9.5 Energiebilanz des vollständigen oxidativen Abbaus der Glucose in der Atmung
- 9.6 Thermogenese
- 9.7 Transport von Metaboliten durch die Mitochondrienmembran
- 9.8 Kohlenhydratabbau als Sammelbecken im Stoffwechsel

10 Plastiden und ihre Funktionen: Photosynthese, Hexoseoxidation, Fettsäurebiosynthese

- 10.1 Plastiden
- 10.2 Primärprozesse der Photosynthese: Photochemische Reaktionen
- 10.3 Mechanismus der Photophosphorylierung
- 10.4 Sekundärprozesse der Photosynthese: CO_2 -Assimilation

IV Inhaltsverzeichnis

- 10.5 Glucoseoxidation: Oxidativer Pentosephosphatzyklus
- 10.6 Vergleich der Regenerationsphasen des reduktiven und oxidativen Pentosephosphatzyklus
- 10.7 Biosynthese der Fettsäuren

11 Microbodies: Glyoxysomen und Peroxisomen

- 11.1 Die Glyoxysomen
- 11.2 Die Peroxisomen und die Photorespiration

12 Metabolismus von Sauerstoff

- 12.1 Sauerstoff als Zellgift und die Evolution der Erdatmosphäre
- 12.2 Sauerstoff im pflanzlichen Stoffwechsel und die Bildung reaktiver Sauerstoff-Spezies (RSS)
- 12.3 Antioxidative Reaktionen (AOR)
- 12.4 Funktionen der reaktiven Sauerstoff-Spezies
- 12.5 Bildung von reaktiven Sauerstoff-Spezies bei abiotischem Stress

13 Zellwand

- 13.1 Die chemische Zusammensetzung der Zellwände
- 13.2 Biosynthese der chemischen Zellwandkomponenten und ihre Kompartimentierung
- 13.3 Die Entwicklung der Zellwand
- 13.4 Der Bau der Zellwand
- 13.5 Durchbrechungen in Zellwänden

14 Proteine und Aminosäuren

- 14.1 Die Aminosäuren und ihre Eigenschaften
- 14.2 Die Kondensation von Aminosäuren zu Peptiden
- 14.3 Die Proteine und ihre Eigenschaften
- 14.4 Proteome
- 14.5 Die Strukturhierarchie der Proteine
- 14.6 Posttranslationale Proteinmodifikationen
- 14.7 Funktionen der Proteine
- 14.8 Der Stoffwechsel der Aminosäuren und Proteine

15 Naturstoffe: Pflanzen als vielseitige Synthetiker

- 15.1 Ein Überblick
- 15.2 Terpenoid
- 15.3 Phenole
- 15.4 Alkaloide und organische Basen
- 15.5 Porphyrine

Teil C: Pflanzenorganismen

21 Algen

- 21.1 Entwicklungstendenzen
- 21.2 Mannigfaltigkeit – Systematik – Phylogenie
- 21.3 Ausblick auf die „höheren Pflanzen“

16 Mineralstoffernahrung

- 16.1 Der Boden
- 16.2 Die Hydroponik und die Identifizierung der essenziellen Elemente
- 16.3 Der Stoffwechsel des Stickstoffs
- 16.4 Der Stoffwechsel des Schwefels
- 16.5 Der Stoffwechsel des Phosphors
- 16.6 Standortbedingter Nährstoffmangel: Die Carnivorie
- 16.7 Anorganische Ionen als spezielle Standortfaktoren

17 Salinität

- 17.1 Globale Dimensionen der Bodenversalzung
- 17.2 Schädigung, Toleranz und Resistenz
- 17.3 Ökophysiologische Reaktionen von der ganzen Pflanze bis zu den Molekülen
- 17.4 Genetik und Züchtung

18 Kompartimentierung, Vernetzung und Regulation des Stoffwechsels

- 18.1 Stoffwechselnetzwerke
- 18.2 Die Mechanismen der zellbiologischen Regulation des Stoffwechsels
- 18.3 Die Basis der metabolischen Regulation
- 18.4 Das Instrumentarium der metabolischen Regulation
- 18.5 Vernetzung von Kompartimenten: Glykolyse – Atmung – Photosynthese
- 18.6 Leerlaufzyklen (*futile cycles*): Nutzen und Vermeidung
- 18.7 Metabolische Signale mit weitreichenden Wirkungen für Stoffwechsel, Wachstum und Entwicklung in der ganzen Pflanze

19 Das Kontrollzentrum der Zelle: Der Zellkern mit den Chromosomen

- 19.1 Der Zellkern
- 19.2 Das Chromatin und die Chromosomen
- 19.3 Die Kern- und Zellteilung: Mitose
- 19.4 Polyploidie

20 Gene, Genome und Evolutionstheorien

- 20.1 Die MENDEL'schen Regeln der Vererbung
- 20.2 Die extrachromosomale Vererbung
- 20.3 Die Modifikationen und die Mutationen
- 20.4 Die Regulation durch DNA
- 20.5 Evolutionstheorien

22 Der Übergang zum Landleben

- 22.1 Generelle Probleme und deren Lösung beim Übergang der Pflanzen vom Wasser- zum Landleben
- 22.2 Die Ur-Landpflanzen und von ihnen ausgehende Evolutionstendenzen
- 22.3 Die Moose

- 22.4 Evolution der Sprosspflanzen im Hinblick auf den Übergang zum Landleben

23 Schleimpilze und Pilze

- 23.1 Ernährungsweise
- 23.2 Die strukturellen Merkmale von Pilzen
- 23.3 Vorkommen der Pilze
- 23.4 Die Bedeutung der Pilze
- 23.5 Ein systematischer Überblick

Teil D: Pflanzenorgane und Funktionen

25 Wurzel

- 25.1 Der äußere Bau der Wurzeln
- 25.2 Der innere Bau der Wurzeln
- 25.3 Seitenwurzeln
- 25.4 Das sekundäre
- 25.5 Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln
- 25.6 Die Metamorphosen der Wurzel
- 25.7 Signalübertragung in der Rhizosphäre: Allelopathie

26 Sprossachse

- 26.1 Die äußere Gliederung der Sprossachse
- 26.2 Die Verzweigung der Sprossachse
- 26.3 Der Vegetationskegel
- 26.4 Der Bau der primären Sprossachse
- 26.5 Das sekundäre Dickenwachstum
- 26.6 Die Metamorphosen der Sprossachse
- 26.7 Die physiologischen Leistungen der Sprossachse

27 Blatt

- 27.1 Entwicklung der Blätter
- 27.2 Blattpflanzen: Ein Überblick
- 27.3 Keimblätter und Niederblätter
- 27.4 Laubblätter
- 27.5 Hochblätter

Teil E: Pflanzen in ihren Lebensräumen

30 Allgemeine Pflanzenökologie

- 30.1 Inhalt und Geschichte des Ökologie-Begriffs
- 30.2 Drei Ebenen der Ökologie
Zusammenfassung und Übungsaufgaben
Literatur

31 Die Vegetation der Erde: Horizontale und vertikale Gliederung

- 31.1 Die Bedeutung des Klimas und daraus abgeleitete Grundbegriffe
- 31.2 Einzeldarstellungen der Zonobiome und Vegetationszonen

24 Der Generationswechsel bei Farnen, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten

- 24.1 Pteridophytina: Evolution der Blüten
- 24.2 Gymnospermen: Evolution der Samen
- 24.3 Angiospermen: Evolution der Früchte
- 24.4 Zusammenfassender Überblick über die Klassen der Pteridophytina und Spermatophytina

- 27.6 Phyllotaxis: Stellung und Ausrichtung der Blätter

- 27.7 Metamorphosen des Blattes
- 27.8 Funktionsweise der Blätter

28 Kohlendioxid-Konzentrierungsmechanismen

- 28.1 Erdgeschichtlicher Rückblick auf die Kohlendioxid-Konzentration in der Atmosphäre
- 28.2 Cyanobakterien
- 28.3 Algen
- 28.4 Einfluss der CO₂-Konzentration in der Luft auf die Photosynthese der Landpflanzen
- 28.5 Chloroplasten von C₃-Pflanzen
- 28.6 C₄-Photosynthese und Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM): Das Grundprinzip der CO₂-Konzentrierungsmechanismen
- 28.7 C₄-Photosynthese
- 28.8 Der Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM)
- 28.9 Evolution von C₄-Photosynthese und CAM

29 Partnerbeziehungen:

Symbiose, Parasitismus, Krankheit

- 29.1 Definitionen und allgemeine Gesichtspunkte
- 29.2 Symbiosen
- 29.3 Parasitismus
- 29.4 Pflanzenkrankheiten

32 Pflanzensoziologie

- 32.1 Definition des Begriffs und Forschungsziele
- 32.2 Die pflanzensoziologische Methode

33 Umweltfaktoren

- 33.1 Umweltfaktoren als Substrate und Energiequellen, als Stressoren und als Signale
- 33.2 Das biologische Stresskonzept
- 33.3 Interaktionen der physikalischen Umweltfaktoren
- 33.4 Spezielle Anpassungen

Teil F: Signal-Reaktions-Koppelungen

34 Wachstum, Entwicklung, Altern und Tod

- 34.1 Einzeller, annuelle und perennierende Pflanzen
- 34.2 Symmetriebrechung und Polaritätsinduktion
- 34.3 Differenzierung, Korrelationen und Musterbildung
- 34.4 Zell- und Gewebekulturen und die Totipotenz somatischer Zellen
- 34.5 Von der Samenkeimung bis zur Samenbildung, zum Altern und zum Tod

35 Signale: Eingang und Verarbeitung

- 35.1 Physikalische Außenfaktoren
- 35.2 Ein molekulargenetisches Regulationsnetz: Verarbeitung von Temperatur- und Lichtsignalen zur Blähinduktion
- 35.3 Primäre und sekundäre molekulare Botschafter und Signalnetze
- 35.4 Die Ausbreitung molekularer Signale und Musterbildung

36 Physikalische Signale

- 36.1 Aktionspotenziale
- 36.2 Erregungsleitung
- 36.3 Reaktionen
- 36.4 Formative Wirkungen

37 Die Ausnutzung des Lebensraums: Die Bewegungen

- 37.1 Einteilungsprinzipien
- 37.2 Reizarten

- 37.3 Äußerer Bewegungsverlauf und Reaktionsarten
- 37.4 Bewegungsmechanismen
- 37.5 Freie Ortsbewegungen
- 37.6 Tropistische Bewegungen an den Standort gebundener Pflanzen

38 Pflanzensoziologie

- 38.1 Historische Reminiszenzen
- 38.2 Grundbegriffe
- 38.3 Phänomene
- 38.4 Ultradiane Rhythmen
- 38.5 Circadiane Rhythmen
- 38.6 Harmonische Schwingungen, stochastische Resonanz und deterministisches Chaos
- 38.7 Die Regulationsnetzwerke circadianer Rhythmik
- 38.8 Eine einzige zentrale Uhr oder viele selbstständige Oszillatoren?

39 Nichtlineare Dynamik und Systembiologie

- 39.1 Vorbemerkung und Begriffe
- 39.2 Nichtlineare Dynamik und Netzwerke
- 39.3 Die „Omics“ der Systembiologie und die Notwendigkeit theoretischer Ansätze
- 39.4 Kippende Zustände: Musterbildung durch Synchronisation/Desynchronisation von Oszillatoren
- 39.5 Deterministisches Chaos: Attraktoren und Regulation
- 39.6 Selbstähnlichkeit fraktaler Strukturen

Teil G: Pflanzen und aktuelle Herausforderungen

40 Motive für die Arbeit mit Pflanzen

- 40.1 Ursprünge und Ausblicke
- 40.2 Die Nutzung der Primärproduktion der Pflanzen
- 40.3 Der Verlust von Anbauflächen und die Nutzung extremer Standorte
- 40.4 Ein Beispiel: Sturzflutlandwirtschaft in der Wüste
- 40.5 Energieversorgung
- 40.6 Globale Veränderungen

41 Der Weg von der konventionellen zur molekularen Biotechnologie: Neue Verfahren der Gewinnung pflanzlicher Produkte

- 41.1 Sammler
- 41.2 Pflanzenbauer

- 41.3 Biotechnologie unabhängig von der molekularbiologischen Revolution
- 41.4 Molekulare Biotechnologie
- 41.5 Neue Produkte der molekularbiologischen Revolution
- 41.6 Nutzen und Risiken, Segen und Fluch: Die Ambivalenz unseres Tuns

42 Pflanzen als Ideengeber für Problemlösungen in der Technik: Bionik

- 42.1 Was ist Bionik?
- 42.2 Abstraktions-Bionik („bottom-up approach“)
- 42.3 Analogie-Bionik („top-down approach“)

Vorwort

Mit diesem Werk legen wir ein neues, großes Botanik-Lehrbuch vor. Bei der gemeinsamen Arbeit daran haben wir besonders an drei kognitive Leistungen der Menschen gedacht, die unser Buch zur Hand nehmen: **Sehen - Lesen - Lernen**, und die dadurch über die Aufnahme von Information und die Verarbeitung von Fakten zum Wissen und schließlich durch Reflexion zum Verstehen gelangen mögen.

Im **Sehen** begeistern wir uns für die Wunder der Natur, wie wir sie im Leben der Pflanzen wiederfinden. Bei der unermesslichen Vielfalt der Formen und Funktionen des Lebens auf der Erde sind unter allen Naturwissenschaftlern besonders die Biologen zu andauerndem präzisen Beobachten der Natur aufgefordert. Da dürfen und sollen wir staunen. Das ist der Anfang. Dann müssen wir durch Analysen und Experimente Information sammeln und Wissen schaffen und durch interpretierendes und reflektierendes Nachdenken Verstehen erarbeiten. Durch die reichhaltige Auswahl von Bildern ohne und mit Abstraktion und auf den verschiedenen Ebenen der räumlichen Skalierung wollen wir auch im Buch selber das Sehen fördern. In diesem Sinne sollen die Titelbilder der 42 einzelnen Kapitel die Vorstellungskraft anregen und neugierig machen, ein Kapitel aufzuschlagen. Ohne eigene Legende symbolisieren alle Titelbilder den Inhalt der jeweiligen Kapitel. Vielfach ist dies metaphorisch. Manchmal findet man im Inneren des Kapitels eine Wiedererkennung, und gelegentlich einen konkreten Hinweis.

Beim **Lesen** reichern wir unser Wissen an und dringen zum Verstehen vor. Solches Lesen kann konzentrierte Arbeit aber auch Unterhaltung sein. Wir haben uns daher bemüht, für den Fluss des Textes eine Sprache zu finden, die als angenehm empfunden wird und zum Lesen verführt. Wir wollen gerne auch Leser gewinnen, die außerhalb von praktischen Bedürfnissen des Lernens und beruflichen Zielen spüren, dass die Faszinationen des Pflanzenlebens in hohem Maße unterhaltend sein können. Dies darf allerdings nicht darüber hinweg täuschen, dass wirklich einprägendes Verstehen im Umgang mit der Information und dem Wissen Arbeit erfordert. Die in den Text eingestreuten „Kompakte“ mit besonders hoher Dichte von Fakten können dabei als Hintergrundinformation verstanden und beim flüssigen Lesen ruhig überschlagen werden.

Für das **Lernen** auf dem vertieften Niveau der Botanik wollen wir eine lückenlose Übersicht über das Gesamtgebiet geben, verbunden mit dem Bekenntnis und dem Mut zur Lücke. Das klingt paradox. Wir glauben aber, dass eine lückenlose Übersicht, ein grundlegendes Verstehen aller Teilaspekte der Botanik, auch im wissenschaftlichen Studium erworben und durch Lernen auf Examina reproduziert werden kann. Das Bekenntnis zur Lücke sollte dann eigentlich gar keinen Mut erfordern sondern dankbar als Entspannung aufgenommen werden. Es ist vollkommen unmöglich, alle Details zu kennen. Die Auswahl der Beispiele kann willkürlich sein und sollte auch in Examina individuell verschieden sein dürfen. In diesem Sinne erschien es uns selbstverständlich, die Wahl der Beispiele in den Teilbereichen zu beschränken. Wir wollten auf keinen Fall ein Handbuch oder Nachschlagewerk erzeugen. Wir haben dafür versucht, alle ausgesuchten Phänomene als Information ausführlich zu beschreiben, als Wissen ihre Bedeutung aufzuzeigen und sie zum Verstehen soweit möglich durchsichtig zu machen. Die „Kompakte“ bringen dazu wichtige Begriffe und Inhalte in übersichtlicher Form und können für das Einprägen nützlich sein. Die Beschäftigung mit den Zusammenfassungen der einzelnen Kapitel kann dabei der Selbstkontrolle dienen, da neben alle zusammenfassend herausgearbeiteten Punkte Fragen gestellt sind, die mit der im jeweiligen Kapitel, oft aber auch an anderen Stellen des Buches gegebenen Information aus dem erworbenen

Wissen und Verstehen heraus beantwortet werden können. Bei den Empfehlungen für weiterführende Literatur haben wir uns darauf konzentriert, Werke aufzuführen, die über den von uns erarbeiteten Überblick hinausgehen oder die Dinge aus einem anderen Blickwinkel betrachten, die aber gleichermaßen allgemeinen Wissensstoff vermitteln. Hinweise auf Spezialliteratur und Originalarbeiten hätten diesen Rahmen gesprengt.

Indem wir in diesem Lehrbuch der Botanik die umfassende Biologie der Pflanzen präsentieren, also alle Bereiche der Botanik umspannen, folgen wir der Stufenleiter der Skalierungsebenen von 16 Größenordnungen im Raum und 32 Größenordnungen in der Zeit. Das Buch als Ganzes ist für diejenigen gedacht, die den Überblick über das Ganze suchen und die Botanik als einen Schwerpunkt in ihrem Studium wählen. In verkürzter Form bietet auch unsere „Botanik“ für Nebenfächler (U. Lüttge, M. Kluge, G. Bauer, 5. Auflage, 2005, Wiley-VCH) den Gesamtüberblick. Hier ist dies nun vertieft, und die Gliederung in große Abschnitte und einzelne Kapitel ist stark erweitert. Diese Gliederung des Stoffes sprengt die Grenzen der etablierten Disziplinen der Botanik – Morphologie und Anatomie, Physiologie, Systematik, Ökologie und Pflanzenverbreitung – und umfasst sie doch alle. Ein Leitfaden war uns dabei die Evolution. Wir beginnen unsere Darstellung mit der Evolution des Lebens, bei der frühzeitig photoautotrophe, pflanzenähnliche Stadien aufgetreten sind und versuchen dann, wo immer es möglich ist, dem Gang der Evolution, die zunehmend komplexere Formen geschaffen hat, als rotem Faden zu folgen.

Das kleinere Buch ist in der vorliegenden umfangreicheren Version aufgegangen, und der Leser beider Bücher wird viele Bilder und manche Textabschnitte wiedererkennen. Dies entspricht dem Programm unseres Verlages Wiley-VCH, für große Fächer jeweils ein kleines Lehrbuch für Nebenfächler und ein großes Lehrbuch für Hauptfächler bereit zu halten. Wer sich erst nach der Arbeit mit unserem kleineren Lehrbuch für die Vertiefung und die umfassende Biologie der Pflanzen und das größere Lehrbuch entscheidet, mag viele Anknüpfungsmöglichkeiten als nützlich und angenehm empfinden. Alle aus dem kleineren in das größere Buch übernommenen Teile sind aber nahtlos eingearbeitet worden, und es gibt keine Bruchstellen. Die einzelnen Kapitel sind auch so weit in sich geschlossen, dass sie für sich verständlich werden können, wenn man sich nur jeweils einem Teilaspekt besonders zuwenden will. Gleichwohl sind die einzelnen Kapitel alle deutlich miteinander vernetzt. Durch zahlreiche Querverweise zwischen verschiedenen Kapiteln wird das im Text deutlich gemacht, und dies soll helfen, den Gesamtaspekt nie aus den Augen zu verlieren.

Darmstadt, im April 2010

Ulrich Lüttge, Manfred Kluge, Gerhard Thiel

Zum Aufbau des Buches

In jedem Kapitel werden die Inhalte mit optimalem Umfang, wissenschaftlich aktuell und in einer didaktisch ausgefeilten Struktur präsentiert:

Kapiteleröffnung (S. 0)

Um die Neugier der Studenten zu wecken, wird auf der ersten Seite jedes Kapitels das Thema symbolisch mit einem ungewöhnlichen oder interessanten Bild eingeleitet.

Kapitelübersicht (S. 1)

Um gleich zu Beginn eines jeden Kapitels alles im Blick zu haben, sind alle Unterkapitel in einem Kasten am Rande der ersten Kapitelseite übersichtlich aufgeführt.

Kompakt (S. 7, 8)

Die „Kompakte“ erklären wichtige Begriffe sowie Methoden und Anwendungen in übersichtlicher und komprimierter Form und vertiefen so den Stoff des Kapitels.

Zusammenfassung (S. 25)

Beim Lernen besonders nützlich sind die knappen Zusammenfassungen am Ende jedes Kapitels, die die wichtigsten Inhalte rekapitulieren.

Fragebogen (S. 25)

Die Fragen am Ende des Kapitels korrespondieren mit den einzelnen Punkten der Zusammenfassung. Sie sind wie Prüfungsfragen abgefasst und helfen so bei einer praxisnahen, perfekten Prüfungsvorbereitung.

Weiterführende Literatur (S. 26)

Am Ende jedes Kapitels sind andere wichtige Lehrbücher sowie vereinzelt Übersichtsarbeiten zur Vertiefung des Stoffs genannt.

Begleitmaterial

Auf der Webseite www.wiley-vch.de/home/botanik sind nach Erscheinen des Buches alle Abbildungen elektronisch kostenlos verfügbar.



Die Wurzel

Wurzeln sind in der Regel unterirdische Organe der Pflanzen. Sie kommen bei den Tracheophyten, d. h. Farnen und den Samenpflanzen, vor. Die phylogenetisch ursprünglicheren Thallophyten können über wurzelähnliche Anhänge verfügen, die nur der Verankerung auf der Unterlage dienen und keine Funktion bei der Stoffaufnahme haben. Derartige wurzelähnliche Gebilde heißen *Rhizoide*.

Wurzeln dienen vor allem der Aufnahme von Wasser und Nährsalzen sowie der Verankerung des Pflanzenkörpers im Boden. Wurzeln können aber auch als Speicher für Reservestoffe fungieren. Außerdem sind die Wurzeln Orte für Synthesen. So werden einige der Phytohormone (z. B. Cytokinin) in den Wurzeln gebildet und von dort aus in die anderen Pflanzenorgane exportiert. Auch Synthesen von Naturstoffen, z. B. Alkaloiden, finden in den Wurzeln statt. Ein Beispiel hierfür ist die Tabakpflanze. Das in ihren Blättern enthaltene Nicotin (ein Alkaloid) ist ein Produkt der Wurzeln.

Die Wurzel

- Der äußere Bau der Wurzeln
- Der innere Bau der Wurzeln
- Seitenwurzeln
- Das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel
- Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln
- Die Metamorphosen der Wurzel
- Signalübertragung in der Rhizosphäre: Allelopathie
- Zusammenfassung und Lösungsaufgaben
- Weiterführende Literatur

25.1 Der äußere Bau der Wurzeln

Wurzeln sind zylindrische, sich an der Spitze verjüngende Organe. Sie tragen keine Blätter und sind daher nicht wie der Spross in Nodien und Internodien gegliedert (Kap. 26.1). Wurzeln können sich jedoch durch Ausbildung von Seitenwurzeln mehrfach verzweigen.

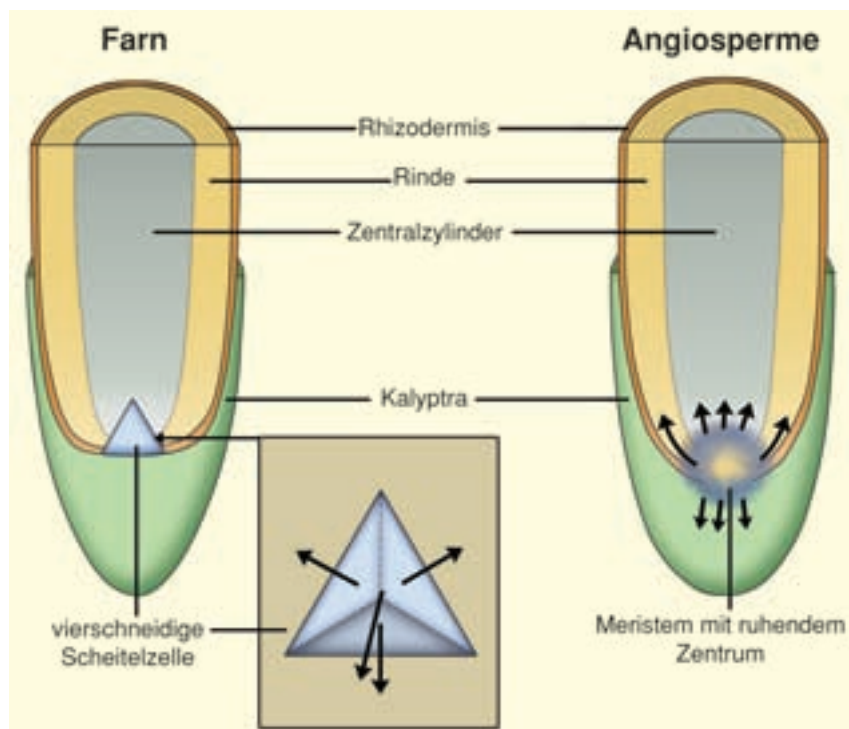


Abb. 25-1: Der Vegetationspunkt einer Farnwurzel (mit räumlicher Darstellung der vierschneidigen Scheitzelle) und einer Angiospermenwurzel.

An der Spitze der Wurzel befindet sich die Wurzelhaube oder *Kalyptra* (Abb. 25-1). Sie umschließt schützend das Bildungszentrum (*Vegetationspunkt*) der Wurzel. Dicht hinter dem Vegetationspunkt folgt ein Bereich, in dem die Wurzel mit Wurzelhaaren (Kap. 25.2.1.4) bedeckt ist (Abb. 25-2). Dieser *Wurzelhaarzone* genannte Abschnitt hat in der Regel eine Länge von nur wenigen Zentimetern; die Lebensdauer der Wurzelhaare beträgt nur einen bis wenige Tage.

Die Wurzeln bilden im Boden ein *Wurzelsystem*. Bei den *dikotylen Pflanzen* besteht das Wurzelsystem aus einer positiv gravitrop in die Tiefe wachsenden Hauptwurzel und Nebenwurzeln, die fortlaufend neu gebildet werden (*allorhizes Wurzelsystem*, Abb. 25-3). Die Nebenwurzeln erster Ordnung wachsen nicht wie die Hauptwurzel positiv gravitrop, sondern plagiogravitrop in seitlicher Richtung (Kap. 37.2.1, Abb. 37-3). Seitenwurzeln höherer Ordnung zeigen überhaupt keine gravitrope Reizbarkeit. Sie wachsen daher ungerichtet. Durch das unterschiedliche gravitrope Verhalten von Hauptwurzel und Nebenwurzeln dringt die Wurzel nicht nur in die Tiefe, sondern breitet sich auch seitlich im Boden aus.

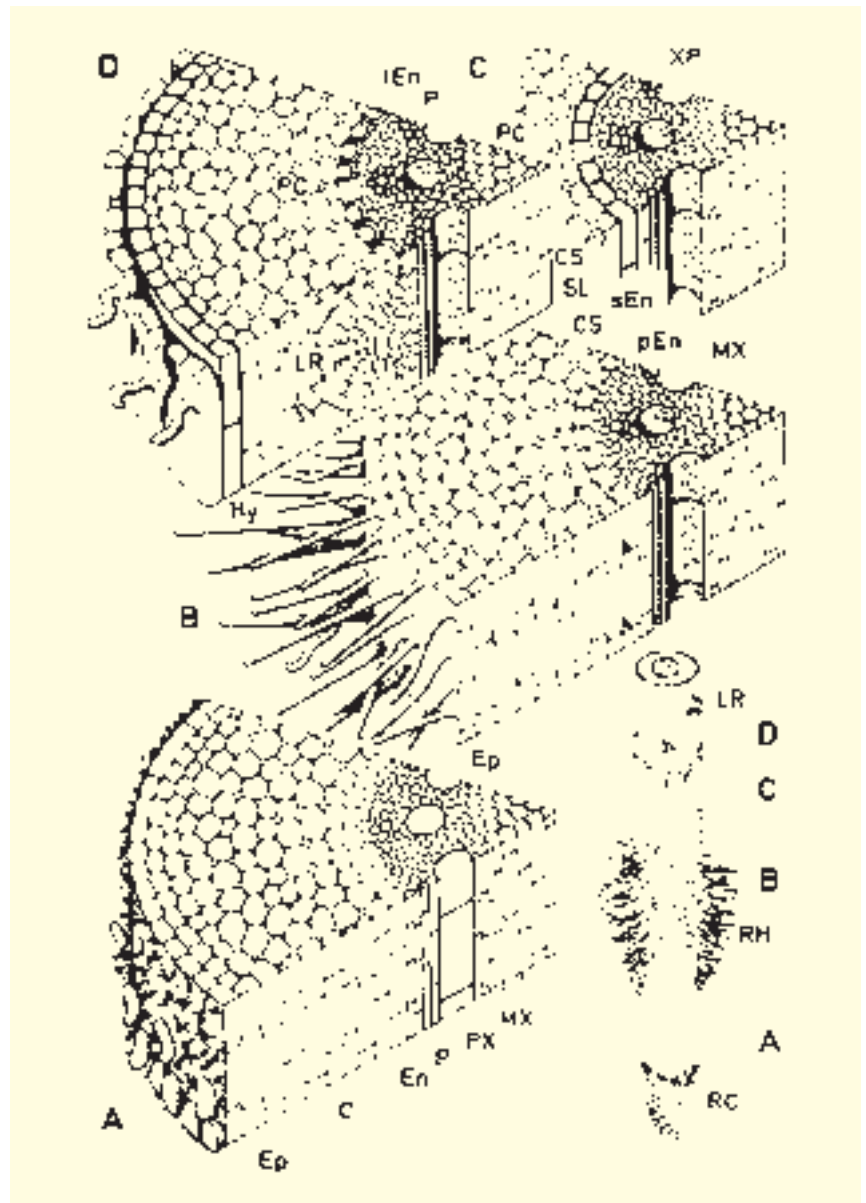


Abb. 25-2: Räumliches Schema einer primären Wurzel (rechts unten), mit scheibenförmigen Ausschnitten aus den vier sukzessiven Zonen (A-D). (A) Differenzierungszone; (B) Wurzelhaarzone mit primärer Endodermis; (C) Zone der sekundären Endodermis; (D) Zone der Seitenwurzelsbildung, Hypodermis und tertiären Endodermis. C, Rinde (Cortex); CS, CASPARY-Streifen; En, Endodermis (pEn, primär; sEn, sekundär; tEn, tertiär); Ep, Epidermis; Hy, Hypodermis; LR, Seitenwurzelsanlage; MX, Metaxylem (später gebildetes, leistungsfähigeres Xylem); P, Perizykel; PC, Durchlasszelle; PX, Protoxylem (zuerst angelegtes, noch wenig leistungsfähiges Xylem); RC, Wurzelhaube; RH, Wurzelhaar; SL, Suberinlamelle; XP, Xylemparenchym. (Aus U. LÜTTGE (1983), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 15A, Springer, Heidelberg.)

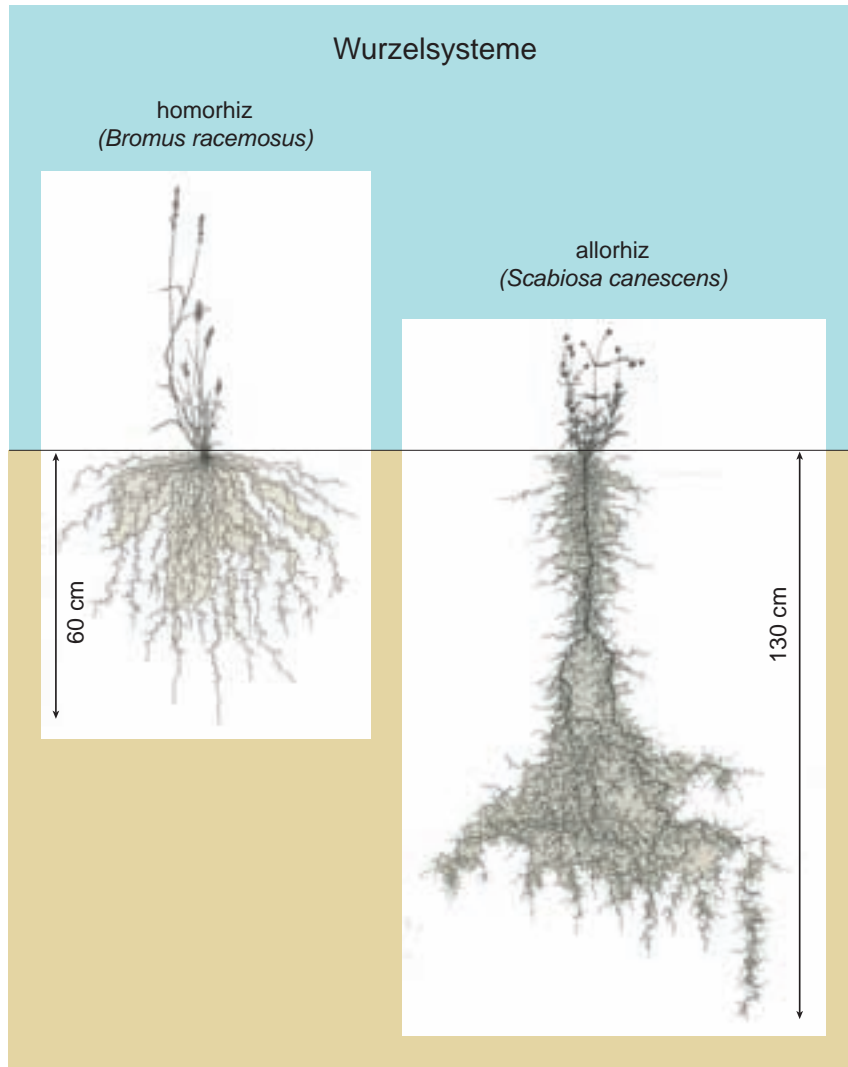


Abb. 25-3: Beispiele für allorhize und homorhize Wurzelsysteme (nach L. KUTSCHERA).

Bei den *monokotylen Pflanzen* stirbt die bei der Keimung des Samens zunächst gebildete (primäre) Wurzel bald ab und wird durch mehrere morphologisch gleichwertige, aus der Sprossbasis hervorstwachsende Wurzeln ersetzt (*homorrhizes Wurzelsystem*, Abb. 25-3).

Wurzelsysteme haben meist eine weit größere Gesamtlänge als das oberirdische Sprosssystem. Sie breiten sich vorwiegend in den oberen Bodenschichten aus, die gut mit Wasser und Nährstoffen versorgt sind. In besonderen Fällen können die Wurzelsysteme aber auch weit in die Tiefe reichen. So wird berichtet, dass Wüstenpflanzen bis 30 m tief in den Boden eindringen, um dort Anschluss an das Grundwasser zu erlangen.

25.2 Der innere Bau der Wurzeln

25.2.1 Primärer Bau

Bevor die junge Wurzel durch Ausbildung neuer Gewebe an Dicke zunimmt (sekundäres Dickenwachstum), zeigt sie den primären Bau. Da die Wurzel sich von der Spitze her durch Neubildung von Gewebe verlängert, nimmt das Alter des Wurzelgewebes und damit dessen Differenzierungsgrad von der Spitze in Rich-

tung Basis zu. Der Bau der primären Wurzel ist daher nicht überall gleich, sondern wir können einige charakteristische Abschnitte unterscheiden (Abb. 25-1 und 25-2). Primäre Wurzeln zeigen im Querschnitt eine radiärsymmetrische Anordnung der Gewebe. Wir werden sehen, dass diese Anordnung bereits im Vegetationspunkt der Wurzel durch die Position der verschiedenen Initialzellen (Kapitel 25.2.1.2) festgelegt wird. Das radiäre Muster der Gewebe bleibt im gesamten Bereich der Primärwurzel unverändert.

25.2.1.1 Wurzelhaube

An der Wurzelspitze erkennen wir die *Wurzelhaube* oder *Kalyptra* (von griech. *kalyptra*, Deckel, Hülle; Abb. 25-1 und 25-2). Die Wurzelhaube ist ein Gewebe, das als schützende Kappe den Vegetationspunkt umgibt. Ohne diesen Schutz bestünde Gefahr, dass der zarte Vegetationspunkt beim Vordringen der Wurzel im Boden mechanisch beschädigt wird. Außerdem verkörpert die Wurzelhaube eine Art Lagesinnesorgan. In den Zellen der zentralen Wurzelhaube (*Columella*) befinden sich nämlich Stärkekörner (Statolithenstärke), die sich im Schwerfeld verlagern können und damit der Richtungsfindung beim Gravitropismus der Wurzel dienen.

Die randständigen Zellen der Wurzelhaube sondern Schleim ab und lösen sich schließlich aus dem Gewebeverband heraus. Durch die Schleimabsonderung und das fortlaufende Abschliffen von Zellen wirkt die Wurzelhaube beim Vorschub der Wurzel in den Boden wie ein Gleitmittel (Abb. 25-2A). In der englischen Literatur werden die von der Wurzelspitze abschilfernden Zellen als *border cells* bezeichnet. Wir nennen sie *Wurzelspitze/Boden-Grenzzellen*. Dieser zunächst etwas umständlich erscheinende Begriff sagt etwas über die Funktion dieser Zellen aus. Neuere Forschungen haben nämlich gezeigt, dass die Wurzelspitze/Boden-Grenzzellen spezifische Aufgaben des Schutzes der Wurzelspitze und der Wechselwirkung mit der Umgebung im Boden übernehmen, die weit über die bisher angenommene einfache Wirkung als Gleitmittel hinausgehen. Die abschilfernden Zellen entwickeln unabhängig von der Wurzel, der sie ihre Entstehung verdanken, ein charakteristisches Eigenleben. Teilweise bleiben sie nach dem Abschliffen noch teilungsfähig und können dann sogar eine Art Gewebe bilden. Sie exprimieren Gene, die sonst in den Zellen der Wurzelhaube inaktiv sind. Dies wiederum führt zur Produktion von für die Wurzelspitze/Boden-Grenzzellen spezifischen Enzymproteinen und sekundären Pflanzenstoffen, welche das Wachstum der Bodenorganismen in der unmittelbaren Umgebung der Wurzel fördern oder hemmen können. Wir werden auf derartige Wechselwirkung und ihre Konsequenzen für das Pflanzenwachstum später noch ausführlicher zu sprechen kommen (Kap. 25.7). Die Grenzzellen enthalten auch IES (Abb. 25-7) in hoher Konzentration und geben dieses Phytohormon bei ihrem Zerfall wahrscheinlich sogar an die Rhizosphäre ab.

25.2.1.2 Der Vegetationspunkt der Wurzel

Der von der Wurzelhaube umschlossene Vegetationspunkt sorgt für das Spitzenwachstum der Wurzel. Er erzeugt fortlaufend Zellen, die im Wurzelquerschnitt radiär angeordnet sind und damit die radiäre Anordnung der Gewebe des Wurzelkörpers vorgeben.

Scheitelzellen

Bei den *Farnen* wird der Vegetationspunkt der Wurzel von einer *vierschneidigen Scheitelzelle* (Abb. 25-1) gebildet. Diese Scheitelzelle scheidet in vier Richtungen (daher vierschneidig) fortlaufend Tochterzellen ab, die sich dann ihrerseits weiter teilen und so neue Gewebe bilden. In Richtung Wurzelspitze erzeugt die Scheitelzelle Kalyptrazellen, in drei seitlichen Richtungen dagegen Zellen für den Aufbau des eigentlichen Wurzelkörpers. Das Vorkommen von Scheitelzellen bei Pflanzen ist stets ein phylogenetisch ursprüngliches Merkmal (Kap. 26, Abb. 26.9).

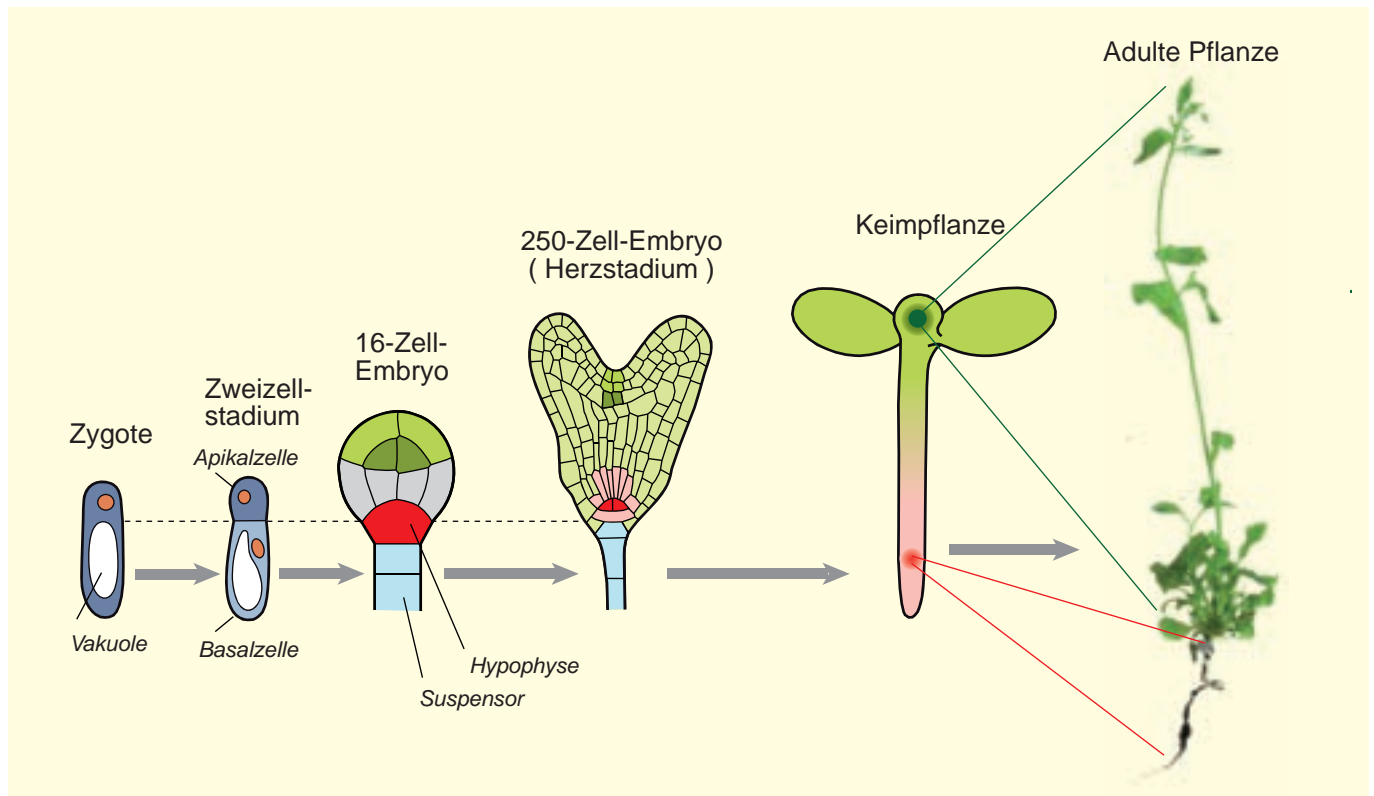
Apikales Meristem der Wurzel

- Organisation des apikalen Meristems

Bei den *Gymnospermen* und den *Angiospermen* besteht der Wurzelvegetationspunkt statt aus einer einzelnen Scheitelzelle aus einem *vielzelligen Bildungsgewebe* (*Apikalmeristem der Wurzel*). Dieses Wurzelmeristem leitet sich direkt vom Bildungsgewebe des Embryos ab (Abb. 25-4) und ist daher ein primäres Meristem. Ebenso wie das Apikalmeristem des Sprosses (Kap. 26) ist auch das Apikalmeristem der Wurzel ein System von *Stammzellen* (Kompakt 25-1). Es zeigt jedoch eine viel klarere Gliederung (Abb. 25-5) als dies beim Spross der Fall ist. Im Zentrum des Wurzelmeristems befindet sich ein Komplex von wenigen Zellen, die sich nur selten (etwa alle 170 Stunden) teilen. Man bezeichnet diesen Zellkomplex daher als *Ruhendes Zentrum* (RZ). Die an das RZ angrenzenden Meristemzellen teilen sich hingegen alle 12 Stunden (Abb. 25-5).

Die Stammzellen (Initialzellen) des Wurzelmeristems gehen aus dem Ruhenden Zentrum hervor und sind proximal und distal zu ihm angeordnet (Abb. 25-5). Man bezeichnet den Bereich des Ruhenden Zentrums mit den angrenzenden Stammzellen als *Stammzellnische*. Die Stammzellen erzeugen durch inäquale Zellteilung die funktionell und strukturell verschiedenen Gewebe der Wurzel (Kompakt 25-1, Abb. 25-2, Abb. 25-4). Die distalen Stammzellen (Abb. 25-5) sorgen für die Neubildung des zentralen Bereichs der Wurzelhaube (*Columella*), während die proximalen Stammzellen das Zellmaterial für die Gewebeschichten des eigentlichen Wurzelkörpers (Zentralzylinder, Rindenbereich und Epidermis) liefern. Dabei werden unter dem Mikroskop klar unterscheidbare Zelllinien ausgebildet, deren Ursprung sich bestimmten Stammzellen zuordnen lässt (Abb. 25-5; Kompakt 25-1). Werden diese experimentell durch lokale Zerstörung (z. B. Ablation mit Hilfe eines Laserstrahls) ausgeschaltet, können die potenziell aus ihnen hervorgehenden Gewebe in der Wurzel nicht mehr gebildet werden. Mit Hilfe der Laserablation konnte man auch nachweisen, dass das RZ ein Kontroll-

Abb. 25-4: Embryonale Ableitung der primären Meristeme der Pflanze und der aus ihnen gebildeten Teile des Kormus. Gezeigt ist das Beispiel *Arabidopsis thaliana*. Die gestrichelte Linie markiert die ursprüngliche Teilungsebene der sich inäqual teilenden Zygote. Aus der Basalzelle des Zweizellstadiums entwickelt sich der Suspensor. Aus dessen oberster Zelle entsteht die Hypophyse (rote Markierung), die später in den Embryo integriert wird. Die übrigen Zellen des Suspendors sterben durch programmierten Zelltod ab. Aus der Hypophyse entsteht im Embryo die Stammzellnische des Wurzelmeristems mit dem Ruhenden Zentrum (dunkelrote Markierung), aus der später die Wurzel der Keimpflanze und schließlich die der adulten Pflanze hervorgeht. Das apikale Meristem des Sprosses (Kap. 26) entsteht aus der Apikalzelle des Zweizellstadiums (grüne Markierung; dunkelgrün: Mutterzellen des organisierenden Zentrums des Sprossmeristems). Das Sprossmeristem bildet schließlich den Spross der adulten Pflanze. (Nach D. WEIGEL und G. JÜRGENS (2002) *Nature* 415, 751-754.)



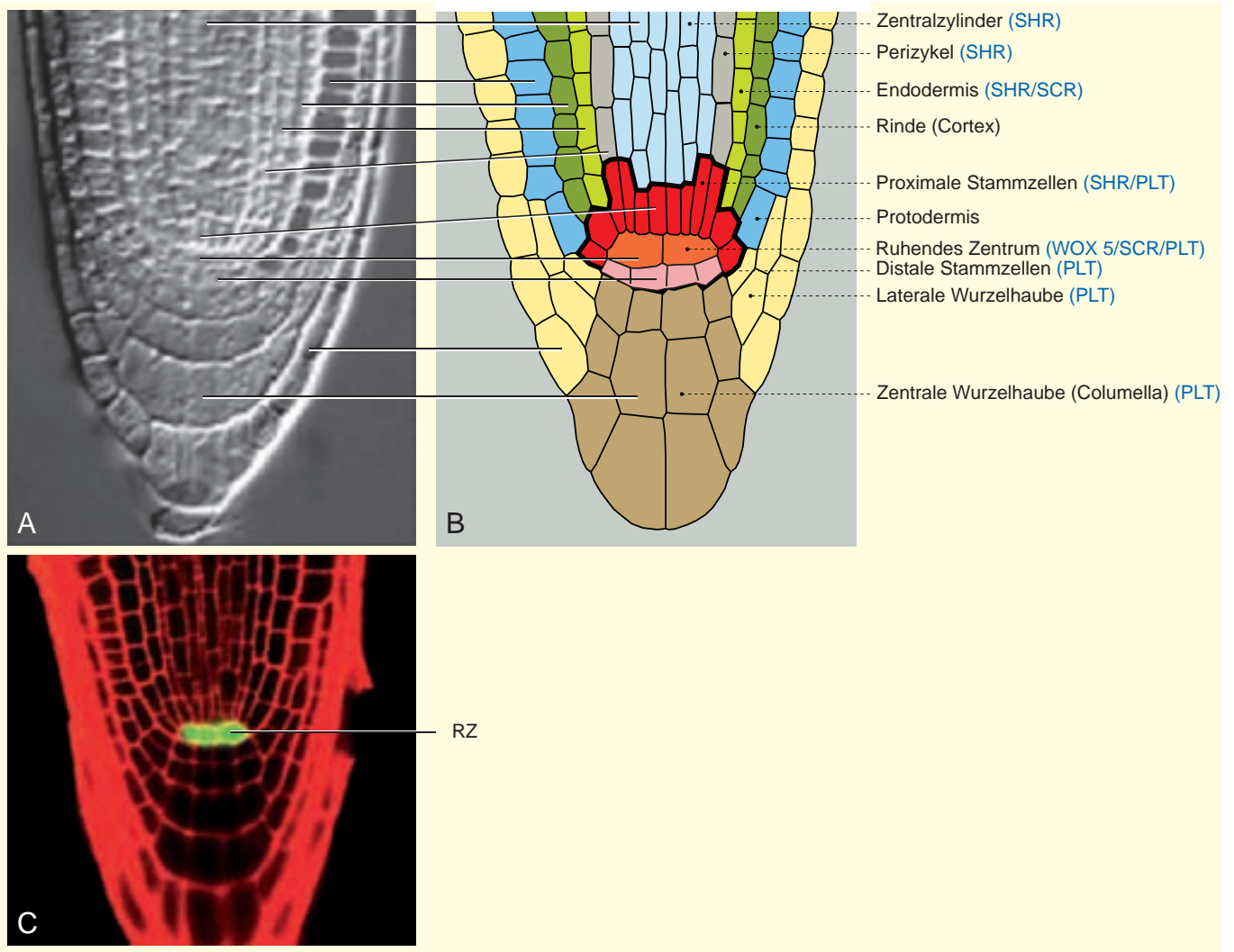


Abb. 25-5: Die Organisation des Apikalmeristems der Wurzel, gezeigt am Beispiel von *Arabidopsis thaliana*. (A) Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze im mikroskopischen Bild. (B) Dem in (A) gezeigten Längsschnitt entsprechende halbschematische Darstellung mit farbiger Markierung der von bestimmten Initialen erzeugten Zellschichten („klonale Zellschichten“) und Angaben des Expressionsmusters der die Organisation des Apikalmeristems steuernden Transkriptionsfaktoren (blaue Schrift). (Nach L. NOVER, in E. WEILER, L. NOVER (2008) *Allgemeine und molekulare Botanik*, Thieme, Stuttgart; verändert.) Das dick umrandete Gewebe umfasst die

Stammzellnische. Das Schema zeigt auch, dass die distalen Stammzellen nur den zentralen Bereich der Wurzelhaube (Columella) hervorbringen, während die laterale Wurzelhaube ein epidermales Gebilde ist. (C) Zellbiologischer Nachweis (grüne Fluoreszenz), dass der Transkriptionsfaktor WOX5 nur im Ruhenden Zentrum (RZ) exprimiert wird. WOX5 wurde mit Hilfe von genspezifischer Fusionierung mit dem Markerprotein GFP (*green fluorescent protein*) sichtbar gemacht. (A, C mit frdl. Genehmigung aus GRIENEISEN, V. A. et al. (2007) *Nature* **449**, 1008-1013.)

zentrum für die Aktivität der angrenzenden Stammzellen ist. Schaltet man nämlich eine einzelne Zelle des RZ aus, so verliert die angrenzende Stammzelle ihre Identität, d. h. sie verliert ihre Teilungsfähigkeit und differenziert sich (Abb. 25-6).

- Transskriptionsfaktoren steuern die Organisation des Wurzelmeristems
Die Organisation des Wurzelmeristems wird maßgeblich von der Positionierung des Ruhenden Zentrums und der benachbarten Stammzellen bestimmt. Wie Forschungen vor allem an der molekularbiologischen Modellpflanze *Arabidopsis* gezeigt haben, spielt dabei die Aktivität einer Gruppe spezifischer regulatorischer Transkriptionsfaktoren (Kompakt 25-2), die ein räumlich genau festgelegtes Expressionsmuster zeigen (Abb. 25-5), eine zentrale Rolle. Die Erzeugung von *Arabidopsis*-Defektmutanten, die bestimmte

Kompakt 25-1 Stammzellen

Die Entwicklung mehrzelliger Pflanzen geht von Stammzellen (Initialen) aus. Sie sind Bestandteil aller Spitzenmeristeme und Kambien. Stammzellen zeichnen sich durch inäquale Zellteilung aus. Eine der beiden bei der Teilung einer Stammzelle entstehenden Tochterzellen bleibt Stammzelle. Sie verändert ihre Position im Meristem nicht und sorgt dafür, dass der Vorrat an Stammzellen immer wieder regeneriert wird. Die andere Tochterzelle hingegen wird Ausgangspunkt für die Differenzierung von in ihrer Funktion und Struktur spezialisierten Zelllinien. Im Laufe der Differenzierung wird sie durch die von der Stammzelle ausgehende Bildung weiterer Tochterzellen immer weiter von ihrem Ursprung hinweggerückt. Durch histologisches Rückverfolgen der embryonalen Zelllinien („klonale Analyse“) lassen sich in günstigen Fällen individuelle Stammzellen als Ursprung bestimmter Zellreihen identifizieren. So kann etwa die Musterbildung bei der Differenzierung von Geweben, z. B. im Fall der Wurzelspitze (Kap. 25.2.1.2) nachvollzogen werden.

Da durch die inäquale Zellteilung der Stammzellen in einem Meristem oder in einem Kambium immer Stammzellen erhalten bleiben, ist die Möglichkeit von kontinuierlichem Wachstum und sogar die Neubildung von Organen gewährleistet.

Stammzellen sind weitgehend omnipotent, d. h. undeterminiert und besitzen somit die Möglichkeit, alle anderen Zelltypen aus sich entstehen zu lassen. Omnipotenz ist jedoch kein eindeutiges Erkennungsmerkmal von Stammzellen. In Pflanzen besitzen auch viele ausdifferenzierte Zellen diese Eigenschaft, wie z. B. die Anlage von Seitenwurzeln (Kap. 25.3) oder die Induktion von fasciculärem Kambium beim sekundären Dickenwachstum der Sprossachse (Kap. 26) zeigen. Die Differenzierung der Abkömmlinge von Stammzellen zu spezialisierten Zelltypen erfolgt durch Positionssignale, z. B. durch hormonelle Konzentrationsgradienten.



Abb. 25-6: Die Unterdrückung der Differenzierung der distalen Stammzellen (vgl. Abb. 25-5) durch die Zellen des ruhenden Zentrums. Wird eine der Zellen des Ruhenden Zentrums durch Laserablation zerstört, so verlieren die angrenzenden Stammzellen ihre Identität, d. h. sie werden umprogrammiert und differenzieren zu Columellazellen. Dies ist an der Anhäufung von Statolithenstärke leicht erkennbar.

Transkriptionsfaktoren nicht mehr herstellen können, und die morphologische Analyse der Phänotype dieser Defektmutanten sind eine wichtige Methode, um herauszufinden, welche Bedeutung den einzelnen Transkriptionsfaktoren bei der Morphogenese der Wurzel zukommt.

Die Fähigkeit der Zellen des Ruhenden Zentrums, die eigene Identität zu terminieren sowie die angrenzenden Stammzellen in teilungsfähigem Zustand zu erhalten und deren Differenzierung und damit vorzeitige Spezialisierung zu verhindern, wird durch die Transkriptionsfaktoren SCR, WOX 5 und PLT1/PTL2 gewährleistet (Kompakt 25-2). SCR wird im Ruhenden Zentrum, in der Endodermis und in den Initialen der Rinde exprimiert. Der Faktor wirkt *zellautonom*, indem er in der Zelle selbst agiert und für deren Spezifizierung sorgt. WOX 5 wird nur in den Zellen des Ruhenden Zentrums exprimiert (Abb. 25-5). Es ist ein dem WUS analoges Protein, das bei der Organisation des Sprossscheitels eine zentrale Rolle spielt (Kap. 26). WOX 5 verhindert die Differenzierung der benachbarten Columella-Stammzellen, allerdings ohne selbst die Zellen des Ruhenden Zentrums zu verlassen. Wirkt ein Transkriptionsfaktor in der Umgebung, ohne die Zelle zu verlassen, bezeichnet man dies als *nicht-zellautonome* Wirkung. Es wird angenommen, dass WOX 5 ein bisher unbekanntes Signal induziert, das vom Ruhenden Zentrum zu den distalen Stammzellen wandert und dort deren Identität bestimmt. Die PLT-Faktoren werden sowohl im Ruhenden Zentrum als auch

Kompakt 25-2 Transkriptionsfaktoren

Transkriptionsfaktoren sind Proteine, die für den Start und die Kontrolle der Transkription erforderlich sind (Kap. 20.4.3) und dabei als Aktivatoren oder Repressoren der Transkription wirken können. Man unterscheidet zwei Kategorien von Transkriptionsfaktoren:

- **Allgemeine Transkriptionsfaktoren.** Sie sind essenzieller Bestandteil eines multimolekularen Komplexes mit der RNA-Polymerase II (Kap. 20.4.2), der als *basaler Transkriptionsapparat* oder *Transkriptosom* bezeichnet wird. Es ist die Aufgabe dieses Komplexes, die RNA-Polymerase auf der DNA genau am Startpunkt der Transkription zu platzieren und damit den Start des Transkriptionsvorganges in die Wege zu leiten (Kap. 20.4.3). Die allgemeinen Transkriptionsfaktoren sind also bei *jedem* Transkriptionsereignis beteiligt.
- **Transkriptionsfaktoren mit regulatorischer Funktion.** Hier handelt es sich um Aktivatoren, die die Information liefern, *welche* Gene zu einem bestimmten Zeitpunkt in bestimmten Zellen abgelesen werden sollen. Transkriptionsfaktoren mit genspezifischer Wirkung binden an spezifische Erkennungssequenzen der DNA im Bereich des Promotors eines bestimmten Gens (Kap. 20.4.3). Sie regulieren die Transkriptionsrate, indem sie mit den Transkriptionsfaktoren des Transkriptosoms interagieren und so die Initiation der Transkription aktivieren oder reprimieren. Die regulatorischen Transkriptionsfaktoren ihrerseits werden meist durch Proteinphosphorylierung und andere Wechselwirkungen mit Proteinen aktiviert. Dieser Regulationsschritt ist oft der Endpunkt einer langen Signalübermittlungskette, die durch einen spezifischen Rezeptor ausgelöst wird. Damit sind die Transkriptionsfaktoren Bestandteile eines komplexen regulatorischen Netzwerkes, das bei Eukaryonten sehr präzise und fein abgestuft verschiedenartige Entwicklungsprozesse und durch Umweltsignale aus-

gelöste adaptive Reaktionen der Zelle steuert. In eukaryotischen Genomen sind viele verschiedene regulatorische Transkriptionsfaktoren codiert. Bei *Arabidopsis* kennt man derzeit 1600 solche Faktoren.

Bei Pflanzen manifestiert sich die Rolle regulatorischer Transkriptionsfaktoren besonders klar bei der Steuerung von Zelldifferenzierung, Entwicklungsprozessen und Musterbildung im Bereich der apikalen Meristeme. Die Entwicklungsvorgänge im Apikalmeristem der Wurzel werden vor allem durch die folgenden Transkriptionsfaktoren gesteuert:

- „SHORTROOT“ (**SHR**): Es handelt sich um einen *mobilen Transkriptionsfaktor*, der für die inäquale Teilung der Rinde/Endodermis-Stammzellen und die Spezifizierung der Endodermis erforderlich ist. SHR wird im Zentralzylinder exprimiert und wandert von da zu den Zielzellen Rinde/Endodermis-Stammzellen und Endodermis). Dort aktiviert SHR den Transkriptionsfaktor SCR.
- „SCARESCROW“ (**SCR**): Der Faktor wird im Ruhenden Zentrum, in den Rinde/Endodermis-Stammzellen und in den Endodermiszellen exprimiert. Er wird durch SHR aktiviert. SCR ist erforderlich für die inäquale Teilung der Rinde/Endodermis-Stammzellen und die Spezifizierung der Zellen des Ruhenden Zentrums.
- „PLETHORA“ 1, 2 (**PLT1, PLT2**): Die Expression dieser Faktoren wird durch IES induziert. Sie sind erforderlich für die Bildung und Spezifizierung der Stammzellen des Wurzelmeristems.
- **WOX 5**: Dieser Faktor ist mit den WUS-Faktoren verwandt, die an der Organisation des Apikalmeristem des Sprosses beteiligt sind (Kap. 26). Er wird im Ruhenden Zentrum exprimiert und ist für den Erhalt der Stammzellnische erforderlich.

in den angrenzenden Stammzellen exprimiert (Abb. 25-5). Sie sind erforderlich für die Spezifizierung des Ruhenden Zentrums. Auch IES ist an der Organisation des Wurzelmeristems beteiligt.

Die Gene der für die Determination des Ruhenden Zentrums erforderlichen Transkriptionsfaktoren PLT1/PLT2 werden durch IES reguliert. IES zeigt im Wurzelkörper fein abgestufte polare und radiale Konzentrationsgradienten in Fließgleichgewichten (Kap. 37.6.1.2) mit einem Konzentrationsmaximum gerade im Bereich der Stammzellnische, wo PLT1/PLT2 exprimiert werden (Abb. 25-7; vgl. Abb. 25-5). IES wirkt offenbar als Morphogen, und der polare Transport dieses Phytohormons, zusammen mit der zellspezifischen Verteilung von Transkriptionsfaktoren, spielt eine Schlüsselrolle bei der räumlichen Organisation des Wurzelmeristems. Dafür spricht vor allem der Befund, dass *Arabidopsis*-Mutanten, die nur noch schwach auf IES reagieren können, Störungen bei der Ausbildung und Positionierung der Stammzellnische des Wurzelmeristems zeigen.

Der IES-Gradient der dynamischen Fließgleichgewichte in der primären Wurzel kommt durch das gegenläufige Zusammenspiel von akropetalem

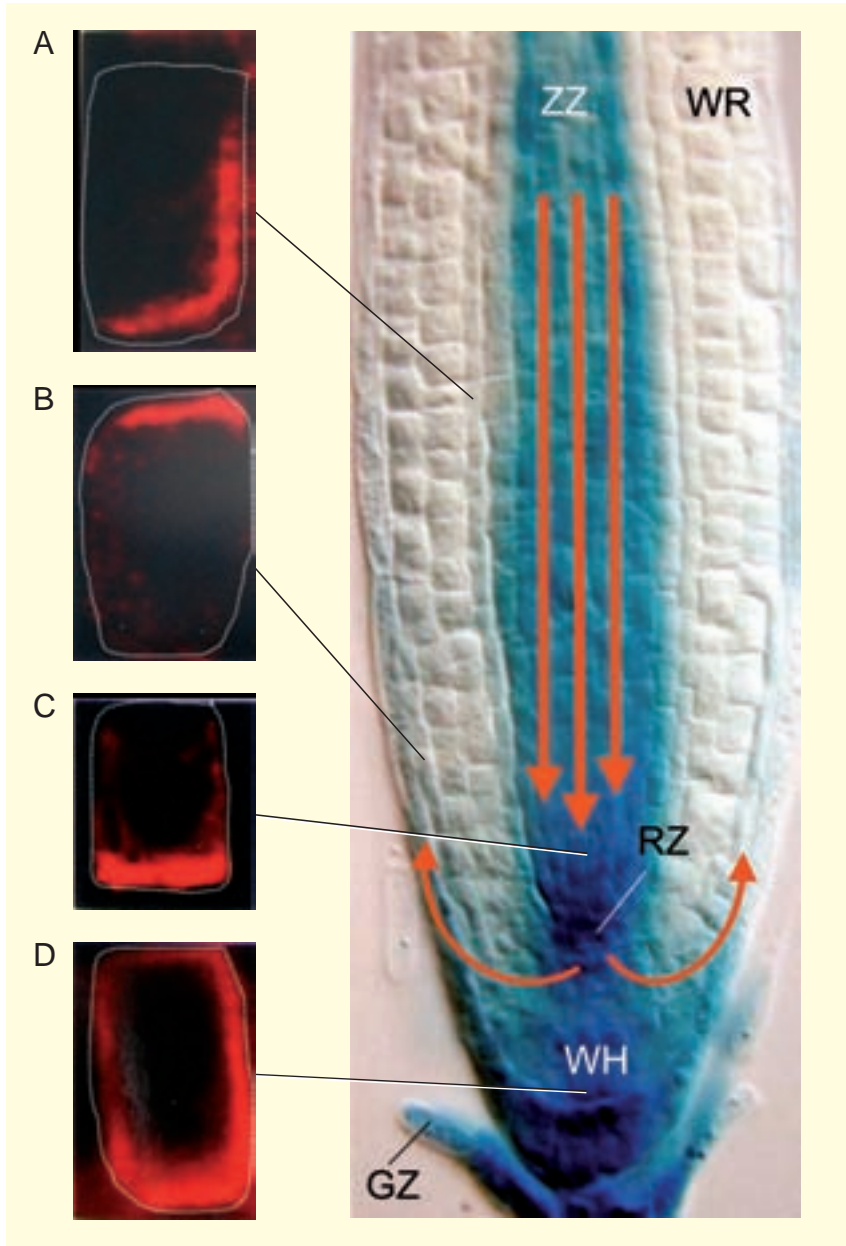


Abb. 25-7: Transport von Indolyllessigsäure (IES) und Aufbau eines IES-Gradienten (blaue Färbung) in der Wurzelspitze. Die IES wurde indirekt mit einer gentechnischen Methode (GUS-Technik, Abb. 37.26) sichtbar gemacht. Die roten Pfeile geben die Transportrichtung an, die Dicke der Pfeile symbolisiert die Intensität des IES-Transportes. IES wird durch basipetalen Transport in die Wurzelspitze befördert. Im Bereich des Ruhenden Zentrums (RZ) und der Stammzellnische wird der IES-Transport in die Gegenrichtung umgeleitet. Der Abtransport findet in der Protodermis und der aus ihr hervorgehenden Wurzelepidermis statt. Durch das gegenläufige Muster des IES-Transportes entsteht in einem Fließgleichgewicht ein stabiles Maximum der IES-Konzentration im Bereich der Stammzellnische, wo IES die Expression der Transkriptionsfaktoren *PLT1/PLT2* induziert. Die jeweilige Richtung des IES-Transportes wird durch die polare Anordnung des IES-Exporters (PIN-Protein, Kap. 27.6, Kap. 37.6.1) im Plasmalemma der Zellen vorgegeben. (A bis D: Die schwarzen Linien weisen auf die Position der jeweiligen Zellen in der Wurzelspitze hin). Zur Erklärung: Das PIN-Protein wurde durch einen rot fluoreszierenden spezifischen Antikörper sichtbar gemacht. Die gestrichelten Konturen markieren die (hier unsichtbare) Zellwand. Die Ausschnitte A bis C zeigen polare Verteilung des PIN-Proteins in den jeweils markierten Zellen. In den Zellen der Wurzelhaube (Ausschnitt D) ist das PIN-Protein nicht polar, sondern weitgehend gleichmäßig verteilt. Entsprechend ist hier der IES-Export ungerichtet. Auch der Import von IES wird durch entsprechende Transportproteine vermittelt. Diese „IES-Importer“ kommen jedoch ubiquitär in den Zellen vor und sind ungerichtet angeordnet. Sie spielen daher für die Ausprägung des IES-Gradienten eine eher untergeordnete Rolle und wurden deshalb in der Abbildung nicht dargestellt. ZZ= Zentralzylinder, WR= Wurzelrinde, RZ= Ruhendes Zentrum, WH= Wurzelhaube, GZ = Grenzzenellen. (Verwendung von Bildmaterial mit frdl. Genehmigung aus GRIENEISEN, V. A. et al. (2007) *Nature* **449**, 1008-1013).

IES-Transport (d. h. Transport in Richtung Wurzelspitze) und basipetalem IES-Transport (d. h. Transport von der Wurzelspitze weg in Richtung Wurzelbasis) zustande (Abb. 25-7). Der Transport wird durch PIN-Proteine vermittelt (Kap. 37.6.1.2), die in den Zellen der Transportrichtung entsprechend polar angeordnet sind (Abb. 25-7 A-C). Der akropetale Transport vollzieht sich im Zentralzylinder. Er wird im Bereich der Stammzellnische in die Gegenrichtung umgelenkt. Der basipetale Transport erfolgt dann in der Wurzelrinde und -epidermis. In Abbildung 25-7 sehen wir, dass auch die Kalyptra und selbst die Wurzelspitze/Boden-Grenzzenellen (Kap. 25.2.1.1) hohe Konzentrationen an IES aufweisen. Wir werden in Kapitel 37.6.1.2 ausführlich auf die Rolle dieses Phytohormons bei der Perzeption der Schwerkraft in der Wurzelspitze und der Reizbeantwortung (Gravitropismus) zu sprechen kommen. Bemerkenswerterweise sind die PIN-Proteine in den Zellen der Kalyptra gleichmäßig verteilt (Abb. 27-7 D). IES wird in diesem Gewebe offensichtlich nicht polar, sondern ungerichtet transportiert.

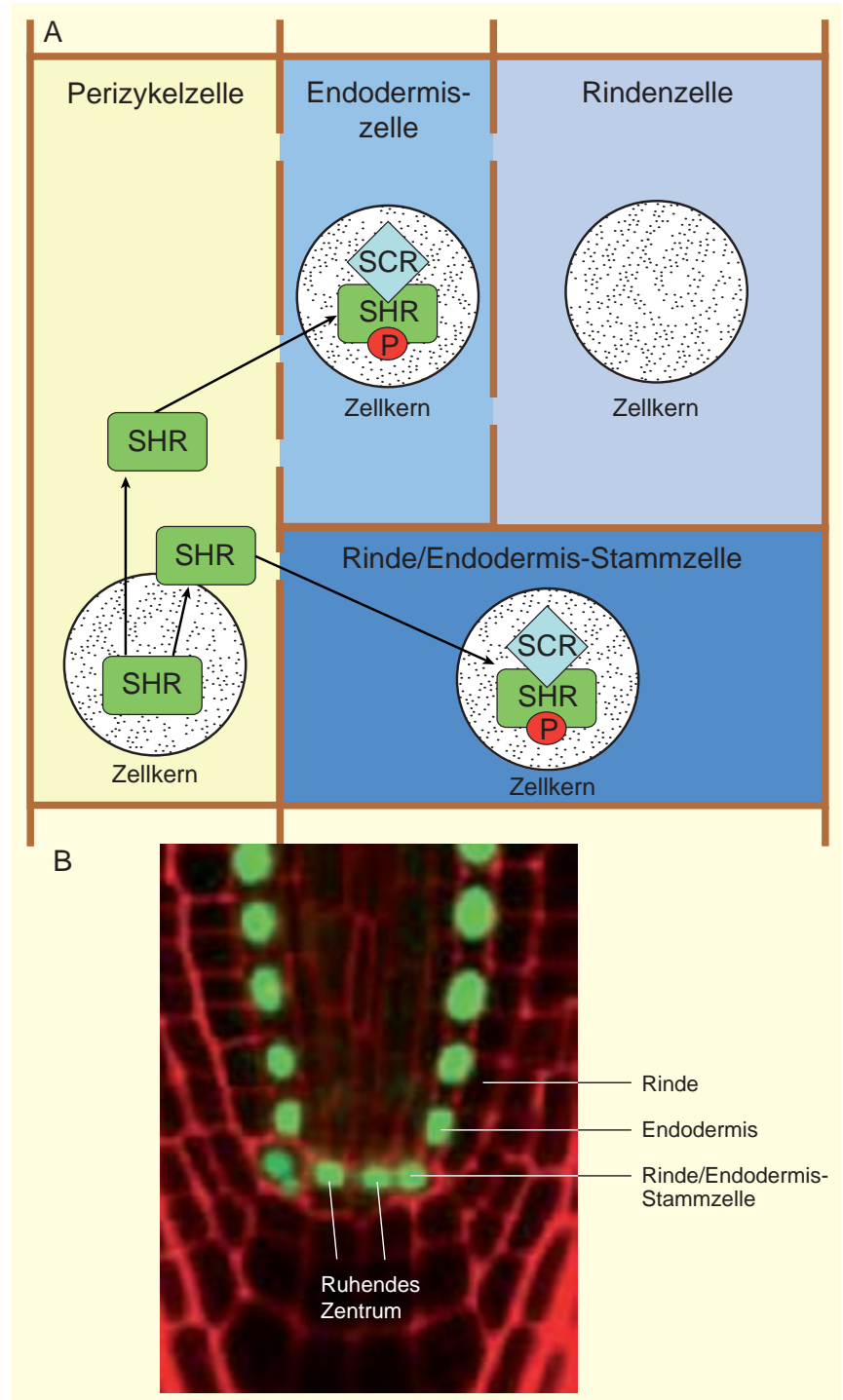
25.2.1.3 Die Streckungs- und Differenzierungszone

Auf den Vegetationspunkt (meristematische Zone, Zone der Zellteilung) folgt basalwärts die Streckungszone (Abb. 25-2). Hier finden kaum noch Zellteilungen statt, sondern die noch jungen, vom Vegetationspunkt erzeugten und in distinkten Reihen angeordneten Zellen durchlaufen *Streckungswachstum*. Gleichzeitig beginnt die *Differenzierung* der Zellen und damit ihre Spezialisierung zur Übernahme bestimmter Funktionen. Bei *Arabidopsis* ist die Wachstums- und Differenzierungszone 2-3 mm lang.

Abb. 25-8: Interaktion der Transkriptionsfaktoren SHR und SCR als Positionsinformation bei der Ausbildung der Endodermis.

(A) Schematische Darstellung des Ablaufs der Interaktion. SHR wird im Kern der Zellen des in der Abbildung nicht gezeigten Zentralzylinders und des Perizykels exprimiert (vgl. Abb. 25-5). Das Protein wandert durch Plasmodesmen in die angrenzenden Rinde/Endodermis-Stammzellen und in die aus ihr entstandenen Vorläuferzellen der Endodermis. In diesen Zielzellen induziert SHR die Expression von SCR. Durch Bindung an SCR und Phosphorylierung wird SHR so modifiziert, dass es die Kerne der Zielzellen nicht mehr verlassen kann. Dadurch wird verhindert, dass SHR in die benachbarten Rindenzellen weiterwandert und auch dort die Expression von SCR induziert.

(B) Expressionsmuster für SCR in der Wurzelspitze von *Arabidopsis thaliana*. SCR wurde durch genspezifische Fusionierung mit dem Markerprotein YFP (yellow fluorescent protein, einer Variante des GFP), sichtbar gemacht. Das Bild zeigt (gelbgrüne Fluoreszenz der Zellkerne), dass SCR nur im Ruhenden Zentrum, den Rinde/Endodermis-Stammzellen und in der Endodermis selbst, nicht jedoch in den angrenzenden Rindenzellen exprimiert wird. (Bildaten mit frdl. Genehmigung aus GRIENEISEN, V. A. et al. (2007) *Nature* **449**, 1008-1013; verändert).



Der erste Schritt der Differenzierung von Zellen ist die oft asymmetrische Zellteilung einer Initialzelle. Aus den von den beiden Tochterzellen ausgehenden Zellreihen entwickeln sich anschließend unterschiedliche Gewebetypen. Dies wird besonders deutlich bei der Bildung von Endodermis und Rinde (Abb. 25-2 A). Beide Gewebe gehen aus einer gemeinsamen Stammzelle (Rinde/Endodermis-Stammzelle) hervor. (Abb. 25-8 A). Nach asymmetrischer Teilung dieser Stammzelle wird die innere (kleinere) Tochterzelle zu einer Endodermiszelle, die äußere zu einer Rindenzelle. In diesem Fall wird sowohl die asymmetrische Teilung als auch die anschließende Differenzierung durch die Transkriptionsfaktoren SCR und SHR gesteuert. Für die asymmetrische Teilung der Stammzelle und die Differenzierung der Endodermiszelle ist SCR erforderlich. Dieser Faktor wird zwar in der Stammzelle und der Endodermiszelle exprimiert, aber erst, nachdem die Expression durch SHR in Gang gesetzt wurde. SHR wird allerdings im Zentralzylinder und im Perizykel (auch *Perikambium* genannt; Kap. 25.3, Kap. 25.4) gebildet, nicht aber in der Stammzelle und der Endodermiszelle, wo der Faktor gebraucht wird. SHR ist jedoch ein mobiler Transkriptionsfaktor. Das im Perizykel gebildete SHR-Protein wandert von dort durch Plasmodesmen in die Zielzellen (Abb. 25-8), tritt in deren Zellkerne ein und löst hier die Bildung von SCR aus. Wie aber wird verhindert, dass SHR über die Endodermiszellen hinaus in die Rinde weiterwandert und dort eine falsche Richtung der Differenzierung programmiert? Die Lösung des Problems besteht darin, dass in den Zielzellen SHR an SCR bindet und zudem durch Phosphorylierung modifiziert wird. In dieser Form bleibt SHR in den Kernen der Endodermis gefangen, und damit ist der Übertritt in die Rinde blockiert (Abb. 25-8).

25.2.1.4 Die Wurzelhaarzone

Der Streckungszone folgt die Wurzelhaarzone (Abb. 25-2). Hier vollzieht die Wurzel die Wasser- und Nährsalzaufnahme (Kap. 25.5), und die Gewebe sind dieser Aufgabe entsprechend ausdifferenziert. Wir wollen den Bau der primären Wurzel in der Wurzelhaarzone anhand eines Querschnitts diskutieren (Abb. 25-2B).

Die äußere Zellschicht ist das *Rhizodermis* genannte Abschlussgewebe (Wurzelepidermis). Es besteht aus Zellen, deren sehr dünne Wände weder suberinisiert (Kap. 10.3.4) noch mit einer Cuticula (Kap. 27.4.2.1) versehen sind, wie wir dies sonst als Verdunstungsschutz bei den Abschlussgeweben oberirdischer Pflanzenteile antreffen. Besondere, übereinander in Reihen angeordnete Zellen (Trichoblasten) der Rhizodermis stülpen sich zu den 1 bis 10 mm langen *Wurzelhaaren* aus. Die Trichoblasten sind voneinander durch Atrichoblasten getrennt, die keine Wurzelhaare bilden.

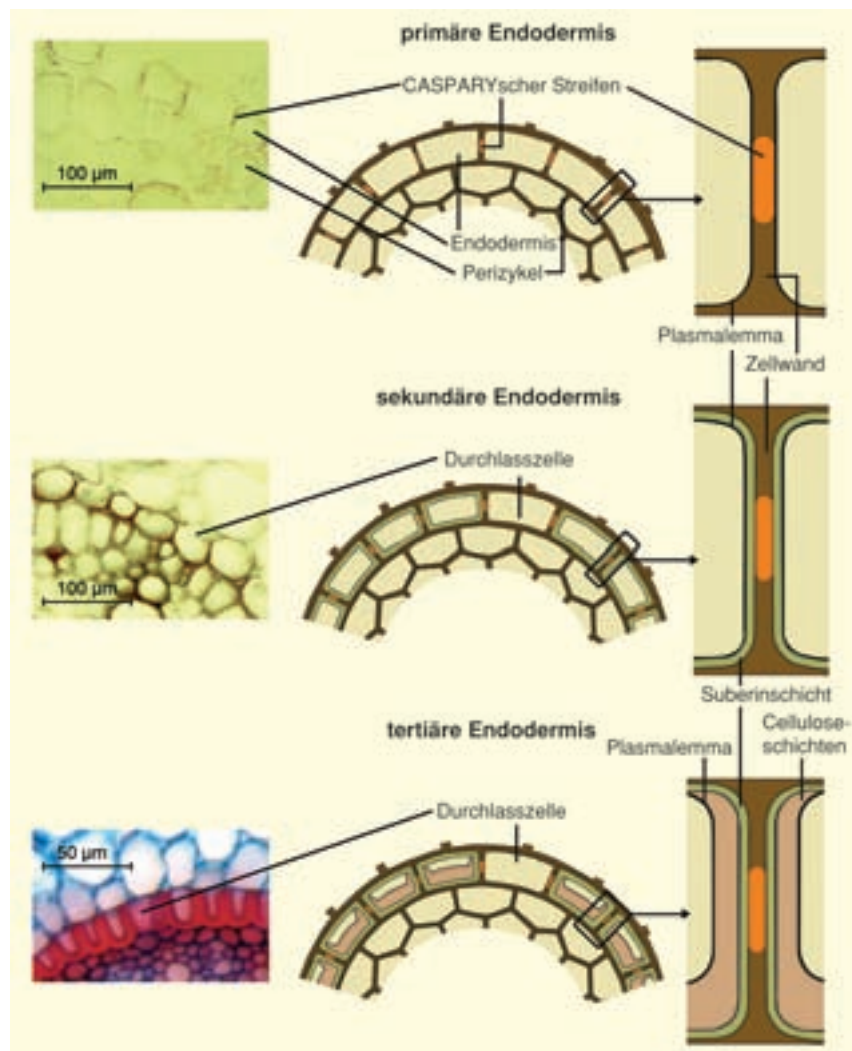
Pro mm² Oberfläche können bis zu 300 Wurzelhaare gebildet werden. Die Wurzelhaare (Abb. 25-14) vergrößern die bei der Stoffaufnahme aktive Oberfläche der Wurzel auf ca. das Zehnfache. Durch die Dünnwandigkeit der Rhizodermiszellen und der Wurzelhaare, das Fehlen einer Cuticula und schließlich die starke Oberflächenvergrößerung ist die Wurzelhaarzone für die Stoffaufnahme besonders ausgerüstet.

Die Wurzelhaare haben nur eine begrenzte Lebensdauer. Nach dem Absterben der Rhizodermis mit ihren Wurzelhaaren bildet sich ein neues Abschlussgewebe, die *Exodermis*. Sie geht aus der unter der Rhizodermis liegenden äußersten Rindenschicht (Hypodermis) hervor (Abb. 25-2D). Die Zellwände der Exodermiszellen sind suberinisiert. Wasser- und Ionenaufnahme im Bereich der Exodermis sind daher stark eingeschränkt.

Der eigentliche Wurzelkörper gliedert sich in *Wurzelrinde (Cortex)* und *Zentralzylinder* (Abb. 25-2). Die Rinde besteht aus einem mehrschichtigen, gleichförmigen Parenchym, das den Zentralzylinder umgibt. Die Rindenzellen können als Speicher für Reservesubstanzen dienen.

Die innerste Zellschicht der Rinde ist die *Endodermis* (Kap. 25.3, Kap. 25.5.2). Wir haben bereits gesehen, dass Endodermis und Rinde im Wurzelmeristem

Abb. 25-9: Die Entwicklung der Endodermis. Die Abbildung zeigt in der Mitte jeweils einen schematischen Querschnitt durch eine primäre Wurzel im Bereich der Endodermis. Rechts sind die schematischen Darstellungen der radialen Zellwände der Endodermis zu sehen, links mikroskopische Bilder von Wurzelquerschnitten im Endodermisbereich. Die Bilder der primären und sekundären Endodermis stammen vom Mais (*Zea mays*), die der tertiären Endodermis von der Schwertlilie (*Iris germanica*).



aus einer gemeinsamen Stammzelle hervorgehen (Abb. 25-8). Die radiären Zellwände der Endodermis sind bandförmig mit einer dem Suberin ähnlichen lipophilen Substanz imprägniert. Diese Struktur wird als *CASPARY'scher Streifen* bezeichnet (Abb. 25-9). Der *CASPARY'sche Streifen* unterbricht die Wegsamkeit der Radiärwände der Endodermiszellen für den Transport von Wasser und im Wasser gelösten Substanzen. Damit wird die Endodermis zu einer physiologischen Barriere, deren Funktionen und Bedeutung wir später (Kap. 25.5.2) ausführlicher besprechen wollen.

Die Endodermis umschließt den Zentralzylinder. Die äußerste und damit an die Endodermis angrenzende Zellschicht des Zentralzylinders heißt *Perizykel*. Der Perizykel ist ein meristematisches Gewebe, das durch Neubildung von Zellen bei der Seitenwurzelbildung und beim sekundären Dickenwachstum der Wurzel mitwirkt. Im Inneren des Zentralzylinders befinden sich die *Xylem- und Phloemstränge* (Kap. 26.4.1) des Leitbündels mit dem dazugehörigen Parenchym sowie Festigungsgewebe (Sklerenchym).

Am Querschnitt durch den Primärbereich von Wurzeln erkennen wir, dass diese *radiale Leitbündel* besitzen. Das heißt: Die Elemente der Leitgewebe sind sternförmig angeordnet. Dabei verlaufen die Xylemstränge, vom Zentrum des Zentralzylinders ausgehend, wie die Speichen eines Rades nach außen (Abb. 25-2, 25-12)

In den Winkeln zwischen den Xylemteilen liegt jeweils Phloem. Derartige radiäre Leitbündel können je nach Pflanzenart zwei bis mehrere Xylem- bzw. Phloemstrahlen aufweisen.

Durch die radiäre Anordnung der Leitbündelelemente bekommt die Wurzel die Struktur eines mehradrigen Kabels und ist deshalb, wie ein Kabel auch, durch *Zugkräfte* besonders beanspruchbar. Solchen Zugkräften sind die Wurzeln vor allem dann ausgesetzt, wenn der oberirdische Pflanzenkörper einseitig abgelenkt wird, z. B. durch den Wind. Der radiäre Wurzelbau ist daher eine anatomische Anpassung in Hinblick auf eine wirkungsvolle Verankerung der Pflanze im Boden.

Die dem Assimilattransport dienenden Phloemelemente werden früher ausdifferenziert als die Xylemelemente, die dem Wasser- und Nährsalztransport dienen. Das funktionsfähige Phloem reicht daher bereits bis in den oberen Abschnitt der Streckungszone hinein (Abb. 25-2). Dies ist erforderlich, weil der Vegetationspunkt der Wurzel möglichst effektiv mit Baustoffen und Substraten für den Energiestoffwechsel versorgt werden muss. Die funktionsfähigen Xylemelemente werden erst in der Region der Wurzelhaare voll ausdifferenziert. Damit ist dieser Wurzelabschnitt nicht nur für die Aufnahme (Wurzelhaare), sondern auch für den Weitertransport von Wasser und Nährsalzen ausgerüstet.

Die Parenchymzellen des Zentralzylinders haben teilweise Spezialaufgaben. So sorgen bestimmte Zellen des Xylemparenchyms für die Abscheidung der aus dem Boden aufgenommenen Nährsalze in die toten Xylembahnen. Diese Zellen sind als *Transferzellen* ausgebildet (Abb. 25-10). Transferzellen dienen der Stoffausscheidung oder Stoffaufnahme und sind für diese Aufgabe besonders ausgestattet. Vielfältige Auswüchse der Zellwand (Protuberanzen) gegen das Zellinnere erzeugen ein Wandlabyrinth, das mit Plasmalemma ausgekleidet ist. Auf diese Weise wird die dem Stoffaustausch dienende Oberfläche beträchtlich vergrößert. Die Transferzellen sind oft auch besonders reich an Mitochondrien, ein Zeichen dafür, dass die hier ablaufenden Transportprozesse Stoffwechselenergie erfordern.

25.3 Seitenwurzeln

Oberhalb der Wurzelhaarzone beginnt die Bildung von Seitenwurzeln (Abb. 25-2D). In diesem Wurzelbereich ist die ursprüngliche Rhizodermis mitsamt den Wurzelhaaren abgestorben.

Die Endodermis wird im Bereich der einsetzenden Seitenwurzelbildung sekundär verändert, indem von innen eine Auflagerung von Suberinlamellen auf die Zellwände erfolgt (Abb. 25-9). Von dieser Verkorkung bleibt in nahezu regelmäßigen Abständen eine der Endodermiszellen ausgespart. Diese *Durchlasszellen* ermöglichen das Aufrechterhalten eines begrenzten Stoffaustauschs zwischen Rinde und Zentralzylinder im Bereich der *sekundär veränderten Endodermis*. Im weiteren Verlauf der Ausdifferenzierung können auf die Wände der sekundär veränderten Endodermiszellen noch mehrfache Schichten von Cellulose, die oft noch lignifiziert sind, aufgelagert werden (*tertiäre Endodermis*, Abb. 25-9). So schotten sich diese Zellen von den umliegenden Geweben ab, und ihre Protoplasten können schließlich absterben.

Die Bildung der Seitenwurzeln geht vom Zentralzylinder aus; d. h., die *Seitenwurzeln entstehen* im Inneren der Wurzel (*endogen*) und müssen die Rinde durchbrechen, ehe sie mit ihrer Spitze nach außen gelangen. Hier besteht ein Unterschied zur Bildung der Anhangsorgane des Sprosses. Diese entstehen exogen (Kap. 26.3 und 27.1). Der erste Schritt zur Bildung der Seitenwurzel besteht darin, dass sich die über den Xylemsträngen liegenden Zellen des Perizykels zu teilen beginnen. Die Zellteilung erfolgt zunächst periklin, d. h. die neuen Zellwände werden parallel zur Kreisperipherie angelegt. Später kommt antikline Zellteilung (Anlage der neuen Zellwände senkrecht zur Peripherie) hinzu. So

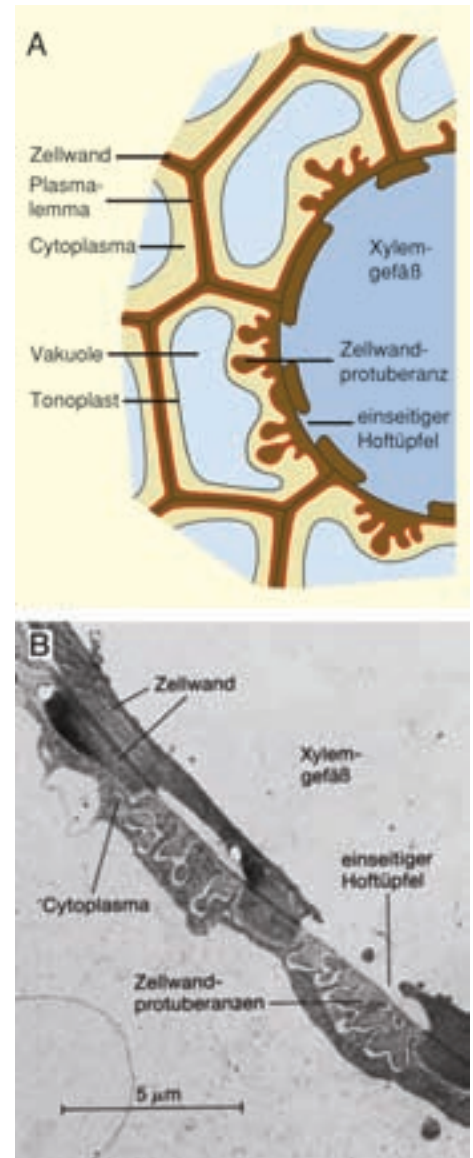
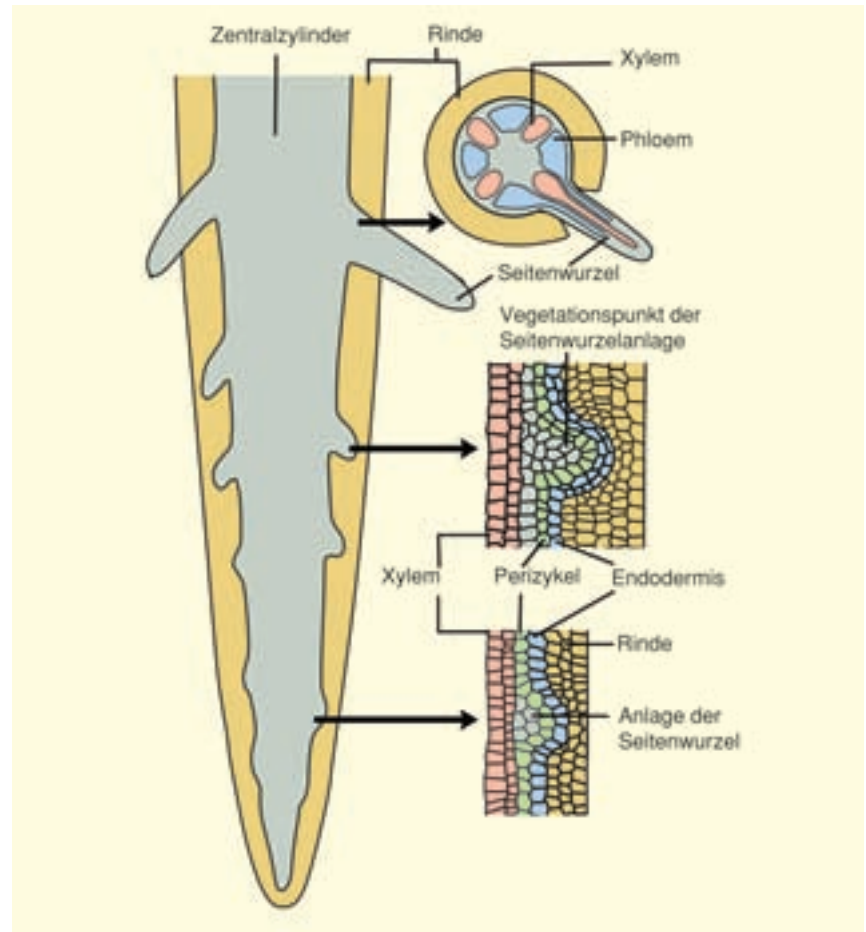


Abb. 25-10: Transferzellen im Xylemparenchym der Wurzel. (A) Schema; (B) EM-Bild des Wandbereichs zwischen einer Xylemparenchymzelle und einem Xylemgefäß aus der Wurzel von *Phaseolus vulgaris* (Buschbohne). (Aufnahme: D. KRAMER.)

Abb. 25-11: Die Bildung von Seitenwurzeln. Die Abbildung zeigt links einen schematischen Längsschnitt durch eine Wurzel mit Zentralzylinder (grau) und Rinde (gelb). Die Ausbuchtungen des Zentralzylinders stellen Seitenwurzelnanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien dar. Rechts sind die an der Seitenwurzelnbildung beteiligten Gewebe gezeigt, und zwar bei den Anlagen der Seitenwurzel (unten und Mitte) im Längsschnitt, bei der fertigen Seitenwurzel (oben) im Querschnitt.



entsteht als erste Anlage der Seitenwurzel ein Nest junger Zellen (Abb. 25-2D, 25-11). Durch fortgesetzte Zellteilung vergrößert sich diese Anlage in Richtung der Rinde. Sie durchbricht dabei die durch Zellteilung zunächst noch mitwachsende Endodermis, später dann auch Rinde und Exodermis. Beim Vordringen nach außen organisiert sich die Wurzelanlage zu einer jungen primären Wurzel. Gleichzeitig wird an der Basis der Seitenwurzelnanlage im Zentralzylinder der Anschluss zu den Leitgeweben der Hauptwurzel und damit die Funktionseinheit von Haupt- und Seitenwurzel hergestellt.

25.4 Das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel

Vor allem die mehrjährigen Pflanzen bilden durch sekundäre Verdickung teilweise mächtige oberirdische Sprosse. Um solche verdickten Sprosse wirkungsvoll verankern und durch entsprechende Ausbreitung des Wurzelbereichs hinreichend mit Wasser versorgen zu können, muss auch die Wurzel mitwachsen. Dabei erfolgt nicht nur Wachstum in die Länge, sondern auch durch Neubildung von Geweben hervorgerufenen Dickenwachstum. Diese Dickenzunahme bezeichnet man als sekundäres Dickenwachstum. Es kann bei Bäumen mächtige Ausmaße annehmen (Abb. 25-12, s. auch das Titelbild zu diesem Kapitel).

Für die Neubildung von Wurzelgewebe beim sekundären Dickenwachstum sorgt ein im Zentralzylinder angelegtes *Kambium*. Unter dem Begriff Kambium versteht man ein einschichtiges Meristem, das nach beiden Seiten hin Tochterzellen abgliedert. Im Fall der Wurzel entsteht ein solches Kambium dadurch, dass im Zentralzylinder Zellen des Parenchyms, die in der primären Wurzel

die Xylem- von den Phloemsträngen trennen, wieder Teilungsfähigkeit erlangen. Durch Vereinigung dieser meristematischen Zellen untereinander und mit den über den Xylemteilen liegenden Zellen des Perizykels (der ja bereits ein Meristem darstellt) entsteht ein geschlossener, sternförmig ausgebuchteter Ring von teilungsfähigen Zellen, das Wurzelkambium (Abb. 25-13). Dieses Kambium scheidet nach außen hin Zellen ab, die sich zu (sekundärem) Phloem, nach innen hin Zellen, die sich zu (sekundärem) Xylem differenzieren. Man bezeichnet das *sekundäre Phloem* zusammenfassend als Bast (hier also *Wurzelbast* oder sekundäre Rinde), das *sekundäre Xylem* dagegen als Holz (hier also *Wurzelholz*). Die Begriffe Bast und Holz werden uns im Zusammenhang mit dem sekundären Dickenwachstum des Sprosses später noch ausführlich beschäftigen (Kap. 26.5).

Bei der Neubildung von Xylem- und Phloemgewebe werden die Einbuchtungen des Kambiumrings zunächst bevorzugt. Auf diese Weise gleicht sich bald nach Einsetzen des sekundären Dickenwachstums die sternförmige Anordnung des Kambiums zu einer gleichmäßigen Zylinderform aus (Abb. 25-13). Über den primären Xylemsträngen bildet das Kambium kein Leitbündelgewebe, sondern



Abb. 25-12: Durch sekundäres Dickenwachstum mächtig erstarkte Wurzeln einer ca. hundertjährigen Rotbuche (*Fagus sylvatica*).

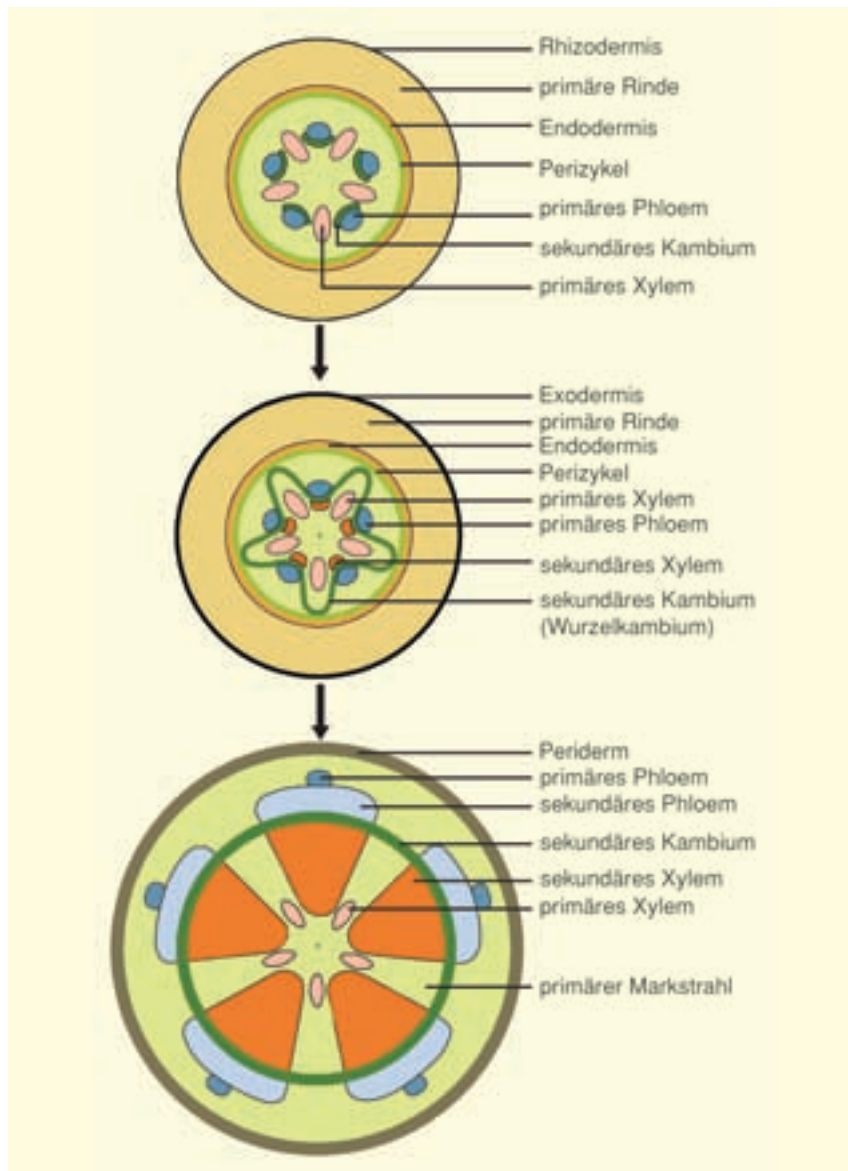


Abb. 25-13: Verlauf des sekundären Dickenwachstums einer Wurzel.

Parenchymzellen. Daher bleiben zwischen den Strängen des sekundären Phloems bzw. Xylems mit Parenchym gefüllte Lücken frei (Abb. 25-13). Diese werden *prim re Markstrahlen* genannt. Sie ziehen von der Peripherie bis ins Innere der Wurzel. Beim Fortschreiten des sekundären Dickenwachstums werden dann auch innerhalb der sekundären Phloem- und Xylemblöcke noch Markstrahlen ausgespart (*sekund re Markstrahlen*).

Beim sekundären Dickenwachstum der Wurzel reißen das ursprüngliche Abschlussgewebe und die primäre Wurzelrinde auf und werden durch ein neues Abschlussgewebe, das *Wurzelperiderm*, ersetzt. Das *Periderm* (Kap. 26.5.4, Abb. 26-18) besteht aus mehreren Schichten suberinisierter Zellen. Ein derartiges Abschlussgewebe wird auch als *Kork* bezeichnet. Das Wurzelperiderm wird von dem in ein Korkkambium umgewandelten Perizykel erneuert, weil sich die äußeren Zellschichten ständig abnutzen und damit verlorengehen.

25.5 Die Aufnahme von Wasser und N hrsalzen durch die Wurzeln

25.5.1 Boden

Der Boden (Kap.16) stellt ein aus einer *festen*, einer *flüssigen* und einer *gasförmigen Phase* zusammengesetztes System dar. Er ist zudem noch von einer Vielzahl von Mikroorganismen besiedelt und u. a. durch deren Tätigkeit in dauernder Veränderung begriffen. Die feste Bodenphase besteht aus durch die Bodenverwitterung entstandenen mineralischen und durch den Abbau von biologischem Material gebildeten organischen Partikeln. Zwischen diesen Partikeln befinden sich unzählige größere und kleinere Hohlräume bis hin zu den kleinsten Kapillarräumen (Abb. 25-14). Diese Hohlräume sind teilweise mit Luft (Gasphase des Bodens), teilweise mit einer wässrigen Lösung, dem Bodenwasser (flüssige Phase des Bodens), erfüllt. Eine gute Durchlüftung des Bodens ist für eine ungehinderte Wurzelatmung zur Bereitstellung der Energie für die wichtigen physiologischen Wurzelfunktionen erforderlich.

Ein beträchtlicher Teil des *Bodenwassers* wird durch starke Matrixkräfte quellfähiger Bodenpartikel so festgehalten, dass dieses Quellungswasser der Pflanze kaum zugänglich ist. Anders ist es mit dem Wasser in den Bodenkapillaren: Die-

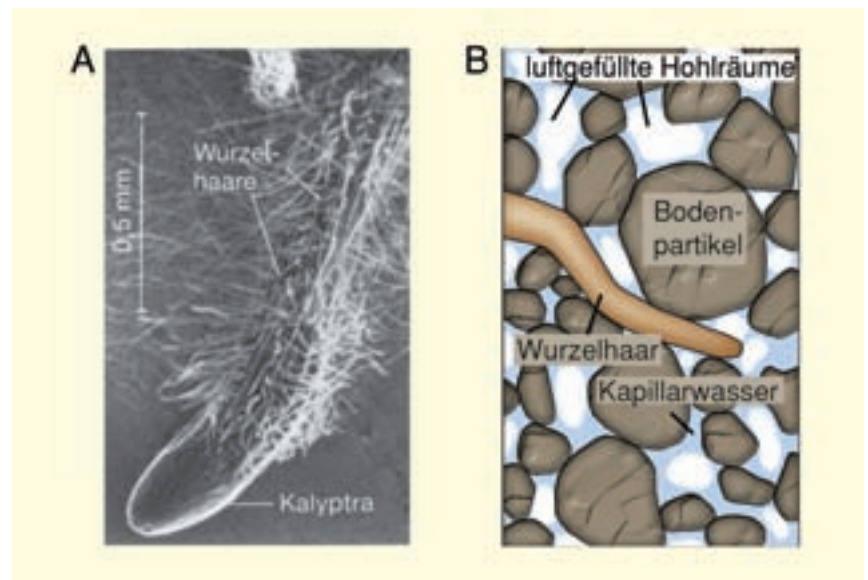


Abb. 25-14: (A) Junge Wurzel von *Sinapis alba* (Senf) mit Kalyptra und Wurzelhaaren (Aufnahme: N. VARTANIAN). (B) Schema eines Wurzelhaars im Bodengefüge (in Anlehnung an O. STOCKER).

ses kann durch die Wurzel aufgenommen werden, wenn das Wasserpotenzial (Kap. 5.3, Abb. 5-3) der Wurzelzellen negativer ist als das des Kapillarwassers. Da im Kapillarwasser stets Stoffe gelöst sind und auch die Kapillarkräfte die Wasserverfügbarkeit beeinflussen, hat das Wasserpotenzial des Bodens (Ψ_{Boden}) einen negativen Wert. In gut befeuchteten Böden liegt Ψ bei ca. -1 bis -3 bar. *Bodenwasserpotenziale* dieser Größenordnung können von den meisten Pflanzen leicht kompensiert werden. In Salzböden z. B. kann aber durch den hohen Anteil gelöster Stoffe im Bodenwasser das Potenzial Ψ bis auf Werte um -100 bar abfallen. Nur speziell angepasste Pflanzen können aus derartigen Böden noch Wasser aufnehmen, indem sie z. B. Salze in den Vakuolen der Wurzelzellen anreichern und damit deren Ψ noch unter das des umgebenden Bodens absenken. Derartige Anpassungen findet man z. B. bei den Salzpflanzen (Halophyten, Kap. 13.6.3).

25.5.2 Radialer Transport von Wasser und Nährstoffen durch die Wurzeln

Die Wurzel dringt mit ihren Wurzelhaaren in die Hohlräume des Bodens vor und kommt hier mit dem Kapillarwasser und mit Bodenkolloiden in Kontakt (Abb. 25-14).

Wasser und Ionen der Nährsalze werden vor allem durch die Wurzelhaare und, im Falle der Ausprägung von Mykorrhiza (Kap. 29), durch die mit der Wurzel in Symbiose assoziierten Pilzhyphen aufgenommen. Die Wurzelhaare sind für die Wasser- und Ionenaufnahme besonders gut gerüstet. Sie verfügen über membranständige Aquaporine, die als Wasserkanäle fungieren (Kap. 6) und so die osmotisch getriebene Wasseraufnahme erleichtern. So kann eine mit Aquaporinen ausgestattete Membran über eine Fläche von 100 cm^2 in wenigen Sekunden bis zu 1 Liter Wasser transportieren. Außerdem sind im Plasmalemma der Wurzelhaarzellen hochaffine Ionentransporter lokalisiert (Abb. 25-15).

Der *radiale Transport* von Wasser und Nährsalzen in der Wurzel (Abb. 25-16) durch die Wurzelhaare und die primäre Wurzelrinde erfolgt von Zelle zu Zelle, und zwar sowohl *im Symplasten* als auch in den Zellwänden, also *im Apoplasten* (Kap. 4). Die passive Diffusion im Apoplasten, die Aufnahme durch das Plasmalemma in den Symplasten und der passive Transport im Symplasten gehorchen den in den Kapiteln 4 und 5 dargestellten Gesetzen. Trotz aller Einrichtungen zur Erleichterung des Transportes (Aquaporine, Transporter, den Wassertransport fördernde Struktur der Zellwände; vgl. Kap. 6) verbleibt ein hoher Transportwiderstand. Deshalb ist der radiale Transport im Vergleich zu dem in den Leitbündeln erfolgenden Längstransport viel langsamer.

Der apoplastische Wasser- und Nährsalztransport wird in den Radiärwänden der Endodermis durch den *CASPARY'schen Streifen* unterbrochen (Abb. 25-16). Wegen der speziellen räumlichen Anordnung des *CASPARY'schen Streifens* müssen die Wasser- und Salzoleküle spätestens hier durch das Plasmalemma in das Cytoplasma der Endodermiszellen übertreten, wenn sie nicht schon weiter außen in den Symplasten aufgenommen wurden. Der *CASPARY'sche Streifen* erzwingt also beim radialen Transport der Nährsalze durch die Wurzel spätestens an der Endodermis eine Kontrolle durch den Membrantransport am Plasmalemma. Ob diese erst an der Endodermis oder schon weiter außen, in Rinden-, Rhizodermis- und Wurzelhaarzellen erfolgt, hängt von den jeweiligen thermodynamischen Bedingungen ab, denen der passive Transport im Apoplasten unterworfen ist. Meistens findet die Aufnahme in den Symplasten unmittelbar an der Wurzeloberfläche statt, und der radiale Transport von Nährsalzen und von Wasser durch die Wurzel ist hauptsächlich symplastisch. Auf jeden Fall ist aber die *Endodermis eine wichtige physiologische Scheide*, die eine Selektion und Regulation der aufgenommenen Nährsalze durch Membrantransport in der Wurzel sicherstellt (Abb. 25-16).

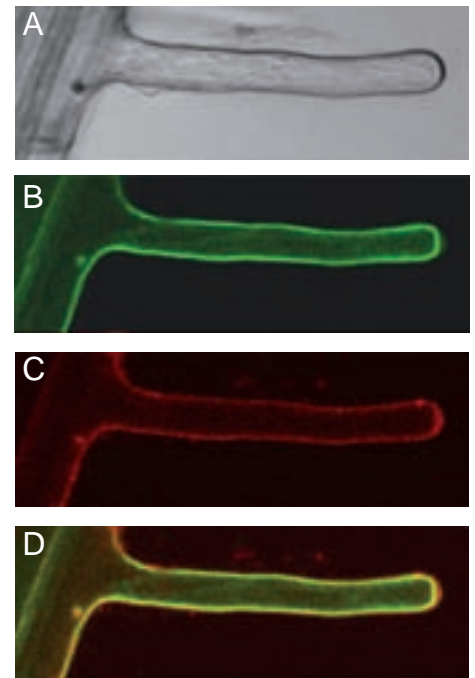
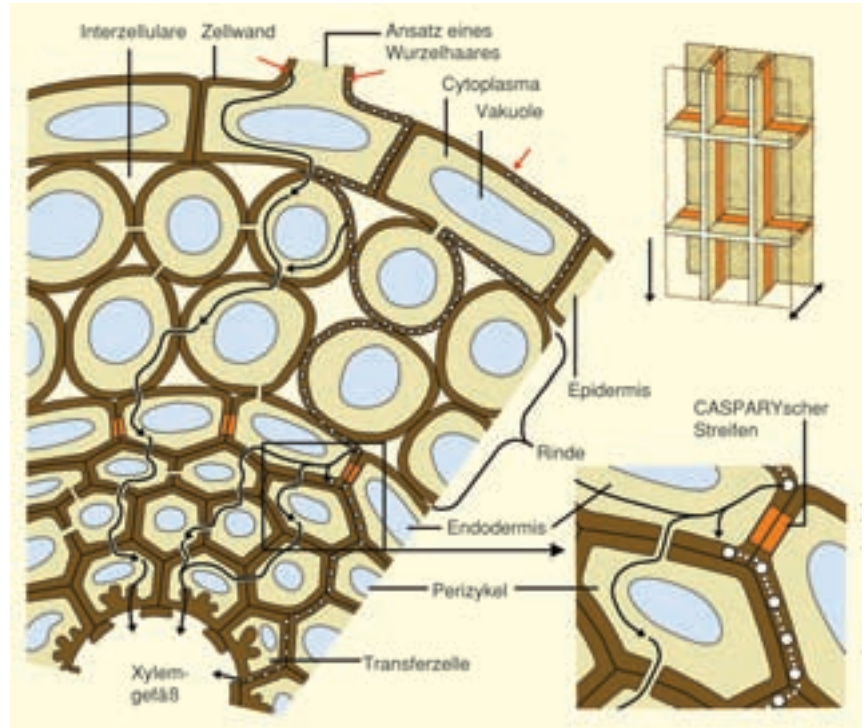


Abb. 25-15 Expression des NH_4^+ -Transporters AtAMT1;1 im Plasmalemma der Wurzelhaare von *Arabidopsis thaliana*. Der Transporter zeichnet sich durch eine sehr hohe Affinität gegenüber NH_4^+ aus ($K_M = 5 \mu\text{M}$). (A) Lichtmikroskopisches Bild eines Wurzelhaars. (B) Zellbiologischer Nachweis des NH_4^+ -Transporters (grüne Fluoreszenz) durch genspezifische Fusionierung mit dem Markerprotein GFP (*green fluorescent protein*) im gleichen Wurzelhaar. (C) Spezifische Anfärbung des Plasmalemmas (rote Fluoreszenz) mit dem lipophilen Farbstoff FM4-64. (D) Überlagerung der in (B) und (C) gezeigten Aufnahmen. Man sieht, dass die spezifischen Anfärbungen des NH_4^+ -Transporters und des Plasmalemmas genau zur Deckung gebracht werden können. Dieser Befund ist ein Beweis dafür, dass der NH_4^+ -Transporter im Plasmalemma des Wurzelhaars exprimiert wird. (Nach M. MAYER, U. LUDEWIG (2006) Role of AMT1;1 in NH_4^+ Acquisition in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol.* **8**, 522-528.)

Abb. 25-16: Die Wege beim Radialtransport von Wasser und Nährsalzen in der primären Wurzel, in Höhe der Wurzelhaarzone. Weiß gepunktete Linien: apoplastischer Transport, ausgezogene schwarze Linien: symplastischer Transport. Die roten Pfeile symbolisieren den Eintritt von Wasser und darin gelösten Ionen in die Wurzel. Der Detailausschnitt unten rechts zeigt die Unterbrechung des apoplastischen Transportes am CASPARYschen Streifen. Das dreidimensionale Schema oben rechts zeigt die räumliche Anordnung des CASPARYschen Streifens (= orangerotes Band), wobei vorne die Rinde und hinten der Zentralzylinder zu denken sind. (Aus U. LÜTTGE und N. HIGINBOTHAM (1979) *Transport in Plants*. Springer, New York.)



Jenseits der Endodermis kann der Wasser- und Nährsalztransport prinzipiell weiter symplastisch oder erneut apoplastisch in den Zellwänden erfolgen, bis die Zellen des Xylemparenchyms erreicht sind. Hier tritt das Wasser in die Xylembahnen ein und wird mit dem Transpirationsstrom (Kap. 26.7.1.2, s. auch Kap. 5.3) in den oberirdischen Pflanzenkörper verfrachtet. Ein apoplastischer Transport der gelösten Stoffe (Nährsalze) in die Leitbahnen des Xylems im Zentralzylinder ist aber unwahrscheinlich. Man nimmt an, dass sie von den oft als *Transferzellen* ausgebildeten Zellen des Xylemparenchyms (Abb. 25-10) unter Energieaufwand in die Xylemgefäße gepumpt werden.

25.6 Die Metamorphosen der Wurzel

Den vielfältigen aus den Standortfaktoren erwachsenden Anforderungen begegnen die Pflanzen mit entsprechenden Anpassungen. Derartige Anpassungen erstrecken sich nicht nur auf den Bereich der Lebensäußerungen, sondern auch auf den Grundaufbau der Pflanzenorgane. Dieser kann, entsprechend den Anforderungen durch die Standortbedingungen, in vielfältiger Weise abgewandelt werden. Solchen Gestaltwandel bezeichnet man als Metamorphose.

Die Metamorphosen der Wurzel werden besonders durch folgende speziellen Aufgaben bestimmt:

- **Speicherung:** Wurzeln können zu Wasser speichernden (sukkulenten) Organen umgewandelt werden. Man bezeichnet dies als Wurzelsukkulenz. Ein Beispiel hierfür liefert *Kedrostis* (Abb. 25-17 A). Kompakte Verdickungen von Pflanzenorganen werden Knollen genannt. *Wurzelknollen* (Abb. 25-17 B) dienen der Speicherung von Kohlenhydraten. Daher werden diese Gebilde oft vom Menschen zu Nahrungszwecken genutzt. So spielt in Ostasien die Stärke speichernde Jamswurzel (*Dioscorea batatas*) als Nahrungsmittel eine große Rolle.

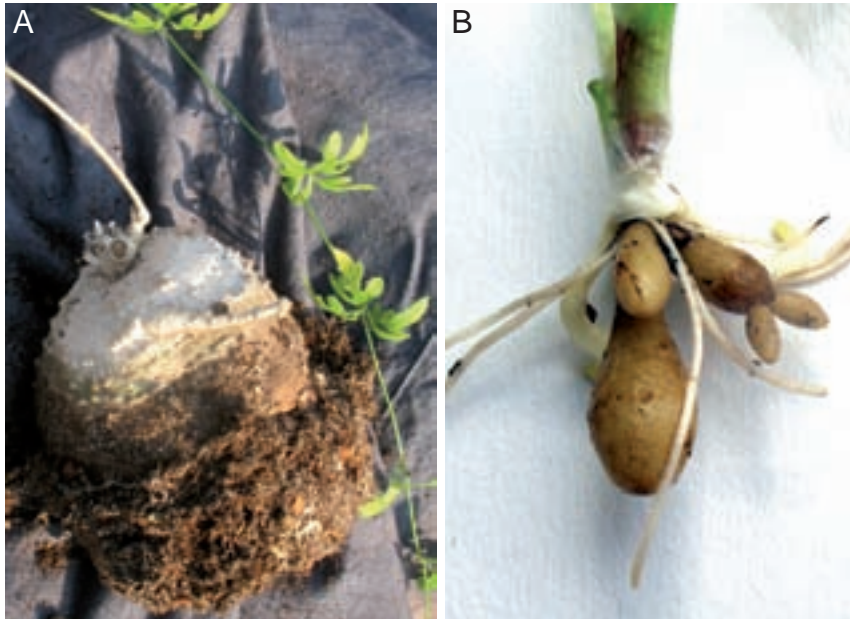


Abb. 25-17: Speicherwurzeln. (A) Wasser speichernde Wurzel (Wurzelsukkulenz) bei *Kedrostis spec.*, einem in den Trockengebieten Kenias beheimateten Kürbisgewächs. (B) Keulenartig verdickte Speicherwurzeln des Scharbockskrautes (*Ranunculus ficaria*).

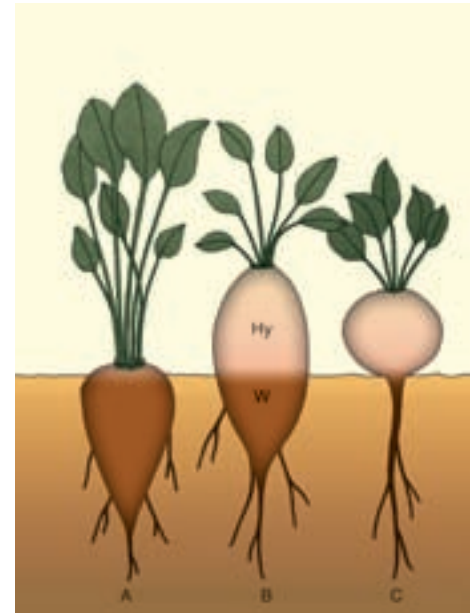
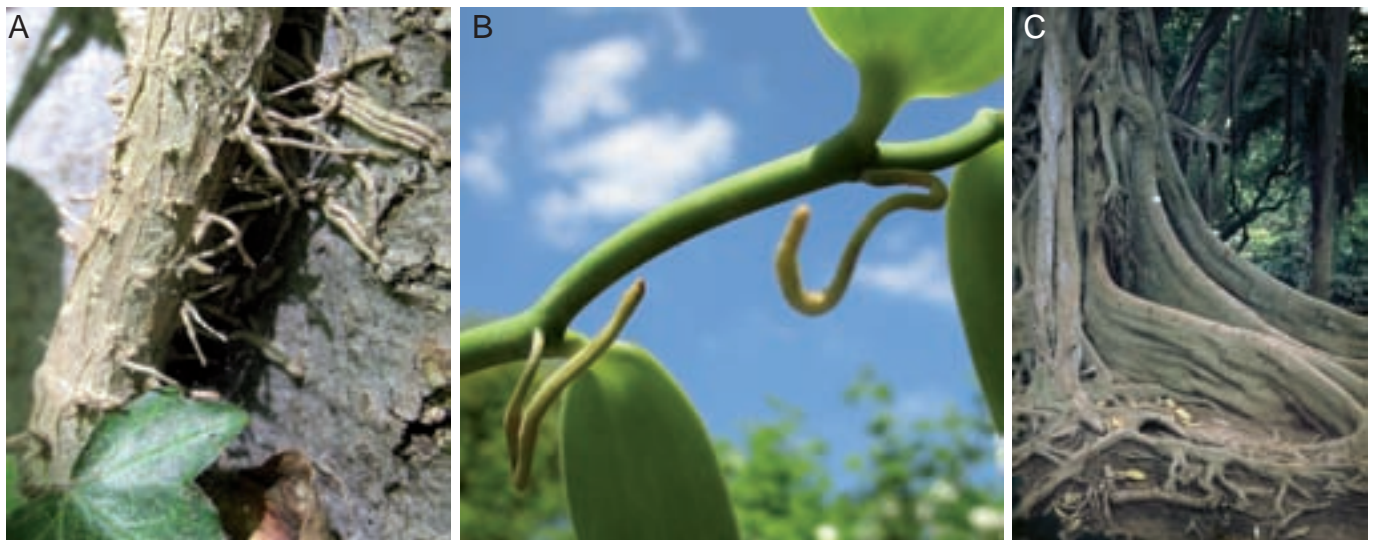


Abb. 25-18: Beteiligung von Wurzel, W, und Hypokotyl, Hy, an Rüben, gezeigt bei verschiedenen Varietäten der Art *Beta vulgaris*: (A) Zuckerrübe, (B) Futterrübe, (C) Rote Rübe.

Auch *Rüben* sind Speicherorgane für Kohlenhydrate. Am Aufbau der Rüben kann sowohl die Wurzel selbst als auch das Hypokotyl (Kap. 26.1), in einigen Fällen auch die Sprossbasis beteiligt sein. Dabei kann der Anteil der genannten Grundorgane am Aufbau der Rübe zwischen verschiedenen Kulturvarietäten der gleichen Pflanzenart variieren (Abb. 25-18). Rüben speichern nicht nur Polysaccharide. So ist die Zuckerrübe wegen ihres hohen Gehalts an Saccharose (ein Disaccharid, vgl. Kompakt 6-1) als Nutzpflanze von Bedeutung.

- **Befestigung:** Wurzeln können bei Kletterpflanzen zum Anheften an die Unterlage dienen. Dies kann durch *Haftwurzeln* (Beispiel: der Efeu *Hedera helix*; Abb. 25-19 A) oder durch *Wurzelranken* (Beispiel: verschiedene klimmende Orchideen, Abb. 25-19 B) geschehen. Bei vielen oft schnell in die Höhe wachsenden und daher ungenügend verankerten Bäumen der tropischen Regen-

Abb. 25-19: Der Befestigung dienende Metamorphosen der Wurzel. (A) Haftwurzeln beim Efeu (*Hedera helix*). (B) Wurzelranke bei einer sich mit ihrer Hilfe an die Unterlage klammernden epiphytischen Orchidee (*Angraecum eichleriana*). (C) Brettwurzeln bei einem *Ficus*-Baum aus dem Regenwald (Singapur).



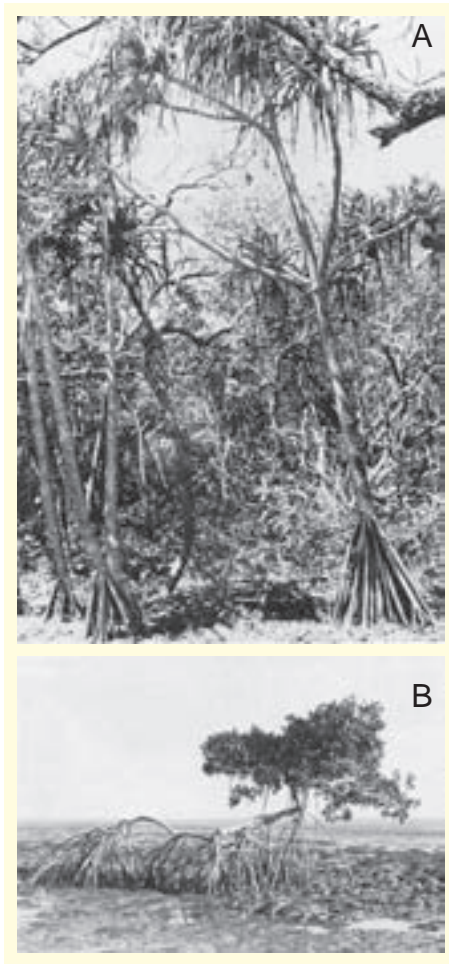


Abb. 25-20: Stelzwurzeln. (A) *Pandanus* (Schraubenbaum); (B) *Rhizophora*, ein Mangrove-Baum.

wälder können *Brettwurzeln* ausgebildet werden (Beispiel: *Ficus*-Arten, Abb. 25-19 C).

Auch *Stelzwurzeln* erhöhen die Standfestigkeit. Wir finden sie z.B. beim tropischen Schraubenbaum (*Pandanus*; Abb. 25-20 A) oder bei vielen der die Gezeitenzone tropischer Meere besiedelnden Mangrove-Bäumen (vgl. Kap. 31). Hier verankern die Stelzwurzeln den Pflanzenkörper im Schllick und erheben ihn über das mittlere Hochwasserniveau (Abb. 25-20 B).

Manche Pflanzen bilden kontraktile *Zugwurzeln* aus (Abb. 25-21). Man findet sie bei vielen Geophyten und Stauden. Bei Stauden dienen Zugwurzeln dem Schutz der Erneuerungsknospen, die durch eine Wurzelverkürzung unter die Erdoberfläche oder zumindest in Bodennähe gezogen werden. Junge Rhizome und Zwiebeln werden nach der Keimung durch Zugwurzeln tiefer unter die Erdoberfläche verlagert. So findet der Gärtner z. B. Tulpenzwiebeln am Ende der Vegetationsperiode viel tiefer im Boden wieder, als er sie anfänglich gesetzt hatte. Die Kontraktion der Zugwurzeln beruht darauf, dass die Cellulosefasern der axial gestreckten Rindenzellen Längstextur aufweisen, sodass sich die Zellen und damit die Wurzeln bei Turgorerhöhung verkürzen und gleichzeitig verdicken.

- **Wasseraufnahme:** Bei einigen Epiphyten (vgl. Kap. 31) werden Luftwurzeln zunächst frei durch die Luft in den Boden abgesenkt. *Luftwurzeln* findet man z. B. bei vielen Orchideenarten, bei dem auch als Zimmerpflanze geschätzten Aronstabgewächs *Philodendron*, bei *Ficus*-Arten (Abb. 25-22) u. a. Die Luftwurzeln vieler epiphytischer Monokotyledonen, vor allem Orchideen und Aronstabgewächse, besitzen ein spezielles Gewebe, das *Velamen radicum*, welches der Aufnahme von Regenwasser dient (Abb. 25-23). Das Velamen besteht aus einer mehrfachen, außerhalb der Exodermis liegenden Schicht abgestorbener und daher mit Luft erfüllter Zellen. Bei Benetzung durch Regen saugen die Velamenzellen das Wasser kapillar auf und leiten es über Durchlasszellen der Exodermis an den Wurzelkörper weiter.
- **Gasaustausch:** Pflanzen in schlecht durchlüfteten Böden (Sumpf, Schlickböden) bilden negativ gravitrop wachsende *Atemwurzeln* aus, die das Wurzelsystem mit Sauerstoff versorgen können. Beispiele finden wir bei Mangrove-Arten (Abb. 25-24) oder bei der Sumpfyzypresse (*Taxodium distichum*).

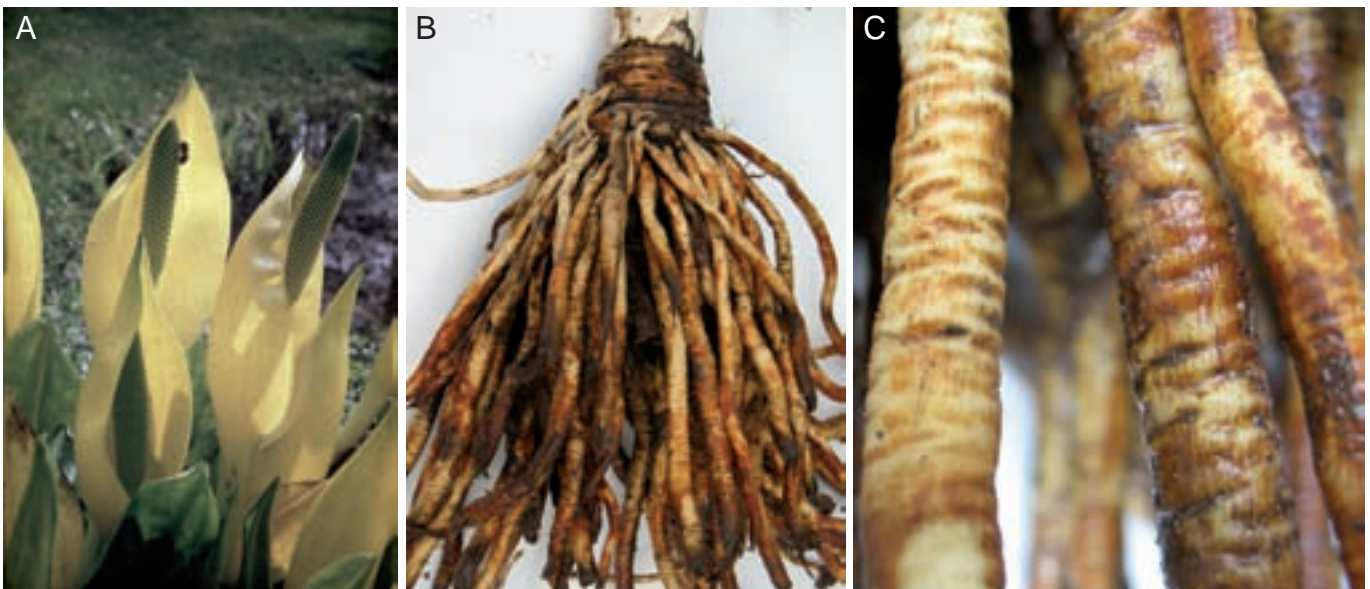


Abb. 25-21: Zugwurzeln von *Lysichiton americanum* (Araceae). (A) Habitus der Pflanze im blühenden Zustand. (B) Die Zugwurzeln. Die Rhizodermis des Wurzelkörpers schrumpft bei dessen Verkürzung nicht und wirft daher Querfalten (C).



Abb. 25-22: (A) Luftwurzeln bei einem *Ficus*-Baum aus dem Regenwald im Nordosten Australiens. (B) Luftwurzeln des Baumwürgers *Clusia*. Die Pflanze beginnt ihren Lebenszyklus als Epiphyt (Kap. 21.3), der schnell wachsende Luftwurzeln zum Boden sendet. Andere Wurzeln klammern sich an den Trägerbaum. Diese Wurzeln führen dabei starkes sekundäres Dickenwachstum durch. Es entstehen so mächtige stammartige Gebilde, welche die inzwischen zu einer regelrechten Baumkrone herangewachsene *Clusia* tragen und die Unterlage letztlich zum Absterben bringen, vor allem durch Abschnüren („Ringeln“) der Rinde mit dem Phloem. St, Stamm des Trägerbaums; CI, verdickte Luftwurzeln der *Clusia*.

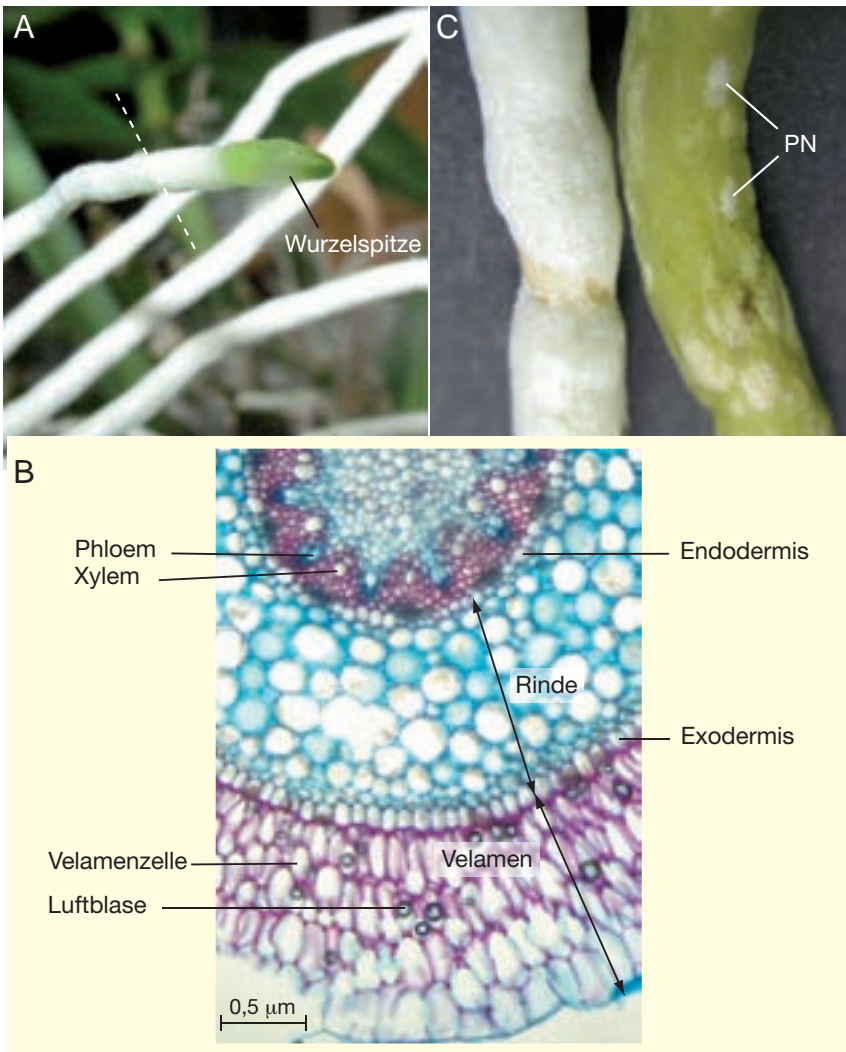
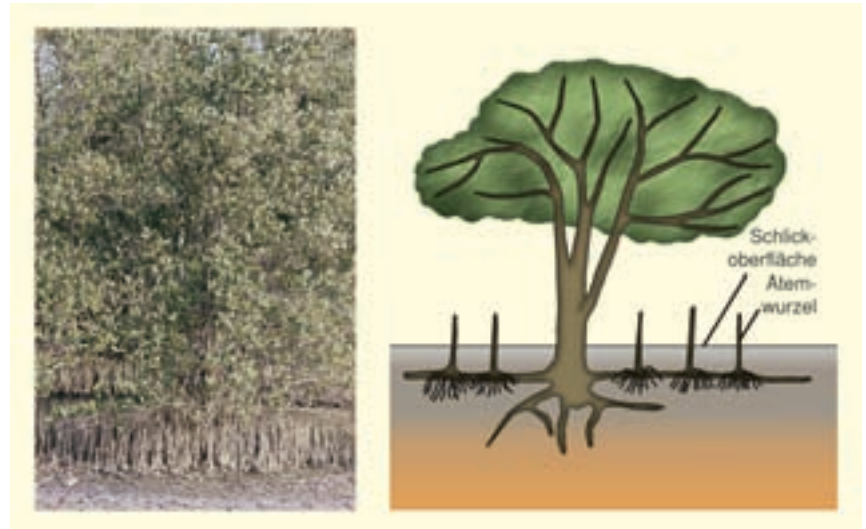


Abb. 25-23: Velamen radicum der Luftwurzeln einer epiphytischen Orchidee (*Dendrobium spec.*). (A) Habitus. Das vielschichtige, aus toten, mit Luft gefüllten Zellen bestehende Velamen umgibt die Luftwurzeln wie ein geschlossener Mantel. Die Luftfüllung der Velamenzellen bedingt Totalreflexion des Lichts. Daher erscheint das Velamen gleichmäßig weiß. An der Wurzelspitze ist das Velamen noch nicht ausgebildet, sodass das darunterliegende, Chloroplasten enthaltende und daher grüne Rindengewebe zum Vorschein kommt. (B) Querschnitt durch die Luftwurzeln in Höhe der in (A) gezeigten punktierten Linie. (C) Eine trockene (links) bzw. befeuchtete Luftwurzeln (rechts) der epiphytischen Orchidee *Vanda tricolor*. Bei Befeuchtung füllen sich die Zellen des Velamens mit Wasser. Dadurch wird die Luft in den Velamenzellen verdrängt und die Totalreflexion des Lichts geht verloren. Das grüne Rindengewebe wird unter dem nun transparenten Velamen sichtbar. Man erkennt allerdings, dass bestimmte Bereiche des Velamens kein Wasser annehmen und daher nach wie vor weiß erscheinen. Man bezeichnet diese von Wasser nicht benetzbaren Bereiche als Pneumatohoden (PN). Sie sichern selbst bei einem mit Wasser gefüllten Velamen den Gasaustausch der Luftwurzeln.

Abb. 25-24: Atemwurzeln bei Mangrove-Bäumen (*Avicennia*). Links: Habitus. Man beachte den dichten Rasen der aus der Schlickoberfläche herausragenden Atemwurzeln. Bei Hochwasser der Gezeiten sind die Wurzeln überflutet. Rechts: Schematische Darstellung des Wurzelsystems.



- **Photosynthese:** Luftwurzeln können in den Rindenzellen Chloroplasten besitzen und Photosynthese betreiben (Assimilationswurzeln; Abb. 25-23). Eine Besonderheit stellen dabei manche epiphytischen Orchideen dar, z. B. *Taeniophyllum*, *Microcoelia*, *Dendrophylax* u. a. Hier sind Blätter und Sprossachse meist bis zur Unkenntlichkeit reduziert. Die Funktion der Blätter als Photosyntheseorgan wird dann von *grünen, manchmal bandförmig verbreiterten Luftwurzeln* wahrgenommen (Abb. 25-25).

25.7 Signalübertragung in der Rhizosphäre: Allelopathie

Bisher haben wir die Wurzel als ein der Stoffaufnahme dienendes Organ kennengelernt. Von der Wurzel wird aber auch eine Vielzahl von Stoffen ausgeschieden, vor allem durch die sich dauernd erneuernden Grenzzellen der Wurzelspitze. Die freigesetzten Verbindungen (*Exsudate*) umfassen sekundäre Pflanzenstoffe, Stickstoffverbindungen, Kohlenhydrate, Vitamine und Phytohormone. Sie prägen nicht nur die chemische Beschaffenheit der Wurzeloberfläche (*Rhizoplane*), sondern auch die *Rhizosphäre*, den durch eine lebende Wurzel unmittelbar beeinflussten Raum im Boden, d. h. einen Bereich von etwa 3 mm um die Wurzel herum. Die Rhizosphäre ist bodenökologisch besonders interessant, denn sie stellt ein eigenes Ökosystem dar und ist Schauplatz vielfältiger Interaktionen zwischen Wurzel und Boden, bei denen verschiedenartige Bodenorganismen zwischengeschaltet sein können. Die Wurzelexsudate und die in der unmittelbaren Umgebung der Wurzel für Bodenorganismen günstigeren pH-Werte bedingen nämlich, dass die Besatzdichte mit diesen Organismen in der Rhizosphäre um das Fünf- bis Zehnfache höher ist als im freien Boden. Man bezeichnet dieses Phänomen als *Rhizosphäreneffekt*. Er führt zur Ausprägung unterschiedlichster Biozönosen in Wurzelnähe, die sich vor allem aus Bakterien, Pilzen und verschiedenartigen tierischen Organismen (Protozoen, Nematoden, Tardigraden [Bärtierchen], Milben usw.) zusammensetzen.

Viele der Wurzelexsudate wirken als Botenstoffe für die Interaktion zwischen der Wurzel und der Lebewelt der Rhizosphäre. Diese Wirkung kann positiv, aber auch negativ sein. Man bezeichnet jede Wirkung, die Pflanzen und Mikroorganismen mittels chemischer Botenstoffe auf andere Pflanzen ausüben, als *Allelopathie* (von griech. *allon*, einander, gegenseitig, *pathos*, Leiden) und Boten-



Abb. 25-25: Assimilationswurzeln bei der epiphytischen Orchidee *Dendrophylax funalis*. Am Ende eines alten Blütenstandes (AB) hat sich eine neue Pflanze mit Assimilationswurzeln (W) und einer neuen Blüte gebildet. Auffallend ist der lange Sporn (S) dieser Blüte. Blätter werden nicht ausgebildet, und die Sprossachse ist extrem reduziert. Die grüne Farbe der Photosynthese betreibenden Assimilationswurzeln ist nur an den Wurzelspitzen sichtbar, in trockenem Zustand aber vom Weiß mit Luft gefüllten Velamens überdeckt (vgl. Abb. 25-23).

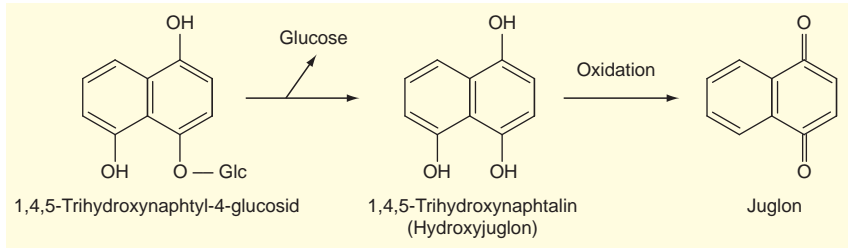


Abb. 25-26: Die Entstehung des Allelopathicums Juglon. Vom Walnussbaum (*Juglans regia*) wird die gut wasserlösliche Verbindung 1,4,5-Trihydroxynaphthyl-4-glucosid in den Boden ausgewaschen, dort deglykosiliert und anschließend zu Juglon oxidiert.

stoffe mit entsprechender Wirkung als Allelopathica. Allelopathica werden nicht nur durch Regen von den Blättern der Pflanze in den Boden ausgewaschen, sondern viel mehr noch über das Wurzelsystem in den Boden ausgeschieden.

Allelopathie ist die Grundlage für die Etablierung der N_2 -fixierenden Bakteriensymbiosen im Wurzelbereich und für die Ausbildung von Mykorrhiza (Kap. 29). Sie spielt auch bei der Pathogenabwehr (Kap. 29) eine wichtige Rolle. Manche Pflanzen unterdrücken mit Hilfe von Allelopathica das Wachstum von Konkurrenten in ihrem Nahbereich. So kann man leicht beobachten, dass unter einem Walnussbaum (*Juglans regia*) krautiger Unterwuchs in der Regel nur schwach ausgeprägt ist. Von den Blättern dieses Baumes wird 1,4,5-Trihydroxynaphthyl-4-glucosid in den Boden gewaschen (Abb. 25-26). Dort wird unter Einwirkung von Mikroorganismen durch Abspaltung des Zuckerrestes (Deglykolisierung) und Oxidation das Allelopathicum *Juglon* gebildet (Abb. 25-26). *Juglon* schließlich hemmt die Mitose und damit das Wachstum von Pflanzenkeimlingen.

Andere wichtige Allelopathica im Wurzelbereich sind Strigolactone. Hier handelt es sich um Terpenoide, die sich von den Carotinoiden ableiten und die, wie man neuerdings weiß, als Phytohormone die Verzweigung der Sprossachse kontrollieren. Wir werden später in diesem Zusammenhang (Kap. 26.2) noch ausführlicher auf die Strigolactone zu sprechen kommen. Strigolactone werden aber auch von den Wurzeln vieler Pflanzen in die Rhizosphäre ausgeschieden und wirken dort bereits in extrem niedriger Konzentration von $<10^{-11}$ M. In der Rhizosphäre bewirken Strigolactone zweierlei: Erstens fördern sie die Verzweigung und das Wachstum der Hyphen von vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza (VAM; Kap. 29.2.2.1.2.C) bildenden Pilzen, was wiederum im Mykorrhizapilz die Ausscheidung von Stoffen (myk-Faktoren) induziert, welche für die Etablierung von VAM in der Pflanzenwurzel erforderlich sind. Zweitens stimulieren Strigolactone die Keimung der Samen und das Wachstum von pflanzlichen Wurzelparasiten, besonders Arten der Gattungen *Striga* und *Orobanch*e (Kap. 29.3.1). Für die Samen von *Striga* ist die Gegenwart von Strigolactonen sogar essenziell. Daraus ergibt sich für die Wirtspflanze, z. B. Mais, Hirse (Kap. 29.2.2.1.2.C), ein regelrechter Teufelskreis. Die Pflanze scheidet durch die Wurzel Strigolactone aus, die zur Etablierung der für sie nützlichen VAM erforderlich sind, die aber auf der anderen Seite die Keimung der Samen des für die Pflanze unter Umständen tödlichen Parasiten *Striga* induzieren.

Auf der Basis allelopathischer Wechselwirkungen in der Rhizosphäre zwischen Pflanzen und frei lebenden Mikroorganismen können sich komplexe Rückkoppelungssysteme aufbauen (Abb. 25-27). Eine junge Weizenpflanze scheidet 20-40 % (!) des photosynthetisch gebundenen Kohlenstoffs als Wurzelexsudate aus. Die Wurzelexsudate fördern zunächst unspezifisch das Wachstum von Bakterien in der Umgebung der Wurzel. Dies wiederum zieht im Boden lebende Protozoen, vor allem Amöben, an, die den die Wurzel umgebenden Bakterienrasen selektiv beweidet. Dadurch werden nicht nur Ausmaß, Umsatz und Artendiversität der mikrobiellen Biomasse im Nahbereich der Wurzel reguliert, sondern es wird dort auch die Vermehrung Phytohormone produzierender und damit morphogenetisch wirksamer Rhizobakterien begünstigt. Das wiederum hat zur Folge, dass die Nährstoffaufnahme der Pflanze, deren photosynthetische

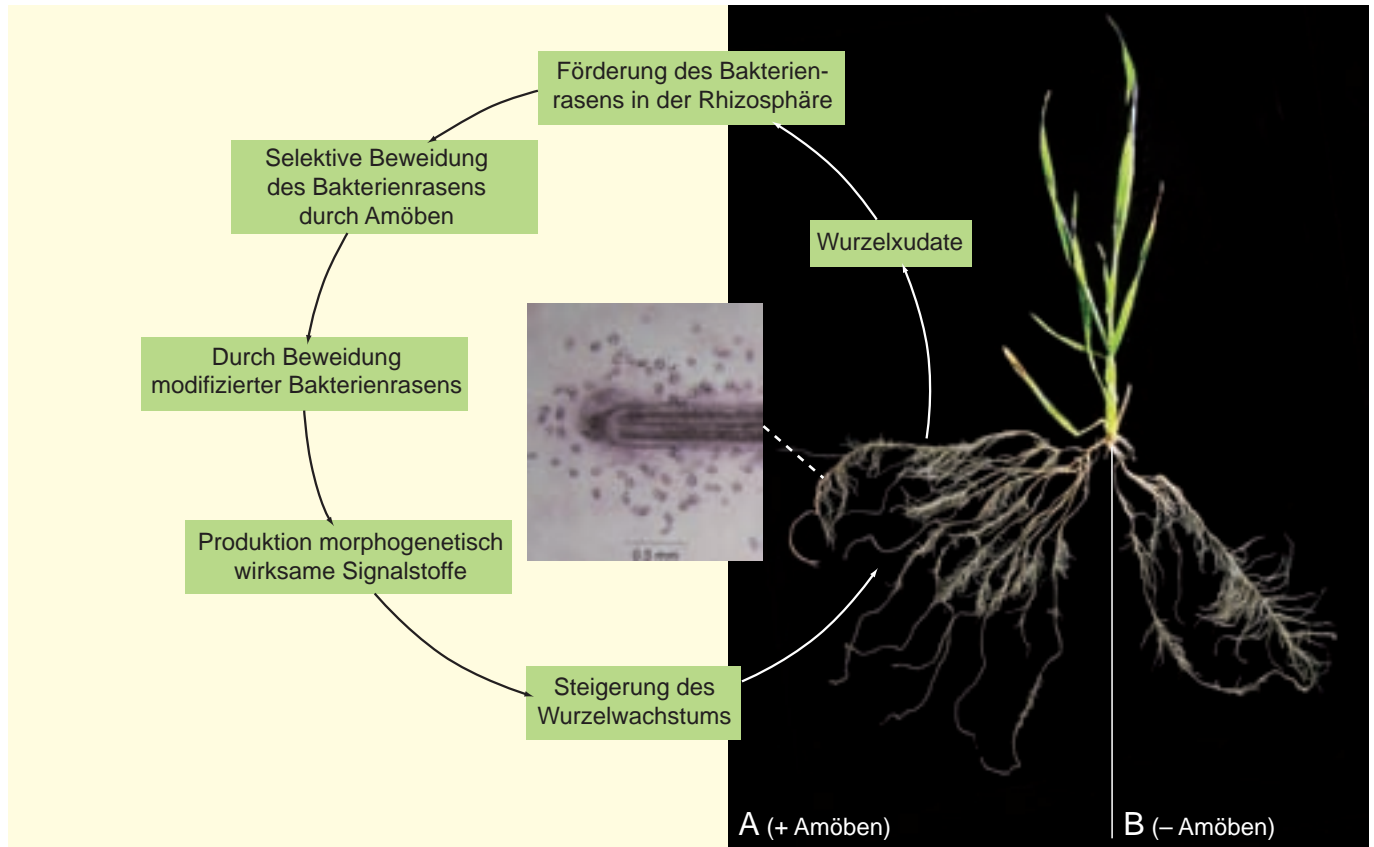


Abb. 25-27: Mechanistisches Modell der Interaktion frei lebender Organismen der Rhizosphäre mit den Wurzeln der Pflanzen, die zur Steigerung der Neben- und Feinwurzelnbildung führt. Das Modell fußt auf Experimenten an Pflanzen mit gespaltenem Wurzelsystem („split-root“-Experimente). Bei einem solchen Experiment wurde eine unter normalen Bedingungen vorkultivierte Jungpflanze von *Triticum aestivum* (Weizen) in einen aus zwei getrennten Kompartimenten A und B bestehenden Behälter so eingepflanzt, dass ein Teil der zunächst gleich gestalteten Wurzeln in das Kompartiment A, der andere Teil in das Kompartiment B einwuchs. Beide Kompartimente enthielten den gleichen sterilen Boden und wurden dann mit Bodenfiltrat beimpft, das natürliche Bodenbakterien enthielt. Dem Kompartiment A wurde zusätzlich eine Suspension der die Bodenbakterien

phagozytierenden Amöbe *Acanthamoeba castellanii* zugesetzt. Nach einiger Zeit zeigte sich, dass in dem Kompartiment A (Amöben im Boden) das Wachstum von Neben- und Feinwurzeln im Vergleich zur Kontrolle (Kompartiment B, keine Amöben) wesentlich gesteigert war. Dieser Effekt wird dadurch erklärt, dass die Amöben (und andere Bodenprotozoen) die Population der sich in Wurzelnähe versammelnden Bakterien selektiv beweidet und es dadurch zu einer Anreicherung von morphogenetisch wirksamen Rhizobakterien in der Rhizosphäre kommt. Das Bild links zeigt eine Wurzelspitze mit einer Ansammlung von Amöben, welche die hier angereicherten Bodenbakterien fressen. (Nach bislang unveröffentlichten Ergebnissen von M. BONKOWSKI und S. SCHEU, mit freundlicher Genehmigung.)

Produktivität und damit auch das Ausmaß der Wurzelexsudation zunehmen. Der Schlüssel für dieses Rückkoppelungssystem ist die selektive Beweidung der Bodenbakterien durch die Bodenprotozoen. Fehlen diese, kommt es zu keiner Steigerung des Wurzelwachstums.

Zusammenfassung

1. Wurzeln sind in der Regel unterirdische Organe der Pflanzen. Sie kommen bei den Farnen und bei den Samenpflanzen vor.
2. Wurzeln bilden im Boden Wurzelsysteme.
3. Bevor die junge Wurzel durch Ausbildung neuer Gewebe an Dicke zunimmt, zeigt sie den primären Bau.
4. Die Spitze der Wurzel ist von der Wurzelhaube (Kalyptra) bedeckt.
5. Das Spitzenwachstum der Wurzel geht von dem von der Wurzelhaube umschlossenen Vegetationspunkt der Wurzel aus.
6. Das Bildungsgewebe (Apikalmeristem) der Gymnospermen- und Angiospermenwurzel ist ein primäres Meristem und ein System von Stammzellen.
7. Die Zelldifferenzierung und die Organisation des apikalen Wurzelmeristems werden vor allem auf der Ebene der Transkription durch Transkriptionsfaktoren gesteuert.
8. Bei der Steuerung der Zelldifferenzierung im Wurzelmeristem spielt IES eine zentrale Rolle als Morphogen.
9. Auf die Zone des apikalen Meristems folgt basalwärts die Streckungs- und Differenzierungszone der Wurzel.
10. In der basalwärts auf die Streckungszone folgenden Wurzelhaarzone erfolgt die Wasser- und Nährsalzaufnahme.
11. Oberhalb der Wurzelhaarzone beginnt die Bildung von Seitenwurzeln.

Übungsaufgaben

Beschreiben Sie den äußeren Bau der Wurzel. Welche Aufgaben haben die Wurzeln? Was unterscheidet echte Wurzeln von Rhizoiden?

Welche beiden typischen Wurzelsysteme unterscheidet man, und bei welchen Pflanzengruppen kommen die verschiedenen Formen der Wurzelsysteme vor?

Welche Abschnitte kann man bei der Primärwurzel in axialer Richtung unterscheiden? Charakterisieren Sie die einzelnen Abschnitte anhand von Skizzen.

Welche Funktionen erfüllt die Wurzelhaube? Was versteht man unter Wurzelspitze/Boden-Grenzzellen? Welche Funktionen haben diese Zellen?

Wie unterscheidet sich der Vegetationspunkt der Wurzel bei Farnen von dem der Gymnospermen und der Angiospermen?

Erläutern Sie anhand von Skizzen den Aufbau des apikalen Wurzelmeristems. Begründen Sie die Aussage, dass es sich beim apikalen Wurzelmeristem um ein primäres Meristem handelt. Definieren Sie den Begriff Stammzelle; erläutern Sie, welche Stammzellen man im Wurzelmeristem unterscheiden kann, und zeichnen Sie die Lage der Stammzellnische in die Skizze der Wurzelspitze ein.

Was sind Transkriptionsfaktoren? Welche zwei Grundtypen von Transkriptionsfaktoren unterscheidet man? Welche Transkriptionsfaktoren spielen bei der Organisation der Wurzelspitze eine Rolle, was bewirken die jeweiligen Faktoren und wo werden sie in der Wurzelspitze exprimiert? Welcher Transkriptionsfaktor kann als Marker für die Position des ruhenden Zentrums im Wurzelmeristem dienen?

Erläutern Sie den Begriff Morphogen. Welcher Zusammenhang besteht zwischen dem IES-Gradienten in der Wurzelspitze und der Aktivität bestimmter dort exprimierter Transkriptionsfaktoren? Was sind PIN-Proteine, und auf welche Weise sind sie an der Ausbildung eines Konzentrationsgradienten der IES in der Wurzelspitze beteiligt?

Welche Prozesse laufen in dieser Zone ab? Erläutern Sie auf der Basis der beteiligten Stammzellen und Transkriptionsfaktoren den Mechanismus der Differenzierung von Endodermis und Rinde.

Zeichnen Sie einen Querschnitt durch die Wurzel in Höhe der Wurzelhaarzone. Beschreiben Sie die Funktion der einzelnen Gewebe. Erläutern Sie die treibenden Kräfte für die Wasseraufnahme durch die Wurzel und die Transportwege beim radialen Transport von Wasser und Nährsalzen im Bereich der Wurzelhaarzone. Was versteht man unter dem CASPARY'schen Streifen, und welche Funktion hat diese Struktur?

Skizzieren und beschreiben Sie die Bildung der Seitenwurzeln. Welche Rolle spielt der Perizykel bei der Seitenwurzelsbildung? Worin besteht der wesentliche Unterschied zwischen der Bildung von Seitenwurzeln und der von Anhangorganen des Sprosses?

12. Vor allem mehrjährige Pflanzen zeigen sekundäres Dickenwachstum der Wurzel.

Beschreiben Sie den Ablauf des sekundären Dickenwachstums der Wurzel und die Gewebe, die bei diesem Dickenwachstum gebildet werden.

13. Wurzeln können über Botenstoffe mit Mikroorganismen der Rhizosphäre und darüber hinaus mit anderen Pflanzen kommunizieren. Man bezeichnet dieses Phänomen als Allelopathie.

Erläutern Sie den Begriff Rhizosphäre. Worauf beruht die von der Wurzel ausgehende Allelopathie? Beschreiben Sie die biologische Bedeutung von Allelopathie im Wurzelbereich und durchsuchen Sie dieses Lehrbuch nach Beispielen.

Weiterführende Literatur

- Bonkowski, M., Scheu, S. (2004) Biotic interactions in the rhizosphere: effects on plant growth and herbivore development. *Ecological Studies* **173**, 71–91.
- Braune, W., Lehmann, A., Taubert, H. (1999) *Pflanzenanatomisches Praktikum. Zur Einführung in die Anatomie der Samenpflanzen*, 8. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Evert, R. F. (2006) *Esau's Plant Anatomy*. John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey.
- Eschrich, W. (1995) *Funktionelle Pflanzenanatomie*. Springer, Berlin–Heidelberg–New York.
- Grieneisen, V. A. et al. (2007) Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth. *Nature* **449**, 1008–1013.
- Groß-Hardt, R. (2009) *Entwicklung*. In: *Botanik* (Hrsg. K. Munk), Georg-Thieme-Verlag, Stuttgart–New York.
- Lösch, R. (2001) *Wasserhaushalt der Pflanzen*. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- Schopfer, P., Brennicke, A. (2006) *Pflanzenphysiologie*, 6. Auflage. Elsevier/Spektrum Akademischer Verlag, München.
- Strasburger, E. (2008) *Lehrbuch der Botanik*, 36. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg–Berlin.
- Troll, W. (1954) *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena (Reprint: Königstein 1973).
- Taiz, L., Zeiger, E. (2000) *Physiologie der Pflanzen*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Weiler, E., Nover, L. (2008) *Allgemeine und molekulare Botanik*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.



Bestellformular

Vielen Dank für Ihre Bestellung

Bitte senden Sie sie an Ihre
Buchhandlung

oder an den Verlag:

Wiley-VCH
Postfach 10 11 61
69451 Weinheim
Telefon: +49 (0) 6201-606-400
Fax: +49 (0) 6201-606-184
E-Mail: service@wiley-vch.de
Besuchen Sie uns unter
www.wiley-vch.de

USt-Id. Nr.: DE 813481633

Der €-Preis ist ausschließlich gültig für
Deutschland. Alle Preise enthalten die gesetz-
liche Mehrwertsteuer. Die Lieferung erfolgt
zuzüglich Versandkosten. Es gelten die
Lieferungs- und Zahlungsbedingungen
des Verlags. Irrtum und Preisänderung
vorbehalten. Stand der Daten: Mai 2010

Liefer- und Rechnungsanschrift:

privat

geschäftlich

Name / Vorname

Telefon / E-Mail

Kundennummer (falls zur Hand)

Firma / Institution

Abteilung / Bereich

Straße / Postfach

PLZ / Ort

Datum / Unterschrift

Ich bestelle:

Exemplare

U. LÜTTGE/ M. KLUGE/ G. THIEL
Botanik
Die umfassende Biologie der Pflanzen

ISBN: 978-3-527-32030-1
August 2010 ca. 1244 S.
mit ca. 800 Abb., davon 560 in Farbe,
und ca. 50 Tab. Gebunden

Einführungspreis € 69,-

(gültig bis 30. April 2011)

danach € 79,-

Ich möchte gerne regelmäßig Informationen über neue Produkte aus folgendem Fachgebiet erhalten:

Botanik

Biologie

Bitte senden Sie mir
kostenlos und unverbindlich
Ihren monatlichen
E-Mail Newsletter
www.wiley-vch.de/home/pas
an folgende E-Mail-Adresse:

Zahlungsweise	
<input type="checkbox"/>	Bitte senden Sie mir eine Rechnung
<input type="checkbox"/>	Scheck liegt bei
<input type="checkbox"/>	Bitte belasten Sie meine Kreditkarte
<input type="checkbox"/>	VISA
<input type="checkbox"/>	MasterCard
<input type="checkbox"/>	Amex
Kartennr. <input type="text"/>	
gültig bis <input type="text"/> <input type="text"/> <input type="text"/> <input type="text"/> Präziffer <input type="text"/> <input type="text"/>	
Datum/Unterschrift <input type="text"/>	

Adresse des Kreditkarteninhabers

(falls abweichend von Bestelladresse):

Telefon / E-Mail

Datum / Unterschrift

Botanik vom Bachelor bis zum Master – kompakt, komplett und kursorientiert!

So kompakt wie möglich und so ausführlich wie nötig setzt die 1. Auflage des "Lüttge, Kluge, Thiel" einen neuen Standard unter den deutschen Botanik-Lehrbüchern. Es umfasst die gesamten Pflanzenwissenschaften, von den allgemeinen und molekularen Grundlagen bis hin zur Entwicklungs- und Systembiologie, Ökologie, Evolution und Biotechnologie.

Mit dem Fachwissen und der Didaktik erfahrener Dozenten führt dieses Buch Studierende mit Hauptfach Botanik vom ersten Semester des Bachelor- bis ins Master-Studium und darüber hinaus:

- im Großformat und durchgehend in Farbe
- über 800 anschauliche Abbildungen, viele speziell für dieses Buch konzipiert
- ansprechender, zum Lesen verführender Text ohne enzyklopädischen Ballast
- sämtliche Grundlagen und aktuelle Anwendungen aus Genomik, Proteomik, Metabolomik und Bionik
- komprimiertes Wissen, wichtige Methoden und klare Begriffserklärungen in speziellen Themenkästen
- Kapitelzusammenfassungen für strukturiertes Lernen und Wiederholen
- Verständnisfragen nach jedem Kapitel für eine perfekte Prüfungsvorbereitung
- Abbildungen als kostenloses Bonusmaterial unter www.wiley-vch.de/home/botanik nach Erscheinen des Buchs verfügbar

Kurz:

das Beste, was ein Lehrbuch Dozenten und Studenten bieten kann.

Wiley-VCH

Postfach 10 11 61

69451 Weinheim

Telefon: +49 (0) 6201-606-400

Fax: +49 (0) 6201-606-184

E-Mail: service@wiley-vch.de

Besuchen Sie uns unter

www.wiley-vch.de

