

Morphologie und Anatomie der Schattenpflanzen terrestrischer und aquatischer Lebensräume

Wolfgang Eber

Abstract: Species of the forest floor and submerged aquatic plants have a lot of features in common, which is due to related site conditions. Dry matter production and especially synthesis of carbohydrates is limited by low light availability. Water stress is absent in hydrophytes and low in shade plants. In consequence, both are characterized by thin leaves with a poorly developed mesophyll, which in *Potamogeton obtusifolius* merely consists of one single layer. In general, cells are thin-walled, the proportion of sclerenchyma, xylem and roots is low. Submerged plants lack stomata; the stomata of *Oxalis acetosella* are small and of low density. In *Potamogeton obtusifolius* both the upper and the lower epidermis contain chloroplasts, whereas in *Oxalis acetosella* they are devoid of chloroplasts, extremely large (effective water storage) with curved upper walls to improve light absorption.

The shoots of both species are poorly developed and not self-supporting. Their conducting tissue is concentrated in a central cylinder surrounded by an endodermis and an extensive cortex. In *Oxalis*, the shoot is developed as a weak subterranean rhizome, whereas in *Potamogeton* the aerial shoot gets buoyance from the extended aerenchyma within its cortex and the median veins of the leaves.

1. Einleitung

Die Ökologie der Pflanzen hat in den letzten Jahrzehnten vertiefte Aufmerksamkeit gefunden. Nach der klassischen Standortlehre (WALTER 1960) war es vor allem die Ökophysiologie, die mit dem Lehrbuch von LARCHER (1994) – in den ersten vier Auflagen noch unter dem Titel „Ökologie der Pflanzen“ – in den Vordergrund trat, und auch bei zwei neuen Lehrbüchern (LAMBERS et al. 1998, SCHULZE et al. 2002) steht die Ökophysiologie im Mittelpunkt. Die Einwirkung der Standortfaktoren auf Anatomie und Morphologie ist dagegen weitgehend vernachlässigt worden, eine die Ökophysiologie ergänzende „Ökomorphologie“ nicht einmal in Ansätzen vorhanden. Allerdings liegt mit dem Werk von NAPP-ZINN (1984) bereits eine eindrucksvolle Materialsammlung zur experimentellen und ökologischen Anatomie des Blattes vor.

In der Arbeitsgruppe Pflanzenmorphologie der Universität Oldenburg ist die ökologische Anatomie, die Verbindung von ökologischen und vegetationskundlichen mit morphologischen und anatomischen Aspekten, einer der Schwerpunkte in Lehre und Forschung. Im Laufe von etwa 20 Jahren wurde eine Sammlung von Semidünnschnitten angelegt, die über 5.000 Präparate von über 800 Arten aus ca. 230 Familien umfasst. Thematischer Schwerpunkt dieser Sammlung sind krautige Pflanzen vor allem ökologischer Sonderstandorte, an denen standortspezifische anatomische Anpassungen studiert werden. Material aus dieser Sammlung wurde auch für die vorliegenden Untersuchungen benutzt.

2. Pflanze und Standort

Pflanzen sind Kohlenhydratorganismen. Mit der Photosynthese besitzen sie einen einmaligen physiologischen Prozess, der es ihnen möglich macht, mit Hilfe der Sonnenenergie aus Kohlendioxid und Wasser Kohlenhydrate aufzubauen. Die starke Dominanz dieser Stoffgruppe prägt Anatomie und Morphologie sowie die Lebensweise dieser Organismen. Nur bei ihnen wird die Zellmembran von einer je nach Dicke und Lignininkrustierung mehr oder weniger starren Zellulosewand umgeben, die dem Pflanzenkörper eine relative Stabilität verleiht. Durch diese Konstruktionsweise können Bäume im Extrem bis über 100 m hoch werden und einen Durchmesser von 5 m erreichen. Die Kehr-

seite dieser Stabilität ist die weitgehende Unbeweglichkeit und Ortsfestigkeit der Pflanzen. Einzig über das Wachstum von Ästen, Rhizomen oder Stolonen können sie gezielt in angrenzende günstigere Gebiete hineinwachsen und ihren Lebensraum verändern oder erweitern. Auch die für viele Arten überlebenswichtige Ausbreitung der generativen Diasporen (Samen, Früchte) ist nur durch die Verwendung effektiver Ausbreitungsmedien möglich.

Der Verlust der Beweglichkeit ist sicher für Pflanzen kein Nachteil. Man kann eher von einem Leben im Schlaraffenland sprechen, wenn allgegenwärtige Ressourcen zur Pflanze hinströmen und diese nur ihren individuellen Bedarf herausfiltern muss. Mit ihrem großflächigen Blätterdach und dem ausgedehnten Wurzelsystem verfügt sie dafür über wirksame Fallen. Das intensive Suchen und Jagen heterotropher Sammler und Jäger wäre den Pflanzen auf Grund ihrer ungünstigeren Energieversorgung ohnehin nicht möglich. Im Pflanzenreich sind mit den hochdifferenzierten Kormophyten leistungsfähige terrestrische Lebewesen entstanden, die eine Vielzahl sehr unterschiedlicher Lebensräume besiedeln konnten. Selbst saisonale Klimate mit längeren lebensfeindlichen Jahreszeiten können durch rhythmisches Wachstum ertragen werden. Dabei werden Dormanzperioden eingeschaltet, in denen der Vegetationskörper – und hier vor allem die großflächigen Absorptionsorgane – bis auf Ressourcenspeicher mit Erneuerungsknospen reduziert wird.

Spezialisten können selbst in extremen Lebensräumen überleben, in denen einzelne Standortfaktoren weit außerhalb des Optimums liegen. Diesen „Stresstoleranten“ (GRIME 1986) ist zwar nur noch ein mäßiges Wachstum möglich, da der Bauplan eher auf Stresskompensation als auf hohe Produktion ausgerichtet ist, aber diesen Einschränkungen ist auch die kleine Zahl von Konkurrenten unterworfen.

Extremen Lebensbedingungen sind nicht nur die Arten der zonalen Vegetation extremer Klimate unterworfen, sondern auch viele Arten extrazonaler und azonaler Vegetationstypen auf Sonderstandorten innerhalb der gemäßigten Klimazone. Eine besonders weite Verbreitung haben dabei in unserer Region vor allem die Schattenpflanzen, denen der lebenswichtige Faktor Licht nur stark eingeschränkt zur Verfügung steht.

3. Material und Untersuchungsmethoden

Die anatomischen Untersuchungen wurden an Material aus der Mikropreparatesammlung der Arbeitsgruppe durchgeführt. Die hervorragende Gewebeerhaltung wurde durch die Verwendung von Glykol-Methacrylat nach dem von der Firma Kulzer (GRUNEWALDT-STÖCKER 1985) entwickelten Verfahren erzielt. Die Anfärbung wurde mit Toluidinblau nach Sakai durchgeführt (GERLACH 1977). Dabei färben sich Cytoplasma, Zellkerne, Chloroplasten und unverholzte Zellwände dunkelviolett, verholzte und verkorkte Zellwände dagegen hellblau. Die Präparation wurde von den technischen Mitarbeiterinnen der Arbeitsgruppe Dorothea Badge, Anke Hüffner, Sylvia Kempen und früher auch Marita Weerts-Eden durchgeführt. Für die Messungen stand das halbautomatische Bildanalysesystem Minipop der Firma Kontron zur Verfügung.

4. Schattenstandorte und Schattenpflanzen

4.1 Terrestrische Schattenpflanzen (hygrophytische Skiadophyten)

Bei hochwüchsigen Pflanzengesellschaften werden Energie- und Wasserumsatz von der Bodenoberfläche an die Bestandesobergrenze verlagert. Dadurch entwickelt sich ein typisches Bestandesmikroklima, das sich deutlich vom Allgemeinklima der Region unterscheidet. In Wäldern führen diese mikroklimatischen Gradienten zu einer ausgesprochenen Schichtung der Vegetation, in der die Krautschicht am Boden das letzte Glied dieser Reihe darstellt. Den Arten der Krautschicht stehen nur noch weniger als 5 % der Außenhelligkeit zur Verfügung; extreme Schattenpflanzen werden sogar noch bei einer relativen Helligkeit von nur 1 % gefunden (EBER 1972). Sommergrüne Laubwälder bieten dabei gegenüber immergrünen Nadelwäldern vor der Belaubung und während der Laubentfaltung und -ausfärbung eine längere „Lichtphase“, die von Frühentwicklern in der Krautschicht vor allem für die Ausbildung von Blüten und Früchten genutzt wird. Hinsichtlich der Wasserversorgung ist die Krautschicht der Konkurrenz durch das dichte Wurzelge-

flecht der intensiv transpirierenden Bäume ausgesetzt. Daher ist es für sie überlebenswichtig, dass ihr Wasserumsatz wegen der im Waldinneren erhöhten Luftfeuchtigkeit und reduzierten Windgeschwindigkeit nur gering ist. Allerdings sind der Einschränkung der Transpiration Grenzen gesetzt, da nur ein ausreichender Wasserdurchsatz eine angemessene Versorgung mit Mineralstoffen aus der Bodenlösung gewährleisten kann. Grundsätzlich ist für das Innere von Wäldern bezeichnend, dass die Schwankung der meisten mikroklimatischen Parameter gegenüber dem Freiland herabgesetzt, das Bestandesklima daher „ozeanischer“ getönt ist (ELLENBERG 1996). Vom extremen Lichtmangel abgesehen, ist der Lebensraum der Bodenvegetation relativ stressfrei.

Die Waldbodenpflanzen werden nach den prägenden Standortfaktoren als Skiadophyten (Schattenpflanzen) oder Hygrophyten (Feuchtepflanzen, speziell Luftfeuchtepflanzen) bezeichnet. Durch den Lichtmangel stehen den Pflanzen Kohlenhydrate nur begrenzt zur Verfügung. Sie sind schwachwüchsig, und der Trockensubstanzanteil an der Biomasse ist gering. Die Blätter sind wegen der geringen Helligkeit sehr dünn; der Aufwand an Trockensubstanz pro Einheit Blattfläche ist daher minimal. Das Chlorenchym (Assimilationsparenchym) und dabei vor allem das Palisadenparenchym ist, dem geringen Lichteinfall entsprechend, nur mäßig entwickelt. Das gesamte Mesophyll ist interzellularenreich, das Verhältnis von innerer zu äußerer Blattfläche dadurch gering. Stark vakuolisierte dünnwandige Zellen herrschen vor. Die Formstabilität beruht mehr auf dem Zellsaftdruck (Turgor) als auf der Leistung spezieller Festigungsgewebe. Auch wenn Sonnenflecken auf den Blättern zuweilen eine kurzfristige stärkere Anspannung des Wasserhaushaltes verursachen, kommt es lediglich bei empfindlicheren Arten zu reversiblen Welkungserscheinungen. Infolge der niedrigen Saugspannung der Luft entfallen kohlenhydrataufwendige Transpirationsschutzmaßnahmen. Während die Epidermis als Abschlussgewebe bei Sonnenpflanzen (Heliophyten) gewöhnlich kleinzellig und mit dicken Außenwänden ausgestattet ist, finden sich bei den Schattenpflanzen meist außergewöhnlich große dünnwandige Zellen mit einer zarten Cuticula, die möglicherweise als Wasserspeichergewebe (Hydrenchyme) fungieren. Oft ist ihre Oberfläche herausgewölbt, wodurch die transpirierende Oberfläche vergrößert und auch die Lichtabsorption verbessert wird (Sammellinsenfunktion). Als zum Teil sogar häufiger auftretend werden Trichom- und Epithemhydathoden sowie herausgewölbte Spaltöffnungsapparate zur Transpirationsförderung und eine chlorophyllhaltige Epidermis erwähnt (VON DENFFER 1978); diese Merkmale wurden jedoch bei dem überwiegend mitteleuropäischen Material nicht beobachtet. Dem geringen Wasserumsatz entsprechend, besitzen die Hydrophyten ein nur schwach ausgebildetes Wurzelsystem; relative Leitfläche sowie die Dichte des Blattadernetzes und der Spaltöffnungen sind gering. Die meisten Schattenpflanzen erhalten nur auf der Oberseite Licht und sind dementsprechend bifazial und hypostomatisch gebaut.

In der mitteleuropäischen Waldflora ist der Wald-Sauerkelee (*Oxalis acetosella*) die Schattenpflanze schlechthin und daher auch am besten untersucht. Er besitzt wegen seiner geringen Atmung einen sehr niedrigen Licht-Kompensationspunkt und eine niedrige Lichtsättigung der Photosynthese und kann deshalb das schwache Licht des Waldschattens besser ausnutzen als Arten mit höheren Lichtansprüchen. *Oxalis acetosella* ist daher in der Lage, auch Flächen im tiefsten Waldesschatten zu besiedeln.

Das Sprosssystem des Wald-Sauerkeeles ist ein dichtes Rhizomgeflecht mit fadenförmigen sprossbürtigen Wurzeln, das oberhalb des Mineralbodens die sich zersetzende Streu durchzieht. Im Querschnitt der nur wenig über 1 mm dicken Rhizome (Abb. 1) ist unterhalb der Epidermis und eines einschichtigen Plattenkollenchyms ein umfangreiches Rindenparenchym zu sehen, das als Wasser- und Nährstoffspeicher dient. Der enge Zentralzylinder (Durchmesser ca. 0,3 mm) besitzt einen äußeren Phloem- und einen inneren Xylemring, zwischen denen sich ein schmaler Kambiumring befindet. Außen wird er von einer Endodermis umgeben, einem inneren Abschlussgewebe mit verdickten Wänden. Im Zentrum liegt ein kleinflächiges Markparenchym.

Der Sauerkelee bildet keinen beblätterten Luftsproß aus. An die Oberfläche gelangen nur die Blätter sowie die Blüten mit ihren blattlosen Stielen. An der Basis der Blätter sind verdickte Gelenkpolster ausgebildet, die auch nach dem Absterben der Blätter erhalten bleiben und die Speicherfunktion des Rhizoms unterstützen. Bei längerer Anspannung des Wasserhaushaltes im Sommer kann ein Teil der Blätter absterben; diese Verluste können

allerdings teilweise bei einer Verbesserung der Wasserversorgung durch Blattneubildung aus dem Rhizom ausgeglichen werden. Normale offene Blüten werden nur in der Lichtphase im Frühling ausgebildet. In der Schattenphase entwickeln sich später noch einmal Blüten; da dann Bestäuber fehlen, sind diese Blüten jedoch nur noch kleistogam (EBER 1986). Sie öffnen sich nicht mehr und bestäuben sich selbst.

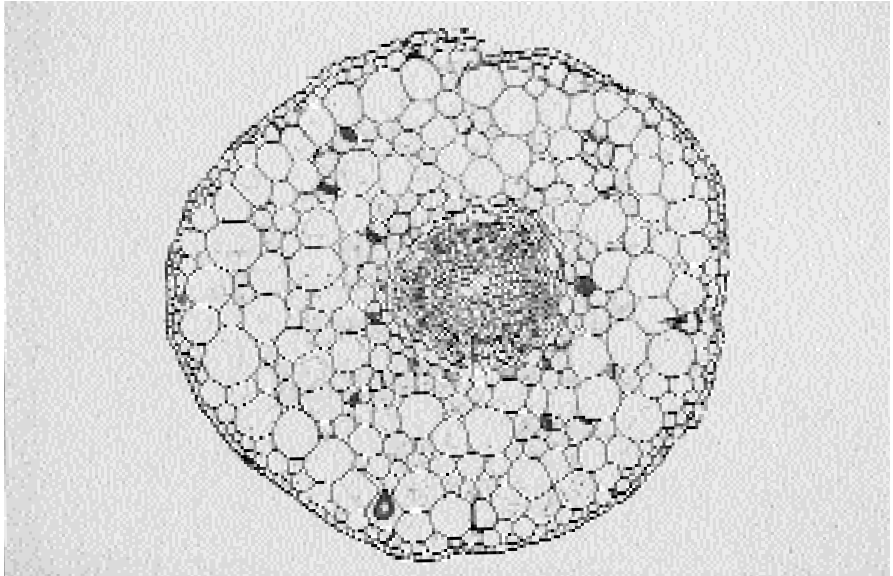


Abb. 1: Querschnitt durch das Rhizom von *Oxalis acetosella* – (1 cm = 164 µm).

Im Querschnitt durch die Blattspreite (Abb. 2) zeigt sich der Schattenblattcharakter des Sauerklees stärker ausgeprägt als bei allen anderen untersuchten Arten des Waldbodens. Die Blattspreite ist mit nur 0,09-0,16 mm Dicke extrem dünn für terrestrische Pflanzen. Besonders auffällig sind die großen chloroplastenfreien Epidermiszellen der Blattober- und -unterseite, die zusammen mehr als doppelt so dick sind wie das gesamte Mesophyll. Die der Strahlung exponierteren Außenwände der oberen Epidermis sind dabei erwartungsgemäß stärker verdickt als die der Unterseite. Die Schließzellen der Spaltöffnungen liegen zwar auf dem Niveau der benachbarten Epidermiszellen, wirken aber durch deren papillenartige Herauswölbung wie eingesenkt. Mit den Spaltöffnungen in Verbindung steht das ausgedehnte Interzellularsystem des Schwammparenchyms, das mehr als die Hälfte des Mesophylls ausmacht. Den Zellen des Palisadenparenchyms fehlt die für dieses Gewebe typische Streckung weitgehend; sie sind überwiegend rundlich bis dreieckig (Trichterzellen). Beide Gewebe des Chlorenchyms unterscheiden sich kaum in der Chloroplastendichte. Die von einem dichten Ring parenchymatischer Zellen umgebenen Leitbündel sind schwach entwickelt und besitzen neben wenigen englumigen Wasserleitungsbahnen ein etwas umfangreicheres Phloem. Das dünnwandige epidermale Wassergewebe (Hydrenchym), das fehlende Sklerenchym sowie die schwach

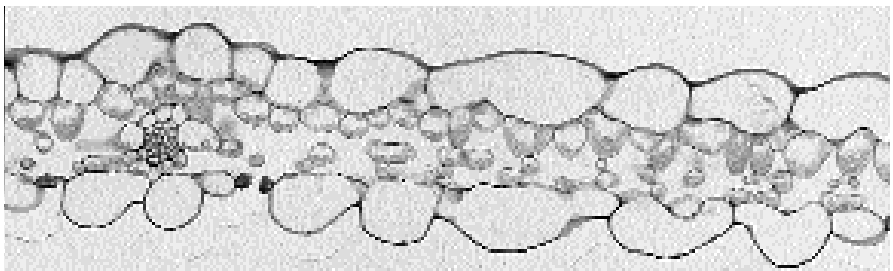


Abb. 2: Querschnitt durch das Blatt von *Oxalis acetosella* – (1 cm = 52 µm).

ausgebildeten und wie die Spaltöffnungen nur mit geringer Dichte auftretenden Leitbündel entsprechen der hohen Luftfeuchtigkeit des Standortes und dem daraus resultierenden geringen Wasserumsatz. Die schwache Ausbildung des Chlorenchyms, die geringe innere Oberfläche und die geringe Streckung des Palisadenparenchyms spiegeln den Lichtmangel wieder. Dünne Wände und voluminöse Interzellularen (Hohlbauweise) sind Zwänge, die sich aus der geringen Photosyntheseleistung ergeben.

4.2 Aquatische Schattenpflanzen (hydrophytische Skiadophyten)

Lichtmangel ist auch für submerse Wasserpflanzen (Hydrophyten) ein dominierender Standortfaktor. Vor allem in eutrophen Gewässern wird die Sichttiefe und damit das den Tauchblattpflanzen zur Verfügung stehende Licht durch Reflexion von der Gewässeroberfläche sowie die Absorption durch Schwebstoffe und planktische Organismen stark eingeschränkt. Wo Wasserschwaber (Pleustophyten) wie die Wasserlinsen oder Blätter der Schwimmblattpflanzen die Wasseroberfläche bedecken, wird das Existenzminimum oft unterschritten. Wasser, für die meisten terrestrischen Pflanzen zumindest zeitweise ein kritischer Faktor, steht hier unbegrenzt zur Verfügung. Es dämpft die Temperaturschwankungen und macht die Gewässer zu einem isothermen Lebensraum. Neben dem Licht ist CO_2 ein weiterer kritischer Faktor für die Photosynthese. CO_2 ist zwar in Wasser leicht löslich und im Umfeld der Pflanzen reichlich vorhanden, seine Verfügbarkeit wird jedoch durch die geringe Diffusionsgeschwindigkeit im Wasser stark eingeschränkt. Das gilt auch für den Sauerstoff, dessen Löslichkeit im Wasser zudem noch sehr gering ist. Unter diesen Umständen ist für die Submerspflanzen die Nutzung des bei ihrer Photosynthese freigesetzten Sauerstoffs sowie des aus ihrer Atmung stammenden CO_2 von essentieller Bedeutung.

Submerse Hydrophyten sind offensichtlich in noch stärkerem Maß als die terrestrischen Schattenpflanzen zu den „Stresstoleranten“ zu zählen. Wie diese besitzen sie eine niedrige Produktivität und werden zu einem ökonomischen Umgang mit Kohlenstoff gezwungen. Dünnwandige, stark vakuolisierte parenchymatische Zellen herrschen dementsprechend vor, während Sklerenchyme sowie Tracheen und Tracheiden mit dickwandigen und überwiegend verholzten Zellen nur spärlich ausgebildet werden. Wasser und die umfangreichen Lakunen der Aerenchyme haben einen extrem hohen Anteil am Volumen des Vegetationskörpers, der Anteil der Trockenmasse am Frischgewicht der Pflanze macht nur wenige Prozent aus.

Unterwasserpflanzen sind mangels stützender Sklerenchyme nicht selbsttragend. Nimmt man sie aus dem Wasser heraus, fallen sie in sich zusammen. Nur bei wenigen Arten wie dem Rauhen Hornblatt (*Ceratophyllum demersum*) und dem Spreizenden Hahnenfuß (*Ranunculus circinatus*) bleiben die Blätter auch außerhalb des Wassers formstabil. Alle Arten gehen schnell zu Grunde, wenn sie der Atmosphäre ausgesetzt werden, da ihre zarte Cuticula keinen nennenswerten Transpirationsschutz bietet.

Das leistungsfähige Aerenchym in Sprossachsen und Blättern verschafft dem Vegetationskörper den notwendigen Auftrieb, um die Blätter oberflächennah für die Lichtabsorption auszurichten. Ähnlich wie bei den Rhizomen vieler Arten sind in den Sprossachsen der Submerspflanzen die Leitelemente in einem engen Zentralzylinder konzentriert, der von einer umfangreichen aerenchymatischen Rinde umgeben wird. Die Sprossachsen sind dadurch in der Lage, elastisch Strömung und Wellen nachzugeben. Die meisten ausdauernden Arten besitzen neben den kurzlebigen Blättern und Sprossachsen Rhizome, die das Substrat durchziehen und neben den Turionen (Winterknospen) als Überdauerungsorgan fungieren. Bei ihnen ist der Aerenchymanteil zugunsten von Speicherparenchyman reduziert.

Die Wasser- und Mineralstoffaufnahme erfolgt überwiegend über die Blätter, während das schwach ausgebildete, zum Teil sogar fehlende Wurzelsystem (*Ceratophyllum*-Arten) wohl hauptsächlich der Verankerung dient. Bei den Blättern finden wir dementsprechend ein weites Verhältnis zwischen der Austauschfläche und dem Organvolumen. Sie sind entweder wie bei den Laichkräutern (Potamogetonaceae) großflächig und sehr dünn oder besitzen wie bei zahlreichen Gattungen (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Ranunculus*, *Hottonia*) Fiederblätter mit schmalen bis fadenförmigen Fiedern. Die Chloroplasten be-

finden sich hauptsächlich in der astomatischen Epidermis, wodurch der Diffusionsweg für das CO_2 verkürzt wird. Das Mesophyll ist oft nur einschichtig oder fehlt im Extrem sogar wie bei der Wasserpest (*Elodea canadensis*).



Abb. 3: Querschnitt durch das Blatt von *Potamogeton obtusifolius* – (1 cm = 372 μm).

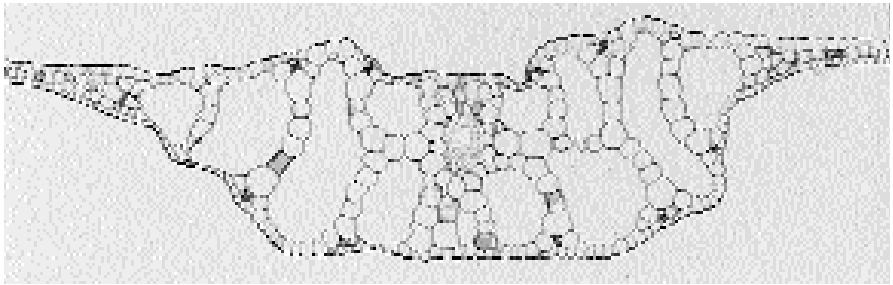


Abb. 4: Querschnitt durch die Mittelrippe des Blattes von *Potamogeton obtusifolius* – (1 cm = 130 μm).

Das gewählte Beispiel (Abb. 3) zeigt das Submersblatt des Stumpfblättrigen Laichkrautes (*Potamogeton obtusifolius*), eines Kleinlaichkrautes der Wiesengraben in der Wesermarsch. Das abgebildete Blatt ist 3,8 mm breit, wobei 2,7 mm auf die Assimilationsfläche und 1,1 mm auf die Mittelrippe entfallen. Die 330 – 380 μm dicke voluminöse Mittelrippe (Abb. 4) enthält nur ein einziges Leitbündel mit wenig entwickelten Leitgeweben und einzelnen Phloem- und Xylemfasern. Der weit überwiegende Teil wird von umfangreichen Aerenchymtrakten eingenommen, die durch eine Zellschicht starke Septen getrennt werden. Wo die Septen an die Epidermis grenzen, sind kleinzellige hypodermale Sklerenchymstränge entwickelt, die nur in der Blattmitte fehlen. Der gesamte Bereich der Mittelrippe ist frei von Chloroplasten. Die Photosynthese findet ausschließlich in den flächigen, nur 30 – 45 μm dicken Spreitenbereichen statt (Abb. 5). Das Mesophyll besteht hier aus nur einer einzigen Schicht relativ großer Zellen. Die Zellen der oberen Epidermis sind nur wenig, die der unteren deutlich kleiner. Alle drei Schichten enthalten ohne erkennbare Unterschiede Chloroplasten in mäßiger Dichte. In beiden Blatthälften findet sich je ein sehr kleines Leitbündel mit einem Halbkreis von Phloemfasern. An dieser Stelle ist das Blatt mit ca. 60 μm etwas dicker als in den benachbarten Bereichen, enthält aber wie diese nur kleine Interzellularen. Hypodermale Sklerenchymstränge an den Rändern geben dem Blatt Stabilität. Bei *Potamogeton obtusifolius* zeigt sich eine deutliche Aufgabenteilung. Während die umfangreiche Mittelrippe mit ihrem ausgeprägten Aerenchym dem Blatt Auftrieb gibt, findet die Photosynthese ausschließlich in den dünnen Seitenflügeln statt. Kleine subepidermale Sklerenchyme sowie Phloem- und Xylemfasern geben dem zarten linealischen Blatt den nötigen Widerstand gegen Wellen und Strömung.

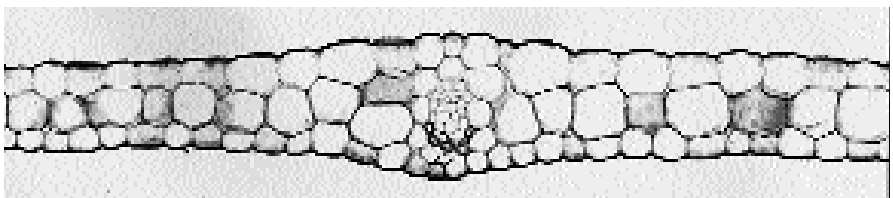


Abb. 5: Querschnitt durch die Assimilationsfläche des Blattes von *Potamogeton obtusifolius* – (1 cm = 33 μm).

Die Sprossachsen der Laichkräuter sind einander recht ähnlich. Da von *Potamogeton obtusifolius* kein Präparat zur Verfügung stand, wurde ein Querschnitt durch die Sprossachse des Schwimmenden Laichkrautes (*Potamogeton natans*) ausgewählt (Abb. 6), um den Grundbauplan submerser Sprosse der Gattung *Potamogeton* vorzustellen. Der Sprossquerschnitt (Durchmesser ca. 2,3 mm) ist in eine umfangreiche Rinde und einen engeren von einer Endodermis umgebenen Zentralzylinder (Durchmesser 0,58 mm) gegliedert. Die Epidermis besitzt schützende verdickte Außenwände. Das Rindenparenchym ist als ein großlakuniges Aerenchym ausgebildet, an dessen Ecken entweder von einer Sklerenchymscheide umgebene winzige Leitbündel oder kleinzellige Sklerenchymfaserbündel zu finden sind, deren äußerste an die Epidermis grenzen. Die Endodermis befindet sich im tertiären Zustand und besitzt verdickte und mit Lignin inkrustierte Verdickungen der radialen und inneren tangentialen Wände. Acht große Leitbündel bilden einen Ring unterhalb der Endodermis, ein weiteres befindet sich im Zentrum. Ihre Tracheen sind großlumig, deren Wände jedoch weder verdickt noch verholzt. An beiden Polen der Leitbündel sind Sklerenchymkappen ausgebildet; die Phloemfasern grenzen dabei un-

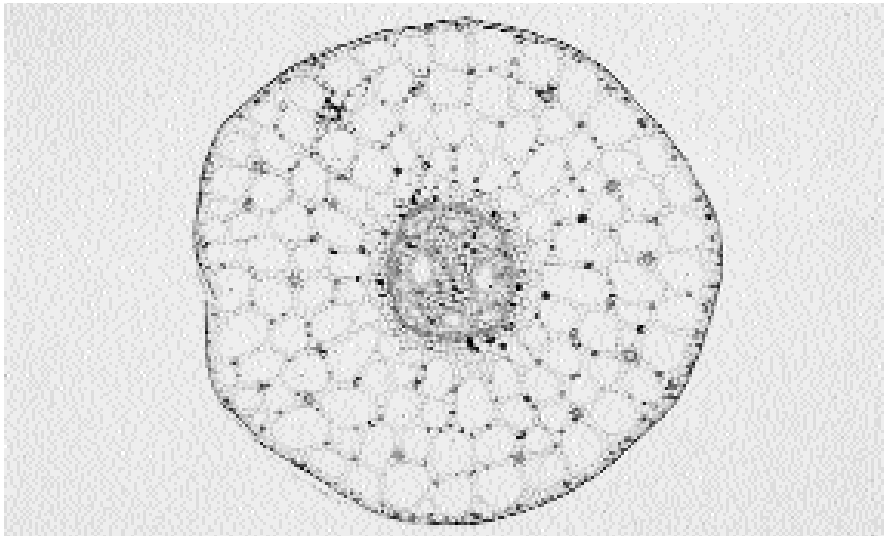


Abb. 6: Querschnitt durch die Sprossachse von *Potamogeton natans* – (1 cm = 340 µm).

mittelbar an die Endodermis.

Die Sprossachse ist durch die zentrale Lage der Leit- und Festigungsgewebe und die zwar zahlreichen, aber dünnen Sklerenchymstränge der Rinde sehr elastisch und dadurch weder durch Strömung noch durch Wellen gefährdet. Die Aerenchyme dienen wohl hauptsächlich dem Auftrieb, geben aber auch der Sprossachse viel Volumen bei geringem Einsatz knapper Ressourcen (Hohlbauweise). Das Xylem versorgt die peripheren Organe mit Mineralstoffen, die im Boden reichlicher zur Verfügung stehen als im Wasserkörper.

5. Zusammenfassung

Die Bodenvegetation der Wälder und die Unterwasservegetation der Gewässer besitzen eine Vielzahl von Gemeinsamkeiten, die auf eine Reihe ähnlicher prägender Standortfaktoren zurückzuführen sind. Lichtmangel schränkt die Stoffproduktion und dabei besonders die Synthese von Kohlehydraten ein. Der Wasserhaushalt ist bei den Unterwasserpflanzen gar nicht, bei den Waldbodenpflanzen nur gering angespannt. Als Folge besitzen sie dünne Blätter mit einem schwach entwickelten Mesophyll, das bei dem submersen Hydrophyten *Potamogeton obtusifolius* sogar nur aus einer einzigen Zellschicht besteht. Alle Zellen sind dünnwandig, Sklerenchyme, Wasserleitungsbahnen und Wurzeln nur schwach entwickelt. Unterwasserpflanzen besitzen keine Spaltöffnungen; bei *Oxalis aceto-*

sella sind diese klein und von geringer Dichte. Beide Epidermisschichten besitzen bei *Potamogeton obtusifolius* Chloroplasten; bei *Oxalis acetosella* dagegen sind sie chloroplastenfrei, stark vergrößert (Wasserspeicher) und auf der Außenseite gewölbt (Sammellinsenfunktion).

Die Sprossachsen beider Arten sind schwach entwickelt und nicht selbsttragend. Ihre Leitgewebe befinden sich in einem von einer Endodermis umgebenen Zentralzylinder, der von einer umfangreichen Rinde umgeben wird. Bei *Oxalis* handelt es sich dabei um dünne plagiotrope Rhizome, bei *Potamogeton* um orthotrope Sprossachsen, denen ausgedehnte Aerenchyme in der Rinde sowie in den Blattrippen der Blätter Auftrieb geben.

Literatur

- DENFFER, D. v. (1978): Morphologie. In: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, begründet von E. STRASBURGER, 31. Aufl., S. 187. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- EBER, W. (1972): Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. – Scripta Geobotanica 3. Verlag Erich Goltze, Göttingen.
- EBER, W. (1986): Jahresrhythmus und Produktion der Kraut- und Mooschicht. In: ELLENBERG, H., MAYER, R., SCHAUERMANN, J. (Hrsg.): Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986, S. 127-136. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- GERLACH, D. (1984): Botanische Mikrotechnik. 3. Aufl. – Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- GRIME, J.P. (1986): Plant strategies and vegetation processes. – John Wiley & Sons, Chichester.
- GRUNEWALDT-STÖCKER, G. (1985): Zur Verwendung von 2-Hydroxyethyl-Methacrylat (GMA) als Einbettungsmedium bei histologischen Untersuchungen in der Phytopathologie. – Phytopath. Z. 113: 150-157.
- LAMBERS, H., CHAPIN, S.F., PONS, T. (1998): Plant Physiological Ecology. – Springer Verlag, Berlin – New York.
- LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- NAPP-ZINN, K. (1984): Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und Ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Encyclopedia of Plant Anatomy, Band VIII, 2B. – Gebrüder Bornträger, Berlin – Stuttgart.
- SCHULZE, E.D., BECK, E., MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2002): Pflanzenökologie. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg – Berlin.
- WALTER, H. (1961): Standortslehre. (Einführung in die Phytologie, Band III), 2. Aufl. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Wolfgang Eber, AG Pflanzenmorphologie, Institut für Biologie und Umweltwissenschaften, Fakultät V der Universität, D-26111 Oldenburg