

Morphologie und Anatomie

Sprossachse

1 Einleitung

Die Sprossachse ist der (meist oberirdische) Teil der Pflanze, der die Blattorgane trägt. Im allgemeinen Sprachgebrauch werden Sprossachse und Spross oft synonym verwendet. Jedoch stammt der Begriff **Spross** aus einem zweiteiligen Kormuskonzept, in dem es nur Wurzel und Spross als Grundorgane gibt. Die Sprossachse samt Blätter werden als ein Organ (Spross) aufgefasst. Der Begriff **Sprossachse** geht aus einem dreiteiligen Kormuskonzept hervor, bei dem die Blätter und Sprossachsen als zwei eigenständige Grundorgane betrachtet werden.

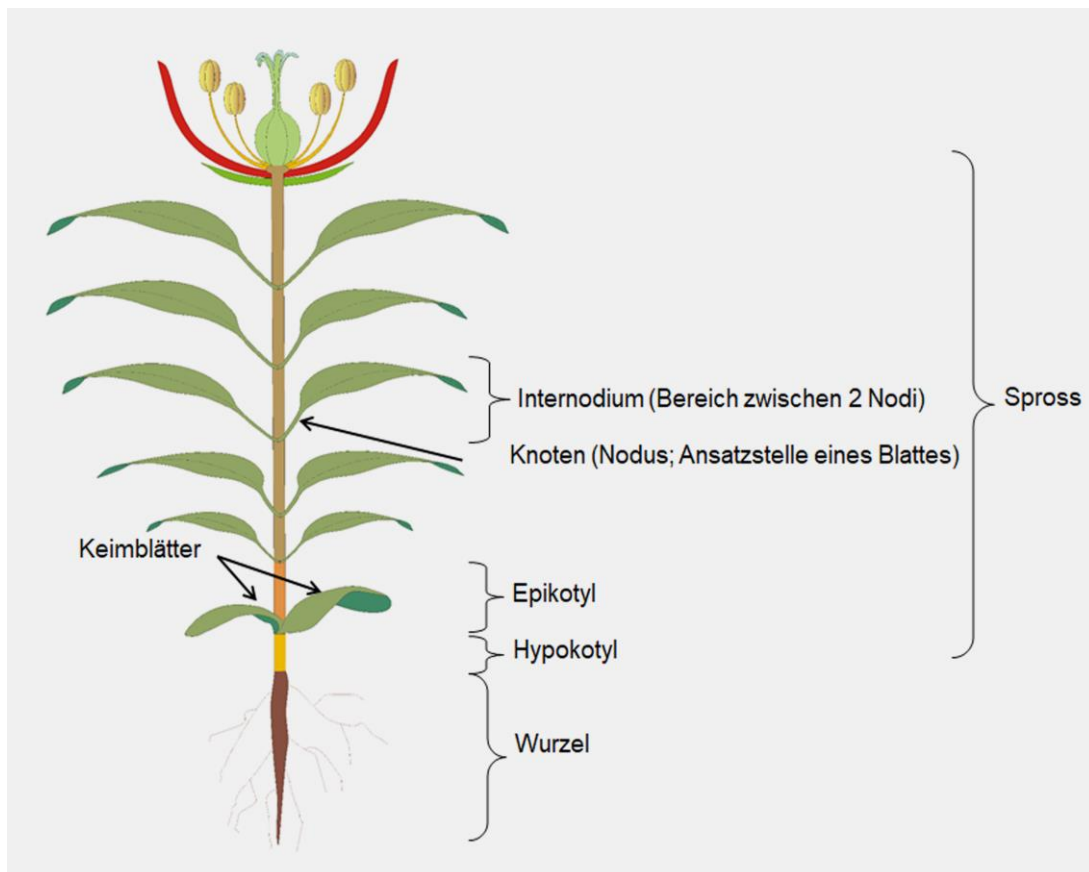


Abb. 1: Aufbau eines Sämlings eines zweikeimblättrigen Bedecktsamers; der Begriff Spross stammt aus einem zweigliedrigen Kormuskonzept und betrachtet die Sprossachse und die daran stehenden Blätter als eine gemeinsame Struktur.

Die Sprossachse entsteht durch apikales Wachstum und verlängert die Achse des Keimlings. Sie ist durch die an ihr inserierenden Blätter deutlich gegliedert. Jede Ansatzstelle eines Blattes wird als **Nodus** (Knoten, Plural: Nodi) bezeichnet, der

dazwischen liegende Bereich als **Internodium**. Dabei tragen die ersten beiden Internodien an der Keimachse besondere Namen. So wird der Bereich zwischen Wurzel und Keimblättern als **Hypokotyl** bezeichnet, das darauf folgende als **Epikotyl**. Der Spross, der die Keimachse verlängert, wird als **Keim-** oder **Primärspross** bezeichnet.

2 Verzweigungen

Die grundsätzliche Verzweigung der Samenpflanzen erfolgt aus der Achsel eines Blattes (**Tragblatt**). Alles, was in der Achsel eines Blattes steht, ist damit ein Spross. Dies gilt auch für Blüten, die morphologisch nichts Anderes darstellen als Kurztriebe mit stark metamorphierten (abgewandelten) Blättern.

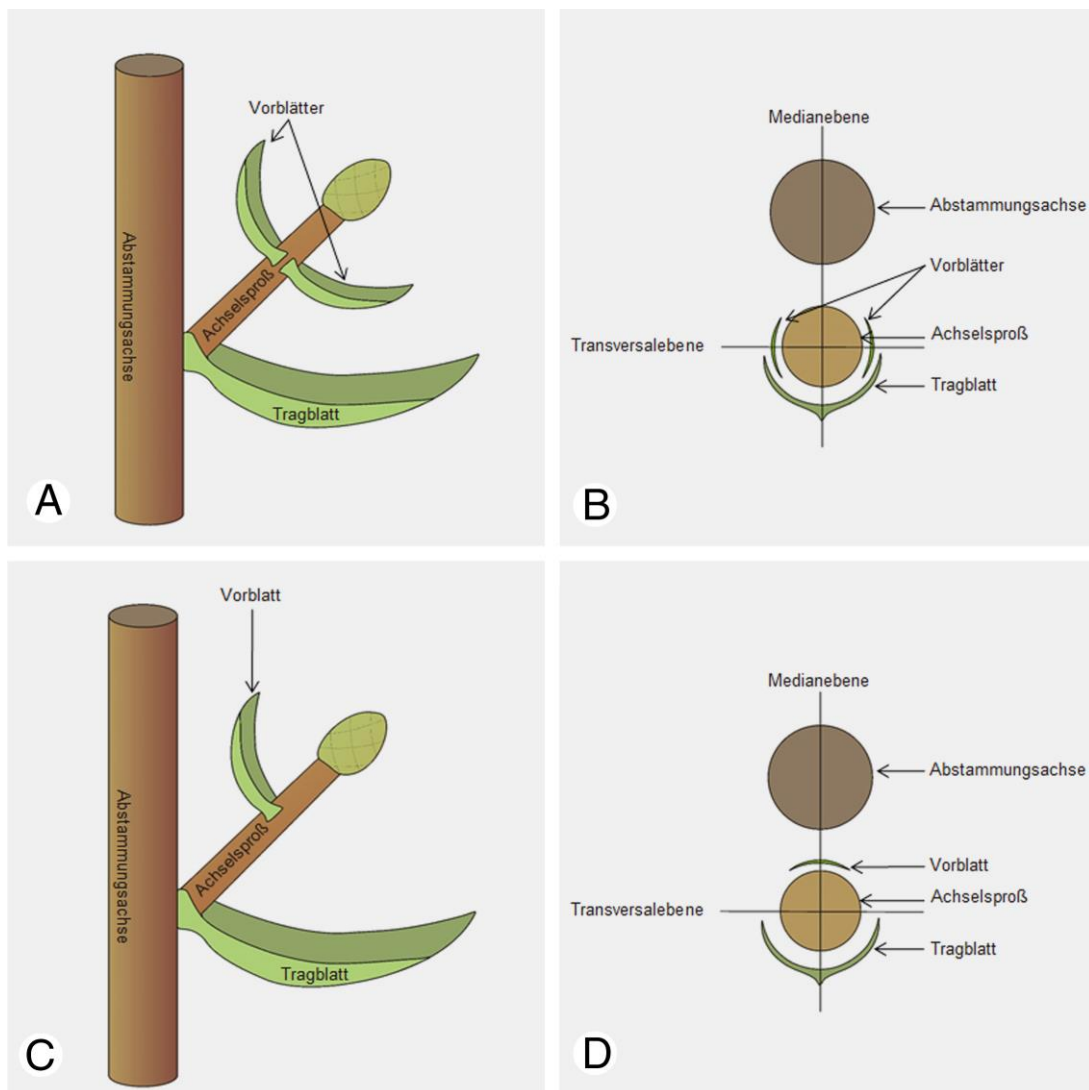


Abb. 2: Verzweigungsstrukturen; bei Samenpflanzen entsteht eine Verzweigung immer aus der Achsel eines Blattes (Tragblatt); **A & B:** Zweikeimblättrige Bedecktsamer (dikotyle Angiospermen) mit 2 Vorblättern; **C & D:** Einkeimblättrige Bedecktsamer (monokotyle Angiospermen) mit nur 1 Vorblatt; dies meist median hinten mit seiner Rückseite zur Abstammungsachse ausgerichtet (adossiert).

2.1 Metatopien

Das oben vorgestellte Verzweigungsmuster gilt grundsätzlich und kann bei Samenpflanzen nicht abgewandelt werden, auch wenn es in manchen Gruppen z. B. den Solanaceae und den Boraginaceae häufiger so scheint, als stünde der Seitenspross nicht in der Achsel eines Tragblattes. In solchen Fällen wurden die Seitenachsen aus der ursprünglich achselständigen Position durch sekundäre, interkalare Wachstumsprozesse herausgehoben und man spricht von **Metatopien**. Man kann dabei zwei Prozesse unterscheiden: 1. Verlagerung des Seitensprosses in den Bereich des Internodiums (**Konkauleszenz**) und 2. Verlagerung des Seitensprosses auf das Blatt (**Rekauleszenz**).

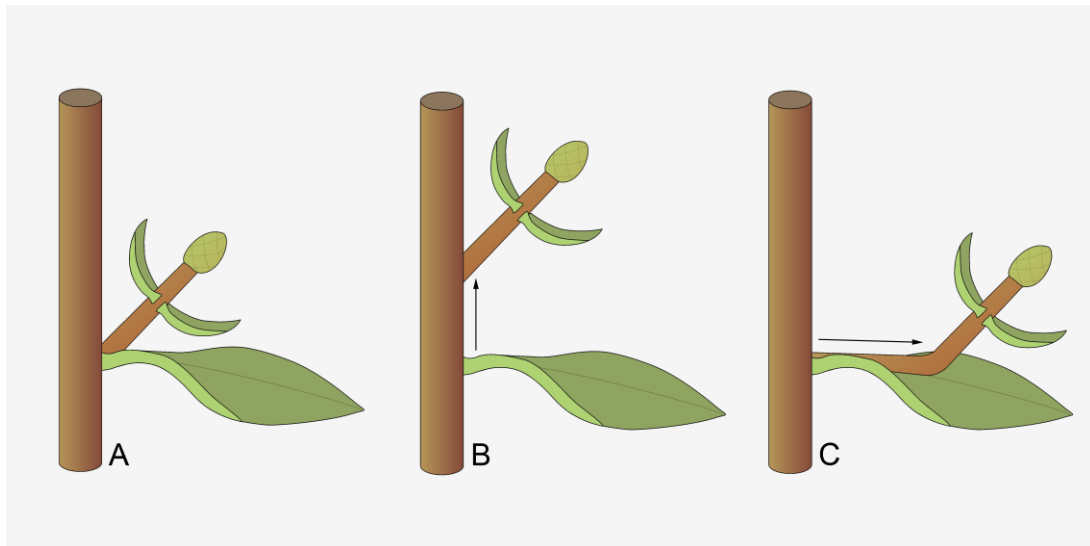


Abb. 3: Metatopien; **A:** Reguläre Verzweigung aus der Achsel eines Tragblattes; **B:** Konkauleszenz, Verlagerung des Seitensprosses in den Bereich des Internodiums; **C:** Rekauleszenz, Verlagerung des Seitensprosses auf das Blatt.

2.2 Beisprosse

Das Apikalmeristem kann durch interkalare Wachstumsprozesse stark gedehnt bzw. sogar fraktioniert (zerteilt) werden. Dadurch kommt es zur Ausbildung von Beisprossen, bei denen mehrere Sprossachsen in der Achsel eines gemeinsamen Tragblattes stehen. Je nach Anordnung lassen sich verschiedene Formen von Beisprossen erkennen. Bei den dikotylen Angiospermen (zweikeimblättrige Bedecktsamer) können Beisprosse in **serial aufsteigender Folge** (z. B. *Lonicera*, Heckenkirsche), in **serial absteigender Folge** (z. B. *Rubus*, Brombeere) oder in **biserialer Folge** angelegt werden. Bei aufsteigenden Beisprossen steht der erste und damit größte Achselspross (**Primanspross**) beim Tragblatt, weitere folgen aufsteigend zwischen ihm und dem Internodium.

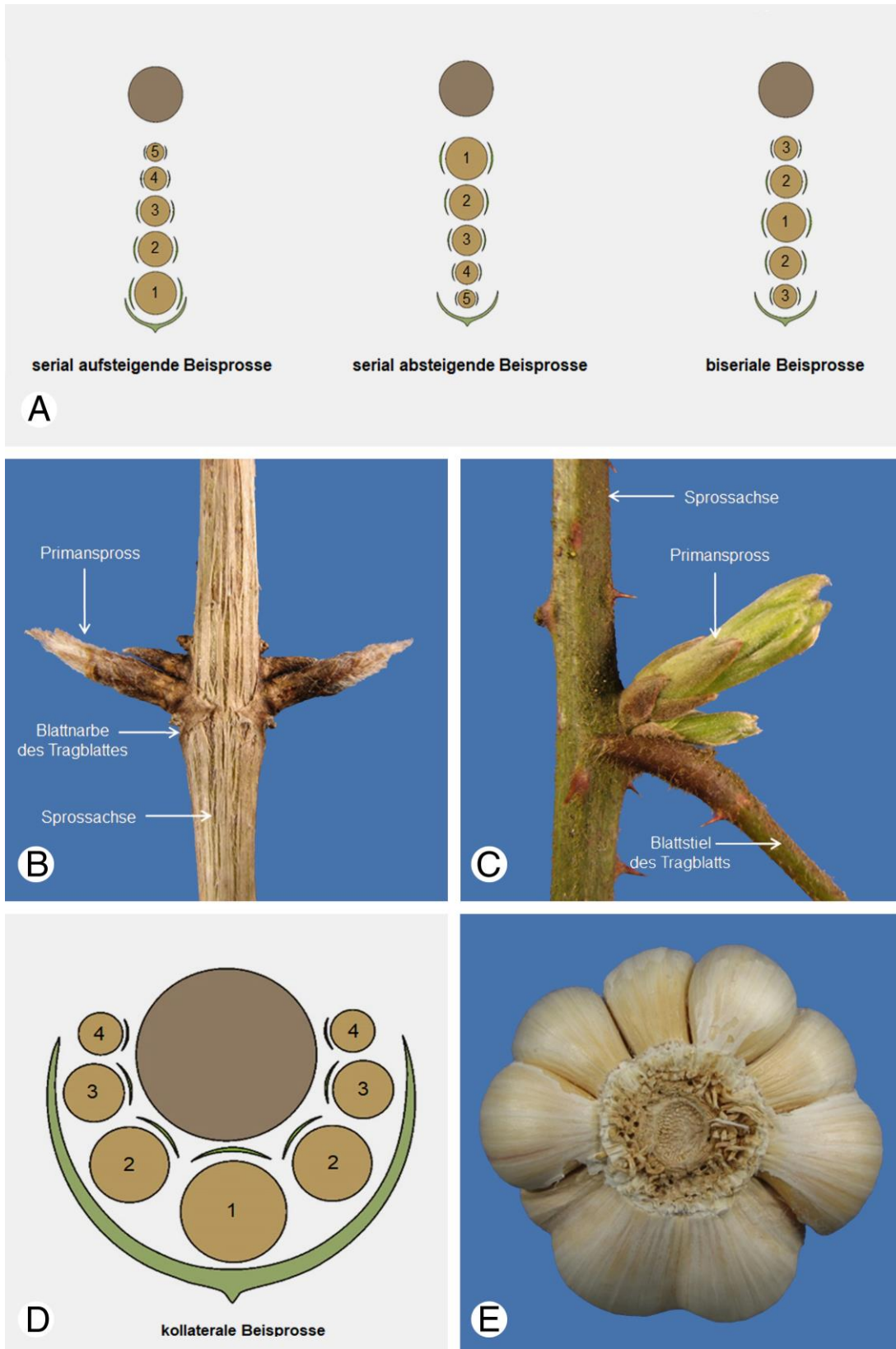


Abb. 4: Beispresse; durch Meristemfraktionierung entstehen in der Achsel eines gemeinsamen Tragblattes mehrere Sprosse mit gleicher Orientierung (sowohl zum Tragblatt als auch zur Sprossachse) in der Achsel eines gemeinsamen Tragblattes; Beispresse sind daher koordinierte Sprosse; **A:** Formen der Beispresse: von links nach rechts: serial aufsteigende Beispresse: erster Achselspross (Primanspross 1) steht beim Tragblatt, weitere (2-5) folgen in Richtung Abstammungssachse; serial absteigende Beispresse: Primanspross (1) steht bei der Abstammungssachse, weitere (2-5) folgen in Richtung Tragblatt; biseriale Beispresse: beidseits des Primansprosses (1) entstehen weitere Sprosse (2-3); seltener Fall!; **B:** *Lonicera xylosteum* (Rote Heckenkirsche); serial aufsteigende Beispresse; **C:** *Rubus fruticosus* (Brombeere); serial absteigende Beispresse; **D & E:** Kollaterale Beispresse (erster Achselspross (Primanspross 1) in Medianebene; weitere (2-4) folgen nach beiden Seiten); **E:** Verzweigungsdiagramm; **F:** *Allium sativum* (Knoblauch); kollaterale Beispresse.

Bei serial absteigenden Beisprossen steht der Primanspross auf der Seite des Internodiums, die weiteren Knospen folgen Richtung Tragblatt. Bei biserialen Beisprossen werden im Anschluss an den Primanspross in beiden Richtungen weitere Sprosse gebildet (seltener Fall!). Bei den monokotylen Angiospermen können zudem **kollaterale Beisprosse** auftreten, bei denen der Primanspross in der Medianebene steht und weiter Sprosse zu beiden Seiten ausgebildet sind, wie dies z. B. in den Infloreszenzen von *Cyperus* (Zypergras) oder bei den "Zehen" (Tochterzwiebeln) an der Zwiebel von *Allium sativum* (Knoblauch) der Fall ist.

2.3 Verzweigungsmuster

Der jährlich aus einer Terminalknospe entstandene Zuwachs einer Pflanze wird als **Jahreszuwachs** bezeichnet. Die Grenze des jährlichen Zuwachses ist im basalen Bereich durch zahlreiche, dicht gedrängt stehende Blattnarben (**Triebbasisnarben**) der abgefallenen Knospenschuppen gekennzeichnet. Der Sprossabschnitt, der von einem einzigen Apikalmeristem gebildet wird, wird als **Sprossgeneration** bezeichnet. Je nach Verzweigungsgrad lassen sich am Spross entsprechend viele Sprossgenerationen finden. Wird ein Sprossabschnitt von einem einzigen Apikalmeristem gebildet und stellt somit eine durchgehende Hauptachse dar, spricht man von einem **Monopodium**. Der monopodial entstandene Haupttrieb (ohne die seitlichen Verzweigungen) entspricht demnach einer einzigen Sprossgeneration. Im Gegensatz zum Monopodium gibt es beim **Sympodium** keine durchgehenden Hauptachsen. Die Hauptachsen werden hier von einem oder mehreren Seitentrieben fortgesetzt. Es werden drei Formen der sympodialen Verzweigung unterschieden: **1.) Monochasium** – der Haupttrieb stellt nach einer gewissen Zeit sein Wachstum ein und wird durch den stärksten, distalen Seitentrieb (Seitentrieb 1. Ordnung) fortgeführt. Dieser stellt ebenfalls nach einer gewissen Zeit wiederum sein Wachstum ein. Die Fortführung der Achse erfolgt dann durch einen Seitentrieb 2. Ordnung. Dieses Verzweigungsmuster wiederholt sich beliebig oft (z.B. Hainbuche und Linde); **2.) Dichasium** – die Verzweigung wird hier jeweils von zwei gleich stark geförderten, distalen Seitentrieben fortgesetzt (z.B. Ahorn und Flieder); **3.) Pleiochasium** – die Verzweigung wird von mehr als zwei distalen Seitentrieben fortgesetzt, die zu einem "Astwirtel" zusammengerückt sind (z.B. Rhododendron).

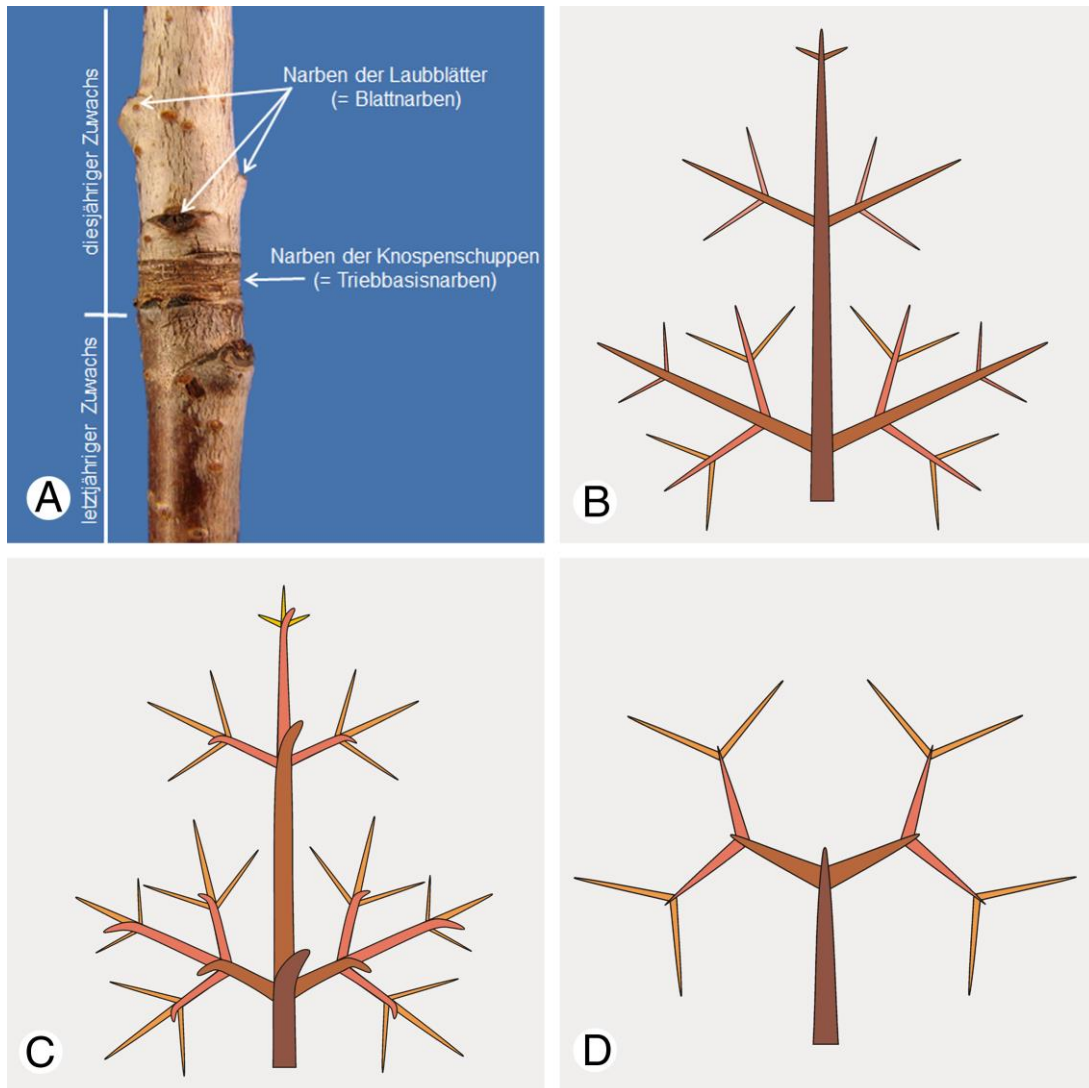


Abb. 5: Sprossgenerationen; Sprossabschnitte, die von einem einzigen Apikalmeristem gebildet werden; je nach Verzweigungsgrad lassen sich am Spross entsprechend viele Sprossgenerationen finden; **A:** *Prunus avium* (Vogel-Kirsche); bei saisonal kahlen Arten ist der jährliche Zuwachs durch Triebbasisnarben markiert; diese "Ringelzone" entsteht im basalen Bereich durch die Abwurfnarben der Knospenschuppen; **B:** Monopodium; Sprossabschnitt, der von einem einzigen Apikalmeristem gebildet wird; durchgehende unverzweigte Hauptachse; der monopodial entstandene Haupttrieb (ohne die seitlichen Verzweigungen) entspricht einer Sprossgeneration; **C:** Sympodium; scheinbare Hauptachse von mehreren Sprossgenerationen gebildet; Haupttrieb durch den stärksten, terminalen Seitentrieb (Seitentrieb 1. Ordnung) fortgeführt, der nach gewisser Zeit wiederum sein Wachstum einstellt; **D:** Dichasium; ohne durchgehende Hauptachsen; Verzweigungssystem aus zwei gleich stark geförderten Seitenachsen bestehend, die unterhalb der Terminalknospe austreiben.

2.4 Förderung von Sprossachsen

2.4.1 Förderung von aufrechten (orthotropen) Sprossachse

Sind an einer vertikalen, aufrechten (orthotropen) Sprossachse die Seitentriebe im distalen Bereich deutlich stärker gefördert als die basalen, so liegt eine **Akrotonie** vor. Bei einer **Basitonie** sind die basalen Seitentriebe gegenüber den distalen stärker gefördert. Wenn die Seitentriebe in der Mitte der Hauptachse am stärksten gefördert sind, spricht man von einer **Mesotonie**. Die Triebförderung wiederholt sich jedes Jahr.

2.4.2 Förderung von waagrechten (plagiotropen) Sprossachse

Im Gegensatz zu den orthotropen Sprossachsen spielt die Anordnung bzw. die Förderung der Seitenachsen bei den waagrechten (plagiotropen) Sprossachsen eine wichtige Rolle. Sind die zu beiden Seiten ausgebildeten Seitenäste deutlich stärker gefördert als die nach oben und unten stehenden Seitenachsen, so liegt eine **Amphitonie** vor. Sind die nach oben stehenden Seitenachsen deutlich stärker gefördert als die seitlichen und unteren, so spricht man von einer **Epitonie**. Bei einer **Hypotonie** werden die nach unten stehenden Seitenachsen stärker gefördert. Wenn alle Seitenachsen gleich stark gefördert sind, liegt eine **radiäre Förderung** vor.

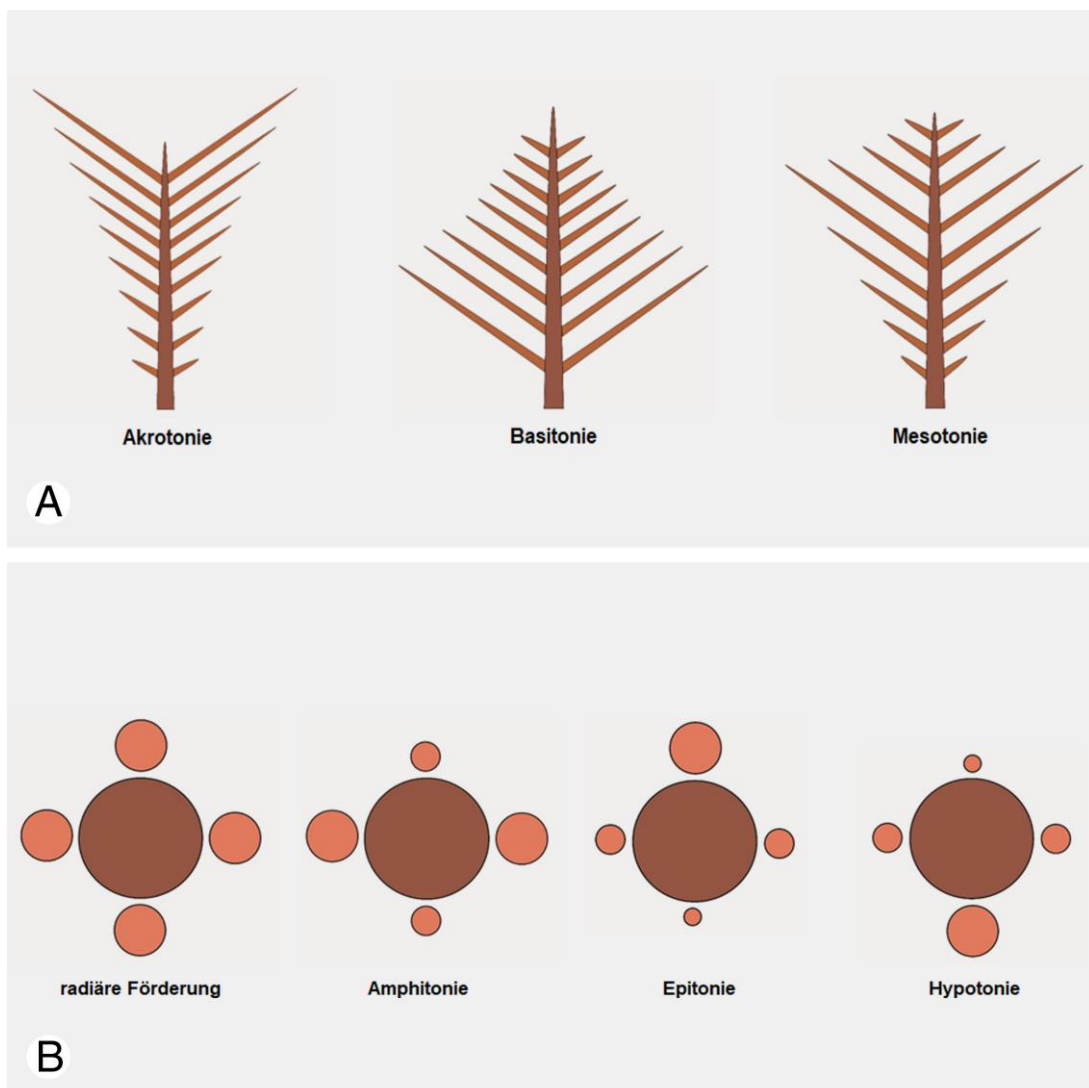


Abb. 6: Förderungen von Seitensprossen; **A:** Förderung orthotroper (aufrechter) Sprossachsen; Akrotonie (distale Seitentriebe stärker gefördert als basale); Basitonie (basale Seitentriebe gegenüber den distalen stärker gefördert); Mesotonie (mittlere Seitentriebe am stärksten gefördert); **B:** Förderung plagiotroper (waagerechter) Sprossachsen; radiäre Förderung (alle Seitenachsen gleich stark gefördert); Amphitonie (die beiden Seitenachsen deutlich stärker gefördert als die oberen und unteren); Epitonie (obere Seitenachsen deutlich stärker gefördert als die seitlichen und unteren); Hypotonie (untere Seitenachsen stärker gefördert als die seitlichen und unteren).

2.5 Langtrieb-Kurztrieb Differenzierung

Bei den Langtrieb-Kurztrieb differenzierten Taxa weisen die Langtriebe stark gestreckte Internodien mit großen Jahreszuwächsen auf, wohingegen die Kurztriebe sehr geringe Jahreszuwächse und stark gestauchte Internodien zeigen. Lang- und Kurztriebe können zwar mehr oder weniger kontinuierlich durch Zwischenformen verbunden sein, die Häufigkeitsverteilung zeigt jedoch eine deutliche Differenzierung in zwei Größenklassen. Die Definition von Kurz- und Langtrieben ist dabei **rein korrelativ** und nicht allein anhand der absoluten Längen der Triebe, Blattgrößen oder Blütenbildungen zu definieren.

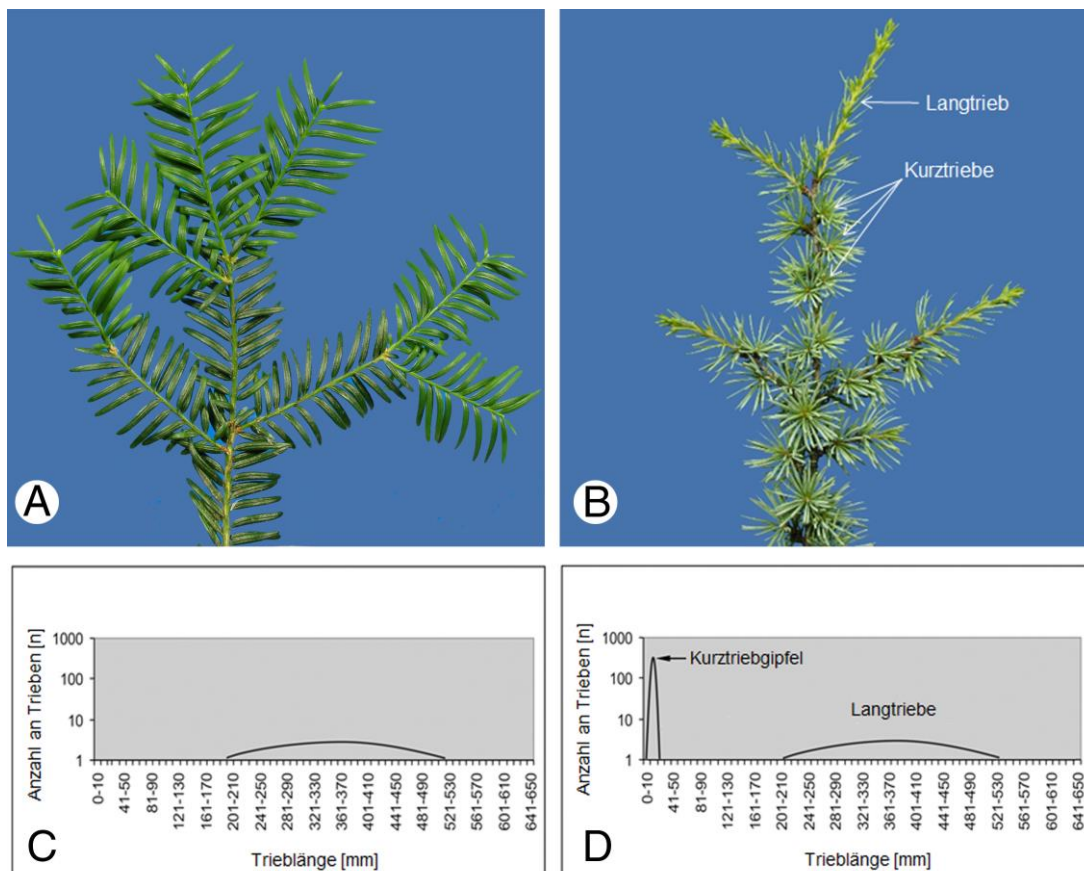


Abb. 7: Langtrieb-Kurztrieb Differenzierung; **A:** *Taxus baccata* (Europäische Eibe); undifferenziertes Sprossystem; **B:** *Cedrus brevifolia* (Zypern-Zeder); ausgeprägte Langtrieb-Kurztrieb Differenzierung; **C & D:** Idealierte Trieb längenverteilung an unterschiedlichen Sprossystemen **C:** Undifferenziertes Sprossystem, Kurve eingipfelig; **D:** Triebdifferenziert, deutlich erkennbar zwei Größenklassen, dadurch Kurve zweigipfelig, bei extremer Langtrieb-Kurztrieb Differenzierung beide Größenklassen durch eine "Lücke" getrennt.

Schwachwüchsige Triebe sind nicht etwa allein deswegen Kurztriebe, weil sie kurz sind, sondern definieren sich nur in einem geordneten System und in klarer Lagebeziehung zu vorhandenen Langtrieben. Die Anzahl der Kurztriebe bei einem triebdifferenzierten Individuum überwiegt deutlich die der Langtriebe. Langtriebe dienen dem Kronenaufbau, Kurztriebe dem Kronenausbaue und Kronenerhalt.

Kurztriebe ermöglichen in der darauffolgenden oder innerhalb derselben Vegetationsperiode, am Langtrieb an beinahe genau derselben Stelle des vor/diesjährigen Langtriebblattes erneut eine Belaubung hervorzubringen. Kurztriebe sind daher vermehrt im Kroneninneren zu finden, während diesjährige Langtriebe ausschließlich im peripheren Kronenbereich anzutreffen sind.

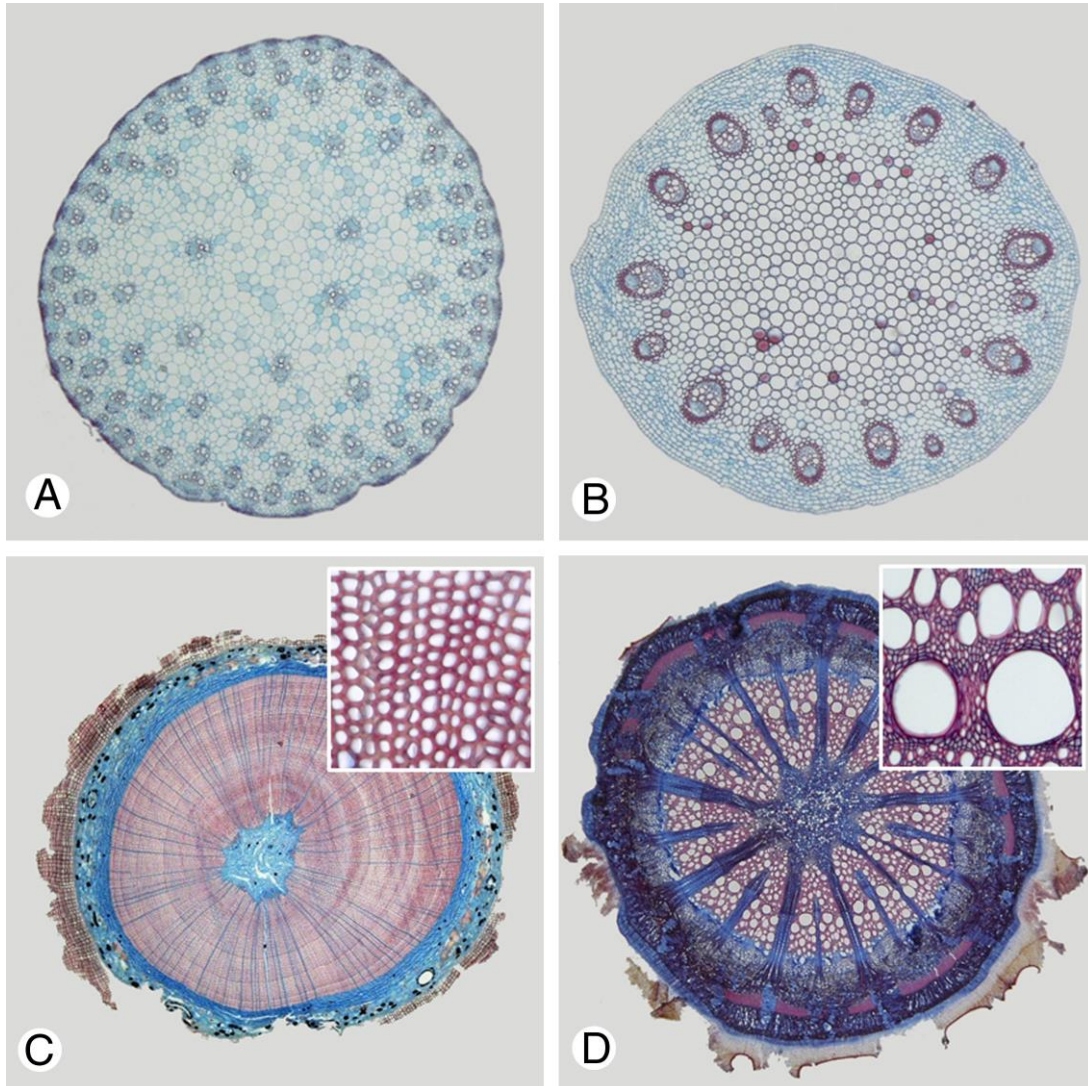


Abb. 8: Leitbündelanordnung in der Sprossachse und Leitbündelformen; **A & B:** Leitbündelanordnung, bei einkeimblättrigen Bedecktsamern (monokotyle Angiospermen) sind die Leitbündel zerstreut angeordnet; bei zweikeimblättrigen Bedecktsamern (dikotyle Angiospermen) und Nacktsamern (Gymnospermen) in einem peripheren Ring; **A:** *Zea mays* (Mais, monokotyl); **B:** *Ranunculus repens* (Kriechender Hahnenfuß, dikotyl); **C & D:** Xylem (Holzteil) aus verholzten (lignifizierten) und dadurch abgestorbene Zellen (rote Färbung); 2 Zelltypen im Xylem, bei Farnen & Nacktsamer nur englumige Tracheiden (Stabilisierung und Transport); bei Bedecktsamern Tracheiden (Stabilisierung) und weitleumige Tracheen (Transport); **C:** *Ginkgo* (Nacktsamer), Holz nur mit Tracheiden; **D:** *Aristolochia* (Bedecktsamer), Holz mit Tracheiden und Tracheen.

3 Holz

Als Holz bezeichnet man das vom Bildungsgewebe (Kambium) produzierte sekundäre Xylem der Holzgewächse, das durch starke Lignineinlagerungen gekennzeichnet ist. Alle Gymnospermen (Nacktsamer) und der Großteil der

mehrfährigen dikotyle Angiospermen (zweikeimblättrige Bedecktsamer) sind zum sekundären Dickenwachstum befähigt. Ein geschlossener Kambiumring gliedert dabei nach innen sekundäre Xylemelemente (Holz) und nach außen sekundäre Phloemelemente (Bast) ab. Ein geschlossener Kambiumring fehlt bei monokotylen Angiospermen. Diese haben ein nur primäres oder allenfalls anormales sekundäres Dickenwachstum (z. B. *Dracaena draco*, Drachenbaum oder *Aloe dichotoma*, Köcherbaum). Drachenbäume bilden nachträglich ein Folgeristem (extrafaszikuläres Kambium) im Bereich zwischen Rinde und Zentralzylinder aus, sodass es zum anomalen sekundären Dickenwachstum kommt.

3.1 Entstehung von Früh- und Spätholz und Jahresringen

In Regionen mit Jahreszeitenklima kann das Holz in **Früh-** und **Spätholz** unterschieden werden. Im Frühholz, das zu Beginn der Wachstumsperiode gebildet wird, haben Tracheen (diese fehlen bei den meisten Gymnospermen) und Tracheiden einen sehr großen Durchmesser. Das Spätholz wird zum Ende der Vegetationsperiode gebildet. Der Durchmesser der Leitelemente ist dann oft wesentlich geringer, die Wandverstärkungen hingegen deutlich mächtiger. Spätholz ist gegenüber Frühholz dunkler gefärbt, wodurch die charakteristischen Jahresringe entstehen. Durch das Abzählen der Jahresringe kann man das Alter eines Holzgewächses exakt bestimmen. Gehölze aus Klimazonen, die einem Tageszeitenklima unterliegen (z. B. immerfeuchte, tropische Regenwälder), weisen keine Differenzierung in Früh- und Spätholz auf. Hier erfolgt ganzjährig ein gleichmäßiger Zuwachs im Holzkörper. Die Jahresringe geben zudem Auskunft, ob ein Jahr eher feuchter oder trockener gewesen ist. So erfolgen in einem feuchten Jahr große Zuwächse und die Jahresringe sind deutlich breiter im Vergleich zu einem Trockenjahr in dem die jährlichen Zuwächse eher gering ausfallen. Daher kann die Ausgestaltung der Jahresringe dazu genutzt werden, um Aussagen über die Niederschlagverteilungen in der Vergangenheit zu treffen.

3.2 Entstehung von Kern- und Splintholz

An älteren Pflanzen einiger Arten lässt sich der Holzkörper in Splintholz und Kernholz unterteilen. Der **äußere Splintholzbereich** mit lebenden Parenchymzellen umgibt den **inneren Kernholzbereich**. Im Splintholz findet der Wassertransport statt. Im Kernholzbereich sind die Parenchymzellen bereits überwiegend abgestorben.

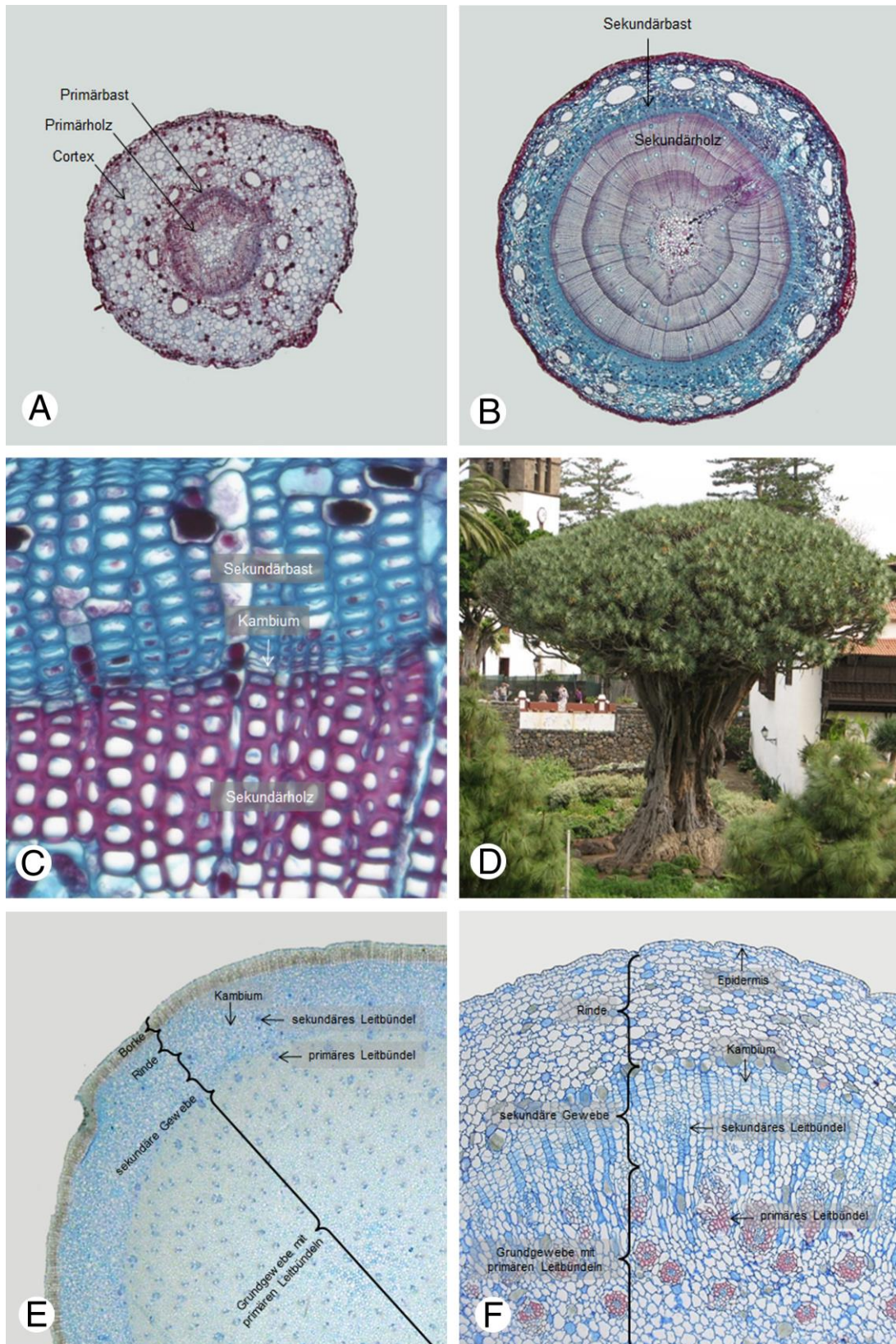


Abb. 9: Dickenwachstum; **A-C:** *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer), **A:** Primäres Dickenwachstum (Erstarkungswachstum); in scheinbaren Bereichen; ohne kambiale Aktivität; häufig durch Vermehrung parenchymatischer Zellen; **B & C:** Sekundäres Dickenwachstum; in scheidelfernen Bereichen durch die Aktivität eines Bildungsgewebes (Kambium), das zw. dem Holzteil (Xylem) und dem Bastteil (Phloem) als geschlossener Ring ausgebildet ist; **C:** Detail des Kambiums; **D-F:** Anomales sekundäres Dickenwachstum bei einkeimblättrigen Bedecktsamern (monokotylen Angiospermen) **D:** *Dracaena draco* (Drachenbaum) mit anomalem, sekundärem Dickenwachstum; **E & F:** Histologische Schnitte durch Sprossachsen, in denen das anomale, sekundäre Dickenwachstum eingesetzt hat; nachträgliche Ausbildung eines geschlossenen, meristematischen Geweberings aus wieder teilungsfähig gewordenen Zellen zw. Rinde und Zentralzylinder; nach innen abgegebene sekundäre Gewebe verholzen und bilden sekundäre Leitbündel; nach außen Abgabe parenchymatischer Rindenzellen; **E:** *Dracaena draco* (Drachenbaum); **F:** *Aloe dichotoma* (Köcherbaum).

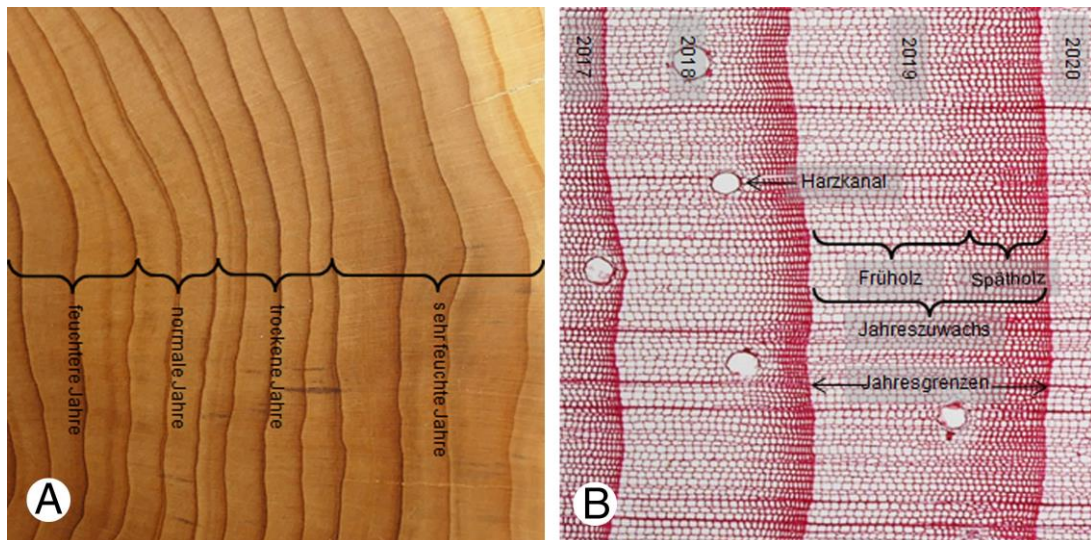


Abb. 10: Ausbildung von Jahresringen; Grenze zwischen Spät- und Frühholz aus 2 aufeinander folgenden Vegetationsperioden; Frühholz - im Frühjahr gebildet; ausgeprägte Leitungsfunktion; Leitelemente weitlumig und dünnwandig; Spätholz - im Herbst gebildet; Leitelemente kleinlumig und dickwandig; **A:** Abhängig vor allem vom jährlichen Niederschlag werden breitere oder engere Jahresringe ausgebildet; *Taxus baccata* (Europäische Eibe); **B:** Histologischer Schnitt; *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer).

Ein Wassertransport findet dort nicht mehr statt. Durch verstärkte Einlagerung von z. B. Harzen und Gerbstoffen ist dieser Bereich im Vergleich zum Splintholz meist dunkler gefärbt. Jedoch entwickelt nicht jede Kernholzart einen ausgeprägten Farbkern. Bei **Reifholzarten** wie Fichte (*Picea*, Pinaceae), Tanne (*Abies*, Pinaceae), Linde (*Tilia*, Malvaceae) oder Buche (*Fagus*, Fagaceae) ist der zentrale Kernholzbereich nicht farblich vom äußeren Splintholzbereich abgesetzt. Hier unterscheidet sich das Kernholz nur durch seinen deutlich geringeren Wassergehalt vom umgebenden Splintholzbereich.

Bei zahlreichen Laubbäumen ist die Kernholzbildung durch starke Verthyllungen der großlumigen Holzzellen, den Tracheen, gekennzeichnet. Thyllen sind blasige Strukturen, die aus den Schließhäuten der Tüpfel von Holzparenchymzellen hervorgehen. Tüpfel, sind Aussparungen in der Sekundärwand von Pflanzenzellen. Diese ermöglichen und kontrollieren den Stoffaustausch zwischen benachbarten Zellen. In betroffenen Zellen kommt es nun in Folge einer massiven Volumenzunahme der Vakuole zu einer immensen Erhöhung des Zellinnendrucks. Dieser hohe Zellinnendruck bedingt die Ausstülpung der Tüpfelschließhäute in benachbarte Tracheen hinein, die allerdings jedoch bereits schon funktionslos sind. Diese verstopfen dadurch. Infolgedessen entsteht ein harter Kernholzbereich. Der Kernholzbereich ist dadurch bedingt wesentlich stabiler und deutlich widerstandsfähiger.

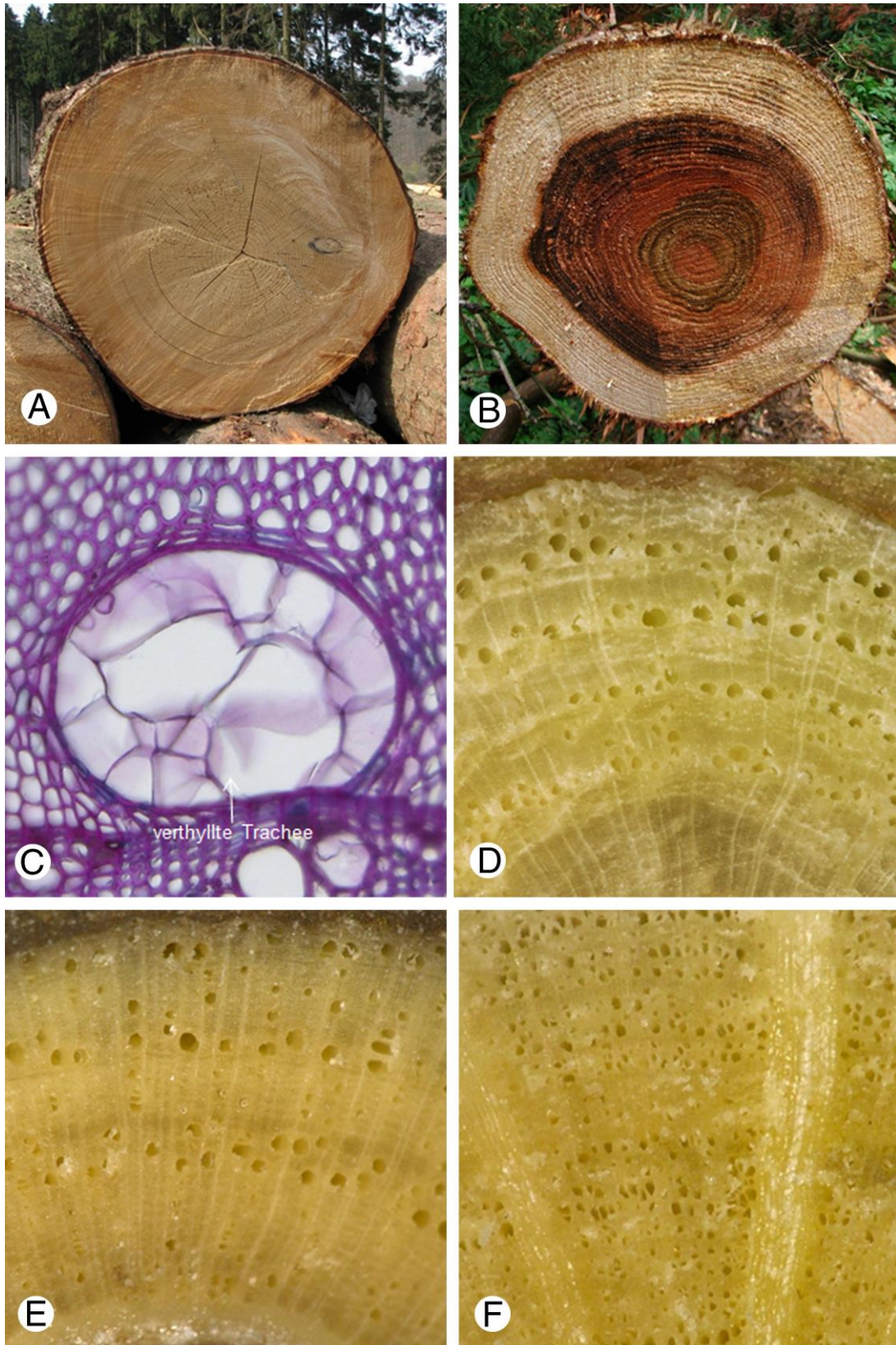


Abb. 11: Holzformen; **A-C:** Splint- und Kernholz; **A:** Reifholz; der zentrale, wasserarme Kernholzbereich ist vom umgebenden, wasserreichen Splintholzbereich nicht farblich abgesetzt; *Picea abies* (Rot-Fichte); **B:** Kernholz; älterer, abgestorbener Holzkörper; Zellen durch Harze, Gerbstoffe und Thyllen verstopft; Holz extrem hart; *Cryptomeria japonica* (Japanische Sichelanne); **C:** Durch Thyllen verstopfte Trachee; *Robinia pseudoacacia* (Robinie); **D-F:** Porigkeit des Holzkörpers; bei Laubgehölzen können je nach Lage der Tracheen im Holzkörper 3 Formen unterschieden werden; **D:** Ringporig, Tracheen ausschließlich im Frühholz; *Quercus robur* (Stiel-Eiche); **E:** Halbringporig, Tracheen überwiegend im Frühholz; *Juglans regia* (Walnuss); **F:** Zerstreutporig, Tracheen mehr oder weniger gleichmäßig im Früh- und Spätholz; *Fagus sylvatica* (Rot-Buche).

ger gegenüber pathogenen Insekten und Pilzen. Kernholzarten sind gegenüber reinen Splintholzarten (z. B. Fichten und Tannen) deutlich langsamwüchsiger. Viele Tropenhölzer (z. B. Mahagoni, Ebenholz) haben einen ausgeprägt dunklen Kern, der das Holz sehr widerstandsfähig und als Möbel- oder Bauholz sehr wertvoll macht. Robinien-Holz mit seinem ausgeprägten Kern ist eine gute Alternative zu Tropenholz.

3.3 Porigkeit des Holzkörpers

Neben der Einteilung in Früh- und Spätholz oder Kern- und Splintholz kann bei Laubbäumen zudem noch eine Einteilung des Holzkörpers anhand der Ausbildung und Lage der großlumigen Leitgefäße (**Tracheen**) erfolgen. So lässt sich das Holz der Laubbäume in 3 Formen unterscheiden: ringporig, halbringporig und zerstreutporig. Bei **ringporigen** Laubbäumen wie Eiche, Esche oder Esskastanie sind die Tracheen ausschließlich im Frühholzbereich ausgebildet. Bei **halbringporigen** Laubbäumen, wie Linde, Walnuss oder Vogel-Kirsche sind die Tracheen zwar auch größtenteils im Frühholz ausgebildet, aber einige weitere wenige kommen zusätzlich jedoch auch über den späteren Jahreszuwachs unregelmäßig verteilt vor. Bei den **zerstreutporigen** Laubbäumen, zu denen z.B. Ahorn, Birke, Buche und Hainbuche gehören, werden die Tracheen mehr oder weniger gleichmäßig im Früh- & Spätholz ausgebildet.

4 Leitbündelausbildungen

Xylem (Holz) und Phloem (Bast) sind in Leitbündeln zusammengefasst. **Einfache Leitbündel** enthalten entweder nur Xylem oder Phloem, **zusammengesetzte Leitbündel** sowohl Xylem als auch Phloem. Bei **offenen Leitbündeln** sind Xylem und Phloem durch ein Kambium (Bildungsgewebe) voneinander getrennt. Bei den **geschlossenen Leitbündeln** fehlt ein solches Kambium.

4.1 Kollaterale Leitbündel

In der Sprossachse lassen sich 2 Gruppen von Leitbündeln finden: 1. kollaterale und 2. konzentrische Leitbündel. Bei den **kollateralen Leitbündeln** können 3 Untergruppen unterschieden werden. Beim **geschlossenen kollateralen Leitbündel** (z.B. Mais, *Zea mays*) sind Xylem und Phloem nicht durch ein Kambium (Bildungsgewebe) voneinander getrennt. Das Xylem zeigt immer zum

Sprosszentrum. Das **offene kollaterale Leitbündel** unterscheidet sich vom geschlossenen nur durch das zwischen Phloem und Xylem ausgebildete Kambium. Eine Sonderform stellt das **offen bikollaterale Leitbündel** der Cucurbitaceae (Kürbisgewächse) und Solanaceae (Nachtschattengewächse) dar, bei dem das Xylem zu zwei Seiten hin von Phloem flankiert wird. Zwischen Phloem und Xylem ist jeweils ein Kambium ausgebildet.

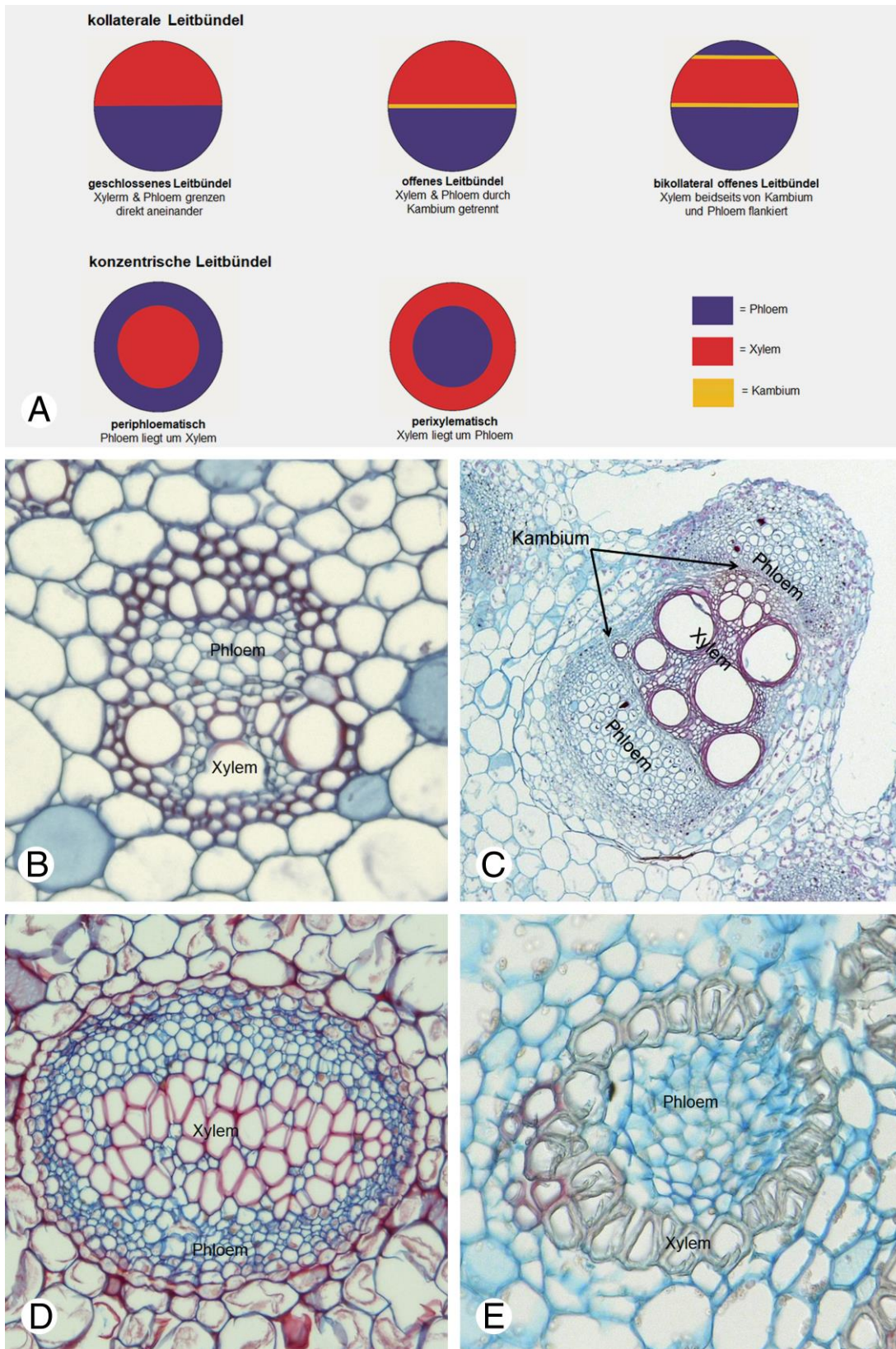


Abb. 12: Leitbündelformen; Einfache Leitbündel enthalten entweder nur Holz- (Xylem) oder nur Bastanteile (Phloem); Zusammengesetzte Leitbündel enthalten sowohl Holz- als auch Bastanteile; **A:** Übersicht über die verschiedenen zusammengesetzten Leitbündelformen; **B:** Kollateral geschlossen; *Zea mays* (Mais); **C:** Bikollateral offen; *Cucurbita pepo* (Garten-Kürbis); **D:** Periploematisch; *Pteridium aquilinum* (Adlerfarne); **E:** Perixylematisch; *Convallaria majalis* (Maiglöckchen).

4.2 Konzentrische Leitbündel

Bei **konzentrischen Leitbündeln** liegt entweder das Xylem oder das Phloem im Zentrum des Leitbündelstranges und wird vom entsprechenden Leitgewebegegentyp umschlossen. Daher kann in **periphloematische Leitbündel mit Innenxylem** (z.B. Adlerfarn, *Pteridium aquilinum*) und in **perixylematische Leitbündel mit Außenxylem** (z.B. Maiglöckchen, *Convallaria majalis*) unterschieden werden.

5 Sprossbürtige Wurzeln

Aus den Sprossachsen einiger Arten können auch endogen Seitenwurzeln hervorgebracht werden (**sprossbürtige Wurzeln**). Aufgrund der endogenen Entstehung (Unterschied zur Entstehung von Blättern) durchbrechen sie von innen das Rindengewebe. Prinzipiell können sprossbürtige Wurzeln überall an der Sprossachse entstehen. In der Regel werden sie aber am Nodus selbst oder kurz ober- oder unterhalb ausgebildet (z. B. Mais, *Zea mays*). Sprossbürtige Wurzeln müssen nicht zu Beginn der Achsenentwicklung angelegt werden, sondern können auch nachträglich relativ spät in der Entwicklung entstehen. Wegen der Fähigkeit zur Ausbildung von sprossbürtigen Wurzeln lassen sich einige Arten (z. B. Weiden) problemlos durch Stecklinge vermehren.

6 Sprossmetamorphosen

6.1 Ausläufer

Bei Ausläufern handelt es sich um Seitenachsen mit einem einzigen lang gestreckten Internodium oder nur wenigen Internodien. Ist der Ausläufer in Nodi und Internodien gegliedert, tragen die an den Nodi inserierenden Blätter überwiegend Niederblattcharakter. Die Ausläufer dienen der vegetativen Vermehrung. Ausläufer verlaufen entweder oberirdisch (z. B. Erdbeere) oder unterirdisch (z. B. Quecke).

6.2 Rhizome

Sind Ausläufer stark verdickt, werden sie als Kriechsprosse (Rhizome), bezeichnet. Rhizome dienen neben der vegetativen Ausbreitung (z. B. Maiglöckchen und Buschwindröschen) bei einigen Arten zusätzlich der Reservestoffspeicherung (z. B. Ingwer und Schwertlilie). Rhizome sind deutlich in Nodi und Internodien gegliedert. Die an den Rhizomen stehenden Blätter weisen überwiegend Niederblattcharakter

auf. Aus den Blattachseln geht eine Verzweigung hervor. Das Vorhandensein von Blättern unterscheidet Rhizome von Wurzeln, an denen niemals Blätter ausgebildet werden.

6.3 Sprossknollen

Durch partielle Verdickungen der Sprossachse entstehen (Sprossknollen). Sprossknollen haben unterschiedliche Aufgaben. Sie dienen der vegetativen Vermehrung (z. B. *Dioscorea*, Yams), der Reservestoffspeicherung (z. B. Kartoffel) und der Überdauerung (z. B. Krokus). Innerhalb der Sprossknollen nimmt die Hypokotylknolle eine Sonderstellung ein. Hier schwillt nur das Hypokotyl an (z. B. Radieschen). Der Bereich des Hypokotyls ist der unterste Sprossabschnitt zwischen Wurzelhals und Keimblättern. Folglich ist in diesem Bereich kein Internodium ausgebildet und auf der Hypokotylknolle sind daher niemals Blätter ausgebildet.

6.4 Rüben

Rüben sind größtenteils unterirdisch ausgebildete Überdauerungsorgane, in denen große Mengen an Nährstoffen gespeichert werden. An der Bildung der Rübe sind sowohl Sprossachse als auch Hauptwurzel beteiligt. Überwiegt in der Rübe der Holzanteil, so spricht man von einer Holzrübe (z. B. Rettich), überwiegt der Bastanteil so spricht man von einer Bastrübe (z. B. Möhre).

6.5 Sprossdornen

Bei einigen Arten werden Sprossachsen (vornehmlich Kurztriebe) zu Sprossdornen umgewandelt (z.B. Schlehe). Im Unterschied zu Stacheln stehen Sprossdornen mit tieferen, subepidermalen Schichten der Abstammungssachse in Verbindung und weisen immer einen Leitbündelanschluss auf. Sprossdornen dienen einerseits dem Fraßschutz, andererseits stellen sie eine Anpassung an xerotherme Standortbedingungen dar. An Sprossdornen sind gelegentlich noch kleinere Blätter und Blüten ausgebildet. Stacheln hingegen sind Auswüchse (Emergenzen) der Epidermis und stehen nur mit den oberen Gewebeschichten der Sprossachse in Verbindung. Stacheln haben daher keinen Leitbündelanschluss.

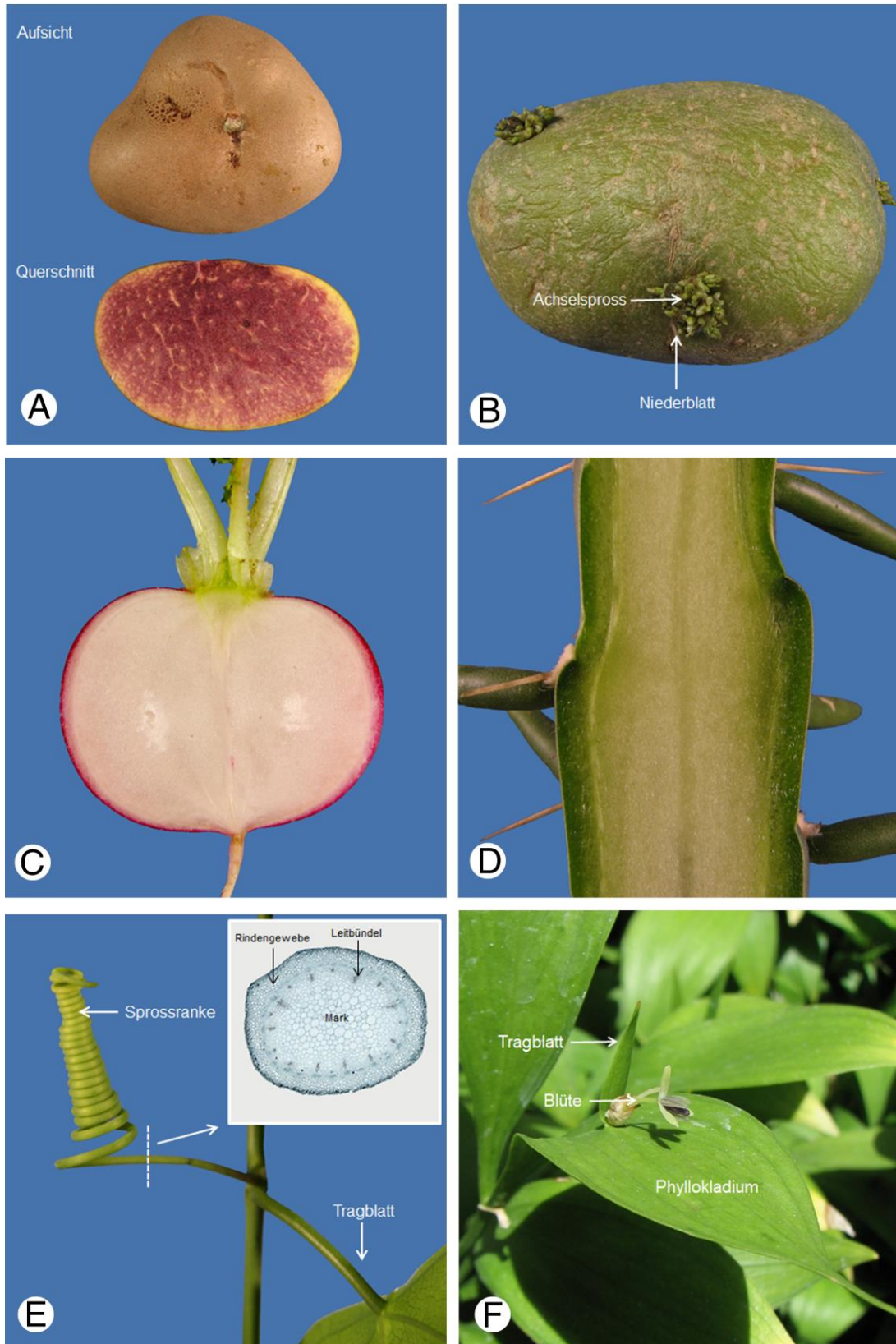


Abb. 13: Sprossmetamorphosen; Sprossachsen können unterschiedliche Funktionsanpassungen aufweisen; **A-C:** Sprossknollen zur Reservestoffspeicherung und vegetativen Vermehrung; können ober- als auch unterirdisch ausgebildet werden; **A:** Oberirdische Sprossknolle; *Dioscorea bulbifera* (Yams); **B:** Unterirdische Sprossknolle; *Solanum tuberosum* (Kartoffel); **C:** Hypokotylknolle; *Raphanus sativus* var. *sativus* (Radieschen); **D:** Sprosssucculenz dient der Wasserspeicherung; *Austrocyllindropuntia subulata* (Säulenkaktus); **E:** Sprossranke als Kletterhilfe; *Passiflora racemosa* (Traubige Passionsblume); **F:** Phyllokladium; *Ruscus hypoglossum* (Hadernblatt).

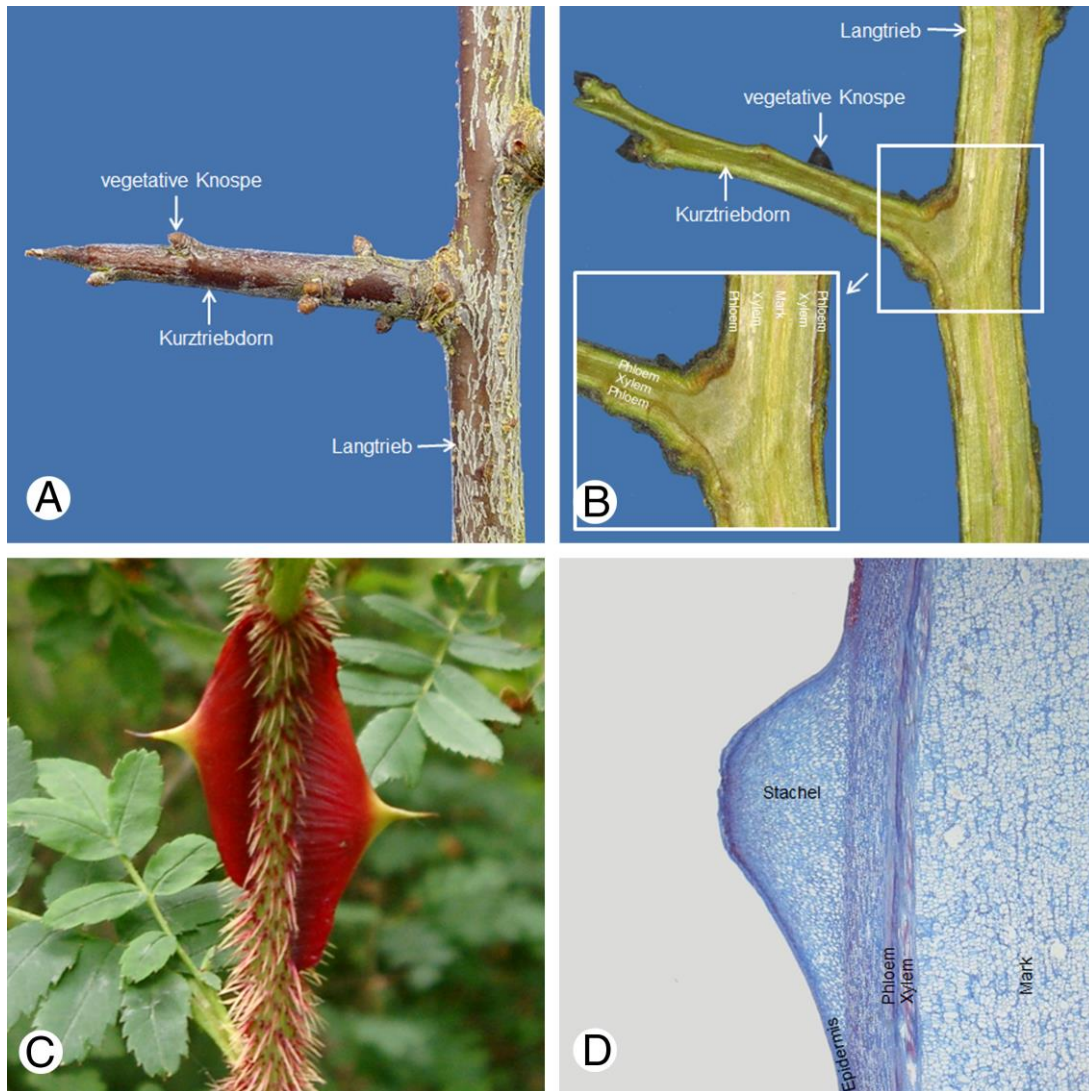


Abb. 14: Sprossmetamorphosen; Dorn vs. Stachel; nur der Dorn eine echte Sprossmetamorphose; **A & B:** Sprossdorn von *Prunus spinosa* (Schlehe); **A:** Dorn mit stechender Spitze und Knospen; **B:** Längsschnitte; Dornen stets mit Leitbündelanschluss (konzentrisches Leitbündel mit Außenphloem) und immer mit tieferen, subepidermalen Schichten verbunden; **C & D:** Stacheln; **C:** Bestachelte Sprossachse; *Rosa omeiensis* f. *pteracantha* (Stacheldraht-Rose); **D:** Längsschnitt; Stacheln sind Ausbildungen der Sprossepidermis (Emergenzen) ohne Leitbündelanschluss; *Rosa canina* - Hunds-Rose;

6.6 Sprossranken

Wie Blätter können Sprosse stark umgestaltet sein, sodass sie in Form von Sprossranke als Kletterhilfe dienen. Hierbei sind es meist Kurztriebe, die zur Ranke umgebildet werden. Diese kann unverzweigt (z. B. Passionsblume) oder verzweigt sein. Die Sprossranke steht immer in der Achsel eines Tragblattes, insofern es nicht der Haupt spross ist, der sich wie bei Lianen um die Unterlage windet.

6.7 Sprosssucculenz

Die Sprossachse kann bei zahlreichen Arten xerothermer (trocken-heißen) Standorte der Wasserspeicherung dienen. Dann erfolgt entweder im Bereich des Marks oder des Rindengewebes eine verstärkte Wassereinlagerung.

7 Weiterführende Literatur

- BECK C.B. (2010).** An Introduction to Structure and Development, Plant Anatomy for the Twenty-First Century, 2nd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ESAU K. (1977).** Anatomy of seed plants, 2nd ed. – Wiley, New York.
- ESCHRICH W. (1995).** Funktionelle Pflanzenanatomie. – Springer, Heidelberg & Berlin.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd ed. – Freeman and Company, New York.
- JURZITZA G. (1987).** Anatomie der Samenpflanzen. – Thieme, Stuttgart, New York.
- KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021):** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl.- Springer, Berlin.
- KÜCK U. & WOLFF G. (2009).** Botanisches Grundpraktikum, 2. Aufl. – Springer, Berlin & Heidelberg.
- RUDALL P. (2007).** Anatomy of Flowering Plants, an Introduction to Structure and Development, 3rd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- STÜTZEL T. (2015).** Botanische Bestimmungsübungen, 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- THROM, G. (1996).** Grundlagen der Botanik, 2. Aufl. – Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- WAGENITZ G. (2008).** Wörterbuch der Botanik, 2. Aufl. – Nikol, Hamburg.
- WANNER G. (2010).** Mikroskopisch-botanisches Praktikum, 2. Aufl. – Thieme, Stuttgart & New York.