

Einleitung

Die Wachstumsvorgänge im Pflanzenkörper stehen in engem Zusammenhang mit den Bauplänen der Pflanzen. Eines der bedeutendsten Beispiele dafür ist der Unterschied zwischen dem Bauplan des Sprosses und dem der Wurzel. Er besteht vor allem darin, daß der Sproß von einem weitgehend wasserundurchlässigen, nur von Spaltöffnungen unterbrochenen Häutchen, der Cuticula, bedeckt ist, während der Wurzel dieses Häutchen fehlt. Dieser Unterschied hat zur Folge, daß die jugendlichen Teile des Sprosses das Wasser für ihr Streckungswachstum vorwiegend aus dem Inneren des Pflanzenkörpers zugeführt erhalten, während jene der Wurzeln dieses vorwiegend von außen aufnehmen. Darin liegt auch der Grund, warum der Sproß vorwiegend aufwärts, die Wurzel dagegen vorwiegend abwärts wächst. Zu sehen ist dies daran, daß das Aufwärtswachsen des Sprosses mit Abnahme der Wasserzufuhr von innen geringer wird und schließlich in ein senkrecht abwärtsgerichtetes Wachstum übergeht und daß auch die Wurzel aufwärts wächst, wenn ihr das Wasser von innen zugeführt wird. Auf diese Weise vermag die Pflanze mit Hilfe ihrer Gestalt zwei klimatisch und stofflich verschiedene Lebensräume, d.h. den Luft- und den Bodenraum, miteinander zu verbinden. Durch die Elektronenmikroskopie wurde diese Erkenntnis noch vertieft. So beginnen GUNNING & STEER (1996) ihre Einführung in das Buch „Bildatlas zur Biologie der Pflanzenzelle“, das besonders aufschlußreiche Bilder über den Feinbau des Pflanzenkörpers enthält, mit folgendem Satz: „Das Wissen über die Zusammenhänge zwischen Struktur und Funktion ist grundlegend für unser Verständnis fast aller biologischer Vorgänge.“

Aufgabe und Ziel der Forschungen seit dem Beginn der Arbeiten an den Bänden der Wurzelatlasreihe im Jahr 1949 war es daher, die Pläne des äußeren und inneren Baues der Formen der Pflanzen, systematisch gefaßt als Taxa, zu erkunden. Erbanlage und deren Entfaltung in Wechselbeziehung zu den von der Umwelt gebotenen Wachstumsfaktoren Wärme, Licht, Luft, Wasser und Mineralstoffe waren dabei zu berücksichtigen. Am häu-

figsten wurde bisher der äußere Bau der Wurzeln der Kulturpflanzen des Ackerlandes beschrieben und bildlich dargestellt. Über den inneren Bau der Wurzeln liegen jedoch weit weniger Angaben vor. Sie beschränken sich zudem meist auf Bilder und Beschreibungen von einer oder mehreren Wurzeln. Die Veränderung innerhalb der gleichen Wurzel von ihrem Grund bis zu ihrer Spitze sowie die Unterschiede bei der Entstehung der Wurzel hinsichtlich ihres Entstehungsortes, ihrer Dicke und des Verzweigungsgrades, bezogen auf die Mutterwurzel, wurden selten dargestellt. Besonders zu begrüßen sind daher Angaben von BROUWER in seinem 1972 erschienenen „Handbuch des Speziellen Pflanzenbaues“ über anatomische Merkmale von Keimwurzeln verschiedener Getreidearten im Vergleich zu Sproßwurzeln, die aus höher gelegenen Knoten entspringen.

Sehr wertvoll wären zusammenfassende Darstellungen über den inneren Bau der Wurzeln, wie sie GUTTENBERG 1968 mit dem Buch „Der primäre Bau der Angiospermenwurzel“ vorgelegt hat. Guttenberg schlug bereits bei seinem Besuch des Instituts für Pflanzenphysiologie der Universität Wien Ende der 60er Jahre des vergangenen Jahrhunderts vor, ein ähnliches Buch über den sekundären Bau der Angiospermenwurzel zu schreiben. Vorarbeiten dazu hatte Prof. Maria Luhan geleistet. Als Beitrag hierzu mögen auch die anatomischen Arbeiten in den Bänden 2, 4 und 6 sowie in dem vorliegenden Buch der Wurzelatlasreihe gewertet werden. Den umfassendsten Einblick gibt das genannte Buch von GUTTENBERG (1968). Es diente daher auch weitgehend als Vorlage für den anatomischen Teil dieses Buches. GUTTENBERG (1968) gibt nicht nur einen eingehenden Literaturüberblick, sondern mit seinen ergänzenden Worten und Darstellungen hebt er auch in vorbildlicher Weise die Verbindung zwischen Gestalt und Umwelt der Pflanzen hervor. Eine die genannten Ausarbeitungen ergänzende Darstellung enthält vorliegendes Buch mit der Beschreibung der Entstehung des pericambialen Abschlußgewebes als sekundäres Abschlußgewebe dicotyler Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum.

Der „Wurzelatlas der Kulturpflanzen gemäßigter Gebiete mit Arten des Feldgemüsebaues“ gliedert sich in zwei Teile. Der Allgemeine Teil ist eine Einführung in den Bauplan der Wurzeln sowie ihre Wechselbeziehung zu Einflüssen durch die Umwelt oder durch die wirtschaftliche Nutzung der Pflanzen. Er dokumentiert die Summe der in 60 Jahren Wurzelforschung erarbeiteten Erkenntnisse. Im Speziellen Teil wird die Methodik der

angewandten Wurzelforschung beschrieben, und weiters werden die freigelegten Wurzelsysteme von 97 Taxa sowie die dazugehörigen anatomischen Schnitte dargestellt. Der vorliegende Band möge somit sowohl als Handbuch als auch als Nachschlagewerk für die beschriebenen Taxa dienen. Soweit wichtige Arbeiten nicht genannt wurden oder bei den Darstellungen Fehler unterlaufen sind, bitten wir um Hinweise und Verständnis.

1 ALLGEMEINER TEIL

1.1 Bau und Aufgabe der Wurzel

1.1.1 Entstehung der Wurzel im Laufe der Stammesgeschichte (Taf. 1)

Die Wurzel ist das jüngste Organ der Pflanze. Sie entstand im Laufe der Stammesgeschichte (Bild 1), als die Pflanzen nicht mehr ausschließlich im Wasser, sondern auch am Land lebten. Im Wasser waren die Wachstumsbedingungen für die Pflanzen weitgehend ausgeglichen

und die Lichteinstrahlung war gering (Fig. 1a). Am Land waren dagegen die Pflanzen großen Schwankungen der Wachstumsbedingungen ausgesetzt und die Lichteinstrahlung war am Land bzw. über dem Wasser um ein Vielfaches größer als im Wasser.

Fig. 1a:

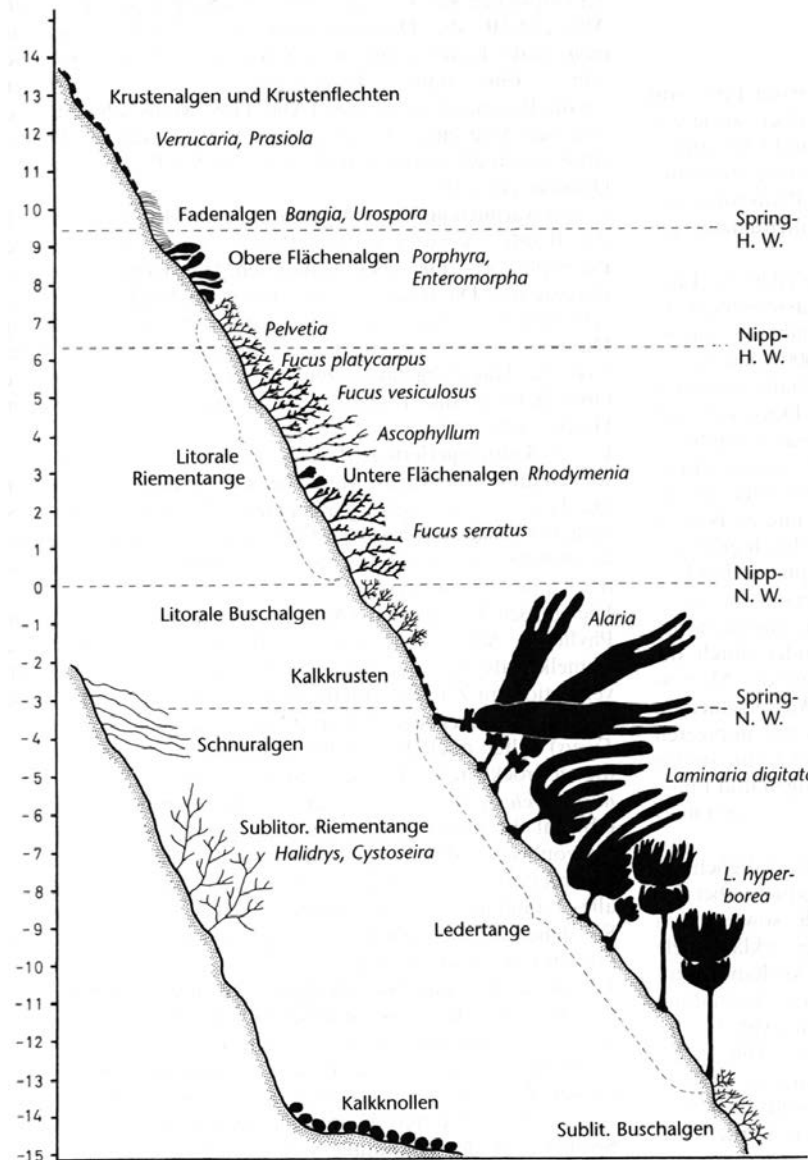


Fig. 1b:

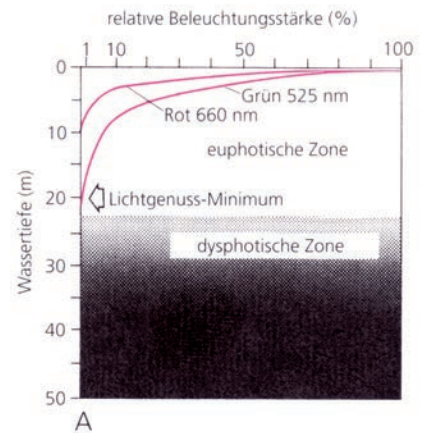


Fig. 1a: Verteilung von Algen und Flechten im Gezeitenbereich der Nordsee. Nach NIENBURG aus BRESINSKY in STRASBURGER (2002).
 Fig. 1b: Abnahme des Lichts mit Zunahme der Wassertiefe. Nach FINDENEKG aus KÖRNER in STRASBURGER (2002).

Der höhere Lichtgenuß begünstigt in seiner Gesamtheit und besonders zeitweise die Stoffbildung der Pflanzen, während die Schwankungen im Angebot an Wärme und Wasser das Wachstum der Pflanzen hemmen (**Fig. 1a, 1b**). Dadurch bilden die Pflanzen wiederholt einen Überschuß an Zucker, der nicht durch das Sproßwachstum verbraucht werden kann. Er muß deshalb abgeleitet werden, damit die Pflanzen nicht in ihren Lebensabläufen behindert werden. Frühzeitig, d.h. schon zur Zeit des Entstehens thallöser Lebermoose wie beim Vielgestaltigen Brunnenlebermoos, *Marchantia polymorpha*, hatten sich Taxa an das Leben am Land angepaßt, d.h. es waren für das Leben am Land die nötigen gestaltlichen Voraussetzungen entstanden. Dazu zählt vor allem die Ausbildung der Cuticula, eines wachsartigen Häutchens, dessen Stoffe zunächst im flüssigen Zustand von den Zellen der äußersten Schicht des Pflanzenkörpers ausgeschieden werden und die danach unter Zusammenfließen ein geschlossenes Häutchen bilden, das nur von Spaltöffnungen unterbrochen ist (**Bild 2A u. B**). Die Spaltöffnungen sichern den Gasaustausch, während die Cuticula diesen weitgehend unterbindet. Betroffen ist der Gasaustausch mit der umgebenden Luft, darunter die Wasserdampfbewegung. Nehmen Spaltöffnungen 2 % der Oberfläche der Pflanze ein, kann dies bereits für

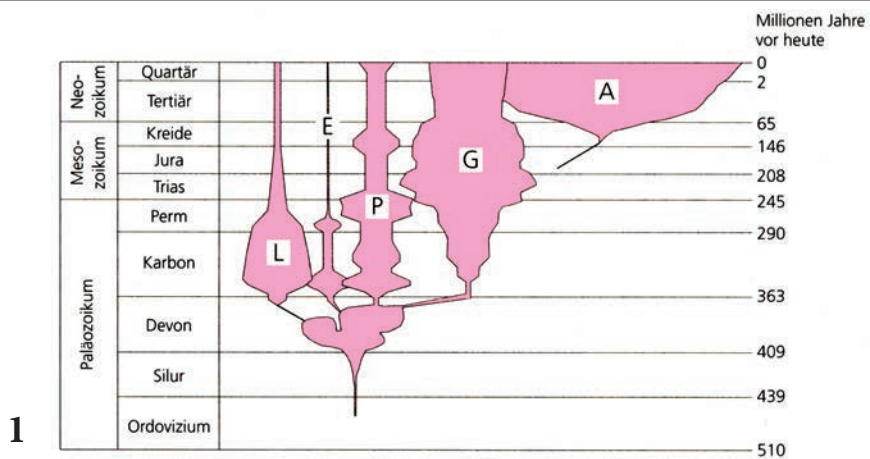
den Gasaustausch genügen. 98 % der Fläche dienen dann vor allem dem Schutz vor Austrocknung. Außerdem bildet das Brunnenlebermoos Brutbecher, in die es in Form von Kügelchen den zeitweisen Überschuß an Assimilaten ablagert. Bei Regen werden die Kügelchen herausgewaschen (**Bild 2C** und HAGEMANN 1984).

Die Lebermoose haben noch keine Wurzeln. Mit der Unterlage verbunden sind sie über Rhizoiden. Diese bestehen nur aus einer Zellreihe. Auch die Vertreter des Nacktfarnes, *Rhynia* sp., die neben Cuticula und Spaltöffnungen ein zentrales Leitgewebe aufweisen, haben noch keine Wurzeln. Ihre größten Wuchshöhen liegen bei 50–100 cm (**Bild 3A u. B**). Wurzeln bilden erst die Bärlappartigen Gewächse, Lycopodiopsida, wie Moosfarne, *Selaginella*, und Bärlappe, *Lycopodium* (**Bild 4–6**). Vertreter von ihnen wie der Schuppenbaum, *Lepidodendron* sp., und der Siegelbaum, *Sigillaria* sp., haben bereits Wurzeln. Offenbar können sie dadurch Wuchshöhen bis über 70 m erreichen. Die Verbindung zwischen Wuchshöhe und Wurzel weist auf einen der wichtigsten Abläufe im Pflanzenkörper hin, nämlich darauf, daß nur mit Hilfe der Wurzel Druckkräfte entwickelt werden können, die imstande sind, das Wasser mit den darin gelösten Stoffen entgegen der Schwerkraft über weite Strecken emporzuheben.

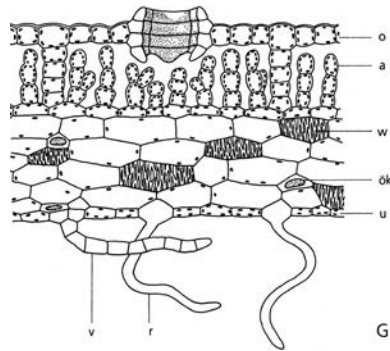
Tab. 1: Unterschiede zwischen Sproß und Wurzel

Sproß	Wurzel	Merkmale
x		Außenhaut (Epidermis) mit Cuticula und Spaltöffnungen
x		Blätter
x		Knoten als Bildungszonen und Internodien
x		Eigenes Assimilationsgewebe
x		Mark
	x	Bildung nur aus inneren Geweben der Pflanze
	x	Ausschließlich Spitzenwachstum
	x	Wurzelhaut (Rhizodermis) ohne Cuticula und Spaltöffnungen
	x	Wurzelhaube oder Wurzeltasche
	x	Wurzelhaar durch Ausstülpung der Zellwand
	x	Wurzelzug

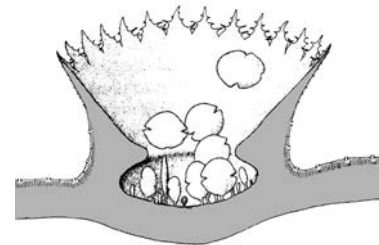
Taf. 1: – 1: Auftreten der Formenkreise im Laufe der Erdgeschichte. L Lycopodiopsida, E Equisetopsida, P Pteridopsida, G Gymnospermae, A Angiospermae – **2: Vielgestaltiges Brunnenlebermoos, *Marchantia polymorpha*.** – **A:** Übersicht, Cu als wachsartiger, geschlossener Überzug bereits vorhanden. – **B:** Thallus, Querschnitt mit Atemhöhle und Rhizoiden. o = obere Epidermis mit Atemöffnung, a = Assimilatoren, w = Wandverdickungen von Wasserspeicherzellen, ök = Ölkörper, u = untere Epidermis. – **C:** Brutbecher mit Brutkörper. – **3: *Rhynia* sp.** – **A:** Übersicht, Wurzeln noch nicht vorhanden. – **B:** Vegetationskörper, Stamm, Querschnitt. – **4: Schuppenbaum, *Lepidodendron* sp.** – **5: Siegelbaum, *Sigillaria* sp.** – **6: Kleindorniger Moosfarn, *Selaginella spinulosa*, Selaginellaceae.** – **1, 2B, C, 3B, 4 u. 5:** Aus BRESINSKY in STRASBURGER (2002). **1:** Nach NIKLAS. – **2B, C, 4 u. 5:** Nach MÄGDEFRAU. – **3A:** Aus BRESINSKY in STRASBURGER (1991). – **2:** Nach NIEBURG. – **3A u. B:** Nach KIDSTON & LANG. – **6:** Aus TROLL (1943/67) nach BRUCHMANN.



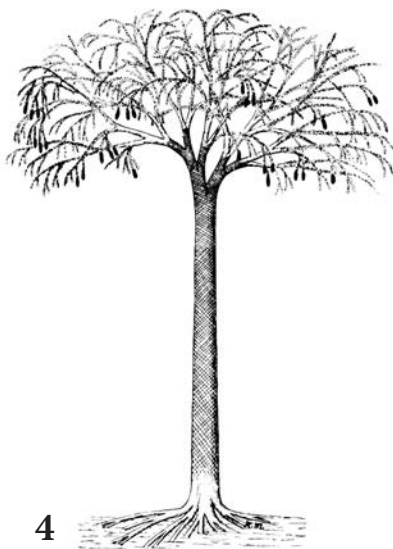
A



B



C

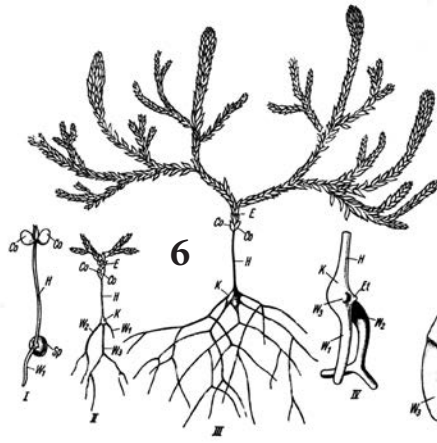
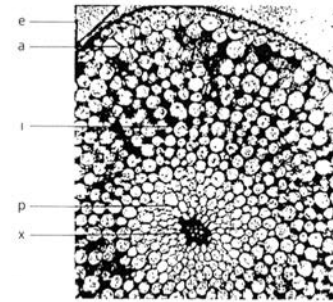


Lepidodendron

Selaginella spinulosa I-V
 Sp Makrospore, H Hypokotyl,
 Co Kotyledonen, E Epikotyl,
 K verdickte Basis des Hypokotyls,
 Et Embryoträger, W₁-W₄
 Rhizophoren



Rhynia Rekonstruktion Sproß



Sigillaria

zu *Rhynia* oben:
 a Außenrinde, e Epidermis
 i Innenrinde, p Phloem
 s Sporangium, x Xylem

5



1.1.2 Unterschied zwischen Sproß und Wurzel am Beispiel der Moosfarne, *Selaginella*. Auftreten von Wurzelträgern, Rhizophoren (Taf. 2)

Die große Bedeutung der Bärlappartigen Gewächse für die Stammesgeschichte der Pflanzen und besonders für die Entwicklung des verschiedenen Bauplanes von Sproß und Wurzel führte dazu, daß die Bärlappartigen Gewächse von zahlreichen Forschern wiederholt untersucht wurden. Vor allem die Moosfarne, *Selaginella*, wurden eingehend studiert und zwar nicht zuletzt wegen des Vorhandenseins von Wurzelträgern, Rhizophoren. Die Bezeichnung Rhizophoren wurde von NÄGELI & LEITGEB (1868) geprägt. Die Autoren beschrieben den Wurzelträger als stammähnliches, blattloses Organ, dessen einzige Aufgabe es ist, wahre Wurzeln hervorzubringen. Außerdem heben sie hervor, daß Wurzelträger keine Wurzelhauben haben und daher keine Wurzeln sind. Wurzelträger haben eine Cuticula wie der Sproß (Bild 5), doch, von Ausnahmen abgesehen, keine Spaltöffnungen. Die Cuticula ist im basisnahen Abschnitt des Wurzelträgers deutlich ausgebildet (Bild 6). Gegen Ende des Wurzelträgers fehlt sie (Bild 7). Bei kurzer Einwirkung von Bismarck-Braun bleibt dadurch der Basisbereich des Wurzelträgers weiß, der Rest wird wie die Wurzel braun gefärbt. Im Bereich des Endes des Wurzelträgers entstehen 1–2 Wurzeln. Sie verzweigen sich dichotom (Bild 3 u. 4). Wie allen Wurzeln fehlt ihnen die Cuticula. Wur-

zelträger und Wurzeln sind bei den Moosfarnen 2strahlig gebaut (Bild 6–8).

Zahlreiche Arbeiten über die Baupläne von Moosfarnen und Bärlappgewächsen veröffentlichte BRUCHMANN (1897 a, b, 1905, 1909). UPHOF (1920) untersuchte etwa 40 Arten morphologisch und anatomisch. Jede Zelle der Rhizodermis, von ihm als Epidermis bezeichnet, kann ein Wurzelhaar bilden. Zusammenfassend berichten über den Wurzelträger TROLL (1943/67), GUTTENBERG (1964, 1966), KARRFALT (1981), HAGEMANN (2007).

Die Moosfarne lassen sich 2 Formen zuordnen. Die eine Form bildet aufrechte Sprosse wie der Kleindornige Moosfarn, *S. spinulosa* (Taf. 1, Bild 6), und der Alpen-Moosfarn, *S. selaginoides* (Taf. 2, Bild 2), die andere kriechende wie der Schweizer Moosfarn, *S. helvetica* (Taf. 2, Bild 1). Wurzelträger entstehen bei Arten mit kriechenden Sprossen an den Verzweigungsstellen dieser Sprosse und zwar exogen (Taf. 2, Bild 1). Bei beiden Formen geht schon die 1. Wurzel der Keimpflanze aus einem kurzen Wurzelträger hervor (GUTTENBERG 1964). Von anderen Autoren wird allerdings vermutet, daß der Alpen-Moosfarn keine Wurzelträger bildet. Untersuchungen darüber sind im Gange (HAGEMANN 2007).

Tab. 2: Aufgaben der Wurzel gemäß ihrer Gestalt und der Zeit ihres Entstehens

1. Aufnahme und Speicherung der vom Sproß zeitweise im Überschuß gebildeten Assimilate
2. Ausscheidung von Stoffen zur Erschließung von Nährstoffen im Boden
3. Aufnahme und Speicherung von Wasser mit den darin gelösten Stoffen und deren Weiterleitung
4. Rückführung von Assimilaten in den Sproß
5. Austausch von Luft, angereichert mit CO ₂ oder O ₂ , mit dem Sproß
6. Fallweise Assimilation
7. Verankerung der Pflanzen im Boden oder an festen Gegenständen im Luftraum
8. Bildung und Transport von Wachstumsregulatoren
9. Symbiose mit Pilzen zur Aufschließung von Stoffen aus dem Abfall der Pflanzen
10. Symbiose mit Bakterien zur Bindung von Luftstickstoff
11. Bildung von Wurzelknospen zur Erhaltung und Vermehrung der Pflanzen
12. Erschließung des Raumes durch das Richtungswachstum der Wurzelspitzen

Taf. 2: – 1 u. 3–8: Schweizer Moosfarn, *Selaginella helvetica*. – 1, 3, 4 u. 6: Südl. Klagenfurt. – 5, 7 u. 8: Nordöstl. Villach, Ktn. – 2: Alpen-Moosfarn, *Selaginella selaginoides*. Ennstal, Stmk. – 3: WuTräger mit Bismarck-Braun n.B. weiß, n. Ende wie Wu braun. – 4: WuTräger mit dichotom verzweigter Wu. – 5–8: Quer. – 5 u. 6: Gut ausgebildete Cu. – 5–7: WuTräger. – 5 u. 6: N.B. – 7: N. Ende, Cu kaum vorhanden. – 8: Wu aus WuTräger hervorgegangen. – 5: S₃. – 6: Acr.or. – 7: Ph/HCl. – 8: Tol.bl. – 4: 138x. – 5: 1.022x. – 6: 690x. – 7 u. 8: 409x.