©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

PHYTON
ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 8. FASC. 1. et 2. PAG. 1—197 21. III. 1959

Beitrag zur Kenntnis der Heterorrhizie dikotyler Holzpflanzen

Von

Jan JENÍK (Praha)

Mit 1 Abbildung

Eingelangt am 10. Dezember 1956

Bei morphologischen und ökologischen Untersuchungen mitteleuropäischer Eichen (JENÍK 1957) teilte ich das Wurzelsystem der dikotylen Holzgewächse in Skelettwurzeln, Endwürzelchen und Wurzelhaare auf.

Als Skelettwurzeln bezeichne ich alle Wurzelverzweigungen niedrigerer Ordnung mit vorgeschrittenem Dickenwachstum, die keine Sorptionstätigkeit mehr aufweisen; das verzweigte System von Skelettwurzeln bildet das sogenannte Wurzelskelett. Die Endwürzelchen sind die Zweige der höchsten Ordnungen, die sich im Zustand primären anatomischen Baues befinden und die organominerale Ernährung der Holzart versorgen. Die Wurzelhaare werden von einzelligen Ausstülpungen der Rhizodermis gebildet.*)

Bei Verfolgung der morphologischen Variabilität der Endwürzelchen unter verschiedenen ökologischen Bedingungen wurde ich gezwungen, mich mit dem Problem der sogenannten Heterorrhizie (früher oft „Heterorhizie" geschrieben) zu beschäftigen. Den Fachausdruck „Heterorhizie" führte in die Anatomie und Morphologie der Holzarten ALTEN 1908, 1909 ein; er bezeichnete damit ähnlich wie vorher TSCHIRCH 1905 für Krautpflanzen die sich wiederholende Erscheinung der quantitativen und qualitativen Verschiedengestaltigkeit der Endverzweigungen des Wurzelsystems. Anfangs dieses Jahrhundertes entstand darüber ein wissenschaftlicher Streit, dessen Verlauf hier zu schildern nicht angezeigt ist. Ich beschränke mich auf zwei historische Hinweise, die mit den nachfolgenden Angaben zusammenhängen. Der wirkliche Entdecker der

*) Der Begriff „Wurzelhaare" wird leider in der angewandten Botanik (Land- und Forstwirtschaft) oft falsch für Endwürzelchen benützt. In dieser Arbeit sehe ich davon ab, weitere Synonyme aus dem Schrifttum anzuführen.

366/1959

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Heterorrhizie bei Holzpflanzen ist HARTIG 1878: 251—252, welcher die sogenannten Triebwurzeln (später von verschiedenen Autoren in Langwurzeln, Bereicherungswurzeln, Zugwurzeln, Haftwurzeln oder Befestigungswurzeln umbenannt) und die sogenannten Saugwurzeln (von anderen auch Kurzwurzeln, Nebenwurzeln, Ernährungswurzeln, Nährwurzeln genannt) ganz klar unterschied. Bedeutungsvoll ist der neueste Standpunkt von TROLL 1941 : 2271; dieser Forscher äußert sich im Rahmen seiner erschöpfenden Behandlung der Wurzeln der Pflanzen negativ und nimmt an, daß es sich bei gymnospermen und dikotylen Holzarten nur um den Ausdruck der quantitativen Variabilität handelt.

Auf Grund von weiterem Studium mitteleuropäischer Eichen (*Quercus petraea*, *Q. robur* und *Q. pubescens*) und einiger anderen dikotylen Holzarten (*Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos* und *Cornus mas*), die unter verschiedenen Boden- und Klimaverhältnissen aufgewachsen sind, kann ich begründen, daß die Heterorrhizie der Endwürzelchen bei dikotylen Holzarten*) ein erblich verankerter Ausdruck der funktionellen Metamorphose ist, die sich in jedem Alter und auch unter verschiedensten Umweltbedingungen wiederholt. Bei allen untersuchten Bäumen wurde eine deutliche Zweigestaltigkeit der Endwürzelchen festgestellt; morphologisch lassen sich die beiden Typen als verdickte Endwürzelchen und als Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum bezeichnen (Abb. 1a). Die von BÜSGEN 1905, 1917 vorgeschlagenen Begriffe „Lang- und Kurz-Wurzeln" sind nicht ganz am Platze, weil bei manchen Holzarten (z. B. bei der Esche und *Cornus mas*) kein Unterschied in der Länge bestehen muß. Wenn wir schon im Namen auch die verschiedenen biologischen Eigenschaften verankern wollten, dann wäre es angezeigt, die alten Bezeichnungen von HARTIG, nämlich Trieb- und Saugwurzeln zu benützen.

Die Problematik der Heterorrhizie drängte bisher nicht in die verhältnismäßig reiche rhizologische Literatur, z. B. in die Arbeiten der finnischen, deutschen und sowjetischen Forscher, was meiner Ansicht nach erstaunlich ist. Vielleicht ist es eine Folge davon, daß die verdickten Endwürzelchen bei erwachsenen Bäumen immer nur in beschränkter Menge und an der äußersten Peripherie des Wurzelraumes wie z. B. der unteren Grenze der Bodendurchwurzelung zu finden sind. Auch die vollkommene Adhäsion der Oberfläche der verdickten Endwürzelchen an den Bodenteilchen und die häufige Vergrößerung des Querschnittes der Wurzelspitze erschwerte die Untersuchung der Heterorrhizie: bei jedem gröberen Versuche, die Wurzeln aus dem Boden herauszuziehen, werden die primären Rindengewebe bis zum Perikambium zerrissen, sodaß die Mehrzahl

*)Die Heterorrhizie der gymnospermen Holzarten wurde vom anatomischen Standpunkt aus von NOELLE 1910 beschrieben; es dürfte notwendig sein, seine Angaben in ökologischer Richtung zu erweitern.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der verdickten Endwürzelchen stark beschädigt wird. Deshalb bleibt die einzige Methode der Untersuchung unter natürlichen Bedingungen nur das vorsichtige Präparieren des Bodenprofils (Transektwand). Wir können uns daher nicht wundern, daß ein zufälliges Auffinden von verdickten Endwürzelchen bei Holzarten (SCAMONI 1950: 143, ŠUMAKOV 1949: 8) von den Ökologen eher als außerordentliche Erscheinung, denn als gesetzlicher Ausdruck der morphologischen Ausgestaltung des Wurzelsystems gewertet wird.

Die Gesetzlichkeit der Heterorrhizie bei mitteleuropäischen dikotylen Holzpflanzen läßt sich an *Quercus robur* und *Q.petraea* am vorteilhaftesten klären.

Die verdickten Endwürzelchen können in allen Waldgesellschaften, in welchen die Eiche als Dominante und Determinante vorkommt, vorgefunden werden.

Im Querceto-Ulmetum (Auenwald) kommen die verdickten Endwürzelchen sehr häufig in den unteren, durch den erhöhten Grundwasserspiegel durchnäßten Horizonten des Bodenprofiles vor. Im Gebiete des Querceto-Betuletum (auf armen und ausgetrockneten Pleistozänsanden) bilden die verdickten Endwürzelchen die Enden von geraden besenartigen Wurzeln in den unteren trockenen Bodenhorizonten in einer Tiefe von etwa 1 m. Im Gebiete des Querceto-Potentilletum (auf schweren und gleiartigen Böden mit großem Schotterinhalte) kommt dieser Würzelchentypus am häufigsten im gleiartigen und schlecht durchlüfteten B-Horizonte vor. Im Querceto-Carpinetum (seichte und nährstoffreiche Böden mit Bodenskelett) herrschen die verdickten Endwürzelchen in den Diaklasen der Muttergesteine z. B. des Plänerkalkes vor, wo sie oft bizarre Besen bilden, die nach der Form der Diaklase flach eingedrückt sind.

Die verdickten Endwürzelchen bei Eichen sind in den unteren feuchten Bodenhorizonten des Eichenauenwaldes (Querceto-Ulmetum) am deutlichsten entwickelt. Etwa in der Höhe des sommerlichen Grundwasserspiegels enden alle vertikalen Skelettwurzeln mit dicken und stumpfen Zweigchen. Endwürzelchen dieses Typus mit einem Durchmesser bis 5 mm sind keine Seltenheit. Diese Würzelchen verschmälern sich vorwiegend in der Richtung zum älteren Teile der Wurzel. Der Abschnitt der größten Verdickung entspricht anatomisch dem voll entwickelten Rindenparenchym der Wurzel; der verschmälerte Abschnitt entsteht dort, wo die primäre Rinde abstirbt und das Rindenparenchym zu einem dünnen Mantel wird. Außer durch ihre Größe fallen diese Würzelchen im Eichenauenwald noch durch ihre blauschwarze Farbe auf; diese Farbe geht auch in den Boden über und ist eine Folge des Ausscheidens von Gerbstoffen, die in Berührung mit dem Boden zu Eisenverbindungen werden. Das Ausscheiden von Gerbstoffen bei der Stieleiche ist wahrscheinlich eine Reaktion auf ungünstige physikalische Eigenschaften der Bodenhorizonte. Die Gerbstoffe dienen als Respirationspigmente und unterstützen die Atmung in

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

den schlecht durchlüfteten Bodenräumen, z. B. dauernd durchnäßten oder gleiartigen Horizonten. Dies wirkt natürlich auf die Bodeneigenschaften zurück, weil das Auslaugen von Eisen den ganzen pedogenetischen Prozeß in den Eichenauenwäldern bedeutend beeinflußt. Manche Bodentypen z. B. marmorierte Böden hängen mit dieser Sekretionsaktivität der verdickten Endwürzelchen der Eiche eng zusammen.

Interessant ist auch die Oberfläche der verdickten Endwürzelchen im Querceto-Ulmetum. Die Rhizodermis und das Rindenparenchym sind infolge von angestauten Bodenteilchen (Sandkörnern) reichlich gegliedert. In anderen Pflanzengesellschaften und Edatopen ändert sich die Farbe, der Charakter der Oberfläche, der Durchmesser und die Länge des Abschnittes mit der lebenden primären Rinde. Die Verzweigung dieses Typus der Endwürzelchen ist arm. Von Interesse sind z. B. braune dichotom verzweigte Endwürzelchen, die in schotterartigen Böden des Querceto-Carpinetum selten vorkommen. Selbstverständlich ändert sich die Farbe auch mit dem Jahresablauf; in der Zeit intensiven Längenwachstums im Frühling und im Herbst ist die Spitze dieser Würzelchen ockergelb („Spargelspitzen"), im Sommer und im Winter metadermisiert die Kalyptra und die Rhizodermis der ganzen Würzelchen, wodurch diese dunkel- oder rotbraun werden.

Beständiger sind die anatomischen Merkmale der verdickten Endwürzelchen der Eichenarten (Abb. 1b). Die Rhizodermis bleibt in allen Fällen einschichtig; die äußeren Tangentialwände ihrer Zellen metadermisieren leicht, wodurch die Wurzeloberfläche beim Durchdringen in den Wurzelraum verstärkt wird. Die Exodermis ist meist nicht sehr deutlich; nur in den schotterartigen Böden des Querceto-Carpinetum beobachtete ich eine unterbrochene Verholzung (Reaktion mit Phloroglucin und HCl) der äußeren Schichten des Rindenparenchyms, wodurch die Rhizodermis in ihrer Funktion besonders in konvexen Ausstülpungen unterstützt wird. Den Hauptteil der Masse der verdickten Endwürzelchen bildet das Parenchym der primären Rinde, das im Radius durchschnittlich zwei Drittel einnimmt. Die kugelförmigen Parenchymzellen enthalten eine bedeutende Menge von Stärke und viele färbige Komponenten im Zellsaft. Äußere und innere Rinde lassen sich nach dem Vorkommen von Interzellularräumen meist nicht unterscheiden. Die Endodermis ist aus dünnwandigen, kleinen, parenchymatischen Zellen von etwa der Hälfte der Zellgröße der Rindenparenchymzellen zusammengesetzt.

Unter der Endodermis der verdickten Endwürzelchen liegt ein mehrschichtiges Perikambium (Perizykel), das ein radiales Leitbündel umgibt. Das radiale Leitbündel ist am häufigsten pentarch, manchmal hexarch; es besitzt selten eine höhere Anzahl von Gefäß- und Siebteilen (polyarch). Deren Anzahl ändert sich auch in verschiedenen Querschnitten einer und derselben Wurzel; hier kommen die Bodenbedingungen, besonders das Bodenskelett zur Geltung, welche die wachsende Wurzel deformieren.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Das Mark der verdickten Endwürzelchen ist umfangreich; es trennt deutlich in der Mitte der Wurzel die einzelnen Protoxylemgruppen*), was auch noch nach dem sekundären Dickenwachstum der Wurzel bemerkt werden kann.

Nach der Anzahl überwiegen unter den Endwürzelchen der Eichenarten die Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum. Von den verdickten Endwürzelchen sind sie leicht durch ihre geringere Dicke

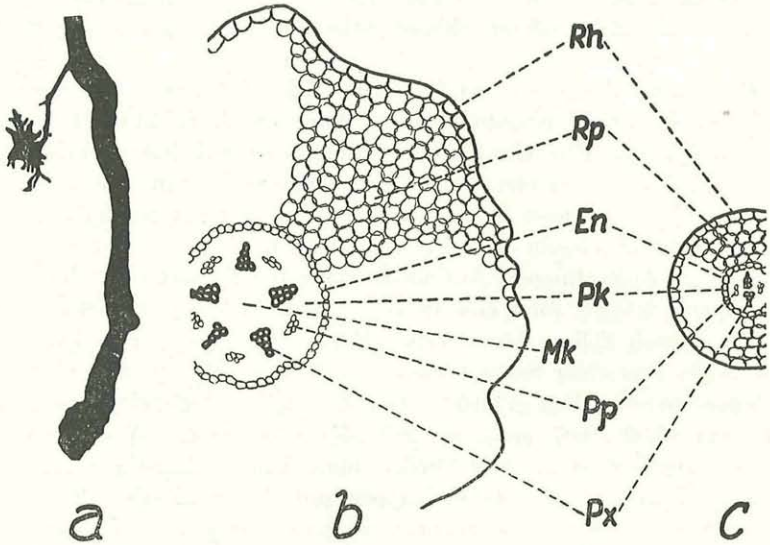

Abb. 1: Heterorrhizie der Eichenwurzeln (*Quercus robur*) im Querceto-Ulmetum (Auenwald). — a: Übersichtsbild. — b und c: Anatomischer Unterschied zwischen einem verdickten Endwürzelchen (b) und einem Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum (c). Rh = Rhizodermis, Rp = Rindenparenchym, En = Endodermis, Pk = Perikambium, Mk = Mark, Pp = Protophloemgruppe, Px = Protoxylemgruppe.

(0,15—0,5 mm) und Länge (0,1—5 mm) zu unterscheiden. Dies ist kein allgemein charakteristisches Merkmal für alle dikotylen Holzarten; für ein solches Merkmal kann man nur das Fehlen der Wurzelhaube und ein langandauerndes Verbleiben im Zustand des primären Wachstums halten. Die Mehrzahl dieser Würzelchen ist in Mykorrhizen umgewandelt. Es muß daher gleich von Anfang an entschieden werden, ob die Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum nicht nur eine deformierte Variante der verdickten Endwürzelchen infolge der Infektion durch rhizosphärische Mikroorganismen darstellen. Durch Untersuchung

*) Die Bezeichnung „Protoxylem- und Protophloemgruppe" schließt im Text sowie auf der Abbildung die Metaxylem- und Metaphloemelemente ein.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der Endwürzelchen in verschiedenen Jahreszeiten, in verschiedenem Alter und auf verschiedenen Ökotopen stellte ich fest, daß durch Mykorrhiza-Pilze schon vorher ontogenetisch differenzierte Würzelchen mit beschränktem Wachstum infiziert werden; viele von diesen Endwürzelchen bleiben längere Zeit oder dauernd ohne Mykorrhiza-Mantel. Wenn wir die Phylogenesis in Betracht ziehen, können wir allerdings voraussetzen, daß sich die Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum als anatomisch und morphologisch differenzierte Organe gerade unter dem Einfluß der Mykorrhiza-Pilze und anderer rhizosphärischen Mikroorganismen gebildet haben.

Die Farbe der eben entstandenen Würzelchen mit beschränktem Wachstum ist wieder ockergelb, später kann sie durch braunen Ton der metadermisierten Rhizodermis oder durch verschiedene Farben der Mykorrhiza-Hyphen ersetzt werden. Im Vergleiche mit den verdickten Endwürzelchen ist dieser Typus im Querschnitte ganz regelmäßig zylindrisch; am Ende schwillt er nicht auf, bildet aber immer reich verzweigte Systeme und Anhäufungen. Auf die dünnwandige Rhizodermis, die niemals Wurzelhaare besitzt, folgt eine drei- bis fünfschichtige parenchymatische Primärrinde mit Zellen, die oft tangential gestreckt sind. Die Endodermis wird wieder von einer Schicht kleiner Zellen von etwa halber Größe der Rindenparenchymzellen gebildet. Der Zentralzylinder weist eine geringe Dicke auf (0,06—0,07 mm), weshalb dessen Gewebe auf das geringste Ausmaß reduziert sind. Das Perikambium ist einschichtig, in manchen Fällen sogar durch Protoxylemgruppen unterbrochen. Die Protoxylemzellen bilden meistens zwei bipolar gelegene Gruppen, das radiale Leitbündel ist also diarch; oft ist das Mark in der Mitte ganz verwischt und das Proto- und Metaxylem bildet eine einzige zusammenhängende Protoxylemgruppe. (Abb. 1c).

Die Unterschiede im morphologisch-anatomischen Bau der beiden Endwürzelchen der Eichenarten *Quercus robur* und *Q. petraea* sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt.

Nach der Verteilung dieser zwei Typen von Endwürzelchen im Wurzelsystem des einzelnen Baumes und nach den beobachteten Gesetzlichkeiten an den Transektwänden nehme ich an, daß die verdickten Endwürzelchen an die aktive Erreichung des Bodenraumes, an die Ernährung und Atmung in extremen Lagen des Bodenprofiles angepaßte Organe sind. Sie sind die wirklichen „Pioniere" des Wurzelsystems und sogar der ganzen Pflanzenwelt, welche in der Tat die ganze Biosphäre aktiv erweitern. Die verdickten Endwürzelchen besitzen gewöhnlich eine bedeutende Energie des Längenwachstums, können aber bei Erreichung der Grenze der sogenannten physiologischen Tiefe des Bodens auch zu Organen mit metadermisierter Wurzelhaube und Rhizodermis werden. Ihre physiologische Leistung besteht vorwiegend im Bearbeiten des Bodens für die in ihn wachsenden Organe der Holzpflanze, teilweise

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

in der Sorption von Nährstoffen und in der Unterstützung des befriedigenden Verlaufes der Respiration. Vom Standpunkte des Ernährungstypus aus ist es wahrscheinlich, daß bei den verdickten Endwürzelchen die Autotrophie überwiegt. Die Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum sind vor allem Organe der organomineralen Ernährung (Mixotrophie); dies beweist ihre reiche Verzweigung, ihre vergrößerte Oberfläche und ihre mehrmals bewiesene mutualistische Beziehung zu den

	verdickte Endwürzelchen	Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum
Dicke	1—5 mm	0,15—0,5 mm
Länge	bis 100 mm	0,1—5 mm
Verzweigung	locker	reichlich
Oberfläche	gegliedert	glatt
Rhizodermis	einschichtig, niemals mit Mykorrhizamantel	einschichtig, oft mit Mykorrhizamantel
Wurzelhaare	nur ephemer	keine
Exodermis	manchmal angedeutet	keine
primäre Rinde	mehrschichtig	drei bis vierschichtig, oft mit Hartignetz durchdrungen
Perikambium	mehrschichtig	einschichtig, manchmal nicht zusammenhängend
radiales Leitbündel	pentarch, hexarch und polyarch	diarch
Mark	umfangreich	fehlt manchmal gänzlich

Mykorrhiza-Pilzen und anderen Gruppen von rhizosphärischen Organismen. Auch der Raum, den sie im Boden einnehmen (sie treten vorwiegend in den oberen Horizonten auf, wo die leicht zugänglichen Nährstoffe zu erreichen sind), unterstreicht ihre Leistung im Rahmen des Wurzelsystems. Die Würzelchen dieses Typus haben eine beschränkte Lebensdauer; nach 5 bis 10 Jahren sterben sie ab und werden durch die Tätigkeit von Mikroorganismen zersetzt. Nur einzelne Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum können sekundär ein Längenwachstum aufweisen und allmählich die kleinsten Skelettwurzeln bilden. Dagegen sind die verdickten Endwürzelchen Vegetationspunkte der meisten Hauptskelettwurzeln. Die Beständigkeit der beiden Typen von Endwürzelchen wird auch durch ihr gemeinsames Vorkommen in verschiedenen Teilen des Bodenraumes bewiesen (Abb. 1a).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die beschriebene Ungleichheit der Endwürzelchen entwickelt sich ganz ähnlich bei den meisten dikotylen und gymnospermen Gehölzen. Etwas verschieden von dem Beispiel der Eichenarten ist die Heterorrhizie bei *Fraxinus excelsior*, *Cornus mas* und *Liriodendron tulipifera*. Bei der Esche kommen scheinbar keine Würzelchen mit beschränktem Wachstum vor. Denn alle Würzelchen, die in oberen Horizonten des Bodens überwiegen, sind ziemlich lang und dick. Die anatomische Untersuchung überzeugt uns jedoch davon, daß diese Würzelchen in bedeutender Länge im Zustand des primären Baues verbleiben und daher in der Tat den Typus der Würzelchen mit beschränktem Wachstum vorstellen. Zum Unterschiede von anderen Holzarten besitzen diese Würzelchen oft Wurzelhaare. Echte verdickte Endwürzelchen sind bei der Esche nicht zahlreich und es ist möglich, sie durch vorsichtige Untersuchung der Transektwand auf der Peripherie der Hauptskelettwurzeln zu finden. Sie sind stark verdickt (bis 5 mm im Durchmesser), haben eine mehrschichtige Rinde und am häufigsten neun Protoxylemgruppen im Zentralzylinder.*)

Zusammenfassung

1. Unter den Endwürzelchen der dikotylen Holzpflanzen werden zwei morphologisch und anatomisch verschiedene Typen unterschieden, die sich im ganzen Wurzelsystem mit großer Stetigkeit wiederholen. Es sind dies verdickte Endwürzelchen und Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum. Beide kommen nebeneinander vor und können nicht als Ausdruck rein quantitativer Variabilität der Verzweigung des Wurzelsystems angesehen werden.

2. Diese Unterschiede der Endwürzelchen treten besonders bei ökologisch-morphologischer und ökologisch-anatomischer Untersuchung der einzelnen Holzarten eindrucksvoll hervor. Extreme Eigenschaften einzelner Böden unterstreichen den spezifischen Charakter des Typus der verdickten Endwürzelchen, der sonst bei oberflächlichen rhizologischen Untersuchungen der Aufmerksamkeit leicht entgeht.

3. Beide Typen der Endwürzelchen haben gleichzeitig eine verschiedene biologische Aufgabe; verdickte Endwürzelchen sind vorerst Pionier- und Trieborgane, welche die Rhizosphäre der Holzpflanze vergrößern; Endwürzelchen mit beschränktem Wachstum sind vorerst Organe, welche die organominerale Ernährung der Holzpflanze besorgen.

4. Anatomische, morphologische und ökologische Verschiedenheiten berechtigen dazu, diese Erscheinung bei den dikotylen Holzpflanzen als Heterorrhizie zu bezeichnen.

---

*) Mit dem Wurzelsystem der Esche befasse ich mich in einer selbständigen Arbeit; für die Erkenntnis des Wesens der Heterorrhizie ist gerade die Eschenwurzel sehr lehrreich.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

5. Die negative Stellungnahme von TROLL ist dadurch zu erklären, daß in seinem umfangreichen Werk Fälle von tieferer morphologischer und funktioneller Variabilität der Wurzeln höherer Pflanzen behandelt wurden; im Vergleich damit handelt es sich bei mitteleuropäischen dikotylen Holzpflanzen natürlich um eine Heterorrhizie niedrigerer Ordnung. Es wird sich vielleicht empfehlen, diese Erscheinung in der Zukunft mit einem besonderen Wort zu bezeichnen.

Schriften

ALTEN H. 1908. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln. Dissertation. Göttingen.

— 1909. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln, nebst Bemerkungen über Wurzelthyllen, Heterorhizie, Lentizellen. Bot. Ztg. 67:175—199.

BÜSGEN M. 1905. Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. Flora 95: 58—94.

— 1917. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena.

GUTTENBERG H. 1940. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. VIII.

HARTIG T. 1878. Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin.

JENIK J. 1957. Kořenový systém dubu letního a zimního (*Quercus robur* L. et *Q. petraea* LIEBL.). Rozpravy Čs. akad. věd, řada mat.-přír. věd 67 (14): 1—85. (Resumé: Das Wurzelsystem der Stiel- und Traubeneiche.)

NOELLE W. 1910. Studien zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Koniferenwurzel mit Rücksicht auf die Systematik. Bot. Ztg. 68: 169—266.

SCAMONI A. 1950. Waldkundliche Untersuchungen auf grundwassernahen Talsanden. Berlin.

ŠUMAKOV V. S. 1949. Forma kornevoj sistemy duba v svjazi s uslovjami proizrastanija. Lesnoje chozjajstvo 9: 6—12.

TROLL W. 1941—1942. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin-Zehlendorf.

TSCHIRCH A. 1905. Über die Heterorhizie bei Dicotylen. Flora 94: 68—78.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1959

Band/Volume: 8_1_2

Autor(en)/Author(s): Jenik Jan

Artikel/Article: Beitrag zur Kenntnis der Heterorrhizie dikotyler Holzpflanzen. 1-9