Über die Heterorhizie bei Dikotylen.

Von **A. Tschirch.**

Mit 16 Abbildungen.

Es ist eine bekannte Erscheinung, dafs die Wurzel sehr verschiedene Funktionen besitzen kann. In erster Linie wird sie allerdings stets einerseits der Befestigung der Pflanze im Boden, anderseits der Aufnahme der gelösten anorganischen Bodenbestandteile dienen. Es gibt aber noch eine Menge anderer Wurzeln, die besonderen Funktionen angepafst sind. K. Goebel führt in seiner Organographie der Pflanzen folgende auf:

1. Atemwurzeln (Pneumatophoren) der Sumpfpflanzen,
2. Assimilationswurzeln und sprofsbildende Wurzeln der Podostemaceen,
3. Luftwurzeln der Cycadeen,
4. Wurzeln der Epiphyten:
   a) Haftwurzeln (einige Orchideen),
   b) Assimilationswurzeln (einige Orchideen),
   c) Haftwurzeln (Tillandsia),
5. Kletterwurzeln, bisweilen Haft- und Nährwurzeln getrennt (Epheu),
6. Wurzeln als mechanische Schutzorgane, Dornwurzeln (Myrmecodia),
7. Speicherwurzeln.

Immerhin sind alle die genannten, besonderen Funktionen angepafsten Wurzeln eben Besonderheiten und meist auf bestimmte Familien oder gar Arten beschränkt. Nur den Charakter als Speicherwurzel vermag jede perennierende Wurzel einer mehrjährigen Pflanze anzunehmen, wenigstens als Nebenfunktion während des Winters (Levisticum, Angelica). Doch wird man als Speicherwurzeln κατ' ἐξοχήν wohl nur jene bezeichnen, die durch ausgeprägte, mehr oder weniger knollige Verdickung den Charakter eines Speicherorganes annehmen.

Zu den genannten Wurzeltypen treten nun noch die neuerdings, besonders von Rimpach, näher untersuchten sog. Zugwurzeln. Dieselben sind contractil. Sie vermögen die oberirdische Pflanze in den Boden hineinzuziehen, dienen daher weder der Befestigung, noch der Ernährung oder Speicherung, sondern einer besonderen Funktion. Sie ziehen sich in der Längsrichtung zusammen, führen wenig oder gar kein mechanisches Gewebe, dagegen reichlich Parenchym. Rimpach fand dieselben (neben Nährwurzeln) bei Scilla bifolia, Ornitho-

galum nutans, Crocus Imperati, Trigidia pavania, Gladiolus communis, Oxalis lasiandra u. a., also besonders bei Monokotylen.

Ich glaube, dafs sie viel weiter verbreitet sind und (allerdings als Nebenfunktion) auch bei vielen perennierenden Dikotylenwurzeln vorkommen. Wenigstens deutet die krause Beschaffenheit, die vielen, dicht übereinander liegenden, querverlaufenden, zarten Ringwulste, die man am Wurzelkopfe vieler perennierender Wurzeln findet und die keineswegs Blattnarben sind, darauf, dafs wenigstens der obere Teil vieler Dikotylenwurzeln auch contractile Eigenschaften besitzt. Doch bin ich dieser Erscheinung nicht weiter nachgegangen und habe nur auf einige derartige Befunde in meinem Anatomischen Atlas hingewiesen.

Die Frage, welche ich in Gemeinschaft mit Herrn Neuber näher studiert habe, ist eine andere. Sie betrifft die Heterorhizie bei den Dikotylenwurzeln.

Es war mir bei Valeriana officinalis aufgefallen, dafs ein und dieselbe Pflanze zwei gänzlich verschieden gebaute Wurzeln besafs. Ich habe den Befund in dem von mir gemeinsam mit Prof. Oesterle herausgegebenen Anatomischen Atlas wie folgt beschrieben:

Die jüngsten Wurzeln zeigen meist einen triarchen Bau — tetrarche, pentarche, heptarche und oktarche sind seltener —, doch kommen auch diarche vor. Der Gefäfsteil der radialen Bündel liegt central, die Strahlen stofsen im Centrum der Wurzel aneinander, so dafs bei den jüngsten Wurzeln ein Mark nicht sichtbar ist. Mit den primären Gefäfsstrahlen alternieren die primären Siebbündel. Späterhin freilich pflegen die Gefäfse in der Mitte auseinander zu weichen. Es schiebt sich Parenchym ein und die fertige ältere Wurzel enthält ausnahmslos Mark. Bei den jüngsten Wurzeln umgibt den polyarchen Gefäfsbündelcylinder zunächst das einschichtige Perikambium und dann die ebenfalls einschichtige Endodermis, deren Wände verkorkt sind. Nach aufsen folgt dann die sehr stärkereiche primäre Rinde und zu äufserst liegt eine reichlich Wurzelhaare führende Epidermis und unter dieser ein einreihiges, aus verkorkten, ätherisches Öl führenden Zellen bestehendes Hypoderm. Bei älteren Wurzeln geht der primär radiale Bau der Bündel in den kollateralen Bau über, indem in dem Verbindungsgewebe, zwischen Gefäfs- und Siebteil ein sekundäres Meristem, ein Kambiumstreif sich bildet, der sich bei Valeriana nicht über die Gefäfsstrahlen hin fortsetzt. So entsteht ein im Querschnitt in Wellenlinie ringsum laufender, nur an den primären Gefäfsstrahlen durch ein oder zwei Markstrahlzellen unterbrochener Verdickungsring. Dies Stadium ist oft noch bei ziemlich dicken Wurzeln zu sehen

(Fig. 1). Durch die Tätigkeit des Kambiums wird nunmehr sekundäres Holz und sekundärer Siebteil erzeugt. Beide liegen hier zwischen je zwei primären Gefäfsstrahlen. Durch die eben erwähnte Erscheinung, dafs Kambium über den primären Gefäfsstrahlen nicht erzeugt wird, wird es bedingt, dafs die letzteren nicht, wie dies sonst der Fall ist, nach innen geschoben werden und schliefslich die Markkrone bilden, sondern an der Peripherie liegen bleiben und durch einige Zellen, die man als primäre Markstrahlen betrachten kann, mit Perikambium und Endodermis verbunden bleiben. Die Bildung sekundärer Gefäfs- und Siebteile pflegt nicht sehr ausgiebig zu sein.

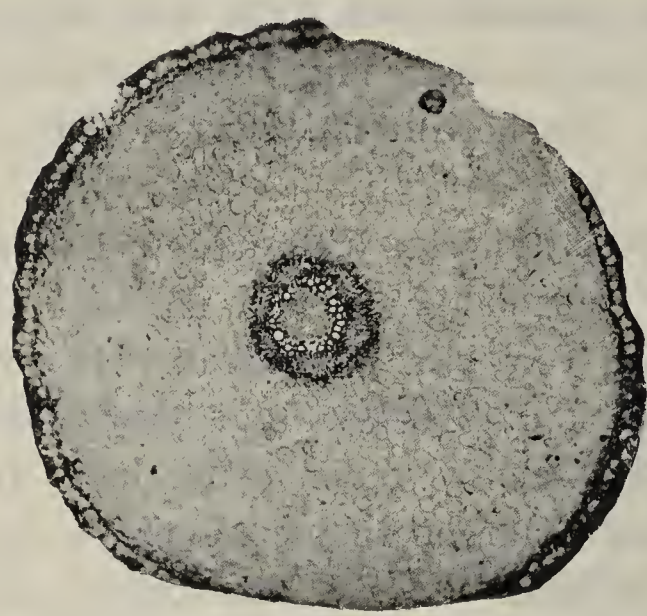

Fig. 1. Ernährungswurzel von Valeriana officinalis. Durchm. 2,43 mm.

Fig. 2. Befestigungswurzel von Valeriana officinalis. Durchm. 2,65 mm.

So verhält es sich mit dem Bau und der Entwicklung zahlreicher Wurzeln. Nun zeigen aber andere Wurzeln ein wesentlich anderes Bild (Fig. 2). Hier hat sich der Holzkörper in der gewöhnlich bei Wurzeln zu beobachtenden Weise weiter entwickelt, d. h. es sind die primären Gefäfsstrahlen durch reichlich sich entwickelnde Holzteile nach innen geschoben und in ihrer Lage nur noch an den nunmehr breiten primären Markstrahlen zu erkennen. Der breite Holzkörper ist von einem schmalen, ringsum laufenden Siebteile umgeben; das Kambium bildet nahezu eine Kreislinie. Dieser Fall, der sich namentlich bei den derben Wurzeln, welche die hohen stengeltragenden Nebenknollen im Boden befestigen, findet und hier sich bis weit hinunter gegen die Wurzelspitze hin verfolgen läfst — ich fand ihn noch in Wurzeln von nur 1 mm Durchmesser —, scheint von mechanischen Ursachen bedingt zu sein. Es ist klar, dafs so gebaute Wurzeln sehr viel zugfester sind als die anderen, also besser geeignet, die grofsen Stengel im Boden zu befestigen.

Ich habe dann später, gelegentlich der Studien, die ich mit Herrn Clair Dye über die Entwicklungsgeschichte verschiedener unterirdischer Organe ausführte, den der Ernährung dienenden Wurzeln den Namen „Ernährungswurzeln“, den der Befestigung dienenden den Namen „Befestigungswurzeln“ gegeben. Die Bezeichnungen „Nährwurzeln“ und „starre Haftwurzeln“, deren sich Rimpach bedient, scheinen mir weniger geeignet.

Die ganze Erscheinung, dafs ein und dieselbe Pflanze Wurzeln mit verschiedener Funktion und dementsprechend verschiedenem Bau bildet, mag als Heterorhizie bezeichnet werden, ein Wort, das ähnlich wie Heterophyllie gebildet ist.

Diese Heterorhizie ist, wie unsere Untersuchungen lehren, eine bei den Dikotylen weit — man kann fast sagen, allgemein — verbreitete Erscheinung. Der Fall ist relativ selten, wo eine und dieselbe Wurzel sowohl der Ernährung wie der Befestigung dient.

In untergeordneter Weise werden ja auch die Befestigungswurzeln der Ernährung dienen, besonders natürlich im Jugendstadium und etwas dienen natürlich auch die Ernährungswurzeln der Befestigung. Aber die Arbeitsteilung ist doch in einem viel umfangreicheren Mafse durchgeführt als man auf den ersten Blick anzunehmen geneigt ist.

Wir haben ein grofses Material durchmustert, Vertreter von möglichst vielen verschiedenen Familien zum Vergleiche herangezogen und Wurzeln von möglichst gleicher Dicke mit einander verglichen. Das Ergebnis war fast überall das nämliche. Die Heterorhizie ist bei den Dikotylen eine weit verbreitete Erscheinung.

Einige Beispiele mögen den Sachverhalt erläutern.

Mentha piperita.

(Fig. 3 und 4.)

Diese Pflanze zeigt den Unterschied zwischen Ernährungs- und Befestigungswurzel in ausgeprägter Weise.

Ernährungswurzel. Dieselben sind ursprünglich pentarch-oktarch. Später umgibt ein Kreis von oft acht Bündeln ein grofses Mark. Die Rinde ist breit.

Befestigungswurzel. Im Centrum liegt ein kräftig entwickelter, strahlig gebauter Libriformcylinder. Die Rinde ist schmal.

Der Durchmesser des Gefäfsteilcylinders der Befestigungswurzel ist bei gleichem Wurzeldurchmesser stets gröfser als der Durchmesser

des Centralcylinders (incl. Mark) der Ernährungswurzel, wie folgende Zahlen zeigen.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders (incl. Mark)
1,98 mm	0,55 mm
1,45 „	0,45 „
1,80 „	0,50 „

Fig. 3. Ernährungswurzel von Mentha piperita. Durchm. 1,98 mm.

Fig. 4. Befestigungswurzel von Mentha piperita. Durchm. 2,05 mm.

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Gefäfscylinders
1,65 mm	0,95 mm
2,25 „	1,75 „
2,05 „	1,45 „

Bisweilen beobachtet man hier ein Übergangsstadium: Verhältnismäfsig grofser Holzcylinder und ziemlich grofses Mark, d. h. also Wurzeln, die gewissermafsen beiden Funktionen angepafst sind.

Arnica montana.

(Fig. 5 u. 6).

Bei dieser Pflanze tritt der Unterschied zwar auch deutlich, aber nicht so kräftig hervor wie bei Mentha. Vergleicht man annähernd gleich dicke Wurzeln, so findet man einmal solche mit centralem Libriformstrang und nie mehr als tetrarchem Bündel, und dann solche ohne Libriformstrang mit relativ grofsem Mark und tetrarchem bis hexarchem Bündel.

Ernährungswurzel. Das meist di-triarche Bündel verbleibt lange im primären Bau, d. h. die Einzelbündel bleiben radial. Sie bilden oft einen Stern um das Mark.

Befestigungswurzel. Das Bündel geht frühzeitig in den sekundären Bau über, frühzeitig bildet sich auch Libriform im Centrum. Schliefslich liegt in der Mitte ein relativ breiter Libriformstrang.

Das Verhältnis des Durchmessers der ganzen Wurzel zum Durchmesser des Gefäfsbündelcylinders ist bei Arnica ein anderes wie bei Mentha, wie folgende Zahlen zeigen.

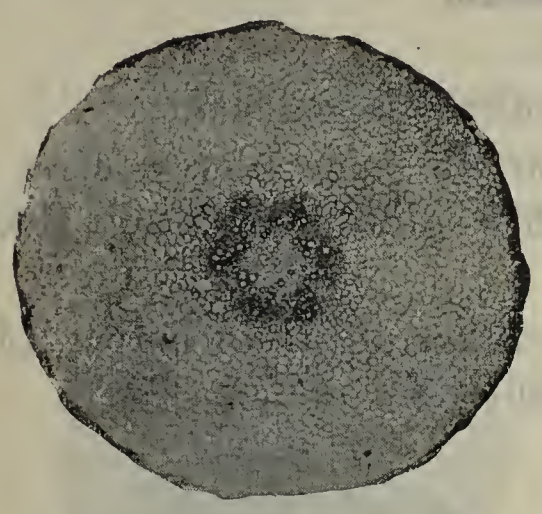

Fig. 5. Ernährungswurzel von Arnica montana. Durchm. 1,45 mm.

Fig. 6. Befestigungswurzel von Arnica montana. Durchm. 1,45 mm.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,45 mm	0,40 mm
1,24 „	0,35 „
1,35 „	0,38 „
1,28 „	0,36 „
1,10 „	0,30 „
1,52 „	0,42 „

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,37 mm	0,34 mm
1,34 „	0,33 „
1,45 „	0,36 „
0,94 „	0,22 „
1,52 „	0,37 „
1,16 „	0,29 „

Bei gleichem Durchmesser der ganzen Wurzel ist also der Durchmesser des Centralcylinders bei den Ernährungswurzeln etwas gröfser als bei den Befestigungswurzeln.

Bei Arnica kommt auch eine Übergangsform vor. Dieselbe zeigt aber einen ganz anderen Bau wie die oben erwähnte bei Mentha.

Es finden sich nämlich Wurzeln, die in ihrer unteren Hälfte (gegen die Wurzelspitze hin), selbst wenn sie noch primären Bau zeigen, schon einen starken Libriformstrang besitzen — also in diesem Teile der Befestigung dienen —, während weiter nach oben hin das Libriform fehlt und der Bau dem einer Ernährungswurzel ähnelt.

Aconitum japonicum.

(Fig. 7 u. 8.)

Den dritten Typ repräsentiert Aconitum japonicum.

Ernährungswurzel. Rings um ein mehr oder weniger beträchtliches Mark liegt ein Stern ziemlich grofser Gefäfse. Mechanische Elemente fehlen.

Befestigungswurzel. Im Centrum liegt ein derber Libriformstrang, in der primären Rinde reichlich Sclereïden.

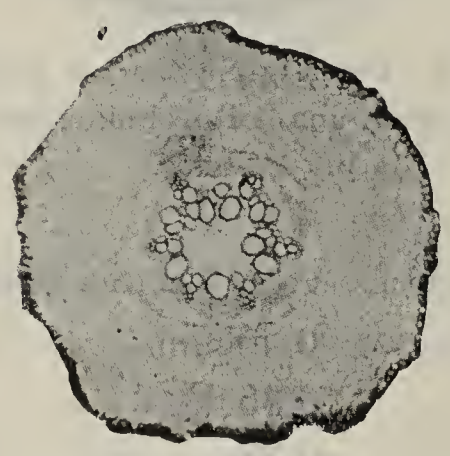

Fig. 7. Ernährungswurzel von Aconitum japonicum.

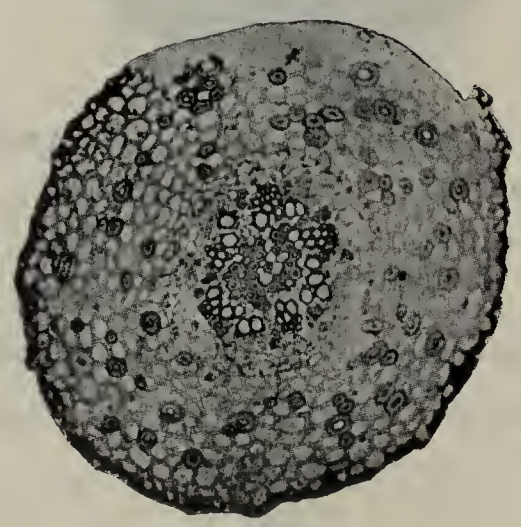

Fig. 8. Befestigungswurzel von Aconitum japonicum.

Digitalis purpurea.

Die Hauptwurzel besitzt einen starken Centralcylinder mit viel Libriform. Die Nebenwurzeln zeigen die beiden Typen der Ernährungs- und Befestigungswurzeln deutlich.

Ernährungswurzeln. Grofses Mark. Bau ähnlich wie bei Ranunculus (s. pag. 75).

Befestigungswurzeln. Centraler Gefäfs- und Libriformcylinder.

Der Durchmesser des Centralcylinders ist im Verhältnis zum Durchmesser der ganzen Wurzel bei den Befestigungswurzeln gröfser als wie bei den Ernährungswurzeln, wie folgende Zahlen zeigen.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,15 mm	0,50 mm
1,23 „	0,61 „
1,40 „	0,68 „

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,05 mm	0,63 mm
1,20 „	0,72 „
1,35 „	0,82 „

Aconitum Napellus.

(Fig. 9 u. 10.)

Den vierten Typ repräsentiert Aconitum Napellus.

Ernährungswurzeln. In der Mitte liegt ein Mark. Die Bündel umgeben dasselbe als Kranz.

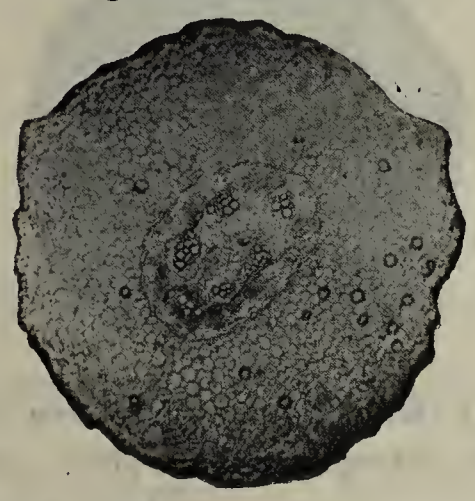

Fig. 9. Ernährungswurzel von Aconitum Napellus.

Fig. 10. Befestigungswurzel von Aconitum Napellus.

Befestigungswurzeln. Centrales, vier bis fünfstrahliges Bündel, kein Libriform.

Zu diesem Typ gehört auch

Ranunculus acer.

(Fig. 11 u. 12.)

Ernährungswurzel. Der primäre Bau bleibt lange erhalten. Der Bündel ist pentarch-hexarch. In der Mitte liegt ein grofses Mark.

Fig. 11. Ernährungswurzel von Ranunculus acer. Durchm. 2,03 mm.

Fig. 12. Befestigungswurzel von Ranunculus acer. Durchm. 1,91 mm.

Befestigungswurzel. Centraler triarcher bis tetrarcher Gefäfscylinder ohne Mark oder doch mit nur wenigen Markzellen.

Imperatoria Ostruthium.

(Fig. 13 u. 14.)

Den fünften Typ repräsentiert Imperatoria Ostruthium.

Ernährungswurzel. Der primäre Bau geht frühzeitig in den sekundären über. Mark fehlt. Holzkörper grofs, strahlig, zwischen den Strahlen breite Markstrahlen.

Fig. 13. Ernährungswurzel von Imperatoria Ostruthium. Durchm. 1,84 mm.

Fig. 14. Befestigungswurzel von Imperatoria Ostruthium. Durchm. 1,92 mm.

Befestigungswurzel. Besonders in den innersten und äufsersten Partien des strahligen Holzkörpers treten Libriformbündel auf.

Artemisia vulgaris.

(Fig. 15 u. 16.)

Den sechsten Typ repräsentiert Artemisia vulgaris.

Ernährungswurzeln. In der Mitte liegt ein strahlig vom Centrum ausgehender Libriformstern, in dem zahlreiche grofse Gefäfse eingebettet sind. Breite Markstrahlen.

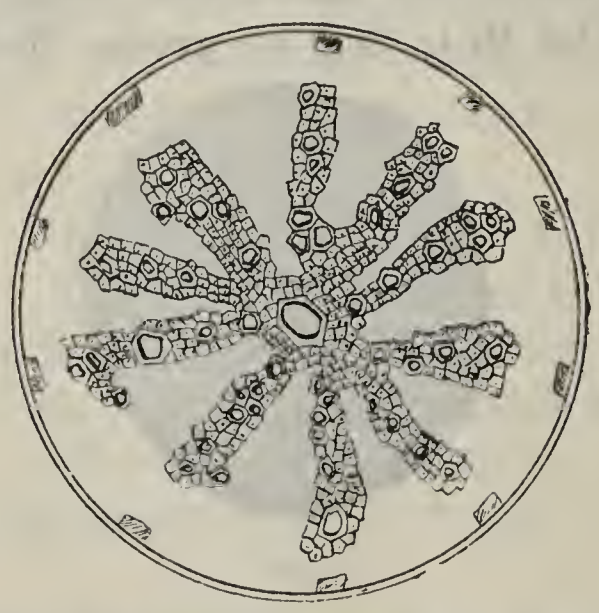

Fig. 15. Ernährungswurzel von Artemisia vulgaris.

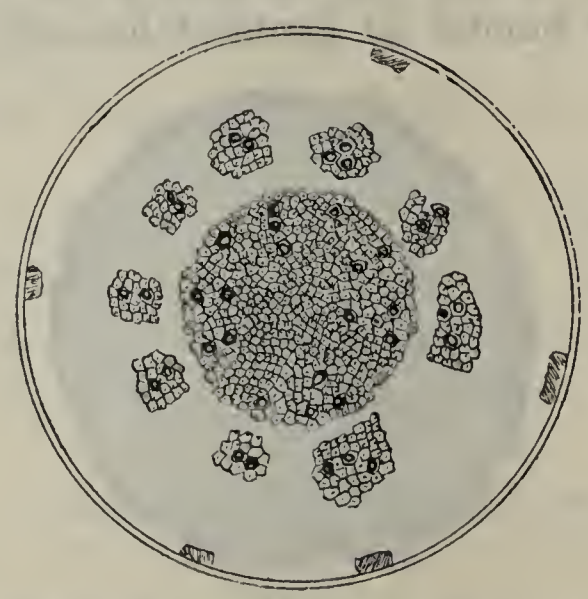

Fig. 16. Befestigungswurzel von Artemisia vulgaris.

Befestigungswurzeln. In der Mitte liegt ein breiter, solider Kern von Libriform, in den wenige kleine Gefäfse eingebettet sind. Dieser Kern wird von einem Kranze gefäfsführender Libriformbündel umgeben.

Der Durchmesser des Centralcylinders ist bei den Befestigungswurzeln wiederum gröfser als bei den Ernährungswurzeln.

Ernährungswurzeln:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
2,39 mm	0,94 mm
2,27 „	0,82 „
1,55 „	0,43 „
2,08 „	0,88 „
2,40 „	0,98 „
1,82 „	0,73 „

Befestigungswurzeln:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,97 mm	0,75 mm
2,17 „	1,16 „
2,87 „	1,69 „
2,75 „	1,23 „
1,40 „	0,60 „
1,84 „	0,53 „

Gut unterschieden finden sich Ernährungs- und Befestigungswurzeln bei folgenden zu sehr verschiedenen Familien gehörigen Arten:

Aconitum Napellus, A. Stoerckeanum, A. paniculatum, A. japonicum, Helleborus viridis, H. niger, H. caucasicus, H. purpurascens, Adonis vernalis, Trollius europaeus, Digitalis purpurea, Mentha piperita, Artemisia vulgaris, Ranunculus acer, Imperatoria Ostruthium, Epilobium angustifolium, Valeriana officinalis, Arnica montana, Vincetoxicum officinale, Hyoscyamus niger, Lamium album, Ballota italica, Geranium Robertianum, Solidago canadensis, Anemone vulgaris.

Keine Befestigungswurzeln waren zu konstatieren bei:

Asarum europaeum und Helianthemum leucanthemum.

Die Hauptwurzel übernimmt die Befestigung bei:

Lactuca virosa und Trigonella Faenum graecum.

Faſst man das Ergebnis zusammen, so läſst sich folgendes sagen:

In allen den Fällen, wo eine starke Hauptwurzel vorhanden ist, kann die Ausbildung besonderer Befestigungswurzeln unterbleiben und die Nebenwurzeln zeigen durchweg den Charakter von Ernährungswurzeln. In den Fällen, wo neben Ernährungswurzeln Befestigungswurzeln ausgebildet werden, zeigen die letzteren entweder einen centralen Holzkörper ohne Libriform oder einen centralen Libriformcylinder (meist mit eingestreuten Gefäſsen) oder einen centralen Holzkörper mit Libriformstreifen. Mark pflegt den Befestigungswurzeln zu fehlen. Die Ernährungswurzeln dagegen zeigen in der Regel keinerlei mechanische Elemente und besitzen stets ein mehr oder weniger groſses Mark. Der Durchmesser ihres Centralcylinders ist meist geringer wie bei den Befestigungswurzeln gleichen Durchmessers.

Die Befestigungswurzeln zeigen folgende Typen:

Typus 1. Groſser, centraler, strahliger Holzkörper: Valeriana, Mentha.
„ 2. Centraler Libriformstrang von relativ geringer Mächtigkeit: Arnica.
„ 3. Derber, centraler Libriformstrang (bisweilen Sclereïden in der Rinde): Aconitum japonic., Digitalis.
„ 4. Centraler Gefäſsstrang, kein Libriform: Acon. Napellus, Ranunc. acer.
„ 5. Strahliger lockerer Holzkörper mit isolierten Libriformbündeln: Imperatoria Ostruth.
„ 6. Centraler Libriformstrang und peripherische Libriformbündel: Artemisia vulg.

Die Befestigungswurzeln besitzen alle den typischen Bau zugfester Organe, die Ernährungswurzeln nicht.

Die beigegebenen Abbildungen 1—14 sind nach mit Phloroglucinsalzsäure behandelten Schnitten von Herrn Neuber photographiert worden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 94

Autor(en)/Author(s): Tschirch Alexander

Artikel/Article: Über die Heterorhizie bei Dikotylen 68-78