

# Morphologie und Anatomie

## Wurzeln

### 1 Einleitung

Je nach morphologischer Auffassung gliedert sich der pflanzliche Kormus entweder in zwei oder in drei Grundorgane. In beiden Kormuskonzepten repräsentiert die Wurzel stets ein eigenständiges Organ, während im zweiteiligen Kormuskonzept die Sprossachse zusammen mit den Blättern als ein gemeinsames Grundorgan (Spross) angesehen wird. Im dreiteiligen Kormuskonzept stellen Blätter und Sprossachsen zwei eigenständige Grundorgane dar. Nacktsamer (Gymnospermen) und Bedecktsamer (Angiospermen) sind **bipolare Pflanzen**. Dem **Sprosspol** liegt der **Wurzelpol** gegenüber. Pteridophyten (Farne und Farnverwandte) hingegen sind **monopolar** und weisen nur den Sprosspol auf. Die erste Wurzel ist hier bereits sprossbürtig. Unter den heutigen Landpflanzen bilden lediglich Moose (Bryophyten) keine Wurzeln aus. In einigen Farnpflanzen bzw. Arten aus farnverwandten Gruppen, wie z.B. den Psilotales (Gabelblattfarnen), wurde die Wurzel sekundär reduziert.

Wurzeln dienen primär sowohl der **Wasser-** und **Ionenaufnahme** als auch der **Verankerung im Boden**. Sie sind aber auch wichtige Orte der **Phytohormonsynthese** (z.B. Cytokinine und Gibberelline) und der **Reservestoffspeicherung** (z.B. Stärke, Saccharose, Inulin). Während beim Großteil der Landpflanzen die Hauptmasse der Wurzeln unterirdisch ausgebildet ist, kommen bei einigen Arten auch Luftwurzeln vor. Einige Epiphyten haben sogar ausschließlich Luftwurzeln. Die Wurzel ist generell charakterisiert durch das Fehlen von Blättern, Spaltöffnungen, Chlorophyll (Ausnahme: Luftwurzeln einiger Epiphyten!), einer **Kutikula** (Wachsschicht auf der Außenhaut) sowie eines interkalaren Wachstums (hier ausschließlich Spitzenwachstum möglich!). Die für Sprossachsen typische Gliederung in Nodi und Internodien fehlt.

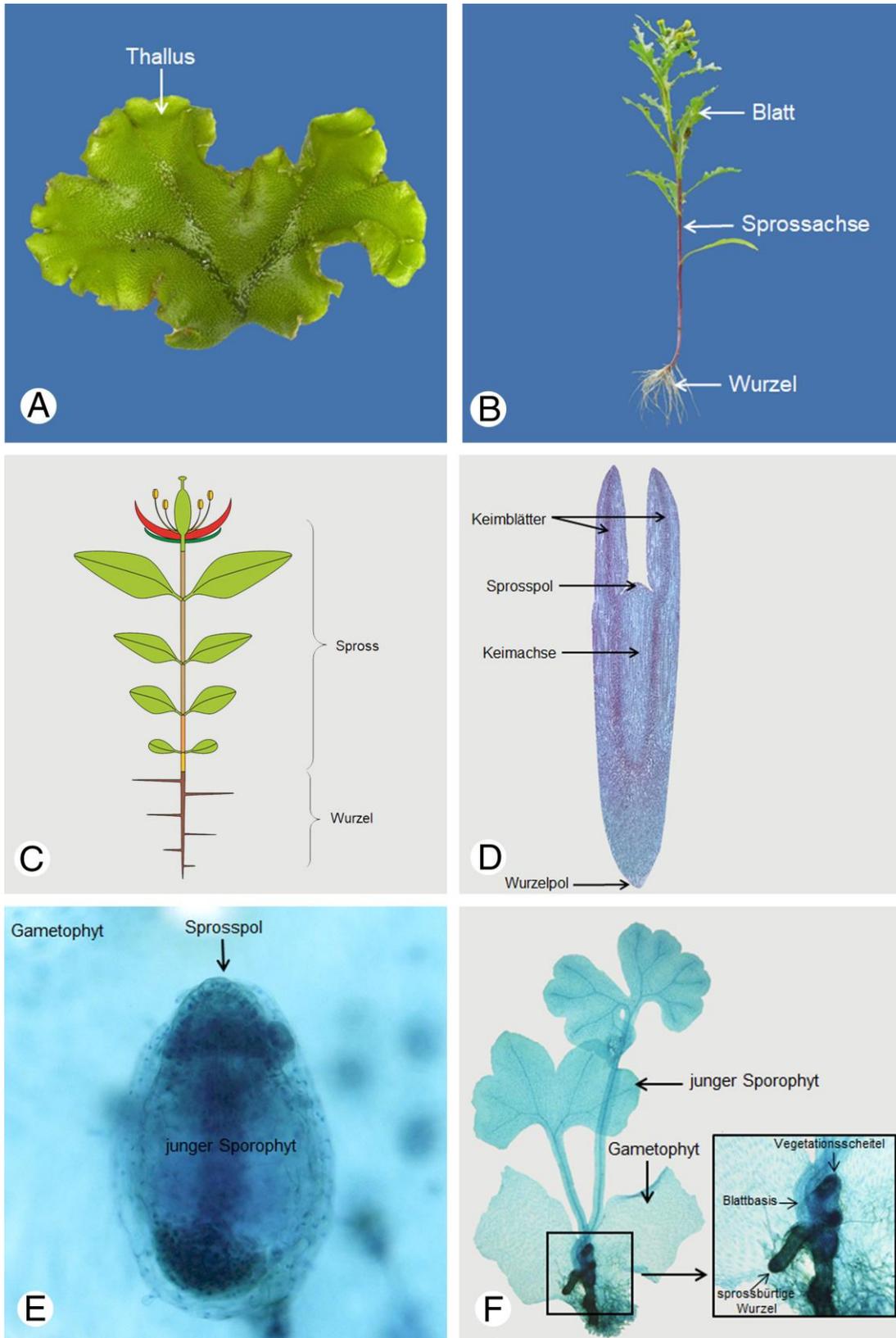
Die ersten Landpflanzen wiesen zunächst keine Anpassungen gegenüber Trockenheit auf. So fehlte z.B. eine vor ungerichteter Verdunstung schützende Kutikula (Wachsschicht). Daher war bei diesen ursprünglichen Landpflanzen eine Wasser- und Ionenaufnahme aus dem umgebenden Milieu noch über die gesamte

Oberfläche mittels Diffusion möglich. Wurzeln wurden nicht ausgebildet. Die Verankerung im Substrat wurde von unterirdischen **Kriechsprossen (Rhizomen)**, übernommen. Mit zunehmender Anpassung an Trockenheit wurde zur Reduktion der bis dahin nicht kontrollierbaren Transpiration über die **Außenhaut (Epidermis)** nach und nach immer stärkere Wachsschichten den luftexponierten Bereichen aufgelagert. Folglich war aber nun keine Stoffaufnahme mehr über diese Bereiche möglich. Entsprechend erfolgte die Verlagerung der Wasseraufnahme immer weiter in basale Bereiche, was letztendlich zur Evolution der Wurzel führte. Die Ausbildung von wurzelanalogen Rhizoiden, wie sie heute noch bei Moosen und vielen Farnpflanzen anzutreffen ist, diente neben der Wasser- und Ionenaufnahme auch zur besseren Verankerung im Substrat und zur Steigerung des kapillaren Wasseraufstiegs am Kormus. Bei den heutigen Farnpflanzen, die echte Wurzeln aufweisen, repräsentieren Rhizoide zudem ein effektives Widerlager, sodass die erste Wurzel am Keimling leichter in das Substrat eindringen kann und nicht etwa den jungen Sporophyten samt Prothallium emporhebt, eine Aufgabe, die auch von den Wurzelhalshaaren des Keimlings übernommen wird. Auch die dicht hinter der Wurzelspitze gebildeten Wurzelhaare üben die Funktion eines Widerlagers aus.

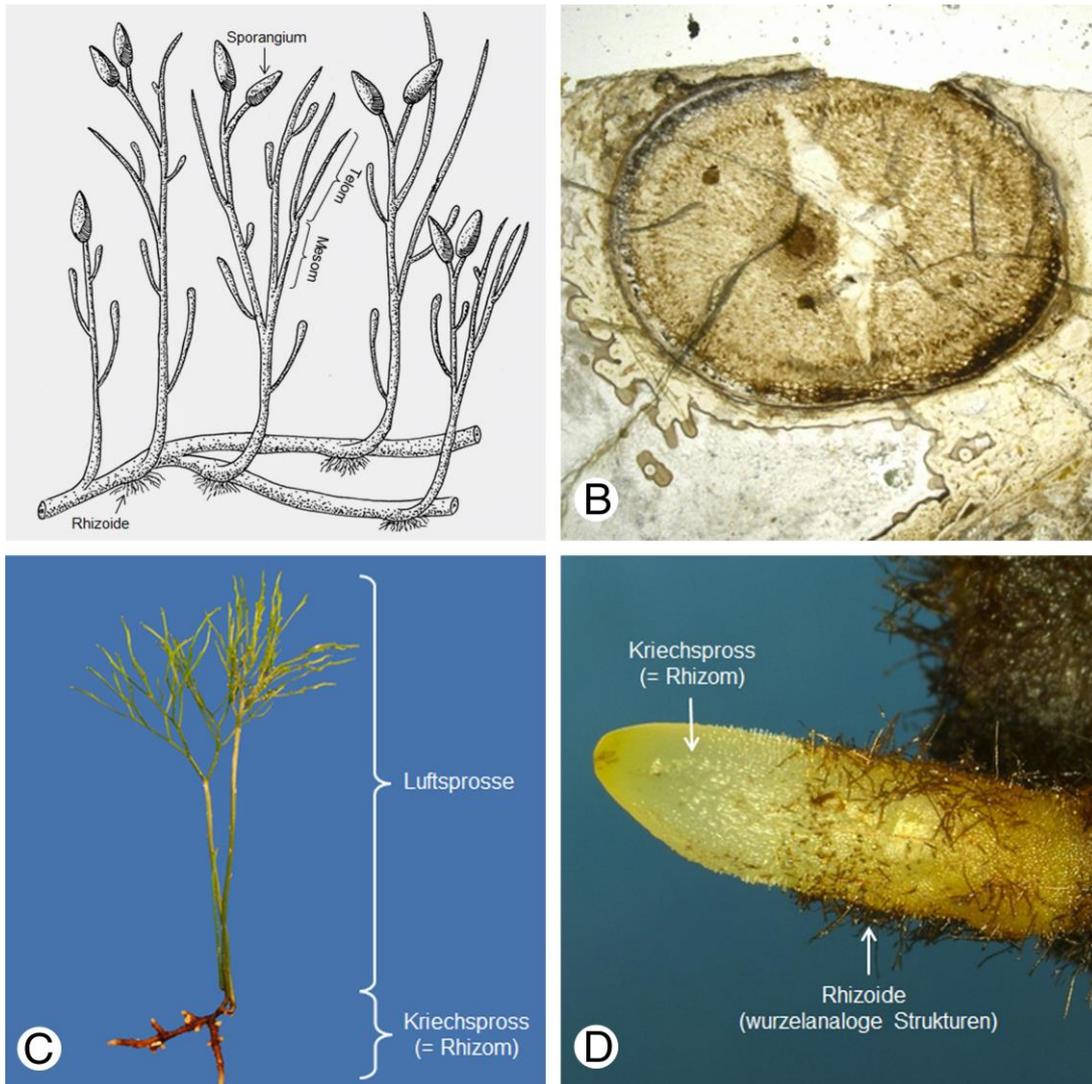
## 2 Wurzelsysteme

Aufgrund der Ausbreitung der Wurzeln im Raum, kann in zwei Systeme unterschieden werden: **Flach-** und **Tiefwurzler**. Flachwurzler sind meist auf gut mit Feuchtigkeit versorgten Standorten verbreitet, Tiefwurzler besonders auf Standorten, in denen der obere Bodenhorizont recht trocken ist, wo aber in tiefer gelegenen Schichten ausreichend Wasser zur Verfügung steht. Tiefwurzler mit einer ausgesprochenen Pfahlwurzel sind z.B. *Taraxacum officinale* (Gewöhnlicher Löwenzahn, Asteraceae) oder *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer, Pinaceae). Letztere soll auf Inlanddünen Pfahlwurzeln bis 40 m Länge ausbilden.

Unter den heutigen Landpflanzen lassen sich aufgrund unterschiedlicher Entwicklungen und daraus resultierenden unterschiedlichen Endgestalten zwei weitere Wurzelsysteme erkennen. Bei **heterogenen Wurzelsystemen**, wie sie z.B. bei zahlreichen dikotylen Angiospermen (zweikeimblättrige Bedecktsamer) und einigen Gymnospermen (Naktsamer) ausgebildet werden, gibt es eine ausgeprägte **Hauptwurzel**, die morphologisch der **Primärwurzel** entspricht.



**Abb. 1:** Thallobryon vs. Kormophyt; **A:** Thallobryon; *Marchantia polymorpha* (Brunnenlebermoos); Pflanzen ohne Differenzierung in Wurzel, Sprossachse und Blatt; **B-F:** Kormophyten; Pflanzen mit gegliedertem Körper (Kormus) aus 3 Grundorganen: Wurzel, Sprossachse & Blatt, oder Pflanzen, deren Bauplan sich von einem Vorfahren mit solch einer dreiteiligen Gliederung ableiten lässt **B:** *Senecio vulgaris* (Gewöhnliches Greiskraut); **C:** Schema eines Kormophyten; der Begriff Spross stammt aus einem zweiteiligen Komuskonzept und betrachtet Blätter und Sprossachse als ein Organ; **D:** *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer); Samenpflanzen sind bipolar und weisen einen Spross- und Wurzelpol auf; **E & F:** *Dryopteris filix-mas* (Gewöhnlicher Wurmfarne); Farne sind monopolar; ein Wurzelpol fehlt; **E:** Junger Sporophyt; **F:** Die erste Wurzel des Sporophyten ist bereits sprossbürtig.



**Abb. 2:** Wurzellose Landpflanzen; **A:** *Rhynia gwynne-vaughanii* (Rhynia); aus dem unteren bis mittleren Devon; sehr einfach gestaltete ursprüngliche Landpflanze, ohne die komplexe Gliederung in die drei Grundorgane: Wurzel, Sprossachse und Blatt; Pflanze gabelig (dichotom) verzweigt; Telom = Endstück einer Gabelung, Mesom = Stück zwischen 2; **B:** *Aglaophyton major* (Rhynie Chert, Schottland, Unteres Devon); Querschnitt durch ein unterirdisches Rhizom; **C & D:** *Psilotum nudum* (Gabelblattfarn); bei einigen Farnpflanzen/Farnverwandten wurde die Wurzel reduziert, wohl sekundär als Anpassung an Mykorrhizie (Symbiose mit Bodenpilzen); **C:** Habitus; **D:** Detail des unterirdischen Kriechsprosses; die braunen, schlauchartigen Strukturen sind wurzelanaloge Rhizoide.

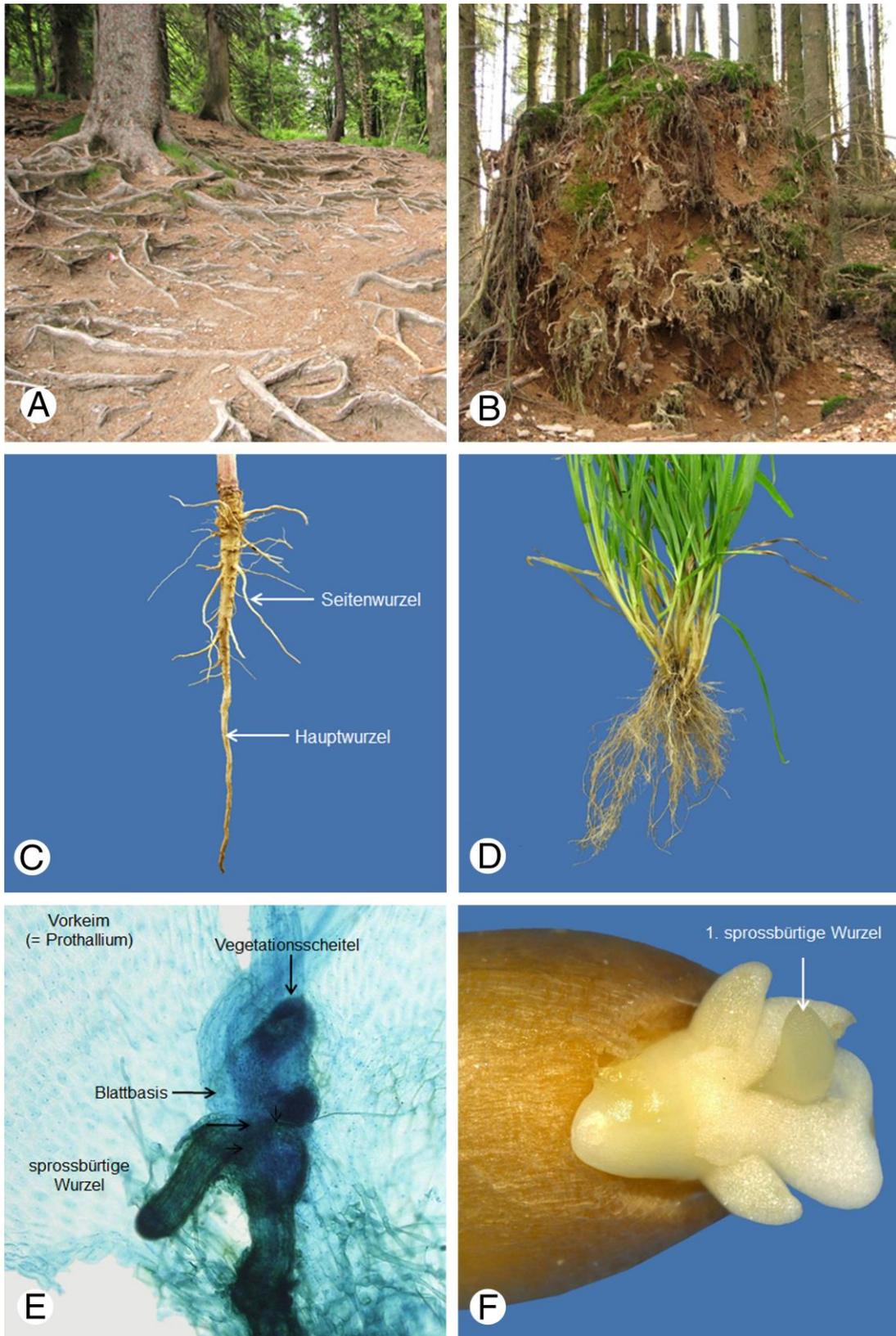
Daher sind Primär- und Keimwurzel an Sämlingen meist identisch. Aus dieser Keimwurzel entsteht zunächst eine **Pfahlwurzel**, aus der mehrere entweder vertikale oder schräg verlaufende **Sekundärwurzeln** hervorgehen. Solch ein hierarchisch aufgebautes Wurzelsystem wird als allorhiz bezeichnet. Unter Bäumen ist **Allorhizie** weit verbreitet. Einige Arten behalten ihre dominante Pfahlwurzel ein Leben lang wie z.B. viele Kiefern- und Eichenarten. Bei anderen Arten werden nachträglich mehrere Seitenwurzeln hervorgebracht, die der Hauptwurzel sehr ähnlich sind. Dadurch entsteht unterhalb der Stammbasis eine Wurzelzone von halbkugelförmiger bis glockenförmiger Gestalt wie z.B. bei Birken- und Lärchenarten. Solche Arten werden als **Herzwurzler** bezeichnet. Bei einigen flach-wurzelnden Bäumen wie z.B. Fichten (*Picea*, Pinaceae)

verlaufen mehrere kräftige Sekundärwurzeln horizontal unmittelbar unter der Bodenoberfläche. An diesen entspringen zahlreiche deutlich schwächere **Senkwurzeln** senkrecht in den Boden.

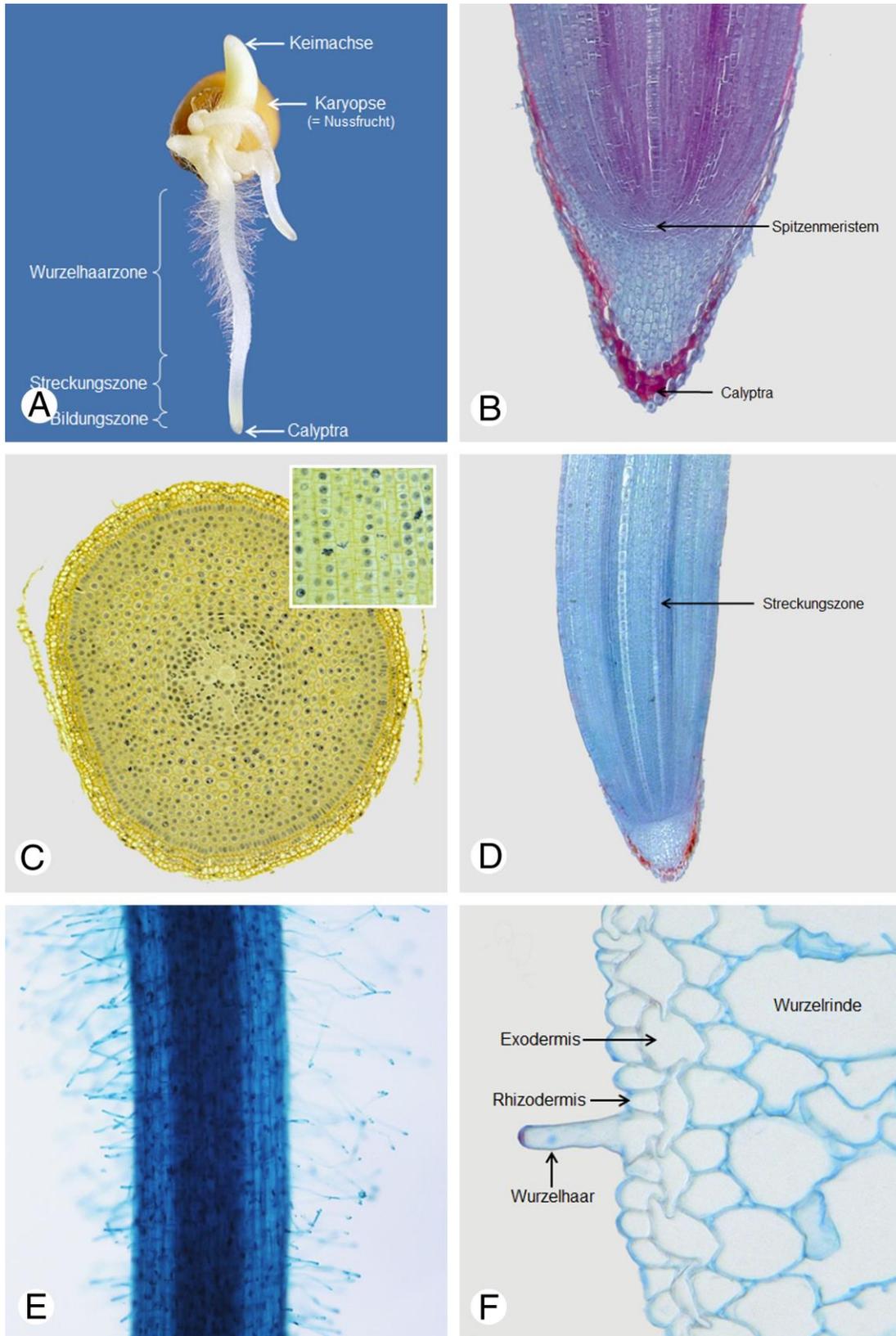
Im Unterschied zur Allorrhizie fehlt bei einer **Homorrhizie** eine ausgeprägte Hauptwurzel. Das Wurzelsystem wird hier von mehreren gleichrangigen, ähnlich gestalteten und nur wenig verzweigten Wurzeln aufgebaut, wie dies z.B. bei zahlreichen Rhizompflanzen und Geophyten mit ausschließlich sprossbürtigen Wurzeln der Fall ist. Bei Gräsern z.B. verkümmert die Primärwurzel rasch und die erste den Samen verlassende Wurzel repräsentiert bereits eine sprossbürtige Wurzel (**sekundär homorrhiz**). Das Wurzelsystem der Farne ist ebenfalls homorrhiz. Die erste gebildete Wurzel von Arten aus dieser Gruppe ist bereits sprossbürtig (**primär homorrhiz**). Die sprossbürtigen Wurzeln der Farne stehen dabei immer in klarer Lagebeziehung zum Blatt. So inseriert/inserieren unterhalb der Blattbasis immer eine oder mehrere solcher sprossbürtigen Wurzel.

### 3 Gliederung der Wurzel

Dem **subterminalen Spitzenmeristem** (Bildungsgewebe) der Wurzel ist eine Zellschicht, die Wurzelhaube (**Calyptra**), aufgelagert, die an der Wurzelspitze fortlaufend neu gebildet wird. Die äußersten Zellen der Calyptra verschleimen und erleichtern so das Eindringen der Wurzelspitze in das Substrat und übernehmen eine Schutzfunktion für das daruntergelegene Spitzenmeristem. Unterhalb des Spitzenmeristems schließt sich die wenige Millimeter lange **Streckungszone** an, in der das Längenwachstum durch Zellstreckung erfolgt sowie die Bildung der Wurzelrinde. Im Zentralzylinder ist die Zellstreckung für die Ausbildung der Leitelemente wichtig. In der darauffolgenden **Differenzierungszone** erfolgt die Ausgestaltung der unterschiedlichen Gewebe. Da in dieser Zone aus den Rhizodermiszellen die Wurzelhaare hervorgehen, wird die Differenzierungszone auch als **Wurzelhaarzone** bezeichnet. Hier werden zahlreiche schlauchartige, meist einzellige und unverzweigte **Wurzelhaare** in akropetaler (aufsteigender) Abfolge angelegt. Die Wurzelhaare sind zwischen 0,5-2 cm lang und mit einer Lebensdauer von nur 2-10 Tagen recht kurzlebig. Sie dienen zur Wasser- und Ionenaufnahme, zur besseren Verankerung der Wurzel im Substrat und sie bilden ein effektives Widerlager beim tieferen Eindringen der Wurzel in das Substrat.



**Abb. 3:** Wurzelsysteme; **A & B:** *Picea abies* - Rot-Fichte; Flachwurzler; **A:** Wurzelsystem mit zahlreichen flachstreichenden Wurzeln im oberen Bodenhorizont; **B:** Wurzelteller eines vom Sturm umgeworfenen Baumes, Flachwurzler sind besonders windwurfgefährdet **C:** *Daucus carota* (Wilde Möhre); Allorrhizie, deutliche Differenzierung in Haupt- und Seitenwurzeln; **D:** *Poa annua* (Einjähriges Rispengras); homorrhizes Wurzelsystem; eine Differenzierung in Haupt und Seitenwurzeln fehlt; alle Wurzeln gleich gestaltet; **E:** *Dryopteris filix-mas* (Gewöhnlicher Wurmfarne); primäre Homorrhizie; erste Wurzel bereits sprossbürtig (z.B. bei Farne); sprossbürtige Wurzeln der Farne stehen immer in definierter Lagebeziehung zum Blatt, immer unterhalb der Blattbasis; **F:** *Triticum aestivum* (Saat-Weizen); sekundäre Homorrhizie; da die Primärwurzel rasch verkümmert, ist die erste den Samen verlassende Wurzel bereits sprossbürtig (z.B. bei allen Gräsern).



**Abb. 4:** Vertikale Gliederung der Wurzel am Beispiel von *Zea mays* (Mais); **A:** Keimende Frucht (Karyopse); **B:** Calyptra (Wurzelhaube); degenerierte Zellen; äußerste Zellen verschleimen; erleichtern das Eindringen der Wurzel in das Substrat; Schutzfunktion für daruntergelegenes Spitzenmeristem; **C:** Subapikales Spitzenmeristem = Bildungsgewebe; **D:** Streckungszone; Längenwachstum durch Zellstreckung; Zellstreckung für die Ausbildung der Leitelemente im Zentralzylinder wichtig; Hier erfolgt auch die Bildung der Wurzelrinde; **E:** Differenzierungszone/Wurzelhaarzone; Ausgestaltung der unterschiedlichen Gewebe; Rhizodermiszellen bilden Wurzelhaare; **F:** Alle Rhizodermiszellen potentiell zur Ausbildung von Wurzelhaaren befähigt.

Durch die Ausbildung von Wurzelhaaren wird die absorbierende Oberfläche der Wurzel erheblich vergrößert. Dabei sind alle Rhizodermiszellen potentiell zur Ausbildung von Wurzelhaaren befähigt. Rhizodermiszellen, aus denen Wurzelhaare hervorgehen, werden als **Trichoblasten** bezeichnet. Aufgrund der kurzen Lebensdauer der Wurzelhaare ist auch die Rhizodermis kurzlebig, denn wenn die Wurzelhaare degenerieren, degenerieren auch die Rhizodermiszellen.

## 4 Anatomie der Wurzel

### 4.1 Die primären und sekundären äußeren Abschlussgewebe

Das primäre äußere Abschlussgewebe der Wurzel ist die **Rhizodermis**. Diese wird bereits frühzeitig in der Entwicklung von der daruntergelegenen **Exodermis**, die auch als **Hypodermis** bezeichnet wird, sekundär abgelöst wird. Bei einigen monokotylen Pflanzenarten kann die Rhizodermis recht langlebig sein und sogar verholzen. Im Regelfall ist die Rhizodermis einschichtig, nur in seltenen Fällen mehrschichtig, wie bei den Luftwurzeln zahlreicher Orchideen (vgl. Pkt. 8.4.1).

Im Unterschied zur Epidermis der Sprossachsen, die exogen aus der obersten Schicht der Tunica hervorgeht, erfolgt die **Ausbildung der Rhizodermis endogen** aus dem Protoderm. Der Übergang zwischen der Rhizodermis der Wurzel und der Epidermis der Sprossachse ist nicht fließend. Beide gehen nicht unmittelbar ineinander über, sondern reißen förmlich im Bereich des Wurzelhalses voneinander ab. Dabei taucht die Rhizodermis in tiefer gelegene, subepidermale Schichten der Sprossachse ab und setzt sich dort fort. Im Bereich des Wurzelhalses erfolgt auch die Umordnung der Leitelemente des radialen, strahligen Leitsystems der Wurzel in die kollateralen, meist in einem peripheren Ring angeordneten Leitbündel der Sprossachse.

Generell ist die Rhizodermis der Wurzel als eine **Teilungsaußenwand** zu verstehen, da sie in der Ontogenie zunächst zw. 2 Zellschichten lag. Diese Außenwand der Wurzel bildet sich endogen an einem kleinen Loch, das in der frühen Embryonalentwicklung als Folge des Abreißens des Suspensors von der ursprünglichen Eizellwand und auch durch die Abgliederung von Kalyptrazellen entsteht. Da die Rhizodermis aus dem Protoderm hervorgeht, das sich sowohl

antiklin als auch periklin teilt, sind die Außenwände der Rhizodermiszellen daher **Teilungswände**. Das ist ein grundlegender Unterschied zur Epidermis der Sprossachse, die eine Dehnungsaußenwand ist und der Zygotenwand entspricht.

## 4.2 Die Wurzelrinde

Alle Gewebetypen in der Wurzel weisen so gut wie **keine Interzellularen** auf (Ausnahme: Durchlüftungsgewebe (Aerenchyme) in Atemwurzeln!). An die Exodermis schließt sich nach innen die **Wurzelrinde** an, die artspezifisch unterschiedlich mächtig aufgebaut ist. Im Unterschied zur Rhizodermis weist die Wurzelrinde Plastiden mit unterschiedlichen Funktionen auf. Bei Luftwurzeln können diese ergrünen und Photosynthese betreiben. In Speicherwurzeln dienen sie der Stärkespeicherung. Bei zahlreichen Wasserpflanzen ist das Rindengewebe als Aerenchym ausgebildet.

## 4.3 Der Zentralzylinder

### 4.3.1 Die Endodermis

Der **Zentralzylinder** der Wurzel ist von einem inneren Abschlussgewebe (**Endodermis**) umgeben, welche den apoplastischen Stofftransport zwischen dem Zentralzylinder und der Wurzelrinde kontrolliert. Die Endodermis durchlebt einen charakteristischen Entwicklungsverlauf, sodass letztendlich drei ontogenetische Stadien definiert werden können: primäre, sekundäre und tertiäre Endodermis.

Die **primäre Endodermis** ist gekennzeichnet durch Lignin- und Suberininkrustierungen der antiklinen Zellwände, die als **Casparysche Streifen** bezeichnet werden. In der **sekundären Endodermis** sind die Wände fast aller Endodermiszellen vollständig mit Suberin inkrustiert. In der **tertiären Endodermis** wird dann zusätzlich auf die Suberinlamelle eine mächtige Schicht Cellulose aufgetragen. Hierbei kann die Celluloseauflagerung entweder gleichmäßig aufgetragen werden (O-Endodermen) oder die Auflagerung erfolgt unregelmäßig hufeisenförmig (U-Endodermen), wobei die äußeren periklinen Zellwände wesentlich dünner sind. Nur wenige Endodermiszellen (**Durchlasszellen**) sind davon nicht betroffen. Durchlasszellen ermöglichen und kontrollieren somit weiterhin den Stoffaustausch mit der Wurzelrinde.

### 4.3.2 Der Perizykel

Der zwischen der Endodermis und den Protoelementen des Leitungsstrangs gelegene plasmareiche, parenchymatische Gewebezylinder wird als **Perizykel** bezeichnet, in dem die Seitenwurzeln (vgl. Pkt. 6), in seltenen Fällen auch wurzelbürtige Sprosse angelegt werden. Der Perizykel besteht aus lebenden, dünnwandigen, plasmareichen Zellen und behält über einen langen Zeitraum seine Teilungsfähigkeit bei, weshalb er auch als **Perikambium** bezeichnet wird. Bei Gymnospermen und zahlreichen monokotylen Angiospermen ist der Perizykel mehrschichtig, bei dikotylen Angiospermen einschichtig.

Ist die Wurzel zum sekundären Dickenwachstum befähigt, so ist der Perizykel auch an der Bildung des Kambiums beteiligt. Nach Einsetzen des sekundären Dickenwachstums ist der Perizykel jedoch verschwunden. In den meisten Fällen ist der Perizykel eine nicht sklerifizierte geschlossene Schicht. Bei den Wurzeln zahlreicher monokotylen Angiospermen kann jedoch der Perizykel auch verholzen. Wenn die äußersten Protoxylemelemente bis unmittelbar an die Endodermis reichen, so wird der Perizykel unterbrochen. Entsprechend kann dann kein geschlossener Kambiumring mehr ausgebildet werden und kein sekundäres Dickenwachstum erfolgen.

### 4.3.3 Die Leitelemente: Xylem und Phloem

Von Endodermis und Perizykel umgeben liegen im Zentrum der Wurzel die Leitgewebe: **Xylem** und **Phloem**. Die Wurzel weist ein **radiales Leitsystem** auf. Die zuerst gebildeten und damit peripher liegenden Leitelemente werden als **Protoxylem** und **Protophloem** bezeichnet. Die ontogenetisch später angelegten Xylem- und Phloemelemente sind zentripetal ausgerichtet und werden als **Metaxylem** und **Metaphloem** bezeichnet.

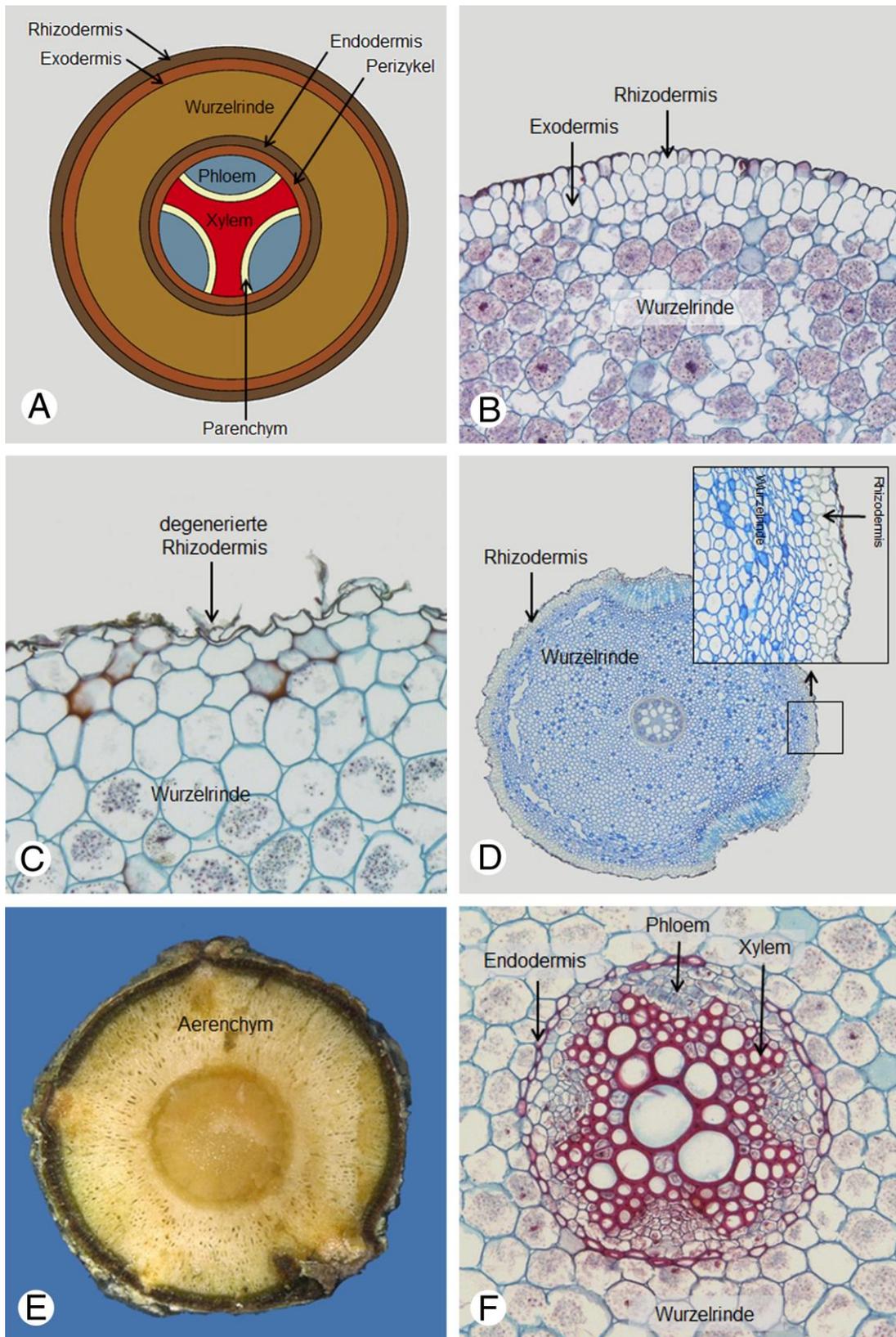
Im Unterschied zur Anordnung der primären Leitgewebe in der Sprossachse alternieren im Zentralzylinder der Wurzel Protoelemente zu den Metaelementen. Da in der Wurzel die Differenzierung des Xylems von außen nach innen erfolgt (zuerst gebildete Xylemelemente liegen peripher!), ist die Wurzel somit **exarch**.

Es ist generell schwierig, exakt zwischen Proto- und Metaelementen zu unterscheiden, da zwischen beiden Elementen keine eindeutig definierte Grenze ausgebildet ist und die Übergänge mehr oder weniger fließend sind. Man kann sie jedoch sowohl nach dem Anlegungszeitpunkt, dem Grad der Differenzierung, als auch der Lage im Gewebeverband identifizieren, wobei die Protoelemente immer peripher angeordnet sind, während die Metaelemente hingegen immer zentripetal gebildet werden. Im Unterschied zum Phloem kann beim Xylem auch die Art der Wandverstärkung zur Bestimmung herangezogen werden. Im Protoxylem sind ausschließlich Ring- oder Schraubentracheide zu finden. Erst bei den Metaxylem-Elementen außerhalb der Streckungszone werden netzartige Wandverstärkungen ausgebildet. Wären netzartigen Wandverstärkungen bereits bei den Protoxylemelementen ausgebildet, würden diese dann sehr starren Zellen im Bereich der Streckungszone zerreißen, im schlimmsten Fall sogar die umliegenden Gewebe mit eingeschlossen.

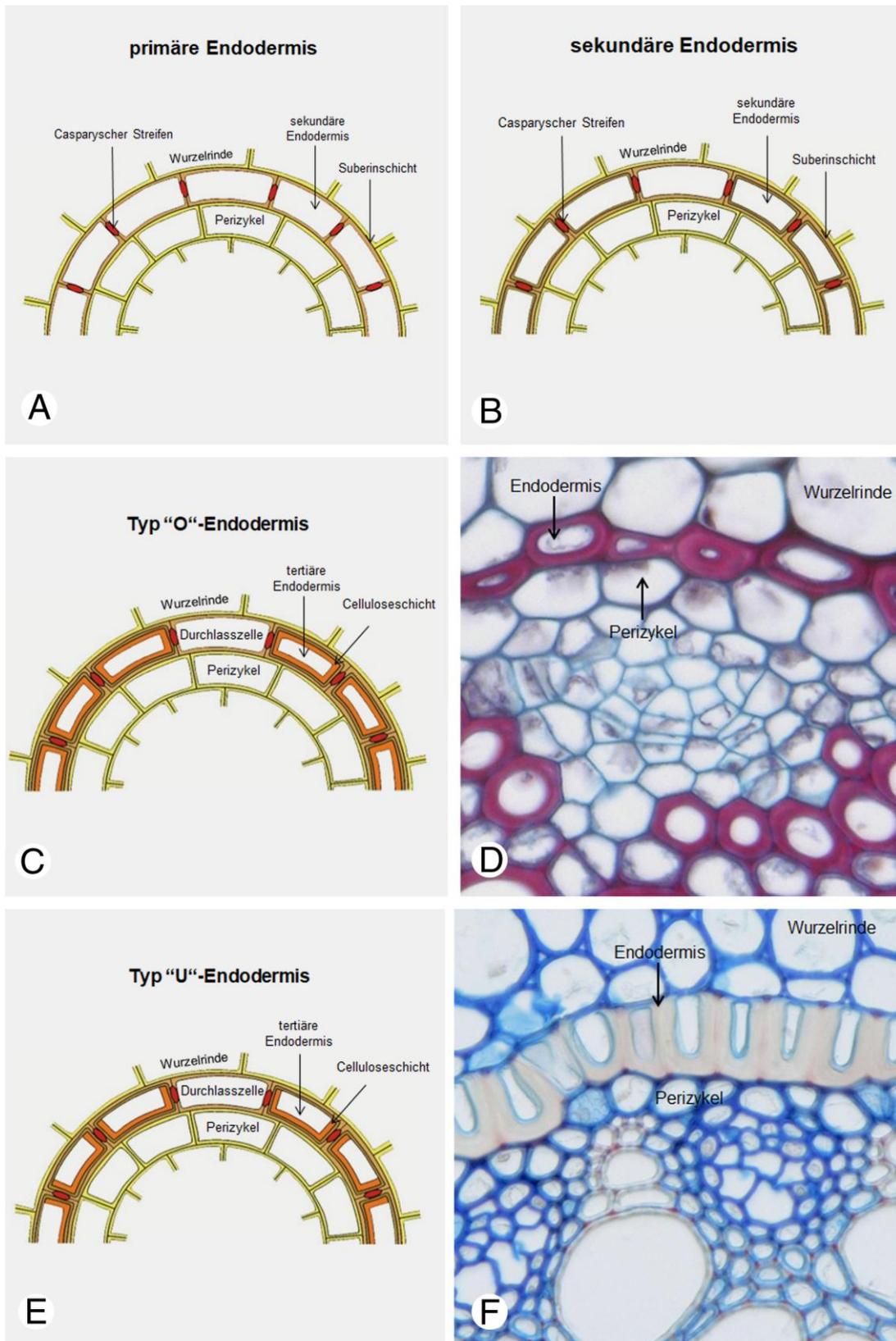
#### 4.3.4 Die Strahligkeit des Zentralzylinders

In der Wurzel alternieren die in Gruppen angelegten primären Xylemelemente mit denen des primären Phloems. Das strahlige Xylem durchbricht mehrfach das Phloem. Anhand der Ausbildung und der Anzahl dieser Gruppen lassen sich Wurzeln in **diarch**, **triarch**, **tetrarch** bis hin zu **polyarch** unterscheiden.

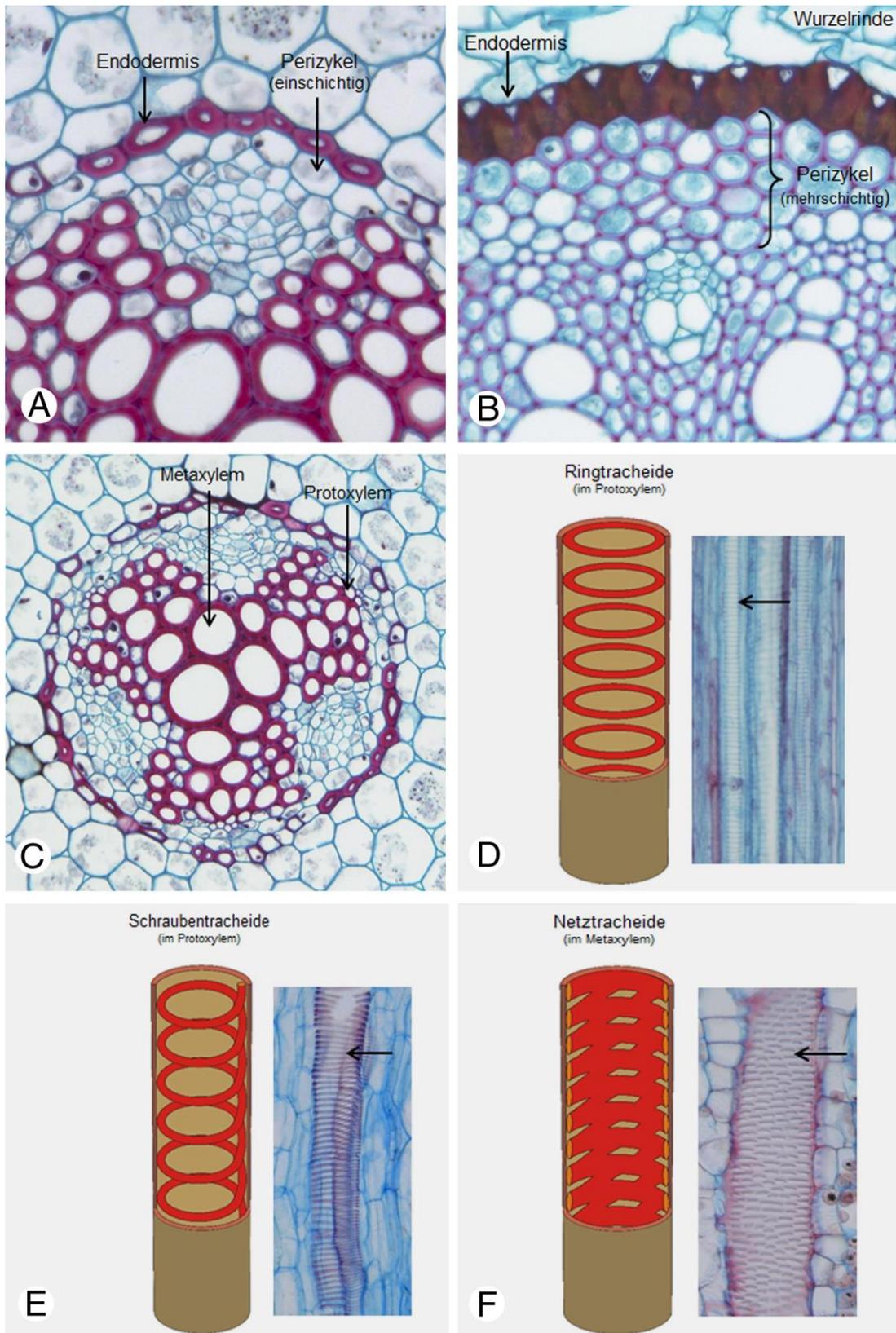
Wenigstrahlige, **oligarche** Leitsysteme werden besonders bei dikotylen Angiospermen (zweikeimblättrige Angiospermen) und bei einigen Gymnospermen (Nacktsamer) ausgebildet. Innerhalb der dikotylen Angiospermen ist die di- und tetrarche Anordnung die häufigste, eine Tatsache, die wahrscheinlich aus dem Leitbündelanschluss der beiden Keimblätter resultiert. Vielstrahlige, polyarche Leitsysteme werden bei einkeimblättrigen Bedecktsamern (monokotyle Angiospermen) und Gymnospermen ausgebildet.



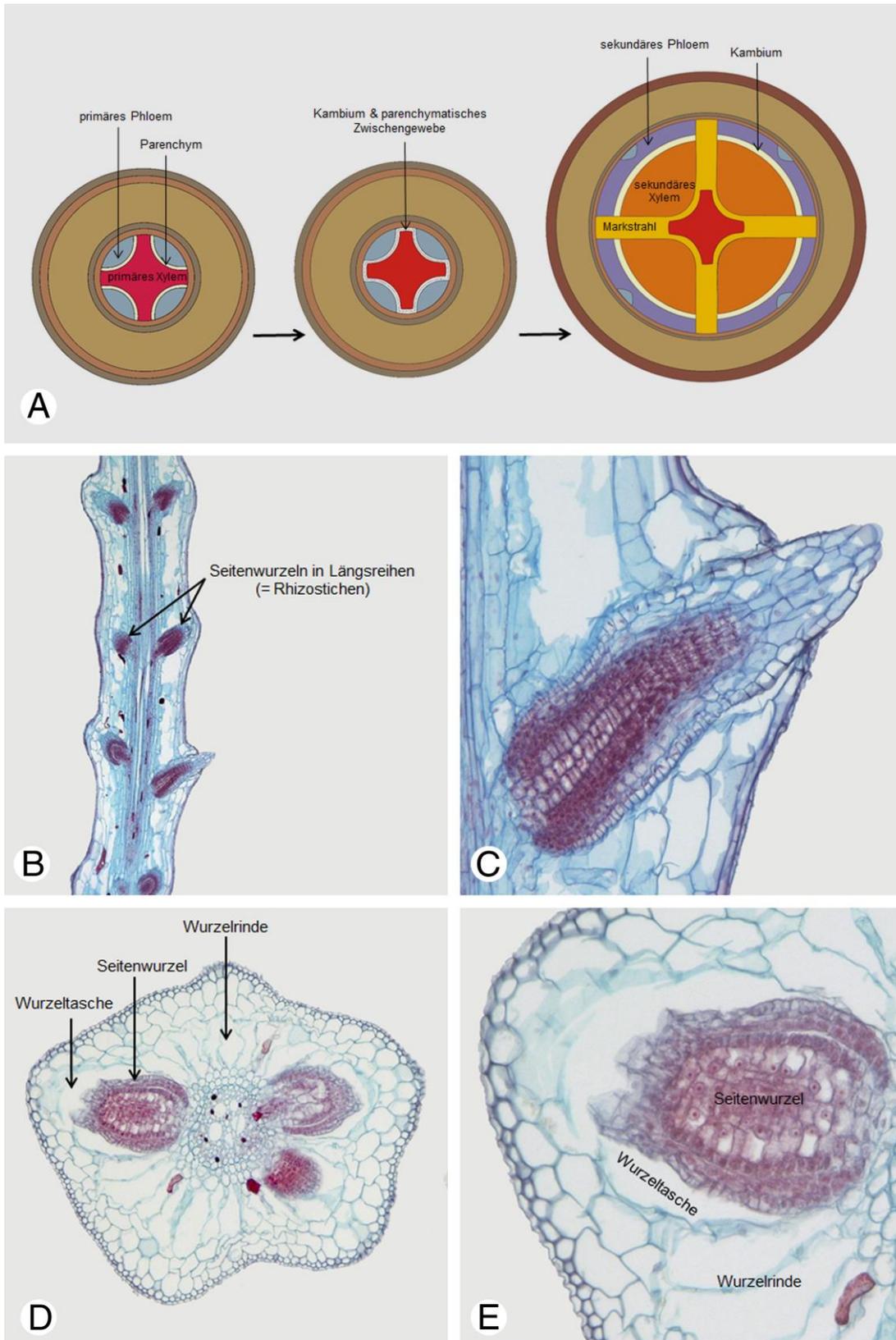
**Abb. 5:** Anatomie der Wurzel; **A:** Schematischer Querschnitt einer Wurzel; **B & C:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß); **B:** Rhizodermis; primäres, kurzlebiges, einschichtiges Abschlussgewebe; **C:** Exodermis (Hypodermis); löst die Rhizodermis frühzeitig als Abschlussgewebe sekundär ab; meist einschichtig; **D:** *Iris sibirica* (Sibirische Schwertlilie); Exodermis bei einigen monokotylen Angiospermen auch mehrschichtig; **E:** *Avicennia germinans* (Schwarze Mangrove); Wurzelrinde bei Wasserpflanzen häufig als Aerenchym (Durchlüftungsgewebe) ausgebildet; **F:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß); Zentralzylinder; hier erfolgt der Wasser- und Nährstofftransport.



**Abb. 6:** Ausgestaltung der Endodermis; Endodermis = inneres Abschlussgewebe, das den Zentralzylinder umschließt; **A:** Primäre Endodermis, antiklinale Zellwände mit Lignin- und Suberininkrustierungen (Casparysche Streifen); **B:** Sekundäre Endodermis, Wände fast aller Endodermiszellen vollständig mit Suberin inkrustiert; **C & D:** Tertiäre Endodermis, auf die Suberinlamelle zusätzliche Auflagerung einer Celluloseschicht (entweder U-förmig oder auf allen Zellwänden gleichmäßig); **C:** Schemazeichnung einer O-förmigen Endodermis; **D:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß); **E & F:** U-förmige Endodermis; **E:** Schemazeichnung; **F:** *Iris sibirica* (Sibirische Schwertlilie).



**Abb. 7:** Morphologie und Anatomie des Zentralzylinders; **A & B:** Ausgestaltung des Perizykels; plasmareicher, parenchymatische Gewebezylinder; behält über lange Zeit seine Teilungsfähigkeit (Perikambium); bei monokotylen Angiospermen & Gymnospermen mehrschichtig, bei dikotyledonen Angiospermen einschichtig; **A:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß, dikotyl); einschichtiger, unverholzter Perizykel; **B:** *Smilax aspera* (Stechwinde, monokotyl); mehrschichtiger, verholzter Perizykel; **C:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß); Wurzel mit radialem Leitsystem; Proto- & Metaelementen alternieren (Unterschied Sprossachse!) Protoelemente = zuerst gebildeten Leitelemente, liegen peripher; Metaelemente = später angelegten Leitelemente, liegen zentripetal; **D-F:** Tracheidenformen; Protoxylem ausschließlich mit Ring- oder Schraubentracheiden; Metaxylem außerhalb der Streckungszone mit netzartigen Wandverstärkungen; **D:** Ringtracheide; **E:** Schraubentracheide; **F:** Netztracheide.



**Abb. 8:** Sekundäres Dickenwachstum und Ausbildung von Seitenwurzeln; **A:** Ermöglicht durch die sekundäre Ausbildung eines Kambiums; durch kambiale Teilungsaktivitäten Ausbildung von sekundärem Xylem und sekundärem Phloem; dadurch Wurzel artspezifisch bis zu mehrere Dezimeter im Durchmesser erreichend; **B-F:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß) **B:** Längsschnitt durch eine Wurzel; Anlegung von Seitenwurzeln erfolgt in unterschiedlichen Entwicklungsstadien immer unterhalb der Wurzelhaarzone; Seitenwurzeln in definierter Lagebeziehung zu den Leitelementen ausgebildet; daher in Längsreihen (Rhizostichen) angeordnet; **B:** Detail von C; die Seitenwurzel durchdringt von innen heraus die Endodermis und Wurzelrinde; **D:** Querschnitt durch eine Wurzel; **E:** Detail von E; durch Hineinwachsen der Seitenwurzel in die Gewebe der Wurzelrinde bilden sich dort kleine Hohlräume (Wurzelaschen).

## 5 Sekundäres Dickenwachstum

Ist die Wurzel zum sekundären Dickenwachstum befähigt, so erfolgt die Ausbildung von **sekundärem Xylem** und **sekundärem Phloem**. Durch sekundäres Dickenwachstum kann die Wurzel artspezifisch bis zu mehreren Dezimeter im Durchmesser erreichen. Zu Beginn des sekundären Dickenwachstums wird aus den Parenchymzellen, die zwischen den radial liegenden Xylem- und Phloemelementen liegen, **sekundär** ein **Kambium** ausgebildet, dessen Teilungsaktivität sich später bis zum Perizykel fortsetzt. Dieser wird letztendlich in dessen Bildung mit einbezogen. Somit können die zunächst noch isolierten Stränge miteinander verbunden werden.

Je nach Strahligkeit hat dieses sekundäre Kambium bei polyarchen Zentralzylindern eine sternförmige, bei diarchen eine mehr ovale bis runde Form. Entsprechend liegen die Xylemelemente stets innerhalb des Kambiumringes, während die Phloemelemente stets außerhalb liegen, wie dies auch in den Sprossachsen der Fall ist. An älteren Wurzeln ist ähnlich wie bei Sprossachsen eine Borkenbildung zu beobachten, bei der durch die Ausbildung einer ausgeprägten abgestorbenen Korkschicht die Wasseraufnahme unmöglich wird.

## 6 Anlegung von Seitenwurzeln

Seitenwurzeln können in unterschiedlichen Entwicklungsstadien subapikal hinter der Wurzelhaarzone gebildet werden. In sehr jungen Wurzeln, in denen noch kein sekundäres Dickenwachstum erfolgt ist, bzw. in Wurzeln, die nicht zum sekundären Dickenwachstum befähigt sind, erfolgt die Bildung von Seitenwurzeln im Bereich des Perizykels und beginnt dort zunächst mit verstärkten Teilungen von re-embryonalisierten Zellen. So entstehen durch die Wiederaufnahme der Teilungsaktivität der Restmeristeme des Perizykels durch perikline und antikline Zellteilungen neue Wurzelvegetationspunkte.

Die Anlegung einer Seitenwurzel erfolgt jedoch nicht beliebig irgendwo im Zentralzylinder, sondern entweder vor einem Xylempol oder im Bereich zwischen einem Xylem- und einem Phloempol. Seitenwurzeln werden daher immer **endogen(!)** angelegt und nicht wie Seitensprosse durch Meristemfraktionierung exogen. Da die Seitenwurzeln in einer definierten Lagebeziehung zu den Leitelementen ausgebildet

werden, sind Seitenwurzeln immer in Längsreihen (**Rhizostichen**) angeordnet. Anhand der Anzahl von Rhizostichen kann von außen auf die Zähligkeit des Zentralzylinders geschlossen werden. Die Seitenwurzel durchdringt von innen heraus zunächst die Endodermis und dann die parenchymatische Wurzelrinde. Dabei wächst die Seitenwurzel zunächst nicht positiv-geotrop (abwärts) wie die Primärwurzel, sondern **plagio-gravitrop** ( $\pm$  waagrecht).

Durch das Hineinwachsen der Seitenwurzel in die Gewebe der Wurzelrinde bilden sich dort kleine Hohlräume (**Wurzeltaschen**). Auch an älteren Wurzeln, in denen das sekundäre Dickenwachstum bereits eingesetzt hat, können Seitenwurzeln entstehen. Da in diesem Stadium der fortgeschrittenen Ontogenie der Perizykel nicht mehr vorhanden ist, erfolgt die Seitenwurzelbildung aus dem Kambium heraus. Bei Pteridophyten (Farne und Farnverwandte) werden Seitenwurzeln im Rindengewebe gebildet.

## 7 Entstehung wurzelbürtiger Sprosse

In seltenen Fällen können aus Wurzeln auch Sprossachsen hervorgehen, die im Perizykel angelegt werden (wie Seitenwurzeln auch) und somit ebenfalls **endogen** entstehen. Bei älteren Wurzeln, bei denen bereits das sekundäre Dickenwachstum eingesetzt hat und der Perizykel nicht mehr vorhanden ist, erfolgt die Anlegung im Unterscheid zu den Seitenwurzeln nicht ausschließlich aus dem Kambium heraus, sondern aus anderen parenchymatischen bzw. meristematischen Zellen der Wurzel, wie z.B. in Markstrahlen oder im Phellogen. Des Weiteren können sie auch aus Kallusgewebe (Wundgewebe) hervorgehen. Wurzelbürtige Sprossachsen sollten daher als **regenerative Strukturen** aufgefasst werden, die aus einem meristematischen oder wieder reembryonalisierten Gewebe hervorgegangen sind.

## 8 Wurzelmetamorphosen

Wie Blätter und Sprossachsen können auch Wurzeln morphologische Abweichung aufgrund von Funktionsanpassungen aufweisen. Diese Wurzelmetamorphosen können der Reservestoffspeicherung, dem Klettern und Ranken, der mechanischen

Stabilisierung und in selteneren Fällen auch dem Fraßschutz und der Atmung dienen.

Merkmal	Wurzel	Sprossachse
<b>Wachstum &amp; Verzweigung</b>		
Wachstum	nur Spitzenwachstum	Spitzenwachstum & interkalares Wachstum möglich
Gliederung in Nodi & Internodien	aufgrund des Fehlens von Blättern ungegliedert	aufgrund des Vorhandenseins von Blättern gegliedert
Calyptra	vorhanden	fehlt
Anlage von Seitenverzweigungen	endogen	exogen
Verzweigung	in klarer Lagebeziehung zu den Leitelementen im Zentralzylinder; meist vor oder nach einem Xylempol; daher Ausbildung in Längsreihen, zeigt die Zähligkeit des Zentralzylinders	erfolgt an einem Nodus; immer in der Achsel eines Tragblattes; Verzweigungsmuster entspricht daher grundsätzlich der Blattstellung
<b>Abschlussgewebe</b>		
Art der Außenwand	Teilungsausienwand (lag in der Ontogenie zunächst zw. 2 Zellschichten; Außenwände daher Teilungswände, da aus dem Protoderm hervorgegangen, das sich antiklin & periklin teilt)	Dehnungsausienwand (die Epidermiszellen lagen in der gesamten Ontogenie immer an der Oberfläche & entsprechen der fortlaufend gedehnten Zygotenwand)
primäres Abschlussgewebe	Rhizodermis mit Wurzelhaaren	Epidermis mit Kutikula
sekundäres Abschlussgewebe	Exodermis	Borke
<b>Zentralzylinder &amp; Leitbündel</b>		
Leitbündelanordnung	radial-strahlig	überwiegend peripher & ringartig
primäre Xylem- & Phloem-elemente alternierend	ja	nein
<b>Sonstige Merkmale</b>		
Stomata	fehlen	vorhanden
Kutikula	fehlt	vorhanden

**Tab. 1:** Wichtige Unterscheidungsmerkmale zw. Wurzeln und Sprossachsen.

## 8.1 Speicherwurzeln

Die Umwandlung von **unverzweigten Wurzeln** in Speicherwurzeln ist im Pflanzenreich weit verbreitet. In diesen entweder **primär** oder **sekundär verdickten Wurzeln** werden großen Mengen an Nährstoffe gespeichert, wie dies z.B. bei den Wurzelknollen der Grünlilie (*Chlorophytum*, Asparagaceae) oder beim Scharbockskraut (*Ficaria verna*, Ranunculaceae) der Fall ist. Teilweise schwillt der Bereich, in dem die Reservestoffspeicherung erfolgt, stark knollig an. Je nachdem, in welchem Bereich der Wurzel Nährstoffe eingelagert werden, kann man drei Grundtypen dieser Wurzelknollen unterscheiden: 1.) Die Nährstoffeinlagerung erfolgt in der **gesamten Wurzel**, 2.) ausschließlich im **apikalen Spitzenbereich** oder 3.) ausschließlich im proximalen Bereich der **Wurzelbasis**. Erfolgt die Nährstoffspeicherung in der gesamten Wurzel bzw. ausschließlich im Spitzenbereich, endet die Wurzel mit der Ausbildung einer Speicherknolle. Folglich kommt es zum Verlust des Vegetationspunkts und meist auch zum Verlust der Resorptionsfunktion sowie zur Auflösung des zentralen Leitbündelstrangs. Wenn hingegen nur der proximale Bereich einer Wurzel zur Speicherknolle umgewandelt wird, wie z.B. bei der Dahlie (*Dahlia*, Asteraceae), bleibt der Vegetationspunkt erhalten und die Wurzel kann im distalen Bereich weiterwachsen und dort weiterhin Wasser und Nährelemente aufnehmen. Der zentrale Leitbündelstrang bleibt in diesem Falle erhalten. Besonders bei knollig verdickten Speicherwurzeln besteht die Verwechslungsgefahr mit Sprossknollen. Jedoch weisen Wurzelknollen niemals eine Kutikula, Niederblätter, Spaltöffnungen oder Chlorophyll auf. In diesem Zusammenhang kommt der Rübe eine Sonderstellung zu (vgl. Pkt. 8.7).

## 8.2 Haft- und Kletterwurzeln

Haft- und Kletterwurzeln sind häufige Wurzelmetamorphosen von terrestrischen oder auch epiphytisch lebenden Pflanzen. Hierbei handelt es sich um **sprossbürtige Wurzeln**, die dazu dienen, die Sprossachse auf der Unterlage zu befestigen, um so das Emporklettern zu ermöglichen. Dabei spielt die Art der Unterlage keine Rolle. Die Wurzeln können sowohl auf biotischen (z.B. Borke) als auch auf abiotischen Unterlagen (z.B. Gesteinen) haften. Dabei entstehen Haft- und Kletterwurzeln in der Regel auf der lichtabgewandten und der Unterlage zugewandten Seite der Sprossachse. Das Wachstum dieser Wurzeln ist daher nicht als positiv-gravitrop, sondern **negativ-phototrop** (lichtfliehend) zu bezeichnen.

### 8.3 Wurzelranken

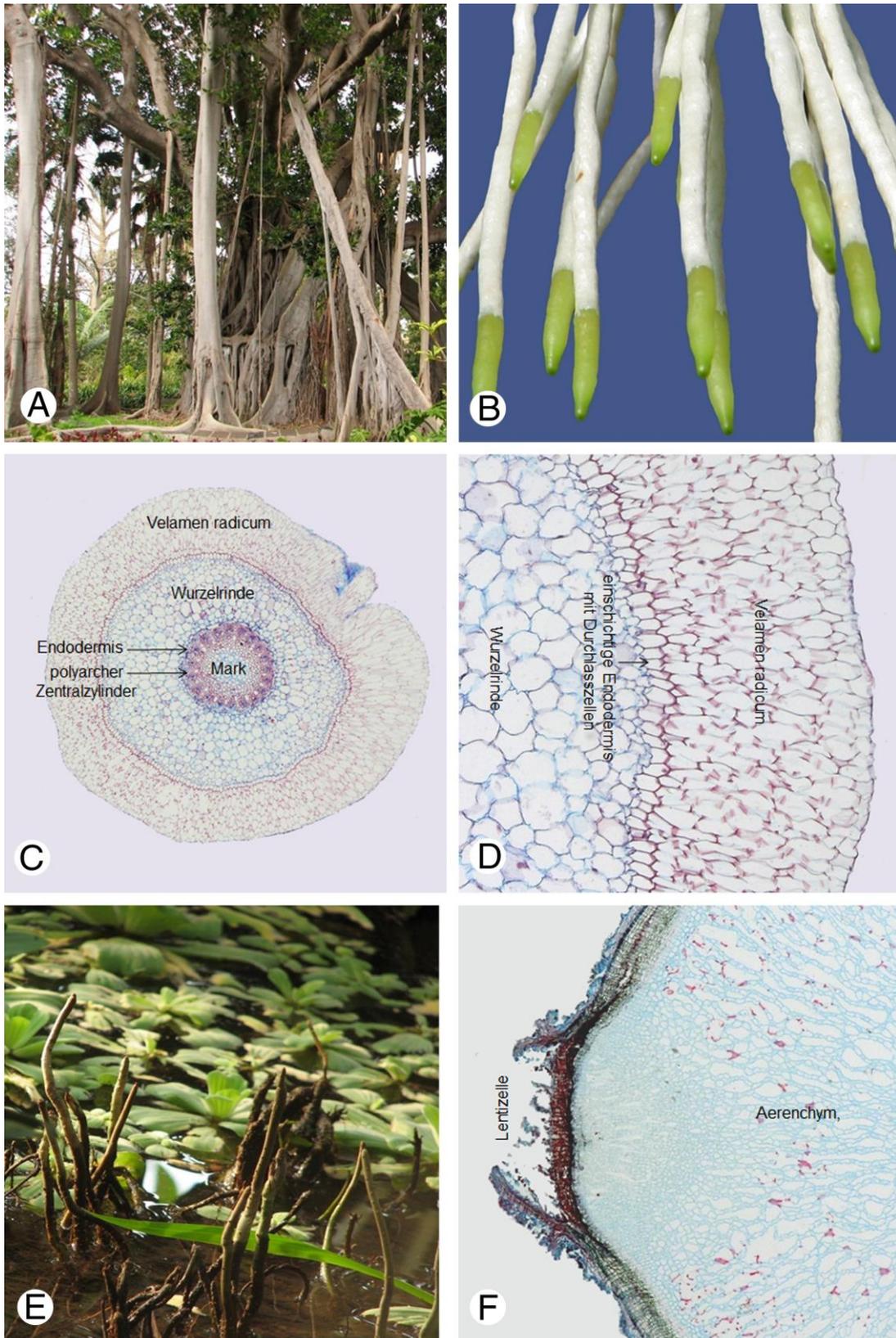
Während bei zahlreichen Klettergehölzen Haft- und Kletterwurzeln ausgebildet werden, sind Wurzelranken eher seltener anzutreffen. Wurzelranken werden meist nachträglich ausgebildet, wenn die Sprossachse Kontakt zur Unterlage hat. Die Wurzelranken von z.B. Vanille (*Vanilla*, Orchidaceae) sind recht klein und hakig zurückgebogen.

### 8.4 Luftwurzeln

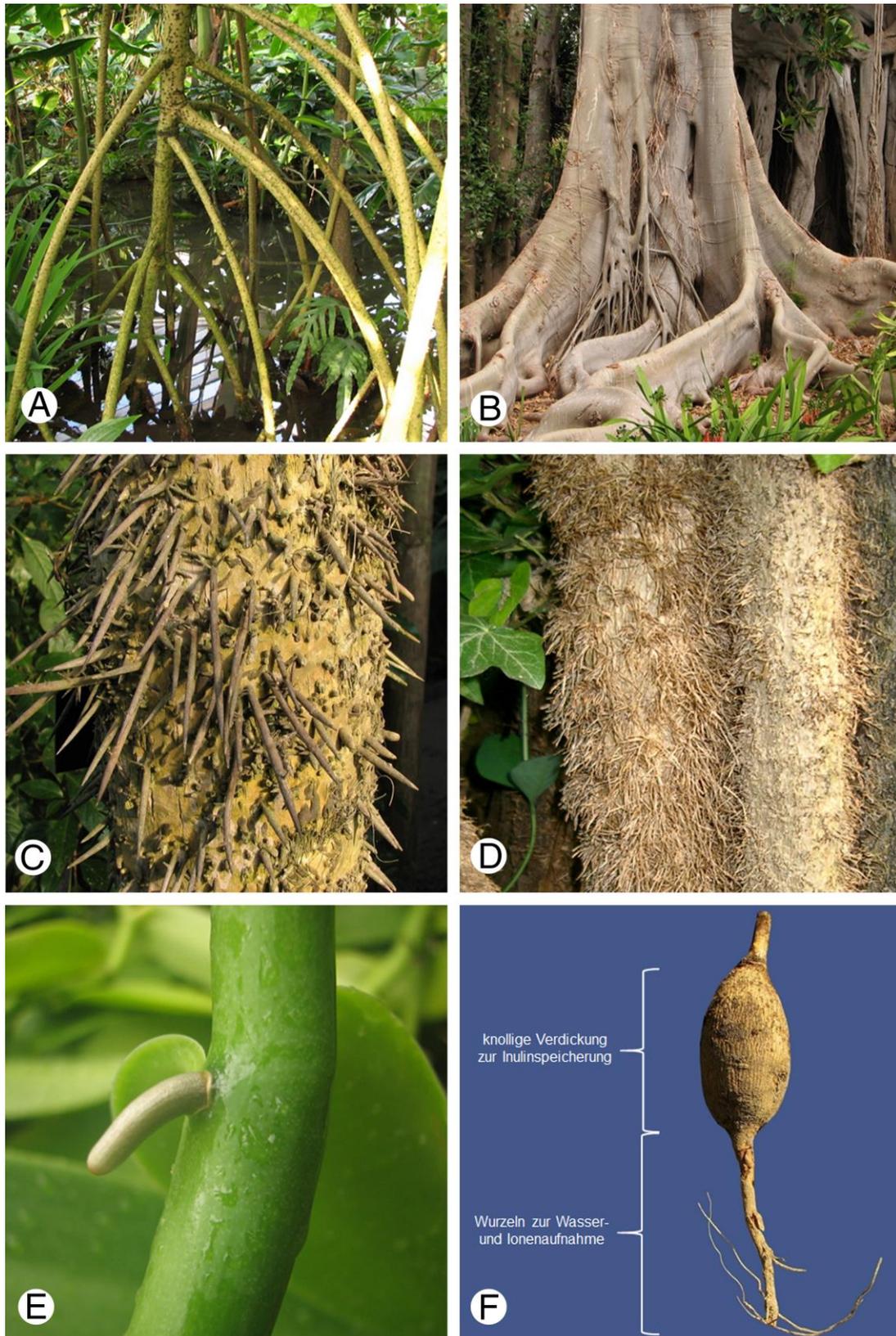
Luftwurzeln entstehen **endogen** und **sprossbürtig**. Folglich fehlt, wie auch bei den terrestrischen Wurzeln, eine Kutikula. Die Ausbildung erfolgt in unterschiedlich weit vom Boden entfernten Bereichen. Bei zahlreichen Gräsern werden Luftwurzeln nur an den basalen Nodi einer Sprossachse hervorgebracht. Bei einigen Bäumen werden Luftwurzeln auch im obersten Kronenbereich ausgebildet. Prinzipiell können solche sprossbürtigen Wurzeln überall an den Sprossachsen entstehen, doch werden sie meist in unmittelbarer **Nähe eines Knotens** (Nodus) ausgebildet und durchbrechen dann kurz ober- oder unterhalb des Nodus das Rindengewebe. Wie terrestrische Wurzeln weisen auch Luftwurzeln zum Schutz der meristematischen Zellen an der Wurzelspitze eine **Calyptra** auf. Luftwurzeln dienen bei vielen Arten (z.B. bei zahlreichen epiphytischen Orchideen) ausschließlich der Wasser- und Ionenaufnahme, bei zahlreichen Gräsern und Bäumen (z.B. bei zahlreichen *Ficus*-Arten) auch der mechanischen Stabilisation, sobald diese den Boden erreichen.

#### 8.4.1 Das Velamen radicum

Innerhalb der epiphytisch lebenden Orchideen erfolgte an den Luftwurzeln eine weitere Funktionsanpassung. Hier weisen die Luftwurzeln eine **vielschichtige Rhizodermis** aus abgestorbenen Zellen mit netz- oder schraubenartigen Wandverdickungen auf, die als **Velamen radicum** bezeichnet wird. Dieses hat einen schwammähnlichen Aufbau und kann innerhalb kürzester Zeit Wasser und darin gelöste Nährelemente aufnehmen, kurzzeitig speichern und durch spezielle Durchlasszellen passiv in tiefer gelegene Schichten führen. In Trockenzeiten sind die Zellen des Velamen radicum mit Luft gefüllt. Dieses Absorptionsgewebe ist auch bei einigen terrestrischen Gruppen ausgebildet, die auf sehr trockenen Substraten mit schlechtem Wasserhaltevermögen vorkommen, so z.B. bei der Klivie (*Clivia*, Amaryllidaceae) und bei der Grünstilbe (*Chlorophytum*, Asparagaceae).



**Abb. 9:** Wurzelmetamorphosen; auch Wurzeln zeigen unterschiedlich Funktionsanpassungen; **A:** Luftwurzeln haben eine Stützfunktion und dienen der Wasser- und Ionenaufnahme; *Ficus macrophylla* f. *columnaris* (Feige); **B-D:** Velamen radicum, dient der Wasser- und Ionenaufnahme und kurzzeitigen Wasserspeicherung; **B:** *Doritis pulcherrima* (Orchidee); Wurzelspitzen; Ausbildung des Velamen radicum setzt bereits in subapikalen Bereichen der Wurzel ein; lediglich die Wurzelspitze weist lebende Rhizodermiszellen auf und ist daher noch grün; **C & D:** *Dendrobium* (Trauben-Orchidee); **C:** Wurzelquerschnitt; **D:** Detail des Velamen radicum; **E & F:** Atemwurzeln (Pneumatophore), dienen dem Gasaustausch; *Avicennia germinans* (Schwarze Mangrove); **E:** Wurzeln mit negativ-gravitropem Wachstum wachsen aus dem Wasser und Faulschlamm heraus; **F:** Querschnitt auf Höhe einer Lentizelle (Korkwarze, dient dem Gasaustausch); Wurzelrinde mit zahlreichen Interzellularräumen, bilden ein Durchlüftungsgewebe (Aerenchym).



**Abb. 10:** Wurzelmetamorphosen; auch Wurzeln zeigen unterschiedlich Funktionsanpassungen; **A:** Stelzwurzeln dienen der mechanischen Stabilisierung; *Rhizophora mangle* (Rote Mangrove); **B:** Brettwurzeln haben eine Stützfunktion; *Ficus macrophylla* f. *columnaris* (Feige) **C:** Wurzeldornen dienen dem Fraßschutz; *Cryosophila warscewiczii* (Wurzelstachel-Palme); **D:** Haftwurzeln dienen der Befestigung; *Hedera helix* (Gewöhnlicher Efeu); **E:** Wurzelhaken als Kletterhilfe; *Vanilla planifolia* - Gewürz-Vanille **F:** Wurzelknolle zur Nährstoffspeicherung; *Dahlia coccinea* (Scharlach-Dahlie).

### 8.4.2 Stütz- & Stelzwurzeln

**Stütz-** und **Stelzwurzeln** werden sowohl bei monokotylen als auch dikotylen Angiospermen ausgebildet. Bei monokotylen Angiospermen, z.B. bei *Pandanus* (Schraubenbaum), sind die Stützwurzeln zwar einige Zentimeter dick, jedoch erfolgt hier im Unterschied zu dikotylen Angiospermen keine weitere sekundäre Verdickung. Besonders häufig sind Stelzwurzeln bei zahlreichen Arten aus den Mangroven der Gezeitenzone ausgebildet. Ihre Anlegung erfolgt meist oberhalb des mittleren Hochwasserniveaus. Diese stark gebogenen Wurzeln dienen zur mechanischen Stabilisierung aber auch zur Salzabscheidung.

### 8.4.3 Brettwurzeln

Brettwurzeln werden besonders bei tropischen Bäumen ausgebildet, bei denen zahlreiche Seitenwurzeln unmittelbar unter der Bodenoberfläche verlaufen. Dabei kommt es in der dem Substrat abgewandten Seite zu einem exzessiven, sekundären Dickenwachstum, sodass hier letztendlich zahlreiche, mehrere Meter hohe brettartige Strukturen in Stammnähe entstehen. Brettwurzeln weisen wie Stelzwurzeln eine Stützfunktion auf.

### 8.4.4 Atemwurzeln (Pneumatophore)

Bei einigen Sumpfpflanzen, z.B. Mangrovenarten (*Avicennia*, Acanthaceae) aus den Mangroven der Gezeitenzone, die in Schlick oder Faulschlamm wurzeln, werden **Atemwurzeln (Pneumatophore)** ausgebildet. Diese wachsen **negativ-gravitrop** (aufsteigend) die aus dem Wasser bzw. dem sumpfigen Boden heraus, um eine ausreichende Versorgung der Wurzel mit Sauerstoff zu gewährleisten. In der Wurzelrinde sind **große Interzellularsysteme** ausgebildet. Der Gasaustausch mit der Außenluft erfolgt über zahlreiche Korkwarzen (**Lentizellen**).

In diesem Zusammenhang werden in der Literatur oft auch die **Atemknie** der Sumpfzypresse (*Taxodium*, Cupressaceae) aufgeführt. Dabei handelt es sich um stalakmitenartige Auswüchse der Wurzel, die bis 1 m hoch werden können. Die Atemknie der direkt im Wasser stehenden Pflanzen sind meist nur in unmittelbarer Nähe des Stammes zu finden, während sich die der in Ufernähe stehenden Bäume meist in einem deutlich größeren Radius ausbilden. Der Querschnitt durch ein solches Atemknie zeigt das gewohnte Bild einer typischen Wurzel, jedoch mit einem

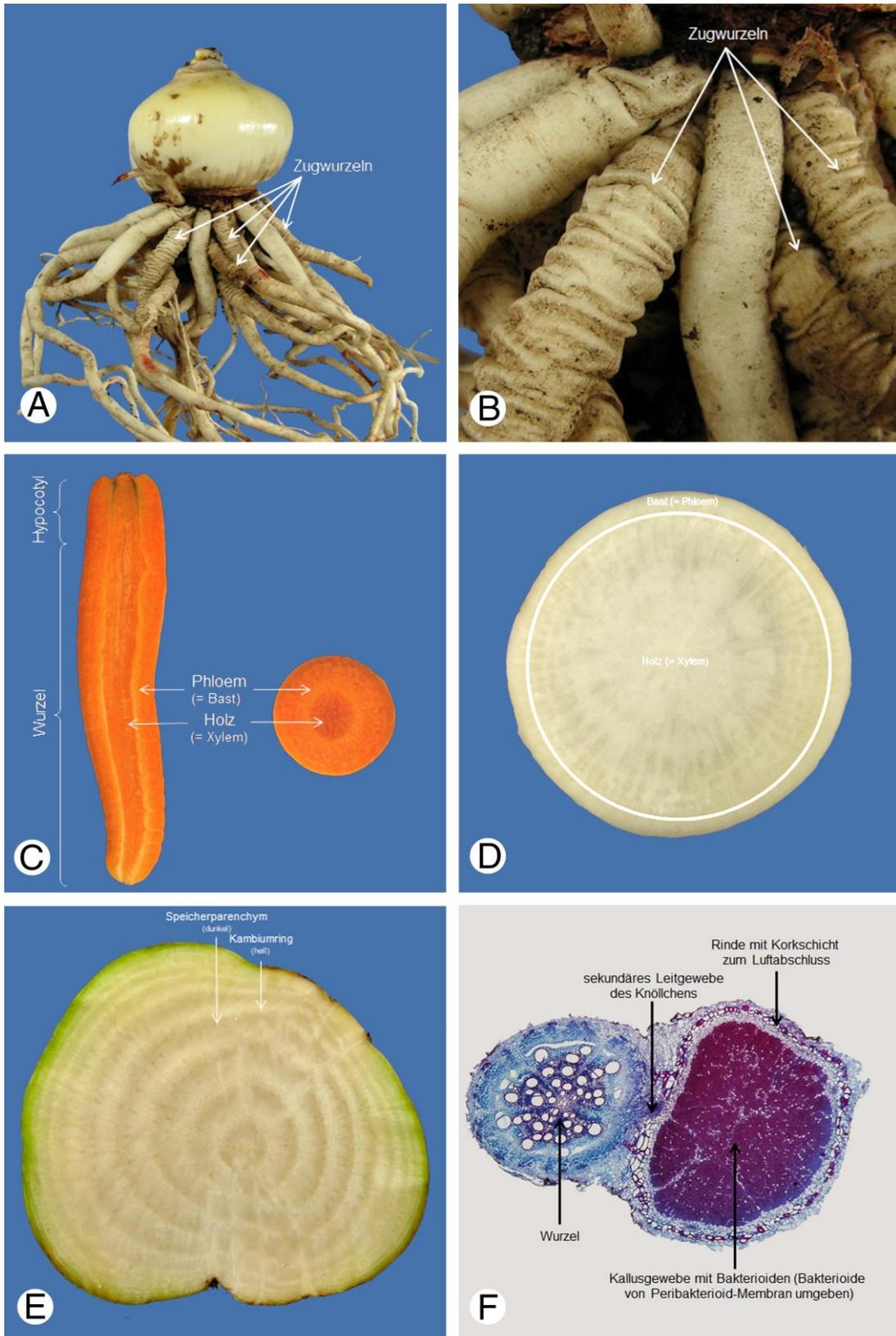
exzessiven, azentrischen Wachstum, sodass es zur Ausbildung von unregelmäßigen Jahresringen kommt. Die Bereiche des Atemknies, die der Luft zugewandt sind, sind dabei immer deutlich stärker gefördert, als die dem Wasser bzw. Substrat zugewandten. Ein Atemgewebe im botanischen Sinne fehlt jedoch. Daher scheint es plausibler anzunehmen, dass diese Strukturen bei *Taxodium* eher dazu dienen, die Sedimentation von Feinpartikeln im Stamm- und Wurzelbereich zu fördern, um die Nährstoffversorgung entsprechend zu erhöhen und Erosionen zu minimieren.



**Abb. 11:** Wurzelmetamorphosen; Wurzelknie von *Taxodium distichum* (Sumpfpfzypresse); **A:** Im Kronenbereich zahlreiche, bis 1 m hohe Wurzelknie ausgebildet, die weithin als "Atemknie" bezeichnet werden; **B:** Im Querschnitt ist das azentrische Wachstum deutlich erkennbar; ein Durchlüftungsgewebe in Form eines Interzellularraum-reichen Aerenchym fehlt.

### 8.5 Zugwurzeln

Zugwurzeln sind spezielle Wurzeln, die durch **Kontraktionen**, die auf **Veränderungen des Turgordruckes** (Zellinnendruck) beruhen, unterirdische Speicherorgane wie Rhizome (z.B. *Asparagus officinalis*, Asparagaceae und *Crocus vernus*, Iridaceae) und Zwiebeln (z.B. *Lilium martagon*, Liliaceae) nach und nach tiefer in die Erde ziehen. Wird der osmotische Wert innerhalb der Zelle erhöht, steigt auch entsprechend der Turgordruck an. Aufgrund dessen werden die involvierten Gewebe teilweise um 60-70% in ihrer Länge verkürzt. Dieser Verkürzungsvorgang setzt bereits im Primärzustand der Wurzel ein, kann Monate bis Jahre andauern und erfolgt nur in stark parenchymatischen, sklerenchymarmen Geweben. Erst die deutlich ausgebildete **Längstextur** der Zellwände der Wurzelrinde ermöglicht bei einer Erhöhung des Turgordruckes die Kontraktion des Gewebes, bei einer Quertextur der Zellwände könnte kein Zusammenziehen erfolgen.



**Abb. 12:** Wurzelmetamorphosen; **A & B:** Zugwurzeln zur Verlagerung unterirdischer Speicherorgane in tiefere Bodenschichten; *Hymenocallis narcissiflora* (Narzissenblütiges Schönhäutchen); bereits im Primärzustand der Wurzel einsetzend, kann Monate bis Jahre andauern; **C-E:** Rüben als Speicher- und Überdauerungsorgan; Sonderstellung unter den Wurzelmetamorphosen, da diese aus der Hauptwurzel und Teilen der Sprossachse (Hypokotyl, seltener weiter distale Bereiche) hervorgeht; **C:** Bastrübe; Bastanteil (Phloem) überwiegt; *Daucus carota* ssp. *sativa* (Garten-Möhre); **D:** Holzrübe; Holzanteil (Xylem) überwiegt; *Raphanus sativus* convar. *sativus* (Rettich); **E:** Beta- oder Zuckerrübe; ausgeprägtes sekundäres Dickenwachstum durch Teilungsaktivität mehrerer Bildungsgewebe (Kambien); *Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* Altissima-Gruppe (Zuckerrübe); **F:** Wurzelknöllchen; Fixierung von atmosphärischem Luftstickstoff ( $N_2$ ) durch Symbiose mit Bakterien der Gattung *Rhizobium* und Überführung in für Pflanzen nutzbares Ammonium ( $NH_4^+$ ); *Vicia faba* (Acker-Bohne).

## 8.6 Wurzeldornen

Während die Metamorphose von Blättern und Sprossachsen zu Dornen vergleichsweise häufig zu beobachten ist, verdornen Wurzeln nur selten, wie z. B. bei einigen mittel- und südamerikanischen tropischen Palmenarten z.B. aus der Gattung *Cryosophila* (Arecaceae). Bei diesen Arten verdornen allerdings nicht die unterirdischen, sondern die oberirdische sprossbürtige Wurzeln. Die Wurzeldornen der *Cryosophila*-Arten sind 3-12 cm lang. Da es sich bei Palmen um eine monokotyle Angiospermen handelt, ist der Leitbündelstrang im Dorn entsprechend polyarch ausgebildet. Wurzeldornen dienen dem **Fraßschutz**.

## 8.7 Rüben

In diesen **überwiegend unterirdisch** ausgebildeten **Überdauerungs- und Speicherorganen** werden Nährstoffe in großen Mengen gespeichert. Die Rübe besteht nicht ausschließlich aus Geweben der Hauptwurzel. An der Bildung sind auch Teile der Sprossachse (das Hypokotyl, seltener auch weiter distale Bereiche der Sprossachse) beteiligt. Unter den zahlreichen Wurzelmetamorphosen wird der Rübe daher eine **Sonderstellung** zuteil. Es können drei Typen der Rübe unterschieden werden: Holz-, Bast- und Betarübe. Überwiegt in der Rübe der Holzanteil, so spricht man von einer **Holzrübe** (z.B. Rettich), überwiegt hingegen der Bastanteil so liegt eine **Bastrübe** (z.B. Möhre) vor. Eine Besonderheit sind die Rüben der Gattung *Beta* (Rübe) aus den Amaranthaceae (Fuchsschwanzgewächsen), zu denen unter anderem auch die Zuckerrübe gehört. Die **Beta-Rüben** haben ein ausgeprägtes sekundäres Dickenwachstum. Dieses ist insofern bemerkenswert, als dieses nicht allein auf der Abgliederung von Xylem und Phloem vom eigentlich ursprünglich regulären Kambium beruht. Hier gehen nämlich aus Zellen, die vom Perizykel gebildet werden, neue weitere Kambien hervor, sodass in der Rübe nun mehrere geschlossenen Kambiumringe vorliegen, die dann entsprechend fortlaufend Xylem und Phloem abgliedern, wie man dies im Querschnitt als konzentrische Kreise deutlich erkennen kann.

## 8.8 Wurzelknöllchen zur Luftstickstoff-Fixierung

Eine weitere Besonderheit unter den Wurzelmetamorphosen ist die Ausbildung von Wurzelknöllchen, wie diese für zahlreiche Arten aus den Schmetterlingsblütlern (Fabaceae) typisch ist. Diese leben in Symbiose mit Luftstickstoff fixierenden

Bakterien. Die Bakterien sitzen in speziellen Wurzelknöllchen, die sich an den Feinwurzeln bilden und in denen sie den atmosphärischen Stickstoff ( $N_2$ ), in pflanzennutzbaren Verbindungen wie  $NH_4^+$  (Ammonium) überführen können. Das dafür notwendige Enzym (Nitrogenase) ist sauerstoffempfindlich. Daher funktioniert die Stickstofffixierung auch nur unter speziellen, kontrollierbaren Bedingungen in den knöllchenartigen Kallusstrukturen. Der Abschluss von der umgebenden Bodenluft wird dabei durch eine ausgeprägte Isolationsschicht im Rindengewebe erzielt. Diese Symbiose ermöglicht den Pflanzen ein gutes Gedeihen auf stickstoffarmen Böden. So verwundert es nicht, dass es unter den Schmetterlingsblütlern zahlreiche Rohbodenpioniere gibt. Zudem kommt es zur Ausbildung von eiweißreichen Samen.

## 9 Weiterführende Literatur

- BECK C.B. (2010).** An Introduction to Structure and Development, Plant Anatomy for the Twenty-First Century, 2<sup>nd</sup> ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ESAU K. (1977).** Anatomy of seed plants, 2<sup>nd</sup> 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. 3<sup>rd</sup> 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, 3<sup>rd</sup> ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- STÜTZEL T. (2015).** Botanische Bestimmungsübungen, 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- THROM, G. (1996).** Grundlagen der Botanik, 2te Aufl. – Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- TROLL W. (1957).** Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Band 2. – Fischer, Jena.
- WANNER G. (2010).** Mikroskopisch-botanisches Praktikum, 2. Aufl. – Thieme, Stuttgart & New York.