

4 Die Wurzel

Die Wurzel dient typischerweise der Verankerung im Boden sowie der Wasser- und Nährsalzaufnahme. Da die Wurzeln vor allem durch Zugkräfte stark beansprucht werden und zudem biegsam sein müssen, sind zentral angeordnete Festigungselemente zur ausreichenden Stabilisierung wesentlich. Die typischen radialen Leitbündel enthalten in ihrem Xylemteil Tracheiden, die stärker als die Tracheen zur Festigung beitragen. Um der Aufgabe der kontrollierten Wasser- und Nährsalzleitung gerecht zu werden, muss zunächst die wasseraufnehmende Oberfläche vergrößert werden. Dies wird durch die Ausbildung zahlreicher Wurzelhaare ermöglicht. Zudem benötigt die Wurzel äußere Abschlussgewebe (Hypodermis, Exodermis) zum Schutz vor unerwünschter Wasserabgabe. Der physiologisch kontrollierte Übertritt der Wasser- und Nährsalzlösung zum Leitsystem der Pflanze wird über ein inneres Abschlussgewebe (Endodermis) vermittelt.

Wurzeln sind außerdem Syntheseort für verschiedene Metaboliten, beispielsweise für pflanzliche Hormone, und speichern Reservestoffe wie Saccharose, Stärke oder Inulin. In den nächsten Abschnitten werden der primäre und der sekundäre Bau der Wurzel behandelt.

4.1 Primärer Bau

Die Bewurzelung von Pflanzen ist häufig hierarchisch aufgebaut: Eine pfahlförmig nach unten wachsende Hauptwurzel verzweigt sich in Seitenwurzeln verschiedener Ordnung. Dies wird als allorrhize Bewurzelung bezeichnet und ist charakteristisch für dikotyle Pflanzen. Bei der primär homorrhizen Bewurzelung ist schon die erste Wurzel seitlich angelegt und die einzelnen Wurzeln gleichrangig gestaltet. Dies ist typisch für die Wurzeln der Farnpflanzen, deren Embryo keine Keimwurzel ausbildet. Eine sekundär homorrhize Bewurzelung findet man bei vielen Monokotylen wie den Gräsern oder bei Zwiebelgewächsen: Die primär angelegte Keimwurzel wird von Seitenwurzeln und vor allem von sprossbürtigen

Wurzeln verdrängt, so dass ebenfalls ein System gleichrangiger Wurzeln entsteht. Die Oberflächenvergrößerung der Wurzel wird durch die Ausbildung von Wurzelhaaren erreicht; sie sind die eigentlichen Organe der Wasser- und Nährsalzaufnahme. Das Protoderm der Wurzelspitze geht in eine nicht cutinisierte Rhizodermis über, deren Zellen (Trichoblasten) durch seitliche röhrenförmige Auswüchse die Wurzelhaare ausbilden. Obwohl die Wurzelhaarzone jeder Wurzelspitze meist nur 1–2 cm lang ist, wird die wasseraufnehmende Oberfläche durch die immense Zahl der Wurzelhaare beträchtlich vergrößert.

Die Wurzelspitze ist bei ihrem Vordringen in den Boden während des Wachstums durch eine Wurzelhaube (Calyptra) aus verschleimenden, sich leicht ablösenden Zellen gegen Beschädigungen geschützt. Die Calyptra geht bei den Farnpflanzen neben den anderen Geweben der Wurzelspitze aus einer vierschneidigen Scheitelzelle hervor, während bei Samenpflanzen ein Initialkomplex embryonaler Zellen für die Ausbildung der Calyptra und der restlichen Gewebe verantwortlich ist (Abb. 4.1). Die Calyptra umgibt die zentral gelegene Columella, deren Zellen die Richtung der Erdanziehung wahrnehmen können (Gravitropismus) und so ein zielgerichtetes Wachstum nach unten ermöglichen (Abb. 4.1 b).

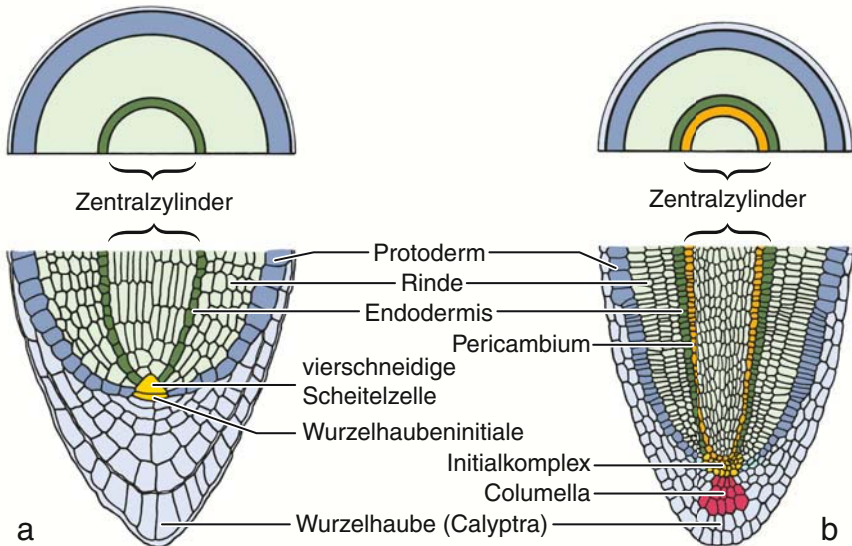


Abb. 4.1 a, b Frühes Entwicklungsstadium der Wurzelspitze bei der Farnpflanze *Pteris cretica* (a) und der Blütenpflanze *Brassica napus* (b) in Quer- und Längsschnitt dargestellt. Die Farnwurzel wächst durch die Aktivität einer vierschneidigen Scheitelzelle, bei der Wurzel der Blütenpflanze bildet ein subapikaler Initialkomplex die Gewebe aus. Die Wurzelhaube schützt die Wurzelspitze und erleichtert das Vordringen im Erdreich. Die Columella liegt innerhalb der Calyptra und kann die Erdanziehung wahrnehmen (Gravitropismus). (Nach Sitte et al. 1998, verändert)

Die Wurzelspitze besitzt ein einschichtiges Protoderm, das sich zur Rhizodermis differenziert. Die Zellen der Rhizodermis sind in der Lage, Wurzelhaare auszubilden. Da ihre Lebensdauer aber begrenzt ist, wird später ein anderes Abschlussgewebe benötigt. Subrhizodermal liegt eine Hypodermis, welche als Exodermis die degenerierte Rhizodermis ersetzt und die Wurzel nach außen schützt. Die Zellen der Exodermis sind meist verkorkt, so dass eine unerwünschte Wasserabgabe vermieden wird. Es folgt eine massive, parenchymatische und oft interzellularenreiche Wurzelrinde, deren innerste Schicht als Endodermis bezeichnet wird. Sie schließt die Wurzelrinde gegen den Zen-

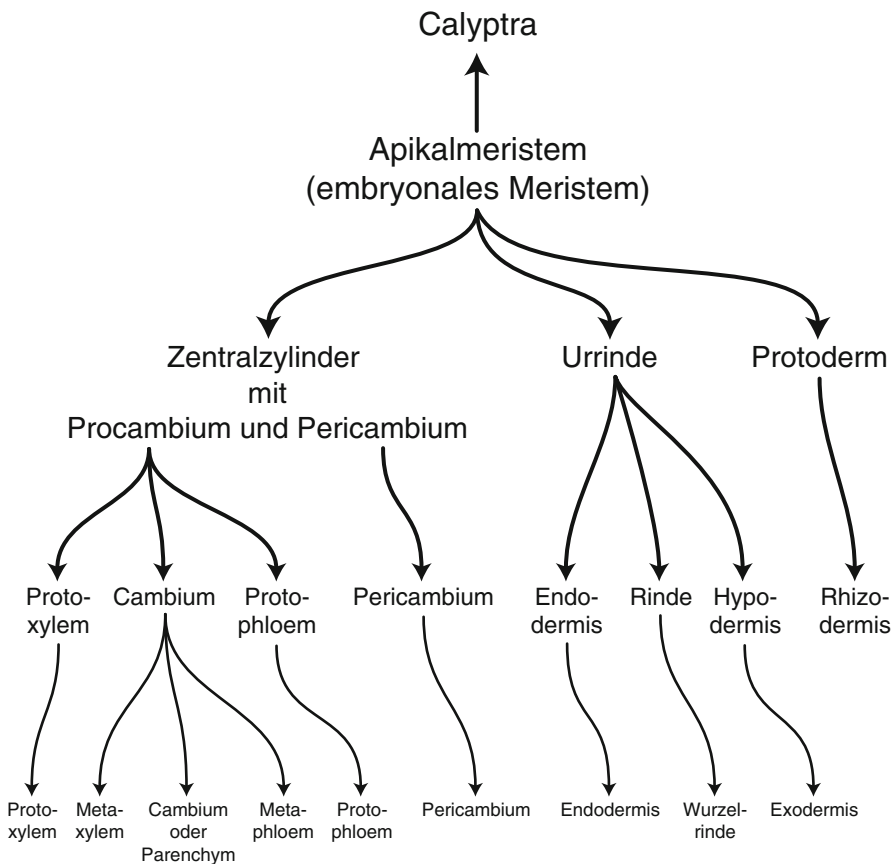


Abb. 4.2 Abfolge der Gewebe in der typischen primären Wurzel bei Samenpflanzen. Die Rhizodermis als primäres Abschlussgewebe wird später durch die Exodermis ersetzt. Bei vielen Holzpflanzen mit sekundärem Dickenwachstum der Wurzel bleibt das Procambium im radialen Leitbündel zwischen Phloem und Xylem erhalten, ansonsten sind Phloem und Xylem durch parenchymatische Streifen getrennt. Vergleiche auch Abb. 2.1 zur Gewebeabfolge in der Sprossachse

tralzyylinder ab, der die Festigungs- und Leitelemente der Wurzel umfasst. Die äußere Schicht des Zentralzylinders wird von einem Restmeristem eingenommen, dem Perizykel oder Pericambium (Abb. 4.2). Im Zentralzylinder der primären Wurzel liegt bei den Samenpflanzen ein radiales Leitbündel vor, dessen Xylem zwei-, drei-, vier- oder vielstrahlig sein kann (di-, tri-, tetra- oder polyarches Leitbündel). Die Xylempole oder Xylemstrahlen reichen meist bis an den Perizykel heran. Das Phloem liegt in den Einbuchtungen zwischen den Xylemstrahlen angeordnet und ist von diesen oft durch einen Streifen parenchymatischen Gewebes abgegrenzt (Abb. 2.3). Bei Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum der Wurzel (viele Dikotyle und Gymnospermen) bleibt das Procambium zwischen Phloem und Xylem im radialen Leitbündel erhalten. Die Xylempole stoßen aber auch in diesen Fällen meist direkt an den Perizykel (das Pericambium).

Eine unterirdisch wachsende Sprossachse kann man anhand einiger Merkmale von einer Wurzel unterscheiden: Die Wurzel besitzt eine Calyptra, Wurzelhaare und ein radiales Leitbündel. Ihr fehlen hingegen Blätter oder Blattanlagen und meistens auch eine Cuticula und Spaltöffnungen (vgl. Tabelle 4.1).

Praktikum

OBJEKT: *Lepidium sativum*, Brassicaceae, Capparales

ZEICHNUNG: Detail Wurzelspitze mit Calyptra, Wurzelhaarbildung (Totalpräparat)

Bei Keimlingen der Kresse *Lepidium sativum* können der Aufbau der Wurzelspitze und verschiedene Entwicklungsstadien der Wurzelhaare leicht im Detail beobachtet werden. Die Calyptra an der Wurzelspitze umgibt die Columella (Gravitropismus) und schützt das weiter innen gelegene Apikalmeristem, welches Hauptort mitotischer Zellteilungen in der Wurzel ist. Durch Verschleimen der Mittellamellen der außen gelegenen Zellen lösen sich diese voneinander und erleichtern das Vordringen im Erdreich (Abb. 4.3 a, b). Auf eine Zone der Zellstreckung folgt die Wurzelhaarzone, in der die verschiedenen Stadien der Wurzelhaarbildung erkennbar sind. Bei der Kresse bildet jede Rhizodermiszelle ein Wurzelhaar aus. Zunächst sind diese als kleine Vorwölbungen zu sehen, die sich dann durch Spitzenwachstum, bei dem der Zellkern in die Wurzelhaarspitze einwandert, fingerartig weiter ausstülpen (Abb. 4.3 c, d). Die Rhizodermis wird nach Absterben der Wurzelhaarzellen durch eine Exodermis aus meist verkorkten Zellen ersetzt, die aus der subrhizodermalen Hypodermis hervorgeht.

OBJEKT: *Zea mays*, Poaceae, Poales

ZEICHNUNG: Querschnitt im Bereich der Wurzelhaare, Wurzelhaarbildung

Im Querschnitt zeigen die Wurzelhaare radial nach außen. Beim Mais wechseln sich Trichoblasten und Atrichoblasten (wurzelspitzfreie Zellen) ab, da nicht

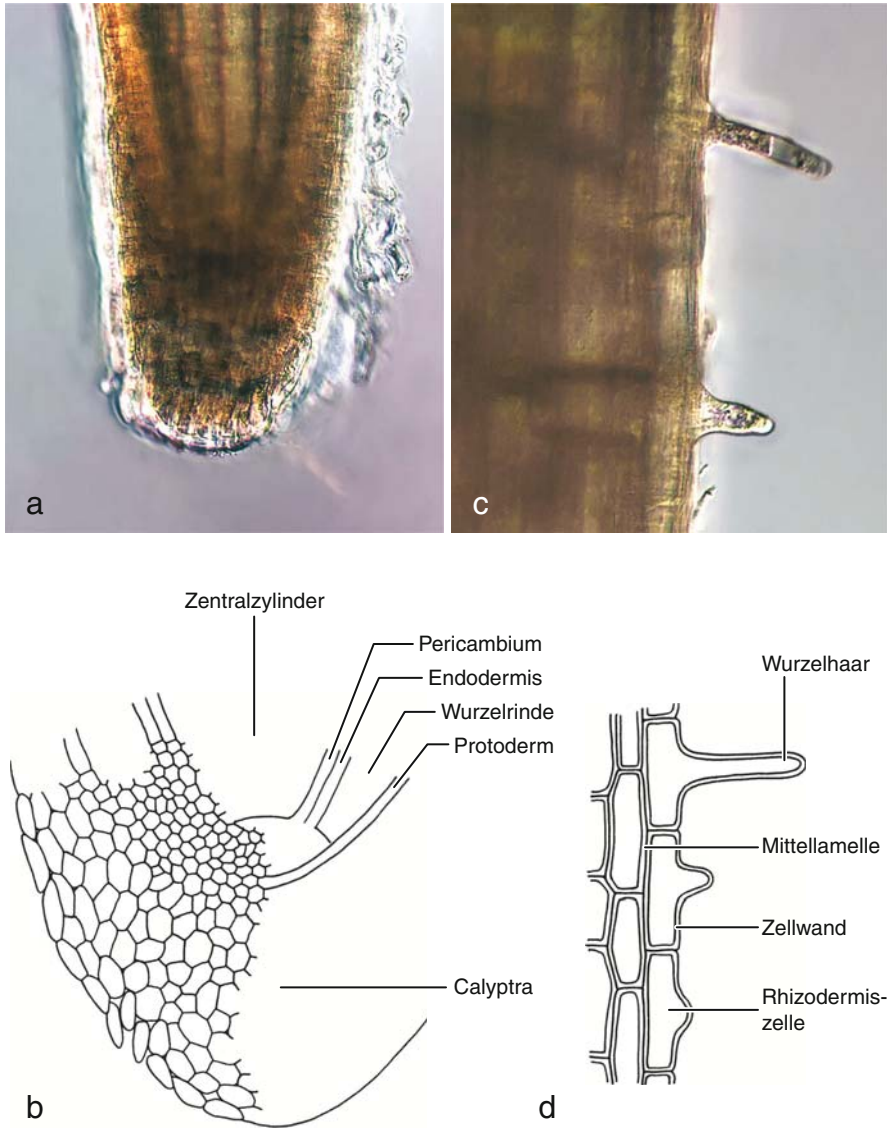
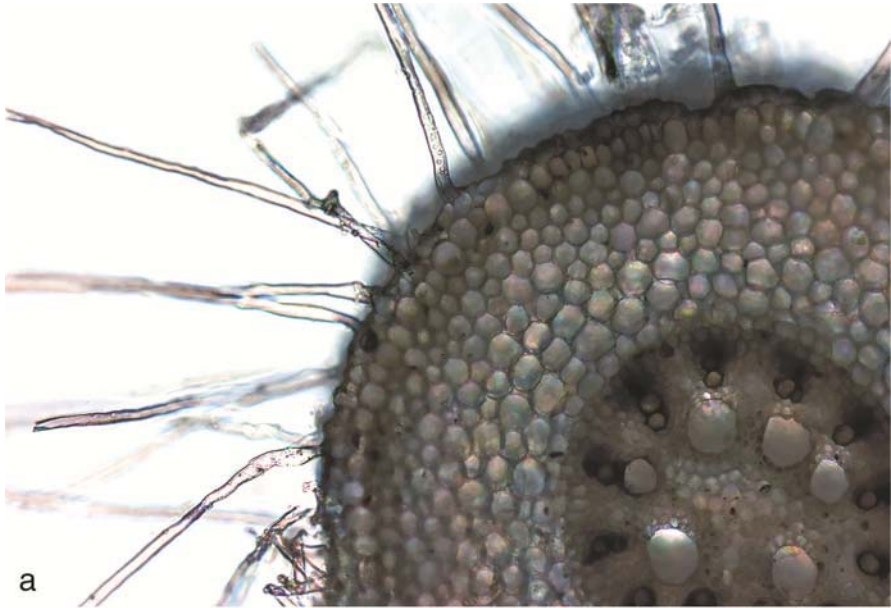
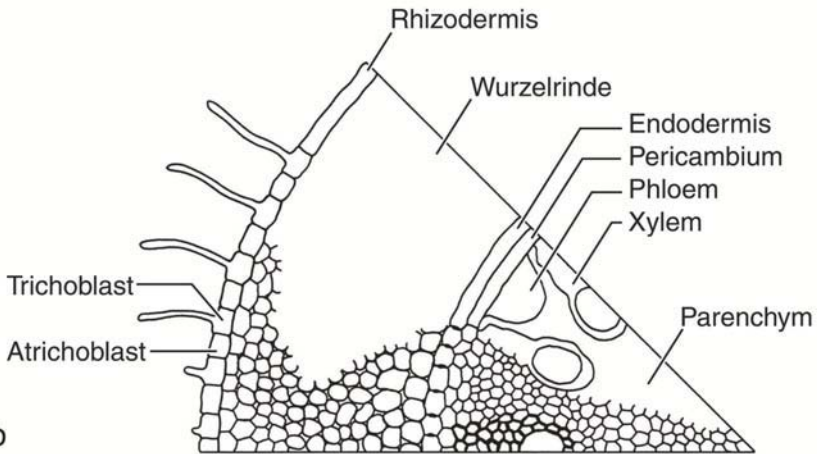


Abb. 4.3 a–d Wurzelspitze der Kresse *Lepidium sativum* in der Gesamtansicht (**a, b**). Die Calyptra umgibt schützend das subapikale Meristem. Die beginnende Differenzierung zu den einzelnen Geweben der Wurzel ist zu erkennen: Das Protoderm (entwickelt sich zur Rhizodermis), Wurzelrinde, Endodermis, der Zentralzylinder mit Pericambium (Perizykel) und den Leitbündelinitialien. In der Wurzelhaarzone ist das Auswachsen der Wurzelhaare aus den Trichoblasten gut zu verfolgen (**c, d**). Bei der fingerartigen Vorwölbung der Zellwand kommt es zu einem ausgeprägten Spitzenwachstum, bei dem der Zellkern typischerweise in das Wurzelhaar einwandert



a



b

Abb. 4.4 a–d Querschnitt durch die junge Wurzel beim Mais (*Zea mays*) im Bereich der Wurzelhaarzone (**a**, **b**). Beim Mais wechseln sich Trichoblasten und Atrichoblasten in der Rhizodermis ab (**d**). Deutlicher als bei der Kresse ist jetzt die typische Abfolge der Wurzelgewebe zu erkennen: Unter der Rhizodermis liegt die Wurzelrinde, deren innerste Schicht die Endodermis ist. Im Zentralzylinder folgt dann das Pericambium. Auch die beginnende Differenzierung in Phloem und Xylem, getrennt durch parenchymatisches Gewebe, ist zu sehen. Das Xylem reicht nicht bis zum Zentrum des radialen Leitbündels; dort liegt beim Mais parenchymatisches Gewebe (**c**)

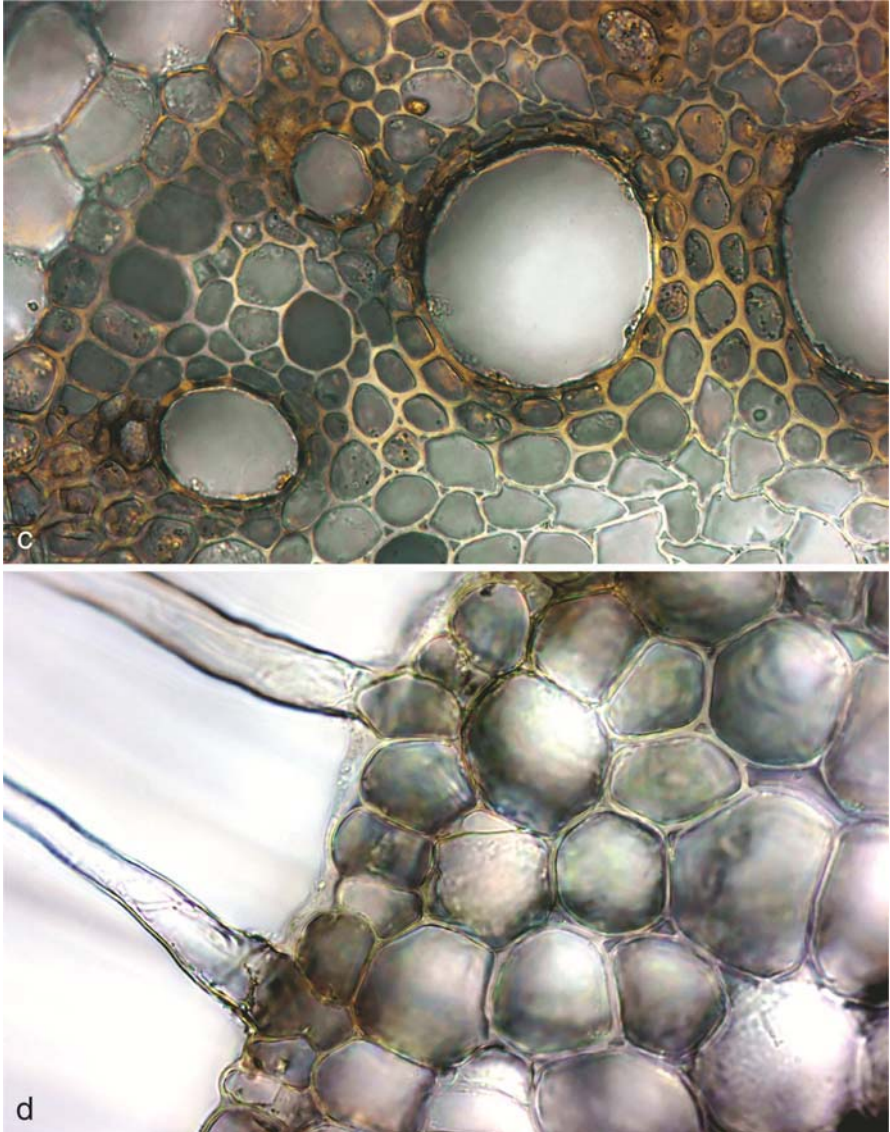


Abb. 4.4 a–d (Fortsetzung)

jede Rhizodermiszelle ein Wurzelhaar ausbildet (Abb. 4.4 b, d). Oft kann beobachtet werden, dass die Zellkerne in die Spitze der Wurzelhaare einwandern. In der Wurzelhaarzone setzt auch die Differenzierung der inneren Gewebe des Wurzelkörpers ein, so dass die sich ausbildende Rhizodermis, Rinde und der Zentralzylinder mit den Leitbündelinitialen zu erkennen sind (Abb. 4.4 a, b). Protophloem und Metaphloem liegen zwischen den Strahlen des Proto- und Metaxylems; beide Bereiche sind durch parenchymatische Streifen getrennt.

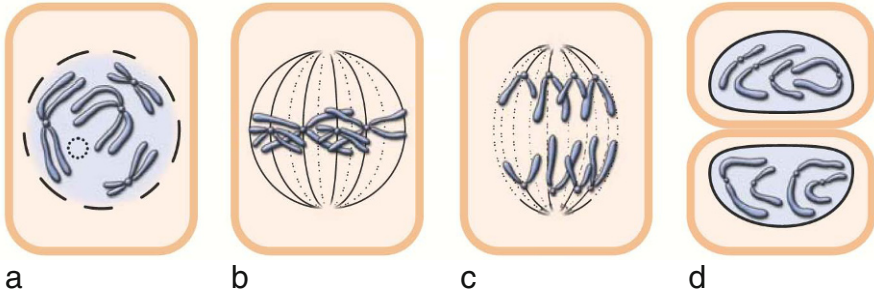


Abb. 4.5 a–d Schematische Darstellung ausgewählter Mitosestadien im Vegetationspunkt der Wurzel von *Allium cepa*. In der Prophase (**a**) verkürzen sich die Chromosomen und sind in der Metaphase (**b**) in der Äquatorialebene angeordnet. Die Trennung der Chromatiden und ihre Bewegung zu den unterschiedlichen Zellpolen erfolgt in der Anaphase (**c**). Die Ausbildung einer neuen Zellwand trennt die Tochterzellen mit den eigenen Zellkernen in der Telophase voneinander (**d**)

Auch das Pericambium (äußere Schicht des Zentralzylinders) und die Endodermis (innerste Rindenschicht) sind in diesem frühen Stadium schon zu erkennen (Abb. 4.4 c). Durch weitere Ausdifferenzierung führt dies dann später zur typischen Gewebeabfolge beim primären Aufbau der Wurzel (Abb. 4.2).

OBJEKT: *Allium cepa*, Liliaceae, Liliales

ZEICHNUNG: Mitosen im Vegetationspunkt

Die rege Zellteilungsaktivität im Vegetationspunkt der Wurzel kann in Dauerpräparaten von Längsschnitten durch die Wurzelspitze der Küchenzwiebel *Allium cepa* beobachtet werden. Bei entsprechender Anfärbung der Chromosomen sind verschiedene typische Stadien der Mitose erkennbar und können dargestellt werden (Abb. 4.5). In der Prophase werden die Chromosomen durch schraubiges Aufrollen kompakter und beginnen, sich zur Äquatorialebene der Zelle auszurichten. In der Metaphase hat sich die Äquatorialplatte ausgebildet, die Chromosomen sind maximal verkürzt (Abb. 4.5 a, b). In der Anaphase erfolgt dann die Wanderung der nun getrennten Einzelchromatiden zu den Zellpolen, gleichzeitig setzt die Ausbildung der Zellplatte ein. Die Chromatiden entspiralisieren sich in der Telophase, und die Tochterzellen werden durch die neue Querwand voneinander getrennt, da die fertig ausgebildete Zellplatte nun an die Seitenwände anschließt (Abb. 4.5 c, d).

4.2 Seitenwurzeln

Die Bildung von Seitenwurzeln erfolgt bei den Samenpflanzen, anders als die Anlage von Seitensprossen, ausschließlich endogen und zwar aus dem Peri-

zykel (Pericambium) hinter der Wurzelhaarzone (subapikal). Bei Samenpflanzen entstehen aus dem Restmeristem des Perizykels durch perikline und antikline Zellteilungen Wurzelvegetationspunkte, die echte Neubildungen sind. Dies steht im Gegensatz zu der Meristemfraktionierung des Apikalmeristems bei der seitlich axillären Verzweigung der Sprossachse: hier werden keine eigentlich neuen Vegetationspunkte angelegt. Auch die Bildung von sprossbürtigen Wurzeln erfolgt aus dem Rindengewebe der Sprossachse heraus. Somit hat das Leitgewebe der Seitenwurzeln direkten Anschluss an die entsprechenden Gewebe von Achse oder Wurzel. Die Seitenwurzeln wachsen von innen durch Endodermis, Wurzelrinde und Exodermis bzw. Sprossrinde heraus und sind an der Austrittsstelle oft von dem durchbrochenen Gewebe wie von einem Kragen umgeben (Abb. 4.8). Bei Farnpflanzen erfolgt die Bildung der Seitenwurzeln ausgehend von der Endodermis.

Äußerlich erkennbar erscheinen die Wurzelaustrittspunkte in geraden Reihen (Rhizostichen) angeordnet. Dies hängt mit der Bildung der Vegetationspunkte zusammen, die jeweils über den Xylempolen des radialen Leitbündels erfolgt. Demnach lässt sich an der Anzahl der Rhizostichen die Zähligkeit des radialen Leitbündels feststellen.

4.3 Endodermis

Die Endodermis bildet die innerste Schicht der Rinde und besteht aus lückenlos aneinander schließenden, lebenden Zellen, die den Wasser- und Nährsalzdurchtritt zwischen Zentralzylinder und Rinde kontrollieren. Sie bildet eine physiologische Scheide zwischen Rinde und Zentralzylinder. Die Zellen der Endodermis sind mit besonders gestalteten Zellwänden ausgestattet, die einen primären, sekundären und tertiären Entwicklungszustand erreichen können (Abb. 4.6). In der primären Endodermis ist in die elastischen Radial- und Horizontalwände der Zellen ein suberinähnliches Polymer (Endodermin) eingelagert, das als Casparyscher Streifen bei Aufsicht auf die Zelle sichtbar wird. Dadurch wird die Wasserleitfähigkeit der Zellwand in radialer Richtung stark vermindert, so dass der Wassertransport hier durch den Protoplasten erfolgen muss (Abb. 4.6 a). Bei Angiospermen mit sekundärem Dickenwachstum der Wurzel wird die Endodermis nach diesem Entwicklungsstadium bereits abgesprengt.

Im Entwicklungszustand der sekundären Endodermis erfolgt eine allseitige Auflagerung von Suberin (Abb. 4.6 b). Damit wird der Wassertransport durch den Protoplasten so eingeschränkt, dass einzelne Durchlasszellen in der Endodermis für diese Aufgabe spezialisiert sein müssen. Bei Koniferen bleibt die Endodermis in diesem Zustand erhalten, während sonst ein tertiäres Entwicklungsstadium erreicht wird. Bei der Ausbildung der tertiären Endodermis lagern die noch

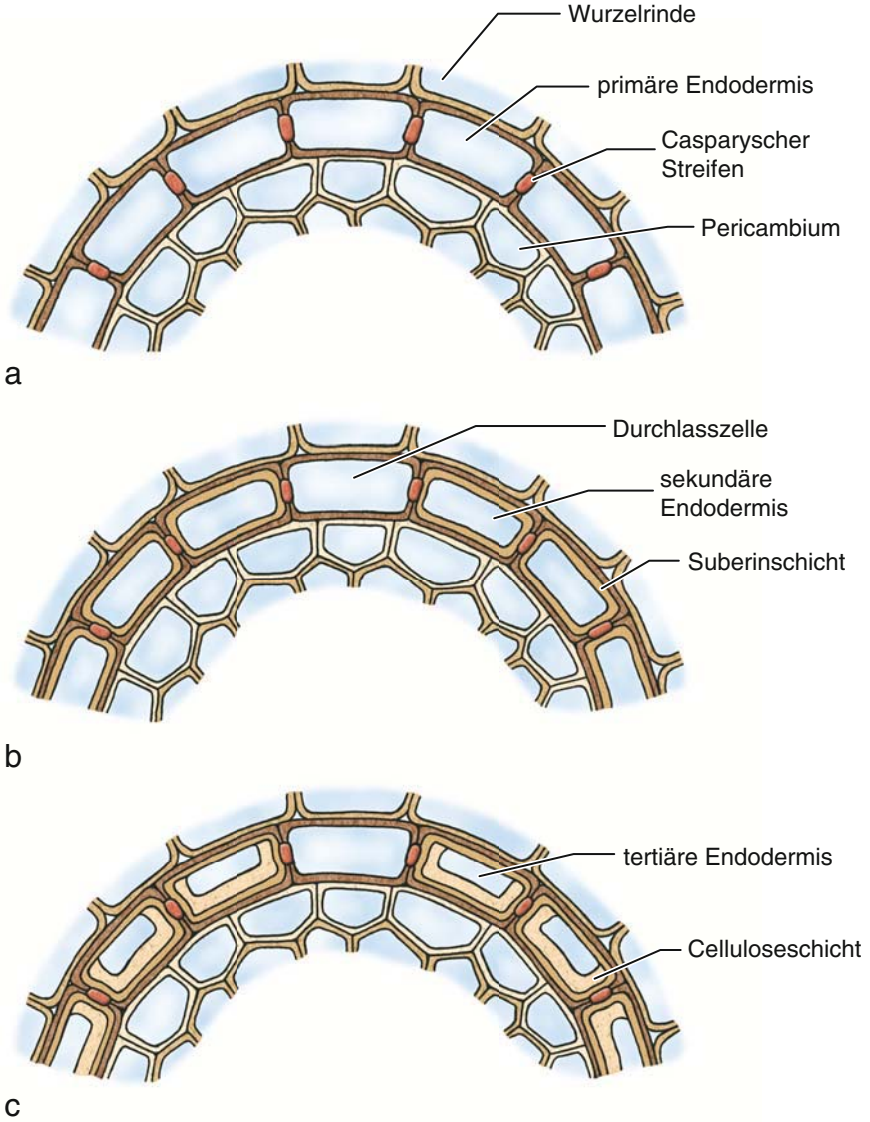


Abb. 4.6 a–c Querschnitte der Wurzelendodermis im primären (a), sekundären (b) und tertiären (c) Entwicklungszustand. Im primären Zustand erfolgt eine Abdichtung der Endodermiszellen durch den Casparyschen Streifen, eine bandförmige Einlagerung von Endodermis in die Radial- und Horizontalwände (a). Im sekundären Zustand wird allseitig eine Suberinschicht aufgelagert (b). Bei der tertiären Endodermis können U-Endodermen entstehen, indem dicke Celluloseschichten zusätzlich aufgelagert werden, unter Aussparung der tangentialen Außenwand (c). (Nach Lüttge et al. 1988, verändert)

lebenden Protoplasten auf die Suberinlamellen dicke Schichten aus Cellulose auf, die auch verholzen können (Abb. 4.6 c). Erfolgt die Verdickung allseitig, entstehen O-Endodermen; bei Aussparung der tangentialen Außenwand bei der Zellwandverdickung erfolgt die Ausbildung von U-Endodermen. Die Durchlasszellen bleiben von dieser Entwicklung ausgenommen: sie finden sich meist über den Xylempolen des radialen Leitbündels. Diese Ausprägung der Endodermis ist ein typischer Endzustand der Entwicklung bei monokotylen Pflanzen.

Praktikum

OBJEKT: *Clivia miniata*, Amaryllidaceae, Liliales

ZEICHNUNG: Querschnitt durch die Wurzel mit Velamen radicum in der Übersicht, Detail der primären Endodermis

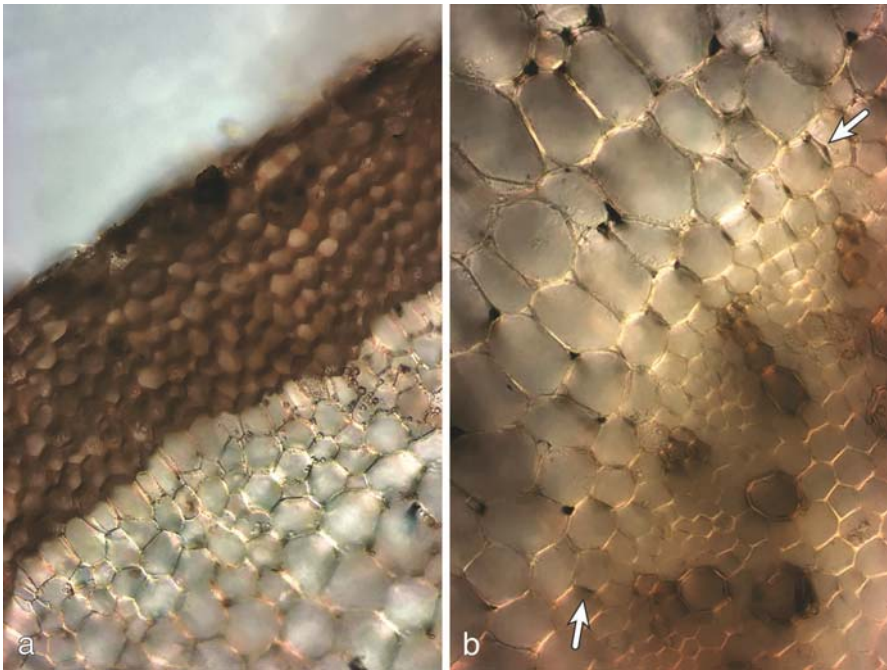


Abb. 4.7 a–d Querschnitt durch die Luftwurzel der Clivie (*Clivia miniata*). In der Übersicht fällt das mächtige Velamen radicum auf, ein Wasserabsorptions- und Speichergewebe, das außerhalb der Exodermis liegt. Es folgt ein stark entwickeltes Rindenparenchym, dessen innerste Schicht als primäre Endodermis ausgebildet ist. Nach innen wird dann der Zentralzylinder erkennbar (**a, c**). In der Detailansicht der Endodermis ist der Casparysche Streifen zu sehen, der wie ein Gürtel die Zelle umgibt (**b, d**). Die Pfeile in (**b**) weisen auf den Verlauf der primären Endodermis hin

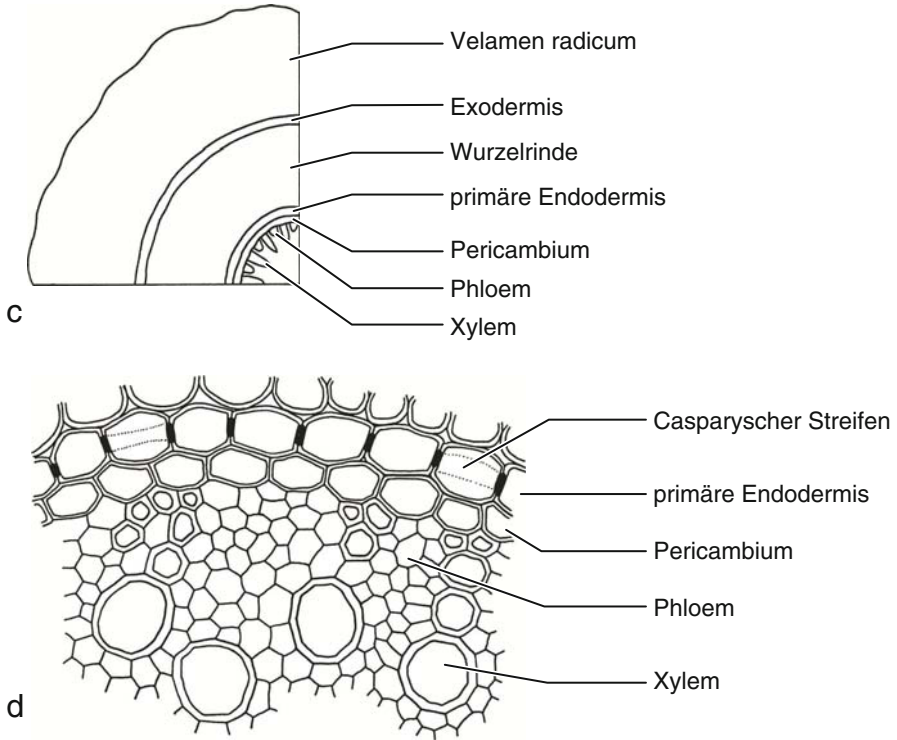
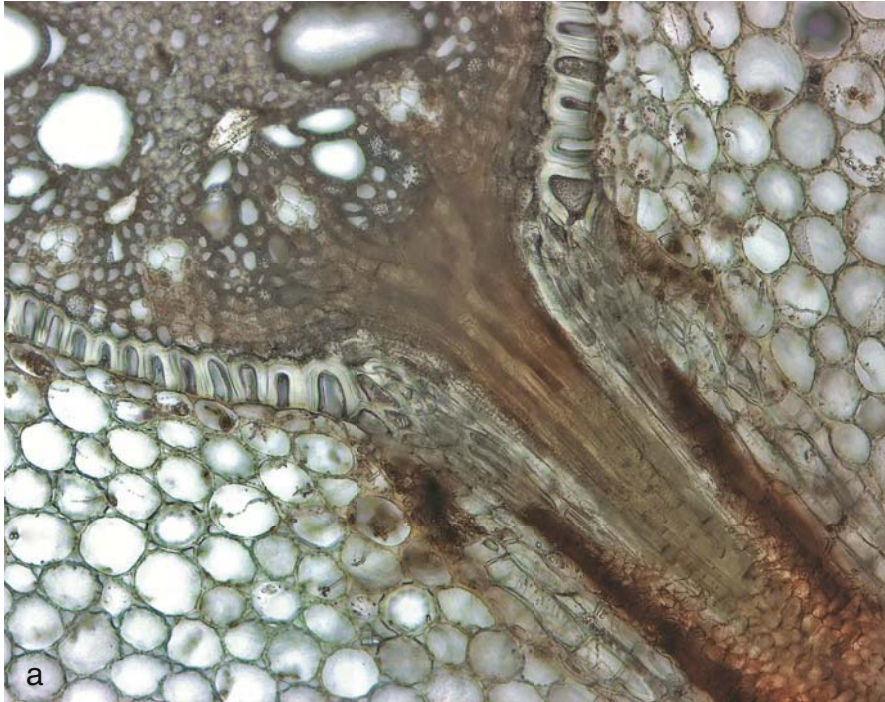


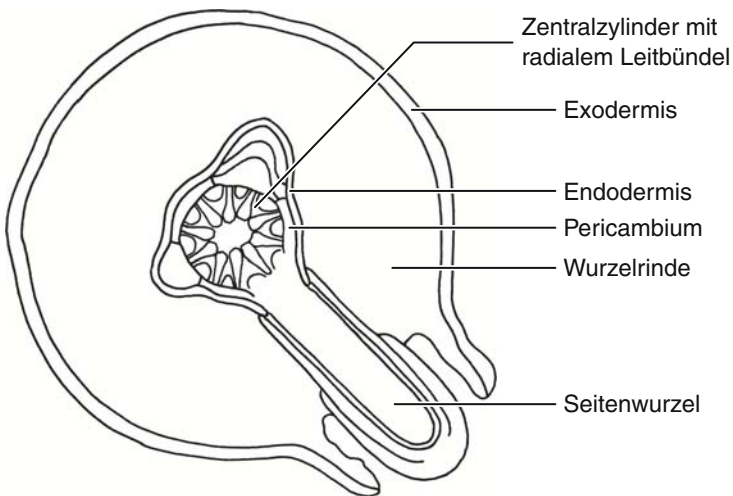
Abb. 4.7 a–d (Fortsetzung)

Bei den Luftwurzeln der Clivie *Clivia miniata* lässt sich das primäre Entwicklungsstadium der Endodermis gut untersuchen. Im Querschnitt durch diese Wurzel fällt in der Übersicht das mächtige, den Zentralzylinder umgebende Rindengewebe auf, das parenchymatisch und interzellularenreich gestaltet ist. Außen folgt die Exodermis, der ein mehrschichtiges Wasserspeichergewebe aus toten, verkorkten und verholzten Zellen (Velamen radicum) aufgelagert ist. Dieses Gewebe dient der Wasseraufnahme aus Tau oder Niederschlag und gibt das Wasser dann nach Durchtritt durch die Exodermis an die weiter innen liegenden Schichten der Wurzel weiter.

Im Zentralzylinder, der durch den Perizykel nach außen begrenzt wird, liegt ein polyarches radiales Leitbündel, das 12- bis 15-strahlig ist (Abb. 4.7 a, c). Die Endodermis, als innerste Rindenschicht zu erkennen, weist Casparysche Streifen in ihren Zellwänden auf. Im Querschnitt durch die vertikalen Radialwände erscheinen diese im Bereich der Endodermin-Inkrustation etwas verdickt, so dass der Casparysche Streifen hier als dunkler Punkt oder Bereich zu sehen ist, der wie ein bandartiger Gürtel um die Zelle herumläuft (Abb. 4.7 b, d).



a



b

Abb. 4.8 a–e Querschnitt durch die Wurzel von *Iris germanica*. In der Übersicht ist die Ausbildung von Seitenwurzeln dargestellt (**a, b**). Das Pericambium nimmt lokal seine Teilungsaktivität wieder auf und bildet konische Vorwölbungen aus. Diese wachsen durch die weiter außen liegenden Gewebe hindurch und treten dann seitlich aus. Die Endodermis der Hauptwurzel nimmt an dem Wachstum eine Zeit lang teil, so dass sie direkt an die sich differenzierende Endodermis der Seitenwurzel

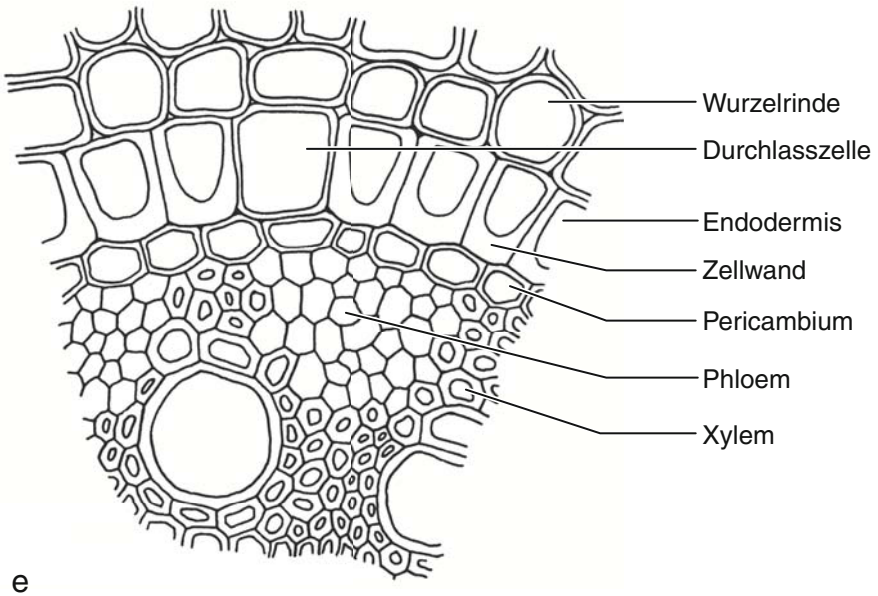
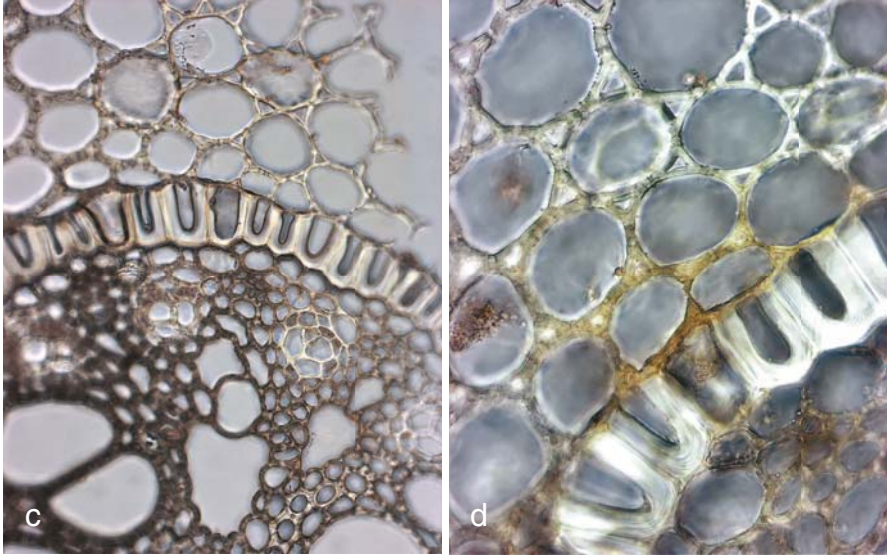


Abb. 4.8 a–e (Fortsetzung)

Anschluss findet. Die fertig ausdifferenzierte Endodermis ist im tertiären Zustand (**c–e**). Bei der Auflagerung der Celluloseschichten wurde die tangentielle Außenwand ausgespart, so dass eine U-Endodermis entstanden ist. Deutlich können Durchlasszellen erkannt werden, deren Zellwände unverdickt erscheinen (**d, e**). Sie liegen in der Regel vor den Xylempolen des Leitbündels

OBJEKT: *Iris germanica*, Iridaceae, Liliales

ZEICHNUNG: Querschnitt durch die Wurzel mit Seitenwurzelbildung in der Übersicht, Detail der tertiären Endodermis.

Bei der Schwertlilie *Iris germanica* ist in Wurzelquerschnitten die tertiäre Endodermis und die Bildung von Seitenwurzeln gut erkennbar. Ein mächtig entwickeltes Rindenparenchym wird nach außen von einer Exodermis abgeschlossen, deren Zellwände verkorkt und verholzt sind. Der Zentralzylinder enthält ein polyarches radiales Leitbündel, das 10 bis 12 Xylemstrahlen besitzt. Er wird durch das Pericambium nach außen begrenzt, aus dem heraus die Seitenwurzelbildung erfolgt. Die auswachsende Seitenwurzel durchbricht Endodermis, Rindenparenchym und Exodermis, so dass sie mit einem Kragen aus durchbrochenem Gewebe aus der Hauptwurzel austritt (Abb. 4.8 a, b).

Die Endodermiszellen erscheinen im typischen tertiären Entwicklungsstadium. Bei der Auflagerung der Celluloseschichten wurde die tangential Außenwand ausgespart, so dass eine U-Endodermis entstanden ist. Die Zellwände dieser Zellen sind verkorkt und verholzt (Abb. 4.8 c–e). Bei den Durchlasszellen erscheinen die Zellwände unverdickt. Sie sind zudem weder verkorkt noch verholzt, so dass ein kontrollierter Wassertransport gewährleistet ist.

4.4 Sekundäres Dickenwachstum

Bei Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum unterliegt auch die Wurzel einer ähnlich massiven Umfangserweiterung wie die Sprossachse. Ausdauernde Holzgewächse der Dikotylen und Gymnospermen nehmen schon im ersten Jahr das sekundäre Dickenwachstum auf; selten findet man es auch bei baumförmigen Monokotylen (z. B. beim Drachenbaum (*Dracaena spec.*)). Auch bei einigen Stauden (z. B. *Caltha palustris*, *Vicia faba*, *Urtica dioica*) ist ein beginnendes Dickenwachstum der Wurzel zu beobachten, das meistens recht bald wieder beendet wird. Gerade die frühen Stadien der Cambiumentwicklung sind aber bei diesen Pflanzen besonders gut zu erkennen, so dass sie als Objekte geeignet erscheinen.

Ausgehend von dem radialen Leitbündel der Wurzel erfolgt die Bildung des Cambiums natürlich anders als in der Sprossachse der Holzpflanzen. Die Zellen des Procambiums, welche bei Holzpflanzen primäres Xylem und primäres Phloem voneinander trennen, nehmen ihre Teilungsaktivität wieder auf. Weiterhin beteiligen sich die Bereiche des inzwischen mehrschichtigen Perizykels, die über den Xylempolen liegen, an der Ausbildung eines im Querschnitt zunächst nahezu sternförmig erscheinenden Cambiums (Abb. 4.9 a, b). Setzt nun die Bildung sekundären Xylems ein, so erfolgt im Bereich der Einbuchtungen des Cambiums eine erhöhte Holzproduktion, so dass sich ein im Quer-

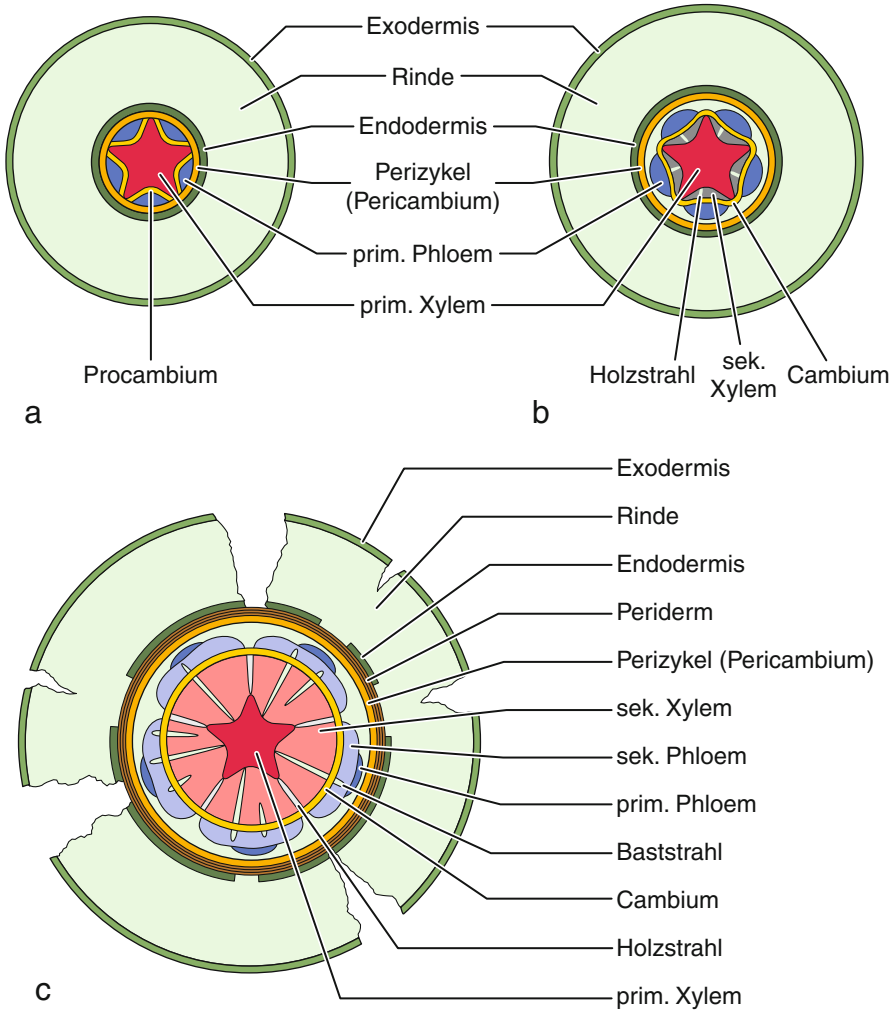


Abb. 4.9 a–c Schematische Darstellung des sekundären Dickenwachstums der Wurzel. Der primäre Zustand mit einem offen radialen, pentarchen Leitbündel ist in **(a)** gezeigt. Im Cambium setzt an den Einbuchtungen rege Teilungstätigkeit ein, so dass durch Ausbildung sekundären Xylems ein annähernd ringförmiges Cambium entsteht, woran das über den Xylempolen liegende Pericambium beteiligt wird **(b)**. Weitere Teilungsaktivität des Cambiums führt zur Bildung von sekundärem Phloem, breiten Bast- und Holzstrahlen über den ehemaligen Xylempolen, weiteren Bast- und Holzstrahlen und sekundärem Xylem. Durch das Dilatationswachstum zerreißen alle außerhalb des Periderms liegenden Schichten und werden abgesprengt. Als tertiäres Abschlussgewebe der Wurzel wird ausgehend vom Pericambium das Periderm entwickelt **(c)**. (Nach Sitte et al. 1998, verändert)

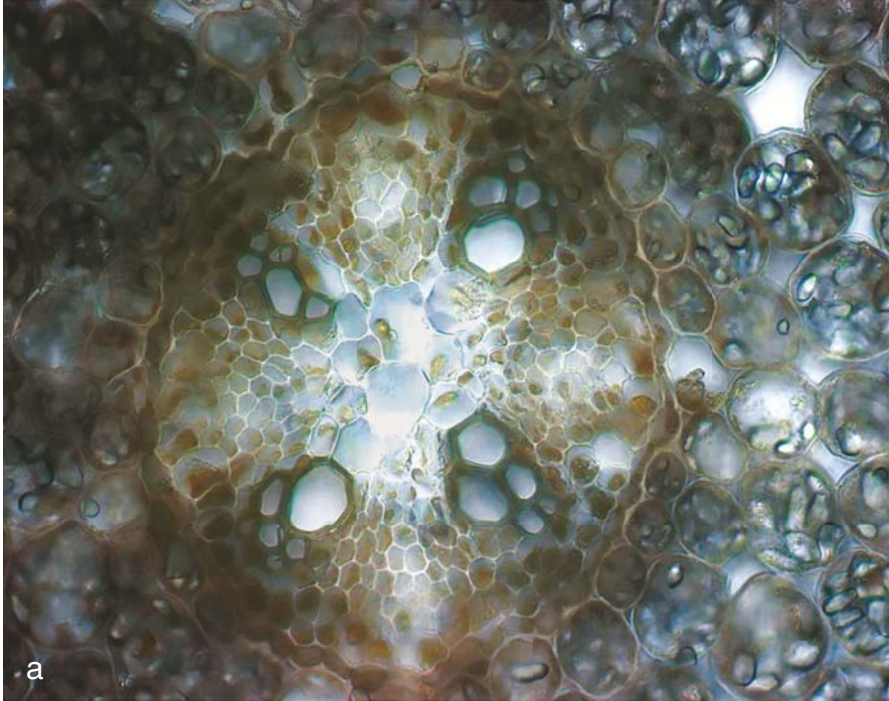
schnitt rund erscheinendes Wurzelcambium nach außen schiebt. Innen liegen die radialen Strahlen des primären Xylems, die Buchten sind durch sekundäres Xylem (Holz) gefüllt (Abb. 4.9 b). Das primäre Phloem wird durch die Cam-

biumtätigkeit nach außen geschoben; darunter entsteht bald sekundäres Phloem (Bast). Holzstrahlen werden im sekundären Xylem und immer über den Polen des primären Xylems gebildet. Es handelt sich hier nicht um Markstrahlen, da das Zentrum der Wurzel aufgrund des Vorhandenseins des radialen Leitbündels nicht von Mark angefüllt ist und die Holzstrahlen zudem vor den Polen des primären Xylems enden. Im Bast werden diese Strahlen weitergeführt (Abb. 4.9 c). Im Verlauf des weiteren Dickenwachstums werden weitere Holz- und Baststrahlen ausgebildet. Die zarte Rhizodermis ist meist schon vor Beginn des sekundären Dickenwachstums durch die Exodermis abgelöst worden, aber weder dieses Abschlussgewebe noch Wurzelrinde und Endodermis machen die starken Umfangserweiterungen mit. Es wird ein tertiäres Abschlussgewebe, das Periderm, gebildet, welches die Rhizodermis (primäres) und Exodermis (sekundäres Abschlussgewebe) ersetzt. Die Peridermbildung bei der Wurzel geht vom Perizykel (Pericambium) aus, der als geschlossener Ring erhalten geblieben ist. Das Pericambium wird als Korkcambium (Phellogen) tätig und bildet nach innen das Phelloderm und nach außen das Phellem (Kork). Alle außen liegenden Gewebe reißen auf und werden später abgesprengt (Abb. 4.9 c).

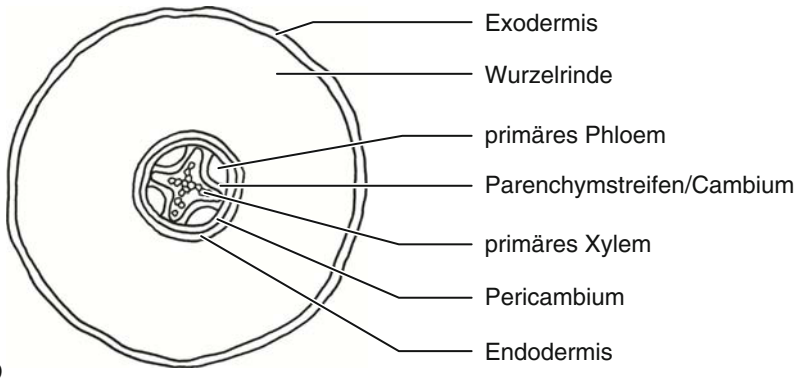
Eine jahrelang in die Dicke gewachsene Wurzel ist histologisch einem Stamm sehr ähnlich. Im zentralen Bereich, in dem die Reste des radialen Leitbündels noch zu erkennen sind, lässt sich der Unterschied feststellen. Die unterschiedliche Struktur und Entwicklung von Sprossachse und Wurzel bei Holzpflanzen ist in Tabelle 4.1 vergleichend zusammengefasst.

Tabelle 4.1 Vergleich ausgewählter Strukturen von Sprossachse und Wurzel

Struktur	Sprossachse	Wurzel
Apikalmeristem	an der Sprossspitze, geschützt von Blattanlagen (Knospe)	hinter der eigentlichen Wurzelspitze, geschützt von Calyptra
Seitenorgane	seitliche axilläre Verzweigung, durch Meristemfraktionierung Bildung von Vegetationspunkten	endogene Entstehung der Seitenwurzeln, Neubildung von Vegetationspunkten aus Pericambium
Blattanlagen	vorhanden, zumindest als Blattnarben erkennbar	keine
Leitsystem	meistens kollaterale Leitbündel	meistens radiale Leitbündel
zentrales Gewebe	meistens Markparenchym	meistens Xylem
Abschlussgewebe	primär: Epidermis sekundär: Periderm tertiär: Borke	primär: Rhizodermis sekundär: Exodermis tertiär: Periderm
Periderm	Phellogen entsteht meist subepidermal in primärer Rinde als sekundäres Meristem	Phellogen entsteht aus Pericambium (Restmeristem)
Holz und Bast	ähnlich aufgebaut, Cambium von Anfang an kreisförmig	ähnlich aufgebaut, Cambium zu Beginn sternförmig



a



b

Abb. 4.10 a–d Querschnitt durch die Wurzel der Sumpfdotterblume *Caltha palustris*. In der Übersicht ist der typische Aufbau der primären Wurzel zu erkennen (**a, b**). Der Zentralzylinder mit tetrarchem Leitbündel ist von einem stärkehaltigen Rindenparenchym umgeben. In der Detailansicht ist die Ausbildung des Wurzelcambiums zu beachten, das sich aus den parenchymatischen Streifen zwischen Phloem und Xylem entwickelt (**c, d**). Die Pfeile zeigen auf die ausgebildeten Zellwände des sich entwickelnden Wurzelcambiums

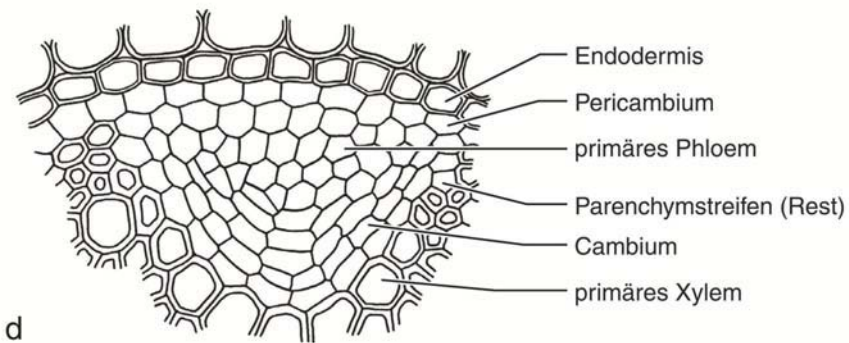
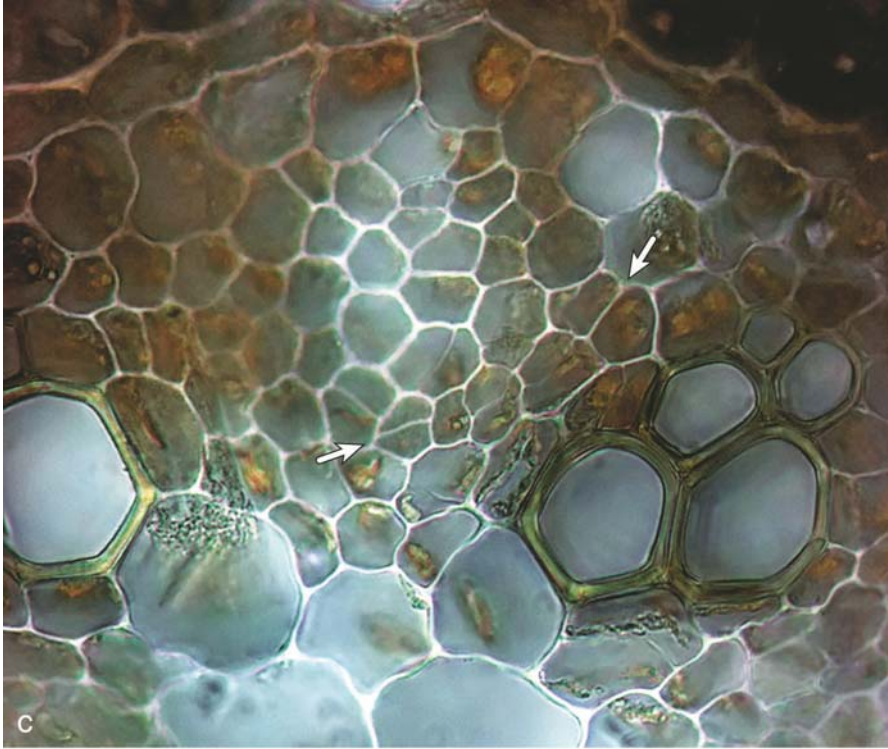


Abb. 4.10 a–d (Fortsetzung)

Praktikum

OBJEKT: *Caltha palustris*, Ranunculaceae, Ranunculales

ZEICHNUNG: Querschnitt der Wurzel in der Übersicht, Detail der beginnenden Cambiumtätigkeit

Bei der Sumpfdotterblume *Caltha palustris* lässt sich zwar nur ein geringes Dickenwachstum der Wurzel erkennen, aber die Stadien der Ausbildung und

beginnenden Aktivität des Cambiums können gut untersucht werden. Der primäre Bau der Wurzel im Querschnitt betrachtet, entspricht dem typischen Gewebeaufbau, wobei das radiale Leitbündel oligoarch erscheint, also z. B. tetrarch ist (Abb. 4.10 a, b). In älteren Bereichen der Wurzel setzt zunächst die meristematische Tätigkeit des Cambiums an den Einbuchtungen des primären Xylems ein. Die Zellen des Phloem und Xylem trennenden Parenchyms werden hier sekundär meristematisch und beginnen, sich tangential zu teilen. Die Teilungen erfolgen in der gesamten Einbuchtung des primären Xylems (Abb. 4.10 c, d). Bei *Caltha palustris* bleibt dieser Zustand des Dickenwachstums dann stehen; einige neu entstandene Zellen differenzieren sich zu sekundären Leitelementen aus.

OBJEKT: *Urtica dioica*, Urticaceae, Urticales

ZEICHNUNG: Querschnitt einer jungen und einer älteren Wurzel in der Übersicht

Bei der Brennnessel *Urtica dioica* kann in den älteren Wurzeln ein sekundäres Stadium der Wurzelentwicklung beobachtet werden. Bei der Präparation sollte beachtet werden, dass tatsächlich Wurzelquerschnitte angefertigt werden und nicht versehentlich das Rhizom der Pflanze verwendet wird, aus dem die sprossbürtigen Wurzeln hervortreten.

In den Einbuchtungen des primären Xylems des diarchen Leitbündels der Brennnessel entwickelt sich ein Cambium, das unter Beteiligung von Zellen des Perizykels eine zunächst hantelförmige Gestalt erhält (Abb. 4.11 b). Durch vermehrte Holzproduktion im Bereich der Cambiumeinbuchtungen kommt es zur Ausbildung eines im Querschnitt nun rund aussehenden Wurzelcambiums. Das primäre Phloem wird nach außen geschoben, und die Bildung des darunter liegenden Bastes setzt ein (Abb. 4.11 a, c, e). Sehr ausgeprägt sind die Bereiche der ersten Holz- und Baststrahlen, die vor den Polen des primären Xylems des diarchen Leitbündels entstehen (Abb. 4.11 a, d). Sie werden von Streifen sklerenchymatischer Festigungselemente durchzogen, die auch das Holz nach innen umgeben (Abb. 4.11 a, c–e). Das Periderm ersetzt als Abschlussgewebe bereits Rhizodermis bzw. Exodermis.

OBJEKT: *Vicia faba*, Fabaceae, Fabales

ZEICHNUNG: Querschnitt einer jungen und einer älteren Wurzel in der Übersicht, Detail des Cambiums zellulär im Bereich eines Holzstrahls

Die Wurzeln der Saubohne *Vicia faba* besitzen meist pentarche radiale Leitbündel, deren Xylempole direkt an das Pericambium stoßen. Das Zentrum der jungen Wurzel wird von parenchymatischem Gewebe eingenommen, dessen Zellen außerdem die Bereiche des Phloems vom Xylem abgrenzen. Das interzellularenreiche Rindenparenchym wird durch eine primäre Endodermis vom Zentralzylinder getrennt (Abb. 4.12 a, b).

Bei Einsetzen des sekundären Dickenwachstums findet im Bereich des Perizykels vor den Xylempolen eine rege Zellteilung statt, und außerdem teilen sich die Zellen in den parenchymatischen Streifen, die zwischen Phloem und Xylem liegen. Diese Zellen gleichen durch lokal vermehrte Abgabe von

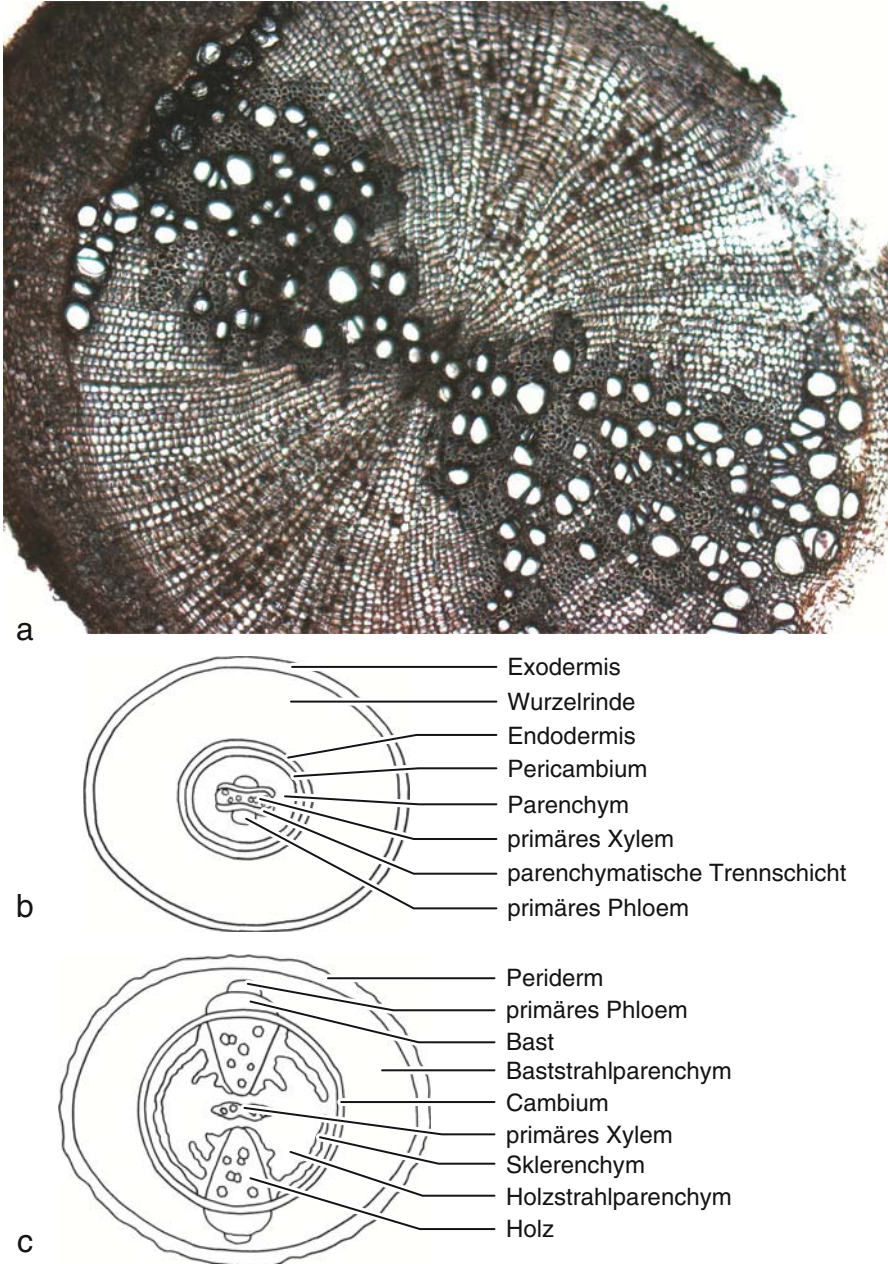


Abb. 4.11 a–e Querschnitt durch die Wurzel der Brennnessel *Urtica dioica*. In der jungen Wurzel ist die primäre Abfolge der Gewebe zu erkennen, das radiale Leitbündel ist diarch gebaut, und eine parenchymatische Trennschicht liegt zwischen Phloem und dem hantelförmigen Xylem (**b**). Die Abfolge der Gewebe in der älteren Wurzel wurde durch das sekundäre Dickenwachstum verändert (**a, c**). Das Cambium umgibt zunächst hantelförmig das primäre Xylem und nimmt dann einen nahezu

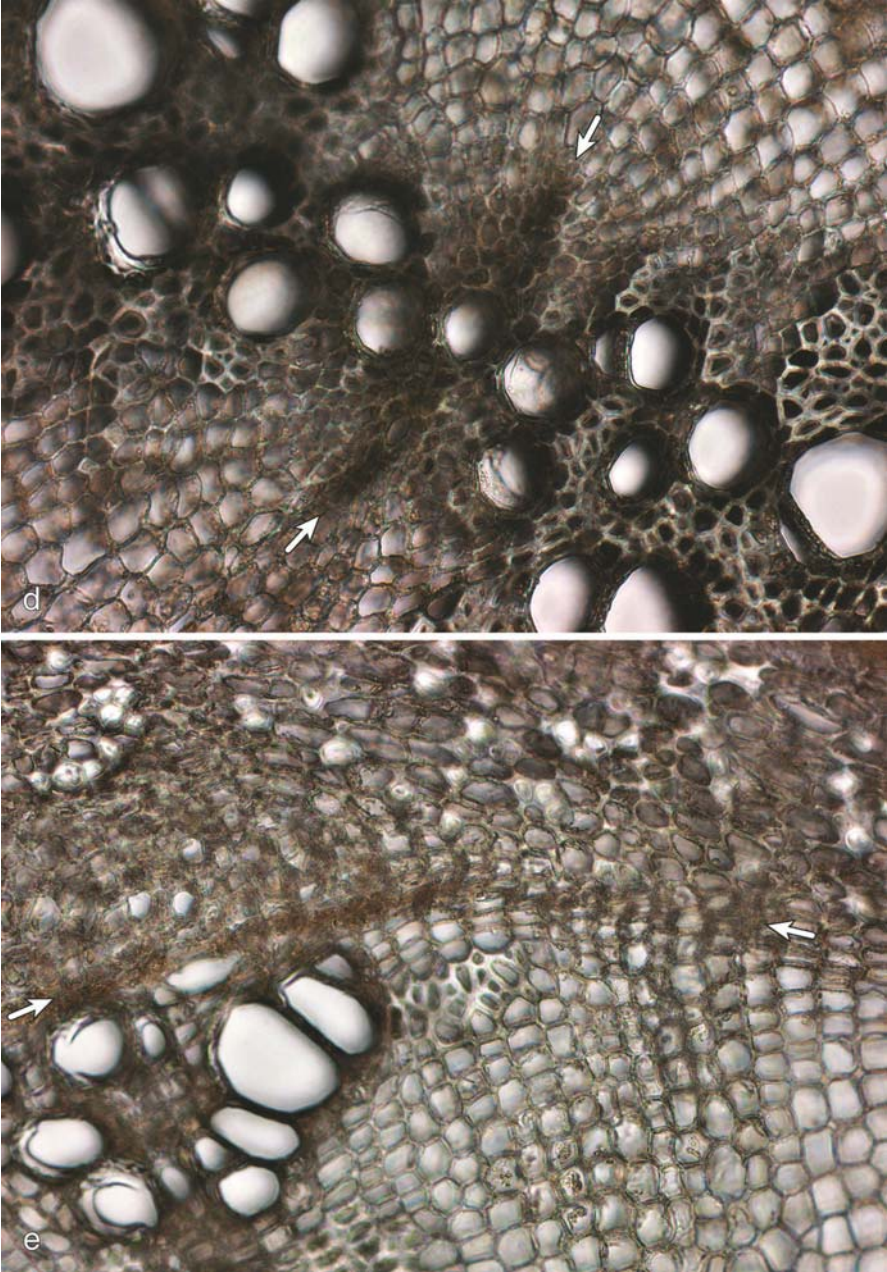


Abb. 4.11 a–e (Fortsetzung)

kreisförmigen Umriss an, da es vorwiegend an den Einbuchtungen sekundäres Xylem abgibt (**a, c, e**). Die *Pfeile* in (**e**) weisen auf den Verlauf des Wurzelcambiums hin. Breite Holz- und Baststrahlen werden über den Polen des primären Xylems gebildet; sie sind von sklerenchymatischen Bereichen durchzogen (**a, c**). In der Mitte der Wurzel sind noch die Reste des ursprünglichen diarchen Xylems zu erkennen (*Pfeile* in (**d**)). Das Periderm ersetzt die ursprünglichen Abschlussgewebe

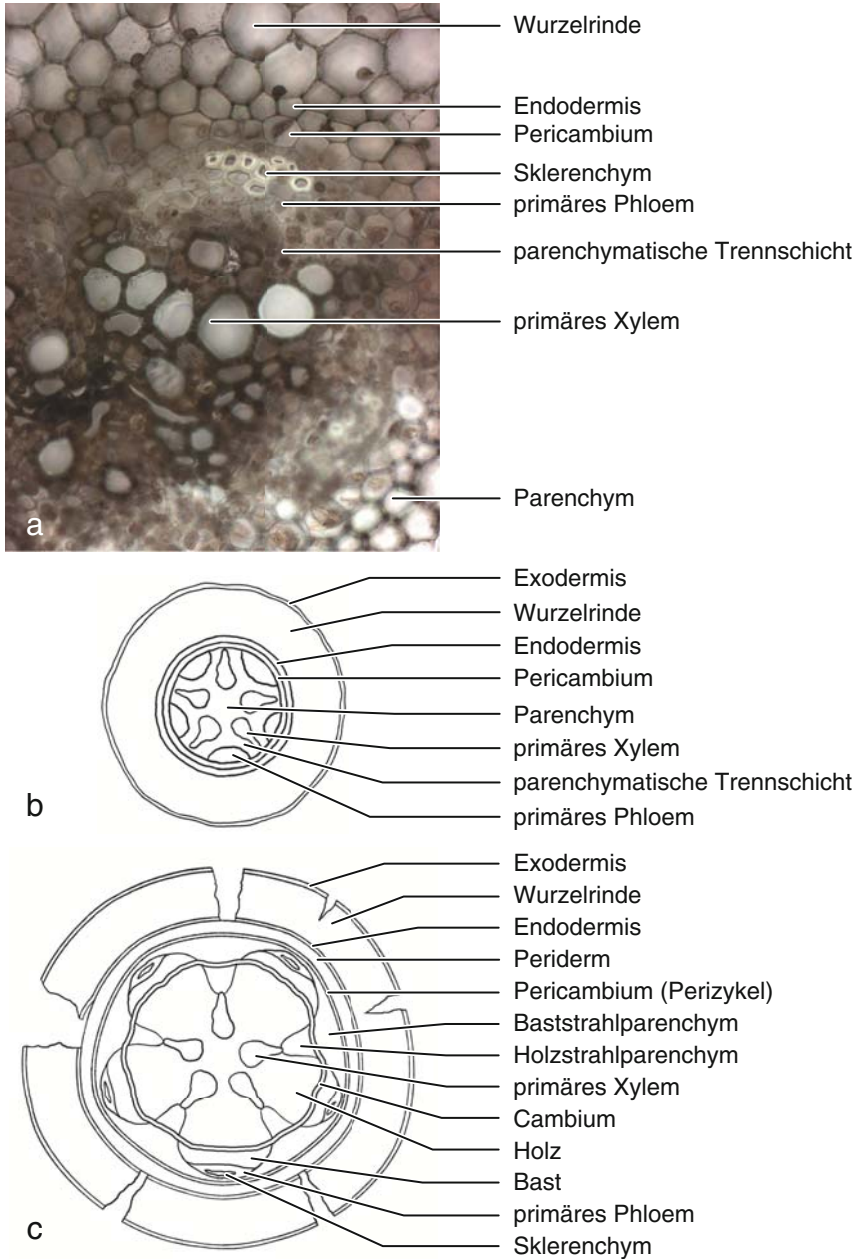


Abb. 4.12 a–g Querschnitt durch die Wurzel der Saubohne *Vicia faba*. In der jungen Wurzel ist die primäre Abfolge der Gewebe zu erkennen. Im Zentrum des pentarchen Leitbündels liegt Parenchym, das auch als recht breiter Streifen Phloem und Xylem voneinander trennt (**a**, **b**). Bei Einsetzen des sekundären Dickenwachstums erhält das Wurzelcambium durch lokal verstärkte Gewebeabgabe nach innen einen annähernd ringförmigen Umriss (**c**, **d**). Seine Lage zwischen Holzkörper und Bastmantel wurde zur leichteren Orientierung mit Pfeilen markiert (**e–g**). Vor den Polen

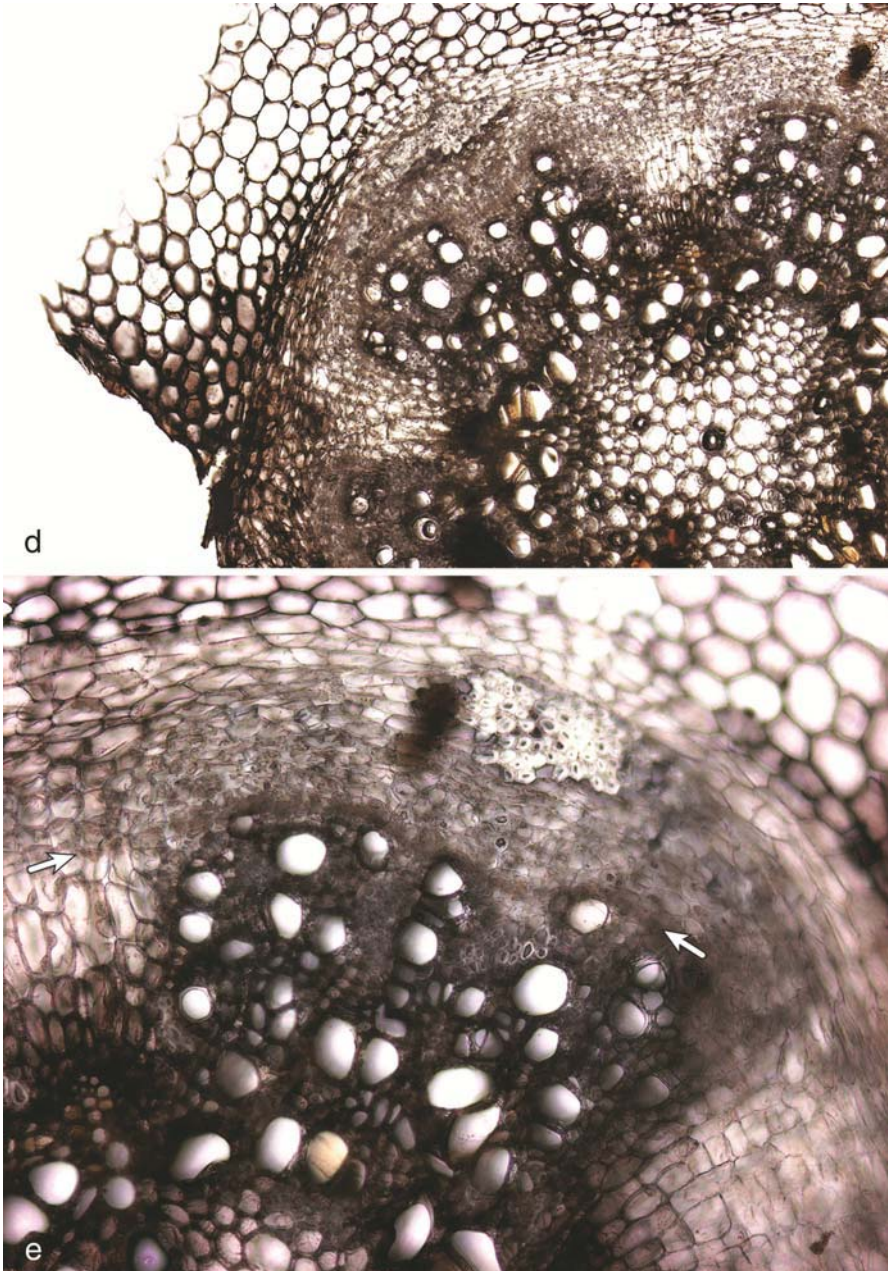


Abb. 4.12 a–g (Fortsetzung)

des primären Xylems werden die Holzstrahlen angelegt, deren Zellen deutlich lang gestreckt erscheinen (e–g). Nach außen finden die Holzstrahlen ihre Entsprechung in den Baststrahlen, deren parenchymatisches Gewebe nach außen an Umfang zunimmt. Durch die Bildung des sekundären Phloems wird das primäre Phloem mit den

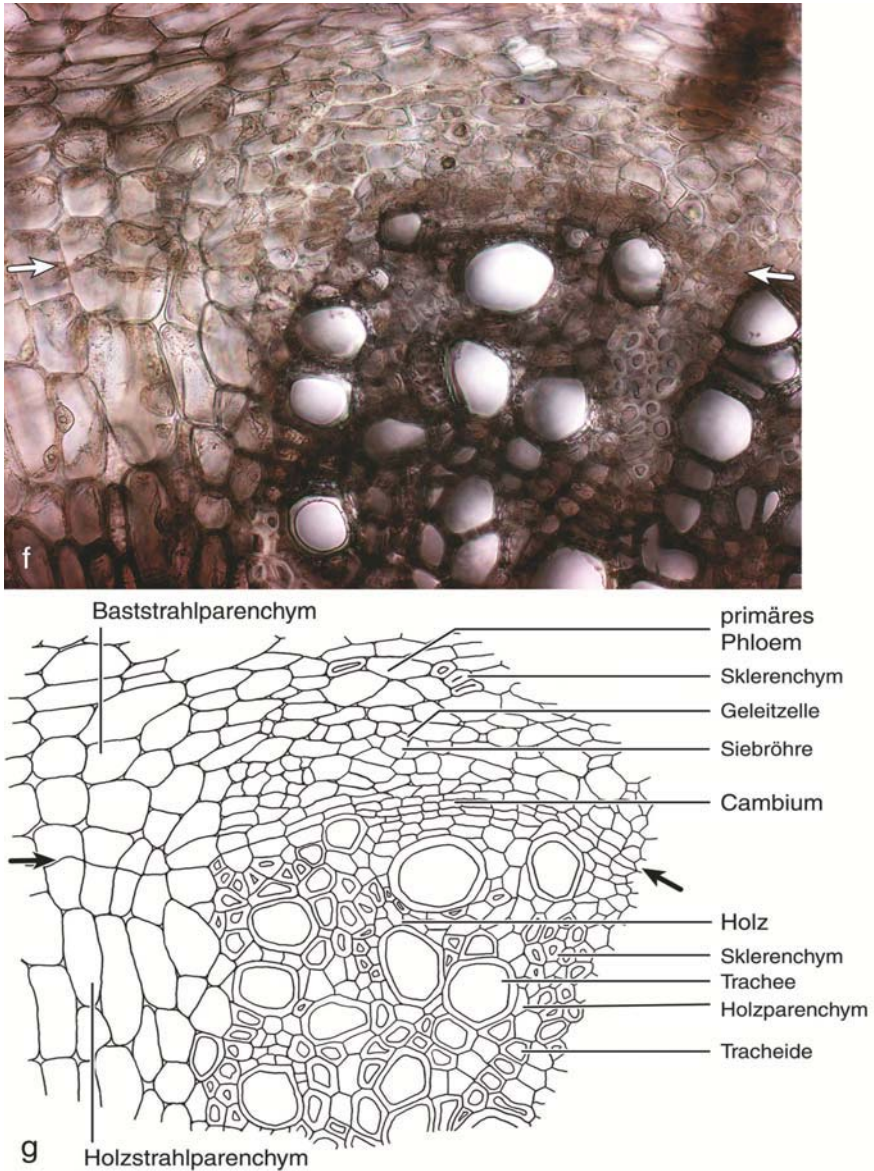


Abb. 4.12 a–g (Fortsetzung)

begleitenden Sklerenchymsträngen nach außen geschoben und zusammengedrückt (**c–g**). Bei genauer Betrachtung wird deutlich, dass die Zellen des Cambiums im Bereich der Holz- bzw. Baststrahlen rundlicher erscheinen als im Bereich zwischen sekundärem Xylem und sekundärem Phloem (**f, g**). In der sekundären Wurzel sind alle Zelltypen vertreten, die auch in der sekundären Sprossachse anzutreffen sind (**f, g**). Das Periderm ersetzt die ursprünglichen Abschlussgewebe

Gewebe nach innen die Einbuchtungen des Wurzelcambiums aus, so dass dies bei der älteren Wurzel ringförmig erscheint (Abb. 4.12 c–e). Das primäre Phloem wird mit den begleitenden Sklerenchymsträngen nach außen geschoben, und die Bildung des darunter liegenden sekundären Phloems beginnt. Die Holzstrahlen zeigen eher lang gestreckte Zellen und liegen vor den ehemaligen Xylempolen. Sie werden außerhalb des Cambiums in den Baststrahlen fortgesetzt, die sich im nun geschlossenen Ring des Bastes befinden (Abb. 4.12 c–g). Bei weiterem Zuwachs reißen Exodermis, Wurzelrinde und Endodermis ein und werden als Abschlussgewebe durch ein Periderm ersetzt. Dieses wird aus dem Korkcambium gebildet, das aus dem Perizykel hervorgeht.

In der älteren Wurzel entstehen durch die jahresrhythmische Tätigkeit des Wurzelcambiums ein Holzkörper mit Jahresringen und nach außen ein Bastmantel, der durch ein Wurzelperiderm geschützt wird.

4.5 Metamorphosen der Wurzel

Auch die Wurzel kann ähnlich wie Sprossachse oder Blatt durch starke Veränderungen ihres ursprünglichen Baues an besondere Anforderungen angepasst sein.

Wurzeln können als Speicherorgane mit massiv erweitertem Rindenparenchym zur Rübe verändert werden. Sind neben der Hauptwurzel auch Bereiche des Hypokotyls in die Bildung des Speicherorgans mit einbezogen, so ergibt sich der Übergang zur Hypokotylknolle – eine Metamorphose der Sprossachse (Abb. 4.13). Bei der Zuckerrübe (Abb. 4.13 a) ist fast ausschließlich die Hauptwurzel an der Bildung der Rübe beteiligt, bei der Futterrübe nimmt der Anteil des Hypokotyls sehr zu (Abb. 4.13 b) und die Rote Rübe schließlich ist eine reine Hypokotylknolle (Abb. 4.13 c). Diese Beta-Rüben kommen durch abnormes sekundäres Dickenwachstum zustande: Im Rindenparenchym entstehen wiederholt Cambiumringe, die sekundäres Phloem und Xylem produzieren, so dass mehrere Ringe aus Xylem, Cambium und Phloem hintereinander liegen. Andere Wurzelknollen, die auch aus sprossbürtigen Wurzeln entstehen können, dienen neben der Speicherung auch der vegetativen Vermehrung. Dies trifft beispielsweise für das Scharbockskraut (*Ranunculus ficaria*) und die Dahlie (*Dahlia spec.*) zu (Abb. 4.14 b).

Als Kletterhilfen dienen dem Efeu sprossbürtige Haftwurzeln (Abb. 4.14 a), bei der Vanille sind Wurzeln sogar zu Rankorganen umgewandelt worden. Die Luftwurzeln bei Epiphyten (Aufsitzerpflanzen) dienen der Wasseraufnahme, indem ein stark entwickeltes Absorptionsgewebe außerhalb der Exodermis wie ein Schwamm verfügbare Feuchtigkeit aufnimmt und allmählich durch die Exodermis weiterleitet. Dieses Gewebe wird als Velamen radicum bezeichnet

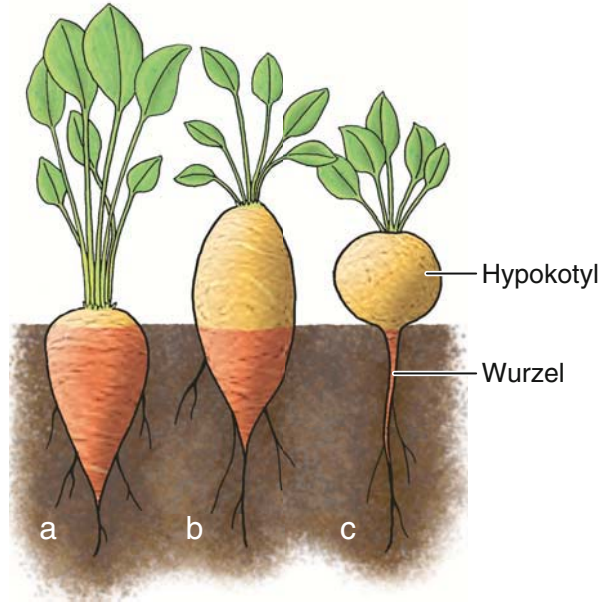


Abb. 4.13 a–c Beteiligung von Wurzel und Hypokotyl bei der Ausbildung von Rüben, dargestellt bei verschiedenen Varietäten der Art *Beta vulgaris*. Die Zuckerrübe zeigt eine Wurzelrübe unter geringer Beteiligung des Hypokotyls (a). Bei der Futterrübe sind Wurzel und Hypokotyl gleichermaßen beteiligt (b). Die Rote Rübe ist schließlich eine Hypokotylknolle und zählt demnach zu den Sprossmetamorphosen (c). (Nach Lüttge et al. 1988, verändert)

und kommt z. B. bei der Clivie vor. Bei manchen epiphytischen Orchideen sind die Wurzeln bandartig, flächig verbreitert und ergrünen, so dass sie photosynthetische Aktivität aufweisen.

An spezielle Ansprüche der Verankerung auf problematischen Substraten sind die Stelzwurzeln und die Brettwurzeln angepasst. Die Bäume der Mangrovwälder wurzeln im Treibschlick und werden durch sprossbürtige, bogenförmig wachsende Stelzwurzeln zusätzlich stabilisiert (Abb. 4.14 c). Der ständig durchnässte Boden bedingt wegen der geringen Sauerstoff-Löslichkeit im Wasser eine schlechte O_2 -Versorgung des Wurzelsystems. Negativ gravitrop (nach oben) wachsende Atemwurzeln ermöglichen, dass Wurzelanteile über die Bodenoberfläche bzw. den Wasserspiegel reichen und Kontakt zum Luftsauerstoff bekommen, der über das Interzellularensystem der Rinde weitergeleitet werden kann. Bei verschiedenen Bäumen der tropischen Regenwälder geben die Brettwurzeln, die durch extrem starkes Dickenwachstum der oberflächennahen Schicht einer horizontal wachsenden Wurzel entstehen, den benötigten Halt auf dem humusarmen Substrat (Abb. 4.14 d).

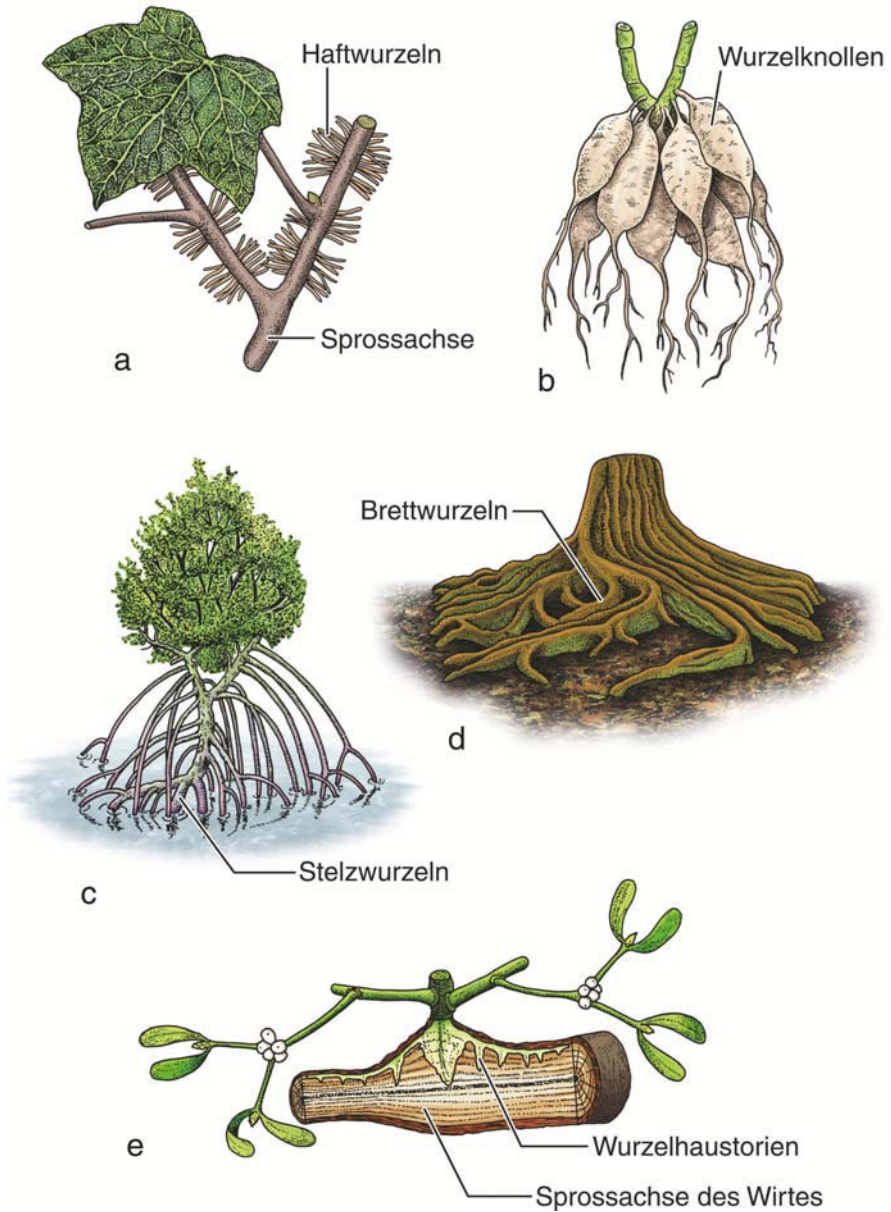


Abb. 4.14 a–e Darstellung ausgewählter Wurzelmetamorphosen bei verschiedenen Pflanzen: Haftwurzeln beim Efeu (**a**), sprossbürtige Wurzelknollen der Dahlie (**b**), Stelzwurzeln bei *Rhizophora spec.* aus Mangrove-Vegetation (**c**), Brettwurzeln bei vielen Bäumen des tropischen Regenwaldes (**d**) und Wurzelhaustorien der Mistel (**e**)

Tabelle 4.2 Wurzelmetamorphosen

Bezeichnung	Funktion	Merkmal	Beispiel
Wurzelranke	Kletterhilfe	Wurzeln zu Ranken umgewandelt	<i>Vanilla</i>
Haftwurzeln	Kletterhilfe	sprossbürtige Wurzeln zu kurzen Haftorganen umgebildet	Efeu
Luftwurzeln von Epiphyten	<ul style="list-style-type: none"> • Wasseraufnahme • Blattfunktion (Photosynthese) 	Wasserabsorptionsgewebe (Velamen radicum)	Clivie, <i>Dendrobium</i>
Wurzelknollen	Speicherung, vegetative Vermehrung	flächige Ausbildung, bandartig verbreitert	<i>Taeniophyllum</i>
Rüben	Speicherung	Vermehrung und Vergrößerung des Rindenparenchyms, tragen keine Seitenwurzeln mehr	Dahlie, Scharbockskraut
Zugwurzeln	Verlagerung der Erdsprosse in die Tiefe	<ul style="list-style-type: none"> • Hauptwurzel knollig verdickt • Hauptwurzel und Hypokotyl knollig verdickt 	Möhre, Zuckerrübe, Futterrübe, Rettich
Stelzwurzeln	Verlagerung der Erdsprosse in die Tiefe	Längstextur der Rindenzellwände ermöglicht Wurzelkontraktion bei Turgorerhöhung	Aronstab
Atemwurzeln	Befestigung im Treibschlick der Gezeitenzone	gebogene, pfahlförmige, sprossbürtige Wurzeln, z.T. oberirdisch wachsend	Bäume der Mangroven
Brettwurzeln	Verbesserung der O ₂ -Versorgung	negativ gravitrop wachsende Wurzel	Bäume der Mangroven und der tropischen Sumpfwälder
Brettwurzeln	Stützorgane	extremes sekundäres Dickenwachstum der Oberseite von Wurzeln, die unmittelbar unter der Erdoberfläche horizontal verlaufen	Bäume des tropischen Regenwaldes

Tabelle 4.2 (Fortsetzung)

Bezeichnung	Funktion	Merkmal	Beispiel
Wurzeldornen	Schutz des Stammes	kurze, völlig verholzte, spitze Seitenwurzeln an sprossbürtigen Luftwurzeln	einige Palmen
Wurzelhaustorien	Saugorgane von Parasiten	spezialisierte Wurzeln können Gewebe der Sprossachse oder der Wurzel der Wirtspflanzen anzapfen: <ul style="list-style-type: none"> • Hemiparasiten am Xylem der Wirte • Holoparasiten am Xylem der Wirte • Holoparasiten am Phloem der Wirte 	Augentrost, Mistel Schuppenwurz Sommerwurz

Bei einigen Palmen sind Seitenwurzeln an sprossbürtigen Luftwurzeln zu Wurzeldornen zum Schutz des Palmenstammes verwandelt worden. Wurzelhaustorien sind spezialisierte Saugorgane von parasitisch lebenden Pflanzen, die damit die Leitgewebe der Sprossachse oder der Wurzel ihrer Wirte anzapfen. Bei dem epiphytisch wachsenden Hemiparasiten Mistel (*Viscum album*) werden Senker in das Xylem des Wirtes ausgebildet (Abb. 4.14 e). Holoparasiten wie die Schuppenwurz (*Lathraea squamaria*) führen keine eigene Photosynthese mehr durch und müssen auch Nährstoffe vom Wirt erhalten. Die Schuppenwurz zieht diese aus dem Blutungssaft des Wurzelxylems ihres Wirtes. Die Sommerwurz (*Orobanche spec.*) parasitiert am Phloem ihrer Wirtspflanze.

Die Zusammenstellung verschiedener Wurzelmetamorphosen in der Tabelle 4.2 umfasst Funktionen, Merkmale und typische Beispiele.

Wurzeln können außerdem Symbiosen mit verschiedenen Organismen eingehen, deren Vorteil für die Pflanze meist in einer Verbesserung der Ioneninsbesondere der Stickstoff-Versorgung besteht. Bei den Wurzelknöllchen wandern Stickstoff fixierende Bakterien in Rindenparenchymzellen ein; diese werden polyploid und vergrößern sich. Die Symbionten überleben in besonderen Vakuolen als Bakterioide. Von großer Bedeutung ist die Ausbildung einer Mykorrhiza (Pilzwurzel). Die Pilzhyphen umwachsen die pflanzlichen Wurzeln und nehmen physiologisch engen Kontakt auf, so dass die Wurzelhaarbildung beteiligter Wurzeln unterbleibt. Viele einheimische Waldbäume und Orchideen bilden Mykorrhizen aus. Einige Vertreter der Orchideen (z. B. Vogelnestwurz, Korallenwurz) und der Fichtenspargel sind zu Holoparasiten des ehemaligen Pilzsymbionten geworden; sie entwickeln keine Chloroplasten mehr und nehmen auch die Nährstoffe über den beteiligten Pilz auf.

4.6 Aufgaben

1. Nennen Sie drei wichtige Aufgaben der Wurzel!
2. Was versteht man unter der Rhizodermis?
3. Zählen Sie die Gewebeschichten der typischen primären Wurzel von außen nach innen auf!
4. Welchen Leitbündeltyp findet man in der Wurzel dikotyler Pflanzen?
5. Aus welchem Gewebe erfolgt die Anlage der Seitenwurzeln bei Samenpflanzen?
6. Welche Aufgabe hat die Calyptra?
7. Welche Ausbildungsstadien der Endodermis lassen sich wie voneinander unterscheiden?
8. Welche Funktion hat die Endodermis?
9. Was ist ein Velamen radicum und bei welcher Pflanze kommt es vor?
10. Wie heißt das sekundäre Abschlussgewebe der Wurzel?
11. Woraus bildet sich das Phellogen der Wurzel?
12. Wie kann man unterirdisch wachsende Sprossachsen von einer Wurzel unterscheiden? Nennen Sie drei Merkmale!
13. Nennen Sie verschiedene Metamorphosen der Wurzel mit entsprechenden Beispielen!
14. Beschriften Sie die folgende Abbildung

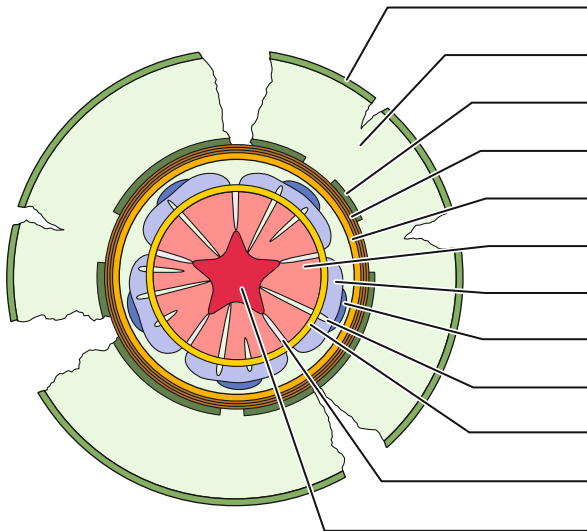


Abb. 4.15 Abbildung zu Aufgabe 14