

Die Wurzelknorren der Sumpfzypresse (*Taxodium distichum*)

Das geotrope Wachstum von Spross und Wurzel und die Standortwahl der Arten (erste Folge)

Von Lore KUTSCHERA, Dieter HAAS, Monika SOBOTIK und Erwin LICHTENEGGER

Zusammenfassung

Wurzeln der gleichen Pflanze können nach allen Richtungen wachsen. Im Boden können sie noch aus 1,3 m Tiefe bis nahe an die Oberfläche vordringen wie bei der Niederliegenden Radmelde (*Kochia prostrata*). Über die Wasseroberfläche können sie, wie das Beispiel der Wurzelknorren von *Taxodium distichum* zeigt, zeitweise bis zu 1,5 m in den Luftraum ragen.

Die Wurzelknorren der Sumpfzypresse entstehen während des sekundären Dickenwachstums in einem verhältnismäßig schmalen Bereich an der Oberseite der Wurzel durch Wachstum des Holzes. Das biologische Zentrum der Wurzel verbleibt am Grunde des Wurzelknorrens. Die Richtung des Wachstums ist vorwiegend senkrecht nach oben. Mehrmalige geringe Richtungsänderungen führen zu der knorrigen Form des Auswuchses. Hohe Luftfeuchte ergänzt durch wiederholte Überdeckung mit Wasser im Wechsel mit Trockenfallen ist die Voraussetzung für deren Entstehen. Gelangt der Auswuchs in zu trockene Luftschichten, sterben im Scheitel die Gewebe von Borke, Bast und einige Schichten des Holzes ab. Ist erneut genügend Feuchte vorhanden, überwallt das benachbarte, noch nicht abgestorbene Gewebe den Bereich des abgestorbenen Holzes. Es bildet sich darüber neues Holz. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen. Die abgestorbenen Bereiche des Holzes sind an Längsschnitten als braune Streifen oder in Form einer Sichel im Holzkörper zu sehen. Die Bildung der Wurzelknorren erfolgt zwangsläufig, um die vom Spross zeitweise im Überschuss gebildeten Assimilate aufzunehmen. Nach Bildung des Knorrens setzt die Wurzel oft verdickt und zusammen mit einer dickeren Seitenwurzel ihr seitwärts gerichtetes Wachstum fort. Die Standfestigkeit des Baumes dürfte dadurch erhöht werden.

Schlagerworte

Wurzelknorren, Morphologie, Anatomie, Umwelteinflüsse, Wärme, Wasser, Schwerkraft

Keywords

Root gnarls, morphology, anatomy, environmental influences, temperature, water, gravity



Abb. 1:
Fehlende Wurzelknorren,
der Wasserstand des Sees ist
über längere Zeit weitgehend
gleichbleibend. Iseosee,
westl. Gardasee, Oberitalien,
1984.

Foto: L. Kutschera und
E. Lichtenegger

Wurzelknorren können aufgrund ihres anatomischen Baues keine Luft und damit keinen Sauerstoff von außen aufnehmen. Das Entstehen und das Richtungswachstum der Wurzelknorren stehen im Zusammenhang mit dem Geotropismus, d. h. mit der durch die Schwerkraft gelenkten Wasserdampfbewegung innerhalb und außerhalb der Wurzel. Zusammen mit Wasser und Wasserdampf werden Wachstumssubstanzen wie Mineralstoffe, Zucker u. a. im Apoplast, in den Interzellularen und Zellwänden transportiert.

Wurzelknorren sind nicht den Wurzelknien gleichzusetzen. Wurzelknie entstehen im primären Zustand. Die Bildung des Wurzelkniees setzt sich zusammen aus je einer Phase des Aufwärtswachsens, der Krümmung und des Abwärtswachsens. An der Bildung der Wurzelknorren ist nur das Holz beteiligt. Sie wachsen ausschließlich aufwärts.

Alle Abbildungen (1–22) stammen von der Sumpfyzypresse (*Taxodium distichum*).

Summary

Roots of the same plant can grow in any direction. In the soil they can grow up from a depth of 1,3 m until or near the soil surface as observed in *Kochia prostrata* and they can grow up to 1,5 m above the water surface, illustrated by root gnarls of *Taxodium distichum*. The root gnarls of the common baldcypress are developed during secondary thickening growth of wood on the upperside of the root. The biological centre of the roots remains near the basis of the root gnarl. The direction of growth of the root gnarl is predominantly vertically upwards. Several small changes in direction of growth lead to the gnarled form of this outgrowth. High humidity and repeated submersion in water in alternation with dryness are prerequisites to its development. If the outgrowth reaches air layers which are too dry the tissue of bark, bast and some layers of wood will die. If humidity rises again neighbouring tissues which have remained alive overgrow the dead part of wood. Thereby new wood is built up over dead wood. This process can occur repeatedly several times. The dead regions of wood are seen as brown sickle-shaped zones in the wooden part of the root. The formation of root gnarls is necessitated by the surplus of the assimilates sometimes produced by the shoot. After formation of the gnarl the root continues its lateral growth, often enlarged and with a thicker side root. This increases the stability of the tree. Root gnarls are unable to take up oxygen from the atmosphere due to the anatomical structure of its tissue. Development and direction of growth of the root gnarl are linked with geotropism. The geotropism of the plant is connected with the movement of water vapour in- and outside the root caused by gravity. Together with water and water vapour growth substances are transported to apoplast, intercellular spaces and cell walls. Root gnarls differ greatly from root knees. Root knees are developed during the primary growth phase. The formation of root knees is divided into the stages of upward growth, curving and downward growth. Root gnarls are developed, as explained above, during secondary growth and grow only upwards.

EINLEITUNG

Sprosse und Wurzeln wachsen bei verschiedenen Arten und selbst bei der gleichen Art sowie bei der einzelnen Pflanze sowohl im Boden als auch im Luftraum in verschiedene Richtungen. Trotz der großen Bedeutung dieses besonderen Wachstums für die Erschließung des Luft- und Bodenraumes und für die Verankerung der Pflanzen beachten Pflanzen- und Umweltforscher diese Tatsache meist wenig. Größere Auf-

merksamkeit wurde Sonderformen des Wurzelwachstums geschenkt, bei denen die Wurzeln zumindest teil- und zeitweise über die Boden- oder die Wasseroberfläche emporragen, d. h. sich im Luftraum befinden. Dazu zählen die Wurzelknorren der Sumpfyzypresse (*Taxodium distichum*) – die Bezeichnung Wurzelknie ist für *T. distichum* unzutreffend (vgl. TROLL 1943/67:2067–2076 und 2389–2465).

Von den funktionellen Deutungen der Wurzelknorren erfreute sich, wie TROLL hervorhebt, eine Auffassung, die in ihnen Atmungsorgane erblickt, allgemeiner Beliebtheit. Für *Taxodium distichum* wurde dies erstmals von DICKINSON & BROWN im Jahre 1847 geäußert (zit. nach TROLL). EICHLER (in ENGLER & PRANTL 1889) scheint diese Auffassung nicht zu teilen. Er schreibt über die Wurzelknorren von *Taxodium distichum*: „... ob sie normale oder pathologische Bildungen sind, ist nicht bekannt.“ Im 20. Jhd. häufen sich dagegen wieder die Hinweise, dass diese über der Wasseroberfläche oder über den Boden aufragenden Teile der Wurzeln der Aufnahme von Sauerstoff von außen dienen oder dienen könnten. So beschreiben MELCHIOR & WERDERMANN (1954) die Wurzelknorren der Sumpfyzypresse als Atemwurzeln. ZOLLER (in HEGI 1981) schreibt über die Wurzelknorren, dass sie ohne Cambium seien und sich als Atmungsorgane entwickeln können. KADEREIT (in STRASBURGER 2002) führt an: „Sie (die Sumpfyzypresse) hat aus dem Wasser oder Schlamm herausragende Wurzelabschnitte, mit denen Luft aufgenommen werden kann.“ Vorher erwähnen jedoch bereits RAVEN et al. (2000), dass die den „Kniewurzeln“ – richtiger den Wurzelknorren – der Sumpfyzypresse zugeschriebene Funktion von Atemwurzeln heute in Frage gestellt wird. So können auch bei völliger Wasserbedeckung des Bodens Wurzelknorren fehlen, wenn der Wasserspiegel geringen Schwankungen unterliegt (Abb. 1).

Die Klärung der Frage, ob diese Wurzeln der Sauerstoffaufnahme von außen dienen oder nicht, ist vor allem anhand von anatomischen Untersuchungen möglich. Dazu bedarf es der Berücksichtigung aller übrigen Wachstumsfaktoren, so vor allem des Angebotes an Wärme und Wasser nach Ausmaß und Schwankungen, wie sie der jeweilige Standort bietet. Sonst besteht die Gefahr, dass trotz eingehender anatomischer Untersuchungen die Schlussfolgerungen nicht oder nur in sehr beschränktem Maß zutreffen.

In allen Fällen ist zu beachten, dass nicht nur im Luftraum, sondern auch im Boden Wurzeln aufwärts wachsen, selbst wenn die Böden gut durchlüftet sind. So können Wurzeln noch aus 50–130 cm Tiefe aufwärts verlaufen und bis nahe an die Oberfläche gelangen wie beispielsweise bei der Niederliegenden Radmelde (*Kochia prostrata*) oder bei Obstbäumen (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992 und 2002). Ein Weiterwachsen im Luftraum unterbleibt jedoch, wenn nicht

Abb. 2:
Außerhalb des künstlichen
Wasserbeckens liegt links vom
Stamm ein trockenerer Bereich
– die Wurzelknorren fehlen.
Botanischer Garten, Basel, 1984.
Foto: E. Lichtenegger



außergewöhnlich hohe Feuchtigkeit in Bodenähe herrscht. Die Wurzeln sterben infolge Trockenheit ab oder sie wenden sich knapp unter der Bodenoberfläche entsprechend den Vorgängen des geotropen Wachstums abwärts (KUTSCHERA 1971 und 1972, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982, 1992, 1997 und 2002). Neben dem unterschiedlichen Angebot an Sauerstoff im Boden-, Wasser- und Luftraum ist daher mit gleicher Aufmerksamkeit das verschiedene Angebot an Wärme und Wasser bei der Beurteilung der Wachstumsbedingungen, die zur Bildung von in die Luft ragenden Wurzeln führen, zu beachten.

Methoden anatomischer Untersuchungen

Die Untersuchungen erfolgten anhand von Handschnitten an fixierten oder herbarisierten, kurz aufgekochten Wurzelstücken. Fixiert wurde mit Alkohol, Formol, Eisessig (AFE). Die Schnitte waren entweder ungefärbt oder zum Nachweis von Holz bzw. Stärke mit Phloroglucinol/Salzsäure (Ph/HCl) bzw. Jodjodkalium (JJK) gefärbt. Der Nachweis von Gerbstoffen erfolgte durch Aufkochen in Chloralhyd-

Abb. 3:
Ausschnitt aus Abb. 2.
Etwa 2–3 m vom Stamm entfernt
sind zahlreiche Wurzelknorren
nahe dem 0–150 cm tiefen
Wasserbecken vorhanden.
Die großblättrige Staude
zwischen den Knorren ist
Darmera peltata.
Foto: E. Lichtenegger





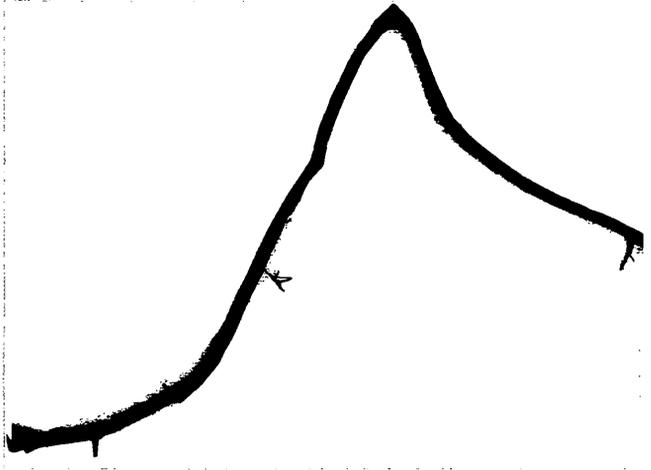
Abb. 4: Im Bildhintergrund liegt ein unvernässter Hang, die Wurzelknorren fehlen. Vorne, am stark vernässten und zeitweise durch den angrenzenden Bach überfluteten Hangfuß sind Wurzelknorren in größerer Zahl vorhanden. Alte Parkanlage, Viktring, südwestlich von Klagenfurt, 2003. Foto: D. Haas

rat. Aufgenommen wurden die Schnitte mit dem Zeiss-Fotomikroskop mit Differential-Interferenzkontrast-Einrichtung nach Nomarski. Die Maßstablänge auf allen anatomischen Bildern entspricht $50 \mu\text{m}$, wenn nicht anders bezeichnet. Für weitere Untersuchungen dienten in Technovit eingebettete Wurzelstücke, die mit dem Rotationsmikroskop von Leica geschnitten wurden. Aufnahmen davon sollen in einer späteren Arbeit veröffentlicht werden.

Ergebnisse

Die vorliegenden Untersuchungen an der Sumpfzypresse wurden an zwei Bäumen durchgeführt. Ein Baum wächst im Botanischen Garten der Universität Basel (Abb. 2 und 3), der andere in einem ehemaligen Park im Süden von Klagenfurt (Abb. 4). Beiden Standorten gemeinsam ist, dass die Wurzeln auf der einen Seite des Baumes unter trockeneren Bedingungen wachsen als auf der anderen. In Basel wurde dies dadurch erreicht, dass auf der einen Seite ein 1–1,5 m tiefes Wasserbe-

Abb. 5:
 Jüngere Wurzel, vom links
 stehenden Stamm kommend,
 steil aufwärts und danach
 steil abwärts wachsend. Im
 Scheitel der Krümmung
 Entstehen eines
 Wurzelknorrens (s. Abb. 11–13).
 Das Wärme- und Wasserangebot
 ist stärker schwankend. Ort und
 Zeit wie Abb. 4



cken angelegt worden war mit einer Wasseroberfläche bis in oder über Flurhöhe. In Klagenfurt wächst der Baum an einem Hangfuß angrenzend an stark vernässtes Gelände. Die Fläche wird außerdem zeitweise durch einen nahe vorbeifließenden Bach überflutet. Bei beiden Bäumen entstehen Wurzelknorren ausschließlich an der nassen Seite.

Auf dem nassen Standort im Süden von Klagenfurt sind die Schwankungen im Wärme- und Wasserangebot ziemlich groß. Daher wachsen die Wurzeln vor der Bildung des Wurzelknorrens fallweise steil aufwärts und wenden sich danach in einem engen Bogen in entsprechender Stellung abwärts (Abb. 5). Während des weiteren Wachstums vergrößert sich der vorher angelegte Wurzelknorren bei gleichbleibender Stellung der Wurzel (Abb. 6). Auf dem künstlich veränderten Standort in Basel verläuft ein Teil der Wurzeln im Wasser nahe der Wasseroberfläche oder im dauernd wassergesättigten schlammigen Boden nahe der Oberfläche. Wurzelknorren entstehen hier an Stellen, an denen die Wurzel nahezu horizontal verläuft oder sich vorher nur schwach aufwärts krümmte (Abb. 7). Das Wärme- und Wasserangebot schwankt hier wenig. Geringe oder fehlende Schwankungen des Wärme- und Wasserangebotes führen bekanntlich zu horizontalem Wuchs der Wurzel (KUTSCHERA 1971 / weitere Literatur siehe oben).

Wie die Abb. 6 und 9–13 zeigen, entstehen die Wurzelknorren durch Wachstum des Holzes in einem relativ schmalen Abschnitt an der Oberseite der Wurzel. In dieser Weise ähnelt deren Wachstum dem von Brettwurzeln wie bei der Flatter-Ulme (*Ulmus laevis*), s. KUTSCHERA & LICHTENEGGER (2002) und bei vielen tropischen Bäumen (HABERLANDT 1918). Bei den Brettwurzeln erstreckt sich die Verdickung des Holzes vom Stamm beginnend entlang der Wurzel jedoch zusammenhängend mitunter über mehrere Meter.

Die Verbreiterung an der Oberseite der Wurzel beginnt nahe dem biologischen Zentrum. Sie setzt sich allmählich in Richtung der äußeren Schichten des Holzes fort. Die Schichten der unteren Hälfte verbleiben unverändert (Abb. 13). Die der oberen Hälfte wölben sich gleichzeitig mit deren Verbreiterung auf. Die Breite der oberen Hälfte der Wurzel wird dadurch bis um das acht- und mehrfache größer als die der unteren (Abb. 11 und 12). Die Verbreiterung der oberen Hälfte erfolgt nicht immer geradlinig senkrecht nach oben. Abweichungen nach der einen Seite, gefolgt von Abweichungen nach der anderen Seite, zeigen sich äußerlich in der knorrigen Gestalt des Auswuchses. Diese Richtungsänderungen werden offenbar dadurch verursacht, dass der Knorren jeweils von der einen oder der anderen Seite stärker erwärmt wird. Die Empfindlichkeit der Wurzeln gegenüber einer einseitig stärkeren Erwärmung ist besonders deutlich bei krautigen Pflanzen zu sehen, wenn die Wurzeln noch im primären Zustand sind, wie beispielsweise an den über der Bodenoberfläche auftretenden Knotenwurzeln von Mais (KUTSCHERA 1983). Sobald der oberste Teil des Auswuchses in Luftschichten reicht, deren Feuchtigkeit zu gering ist, um eine Austrocknung der Wurzel zu verhindern, beginnen in einem schmalen Bereich die Borke (dem Pericambial-Abschlussgewebe), der Bast sowie die äußersten Schichten des Holzes abzusterben. In weiterer Folge fallen Borke und Bast ab und das Holz tritt als glänzender Gupf zutage (Abb. 8). Wenn dem Standort entsprechend die Feuchtigkeit wieder zunimmt und das knorrige Gebilde noch nicht seine durch die Umwelt bedingte größte Erhöhung erreicht hat, kommt es zu einem Überwallen des abgestorbenen Holzes durch benachbartes Gewebe. Dies geschieht dadurch, dass sich die lebend verbliebenen Teile von Holz und Bast über den abgestorbenen Bereich des Holzes seitwärts verbreitern (Abb. 9 und 10). Sobald die beiden Seiten zusammentreffen, verwachsen diese nahtlos zu einem lebenden Gebilde. Es kommt aber zu keiner Verbindung mit dem darunterliegenden Holzteil. Dessen abgestorbene Schichten verhindern eine solche. Zwischen den darüber gewölbten Teilen und dem abgestorbenen Holz fehlt zunächst das Cambium. Das Aufwölben

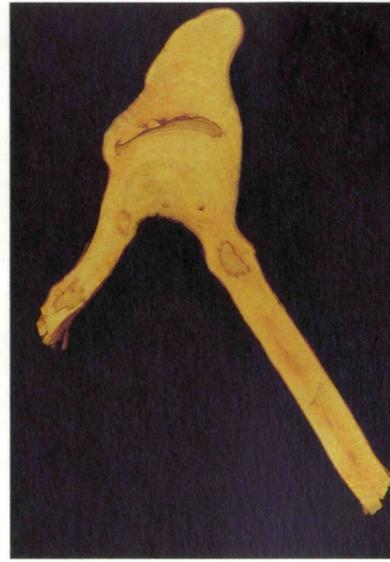


Abb. 6:
Gleiche Stellung der Wurzel wie in Abb. 5. Am Krümmungsscheitel ein bereits ausgebildeter und weiter wachsender Wurzelknorren, der braune Streifen ist ein Zeichen von abgestorbenem Holz; überwallt von neugebildetem Holz und vom Bast. Ort und Zeit wie Abb. 4. Foto: E. Lichtenegger

Abb. 7:
Wurzel 9,5 m vom Stamm entfernt – im Wasser nahe dem Wasserspiegel horizontal verlaufend. Vor Anlage des Wurzelknorrens nur schwach aufwärtsgerichtet. Vom Baum kommend dünner, nach Anlage des Knorrens dicker. Botanischer Garten, Basel, 2003. Foto: D. Haas

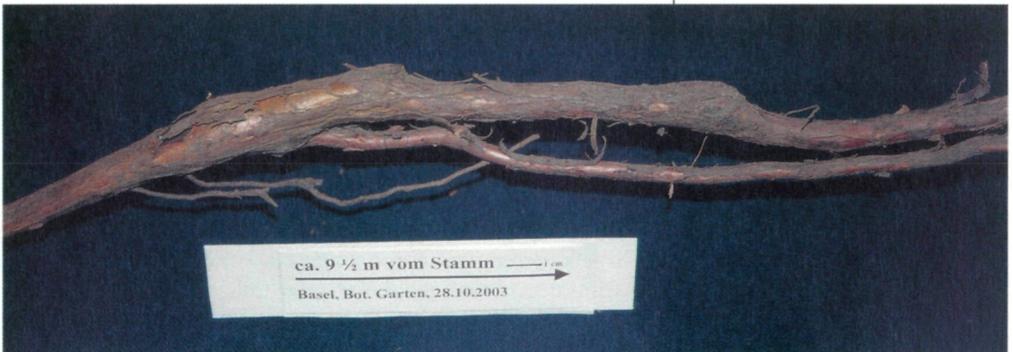




Abb. 8:
Wurzelknorren an einer ähnlich wie in Abb. 7 verlaufenden Wurzel. Im Hintergrund das künstliche Wasserbecken. Ort und Zeit wie Abb. 7. Foto: M. Sobotik

des Holzes und das Absterben von Borke, Bast und der obersten Holzschichten sowie die Überwallung durch die Neubildung von Bast und Holz können sich mehrfach wiederholen. An Längsschnitten durch die Wurzelknorren sind an mehreren Stellen die abgestorbenen Holzschichten als gebräunte Streifen oder als sichelförmiger Teil des Holzes innerhalb des Holzkörpers zu sehen.

Schon geringfügige Schwankungen des Wasser- und Wärmeangebotes verbunden mit einem Aufwärtsstellen der Wurzel können bei der Sumpfzypresse offenbar zu Stauungen der vom Spross zugeführten Assimilate führen. An der Oberseite der Wurzel findet ein erhöhter Zustrom von Assimilaten statt. Verursacht wird dieser nach Messungen der Verdunstungskälte durch eine erhöhte Wasserabgabe an der Oberseite der Wurzel.

Das Absterben von Bast und Borke sowie einiger der obersten Schichten des Holzes hängt mit der stärkeren Abtrocknung an dem am höchsten aufragenden Teil des Wurzelknorrens zusammen. An der Unterseite der Wurzeln verursachen die geringere Wärme und das weitgehende Fehlen von Wärmeschwankungen einen wesentlichen geringeren bis fehlenden Gasaustausch mit der Umgebung. Dadurch können sich keine abwärts gerichteten Wurzelknorren bilden. Demnach ist das Entstehen der aufwärts ragenden Wurzelknorren auf einen einseitig erhöhten Wasser- und Assimilatezustrom aus dem Sprossteil zurückzuführen. Der Aufnahme von Sauerstoff aus dem Luftraum können diese Gebilde als reine Auswüchse des Holzes nicht dienen.

Der Gasaustausch im Holz ist infolge der fehlenden oder nur schwach ausgebildeten Interzellularen sehr gering und auch der Bast enthält im Vergleich zu den übrigen Teilen der im Boden und Wasser verlaufenden Wurzeln keine größeren Interzellularen. Die Borke kann zur Erklärung einer so wichtigen Funktion wie der Sauerstoffversorgung schwer herangezogen werden. Als oft frühzeitig abfallendes und danach durch wiederholt neugebildete Schichten des Bastes ersetzt Gewebe ist sie dazu wohl nicht geeignet. Abb. 14 zeigt den Querschnitt in diesem Zustand. Die bei den Wurzeln der Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa*) auftretenden Lentizellen (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 2002:83–84 und 387) sollen nicht der O₂-Aufnahme sondern der CO₂-Abgabe dienen. Die O₂-Aufnahme erfolgt mit dem Wasser. Außerdem fehlen an den Wurzelknorren von *Taxodium distichum* derartige Lentizellen.

Vielmehr zeigt sich in der Bildung der Wurzelknorren deutlich die erste Aufgabe der Wurzel, und zwar die Aufnahme der zeitweise vom Spross im Überschuss gebildeten Assimilate. Sie ermöglicht der Wurzel, ihren weiteren Auf-



Abb. 9: Wurzelknorren wie in Abb. 8, im Längsschnitt mit mehreren abgestorbenen Bereichen im Holz, im Scheitel des Wurzelknorrens Borke, Bast und mehrere Schichten des Holzes abgestorben. Holz zutage tretend. Ständig fortschreitende Überwallung durch die umgrenzenden, lebend verbliebenen Teile von Holz und Bast. Nahe dem Grund des Knorrens seitliche Verbreiterung, vermutlich durch Wärmeeinstrahlung verursacht. Foto: E. Lichtenegger

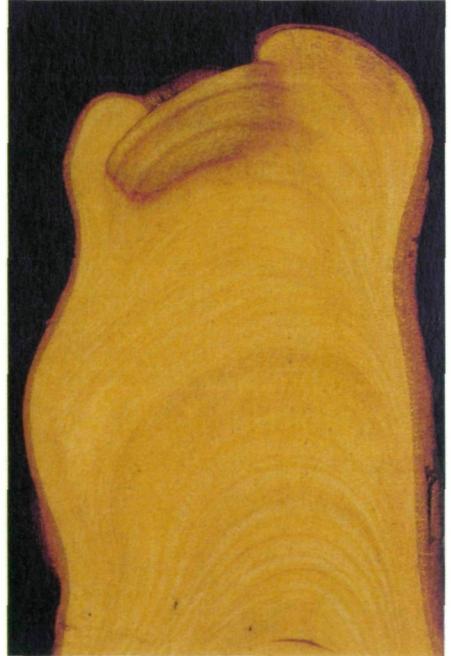
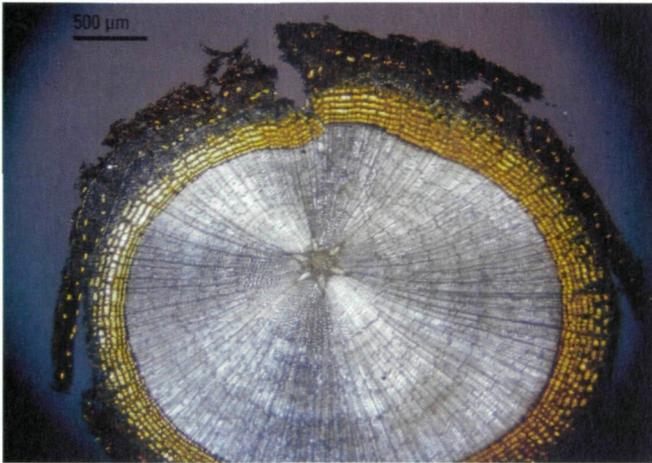


Abb. 10: Ausschnitt aus Abb. 9. Foto: E. Lichtenegger



Abb. 11–13:
Längsschnitt durch die Wurzelkrümmung, ungefärbt (Abb. 11: Mitte, 12: oben, 13: unten). Verbreiterung der Jahresringe im Holz in Richtung des Scheitels der Krümmung, beginnend vom biologischen Zentrum der Wurzel. Untere Hälfte der Wurzel zur oberen wie etwa 1:8. Bast etwa $1/15$ – $1/12$ der Breite der Wurzel, Pericambial-Abschlussgewebe, die erste Borke ist bereits verloren gegangen, die abgestorbenen Schichten des Bastes bilden den Abschluss nach außen. Maßstab gilt für alle drei Bilder. Ort und Zeit wie Abb. 4.
Foto: D. Haas

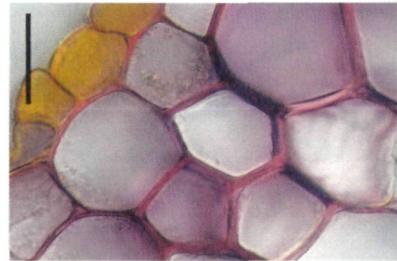
**Abb. 14:**

Wurzel, Querschnitt. Im sekundären Zustand, schwach aufwärts gekrümmt, nahezu horizontal verlaufend, ungefärbt. Rinde und Pericambial-Abschlussgewebe verloren gegangen. Die abgestorbenen Schichten des Bastes bilden den Abschluss nach außen, dunkel gefärbt mit hellen, punktförmigen Fasern. Nach innen anschließend lebende Schichten des Bastes, Holz breit schwach asymmetrisch, an Oberseite schmäler als an Unterseite, Wurzel sechsstrahlig. Botanischer Garten, Basel, 2003. Foto: D. Haas.

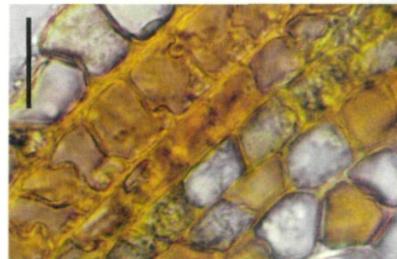
gaben wie der Ausscheidung der Stoffe über die Wurzelhaube, der Wasseraufnahme sowie der Verankerung der Pflanze nachzukommen. Je mehr die Pflanze über den Bedarf des Sprosses hinaus Assimilate bildet, umso notwendiger ist es, diese durch die Bildung weiterer Wurzeln bzw. weiterer Wurzelmasse zu verwerten. Auf Standorten, auf denen Wurzeln wegen zu geringer Temperaturschwankungen, d. h. zu geringer Gasbewegung, nicht in den Boden eindringen können, ist die Pflanze deshalb gezwungen, oberirdische Wurzeln oder Wurzelteile zu bilden. Der Ausgangspunkt dürfte jeweils ein Stau der Assimilate sein, z. T. verursacht durch eine erhöhte Wasserdampfabgabe an der Oberseite der Wurzel.

An erster Stelle liegt demnach der Wert der Wurzelknorren für die Pflanze darin, dass durch deren Bildung größere Mengen an Assimilaten verbraucht werden. An zweiter Stelle steht, dass die Wurzelknorren es der Pflanze erleichtern, sich auf ihren Standorten besser zu behaupten als Bäume ohne derartige Wurzelauswüchse. Die Hauptverbreitung der Sumpfyzypresse liegt in den sturmgefährdeten Gebieten des Golfes von Mexiko. Sie gilt hier als der gegenüber Tornados resistenste Baum. In den schlammigen Böden verstärken die hier bis über 1,5 m aufragenden Wurzelknorren an den weit ausgebreiteten Wurzeln offensichtlich die Standfestigkeit der Bäume. Dies umso mehr als anschließend an den Bildungsbereich der Knorren die Wurzel als verdickter Strang ihr seitwärts gerichtetes Wachstum fortsetzt, oft begleitet von einer ebenfalls verdickten neugebildeten Seitenwurzel. Die Annahme von EICHLER, die Wurzelknorren seien für die Art ohne Bedeutung, trifft daher nicht zu.

Aus dem Bau der Wurzelknorren geht auch hervor, dass diese grundverschieden von Wurzelknien sind. Wurzelknien sind Gebilde des primären Zustandes der Wurzel. An ihrem Wachstum sind alle Gewebe der Wurzeln beteiligt. Wurzelknien entstehen durch Aufwärtsstellen der Wurzel und an-

**Abb. 15:**

Wurzel, Querschnitt. Im primären Zustand, gefärbt mit Ph/HCl, Außenhaut ähnlich der Rhizodermis der Angiospermen, Zellinhalt bräunlich gefärbt, vermutlich durch Gerbstoffe. Botanischer Garten, Basel, 2003. Foto: D. Haas

**Abb. 16:**

Schnittreihe ähnlich wie in Abb. 15, ungefärbt. Wurzel älter, äußere Schichten des Rindenparenchyms, Zellwände und Zellinhalt bräunlich gefärbt, vermutlich durch Gerbstoffe. Foto: D. Haas

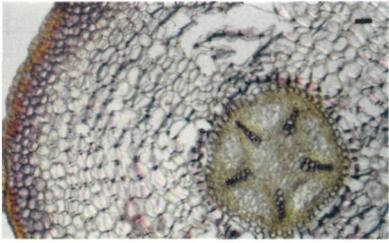


Abb. 17:
Übersicht zu Abb. 15. Rindenparenchym bestehend aus Phi-Zellen, Wurzel fünfstrahlig. Foto: D. Haas

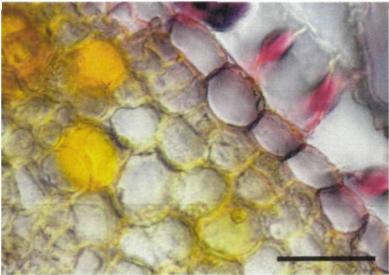


Abb. 18:
Ausschnitt aus Abb. 17. Endodermis mit breitem Caspary-Streifen, Rindenparenchym bestehend aus Phi-Zellen. Foto: D. Haas

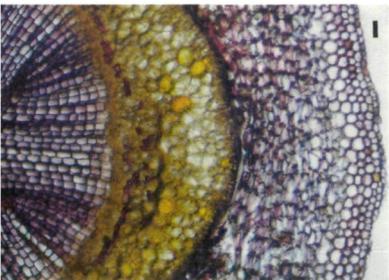


Abb. 19:
Wurzel, Querschnitt. Im Übergang vom primären in den sekundären Zustand, gefärbt mit Ph/HCl. Außenhaut der Wurzel und primäre Rinde noch vorhanden. Zellen des Bastes mit reichlich Schleim. Entstehen von Faserzellen nahe dem Holz. Ort und Zeit wie Abb. 15. Foto: D. Haas

schließendem Abwärtswachsen. Wurzelknorren sind dagegen Gebilde des sekundären Zustandes. Sie gehen nur aus dem Holz der Wurzel hervor. Dem Aufwärtswachsen folgt kein Abwärtswachsen.

Besonders aus dem inneren Bau der Wurzel geht die gute Anpassung der Sumpfzypresse an ihre nassen bis wechsel-nassen Standorte hervor. Dies zeigt sich schon im primären Zustand. Die Zellen der äußersten Schicht der Wurzel, die ähnlich der Rhizodermis der Angiospermen gestaltet ist, enthalten vor allem in der Jugend, nach der Färbung zu schließen, reichlich Gerbstoffe (Abb. 15 und 17). Dies trägt dazu bei, dass diese vor Fäulnis schützende Schicht lange erhalten bleibt. Im älteren Zustand sind die Zellwände und der Zellinhalt der äußeren Schichten des Rindenparenchyms intensiv gelbrot gefärbt (Abb. 16). Dies spricht ebenfalls für einen höheren Gehalt an Gerbstoffen. Nach innen anschließend besteht das gesamte Rindenparenchym aus Phi-Zellen, d. h. aus Zellen mit band- bzw. schnurförmig verdickten Wänden. Dieses Merkmal teilt die Art mit den übrigen Vertretern der Taxodiaceae und der Cupressaceae. Es erhöht die Widerstandsfähigkeit des Gewebes gegen wechselndes Wasser-, Wärme- und Nährstoffangebot. Dies trägt dazu bei, dass auch die primäre Rinde lange erhalten bleibt (Abb. 17 und 19). Die Zellen der Endodermis sind dadurch ausgezeichnet, dass sich der Caspary-Streifen nahezu über die ganze Seitenwand erstreckt (Abb. 18). Ein erhöhter Schutz vor Stoffverlusten aus dem Zentralzylinder könnte sich daraus ergeben. Die Zellen des Bastes enthalten besonders in der Jugend viel Schleim (Abb. 19). Der Trockenschutz der Wurzeln wird dadurch erhöht. In den Zellen der Strahlen setzt sich im Holz der hohe Anteil an Schleim fort.

Im Alter besteht der Bast aus nahezu geschlossenen Schichten aus verholzten Fasern im Wechsel mit ein bis zwei Schichten unverholzter Zellen des Grundgewebes (Abb. 20). Auch die aus dem Pericambium gebildete Borke ist oft nicht mehr vorhanden. Sie wird ersetzt durch abgestorbene Schichten des Bastes (Abb. 14 und 21). Im Holz begleiten die stärkereichen Zellen des Grundgewebes die Xylemleitelemente. Zusammen mit dem Zucker bzw. der Stärke in den Strahlen des Xylems und in den Zellwänden des Grundgewebes sind ein Zeichen für die regen Stoffwechselfvorgänge bis in das Zentrum des Holzes, d. h. bis in die ältesten Teile der Wurzel (Abb. 22).

Danksagung

Die Arbeiten wurden in dankenswerter Weise durch den Naturwissenschaftlichen Verein von Kärnten unter Präsident Univ.-Prof. Dr. Hans Sampl und der Stadt Klagenfurt unter Bürgermeister Dkfm. Harald Scheucher gefördert. Angaben zu den Standorten erhielten wir von Univ.-Prof. Dr. Helmut

Hartl, Mag. Dr. Helmut Zwander und Mark Schöffmann. Univ.-Prof. Dr. Heinrich Zoller und Univ.-Prof. Dr. Christian Körner ermöglichten uns die Untersuchungen im Botanischen Garten der Universität Basel. Für die tatkräftige Unterstützung sei Herrn Dr. Urs Weber und Herrn Bruno Erny mit Mitarbeitern gedankt. Herr Helmut Röggl, der Eigentümer des Grundstückes in Klagenfurt erlaubte uns die dortigen Untersuchungen.

Literatur

- EICHLER, A. W. (1889): Coniferae (Zapfenbäume oder Nadelhölzer). In: ENGLER, A. & K. PRANTL (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien II/1: 28–116. – Engelmann, Leipzig.
- GEISSLER, N., R. SCHNETTER & M.-L. SCHNETTER (2002): The Pneumatodes of *Laguncularia racemosa*: Little Known Rootlets of Surprising Structure, and Notes on a New Fluorescent Dye for Lipophilic Substances. – *Plant Biol.* 4: 729–739.
- HABERLANDT, G. (1918): Physiologische Pflanzenanatomie. – Engelmann, Leipzig, 670 S.
- KADEREIT, J. W. (2002): Samenpflanzen. In: STRASBURGER: Lehrbuch der Botanik. 35. Aufl.: 750–884. – Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- KUTSCHERA, L. (1960): Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. – DLG, Frankfurt/Main, 574 S.
- KUTSCHERA, L. (1971a): Das positiv geotrope Wachstum des Keimblattes vom *Phoenix dactylifera* als Beweis einer neuen Erklärung des Geotropismus. – *Österr. Bot. Z.* 119:154–168.
- KUTSCHERA, L. (1971b): Über das geotrope Wachstum der Wurzel. – *Beitr. Biol. Pfl.* 47: 371–436.
- KUTSCHERA, L. (1972): Erklärung des geotropen Wachstums aus Standort und Bau der Pflanzen. – *Land- und Forstw. Forschung in Österreich*, Bd. 5: 35–89.
- KUTSCHERA, L. (1983): Wurzel-Tropismen als Funktion der Wasserabgabe und -aufnahme, die „Wassertheorie“. In: BÖHM, W., L. KUTSCHERA & E. LICHTENEGGER (eds.): Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung: 301–322. BVA Gumpenstein, Irdning.
- KUTSCHERA, L. & E. LICHTENEGGER (1982): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 1: Monocotyledoneae. – Fischer, Stuttgart, New York, 516 S.
- KUTSCHERA, L. & E. LICHTENEGGER (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd 2: Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida). Teil 1: Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft. – Fischer, Stuttgart, Jena, New York, 851 S.
- KUTSCHERA, L. & E. LICHTENEGGER (1997): Bewurzelung von Pflanzen in verschiedenen Lebensräumen. – *Stapfia* 49, OÖ Landesmuseum, Linz, 331 S.
- KUTSCHERA, L. & E. LICHTENEGGER (2002): Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher. – Stocker, Graz, 615 S.
- MELCHIOR, H. & E. WERDERMANN (1954): A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. I. Bd., Allgemeiner Teil. Bakterien bis Gymnospermen. – Gebrüder Borntraeger, Berlin, 367 S.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN (2000): Biologie der Pflanzen. – 3. Aufl., De Gruyter, Berlin, New York, 1032 S.
- TROLL, W. (1943/67): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 2. Hauptteil. Der Aufbau des Sprosses und der Sprossysteme. – Gebr. Borntraeger, Berlin. O. Koeltz Koenigstein – Taunus: 172–955.

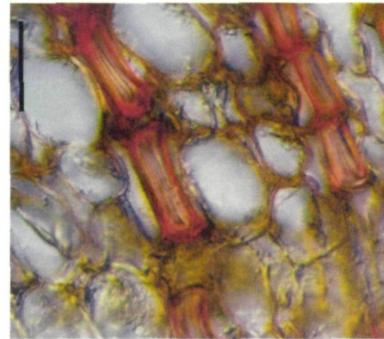


Abb. 20: Wurzel, Querschnitt. Im sekundären Zustand, gefärbt mit Ph/HCl. Bast mit zahlreichen verholzten Fasern. Ort und Zeit wie Abb. 15. Foto: D. Haas

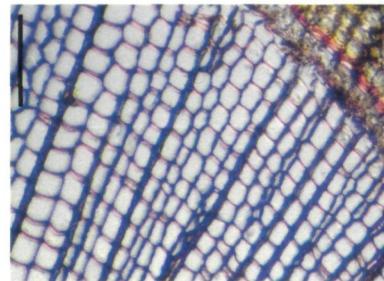


Abb. 21: Übersicht zu Abb. 20. Rinde und Pericambial-Abschlussgewebe, Borke verlorengegangen, ältere Schichten des Bastes den Abschluss nach außen bildend. Foto: D. Haas

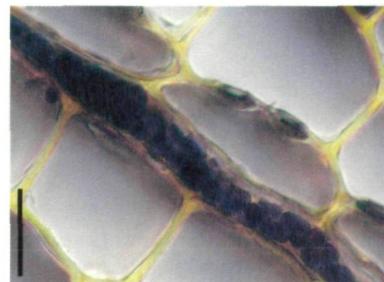


Abb. 22: Schnittreihe wie Abb. 20, gefärbt mit JJK. Im Protoplasten der Parenchymzellen und in der Zellwand, Tüpfel, Stärke. Foto: D. Haas

- TROLL, W. (1943/67): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 4. Hauptteil. Wurzel und Wurzelsysteme. – Gebr. Borntraeger, Berlin O. Koeltz, Koenigstein – Taunus: 2007–2736.
- ZOLLER, H. (1981): Abteilung Gymnospermae, Nacktsamige Pflanzen. In: HEG: Illustrierte Flora von Mitteleuropa I/2: 11–148. – Parey, Berlin, Hamburg.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dipl.-Ing.
Dr. Lore Kutschera,
Dieter Haas,
Dr. Monika Sobotik,
Univ.-Prof. Dipl.-Ing.
Dr. Erwin Lichtenegger:
Pflanzensoziologisches Institut,
Kempfstraße 12, 9020 Klagenfurt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carinthia II](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [194_114](#)

Autor(en)/Author(s): Kutschera-Mitter Lore (Eleonore), Lichtenegger Erwin, Haas Dieter, Sobotik Monika

Artikel/Article: [Die Wurzelknorren der Sumpzypresse \(*Taxodium distichum*\). Das geotrope Wachstum von Spross und Wurzel und die Standortwähler Arten \(erste Folge\) 117-130](#)