

# **Wurzeltypen von Klimaräumen in Argentinien = Types of roots in the climatic areas of Argentina = Tipos de raíces en regiones climáticas de la Argentina**

Autor(en): **Kutschera-Mitter, Lore / Lichtenegger, Erwin**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech.  
Hochschule, Stiftung Rübél, in Zürich**

Band (Jahr): **91 (1986)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308846>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Wurzeltypen von Klimaräumen in Argentinien

Types of roots in the climatic areas of Argentina

Tipos de raíces en regiones climáticas de la Argentina

von

Lore KUTSCHERA-MITTER und Erwin LICHTENEGER

### CONTENTS

1. Einleitung	229
2. <u>Cyrtopodium</u> als Beispiel einer epiphytischen Orchidee im subtropischen Regenwald und der Erklärung des geotropen Wachstums mit Hilfe der Wassertheorie	229
3. <u>Eichhornia</u> als Beispiel einer schwimmenden Wasserpflanze	236
4. Beispiele von Polwurzeln am unteren Rand der Puna	239
5. Beispiele von Polwurzeln in der patagonischen Steppe	242
6. <u>Chusquea</u> , ein Bambus der <u>Nothofagus</u> -Wälder	246
Zusammenfassung - Summary - Resumen	248
Literatur	249

## 1. EINLEITUNG

Der weite Weg der überaus reichhaltigen Exkursion durch verschiedene Klimaräume Argentiniens bot mehrfach Gelegenheit, Wurzeltypen von Extremstandorten kennenzulernen. Die Fülle des Gebotenen erlaubte es nicht, an einer Stelle länger zu verweilen, wie es die genauere Untersuchung von Wurzelformen auf natürlichen Standorten verlangt. Glückliche Zufälle ermöglichten es aber, einige besonders kennzeichnende Bewurzelungstypen im Bild festzuhalten und von diesem Material zu weiteren Untersuchungen mit nach Hause zu nehmen.

## VERDANKUNGEN

Die anatomischen Untersuchungen wurden mit Hilfe des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Oesterreich durch Ueberlassung eines OmU 3 ermöglicht. Frau Dr. Monika Sobotik, Leiterin der Abteilung Botanik und Pflanzensoziologie an der BA-Gumpenstein, stellte die Pflanzenschnitte und Mikro-Bilder her. Ich danke für diese Hilfe auf das Herzlichste.

## 2. CYRTOPODIUM ALS BEISPIEL EINER EPIPHYTISCHEN ORCHIDEE IM SUBTROPISCHEN REGENWALD

Schon am ersten Exkursionstag brachte uns Frau Willmanns eine nahezu vollständige Pflanze von Cyrtopodium palmifrons Reichb. J. et Warm. Wir hatten uns nach den eingehenden Erklärungen des subtropischen Parapiptadenia - Nectandra saligna-Waldes im Nationalpark von Iguazú durch Herrn Eskuche bereits zum Gehen gewandt. Die Orchideae lag am Boden, weil der Trägerbaum umgefallen war. Die Art entwickelt neben den abwärts wachsenden Wurzeln zahlreiche aufwärts wachsende, die in ihrer Gesamtheit als Nestwurzeln bezeichnet werden (Abb. 1). Die abwärts wachsenden Wurzeln verlaufen in den längs gerichteten Kerben der Rinde des Trägerbaumes, in denen das Regenwasser herabrinnt. Wie Abb. 2 zeigt, blieben nach dem Abfallen der Pflanze vom Trägerbaum die abwärts wachsenden Wurzeln noch eng mit grösseren Stücken der von ihnen teilweise durchwachsenen Rinde verbunden. Die abwärts wachsenden Wurzeln sind 4-5 (5.5) mm dick und ha-

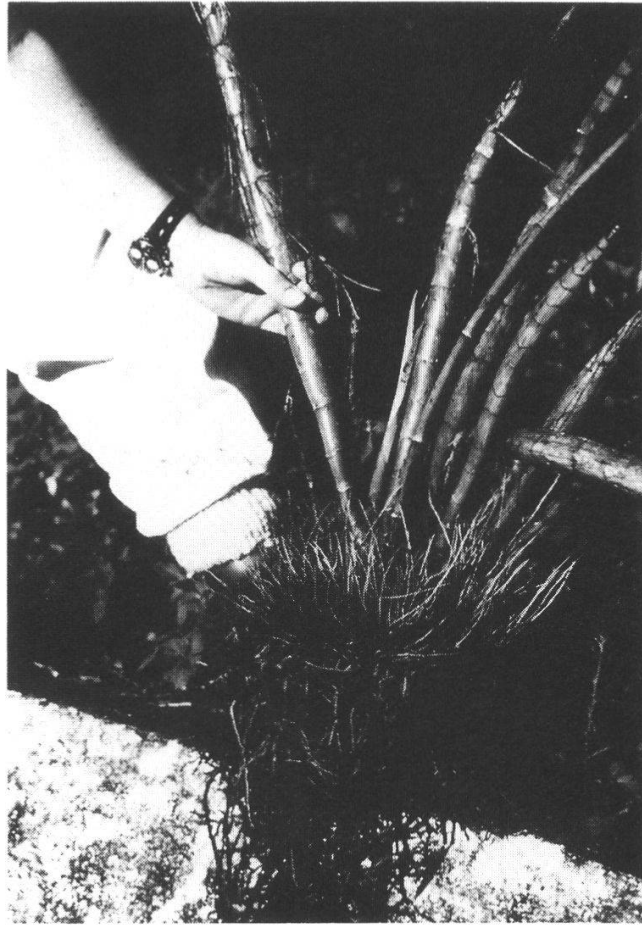


Abb. 1. Cyrtopodium palmifrons. Im subtropischen Parapiptadenia - Nectandra saligna-Wald, Nationalpark von Iguazú, Grenzgebiet von Argentinien und Brasilien. Die dicken Wurzeln wachsen abwärts in den von Regenwasser durchnässten Kerben der Rinde des Trägerbaumes und durchdringen selbst Teile der Borke. Die anfangs ebenfalls dicken, sich endwärts jedoch stark verjüngenden Wurzeln wachsen aufwärts und werden so zu "Nestwurzeln". Aufn. W. Welss.

Fig. 1. Cyrtopodium palmifrons. In the subtropical Parapiptadenia - Nectandra saligna forest, national park of Iguazú, frontier of Argentina to Brazil. The thick roots grow downwards in the rain soaked grooves of the bark of the carrier tree and even penetrate parts of it. The upwards growing roots that become "nest" roots, are at the first also thick but become very thin towards their ends. Photo W. Welss.

Fig. 1. Cyrtopodium palmifrons en el Bosque de Parapiptadenia rigida y Nectandra saligna del Parque Nacional do Iguazú. Las raíces gruesas crecen hacia abajo en las grietas del suber, humedecidas por la lluvia; otras, que al comienzo también son gruesas, pero adelgazan hacia la punta, crecen hacia arriba y forman una especie de "nido".



ben ein bis 20schichtiges Velamen. Die Zahl der Velamenschichten ist bei den Vertretern dieser Gattung besonders gross. Schon LEITGEB (1864) fand bei einer Art 19 Schichten. Die aufwärts wachsenden Wurzeln entstehen entweder gleich den abwärts wachsenden am Spross, d.h. es sind Sprosswurzeln, oder es sind Seitenwurzeln erster oder höherer Ordnung, die von dicken abwärts oder horizontal wachsenden Sprosswurzeln ausgehen. An der Basis sind sie noch relativ dick. Nach dem Aufwärtsbiegen verschmälern sie sich rasch, um in einer nadelförmigen Spitze mit einem Durchmesser



Abb. 2. Cyrtopodium palmifrons. Wie Abb. 1, die abwärts wachsenden Wurzeln sind eng mit den zerbrochenen Stücken der Rinde verbunden.

Fig. 2. Cyrtopodium palmifrons. As in Fig. 1, the roots growing downwards are closely connected with the broken pieces of bark.

Fig. 2. Cyrtopodium palmifrons. Como en fig. 1; las raíces que crecen hacia abajo, están estrechamente ligadas a las piezas del suber fragmentado.

von 0.3-0.4 mm zu enden (Abb. 3, 4, 6). Mit der Verschmälnerung nimmt die Zahl der Velamenschichten bis auf 1 oder 2 ab (Abb. 5-8). Ausserdem schrumpft die Rinde im nadelförmig zulaufenden Spitzenbereich gleich dem 1-2schichtigen Velamen ein (Abb. 6).

Die Ursachen des positiv und des negativ geotropen Wachstums der Wurzeln und dessen Zusammenhang mit den Veränderungen des äusseren und inneren Baues der Wurzeln wurden bereits mehrfach im Rahmen der neuen Erklärung

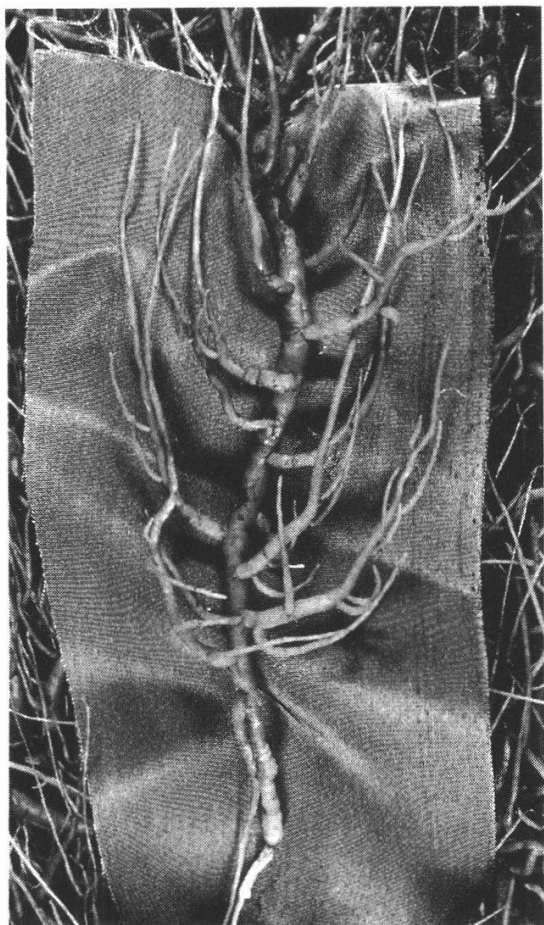


Abb. 3

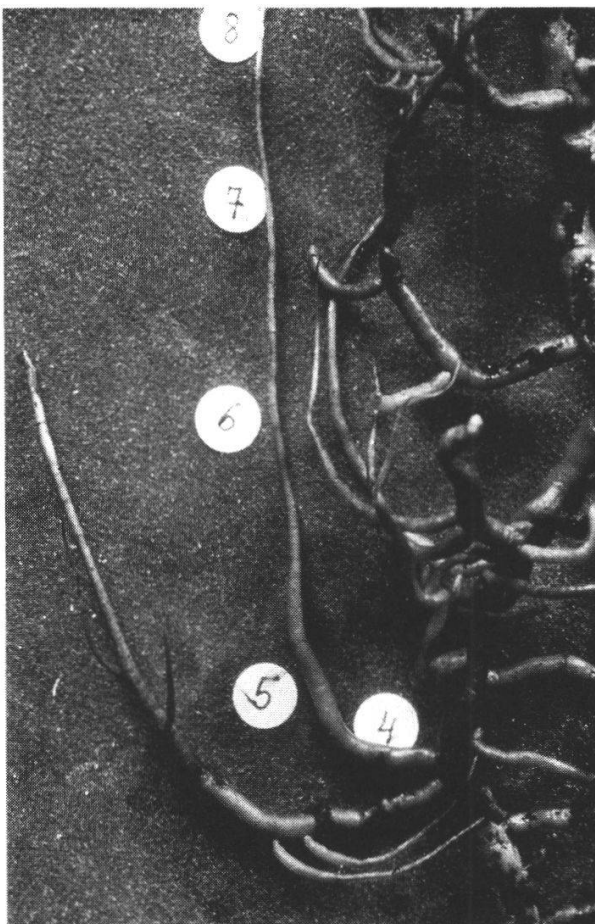


Abb. 4

Abb. 3,4. Cyrtopodium palmifrons. Wie Abb. 1, Teil einer abwärts wachsenden Sprosswurzel mit Seitenwurzeln. Stellen Nr. 6 und 8 der Querschnitte von Abb. 5 und 6.

Figs. 3,4. Cyrtopodium palmifrons. As in Fig. 1, part of a downward growing adventitious root with lateral roots. Positions no. 6 and 8 of the cross sections shown in Figs. 5 and 6.

Fig. 3,4. Cyrtopodium palmifrons. Como en Fig. 1; parte de una raíz adventicia creciendo hacia abajo con raíces laterales. Los sitios 6 y 8 corresponden a los cortes transversales de las fig. 5 y 6.

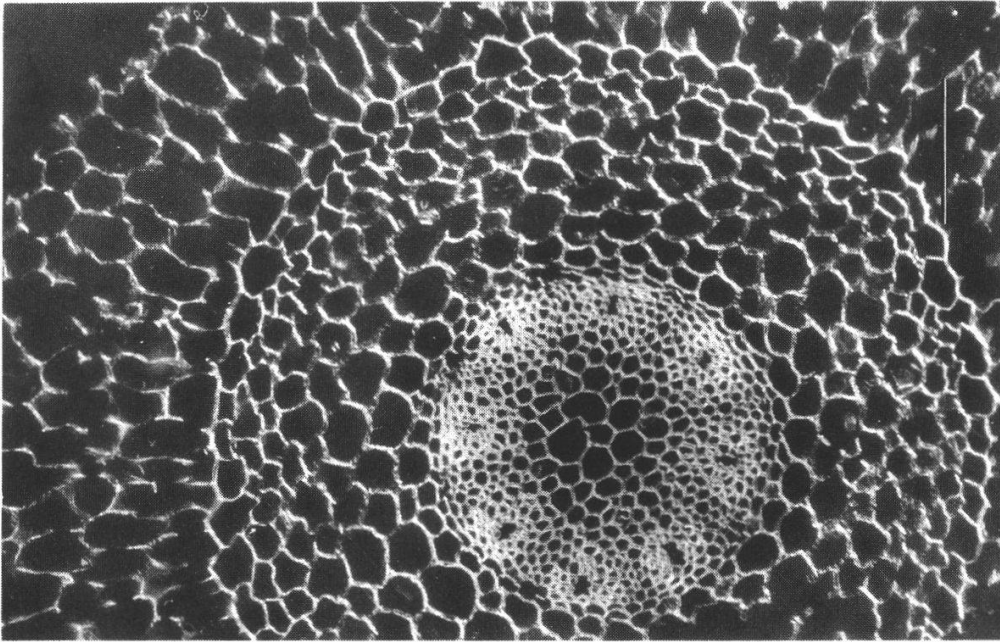


Abb. 5

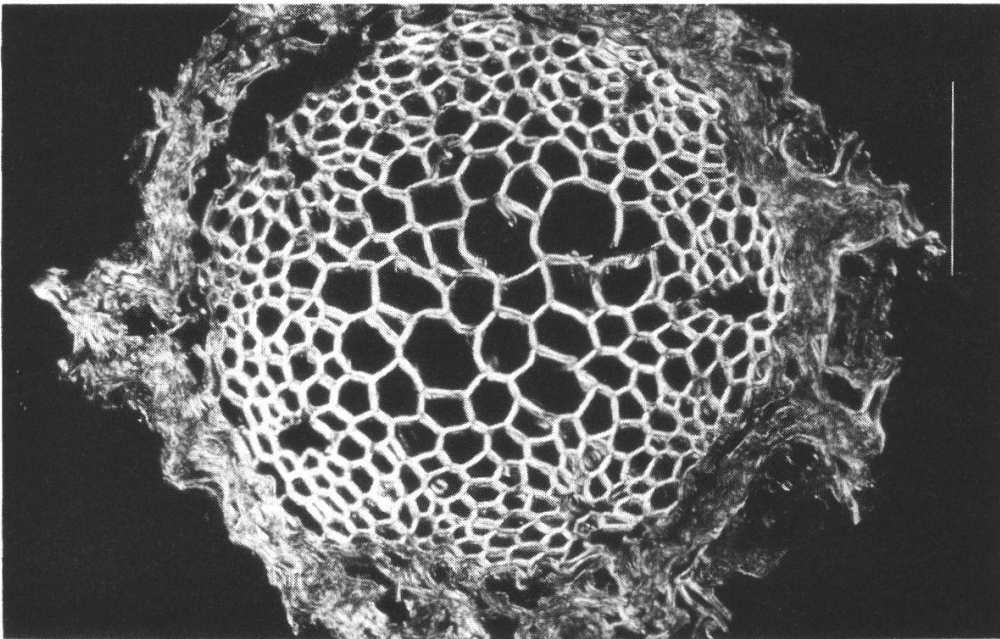


Abb. 6

Abb. 5,6. Cyrtopodium palmifrons. Seitenwurzeln 1. Ord., Querschnitt von Punkt 6 und 8 aus Abb. 4. Massstablänge = 100  $\mu$ m.

Figs. 5,6. Cyrtopodium palmifrons. Lateral roots of the first order, cross section at positions 6 and 8 in Fig. 4. Bar = 100  $\mu$ m.

Fig. 5,6. Cyrtopodium palmifrons. Raíces laterales de 1er orden, corte transversal en los sitios 6 y 8 de fig. 4. Las escalas indican 100  $\mu$ m.

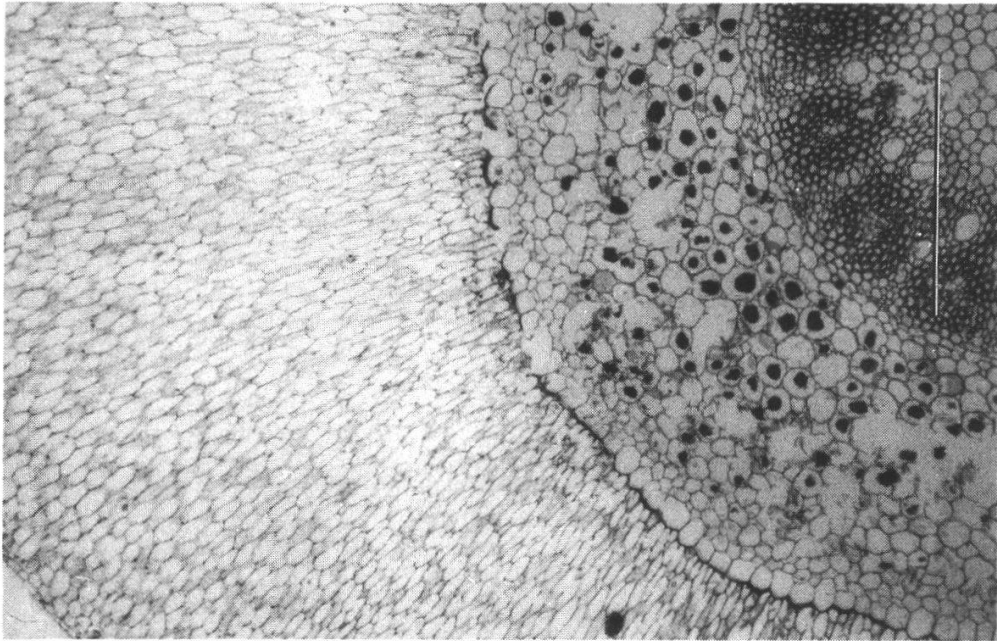


Abb. 7

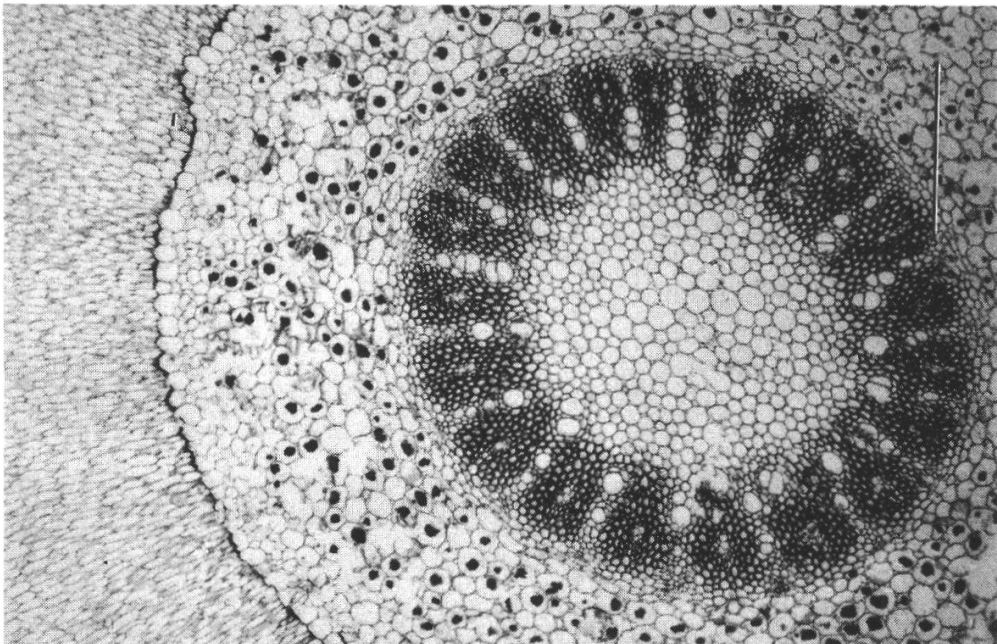


Abb. 8

Abb. 7,8. Cyrtopodium palmifrons. Sprosswurzeln nahe der Basis, Velamen 18-20schichtig, in zahlreichen Rindenzellen Reste von Pilzhypphen. Massstablänge = 500  $\mu\text{m}$ .

Figs. 7,8. Cyrtopodium palmifrons. Adventitious roots near the base, velamen 18-20-layered, in many cortex cells remains of fungal hyphae. Bar = 500  $\mu\text{m}$ .

Fig. 7,8. Cyrtopodium palmifrons. Raíces adventicias cerca de la base, velamen de 18-20 estratos, numerosas células de la rizodermis con restos de hifas de hongo. Las escalas indican 500  $\mu\text{m}$ .



des Geotropismus mit Hilfe der Wassertheorie dargelegt (KUTSCHERA-MITTER 1971a,b, 1972, 1976, 1982, 1983). Sie liegen darin begründet, dass das positiv geotrope Wachstum an eine überwiegende Wasseraufnahme von aussen innerhalb der Streckungszone gebunden ist. Im Gegensatz dazu erfolgt das negativ geotrope Wachstum mit Hilfe der überwiegenden Wasserzufuhr für Zellteilung und Zellstreckung aus dem Inneren des Wurzelkörpers. Das Wasser kann von älteren Wurzelteilen oder von Sprosssteilen zugeführt werden. Dem positiv geotropen Wachstum gehen eine oft deutlich sichtbare passive Aufwärtskrümmung des Wurzelkörpers und die asymmetrische Stellung der Wurzelhaube voraus. Dieses Geschehen wird durch die Schwerkraft über die Wasserbewegung verursacht, die wieder grossenteils eine Folge der Temperatur und deren Schwankungen ist. Schon eine leichte Schrägstellung der Wurzel genügt, dass diese an der Oberseite im Bereich ihrer Streckungszone, die auch die Krümmungszone ist, namentlich bei Abnahme der rel. Luftfeuchte mehr Wasser verliert als an ihrer Unterseite. Dies geschieht auf Grund physikalischer Vorgänge, denen sich das Pflanzenwachstum nicht entziehen kann. Bei Zunahme der rel. Luftfeuchte nimmt die Wurzel danach an ihrer Oberseite mehr Wasser für die Streckung der Zellen auf.

Aufschlussreich ist in diesem Zusammenhang der Vergleich mit dem Wachstum der Wurzeln von Cyrtopodium punctatum (L.) Lindl. Pflanzen der Art wurden auf Kuba gesammelt und im botanischen Garten in Halle in einem Gewächshaus zur weiteren Entwicklung gebracht (SCHUBERT und DANERT 1969, SCHUBERT et al. 1971). C. punctatum ist auf Kuba im Coccoloba uvifera - Thrinax wendlandiana-Küstenwaldtyp zu finden. Die kultivierte Pflanze wuchs am Stamm der Palme Thrinax wendlandiana in 3 m Höhe. Der Küstenwald ist ca. 10-15 m hoch und an der dem Meer zugekehrten Seite wegen der vom Meer her wehenden, oft sehr starken salzhaltigen Winde sogar noch niedriger. Ausserdem ist er weniger dicht geschlossen als der landeinwärts anschliessende, halbimmergrüne hochwüchsige tropische Wald. Im Vergleich zu diesem, dem der subtropische Regenwald von Iguazu ähneln dürfte, ist deshalb die Amplitude der rel. Luftfeuchte und der Evaporation wesentlich grösser. Im Dezember 1967 stieg in dem Küstenwald in den Nacht- und frühen Morgenstunden die rel. Luftfeuchte auf 90-95%, während sie am Tag auf 50-70% absank. In dem Gebiet von Kuba dürfte zudem die Trockenperiode stärker ausgeprägt sein als im Gebiet von Iguazu. Die durchschnittliche Jahresregenmenge und das Jahresmittel der Temperatur liegen in Kuba und in Iguazu bei 1417 mm bzw. 1700-1800 mm und bei 24.5° bzw. 23°C.

Im Vergleich zu C. palmifrons wächst demnach C. punctatum unter ungünstigeren Bedingungen der Wasserversorgung. Damit stimmen folgende Angaben der Autoren überein: "Die alljährlich an der Basis jedes Neutriebes entspringenden kräftigen Adventiv(=Spross)wurzeln wachsen nur so lange abwärts, bis sie das aus älteren Wurzeln gebildete Nest durchzogen haben. Danach verlaufen sie mehr oder weniger waagrecht, verzweigen sich mehrfach, wenden sich schliesslich aufwärts und verjüngen sich so stark, dass sie am Ende fast fadenförmig sind". Eine gleiche Aenderung der Wachstumsrichtung erzielten wir nämlich auch bei Versuchen mit Keimpflanzen von Pisum sativum und anderen Arten, wenn wir die Wasserversorgung der Pflanzen verringerten und die rel. Luftfeuchte herabsetzten (KUTSCHERA-MITTER 1971a). Es dürfte allerdings nicht ausgeschlossen sein, dass am natürlichen Standort bei manchen Pflanzen von C. punctatum doch einige der dicken Wurzeln angepresst an die Rinde abwärts verlaufen. Regenreichere Jahre können Variationen verursachen. Die in der Rinde der Stämme oder angedrückt an diese abwärts wachsenden Wurzeln werden an den lebenden Bäumen mitunter übersehen.

### 3. EICHHORNIA ALS BEISPIEL EINER SCHWIMMENDEN WASSERPFLANZE

Eine weitere Beobachtung über das Aufwärtswachsen von Wurzeln ermöglichte uns der 10. Exkursionstag. Er führte uns in das Ufer- und Ueberschwemmungsgebiet des Parana-Flusses in der Umgebung von Corrientes. Die im und über dem Wasser schwimmenden Pontederiaceae Eichhornia crassipes (Mart.) Solms und E. azurea (Sw.) Kunth bilden ihre jungen Wurzeln an den jeweils jüngeren Knoten der schwimmenden Sprosse, die näher der zeitweise stärker erwärmten Wasseroberfläche liegen. Wie Abb. 9 zeigt, wachsen diese Wurzeln anfangs aufwärts. Ausserdem sind sie, kennzeichnend für bestimmte Wasserwurzeln, mit einer sehr langen Wurzeltasche umkleidet. Sie ersetzt bei diesen die Wurzelhaube. Die Wurzelhaube hat nach alter, von GUTTENBERG noch 1968 (S. 138) angeführter Auffassung bei Landpflanzen zwei Aufgaben zu erfüllen. "Sie schützt das von ihr umschlossene Meristem vor Schädigung und dient als Bohrorgan beim weiteren Vordringen in den Erdboden". Verstanden wird die Schädigung allgemein als mechanische Schädigung. Allerdings führt GUTTENBERG schon wenige

Zeilen danach weiter aus: "Es ist bemerkenswert, dass im Gegensatz dazu bei Wasserpflanzen die Haube oder an deren Stelle eine Wurzeltasche eine besonders starke Entwicklung erfährt und erhalten bleibt, so dass hier eine andere Aufgabe in Frage kommen muss; vielleicht handelt es sich um einen Schutz gegen Stoffverluste des Spitzenmeristems". Mit diesem Hinweis berührte GUTTENBERG bereits die wichtigsten Aufgaben der Wurzelhaube und der Wurzeltasche, die sie bei Land- wie bei Wasserwurzeln zu erfüllen haben. Sie müssen die Zellen des Wurzelkörpers vor vorzeitiger

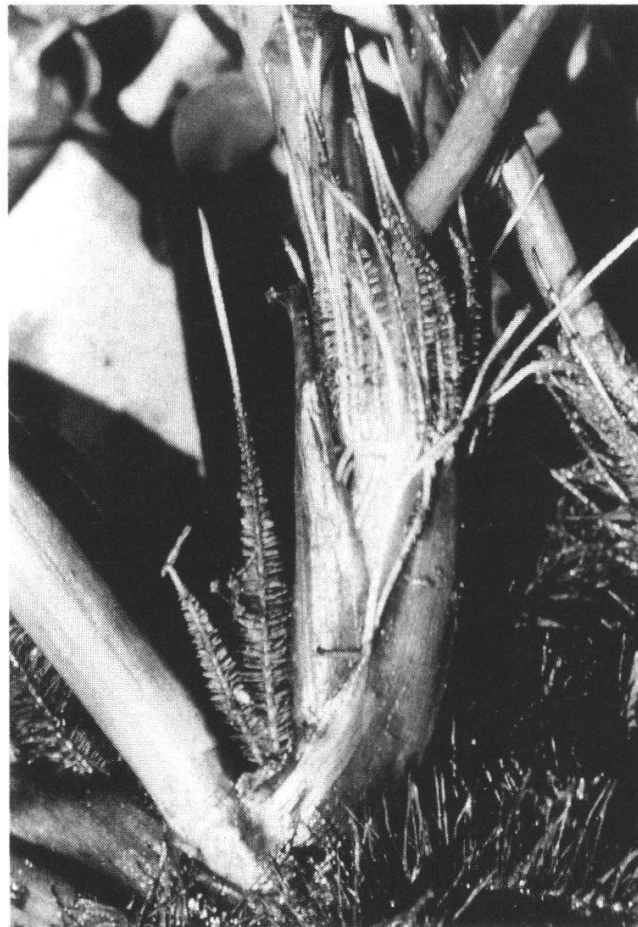


Abb. 9. Eichhornia azurea. Ufer- und Ueberschwemmungsgebiet des Paraná-Flusses bei Corrientes. Junge Wurzeln aufwärts gerichtet mit der für Wasserwurzeln kennzeichnenden langen Wurzeltasche.

Fig. 9. Eichhornia azurea. Bank and flood regions of the Paraná river near Corrientes. Young roots growing upwards with the long root pocket typical for water roots.

Fig. 9. Eichhornia azurea. Vega del Río Paraná cerca de Corrientes. Las raíces jóvenes se dirigen hacia arriba, con vainas largas, características para raíces acuáticas.

Wasser- und Sauerstoffaufnahme von aussen schützen und zwar in gleicher Weise, wie sie die Abgabe der Stoffe nach aussen zu verhindern haben. Landpflanzen, darunter besonders die echten Gräser, ergänzen den im Vergleich zu Wasserpflanzen kürzeren Zellverband der Wurzelhaube durch eine längere und stärkere Umhüllung des Wurzelkörpers mit Schleim. Der Schleim, der grossenteils von der Haube stammt, übt einen ähnlichen Schutz aus wie der Zellverband (vgl. KUTSCHERA-MITTER 1967, Abb. 1). Nur dadurch können die Zellen des Wurzelkörpers in einigen ihrer Schichten wie besonders der Rhizodermis und der Endodermis bis weit von den Zentralzellen entfernt eine intensive meristematische Tätigkeit aufrecht erhalten. Der Energiegewinn in den meristematischen Geweben der Wurzelspitze erfolgt bekanntlich durch Gärung und nicht oder nur geringfügig durch Atmung, wie dies RUHLAND und RAMSHORST (1938) erstmals nachgewiesen haben.

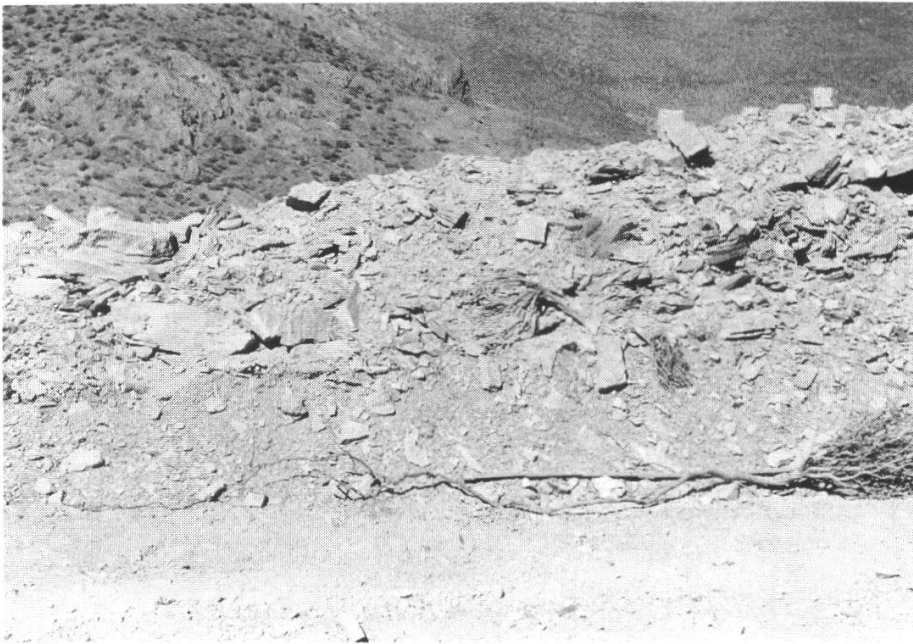
Infolge der besonders langen Tasche von E. crassipes und E. azurea kann der Wechsel zwischen Wasserabgabe und -aufnahme erst nach längerem Wachstum und damit weiter von der Wurzelspitze entfernt wirksam werden. Nachdem dieser Wechsel, wie vorher z.T. ausgeführt, die Voraussetzung für die Entwicklung der für die Abwärtskrümmung nötigen Kräfte ist, behält die Wurzel ihre anfangs aufwärts gerichtete Stellung längere Zeit bei und wendet sich erst später abwärts. Beide Eichhornia-Arten entwickeln eine grosse Zahl von Wurzeln. WEBER (1953) fand an einer Pflanze von E. crassipes 158 Sprosswurzeln mit einer durchschnittlichen Länge und Anzahl der Seitenwurzeln je cm sowie Länge der Seitenwurzeln von 23.3 cm, 74 bzw. 4.2 cm. Die Gesamtlänge aller Wurzeln betrug 11481 m, deren Gesamtoberfläche 7.31 m<sup>2</sup>. Ungeachtet des reichlichen Wasserangebotes benötigt demnach die Pflanze eine grosse Wurzeloberfläche, um ihren Stoffbedarf zu decken.

Die Zusatzexkursion in die Pampa ermöglichte noch zwei Tage vor dem Heimflug eine Untersuchung der Wasserpflanze Ludwigia peruviana (L.) Hara und die Mitnahme von einigen Grundachsenstücken mit Erd- und Schwimmwurzeln. An ihrem Beispiel und am Beispiel anderer Arten, die teilweise im Wasser leben, soll die Entstehung des Aerenchyms und dessen Bedeutung für das Leben der Pflanzen im Zusammenhang mit der Bildung verschieden geformter Wurzeln besprochen werden. Die Arbeit wird vermutlich in der Zeitschrift "Beiträge zur Biologie der Pflanze" erscheinen.



#### 4. BEISPIELE VON POLWURZELN AM UNTEREN RAND DER PUNA

Der 18. Exkursionstag brachte uns in das extrem trockene Gebiet der östlichen Abdachung der Anden ob Salta, vorbei an Santa Rosa de Castil in 3100 m NN und weiter bis zum Sattel am Uebergang in die Puna in 4130 m NN. Unter den halbstrauchigen, nicht grasartigen Pflanzen finden sich unterhalb des Sattels vor allem Arten mit kräftiger, tief in den Boden eindringender Polwurzel (= Wurzelpolbürtiger Wurzel, = Primärwurzel, Wortbildung gleichsinnig wie Sprosswurzel, = sprossbürtige Wurzel). Von dem hier häufig auftretenden Tetraglochin cristatum (Rosaceae) war es möglich, in kurzer Zeit in dem lockeren Feinschutt des Hanges in 3950 m NN die Polwurzel bis zu einer Tiefe von 270 cm freizulegen (Abb. 10). Ab



- Abb. 10. Tetraglochin cristatum. Ob Salta an der Strasse über Santa Rosa de Castil in die Puna, 3950 m NN, 170 m über dem Pass. Die Polwurzel wurde bis 270 cm Tiefe freigelegt und reichte vermutlich noch bedeutend tiefer.
- Fig. 10. Tetraglochin cristatum. Above Salta on the road above Santa Rosa de Castil in the Puna, 3950 m a.s.l., 170 m above the pass. The apical root was uncovered to a depth of 270 cm and probably reached considerably deeper.
- Fig. 10. Tetraglochin cristatum. Al coastado de la ruta sobre Sta. Rosa de Castil a la Puna saltena, alt. 3950 m, 170 m sobre el paso. La raíz axonomorfa se excavó hasta 270 cm de profundidad, probablemente se extendió a una profundidad notablemente mayor.

einer Tiefe von 150 cm war der Boden feucht anzufühlen. Noch mehr Trockenheit scheint Adesmia horrida Gill. (Fabaceae) zu ertragen, deren Polwurzel bis zu einer Tiefe von 120 cm sich kaum verjüngt hatte und die vorwiegend an den breiten Hangrippen vorkommt. Der Jahresniederschlag liegt in diesem Bereich schätzungsweise unter 50 mm, in Santa Rosa de Castil bei 120 mm. Der Boden ist nur zu etwa 3-8% mit Pflanzen bedeckt. Am Sattel herrschte ein ungewöhnlich starker Wind. Die Pflanzen schmiegen sich eng dem Boden an. Einige Arten entwickeln ihren Spross ähnlich einer flachen Scheibe, die sich in Flurhöhe ausbreitet. Die Bewurzelung solcher Formen konnten wir am 23. Tag der Exkursion an der Strasse von Mendoza nach Uspallata auf der Passhöhe in 2950 m NN ansehen. Der Jahresniederschlag auf diesem Pass wird auf etwa 50 mm geschätzt. Ein besonders flaches Polster bildet Verbena uniflora Phil. Von ihr konnten wir Pflanzen freilegen, die bei einem Durchmesser des Polsters von ca. 23 cm eine an der Basis 3-3.8 cm dicke Polwurzel besaßen (Abb. 11). Die auffallend harte, stark verholzte Polwurzel wuchs zunächst senkrecht abwärts und verjüngte sich nur langsam. Ab einer Tiefe von 28-30 cm hatte

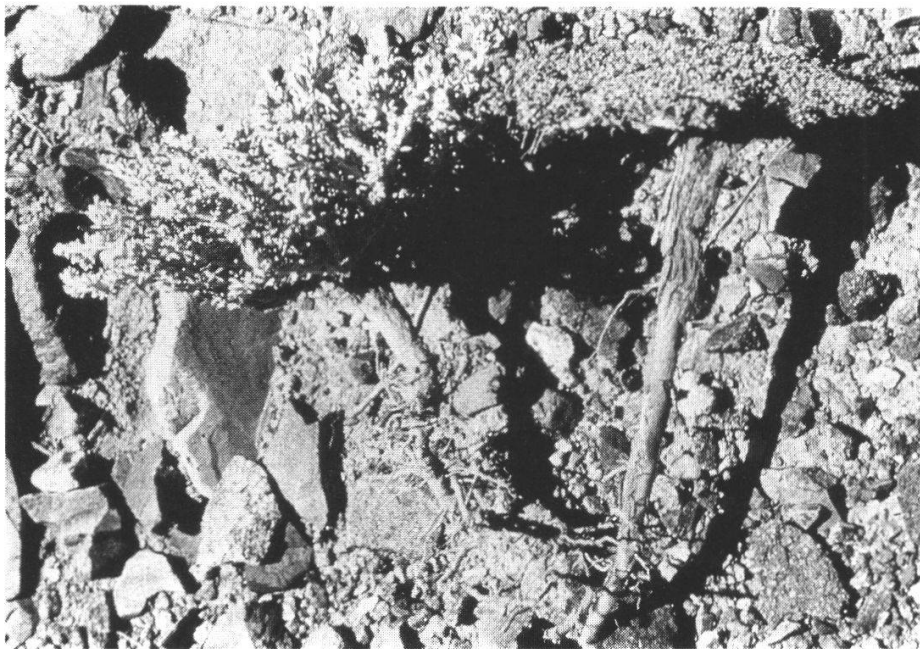


Abb. 11. Verbena uniflora rechts, Senecio filaginoides links. Passhöhe ob Mendoza an der Strasse nach Uspallata, 2950 m NN.  
Fig. 11. Right: Verbena uniflora, left: Senecio filaginoides. Height of the pass above Mendoza on the road to Uspallata, 2950 m a.s.l.  
Fig. 11. Verbena uniflora (der.) y Senecio filaginoides (izqu.). Paso sobre Mendoza, ruta a Uspallata, alt. 2950 m.

sie mehrere Seitenwurzeln gebildet und war danach in ein schräges Wachstum übergegangen. An etwas windgeschützteren Stellen in der Nähe von Steinen auf der Passhöhe und knapp darunter sammelten wir Pflanzen von Senecio filaginoides De Candolle. Die Sprosse erheben sich hier mitunter bis 18 cm über die Bodenoberfläche. S. filaginoides entwickelt ebenfalls eine dicke, stark verholzte, anfangs senkrecht abwärts wachsende Polwurzel, die sich jedoch meist rascher zu verzweigen scheint. Bei beiden Arten wurden an den freigelegten Pflanzen keine Sprosswurzeln festgestellt. Sie fehlten vermutlich wegen zu hoher Trockenheit der obersten Bodenschichten. Eine noch stärkere Polwurzel mit einem basalen Durchmesser von 5.5 cm fanden wir am gleichen Tag jenseits der Passhöhe (2700 m NN) bei Fabiana patagonica Speg. (Solanaceae). Die Höhe und seitliche Ausbreitung des Sprosses betrug ca. 35 cm bzw. 38 cm. Die senkrecht abwärts wachsende Polwurzel verzweigte sich nur langsam und war sehr hart. Noch in 60 cm Tiefe zeigte sich keine Abweichung von ihrer Wuchsrichtung. Seitenwurzeln waren an ihr bis zu dieser Tiefe nicht zu finden, doch hatten sich nahe der Basis der anfangs horizontal verlaufenden

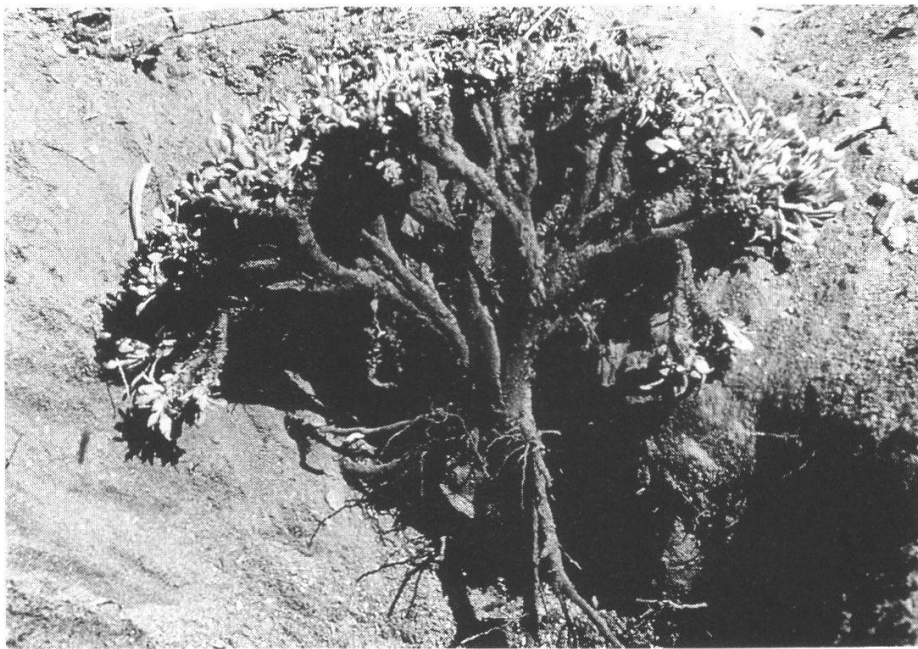


Abb. 12. Oreopolus glacialis. Patagonische Bergsteppe von Bariloche zum Laguna Seca.

Fig. 12. Oreopolus glacialis. Patagonian mountain steppe from Bariloche to Laguna Seca.

Fig. 12. Oreopolus glacialis. Estepa patagónica de montaña entre Bariloche y Laguna Seca.

Seitentriebe des Sprosses einige, ca. 2-7 mm dicke Sprosswurzeln entwickelt. Der Jahresniederschlag soll auch in dieser Höhe bei etwa 50 mm liegen.

##### 5. BEISPIELE VON POLWURZELN IN DER PATAGONISCHEN STEPPE

Gegen Ende der Exkursion schenkte uns in der Patagonischen Steppe ein zweimaliger Radwechsel am Bus so viel Zeit, dass wir von mehreren Arten einen Teil ihrer Wurzeln freilegen konnten. Oreopolus glacialis (Poepp. et Endl.) Ricardi (Rubiaceae) bildet ebenfalls scheibenartige Flachpol-



Abb. 13. Oreopolus glacialis und Taraxacum officinale. Ort wie Abb. 12. Zwischen den Polstern von Oreopolus glacialis und teilweise diese durchdringend wächst als Neuankömmling Taraxacum officinale.

Fig. 13. Oreopolus glacialis and Taraxacum officinale. Location as in Fig. 12. The new arrival Taraxacum officinale grows between, and sometimes through, polsters of Oreopolus glacialis.

Fig. 13. Oreopolus glacialis y Taraxacum officinale. Localidad como fig. 12. Taraxacum officinale crece, como neófito, entre los cojines de Oreopolus glacialis, penetrando, a veces, en ellos.

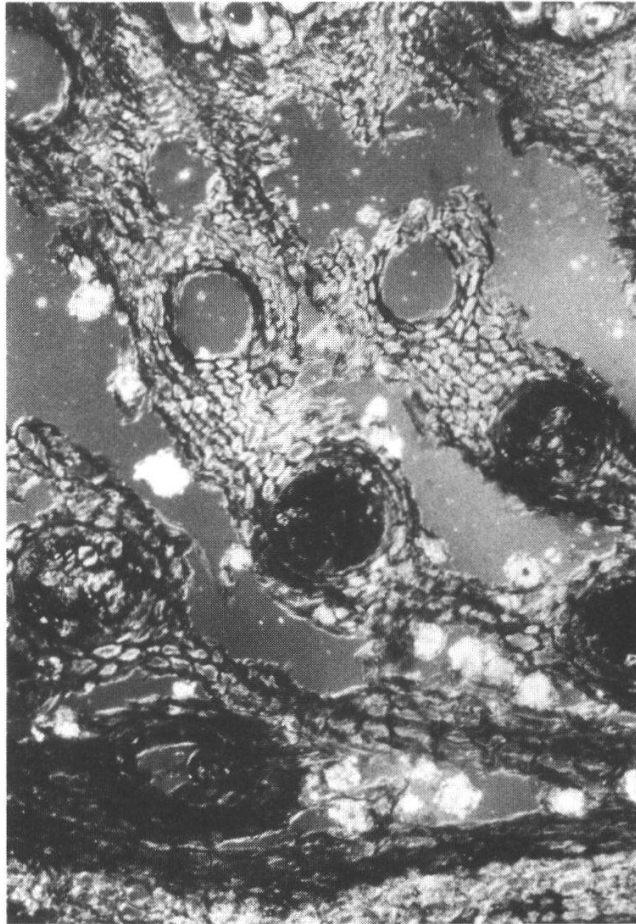
ster, die sich wenig über Flurhöhe erheben. Die Flachpolster von Oreopolus glacialis unterscheiden sich jedoch von den Flachpolstern von Verberna uniflora durch die bis 10 cm und mehr in den Boden hinabreichende Sprossbasis. Auch der grösste Teil der Sprossverzweigungen liegt unter der Bodenoberfläche (Abb. 12). Verursacht wird dies ausser durch den Wurzelzug offenbar durch Sandüberwehungen und -ablagerungen. Infolge der höheren Wärme und der höheren Niederschläge im Vergleich zum Pass ob Mendoza kann hier der Wurzelzug stärker wirksam werden. Durch die tiefe Lage der Sprossverzweigungen wird die Bildung von Sprosswurzeln ermöglicht. Ihre Zahl bleibt aber wegen des im Vergleich zu humiden Gebieten mangelnden Wasserangebotes gering. Der Jahresniederschlag dürfte bei 300-400 mm liegen. Zwischen den Polstern von Oreopolus glacialis und



Abb. 14. Azorella caespitosa. Ort wie Abb. 12. Aufn. Zoller.  
Fig. 14. Azorella caespitosa. Location as in Fig. 12. Photo: Zoller.  
Fig. 14. Azorella caespitosa. Localidad como en fig. 12. Foto Zoller.



teilweise diese durchdringend wächst besonders längs der Wege als Neuankömmling aus Europa Taraxacum officinale Web. s. (Abb. 13). Die rel. grosse Wurzeltiefe dieser Art, die nach bisherigen Untersuchungen bei max. 185 cm liegt (Lit. s. KUTSCHERA 1960), dürfte den Pflanzen das Ueberdauern in diesem Gebiet ermöglichen. Der Spross bleibt zudem kleiner und wächst gedrungener. Noch besser geeignet für das Gebiet wären vermutlich pontische Arten der Gattung wie T. serotinum (W. et K.) Poir., deren Polwurzel nahe Deutsch-Altenburg, ostwärts von Wien auf Löss nach jüngsten Untersuchungen von Frau Dr. Sobotik eine Tiefe von über 400 cm erreicht. Die Breite der aus 13 Blättern bestehenden Rosette der Pflanze betrug 12 cm, die Wuchshöhe des Blütenstandschaftes 10 cm.



- Abb. 15. Azorella caespitosa. Ort wie Abb. 12, Querschnitt durch eine Seitenwurzel.
- Fig. 15. Azorella caespitosa. Location as in Fig. 12. Cross section of a lateral root.
- Fig. 15. Azorella caespitosa. Localidad como en fig. 12. Corte transversal por una raíz lateral.

In der Patagonischen Steppe dürften mehrere Arten eine besonders lange Polwurzel haben. Soweit diese wenig gewunden ist und teilweise schräg abwärts wächst wie bei Azorella caespitosa (Apiaceae), lässt sie sich nahezu mühelos aus dem losen Boden bis zu einer Länge von 130 cm und mehr herausziehen (Abb. 14). Der Boden ist in der Umgebung ihrer flachen Kugelpolster meist nahezu vegetationslos. Die Wurzel ist fleischig, biegsam und weniger verholzt als bei den übrigen im Gebiet untersuchten Arten. Ihre zahlreichen grossen Oelgänge schützen sie vor stärkerem Wasserverlust (Abb. 15).



Abb. 16. Stillingia patagonica. Ort wie Abb. 12, doch näher dem Laguna Seca.

Fig. 16. Stillingia patagonica. Location as in Fig. 12, but nearer to Laguna Seca.

Fig. 16. Stillingia patagonica. Localidad como en fig. 12, pero mas cerca de Laguna Seca.

Bei Stillingia patagonica (Speg.) Pax et K. Hoffm. (Euphorbiaceae), ist dagegen die Polwurzel wieder sehr verfestigt und vorwiegend senkrecht abwärts gerichtet. Ausserdem wächst sie oft stark gewunden und ähnelt dadurch dem gewundenen Spross. Die Polwurzel älterer Pflanzen hat zudem mitunter dicke Seitenwurzeln entwickelt (Abb. 16). Nur bei jüngeren Pflanzen gelingt es deshalb, die Polwurzel bis zu einer Länge von 80 oder 100 cm aus dem Boden herauszuziehen.

#### 6. CHUSQUEA, EIN BAMBUS DER NOTHOFAGUS-WÄELDER

Wesentlich verschieden von diesen polbürtigen Wurzelformen dikotyler Arten ist die Bewurzelung von Chusquea culeou E. Desv. (Bambuseae). Sie wächst in den niederschlagsreichen Gebieten um Bariloche häufig in Wäldern von Nothofagus antarctica (Forst.) Oerst. Wir konnten ihre Grundachsen und Wurzeln während einer kurzen Mittagspause an einem Strassenanschnitt unterhalb des Passüberganges nach Chile in ca. 900 m NN untersuchen (Abb. 17). Der durchschnittliche Jahresniederschlag beträgt ca. 1800 mm. Die zahlreichen Grundachsen verlaufen überwiegend horizontal in 0.5-6 cm Tiefe. Auch die Sprosswurzeln wachsen horizontal oder in flachem Winkel abwärts und erreichen eine max. Tiefe von 15-20 cm. Innerhalb eines Raumes von nur 100 cm Länge, 15-20 cm Breite und 15 cm Tiefe konnten 30 Wurzelspitzen infolge des flachen Wurzelverlaufes freigelegt werden. Die Wurzeln sind überaus zäh. Mit der Hand war es trotz grösster Anstrengung nicht möglich gewesen, mehr als eine Wurzelspitze abzureissen. Der Querschnitt solcher Wurzeln zeigt ähnlich wie bei einheimischen Gräsern wärmerer, mässig feuchter bis trockener Standorte, so z.B. bei Stipa joannis Celak. und Stipa capillata L. (KUTSCHERA und LICHTENEGGER 1982) einen mehrschichtigen Perizykel. Die Zahl seiner Schichten mit bis über 8 ist jedoch grösser und die Zellwände im Zentralzylinder und der Endodermis sind stärker verholzt. Die Zellwände des nur 1-2schichtigen äusseren Rindenparenchyms und von 1-2 Schichten des Innenrindenparenchyms sind mitunter ebenfalls verholzt, doch scheint ihre Verholzung gering zu bleiben. Das Rindenparenchym dient in erster Linie der Stoffspeicherung und wird mit dem Aelterwerden der Wurzeln verbraucht. Die



ungewöhnlich hohe Zerreiissfestigkeit im Vergleich zu Gräsern Mitteleuropas ist daher durch den Bau des Zentralzylinders gegeben. Er entspricht der höheren Wärme des Gebietes. Auch der flache Wurzelverlauf ist eine Folge der höheren Wärme. Denn die Verdunstung und die Saugkräfte des Bodens sind infolge der hohen Wärme so gross, dass trotz der hohen Niederschläge die Wurzel innerhalb der Streckungszone schwer Wasser von aussen aufnehmen kann, bzw. einen Teil wieder verliert.

Die sommergrünen Nothofagus-Arten schützen sich gegen die hohe Verdunstung durch Bedeckung der jungen Blätter mit stark klebrigen, die Verdunstung hemmenden Substanzen. Dazu kommen relativ konstante Wachstumsbedingungen, wie sie für bestimmte Berglagen kennzeichnend sind. Auch im Versuch mit Keimpflanzen von Zea mays wachsen bei stärker gehemmter Wasseraufnahme und konstanter Temperatur die Wurzeln sogar im Luftraum knapp über der Bodenoberfläche horizontal (KUTSCHERA-MITTER 1971a, Abb. 16).

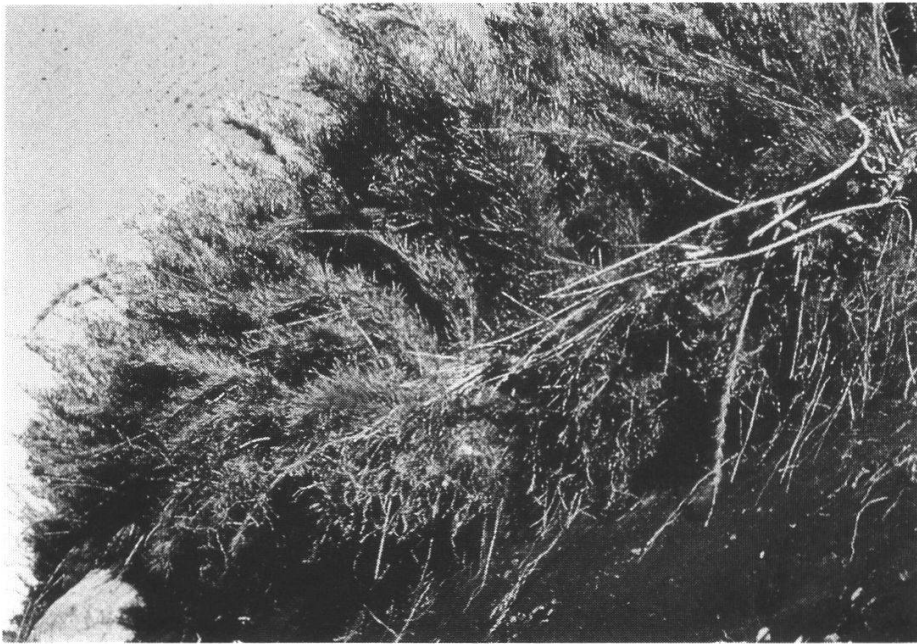


Abb. 17. Chusquea culeou. Unterhalb des nach Chile führenden Paso Puyehue in ca. 900 m NN.

Fig. 17. Chusquea culeou. Below the Paso Puyehue to Chile, about 900 m a.s.l.

Fig. 17. Chusquea culeou en aprox. 900 m de alt. debajo del Paso Puyehue, camino a Chile.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Bewurzelung der Pflanze ist in ihrer äusseren und inneren Gestalt und in dem von der Schwerkraft gelenkten Krümmungs- = Richtungswachstum ein Ausdruck des Ausmasses und der Schwankungen von Wärme und Feuchte. Die Schwerkraft bewirkt das Richtungswachstum mit Hilfe einseitig geförderter Wasserabgabe und -aufnahme. Das positive geotrope Wachstum hängt von der überwiegenden Wasserzufuhr von aussen, das negativ geotrope von der überwiegenden Wasserzufuhr aus dem Innern der Pflanze ab. Ein kennzeichnendes Beispiel dafür sind die beiden Wurzelgruppen von Cyrtopodium palmifrons, einer epiphytisch wachsenden Orchidacee aus dem subtropischen Regenwald bei Iguazu im Norden Argentiniens. Das Velamen der in den regennassen Kerben des Trägerbaumes abwärts wachsenden Wurzeln ist bis zu 20schichtig, jenes der im Luftraum aufwärts wachsenden, sogenannten Nestwurzeln an der Spitze 1-2schichtig. Eichhornia crassipes und E. azurea aus dem Ueberschwemmungsgebiet des Parana bei Corrientes sind weitere Beispiele für Arten mit sprossbürtiger Bewurzelung. Tetraglochin cristatum, Adesmia horrida, Verbena uniflora, Senecio filaginoides und Fabiana patagonica aus den Anden ob Salta und Mendoza, Oreopolus glacialis, Azorella caespitosa und Stillingia patagonica aus der patagonische Steppe werden als Beispiele für Arten aus Trockengebieten mit ausdauernden Polwurzelsystemen angeführt (polbürtige Wurzel = Polwurzel, gleiche Wortbildung wie sprossbürtige Wurzel = Sprosswurzel). Chusquea culeou aus dem niederschlagsreichen Gebiet um Bariloche leidet infolge der hohen Wärme und der demgemäss starken Verdunstung zeitweise unter Wassermangel. Ihre Sprosswurzeln verfestigen sich rasch und verlaufen im flachen Winkel abwärts oder horizontal.

## SUMMARY

The roots of the plants reflect, in their outer and inner form and in their direction of growth influenced by gravity, the extent and variation of warmth and humidity. Gravity directs the direction of growth with the aid of unbalanced water loss and accumulation. Positive geotropic growth depends on external water, negative geotropic growth on internal water. A good example of this are the two root types of Cyrtopodium palmifrons, an epiphytic Orchidaceae from the subtropic rain forest near Iguazu in the north of Argentina. The velamen of roots growing downwards in the rain soaked grooves of the carrier tree is up to 20 layers thick, that of the so-called nest roots growing upwards in the air is 1-2-layered at the tips. Eichhornia crassipes and E. azurea from the air is 1-2-layered at the tips. Eichhornia crassipes and E. azurea from the flooded area of the Parana near Corrientes are further examples of species with adventitious roots. Tetraglochin cristatum, Adesmia horrida, Verbena uniflora, Senecio filaginoides, and Fabiana patagonica from the Andes above Salta and Mendoza, Oreopolud glacialis, Azorella caespitosa, and Stillingia patagonica from the Patagonian steppes are given as example of species from dry areas with perennial apical root systems. The Bambusceae Chusquea culeou from the surroundings of Bariloche with heavy precipitation, suffers from drought on account of the high temperature and evaporation. Its adventitious roots quickly harden and grow either downwards at an obtuse angle or horizontally.

## RESUMEN

En el desarrollo del sistema radical de la planta, tanto en su estructura exterior como interior, incl. en la dirección del crecimiento radical determinada por la gravedad, se reflejan los valores y variaciones de calor y humedad. La gravedad determina la dirección del crecimiento mediante el fomento unilateral de egreso e ingreso de agua. El crecimiento geotrópico positivo depende de absorción preponderante del agua desde afuera, el geotrópico negativo de la preponderancia del aflujo de agua desde el interior de la planta. Un ejemplo característico para esto se ve en las dos clases de raíces de Cyrtopodium palmifrons, una orquídea epífita de la selva subtropical de la Prov. de Misiones, Argentina-NE, regiones adyacentes del Brasil y del Paraguay. El velamen de las raíces que en las grietas del suber humedecidas por la lluvia crecen hacia abajo, tiene hasta 20 estratos; él de las raíces que se dirigen hacia arriba, formando el "nido", es de 1 a 2 estratos en la punta. Eichhornia crassipes y E. azurea en la vega del R. Paraná cerca de Corrientes dan otros ejemplos para especies con raíces adventicias. Tetraglochin cristatum, Adesmia horrida, Verbena uniflora, Senecio filaginoides y Fabiana patagonica de los Andes saltenos y mendocinos, Oreopolus glacialis, Azorella caespitosa y Stillingia patagonica de la estepa patagónica como ejemplos para plantas de regiones secas con sistemas radicales axonomorfos perennes.

En la región de abundantes precipitaciones cerca de Bariloche, Chusquea culeou (Bambuseae) sufre escasez de agua debido a altas temperaturas y la elevada evaporación. Sus raíces adventicias se fortalecen rápidamente y crecen en forma horizontal o en ángulo agudo hacia abajo.

## LITERATUR

- GUTTENBERG H. von, 1968: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. In: ZIMMERMANN W., OZENDA P. und WULFF H.D. (Hrsg.), Handbuch der Pflanzenanatomie 8/5. (2. Aufl.) Bornträger, Berlin/Stuttgart. 472 S.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1960: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG, Frankfurt/Main. 574 S.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1971a: Ueber das geotrope Wachstum der Wurzel. Beitr.Biol.Pfl. 47, 371-436.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1971b: Das positiv geotrope Wachstum des Keimblattes von Phoenix dactylifera als Beweis einer neuen Erklärung des Geotropismus. Oesterr.bot.Z. 119, 154-168.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1972: Erklärung des geotropen Wachstums aus Standort und Bau der Pflanzen. Land-u.forstw.Forsch.Oesterr. 5, 35- 89.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1973: Morphologie der Wurzeln von Arten des Acker- und Grünlandes und ihre Veränderung durch die Umwelt unter besonderer Berücksichtigung des geotropen Wachstums. Probleme der Agrogeobotanik. Wiss.Beitr.Martin-Luther-Univ.Halle-Wittenberg 2, 170-176.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1976: Positiver Geotropismus der Wurzel durch Asymmetrie der Haube. Beitr.Biol.Pfl. 52, 57-80.
- KUTSCHERA-MITTE L., 1983: Wurzel-Tropismen als Funktion der Wasserabgabe und -aufnahme, die "Wassertheorie". In: BOEHM W., KUTSCHERA L., LICHTENEGGER E. (Hrsg.), Wurzelökologie und ihre Nutzenwendung. Ber. Internat.Sympos.Gumpenstein, 1982. Bundesanstalt Gumpenstein, A-8952 Irdning. 301-322.

- KUTSCHERA-MITTER L., LICHTENEGGER E., 1982: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. I. Monocotyledoneae. Fischer, Stuttgart/New York. 516 S.
- LEITGEB H., 1854: Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr.Kais.Akad. Wiss.Wien,Math.-Nat. Kl. **24**, 179-222.
- RUHLAND W., RAMSHORN K., 1938: Aerobe Gärung in aktiven pflanzlichen Meristememen. Planta **28**, 471-514.
- SCHUBERT R., DANERT S, 1969: Ueber die Vegetationsverhältnisse in zwei Naturschutzgebieten Kubas. Arch.Naturschutz u.Landschaftsforsch. **9**, 271-299.
- SCHUBERT R., HELMECKE K., KRUSE J., DEL RISCO E., CAPOTE R.,VANDAMA R., OVIEDO R., VILAMAJO E., MENENDEZ L., 1979: Ergebnisse der Expedition von Wissenschaftlern der Akademie der Wissenschaften Kubas und der DDR zur Isla de Pinos (Kuba) 1975. Feddes Rep. **90**, 19-50.
- SCHUBERT R., MOERCHEN G., ROETH J., 1971: Beitrag zur Biologie der Orchidee *Cyrtopodium punctatum* (L.) Lindl. Flora **160**, 607-619.
- WEBER H., 1953: Die Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen. Herder, Freiburg. 132 S.

Adresse der Autoren: Prof. Dr. Lore Kutschera  
Doz. Dr. Erwin Lichtenegger  
Pflanzensoziologisches Institut  
Kempferstrasse 12  
A-9020 Klagenfurt