| Bot. Jahrb. Syst. | 112 | 3 | 347—364 | Stuttgart, 29. April 1991 |
|---|---|---|---|---|

# Die Zugbewegungstypen bei den Monokotylen

Von

**Norbert Pütz**

Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle im Text

## Abstract

PÜTZ, N.: Die Zugbewegungstypen bei den Monokotylen. [Type of movement by contractile roots in Monocotyledons.] — Bot. Jahrb. Syst. 112: 347—364. 1991. — ISSN 0006-8152.

Geophytes are used to survive unfavourable seasons — cold winters or dry and hot summers — in the soil. Their geophilous organs with renewal buds can be found at physiological depth, which is often reached by the activity of contractile roots: geophilous organs become moved by the contractile root. This paper shows that 5 different ways of movement are realized within the Monocotyledons: lateral, sideward, straight on, turning, tipping.

All these movements are possibly combined with growth-movement of the corm. The different typs of movement are schematically represented (Abb. 2 & 3) and exemplified (Abb. 4 & 5). It is shown that in some species a combination of different typs of movement is possible (Abb. 6).

Key-words: contractile root(s), root contraction, Monocotyledons, plant-movement, geophilous organs.

## Einleitung

Innovationsfähige Speichersysteme (Knollen, Zwiebeln etc.) bevorzugen bestimmte Tiefenlagen im Boden (physiologische Tiefenlagen, GALIL 1958), um ungünstige Klimazeiträume — kalte Winter oder trockene Sommer — zu überbrücken. Viele dieser Geophyten regulieren dabei die Tiefenlage ihrer innovationsfähigen Speichersysteme aktiv mit Hilfe spezieller Zugwurzeln. Dazu entwickeln die Zugwurzeln eine Kraft, die das unterirdische Speichersystem (kurz: Zugobjekt) gegen den Bodenwiderstand bewegt (RIMBACH 1898). Liegen die Zugwurzeln dabei auch noch in der Zugbahn des Zugobjekts — was meistens der Fall ist — so wird gleichzeitig der Bodenwiderstand verringert und die Bewegung begünstigt (Kanaleffekt, FROEBE & PÜTZ 1988: 98).

0006-8152/91/0112-0347 $ 04.50
© 1991 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, D-7000 Stuttgart 1

Die Art und Weise, wie die Bewegung im Boden abläuft, ist vereinzelt angedeutet worden; zwar sind diese bisher in der Literatur vorliegenden Ergebnisse insgesamt noch sehr spärlich, aber schon der Vergleich zwischen *Arum maculatum* (RIMBACH 1897) und *Scilla festalis* (WOODHEAD 1904) läßt erkennen, daß die Art der Zugbewegung offenbar differieren kann. Beinahe zwangsläufig stellt sich die Frage, wodurch sich die verschiedenen Bewegungen unterscheiden und welches Bewegungsspektrum insgesamt bei den Monokotylen verwirklicht ist. Eine Antwort auf solche Fragen sucht man freilich in der Literatur vergeblich. Das Ziel dieser Arbeit ist es daher, die unterschiedlichen Bewegungsmuster zu erfassen, wodurch die verschiedenen Zugbewegungstypen bei den Monokotylen im grundsätzlichen konturiert werden können.

## Bewegungsrelevante Strukturmerkmale beim Wurzelzug

Ein großes Handikap bei den hier anstehenden Untersuchungen ist, daß die Verlagerung von unterirdischen Pflanzenkörpern (Zugobjekt) im Boden z. Z. noch nicht kontinuierlich beobachtet werden kann. Man kann aber zu unterschiedlichen Zeiten in der Vegetationsperiode verschiedene Individuen einer Art ausgraben, analysieren und dann die Bewegung rekonstruieren.

Dabei kann die Rekonstruktion der Bewegung nur gelingen, wenn die Zugfunktion einer Wurzel makroskopisch klar erkannt wird. Normalerweise zeigt eine Zugwurzel zwei makroskopische Merkmale:

a. die proximale Verdickung der Wurzeln (vgl. z. B. *Lapeirousia laxa*, Abb. 5, Bild Db)

b. die Querfaltenbildung der Wurzeln in der Vegetationsperiode ihrer Entstehung (siehe z. B. *Nothoscordum inodorum*, Abb. 5, Bild E)

Anmerkung: An einer Wurzel können verschiedene Funktionen auftreten (z. B. zeigt *Zephyranthes candida* in Abb. 4 D einen Wurzeltyp mit den Funktionen Wasser- bzw. Nährstoffaufnahme und Zug). Häufig werden aber auch verschiedene Wurzeltypen ausgebildet (Heterorhizie, TROLL 1943: 2287; z. B. zeigt *Hyacinthoides non-scripta* in Abb. 4 F neben reinen Nährwurzeln noch spezielle, dicke Wurzeln mit Zugfunktion).

Problematisch wird es mitunter, wenn die Wurzeln Zug- und/oder Speicherfunktion aufweisen. Dann ist gerade die Querfaltenbildung von besonderer Bedeutung; typische Zugwurzeln zeigen eine transitorische Speicherfunktion innerhalb einer Vegetationsperiode (IZIRO & HORI 1983), überdauern die Vegetationspause aber nicht. Typische Speicherwurzeln dagegen speichern in der Vegetationsperiode ihrer Entstehung für darauffolgende Jahre. Bei den Speicherwurzeln, die zudem noch Zugfunktion aufweisen, erfolgt eine Querfaltenbildung im ersten Jahr ihrer Entstehung (z. B. bei *Hemerocallis fulva* in Abb. 5 B[1]). Bei reinen Speicherwurzeln entstehen Querfalten allenfalls bei der Entleerung des Speichers, also in nachfolgenden Vegetationsperioden[2].

[1] Allerdings gibt es Grenzfälle, wo zwar eine proximale Verdickung (Speicherwurzeln) deutlich wird, aber Querfalten kaum zu entdecken sind. In diesen Fällen muß mit Hilfe der indirekten Methode (FROEBE & PÜTZ 1988) beobachtet werden, ob eine Verlagerung des Zugobjekts erfolgt. Auf diese Weise konnte bei *Globba bulbifera* und *Chlorphytum comosum* eine Zugfunktion der Wurzeln festgestellt werden (PÜTZ 1989).

[2] Von dieser Regel gibt es bislang nur eine Ausnahme: bei *Asphodelus aestivus* ist eine deutliche Querfaltenbildung erst an vorjährigen Wurzeln zu erkennen, ein Merkmal, das auf reine Speicherwurzeln schließen läßt. Dennoch ist mit Hilfe der lifting-Methode an den diesjährigen Wurzeln eine Zugfunktion feststellbar (PÜTZ 1989).



Die Bewegung durch Wurzelzug wird deutlich durch die Bewegung der Innovationsspitze. Allerdings muß bei der Bewegungsanalyse stets beachtet werden, daß die Triebspitze auch durch Wachstumsbewegungen verlagert wird. Im wesentlichen wurden folgende Punkte intensiv untersucht:

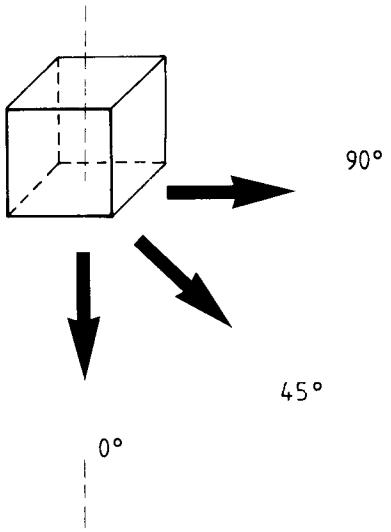
(1) Orientierung der Zugwurzeln
(2) Ansatzpunkt der Zugwurzeln im Gesamtsystem
(3) Zugwirkung auf den Pflanzenkörper (Zugobjekt)
(4) Reihenfolge der Zugwurzelausgliederung
(5) Typ des innovationsfähigen Speichersystems
(6) Richtung der Sproßverkettung
(7) Veränderung des Ansatzpunktes innerhalb einer Vegetationsperiode

Anmerkung: weitere mögliche Untersuchungsparameter wie z. B.
— die Oberflächenbeschaffenheit des Zugobjekts
— das Größenverhältnis von Zugwurzelquerfläche zur Auflagefläche des Zugobjekts
— die Anzahl der Zugwurzeln
sind für die hier anstehenden qualitativen Untersuchungen unbedeutend. Diese Parameter sind allerdings wichtig für die Quantität einer Zugbewegung. So hat z. B. die Oberflächenbeschaffenheit des Zugobjekts Einfluß auf den Reibungswiderstand im Boden (vgl. FROEBE & PÜTZ 1988: 88). Das Größenverhältnis ist dagegen entscheidend für den Kanaleffekt (a.a.O.: 96).

Insgesamt wurden 75 verschiedene Monokotylengattungen aus allen Verwandtschaftskreisen der Monokotylen untersucht. Die dabei festgestellten Variationsbreiten für die verschiedenen oben aufgelisteten Parameter (1—7) werden zunächst vorgestellt.

### (1) Zugwurzelorientierung

Die Orientierung wird beschrieben durch den Winkel, den die Kraftvektoren der Zugwurzeln zum Lot der Erdanziehung einnehmen (vgl. Abb. 1). Auch in der Literatur finden sich vereinzelt Angaben zur Orientierung der Zugwurzeln (z. B. KIRCHNER et al. 1934: 771, GALIL 1983). Die hier durchgeführten Untersuchungen zeigen, daß die Zugwurzelorientierung gelegentlich schwankend ist, beeinflußt einerseits durch äußere Faktoren, andererseits aber auch durch die Position der Wurzel an der Pflanze (GALIL 1965: 286). Es erscheint uns daher zweckmäßig, nicht mehr als drei Unterscheidungen zu treffen:




A. Winkel = 0° (Schwankung 0°—20°) Beispiel: *Zephyrantes candida* (Abb. 4 D)
B. Winkel = 45° (Schwankung 30°—60°) Beispiel: *Hemerocallis fulva* (Abb. 5 B)
C. Winkel = 90° (Schwankung 80°—90°) Beispiel: *Narcissus humilis* (Abb. 4 A)

Abb. 1. Die verschiedenen Orientierungsmöglichkeiten von Zugwurzeln zum Lot der Erdanziehung. Der Würfel symbolisiert das Zugobjekt, die Pfeile die Zugrichtung.

Bei A und B ist die Zugbewegung abwärts gerichtet, d. h. die Tiefenlage wird reguliert. Bei Pflanzen der Kategorie C ist die Zugbewegung seitlich, d. h. es erfolgt eine seitliche Separation vom alten Standort.

Es bleibt anzumerken, daß bei manchen Arten alle drei Orientierungsmöglichkeiten auftreten können, so beispielsweise bei *Arisarum vulgare* (vgl. GALIL 1978). Auch die Zugwurzeln von *Triteleia hyacinthina* (Abb. 1 B) zeigen verschiedene Orientierungen[3].

## (2) Ansatzpunkt der Zugwurzeln im Gesamtsystem

Allgemein kann festgestellt werden, daß die Zugwurzeln an den jüngsten Sproßteilen entstehen. Betrachtet wird dabei die Ausgliederung von Zugwurzeln am Gesamtsystem, bestehend aus dem Hauptsystem (Innovation) und den Lateralsystemen (Bereicherung). Wir unterscheiden folgende Varianten:
— (A) Zugwurzeln nur an Lateraltrieben
— (B) Zugwurzeln am Haupttrieb
  — ($B_1$) an der Oberseite
  — ($B_2$) an der Unterseite

Zu A) Der Ansatz der Zugwurzeln erfolgt nur an den Lateralsystemen, das Hauptsystem zeigt keine Zugwurzelbildung. Es erfolgt ausschließlich die räumliche Trennung von Haupt- und Lateralsystemen (vgl. GALIL 1965, 1980, 1983). Gute Beispiele sind *Triteleia hyacinthina* (SMITH 1931, siehe auch Abb. 4 B) oder *Narcissus humilis* (Abb. 4 A).

Zu B) Der Ansatz der Zugwurzeln erfolgt am Hauptsystem, wobei zwei Möglichkeiten existieren (Bezugspunkt ist die Lage des Systems zur Erdoberfläche, relevant ist die erste Ausgliederung von Zugwurzeln):

Zu $B_1$) Der Ansatz ist an der Oberseite des Systems zu finden (vgl. TROLL 1943: 2287 Abb. 1947). Beispiele hierfür sind *Sauromatum guttatum* (Abb. 5 A) oder *Lapeirousia laxa* (Abb. 5 Da).

Zu $B_2$) Der Ansatz befindet sich an der Unterseite des Systems. Beispiele hierfür sind *Zephyranthes candida* (Abb. 4 D & E) oder *Hyacinthoides non-scripta* (Abb. 4 F).

Anmerkung: Auch in B) findet man häufig — genau wie in A) — Lateralsysteme mit Zugwurzeln. Hierbei wiederholen die Lateralsysteme die Bewurzelungsverhältnisse des Hauptsystems: Haupt- und Lateralsysteme funktionieren als Einheit (Aggregation), ein Beispiel hierfür ist *Zephyranthes candida* (Abb. 4 E). Wie lange eine solche Aggregation besteht, ist abhängig davon, wie lange Haupt- und Lateralsysteme miteinander verbunden bleiben. Der grundlegende Unterschied zwischen A) und B) ist daher, daß in A) die Lateralsysteme eine Wurzelqualität zeigen, die das Hauptsystem nicht (mehr?) besitzt, d. h. in A) werden nur die Lateraltriebe durch Wurzelzug bewegt.

## (3) Zugwirkung auf das Zugobjekt

Der Zug der Wurzeln kann gleichmäßig am Zugobjekt wirken, er kann aber auch ungleichmäßig sein. Es soll daher hier zwischen ‚allseitigem' und ‚einseitigem' Zug unterschieden werden (vgl. RIMBACH 1898: 16). Einen ‚einseitigen' Zug zeigt *Lapeirousia laxa* (Abb. 5 D), einen ‚allseitigen' *Hemerocallis fulva* (Abb. 5 B).

## (4) Reihenfolge der Zugwurzelausgliederung

Die gleichzeitige Ausbildung aller Zugwurzeln, also simultaner Zug, konnte bislang bei noch keiner Art beobachtet werden. Zugwurzeln werden fortlaufend ausgegliedert, daher findet man bei den Untersuchungen an den Pflanzen i. d. R. alte Zugwurzeln (mit Querfalten) neben neuen z. B. bei *Nothoscordum inodorum* (Abb. 5 E).

## (5) & (6) Typ des innovationsfähigen Speichersystems und Richtung der Sproßverkettung

Im Rahmen unserer funktional orientierten Untersuchung genügten — wie später deutlich wird — grundlegende Unterscheidungen wie Wechselknolle—Zwiebel—Dauerrhizom und plagiotrop-orthotrop.

[3] Bei Topfkulturen ist darauf zu achten, daß die Orientierung aus ‚freien' Stücken erfolgt. Denn die Topfbegrenzung kann manchen Irrtum produzieren, z. B. wenn die Pflanze bereits tief im Topf steckt, so daß die Wurzeln kurz nach ihrer Ausgliederung den Topfboden erreichen und dann notgedrungen horizontal weiterwachsen.

### (7) Veränderung des Ansatzpunktes

Im Verlauf der Vegetationsperiode kommt es zu Veränderungen des Zugobjekts, z. B. dadurch, daß letztjährige Achsenabschnitte verbraucht und neue gebildet werden. Werden nacheinander mehrere Zugwurzeln ausgebildet, so können sich die Ansatzpunkte dieser Wurzeln kontinuierlich verschieben, sie können aber auch die gesamte Vegetationszeit über lokal eng begrenzt sein.

Ein Beispiel für die begrenzte (fixierte) Zugwurzelausgliederung ist *Lapeirousia laxa* (Abb. 5 D). Die Sproßverkettung ist orthotrop, die ersten Zugwurzeln entstehen an der Oberseite des Systems (lediglich die im Vorjahr gebildete Rhizomknolle ist zu sehen, wie Abb. 5 Da verdeutlicht). Während die neue Knolle gebildet wird, werden weitere Zugwurzeln ausgegliedert, aber lokal begrenzt an der Basis der neuen Knolle. Je mehr die alte Knolle verbraucht wird und die neue Knolle auswächst, umso stärker wirken die Zugwurzeln an der Unterseite des Zugobjekts (Abb. 5 Db). In solchen Fällen bedeutet die lokale Begrenzung der Zugwurzelausgliederung während einer Vegetationsperiode eine Verlagerung des Zugwurzelansatzpunktes.

Ein Beispiel für die kontinuierliche Zugwurzelausgliederung ist *Sauromatum guttatum* (Abb. 5 A). Es entstehen auch in diesem Fall die ersten Zugwurzeln an der Oberseite der Rhizomknolle. Während die alte Knolle verbraucht und die neue ausgebildet wird, werden weitere Zugwurzeln ausgegliedert, und zwar kontinuierlich fortschreitend immer an der Oberseite der neuen Knolle und damit an der Oberseite des Gesamtsystems.

## Die Aufstellung von Zugbewegungstypen

Es ist sinnvoll, zunächst die typischen Verlagerungen durch Wurzelzug zu charakterisieren, die Wachstumsbewegungen der Triebspitze also unberücksichtigt zu lassen. Dazu ist es notwendig, bei unseren Überlegungen von einem konstanten Zugobjekt auszugehen. Für die Einteilung der Zugbewegungstypen bleiben also die Punkte (5 & 6) und (7) zunächst unberücksichtigt (diese werden allerdings bei der Unterteilung in Untertypen bedeutsam).

Durch die Kombination der übrigen Parameter sind verschiedene Zugbewegungstypen aufstellbar, die in Abb. 2 schematisch dargestellt sind. Dabei wurde als Symbol für das Zugobjekt bewußt ein Würfel gewählt, damit keinerlei Ähnlichkeiten zu Innovationssystemen bestehen und ausschließlich die verschiedenen Zugbewegungen deutlich werden.

— Die erste Unterteilung erfolgt durch den ‚Ansatzpunkt der Zugwurzeln'. Die Ausgliederung von Zugwurzeln an Lateraltrieben bewirkt eine spezifische Zugbewegung, deren Resultat die Separation der Lateraltriebe vom Hauptsystem ist. Diese laterale Bewegung stellt den ersten Zugbewegungstyp dar (siehe Abb. 2 und als Beispiele *Narcissus humilis* und *Triteleia hyacinthina* Abb. 4 A & B).



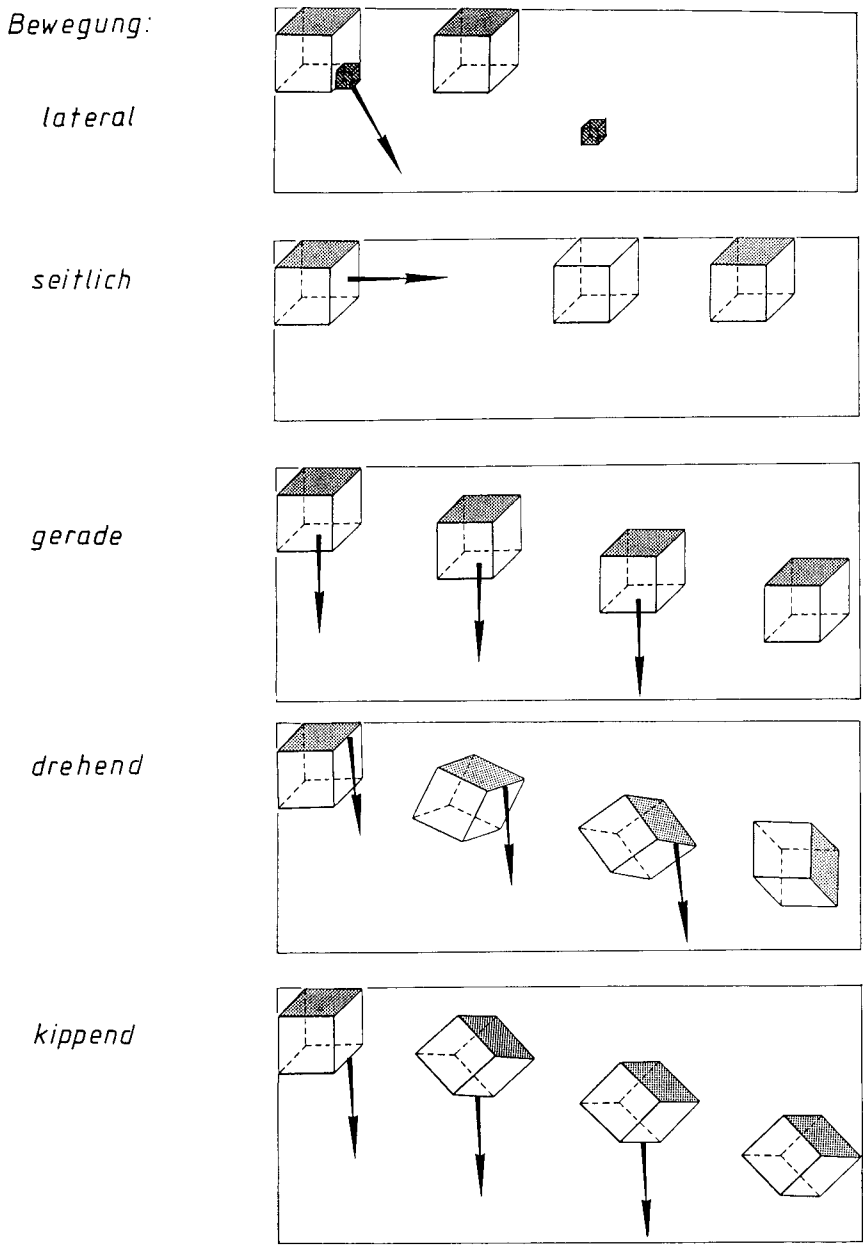



Abb. 2. Die Zugbewegungstypen. Der Würfel stellt das Zugobjekt dar. Die Pfeile symbolisieren Ansatzpunkt und Orientierung der Zugwurzeln.

— Bei der Zugbewegung der Hauptsysteme werden dagegen weitere Differenzierungen nötig, zunächst aufgrund der Wurzelorientierung. Eine Zugwurzelorientierung mit einem Winkel von 0—45° führt zu eindeutigen Abwärtsbewegungen, während Zugwurzeln mit einer Orientierung von 90° seitliche Zugbewegungen bewirken. Diese seitlichen Bewegungen werden als zweiter Zugbewegungstyp angesehen (siehe Abb. 2, als Beispiel kann man *Arisarum vulgare* in Abb. 4 C nennen).

— Die Abwärtsbewegungen erfahren nun durch die unterschiedlichen Zugwirkungen auf das Zugobjekt eine weitere Spezifizierung. Der allseitige Zug bewirkt eine gerade Abwärtsbewegung, den dritten Zugbewegungstyp. Einige Beispiele für diesen weit verbreiteten Bewegungstyp sind *Zephyranthes candida* (Abb. 4 D & E), *Hyacinthoides non-scripta* (Abb. 4 F) oder *Sauromatum guttatum* (Abb. 5 A) und *Hemerocallis fulva* (Abb. 5 B).

— Die einseitige Zugwirkung verursacht dagegen andere Zugbewegungen, wobei die Art der Bewegung vom Ansatzpunkt der Wurzeln abhängt. Ist der Ansatzpunkt ‚oben', so wird der Körper stark gedreht, bis zu max. 90° (siehe Abb. 2). Diese drehende Zugbewegung ist der vierte Zugbewegungstyp. Beispiele sind *Dracunculus vulgare* (Abb. 5 C) oder *Lapeirousia laxa* (Abb. 5 Da & Db).

— Der Ansatz ‚unten' hat dagegen eine Zugbewegung zur Folge, bei der das System zunächst um ca. 45° gekippt, danach aber gerade abwärts bewegt wird. Diese kippende Bewegung soll als fünfter Zugbewegungstyp angesehen werden. Einige Beispiele sind *Nothoscordum inodorum* (Abb. 5 E) oder *Arum italicum* (Abb. 5 F).

## Die Unterteilung in Untertypen

Der unterirdische Pflanzenkörper ist natürlich kein statisches Gebilde, sondern ist Wachstumsprozessen unterworfen, die wiederum Bewegungen der Innovationsspitze hervorrufen. Erst die Erweiterung der Zugbewegungstypen um die Bewegungen, die durch Wachstumsprozesse des Zugobjekts entstehen, gibt ein vollständiges Bild von den qualitativen Bewegungsprozessen im Boden: die Zugbewegung des Zugobjekts und die Wachstumsbewegung, die zu spezifischen Verlagerungen der Innovationsspitze führt. Dabei haben wir folgende Punkte zur Aufteilung genutzt:

— mit oder ohne Wachstumsbewegungen
  Die Pflanzen, die als Zugobjekt eine Zwiebel haben, zeigen eine Wachstumsbewegung, die wegen der geringen Ausdehnung der Zwiebelscheibe sehr gering bleibt. Die Hauptmasse der Zwiebel besteht zu jeder Zeit aus den speichernden Blättern. Es wird daher festgelegt, daß das Zugobjekt in solchen Fällen keinen Wachstumseinfluß auf die Gesamtbewegung hat (diese Festlegung gilt ebenso für Sämlinge).
— Veränderung des Ansatzpunktes innerhalb einer Vegetationsperiode (fixiert, kontinuierlich).



Untertypen sind bislang nur für die geraden, drehenden und kippenden Bewegungen gefunden worden.

Gerade Zugbewegungen kommen in Kombination sowohl mit als auch ohne Wachstumsbewegungen vor. Gerade Zugbewegungen ohne Wachstumsbewegungen (Schema in Abb. 2 Mitte) findet man häufig bei Zwiebelpflanzen, z. B. bei *Zephyranthes* oder *Hyacinthoides* (Abb. 4 D & F). Gerade Zugbewegungen mit Wachstumsbewegungen findet man dagegen häufiger bei Araceen, z. B. bei *Sauromatum* (Abb. 5 A, schematische Darstellung der Gesamtbewegung in Abb. 3 a). Die Wachstumsbewegung ist aufgrund der orthotropen Wuchsrichtung der Zugbewegung opponiert, so daß der Gesamtbewegungserfolg verringert wird. Eine Unterteilung zwischen fixiertem und kontinuierlichem Ansatz ist bei der geraden Zugbewegung unbedeutend und wird nicht vorgenommen.

Eine drehende Zugbewegung ohne Wachstumsbewegung ist sehr unwahrscheinlich, müßte dafür doch ein Zugwurzelansatz an der Spitze von Zwiebeln gefunden werden. Bei den drehenden Abwärtsbewegungen mit Wachstumsbewegungen ist dagegen die Veränderung des Wurzelansatzes wesentlich für die Qualität der Gesamtbewegung. Die Kombination aus Wachstum und Zugbewegung bei kontinuierlicher Veränderung des einseitigen Wurzelansatzes führt zu einer drehenden Bewegung, die schematisch in Abb. 3 b dargestellt ist. Ein typisches Beispiel für diese Art der Bewegung ist *Dracunculus vulgare* (Abb. 5 C). Die zunächst orthotrope Wuchsrichtung wird durch die Drehung zur plagiotropen, die Gesamtbewegung ist dann sowohl abwärts (Zug) als auch seitlich (Wachstum). Ist die Wurzelausbildung und damit der einseitige Zug dagegen auf eine Stelle fixiert, so resultiert eine Gesamtbewegung, die in Abb. 3 c schematisch wiedergegeben ist. Gute Beispiele für diese Bewegung liefern viele Iridaceen wie *Gladiolus, Crocus* oder — in Abb. 5 D abgebildet — *Lapeirousia laxa*. Auch hier ist also die orthotrope Wuchsrichtung der abwärts gerichteten Zugbewegung entgegengesetzt, wobei durch die Drehung eine seitliche Bewegungstendenz deutlich wird. Im typischen Fall findet man die Knollen am Ende der Vegetationsperiode schräg sitzend im Boden — abgebildet z. B. für *Crocus* bei TROLL (1943: 2287, Abb. 1947). Bei *Lapeirousia* ist die Bewegung durch Wurzelzug oft ungewöhnlich rasch, wodurch die alte Knolle sehr stark gedreht wird (90°) und die neue Knolle dann seitlich neben der alten auswächst (Abb. 5 Db).

Bei den kippenden Bewegungen schließlich ist sowohl die Kombination der Zugbewegung mit und ohne Wachstumsbewegungen als auch die Veränderung des Ansatzpunktes zu berücksichtigen. Es resultieren 3 verschiedene Formen der Gesamtbewegung innerhalb der Kippbewegung. *Nothoscordum* (Abb. 5 E) zeigt die Kippung ohne Wachstumsbewegung (Schema: Abb. 2 unten). Die Kombination von kippender Zugbewegung mit Wachstumsbewegungen bei kontinuierlich sich veränderndem Wurzelansatz führt zu einer Gesamtbewegung, die schematisch in Abb. 3 d skizziert ist. Ein Beispiel ist *Arum* (Abb. 5 F), häufig findet man diesen Bewegungstyp aber auch

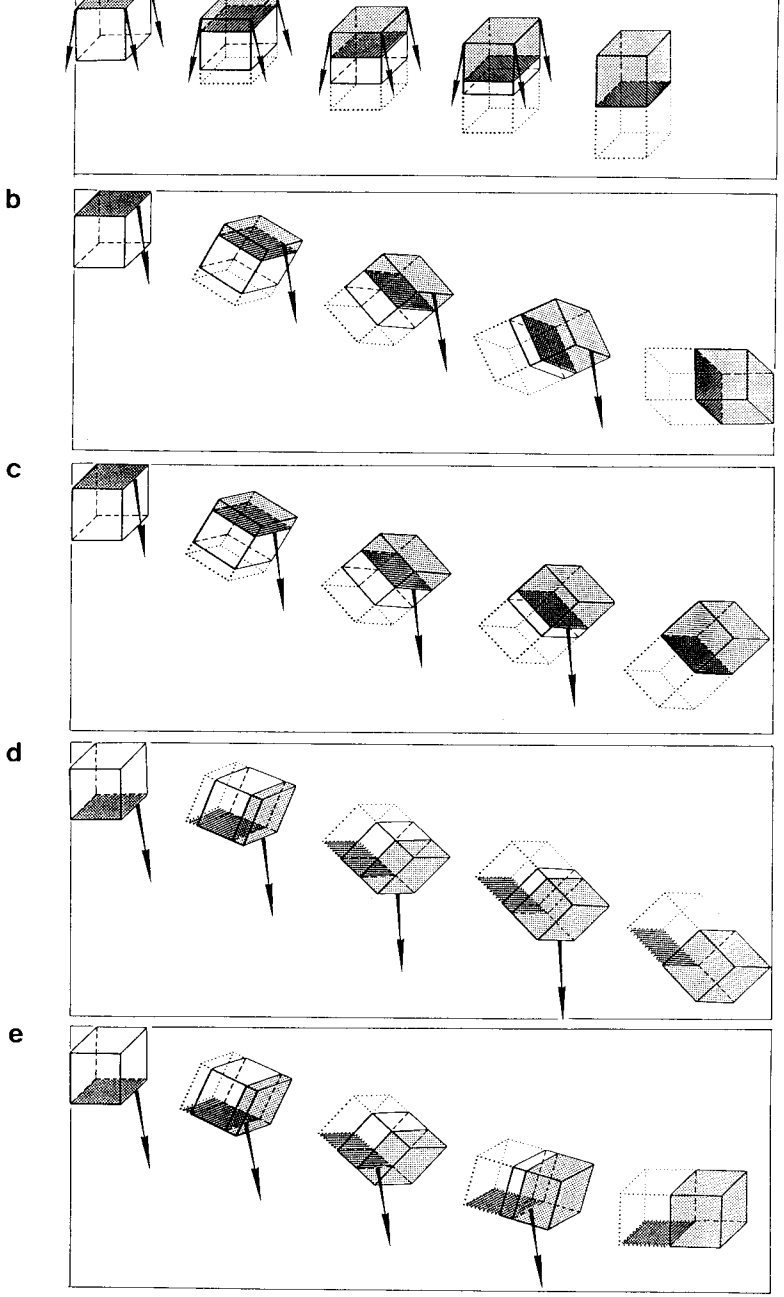



Abb. 3. Schematische Darstellung der geraden, drehenden und kippenden Zugbewegung mit Wachstumsbewegungen. Die Seite, an der die ersten Zugwurzeln ausgebildet werden, ist dunkel punktiert. Die verbrauchten Teile sind nur angedeutet, indem ihre Konturen punktiert dargestellt wurden. Die durch Wachstum entstehenden neuen Teile sind hell punktiert. In dem Maße, wie neue Pflanzenteile entstehen, werden alte Teile verbraucht (Wechselorgan). Die Pfeile symbolisieren Zugwurzelansatz und deren Ausrichtung. Jeder Pfeil steht dabei für neue Zugwurzeln. — a, Gerade Zugbewegungen. — b, Drehende Zugbewegung bei kontinuierlich sich veränderndem Wurzelansatz. — c, Drehende Zugbewegung bei fixiertem Wurzelansatz. — d, Kippende Zugbewegung bei kontinuierlich sich veränderndem Wurzelansatz. — e, Kippende Zugbewegung bei fixiertem Wurzelansatz.

Tabelle 1. Tabellarische Auflistung der verschiedenen Zugbewegungstypen mit einigen charakteristischen Beispielen.

**Typ 1: Laterale Zugbewegung**
*Narcissus humilis* (Cav.) Traub (Abb. 4 A)
*Triteleia hyacinthina* (Lindley) Greene (Abb. 4 B)

**Typ 2: Seitliche Zugbewegung**
*Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. (Abb. 4 C)
*Brodiaea coronaria* (Salisb.) Engl.

**Typ 3: Gerade Abwärtsbewegung**

**Untertyp 3.1:** ohne Wachstumsbewegungen
a: alle Sämlinge:
*Lapeirousia laxa* (Thunb. ) N.E.Br.
*Xanthorrhoea preissii* Engl.
b: Pflanzen mit ± einheitlicher Bewurzelung:
*Zephyranthes candida* (Lindley) Herbert (Abb. 4 D)
*Lilium martagon* L.
c: Pflanzen mit deutlicher Heterorhizie:
*Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. (Abb. 4 F)
*Tigridia pavonia* (L.) Ker Gawler
d: Pflanzen mit Speicherwurzeln:
*Strelitzia nicolai* Regel & G. Koch
*Chlorophytum comosum* L.

**Untertyp 3.2:** mit Wachstumsbewegungen
a: Pflanzen mit ± einheitlicher Bewurzelung:
*Sauromatum guttatum* (Wall.) Schott (Abb. 5 A)
*Zantedeschia alba-maculata* (Hook.) Beil
b: Pflanzen mit deutlicher Heterorhizie:
*Acidanthera bicolor* Hochst.
*Lapeirousia laxa* (Thunb.) N.E.Br.
c: Pflanzen mit Speicherwurzeln:
*Hemerocallis fulva* L. (Abb. 5 B)
*Asphodelus aestivus* Brot.

**Typ 4: Drehende Abwärtsbewegung**

**Untertyp 4.1:** Pflanzen mit kontinuierlichem Wurzelansatz
*Dracunculus vulgare* Schott (Abb. 5 C)
*Sauromatum guttatum* (Wall.) Schott

**Untertyp 4.2:** Pflanzen mit fixiertem Wurzelansatz
*Lapeirousia laxa* (Thunb.) N.E.Br. (Abb. 5 D)
*Crocus chrysanthus* (Herbert) Herbert

**Typ 5: Kippende Abwärtsbewegung**

**Untertyp 5.1:** ohne Wachstumsbewegungen
*Nothoscordum inodorum* (Aiton) Nicholson (Abb. 5 E)

**Untertyp 5.2:** mit Wachstumsbewegungen und kontinuierlichem Wurzelansatz
*Arum italicum* Miller (Abb. 5 F)
*Convallaria majalis* L.
*Iris pseudacorus* L.

**Untertyp 5.3:** mit Wachstumsbewegungen und fixiertem Wurzelansatz
*Hermodactylus tuberosus* (L.) Miller

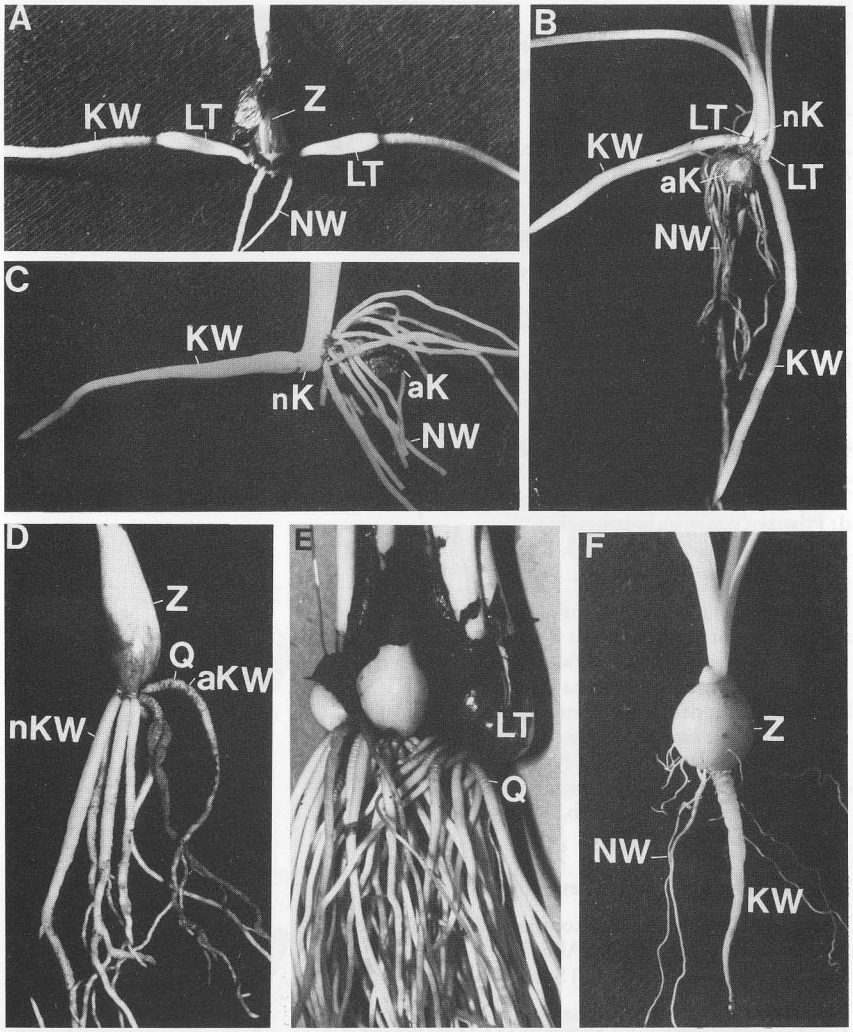



Abb. 4. Einige Beispiele für die verschiedenen Zugbewegungstypen. — A, *Narcissus humilis* (laterale Zugbewegung). — B, *Triteleia hyacinthina* (laterale Zugbewegung). — C, *Arisarum vulgare* (seitliche Zugbewegung). — D, *Zephranthes candida* (gerade Zugbewegung ohne Wachstumsbewegungen). — E, *Zephyranthes candida* (aggregiert, Bewegung wie D). — F, *Hyacinthoides non-scripta* (Bewegung wie D). — **K** = Knolle (**aK** = alte Knolle vom Vorjahr, **nK** = neue, diesjährige Knolle), **KW** = kontraktile Wurzel (Zugwurzel, **aKW** = alte Zugwurzel, inaktiv, **nKW** = neue Zugwurzel, aktiv), **LT** = Lateraltrieb, **NW** = Nährwurzel, **Q** = Querfalten, **Z** = Zwiebel.



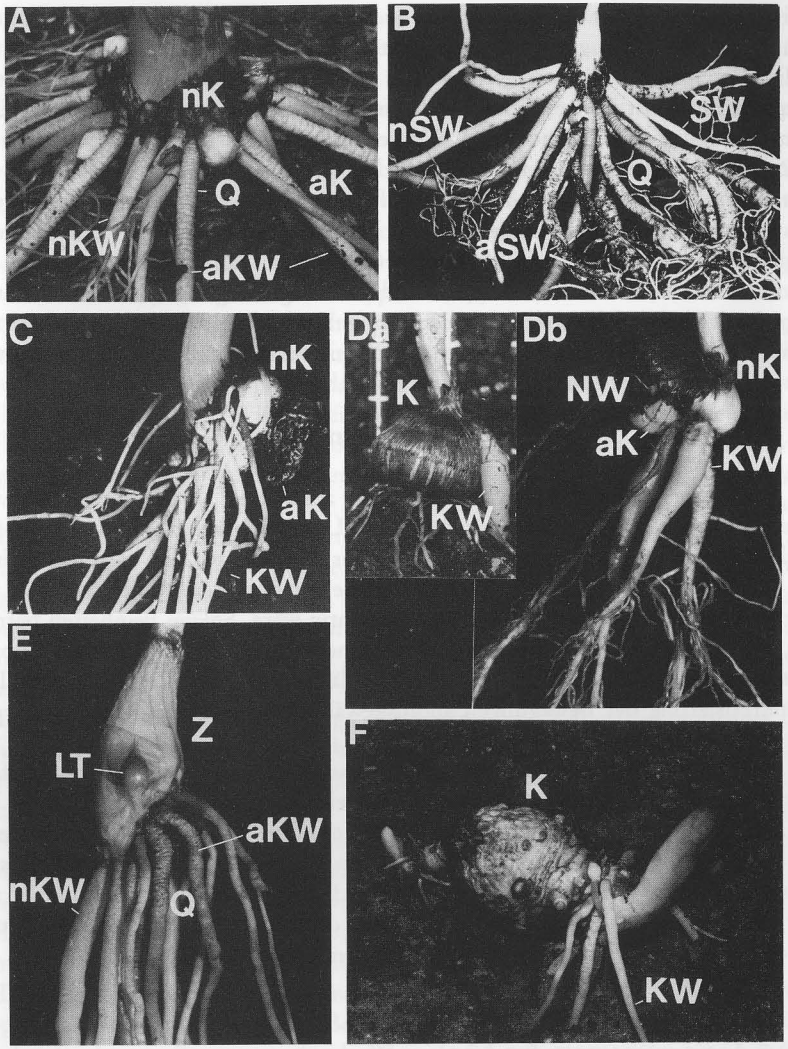



Abb. 5. Einige Beispiele für die verschiedenen Zugbewegungstypen. — A, *Sauromatum guttatum* (gerade Zugbewegung mit Wachstumsbewegungen). — B, *Hemerocallis fulva* (Bewegung wie A). — C, *Dracunculus vulgare* (drehend mit Wachstumsbewegungen bei kontinuierlich sich veränderndem Wurzelansatz). — D, *Lapeirousia laxa* (drehend mit Wachstumsbewegungen bei fixiertem Wurzelansatz). — Da, Pflanze ca. 2 Wochen nach Austrieb. — Db, Pflanze ca. 7 Wochen nach Austrieb. — E, *Nothoscordum inodorum* (kippende Zugbewegung ohne Wachstumsbewegungen). — F, *Arum italicum* (kippend mit Wachstumsbewegungen bei kontinuierlich sich veränderndem Wurzelansatz). — **K** = Knolle (**aK** = alte Knolle vom Vorjahr, **nK** = neue, diesjährige Knolle), **KW** = kontraktile Wurzel (Zugwurzel, **aKW** = alte Zugwurzel, inaktiv, **nKW** = neue Zugwurzel, aktiv), **LT** = Lateraltrieb, **NW** = Nährwurzel, **Q** = Querfalten, **SW** = Speicherwurzel (mit Zugfunktion, **aSW** = alte Speicherwurzel vom Vorjahr, **nSW** = neue Speicherwurzel), **Z** = Zwiebel.

bei Rhizompflanzen wie *Convallaria majalis* oder *Iris pseudacorus*. Durch den einseitigen Wurzelzug wird die zunächst plagiotrope Wuchsrichtung des unterirdischen Sprosses abwärts gerichtet, es resultiert eine sehr starke Abwärtsbewegung aus Wurzelzug und Wachstum. Bei kombinierter Zug- und Wachstumsbewegung mit fixiertem Wurzelansatz resultiert dagegen eine Bewegung, wie sie in Abb. 3 e schematisch dargestellt ist. Das einzige Beispiel, das wir bislang finden konnten, ist *Hermodactylus tuberosus*. Die Abwärtsbewegung ist seitlich und abwärts. Leider können keine Fotos als Dokumentation vorgelegt werden, da uns z. Z. kein Material dieser Art mehr zur Verfügung steht.

In Tabelle 1 sind zusammenfassend die Zugbewegungstypen und -untertypen mit charakteristischen Beispielen aufgelistet (die Aufteilung innerhalb der Untertypen erfolgt nur der Übersichtlichkeit halber und ist ohne Bedeutung für die Art der Bewegung).

## Diskussion

Durch die Typenbildung auf einem solch abstrakten Niveau werden die verschiedenen Bewegungen sehr einsichtig. Die Übertragbarkeit auf den konkreten Fall ist jedoch mitunter problematisch. Dies liegt daran, daß viele Feinheiten bei der Typenbildung unberücksichtigt geblieben sind, deren Kenntnis aber für die Analyse der individuellen Bewegung wichtig wäre. Solche Feinheiten betreffen insbesondere die kontinuierlichen Veränderungsprozesse z. B. des Innovationssystems, der alten Wurzeln, der Oberfläche, des Ansatzpunktes usw. Die Konkretisierung der Bewegungen an ausgewählten Beispielen soll und muß daher in nachfolgenden Arbeiten erfolgen.

Auf der anderen Seite kann durch die starke Generalisierung ein umgreifendes Raster für die Bewegungen durch Wurzelzug aufgestellt werden, da die für die Zugbewegung relevanten Punkte extrahiert werden. Mit Hilfe des Systems ist es jetzt möglich, das typische Prinzip der Zugbewegung schnell zu erfassen, wenn nur einige Parameter bekannt sind. Häufig genügt eine Abbildung, auf der die Pflanze inklusive ihrer Zugwurzeln dargestellt ist, um die Zuordnung zu einem Bewegungstyp vornehmen zu können, z. B.:

KIRCHNER, LOEW & SCHRÖTER (1934)
S. 258 *Veratrum album* = Typ 3.2.c in Tab. 1
S. 808 *Agave americana* = Typ 3.2.c
S. 828 *Romulea bulbocodium* Sämling = Typ 3.1.a
S. 830 *Romulea bulbocodium* adult = Typ 4.2

PHILLIPS & RIX (1983):
S. 31 *Romulea bulbocodium* adult = Typ 4.2
S. 63 *Bellevalia hyacinthoides* = Typ 3.1.b
S. 73 *Iris* x *warlsind* = Typ 3.1.c (u. a. *Iris*-Arten S. 59)
S. 103 diverse *Trillium*-Arten = Typ 5.2

Bislang liegen keine Anhaltspunkte — auch nicht durch eine Überprüfung anhand von Abbildungen in der Literatur — auf prinzipiell andersartige Zugbewegungen bei den Monokotylen vor, so daß z. Z. davon ausgegangen wird, daß das im Bereich der Monokotylen realisierte Zugbewegungsspektrum erfaßt ist.



Bei vielen Arten ist die Bewegung einheitlich und leicht einem bestimmten Typ zuzuordnen (z. B. bei *Hyacinthoides* oder *Hemerocallis*). Einige Arten sind dagegen keineswegs immer eindeutig auf nur einen Bewegungstyp beschränkt. So sind insbesondere die drehenden und kippenden Bewegungen oft Bestandteil einer komplexen Zugbewegung. Dies soll stellvertretend am Beispiel von *Sauromatum guttatum* erläutert werden. Die Bewegung kann sowohl gerade (Typ 3.2.a), drehend (Typ 4.1) als auch kippend (Typ 5.2) sein[4]. Diese Variationsbreite ist in Abb. 6 für *Sauromatum guttatum* schematisch dargestellt (die genaue Beschreibung am Objekt erfolgt in einer späteren Arbeit). Die typische Bewegung ist individuell geprägt, da Parameter wie die Größe des Zugobjekts, die Zugwirkung und die Höhe der Systemkraft (PÜTZ 1989) entscheidenden Einfluß nehmen. Kleine, junge Knollen zeigen i.d.R. eine komplexe Zugbewegung innerhalb einer Vegetationsperiode (gerade, drehend, kippend, Abb. 6 a). Die Endlage der neuen Knolle ist zugleich Ausgangsposition für die nächste Vegetationsperiode. Bei neuerlichem Zug wird die Knolle dann in dieser schräg abwärts gerichteten Position gerade nach unten bewegt. Erst wenn die Zugwirkung der Wurzeln schwächer wird (z. B. bei fehlender Induktion zur Zugwurzelbildung bei Erreichen der optimalen Tiefenlage), kann die ursprüngliche Position der Knolle wieder erreicht werden (durch asymmetrisches Auswachsen der neuen Knolle).

Bei *Sauromatum*-Pflanzen mit großen Rhizomknollen ist die Bewegung innerhalb einer Vegetationsperiode bei aufgerichteter Ausgangsposition gerade, allerdings mit einer leicht drehenden Tendenz (Abb. 6 b, 1. Reihe), ermöglicht durch einen tendenziell einseitigen Wurzelansatz[5]. Die Drehung kann jetzt entsprechend der Abb. 6 b (2. & 3. Reihe) weiter verstärkt werden, so daß insgesamt eine Bewegung möglich ist, die der der jungen Knollen entspricht — allerdings viel langsamer. Häufig kommen die großen Knollen über eine leichte Drehung nicht hinaus, da die durch Wurzelzug bedingte Schräglage durch asymmetrisches Auswachsen der neuen Knolle weitgehend ausgeglichen wird.

Diese komplexen Zugbewegungen verdeutlichen, daß dem Dreh- bzw. Kippvorgang offenbar besondere Bedeutung beim Bewegungserfolg und damit bei der Funktion ‚Bewegung durch Wurzelzug' zukommt. Obschon — wie eingangs der Diskussion schon bemerkt — viele Feinheiten der Zugbewegung erst durch weitere Untersuchungen näher erfaßt werden müssen, sind für einen

[4] Dies ist nicht zuletzt altersabhängig; so zeigen alle Sämlinge — nicht nur bei *Sauromatum* — eine Bewegung nach Typ 3.1, obschon ältere Pflanzen häufig einem anderen Zugbewegungstyp zugeordnet werden müssen.

[5] Daß der Wurzelansatz zwischen allseitig und einseitig mit allen Übergängen existiert, kann auch bei einigen anderen Pflanzen beobachtet werden. So zeigt beispielsweise *Lapeirousia* i.d.R. einen einseitigen Wurzelanatz; bei besonders kräftigen Pflanzen findet man aber auch, daß rund um die Achse (also allseitig) Zugwurzeln ausgegliedert werden.

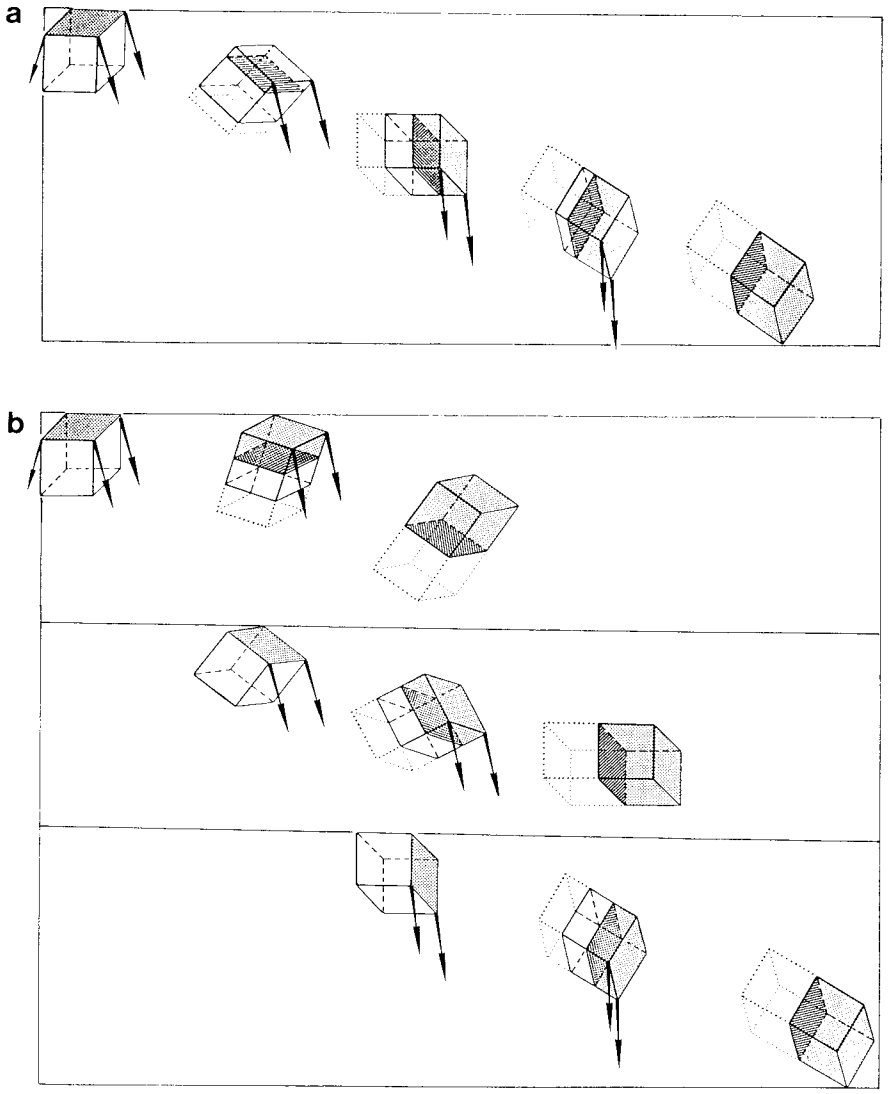



Abb. 6. Die Zugbewegung bei *Sauromatum* (Symbole vgl. Abb. 3). — a, Komplexe Zugbewegung von Pflanzen mit kleinem Zugobjekt innerhalb einer Vegetationsperiode. — b, Die Bewegung von Pflanzen mit großem Zugobjekt im Verlauf dreier Vegetationsperioden (weitere Erläuterung im Text).



gesteigerten Bewegungserfolg vermutlich zwei besondere Effekte des Dreh- bzw. Kippvorgangs verantwortlich zu machen. Einerseits gleitet das Zugobjekt hinter die Zugwurzeln und wird entlang deren Zugbahn bewegt: ein Kanaleffekt wird aufgebaut, der Zugerfolg bei konstanter Zugkraft wird größer (vgl. FROEBE & PÜTZ 1988)!

Andererseits ist die Veränderung der Wuchsrichtung bedeutsam: bei der Umorientierung der orthotropen in die plagiotrope ist die Wachstumsbewegung der Zugbewegung nicht mehr opponiert. Die Abwärtsbewegung durch Wurzelzug wird dann nicht mehr durch das Wachstum der neuen Knolle z. T. aufgehoben. Wird die plagiotrope Orientierung sogar in eine abwärts gerichtete Wuchsrichtung gebracht, so resultiert eine gemeinsame Abwärtsbewegung sowohl durch Wurzelzug als auch durch das Wachstum der unterirdischen Sproßteile! Solche kombinierten Abwärtsbewegungen können dann beachtliche Bewegungen innerhalb einer Vegetationsperiode erzielen — bei *Arum italicum* z. B. konnten bis zu 80 mm gemessen werden — so daß die Pflanzen möglichst schnell ihre optimale Lage im Boden einnehmen.

## Zusammenfassung

Geophyten überdauern ungünstige Perioden in bestimmten Tiefenlagen im Erdboden. Die optimale Tiefenlage wird dabei bei vielen Geophyten durch die Aktivität kontraktiler Wurzeln erreicht. Diese Zugwurzeln erzeugen durch ihre Verkürzung eine Zugkraft, mit der das innovationsfähige Speichersystem bewegt werden kann. Durch wiederholtes Ausgraben verschiedener Individuen einer Art während der Vegetationsperiode kann die unterirdische Bewegung rekonstruiert werden. Unsere Untersuchungen zeigen, daß bei den Monokotylen fünf charakteristische Bewegungen (Zugbewegungstypen) beobachtbar sind: lateral, seitlich, gerade, drehend, kippend.

Bei der Gesamtbewegung spielen zudem Wachstumsbewegungen der unterirdischen Sproßachse eine Rolle. Diese werden zur Aufstellung von Untertypen berücksichtigt. Typen und Untertypen werden schematisch dargestellt (Abb. 2 & 3) und exemplarisch konkretisiert (Abb. 4 & 5). Es wird darauf hingewiesen, daß bei einigen Arten auch die Kombination verschiedener Zugbewegungen zu komplexen Gesamtbewegungen realisiert ist.

Frau H. AKBARI danke ich herzlich für die gewissenhafte Anfertigung der Abbildungen. All denen, die mir bei der Beschaffung von Pflanzenmaterial behilflich waren, sei an dieser Stelle nochmals mein aufrichtiger Dank ausgesprochen.

## Literatur

FROEBE, H. A. & PÜTZ, N. 1988: Orientierende Versuche zur Verlagerung pflanzlicher Organe im Erdboden durch definierte Kräfte. — Beitr. Biol. Pflanzen **63**: 81—100.

GALIL, J. 1958: Physiological studies on the development of contractile roots in geophyts. — Bull. Res. Counc. Israel **6**: 223—236.

— 1965: Vegetative Dispersal of *Allium neapolitanum*. — Amer. J. Bot. **52**: 282—286.

— 1978: Morpho-ecological studies on *Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. — Israel J. Bot. **27**: 77—89.

— 1980: Kinetics of bulbous plants. — Endeavour **5**: 15—20.

— 1983: Vegetative Dispersal of *Muscari parviflorum* Desf. — Israel J. Bot. **32**: 221—230.

IZIRO, Y. & HORI, Y. 1983: Retranslocation of photoassimilates accumulated in contractile root(s) to daughter corm or bulbs in *Gladiolus* and *Oxalis bowieana*. — J. Japan. Soc. Hort. Sci. **51**: 56—64.

KIRCHNER, O., LOEW, E., VON & SCHRÖTER, C. 1934: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. 1, Abt. 3 u. 4. — Stuttgart: Ulmer.

PHILLIPS, R. & RIX, M. 1983: Das Kosmosbuch der Zwiebel- und Knollenpflanzen. — Stuttgart: Franckh'sche Verlagsbuchhandlung.

PÜTZ, N. 1989: Funktion und Leistungsvermögen kontraktiler Monokotylenwurzeln. — Diss. math.-natur. Fakultät R.W.T.H. Aachen.

RIMBACH, A. 1897: Über die Lebensweise des *Arum maculatum*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **15**: 178—182.

— 1898: Die kontraktilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. — Beitr. Wiss. Bot. (Stuttgart) **2**: 1—26.

SMITH, F. H. 1931: The corm and contractile roots of *Brodiaea lactea*. — Amer. J. Bot. **17**: 916—927.

TROLL, W. 1943: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Erster Band: Vegetationsorgane, III. Teil. — Berlin: Gebr. Borntraeger.

WOODHEAD, T. W. 1904: Notes on the bluebell. — The Naturalist **566**: 41—48 u. 81—88.

Zur Veröffentlichung angenommen am 10. September 1990

Anschrift des Verfassers:
Dr. NORBERT PÜTZ, Botanisches Institut R.W.T.H. Aachen, Abteilung Morphologie, Worringer Weg, D-5100 Aachen.