

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 60 (1950)

Artikel: Histologische und physiologische Gradienten in der Wurzelspitze
Autor: Wanner, H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-42135>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 08.02.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Histologische und physiologische Gradienten in der Wurzelspitze

Von *H. Wanner*

Aus dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

Eingegangen am 8. Mai 1950

Den Blatt- und Blütenanlagen als determinierte Meristeme stellt *Sinnott* (1938) die Wurzel- und Sproßspitzenmeristeme als « indeterminate » Meristeme mit unbegrenztem meristematischem Wachstum gegenüber. An diesen letzteren lassen sich die grundlegenden Erscheinungen der zellulären und Organentwicklung besonders gut studieren, da hier permanent eine kontinuierliche Entwicklungsreihe vorhanden ist. Die Wurzelspitze allein hat dazu noch den besonderen Vorteil, daß die Ausbildung von Seitenorganen nicht in unmittelbarer Nähe des Spitzenmeristems stattfindet wie in der Sproßspitze, so daß die Verhältnisse an *einem* gut zugänglichen und ausgedehnten Bildungsort untersucht werden können.

Histologisch am ausgeprägtesten sind in der Wurzelspitze die *axialen* Gradienten der Zellteilung, Zellgröße und Zelldifferenzierung. Aber auch in *radialer* Richtung lassen sich solche Gradienten feststellen, die allerdings nicht durchgehend stetig sind wie die axialen. Diese zytologisch-histologischen sind naturgemäß eng mit physiologischen Gradienten verbunden: mitotische Aktivität (*Wagner* 1930), Streckungswachstum, Atmungsintensität (*Wanner* 1944, *Machlis* 1944, *Berry* und *Brock* 1946, *Prevot* 1940) Saccharaseaktivität (*Wanner* und *Leupold* 1947), elektrische Potentialdifferenzen (*Ramshorn* 1934), Dipeptidaseaktivität (*Linderström* und *Holter* 1932), osmotische Größen (*Burström* 1942), und im Hinblick auf die spezielle Funktion der Wurzel als Absorptionsorgan wurden auch Gradienten der Wasser- und Salzaufnahme gefunden. Die vergleichende Analyse zweier oder mehr solcher Gradienten hat sich besonders im Falle der Wurzel als sehr fruchtbar erwiesen, indem daraus bedeutsame Schlüsse, z. B. in bezug auf den Mechanismus der Zellstreckung (siehe z. B. *Burström* l. c.), gefolgert werden könnten. Wertvoll ist bei diesem Vorgehen vor allem die Möglichkeit, *physiologische Größen auf die einzelne Zelle* zu beziehen, indem eben z. B. die mit dem Wachstum zusammenhängenden Erscheinungen zur

Hauptsache intrazellulär sich abspielen und von außen her nur gesteuert werden. Eine solche Bezugnahme auf die einzelne Zelle setzt im Falle der Wurzel natürlich voraus, daß die Zahl der Zellen pro Längeneinheit der Wurzel bekannt ist. Die Größe der auszuzählenden Längeneinheiten muß sich dabei nach der Steilheit der physiologischen Gradienten richten: Bedeutende Veränderungen physiologischer Größen auf kurze Distanzen bedingen notwendigerweise die Kenntnis der Zellzahlen in entsprechend kleinen Wurzelsegmenten und umgekehrt. B u r s t r ö m (l. c.) und andere haben sich z. B. so geholfen, daß sie die Längen, bzw. Anzahlen nur der Epidermiszellen berücksichtigten und als Bezugsgrößen verwendeten. Für Untersuchungen über die Zusammenhänge physiologischer Größen mit der *Zellstreckung* ist dieses einfache Verfahren ohne weiteres zulässig, denn falls kein gleitendes Wachstum zwischen den einzelnen Wurzelgeweben vorkommt, was nach bisherigen Untersuchungen unwahrscheinlich ist, ist anzunehmen, daß die Zellstreckung auf dem ganzen Wurzelquerschnitt gleichzeitig, wenn auch möglicherweise mit verschiedener Intensität, verläuft. Die Gradienten von Stoffwechselgrößen hingegen, wie z. B. die Atmung, sollten auf die gesamte Zellenzahl bezogen werden können. Hierfür standen bisher in der Literatur keine genügenden Zahlenangaben zur Verfügung. Die genauesten Messungen hat M. E. Reid (1941) an *Pisum*-(Cowpea-?) Wurzeln durchgeführt. Sie bestimmte die Anzahl Zellen in fünf Segmenten von 1, 2, 2, 5 und 10 mm Länge (beginnend hinter der Wurzelhaube), und zwar getrennt für Außen- und Innenrinde, Perizykel und Endodermis zusammen, und Zentralzylinder.

Die Analyse auf Gesamtphosphor und Gesamt-N der ausgezählten Wurzelzonen und Bezug der Ergebnisse auf die Zellenzahlen ergaben, daß sowohl der N-Gehalt wie der P-Gehalt der einzelnen Zelle bei der Streckung zunimmt, und zwar P in der Streckungszone etwas rascher als N. In der letzten Zone (10—20 mm von der Spitze) nehmen beide Elemente in den Zellen wieder ab. Dieses Resultat zeigt deutlich, daß die Zellstreckung kein Vorgang ist, der nur auf der Einlagerung von H₂O in die sich bildenden Vakuolen beruht. Ähnliche Ergebnisse sind ja in bezug auf den N-Gehalt pro Zelle auch von B l a n k und F r e y - W y ß l i n g (1941) bei der Mais-Koleoptile erhalten worden.

Für unsere schon früher veröffentlichten Untersuchungen über die zonale Verteilung der Atmungsintensität in der Wurzelspitze haben wir Wurzeln von Weizen und *Allium cepa* verwendet. Um diese Messungen auf die einzelnen Zellen zu beziehen, können die Zahlen von Reid natürlich nicht benützt werden. Wir haben deshalb an den auch von anderen für Atmungsuntersuchungen (siehe B e r r y 1949) viel benützten Wurzeln von *Allium cepa* eine genaue Auszählung durchgeführt und die erhaltenen Resultate als Bezugsgröße für Atmungsmessungen und N-Analysen benützt.

Methoden und Material

Es wurden Zwiebeln der Rasse « Gelbe Zittauer » in Hyazinthen-gläsern zur Wurzelbildung gebracht. Für die mikroskopische Untersuchung wie auch für die Messungen des N-Gehaltes und der Atmungsintensität wurden nur Wurzeln von 4 bis 5 cm Länge benützt. Um die Zellenzahlen zu ermitteln, gelangten in üblicher Weise hergestellte und gefärbte Mikrotomschnitte von 24μ Dicke zur Verwendung. Das Auszählen der Zellen ist im Mikroskop sehr mühsam, und es unterlaufen dabei leicht Fehlzählungen. Es hat sich am vorteilhaftesten erwiesen, die Schnitte auf ein horizontales Koordinatensystem zu projizieren und hier sektorenweise die Zellen auszuzählen. Von den verschiedenen Geweben der Wurzel wurden auseinandergehalten: Epidermis (bzw. Dermatogen), übrige Wurzelrinde (Periblem), Endodermis, Zentralzylinder (Plerom). Die Ausmessung der Zellenlänge in axialen Längsschnitten gestattet, zusammen mit der Auszählung von Querschnitten, die Zahl der Zellen pro Längeneinheit zu ermitteln.

Der Gesamt-N wurde in üblicher Weise mit dem Mikro-Kjeldahl-Verfahren ermittelt. Portionen von etwa zehn Wurzeln wurden zu diesem Zwecke nebeneinandergelegt und gleichzeitig mit einem Gerät, das aus parallel im Abstand von 1 mm zusammengeschaubten Rasierklingen bestand, in 1 mm lange Zonen zerschnitten.

Die Bestimmung der Atmungsintensität von ebenfalls 1 mm langen Wurzelzonen geschah mit Hilfe der schon früher von mir beschriebenen Kapillar-Respirometer-Methode (W a n n e r 1944).

Für die Durchführung der Zellenzählungen bin ich den Herren K. F r a n k und A. B r u h i n, für die N-Bestimmungen Frau U r s u l a E u g s t e r - L a u c h e n a u e r zu Dank verpflichtet.

Ergebnisse

Zellenzählungen: An Stelle einer tabellarischen Wiedergabe der umfangreichen Resultate beschränken wir uns auf deren eindrucklichere graphische Darstellung (Abbildungen 1—3). Abbildung 1 zeigt die Anzahl Zellen in Wurzelhaube, Epidermis, Rinde und Zentralzylinder, jeweils umgerechnet auf 1 mm Wurzellänge in Abhängigkeit von der Distanz zur Wurzelspitze. Die Kurven für die drei Gewebe haben einen übereinstimmenden Verlauf: ein steiler Anstieg zu Beginn, gleichbedeutend mit einer Zunahme der meristematischen Aktivität, nachher ein Absinken der Zellenzahl pro Längeneinheit, verursacht durch die abnehmende Teilungstätigkeit, begleitet von der Zellstreckung (die Zahl der Zellen der Wurzelhaube läßt sich gegen das basale Ende nicht mehr genau feststellen, weshalb nur die maximale ermittelte Zahl aufgetragen ist). Bemerkenswert sind folgende Einzelheiten beim Vergleich der drei Kurven: Epidermis, Wurzelrinde und Zentralzylinder zeigen alle das

Maximum der Zellenzahl zwischen 1 und 2 mm Abstand von der Wurzelspitze. Vom vierten Millimeter an verändern sich die Zahlenverhältnisse pro Millimeter Wurzellänge nur noch sehr wenig. Die Maxima der Zellenzahlen stimmen aber bei den drei verschiedenen Geweben nicht miteinander überein, sondern sind deutlich gegeneinander verschoben. Bei 1 mm Abstand von der Wurzelspitze hat die Zahl der Dermatogenzellen schon ihr Maximum erreicht, um nachher allmählich über eine

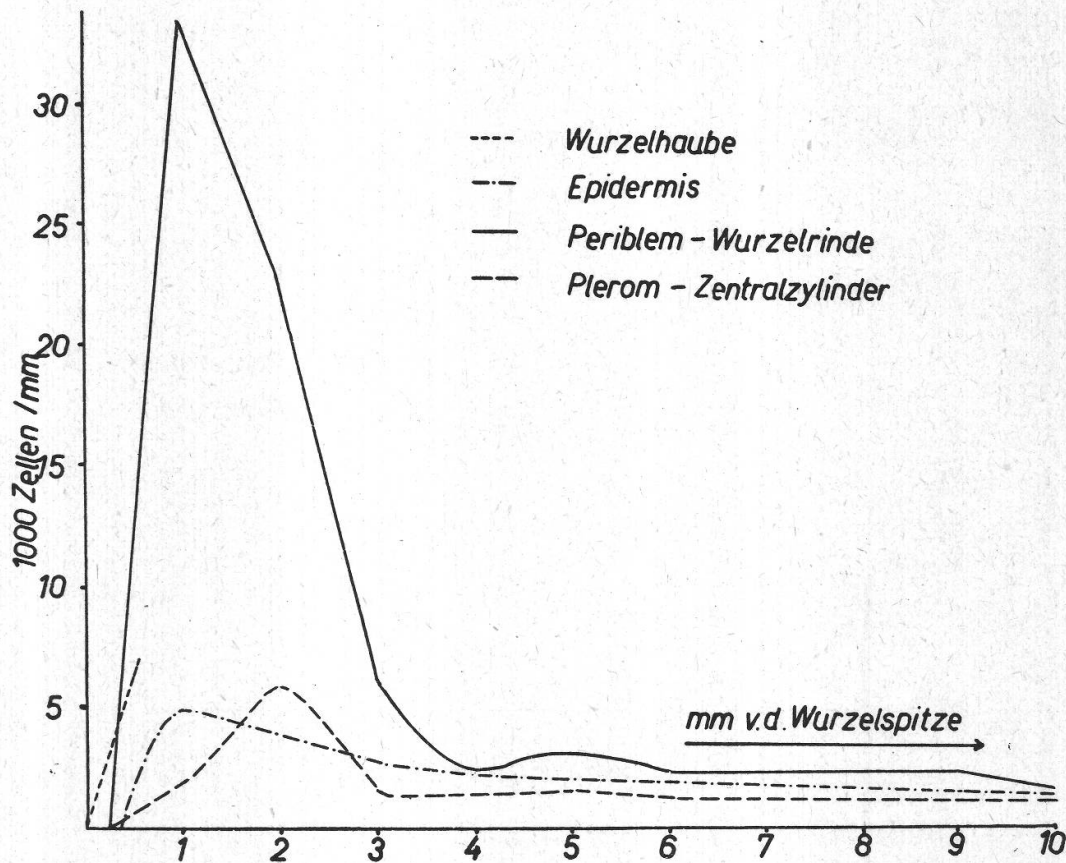


Abbildung 1

Die Zellenzahl, umgerechnet auf den mm Wurzellänge für die einzelnen Gewebe der Wurzel von *Allium cepa*. Abszisse: Abstand von der Wurzelspitze (inkl. Wurzelhaube)

sehr ausgedehnte Strecke langsam abzufallen. Eine scharfe Grenze zwischen Streckungszone (Abfall nach rechts vom Kurvenmaximum aus) und Reifungszone (flacher Teil der Kurve) läßt sich nicht feststellen. Auf dasjenige der Epidermis folgt das sehr hohe Maximum der Zellenzahl im Periblem bei einem Abstand von etwas mehr als 1 mm von der äußersten Wurzelspitze. Der Abfall von diesem Maximum nach rechts ist fast so steil wie der Anstieg und läßt sich ziemlich gut bei einer Distanz von 4 mm gegen die Reifungszone abgrenzen. Das zweite Maximum dieser Kurve bei 5 mm ist statistisch nicht gesichert. Das Plerom

erreicht die maximale Zahl von Zellen pro Längeneinheit erst bei 2 mm. Die Streckung seiner Zellen ist auf den Bereich von 2 bis 3 mm beschränkt. Über diesen Abstand hinaus verändert sich die Zellenzahl nicht mehr wesentlich. Die Verschiebung der drei Maxima der Zellenzahl gegeneinander kann nur so erklärt werden, daß offenbar das meristematische und das Streckungswachstum bei den drei verschiedenen Gewebetypen in ungleicher Entfernung von der Wurzelspitze ineinander übergehen: Die Epidermiszellen beginnen sich zuerst zu strecken, gefolgt von den Rindenzellen, und schließlich kommen zuletzt die Elemente des Zentralzylinders zur Streckung.

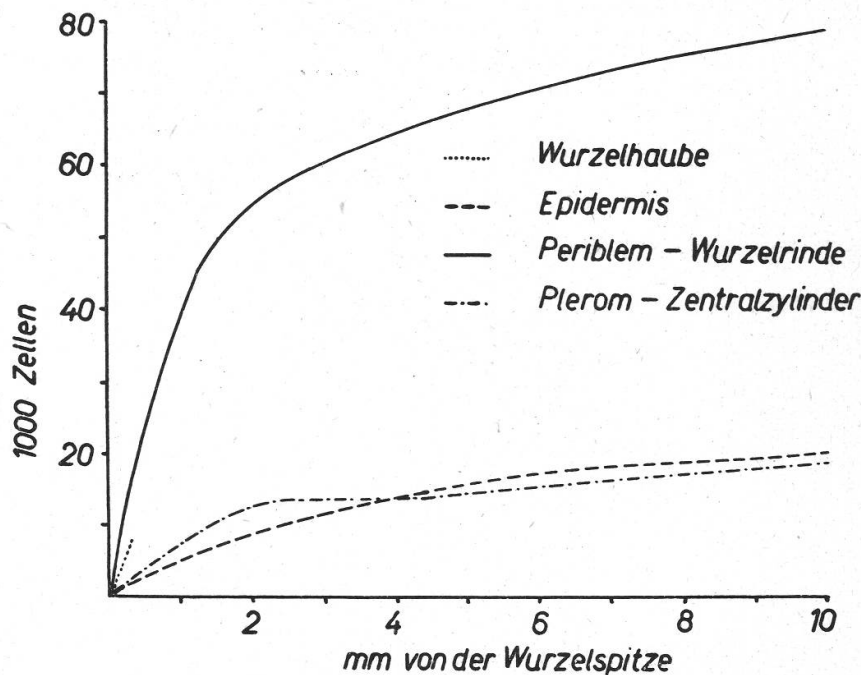


Abbildung 2

Gesamtzahl aller Zellen der einzelnen Wurzelgewebe bis zu den auf der Abszisse abgetragenen Distanzen von der Wurzelspitze

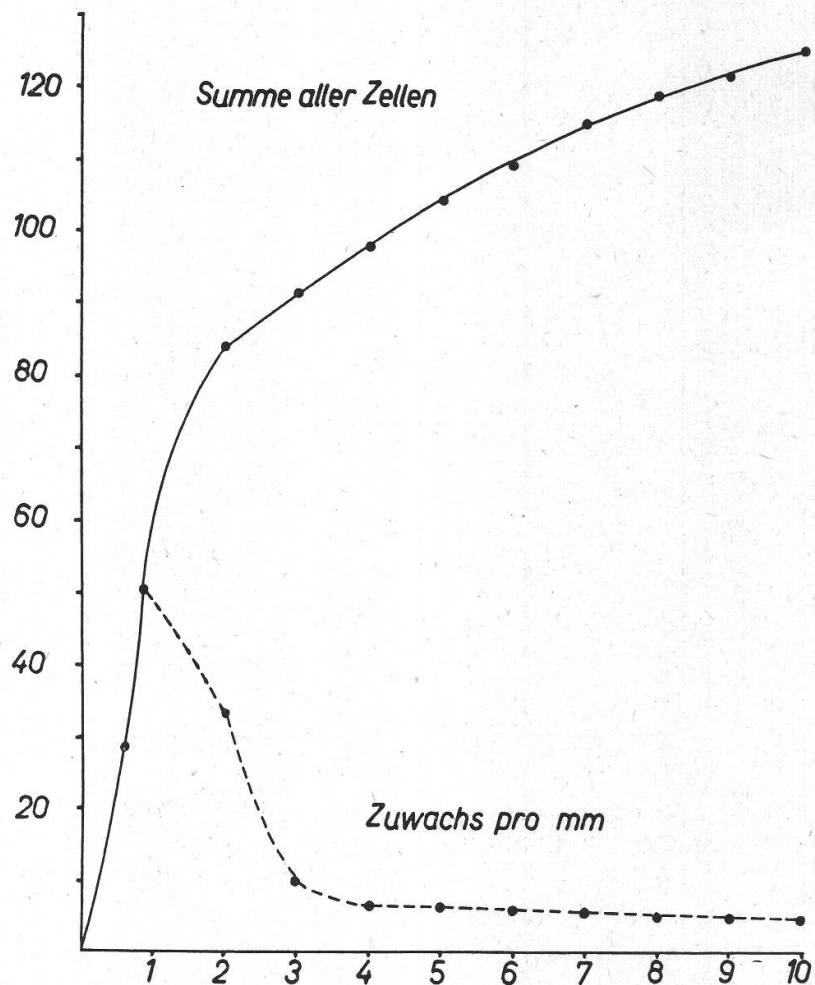
Die Abbildungen 2 und 3 stellen die Resultate der Zellenzählungen dar, wenn jeweilen die Gesamtzahl aller Zellen der einzelnen Gewebe (Abbildung 2) oder der ganzen Wurzel (Abbildung 3) gegen den Abstand von der Wurzelspitze aufgetragen wird. Der Vergleich der beiden Abbildungen zeigt, daß die Zellenzahl und ihre Zunahme für die ganze Wurzel weitgehend bestimmt werden durch die Zahl der Zellen der Wurzelrinde. In Abbildung 3 ist gestrichelt noch die Zunahme der Zellenzahl pro Millimeter für die ganze Wurzel dargestellt worden. Aus dieser Kurve ist ersichtlich, daß die eigentliche Streckungszone bei 4 mm Entfernung von der äußersten Wurzelspitze ihren Abschluß findet. Die Zahl der Zellen pro Längeneinheit nimmt zwar auch noch darüber hinaus ab, aber in bedeutend geringerem Maße als in der

Streckungszone i. e. S. Es müssen sich demnach auch noch die Wurzelzonen über 4 mm Abstand von der Wurzelspitze etwas strecken.

Für die nachfolgend beschriebenen Resultate der Bezugnahme von N-Gehalt und Atmungsgröße pro Millimeter Wurzellänge auf die einzelne Zelle sind die Zahlen benützt worden, die auf der gestrichelten Kurve von Abbildung 3 entnommen werden können, d. h. der Gesamtzahl aller Zellen pro Millimeter Wurzellänge.

N-Gehalt: Der Gesamt-N-Gehalt von 1 mm langen einzelnen Wurzel-

Abbildung 3
Gesamtzahl aller Zellen der Wurzel bis zu den auf der Abszisse abgetragenen Distanzen von der Wurzelspitze (ausgezogene Kurve); Zunahme der gesamten Zellenzahl pro mm Wurzellänge (gestrichelte Kurve). Ordinate: Zahl der Zellen in 1000



segmenten nimmt, wie auch schon die Untersuchungen von Reid (l. c.) zeigen, von der Spitze aus in basaler Richtung ab: Das Meristem ist sehr plasmareich und ohne Vakuolen, während in Streckungs- und Reifungszone sich Vakuolen entwickeln und damit den N-Gehalt pro Längen- oder pro Volumeneinheit der Wurzel herabdrücken. Werden nun die Resultate von solchen N-Bestimmungen auf die gesamte Zellenzahl in den entsprechenden Segmenten bezogen, so erhält man die in Abbildung 4 dargestellten Kurven. Es sind hier die Resultate zweier Analysenserien dargestellt, die an Wurzeln, welche einerseits in wasserdampfgesättigter Luft und andererseits in Leitungswasser aufgezogen wurden.

Als Resultat ergibt sich eine mehr oder weniger kontinuierliche Steigerung des N-Gehaltes pro Zelle über die gesamte untersuchte Wurzellänge von 10 mm, sowohl bei den « Luft »- wie bei den « Wasser »-Wurzeln. Die in Wasser erzielten Wurzeln sind immer etwas gestreckter als die in Luft gewachsenen, was sich im N-Gehalt auch darin äußert, daß die Luftwurzeln höheren Gesamt-N-Gehalt pro Zelle in den basalen Wurzelzonen erreichen. Beide Kurven zeigen die stärkste Zunahme des N-Gehaltes pro Zelle in der Region der Streckungszone, aber auch in der Reifungszone ist ein ständiges Ansteigen des N-Gehaltes pro Zelle fest-

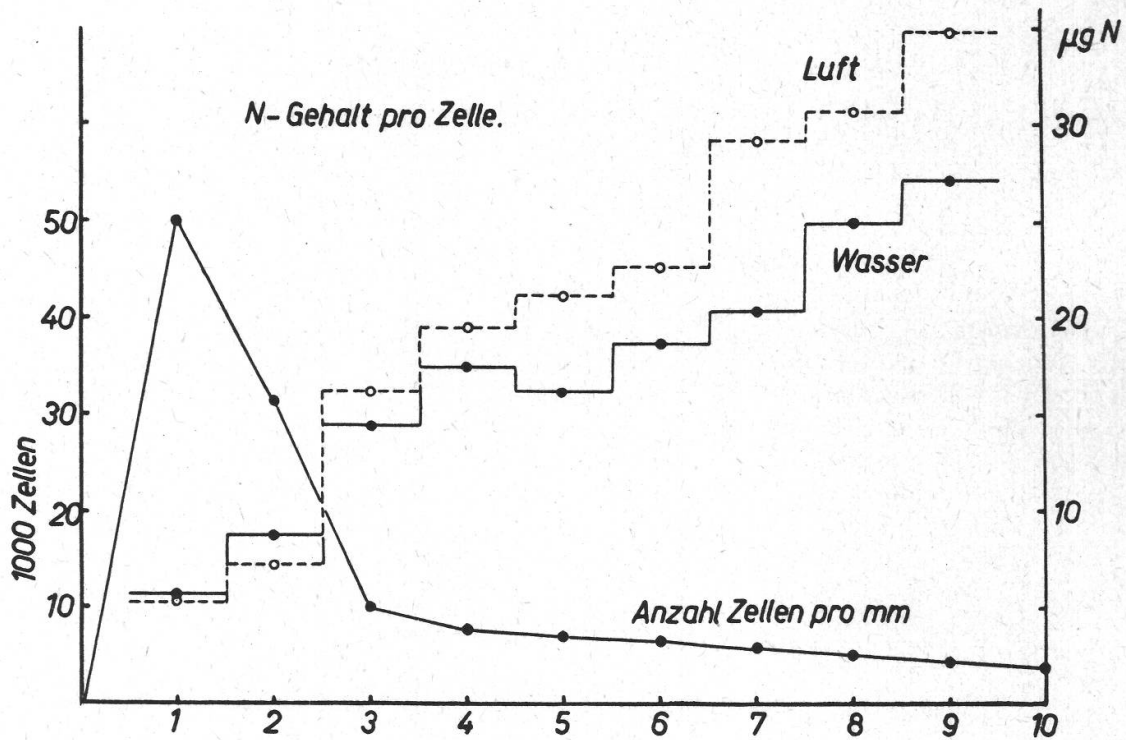


Abbildung 4

Gesamt-N-Gehalt der Wurzelzellen in Abhängigkeit von der Entfernung von der Wurzelspitze

zustellen, offenbar bedingt durch eine entsprechende Zunahme der Plasmamenge der einzelnen Zellen.

Atmungsbestimmungen: Wie von mir schon früher festgestellt (Wanner 1944) und von anderen bestätigt werden konnte, ist die Atmungsintensität (Sauerstoffverbrauch) im Meristem, bezogen auf Länge oder Volumen der Wurzel, am intensivsten, sinkt gegen die Streckungszone ab und erreicht in der Reifungszone ein Minimum, um nachher wieder gegen das basale Ende der Wurzel hin etwas anzusteigen. Werden nun solche Atmungsintensitäten umgerechnet auf die Gesamtzahl der Zellen in der betreffenden Wurzelzone, erhält man die ausgezogene Kurve von Abbildung 5. Aus dieser ist ersichtlich, daß die einzelne Zelle in der Mitte der Streckungszone die höchste Atmungs-

intensität aufweist. Nach Beendigung der intensiven Zellstreckung, im Bereich von 4 bis 5 mm, sinkt der Sauerstoffverbrauch der einzelnen Zelle stark ab, erreicht in einem Abstand von 7 bis 8 mm von der Wurzelspitze ein Minimum, um nachher wieder etwas anzusteigen.

Die Atmungsintensität wurde auch noch umgerechnet auf den N-Gehalt der einzelnen Zelle, woraus die gestrichelte Kurve der Abbildung 5 resultierte. Sie zeigt den gleichen Verlauf wie die Kurve der

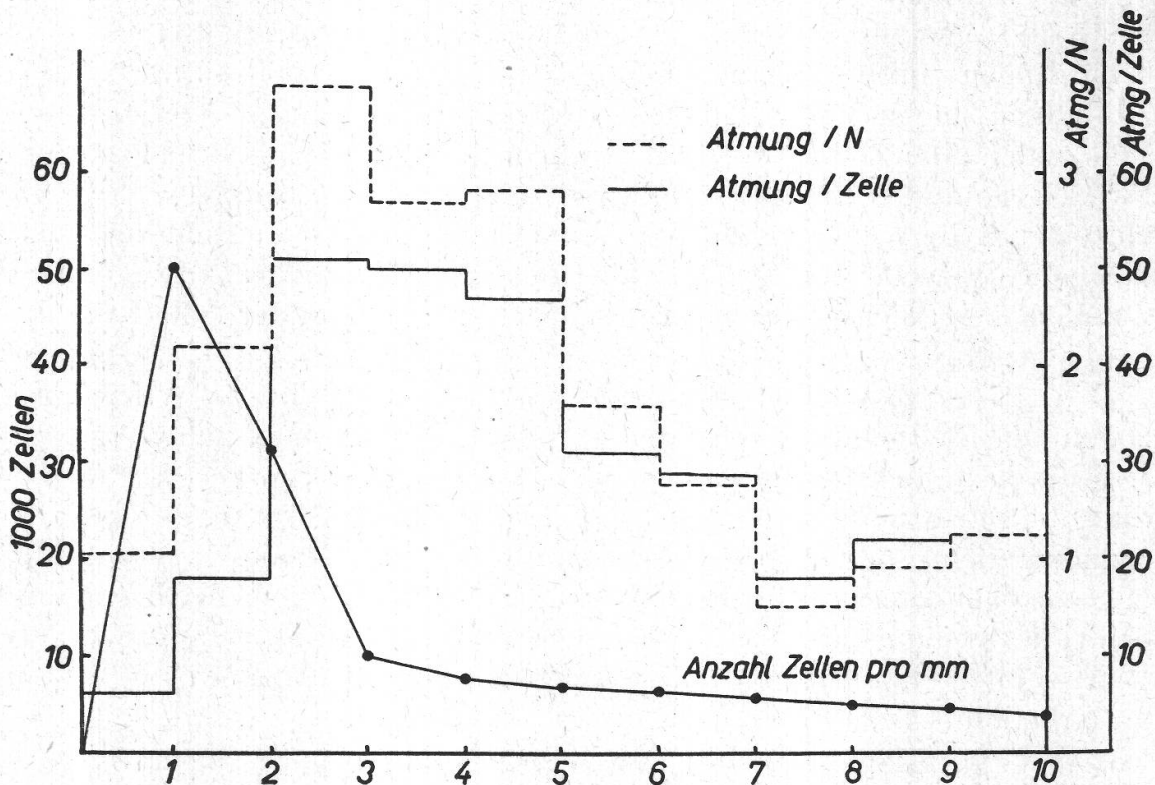


Abbildung 5

Atmungsintensität der Wurzelzellen in Abhängigkeit von der Entfernung zur Wurzelspitze

————: Atmungsintensität, umgerechnet auf die einzelne Zelle

Ordinate (mm³O₂/h. mm Wurzellänge · Zelle): × 10⁶

-----: Atmungsintensität, umgerechnet auf den N-Gehalt der einzelnen Zelle:

(mm³O₂/h. γ N · mm Wurzellänge): × 10

Atmung pro Zelle (also wiederum maximale Atmungsintensität in der Mitte der Streckungszone) und ein noch stärker hervortretender Abfall nach Beendigung der ausgesprochenen Streckungsphase. Auch hier zeigt sich wieder ein Minimum der Atmungsintensität in der Zone vom siebenten bis zum achten Millimeter.

Wenn also aus den früheren Untersuchungen über die Intensität der Atmung in verschiedenen Wurzelzonen der Zusammenhang mit der Zone stärksten Plasmawachstums oder Zellstreckung nicht ganz geklärt wurde, so dürfte nach den vorliegenden Resultaten kein Zweifel mehr

darüber bestehen: *den höchsten Sauerstoffverbrauch haben die sich mit maximaler Streckungsintensität verlängernden Zellen.* Dabei darf nicht übersehen werden, daß *in der gleichen Zone auch der stärkste Zuwachs an Gesamt-N pro Zelle und damit auch an plasmatischem Material festgestellt werden kann!*

Zusammenfassung

Es wurde die genaue Anzahl der Zellen von Epidermis, Wurzelrinde und Zentralzylinder der Wurzel von *Allium cepa* im Bereich von 0 bis 10 mm von der Wurzelspitze aus festgestellt. Die Resultate dieser Zählungen sind in den Abbildungen 1 bis 3 dargestellt. Werden die Gesamtzahlen aller Zellen pro Längeneinheit der Wurzeln als Bezugsgrößen für den Gesamt-N-Gehalt benützt, so zeigt sich, daß der N-Gehalt der einzelnen Zelle von der äußersten Wurzelspitze in basaler Richtung über die ganze Strecke der analysierten 10 mm weg zunimmt. Die stärkste Zunahme zeigt sich in einem fortgeschrittenen Stadium der Zellstreckung (Abbildung 4).

Wird der Sauerstoff-Verbrauch pro Längeneinheit der Wurzel bezogen auf die Zellenzahl oder den N-Gehalt der einzelnen Zelle, ergeben sich die bezüglich des Verlaufes übereinstimmenden Kurven der Abbildung 6: Die Atmungsintensität ist maximal in der Streckungszone, zusammenfallend mit dem stärksten Zuwachs an Gesamt-N pro Zelle (Plasmawachstum!). Mit dem Abschluß der intensiven Zellstreckung sinkt die Atmungsintensität, erreicht in 7 bis 8 mm Entfernung von der Wurzelspitze ein Minimum und steigt in basaler Richtung wieder etwas an (Abbildung 5).

Literaturverzeichnis

- Berry, L. J. Cell and Comp. Physiol., **33**, Nr. 1, 1949.
— and Brock, M. J. Plant Physiol., **21**, 542—549, 1946.
Blank, F., und Frey-Wyßling, A. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **51**, 116, 1941.
Burström, H. Ann. Landw. Hochschule Schwedens, **10**, 1, 1942.
Linderström-Lang, K., und Holter, H. C. R. Lab. Carlsberg, **19**, Nr. 6, 1932.
Machlis, L. Am. J. Bot., **31**, 183—192, 1944.
Prevot, P. C. Lejeuna, **4**, 37, 1940.
Ramshorn, K. Planta, **XXII**, 737—766, 1934.
Reid, M. E. Am. J. Bot., **28**, 45, 1941.
Sinnott, E. W. Bot. Gaz., **99**, 803—812, 1938.
Wagner, N. Planta, **10**, 1—27, 1930.
Wanner, H. Archiv f. Botanik, **31**, 1—9, 1944.
— Vierteljahrsschr. d. NGZ, **89**, 285—287, 1944.
— und Leupold, U. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **57**, 156—163, 1947.
-