

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab

Biologiske Meddelelser, bind **22**, nr. 1

Dan. Biol. Medd. **22**, no. 1 (1954)

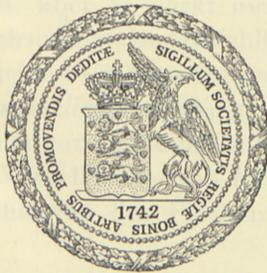
UNTERSUCHUNGEN
ÜBER DETERMINATION UND
DIFFERENZIERUNG

2. ÜBER DIE WACHSTUMSVORGÄNGE
IN DER SPITZE DER WURZELHAARE VON
PHLEUM

VON

P. BOYSEN JENSEN

With an English Summary



København

i kommission hos Ejnar Munksgaard

1954

Det Kongelige Danske Videnskabsnævnets Selskab

Biologisk Meddelelse, band 22, nr. 1

Udgivet den 22. April 1914

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DETERMINATION UND DIFFERENZIERUNG

3. ÜBER DIE WACHSTUMSORGÄNGE
IN DER SPITZE DER WURZELHAARE VON

PHASEOLUS

VON

F. ROSEN JENSEN

Wien im Verlag Jandera



Leipzig

Verlag von B. G. Teubner

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

1. Einleitung.

Bei dem Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwand wird nur das Areal der Zellwand (oder am häufigsten nur ein Teil desselben) vergrößert, während die Dicke im grossen und ganzen unverändert bleibt. Hinsichtlich der Weise, in der die Arealvergrößerung der Zellwand erreicht wird, sind zwei Theorien aufgestellt worden. Nach der einen Theorie ist der erste Wachstumsschritt eine durch den Turgordruck hervorgerufene elastische oder plastische Dehnung der Zellwand, wobei dieselbe dünner wird. Die ursprüngliche Dicke wird dann entweder durch Einlagerung neuer Teile (Intussusception) oder durch Anlagerung neuer Schichten (Apposition) wiederhergestellt. Nach der zweiten Theorie ist das Flächenwachstum der Zellwand ein aktiver Vorgang. Die zum Wachstum notwendige Energie stammt von den Kräften, die bei der Ausscheidung neuer Zellwandbestandteile zwischen den vorhandenen wirksam sind. Der Turgordruck hat nur insofern Bedeutung, als er das Protoplasma in Verbindung mit der Zellwand hält, aber er wirkt nicht als Energiequelle. Dass diese letztere Wachstumsweise tatsächlich vorkommen kann, hat FITTING (1900) in seinen Untersuchungen über das Wachstum der Membran der *Selaginellaspore* zeigen können.

Es ist die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung, die Wachstumsvorgänge in den Wurzelhaaren von *Phleum* im Lichte dieser zwei verschiedenen Theorien des Flächenwachstums näher zu erhellen.

2. Methodisches.

Drei Samen von *Phleum* werden ohne eingeweicht zu sein auf einen etwa 1 cm breiten Streifen von Japonaispapier, der auf einen Objektträger etwa 3 mm von dem unteren Ende desselben

angebracht ist, gelegt. Vier solche Objektträger werden senkrecht in ein Färbekästchen, das mit einer 6 mm hohen Schicht von sterilisierter, mit atmosphärischer Luft gesättigter Nährlösung ($I_b + II$, vgl. BOYSEN JENSEN 1950) beschickt ist, gestellt. Die Samen befinden sich etwa 3 mm über der Oberfläche der Nährlösung, so dass die Wurzeln in dieselbe hineinwachsen, ohne in Berührung mit Papier zu gelangen (Abb. 1). Nach 4—5 Tagen haben die Wurzeln eine passende Länge erreicht; 24 Stunden bevor die Wurzeln benutzt werden sollen, wird die Nährlösung erneuert.

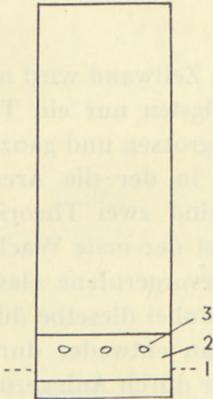


Abb. 1. Objektträger mit Phleumsamen. 1 Oberfläche der Nährlösung, 2 Japonaispapier, 3 Samen.

Es ist von grosser Bedeutung, dass die Samen eingermassen steril sind. Eine Sterilisation wird am besten vermieden. Hinsichtlich der Sterilität können grosse Unterschiede zwischen den verschiedenen Jahrgängen von Samen vorhanden sein. Wenn man aber einmal einen guten Jahrgang gefunden hat, kann derselbe mehrere Jahre hindurch benutzt werden.

Bei der Untersuchung der Wurzelhaare unter dem Mikroskop ruht das Deckglas auf dem Samen, so dass die Wurzel nicht gedrückt wird. Bei starken Vergrößerungen kann es jedoch notwendig sein, das Deckglas direkt auf die Wurzel zu legen. Bei der Untersuchung verwendet man am besten dieselbe Nährlösung, in der die Wurzeln gewachsen sind. Soll diese durch eine andere Lösung ersetzt werden, wird die letztere mit Hilfe von Filtrierpapier, ohne das Deckglas zu entfernen, durchgesaugt. Die Lage der Wurzel wird dadurch nicht gestört, so dass man leicht die Wurzelhaare, die man beobachtet, wiederfinden kann.

3. Das Verhältnis zwischen Flächen- und Dickenwachstum in der Spitze der Wurzelhaare.

Das Wachstum der Wurzelhaare ist mit einer Bildung von Zellwandbestandteilen, Zellulosen und Hemizellulosen verschiedener Art, verknüpft. Man muss annehmen, dass diese Stoffe

mit Hilfe von Enzymen aus Glukose oder vielleicht wahrscheinlicher aus Glukosephosphaten in ähnlicher Weise wie Stärke gebildet werden. Die Enzyme, die bei der Zellulosenbildung beteiligt sind, habe ich Zellulosenbildner genannt.

Man wird nun zwei Gruppen von Zellulosenbildnern unterscheiden können, einmal diejenigen, die in dem Plasma in einem bestimmten Zeitpunkt anwesend und tätig sind, und ferner diejenigen, die unter gewissen Umständen (z. B. bei Plasmolyse) neugebildet werden können. Es soll in dieser Abhandlung nur die erstere Gruppe von Zellulosenbildnern behandelt werden.

Das Wachstum der Wurzelhaare findet, wie HABERLANDT und andere nachgewiesen haben, ausschliesslich in der Spitze statt. Die wachsende Zone ist sehr kurz, sie beträgt bei *Polygonum faqopyrum* nur 0.013 mm. Man muss daher annehmen, dass die Zellulosenbildner der ersten Gruppe in der Spitze des Plasmas lokalisiert sind.

Wenn die Wurzeln mit den Wurzelhaaren in eine Lösung von Kongorot gelegt werden, hört das Flächenwachstum auf. Es entsteht dann in der Spitze der Wurzelhaare auf der inneren Seite der Zellwand eine Verdickung. In einer schwach hypotonischen Dextroselösung können ebenfalls Verdickungen gebildet werden. Bei schwacher Plasmolyse kann die freie Plasmakuppe sich mit einer neuen Zellwand umgeben. Die Entstehung dieser Gebilde erklärt sich am leichtesten durch die Annahme, dass die Zellulosenbildner, die bei dem Flächenwachstum beteiligt sind, nach der Behandlung mit Kongorot oder bei Plasmolyse ihre Tätigkeit fortsetzen und dabei die Verdickung in der Spitze der Wurzelhaare oder eine neue Zellwand erzeugen.

Es soll nun untersucht werden, ob diese Annahme richtig ist.

1. Das zeitliche Auftreten der Verdickung. Die beginnende Verdickung manifestiert sich durch einen schwarzen Saum innerhalb der Primärwand. Dieser Saum ist der Anfang des schwarzen Schattens in der Verdickung, der später erwähnt werden soll. Es kann festgestellt werden, dass man schon 4—6 Minuten, nachdem die Wurzeln in Kongorot gelegt sind, eine beginnende Verdickung nachweisen kann, dass somit die Zellulosenbildung an der inneren Seite der Zellwand fast unmittelbar nach der Behandlung mit Kongorot beginnt. Nach 15 Minuten

ist die Verdickung sehr deutlich, die Grösse derselben ist aber noch nicht messbar.

2. Ein quantitativer Vergleich zwischen der bei dem Flächen- und Dickenwachstum erzeugten Zellulosemasse. Um die Zellulosemenge, die während des Flächenwachstums gebildet wird, zu bestimmen, muss man die Diameter des Wurzelhaares, die Dicke der Zellwand, und die Wachstumsgeschwindigkeit des Wurzelhaares kennen. Der gesamte Diameter der Wurzelhaare ist bei *Phleum* etwa $8,64 \mu$. Die Dicke der Zellwand kann nur schätzungsweise bestimmt werden, sie liegt zwischen $0,5$ und 1μ und wurde auf $0,6 \mu$ veranschlagt. Das Querschnittareal der Zellwand ist dann $\pi \cdot 4,32^2 - \pi \cdot 3,72^2 = 15,1 \mu^2$. Wenn man diese Grösse mit dem Zuwachs in μ pro Stunde multipliziert, erhält man die Zellulosebildung bei dem Flächenwachstum in μ^3 pro Stunde.

Die Zellulosemasse, die bei dem Dickenwachstum entsteht, bildet eine gegen den Basalteil des Wurzelhaares offene Schale; sie kann nur schätzungsweise bestimmt werden. Man betrachtet die Verdickung als ein Kugelsegment und misst die Höhe (m) und den grössten Radius desselben. Um den Inhalt des Kugelsegmentes zu berechnen, muss man von dem Volumen des umschriebenen Zylinders ($\pi r^2 m$) eine Grösse abziehen, die von dem Verhältnis $\frac{m}{r}$ abhängig ist und aus einer von HÖFLER errechneten Tabelle (vgl. STRUGGER 1949) gefunden werden kann.

Das berechnete Volumen des Kugelsegmentes ist einerseits zu gross, weil die Höhlung in demselben nicht berücksichtigt wird, andererseits zu klein, weil auch Verdickungen an der Zellwand unterhalb des Kugelsegmentes vorhanden sind. Es wurde angenommen, dass diese Fehler sich gegenseitig aufheben.

Nachdem die Wachstumsgeschwindigkeit und der Flächenzuwachs in μ^3 pro 30 Minuten eines Wurzelhaares mittlerer Länge gemessen war, wurde die Wurzel 15 Min. lang in eine Lösung von Kongorot in Nährlösung (etwa $0,01 \%$) gelegt und nachher ausgewaschen. Es wurde dann das Volumen der Verdickung in Zeitintervallen von 30 Minuten gemessen (Tab. 1).

Es geht aus der Tabelle hervor, dass das Dickenwachstum schon 60 Min. nach der Behandlung mit Kongorot beendet ist. Der durchschnittliche Dickenzuwachs betrug in der ersten

TAB. 1.

Nr. der Versuchspflanzen	Flächenzuwachs μ^2 pro 30 Min.	Dickenzuwachs, μ^3 pro 30 Min. Minuten nach dem Aufh�or der Behandlung mit Kongorot		
		0—30 Min.	30—60 Min.	60—75 Min.
1.....	245	20	78	
2.....	285	10	88	
3.....	144	62	54	23
4.....	260	64	0	
5.....	455	53	45	
6.....	326	35	40	0
7.....	390	60	70	10
8.....	580	60	80	0

Periode 16 ‰, in der zweiten Periode 19 ‰ des Fl chenwachstums.

Die Geschwindigkeit der Zellulosenbildung ist somit, wie zu erwarten war, bedeutend gr sser w hrend des Fl chenwachstums als w hrend des Dickenwachstums. Die Ursache hierf ur ist einmal, dass ein Teil der Zellulosenbildner in der Zellwand zur ckbleibt und dadurch inaktiviert wird, und ferner, dass die Zellulosenbildner wahrscheinlich durch das Kongorot ziemlich schnell zerst ort werden. Jedenfalls h ort das Dickenwachstum bald auf; die Zellen werden jedoch nicht get tet.

3. Ein qualitativer Vergleich zwischen der bei dem Fl chen- und Dickenwachstum erzeugten Zellulosenmasse. Es sollen sp ater die Reaktionen der Verdickungen und der jungen Prim rwand eingehend besprochen werden. Es wird sich zeigen, dass diese Reaktionen im grossen und ganzen identisch sind, und dass eine weitgehende chemische  bereinstimmung zwischen den bei dem Fl chen- und Dickenwachstum erzeugten Zellulosenmassen vorhanden ist.

Es geht aus dem angef uhrten hervor, dass das Dickenwachstum seinen Anfang unmittelbar nach dem Aufh or des Fl chenwachstums nimmt, dass die Geschwindigkeit der Zellulosenbildung w hrend des Dickenwachstums zwar bedeutend kleiner als w hrend des Fl chenwachstums, aber immerhin doch ziemlich gross ist, und ferner, dass die Verdickungen ungef ahr dieselbe chemische Zusammensetzung wie die Spitze der prim ren Zellwand haben. Man wird somit folgern m ssen, dass die Zellulosenbildner, die das Dickenwachstum er-

zeugen, mit denjenigen, die das Flächenwachstum hervorrufen, identisch sind. Diese Folgerung ist von entscheidender Bedeutung für die folgenden Untersuchungen.

4. Die Umschaltung des Flächenwachstums zu Dickenwachstum.

Die nächste Aufgabe muss sein zu ermitteln, was eigentlich geschieht, wenn das Flächenwachstum zu Dickenwachstum um-

TAB. 2. Die Wurzel wurde 1 Stunde in 0,2 mol. Dextroselösung gelegt und nachher in 0,05 mol. Dextroselösung überführt. Länge einiger Wurzelhaare in μ (vgl. Abb. 2).

	1	2	3	4	5
10 ¹⁷	17	24	58	63	54
10 ³⁷	17	24	58	65	54
10 ⁵⁷	22	24	58	65	54
11 ¹⁷	45	24	58	65	54
0,05 mol. Dextr.					
11 ²⁷	54	24	58	65	54
12 ⁰⁷	61	24	58 + 15	65	54
12 ³⁷	95	24 + 2	58 + 54	65 + 13	54 + 4
13 ¹⁷	122	24 + 6	58 + 76	65 + 33	54 + 11
13 ⁵⁹	130	24 + 9	58 + 83	65 + 37	54 + 15
		(Plasmoptyse)			

TAB. 3. Die Wurzel wurde 1 Stunde in 0,25 mol. Dextroselösung gelegt und nachher in 0,05 mol. Dextroselösung überführt. Länge einiger Wurzelhaare in μ (vgl. Abb. 3).

	1	2	3	4	5	6
10 ²²	19	48	67	62	85	133
10 ⁴²	19	48	67	62	85	133
11 ⁰²	19	48	67	62	85	133
11 ²²	19	48	67	62	85	133
0,05 mol. Dextrose						
11 ³⁶	19	48	67	62	85	133
11 ⁵⁶	19	48	67	62	85	133
12 ³⁶	19 + 19	48	67	62	85	133
13 ¹⁶	19 + 33	48	67	62	85	133
13 ⁵⁶	19 + 33	48	67	62	85	133

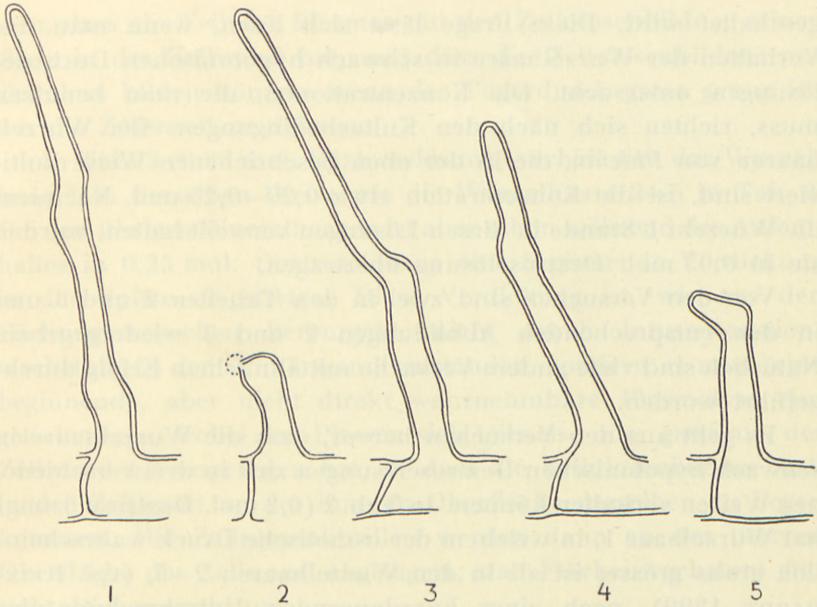


Abb. 2. Wurzelhaare von *Phleum*, 1 Stunde in 0,2 mol., nachher in 0,05 mol. Dextroselösung (Vergr. $\frac{460}{1}$).

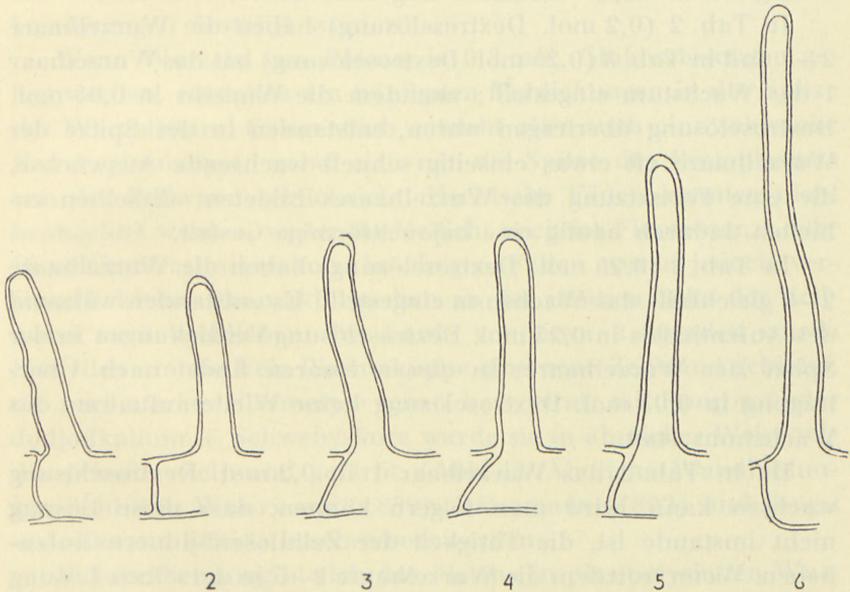


Abb. 3. Wurzelhaare von *Phleum*, 1 Stunde in 0,25 mol., nachher in 0,05 mol. Dextroselösung (Vergr. $\frac{460}{1}$).

geschaltet wird. Diese Frage lässt sich lösen, wenn man das Verhalten der Wurzelhaare in schwach hypotonischen Dextroselösungen untersucht. Die Konzentrationen, die man benutzen muss, richten sich nach den Kulturbedingungen. Bei Wurzelhaaren von *Phleum*, die in der oben beschriebenen Weise kultiviert sind, ist die Konzentration etwa 0,20—0,25 mol. Nachdem die Wurzeln 1 Stunde in diesen Lösungen verweilt hatten, wurden sie in 0,05 mol. Dextroselösung übertragen.

Von den Versuchen sind zwei in den Tabellen 2 und 3 und in den entsprechenden Abbildungen 2 und 3 wiedergegeben. Natürlich sind viele andere Versuche mit ähnlichem Erfolg durchgeführt worden.

Es geht aus den Versuchen hervor, dass die Wurzelhaare in schwach hypotonischen Dextroselösungen sich in drei verschiedenen Weisen verhalten können. In Tab. 2 (0,2 mol. Dextroselösung) hat Wurzelhaar 1, in welchem der osmotische Druck wahrscheinlich etwas grösser ist als in den Wurzelhaaren 2—5, (vgl. REINHARDT 1899), nach einer kurzdauernden Unterbrechung das Wachstum fortgesetzt; nach Übertragung in 0,05 mol. Dextroselösung wuchs das Wurzelhaar ungestört weiter.

In Tab. 2 (0,2 mol. Dextroselösung) haben die Wurzelhaare 2—5 und in Tab. 3 (0,25 mol. Dextroselösung) hat das Wurzelhaar 1 das Wachstum eingestellt; nachdem die Wurzeln in 0,05 mol. Dextroselösung übertragen waren, entstanden in der Spitze der Wurzelhaare oft etwas einseitig schnell wachsende Auswüchse, die eine Fortsetzung des Wurzelhaares bildeten; dieselben erhielten dadurch häufig eine bajonettförmige Gestalt.

In Tab. 3 (0,25 mol. Dextroselösung) haben die Wurzelhaare 2—6 gleichfalls das Wachstum eingestellt. Es entstanden während des Aufenthaltes in 0,25 mol. Dextroselösung Verdickungen in der Spitze der Wurzelhaare; in diesen Haaren findet nach Übertragung in 0,05 mol. Dextroselösung keine Wiederaufnahme des Wachstums statt.

Da in Tab. 2 das Wurzelhaar 1 in 0,2 mol. Dextroselösung wachsen kann, wird man folgern können, dass diese Lösung nicht imstande ist, die Tätigkeit der Zellulosebildnern aufzuheben. Wenn trotzdem die Wurzelhaare 2—5 in derselben Lösung aufhören zu wachsen, während sie nach Übertragung in 0,05 mol. Dextroselösung das Wachstum fortsetzen, muss die Ursache dafür

sein, dass ein Teil des Plasmas mit den Zellulosenbildner seinen Platz in der Zellwand hat, und dass die Zellulosenbildner nur Zellulose bilden können, wenn der Tugordruck gross genug ist, um die Zellwand zu dehnen.

In Tab. 3 (0,25 mol. Dextroselösung) verhält sich das Wurzelhaar 1 in derselben Weise wie die Wurzelhaare 2—5 in Tab. 2. Bei den übrigen Wurzelhaaren ist aber schon während des Aufenthaltes in 0,25 mol. Dextroselösung eine beginnende Verdickung in der Spitze eingetreten. Diese Verdickung ist, wie aus den Färbungsversuchen hervorgeht, nicht durch Intussusceptionswachstum in der Primärwand entstanden, sondern es muss eine beginnende, aber nicht direkt wahrnehmbare Plasmolyse eingetreten sein, wobei das Plasma sich teilweise oder ganz aus der Zellwand herausgezogen hat, so dass die Zellulosenbildner statt in der Zellwand an der inneren Oberfläche derselben zu liegen kommen. Die Zellulosenfibrillen werden dann an der inneren Oberfläche der Zellwand abgelagert; statt Flächenwachstum entsteht Dickenwachstum.

Diese Schlussfolgerungen konnten durch Untersuchungen über das Verhalten der Wurzelhaare in schwach hypertonischen Glukoselösungen bestätigt werden.

Wenn Wurzeln von *Phleum* in 0,3 mol. Glukoselösungen gelegt werden, entstehen am häufigsten Verdickungen in der Spitze der Wurzelhaare. Gelegentlich entsteht aber auch eine schwache Konvexplasmolyse, wobei sich nur die Spitze des Protoplasmas von der Zellwand zurückzieht. Hechtsche Fäden konnten nicht beobachtet werden, weder im Hellicht noch im Fluoreszenz- oder Phasenkontrastmikroskop. In einigen Fällen waren jedoch vereinzelte kleine Plasmaklumpchen an der inneren Seite der Zellwand zurückgeblieben. Im Laufe von etwa 2 Stunden wurde bisweilen um die freie Plasmakuppe eine neue Zellwand gebildet, die nach starker Plasmolyse scharf hervortrat; mit Kongorot oder Jodjodkalium + Schwefelsäure wurde sie in ähnlicher Weise wie die primäre Zellwand gefärbt. (Abb. 4). Ähnliche Wandbildungen sind von WORTMANN (1889), REINHARDT (1892) und jüngst von EKDAHL (1953) beschrieben worden.

Bekanntlich umgibt sich das Plasma in plasmolysierten Wurzelhaaren häufig mit einer neuen Zellwand. Es ist nun die Frage, ob die oben erwähnte neugebildete Zellwand von den in dem

intakten Wurzelhaar anwesenden oder von neugebildeten Zellulosenbildnern erzeugt wird. Da sie wie oben erwähnt in einigen Fällen im Laufe von zwei Stunden entstand, muss man annehmen, dass sie von Zellulosenbildnern, die vor der Plasmolyse in der Zellwand anwesend waren, gebildet wurde. Die neugebildete Zellwand entspricht somit vollkommen den Verdickungen, die in hypotonischen Glukoselösungen auf der Innerseite der Zellwand gebildet werden können. Es finden sich tatsächlich alle möglichen

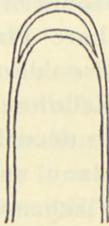


Abb. 4.

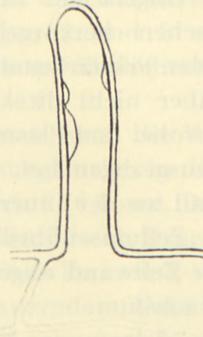


Abb. 5.

- Abb. 4. Ein Wurzelhaar von *Phleum* in 0,3 mol. Glukoselösung. Bildung einer neuen Zellwand.
 Abb. 5. Ein Wurzelhaar von *Phleum* in 0,5 mol. Glukoselösung. Beginnende Plasmolyse im basalen Teil des Wurzelhaares.

Übergänge zwischen Verdickungen und Zellwänden, die frei im Zellraum liegen.

Wenn die Wurzel kurz nach dem Beginn der Plasmolyse in Nährstofflösung oder in 0,1 mol. Glukoselösung zurückgebracht wird, wird das Flächenwachstum der Wurzelhaare, das während der Plasmolyse abgebrochen war, nicht fortgesetzt. Es geht hieraus hervor, dass die Verbindung zwischen Zellwand und Plasma, wenn sie einmal abgebrochen worden ist, nicht wiederhergestellt werden kann.

Die Plasmolyse in 0,3 mol. Dextrose tritt langsam ein. In 0,5 mol. tritt dagegen häufig ziemlich plötzlich eine Plasmolyse im Basalteile der Haare ein, in der Spitze dagegen nicht (vgl. REINHARDT 1899) (Abb. 5). Aus diesem Versuche kann man schliessen, dass in dem wachsenden Teil des Wurzelhaares eine starke Adhäsion zwischen dem Plasma in der Zellwand und der Zellwand vorhanden ist; in dem basalen Teil des Wurzelhaares

ist die Adhäsion schwächer¹. Vielleicht zieht das Plasma sich nach dem Abschluss des Wachstums aus der Zellwand heraus. In der Spitze von Wurzelhaaren, die in 0,5 mol. Dextroselösung in der Basis schwach plasmolysiert gewesen sind, scheint bisweilen nach Deplasmolyse ein schwaches Wachstum wieder eintreten zu können.

TAB. 4. Länge der Wurzelhaare in μ

10 ⁰⁰	52	66
10 ¹⁵	80	90
10 ³⁵	111	118
Plasmolyse		
10 ⁵²	114	123
11 ⁰⁵	123	130
11 ²²	157	163
11 ⁵⁰	200	213
12 ⁰⁵	216	226

Die Wurzelhaare von *Lepidium* (Wasserhaare) verhalten sich etwas anders als diejenigen von *Phleum*.

In schwach hypertonen Lösungen tritt eine Konvexplasmolyse ein. An der freigelegten Zellwand liegen kleine Plasmaklumpchen, die durch Hechtsche Fäden mit dem Plasma verbunden sind. Gelegentlich kann man beobachten, dass die Plasmakuppe in eine Spitze ausgezogen wird; diese wird später abgeschnürt und an die Zellwand hingezogen (vgl. REINHARDT 1899).

Bei den Plasmolyseversuchen mit *Lepidium* wurde niemals eine neue Zellwand um die freie Kuppe des Plasmas gebildet.

Das Verhalten der Wurzelhaare nach einer kurzdauernden Plasmolyse geht aus der beigegeführten Tabelle 4 hervor. Nachdem die Wachstumsgeschwindigkeit von zwei Wurzelhaaren gemessen war, wurde die Wurzel in 0,3 mol. Glukoselösung gelegt. Es trat eine schwache Plasmolyse ein, die etwa 10 Minuten dauerte. Nachher wurde die Wurzel wieder in Nährlösung übertragen. Es geht aus dem Versuche hervor, dass eine Wiederaufnahme des Wachstums der Wurzelhaare nach der Plasmolyse stattfindet. Man wird hieraus schliessen müssen, dass bei *Lepidium* das Plasma bei schwacher Plasmolyse in der Zellwand liegen bleibt, und dass es sich nach Deplasmolyse wieder mit dem übrigen Plasma, mit dem es durch Hechtsche Fäden verbunden ist, verschmelzen kann.

¹ Man ist somit jedenfalls in einigen Fällen imstande, die Orte zu bestimmen, an denen die Adhäsion zwischen dem in der Zellwand vorhandenen Plasma und der Zellwand am grössten ist, indem bei Plasmolyse das Plasma an diesen Orten an der Zellwand haftet, während es sich an den übrigen Orten von der Zellwand abhebt. Die Orte der stärksten Adhäsion können durch Wundreize verändert werden (vgl. Strugger 1949 S. 91).

Aus den mit *Phleum* ausgeführten Versuchen wird man folgern können: Während des normalen Flächenwachstums in der Spitze der Wurzelhaare liegt die Plasmaoberfläche mit den Zellulosenbildnern in der Zellwand, und es ist zwischen dem in der Zellwand liegenden Plasma und der Zellwand eine starke Adhäsion vorhanden. Die neu erzeugten Zellulosefibrillen werden zwischen den schon vorhandenen eingelagert. Durch verschiedene Mittel, namentlich durch Behandlung mit Kongorot, β -Indolylessigsäure, Trijodbenzoesäure und vielen anderen Stoffen, kann die Adhäsion aufgehoben werden, und die Plasmaoberfläche mit den Zellulosenbildnern zieht sich aus der Zellwand heraus. Dasselbe kann durch schwach hypertonische Dextroslösungen erreicht werden. Wenn die Zellulosenbildner auf der inneren Seite der Zellwand zu liegen kommen, entsteht eine Verdickung; bei schwacher Plasmolyse kann eine neue Zellwand um die freie Plasmakuppe gebildet werden.

Die Umschaltung des Flächenwachstums zu Dickenwachstum kommt somit dadurch zustande, dass das Plasma sich aus der Zellwand herauszieht.

5. Das Dickenwachstum in der Spitze der Wurzelhaare.

a. Die chemische Beschaffenheit der Verdickungen.

Um Verdickungen hervorzurufen wurden Pflanzen, die in der oben beschriebenen Weise in der Nährlösung I_b + II auf Japonaipapier kultiviert waren, in 0,25 mol. Glukoselösung gelegt. Nach 4 Stunden wurden sie in 1 mol. Glukoselösung übertragen und am nächsten Tage untersucht. In den meisten jüngeren Haaren waren Verdickungen vorhanden.

1. Methylenblau. Sowohl die Primärmembran als die Verdickungen färben sich stark blau. Die Grenze zwischen Primärmembran und Verdickung war sehr undeutlich.

2. Kongorot. Während die Verdickungen, die mit Kongorot erzeugt werden, intensiv rot sind, ist die Färbung der Verdickungen, die in 0,25 mol. Dextroslösung entstehen, etwas ungleichmäßig, bisweilen schwach, bisweilen stark rot. Im Anfang ist die Grenze zwischen Primärmembran und Verdickung deutlich, später kann sie kaum beobachtet werden.

3. Resorcinblau. Die Verdickungen entweder ungefärbt oder sehr schwach blau.

4. Rutheniumrot. Die Verdickungen färbten sich etwas ungleichmässig bisweilen schwach, in einigen Fällen stark rotviolett. Eine Grenze zwischen Primärmembran und Verdickung war nicht vorhanden.

5. Jod-jodkalium + Schwefelsäure. Die Wurzeln wurden einige Minuten in Jod-jodkalium gelegt, nachher wurden eine Mischung von 2 Teilen conc. Schwefelsäure und 1 Teil Wasser am Rande des Deckglases zugesetzt. Die Verdickungen quellen stark und färben sich schwach blau. Eine Grenze zwischen Primärmembran und Verdickung war nicht nachweisbar.

6. Behandlung mit Salzsäure und Ammoniak. Wurzeln mit Verdickungen in den Wurzelhaaren wurden 12 Stunden in eine Mischung von 2 Teilen conc. Salzsäure und 8 Teilen Alkohol gelegt. Nachher wurden sie gründlich ausgewaschen, mit 2% iger Ammoniaklösung 30 Minuten extrahiert und wieder ausgewaschen. Bei diesem Verfahren sollten alle Pektinverbindungen gelöst werden, die Verdickungen waren aber nach der Behandlung nicht verschwunden, sie können somit nicht ausschliesslich aus Pektinverbindungen gebildet sein. Wenn die Wurzeln nachher mit Jod-jodkalium und Schwefelsäure behandelt wurden, färbten sich die Verdickungen bisweilen schön blau oder violett.

Es soll hinzugefügt werden, dass die Verdickung nicht immer ganz homogen ist, indem die Reaktionen des inneren Randes derselben häufig kräftiger sind als diejenigen der übrigen Verdickung. Dies deutet wahrscheinlich daraufhin, dass der innere Rand mehr Zellulose enthält als der übrige Teil der Verdickung.

7. Dunkelfeldbeleuchtung. Wenn man mit Dunkelfeld arbeiten will, ist es vor allem notwendig, das Gesichtsfeld gleichmässig beleuchtet zu haben. Man erreicht dies am besten, wenn man ein Präparat mit verdünnter Milch unter dem Mikroskop anbringt, und die Beleuchtung so einstellt, dass die Fettkügelchen von einer gleichmässigen, leuchtenden Zone umgeben sind.

Bei der Deutung des Bildes, das man bei Dunkelfeldbeleuchtung erhält, muss man sich bewusst sein, dass nicht die Dinge selbst, sondern nur die Grenzflächen als leuchtende Linien hervortreten. Die Zellwand wird somit als zwei leuchtende Linien abgebildet. Ist eine Verdickung in der Spitze des Wurzelhaares vorhanden,

läuft die innere leuchtende Linie der Zellwand an dem inneren Rand der Verdickung herum (Abb. 6).

Es geht aus dem angeführten hervor, dass eine scharfe Grenze zwischen Primärmembran und Verdickung bisweilen nicht vorhanden ist, im grossen und ganzen weisen diese beiden Gebilde dieselben Reaktionen auf, und man darf daher schliessen, dass ihre chemische Zusammensetzung auch dieselbe ist.

Über die chemische Zusammensetzung der jungen Zellwand besteht noch viel Unklarheit (vgl. WHALEY, MERLE und HEIMSCH 1952, WOOD, GOLD, RAWLINS 1952). Es kann mit Sicherheit nachgewiesen werden, dass Zellulose sowohl in der Primärmembran als auch in der Verdickung vorhanden ist. Die Zellulosefibrillen sind in eine Masse eingelagert, die wahrscheinlich aus pektinähnlichen Substanzen besteht. Der Zellulosegehalt in den Zellwänden der Wurzelhaare ist wahrscheinlich ziemlich gering.

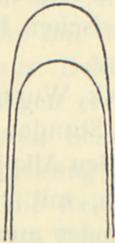


Abb. 6. Wurzelhaar mit einer Verdickung in der Spitze in Dunkelfeldbeleuchtung.

8. Die Orientierung der Fibrillen in den Verdickungen. Durch polarisationsmikroskopische Untersuchungen kann mit Sicherheit festgestellt werden, dass in dem basalen Teil der Primärmembran die Mehrzahl der Fibrillen parallel der Längsachse des Wurzelhaares orientiert ist. Dagegen ist es mit grossen Schwierigkeiten verbunden, zu ermitteln, wie die Fibrillen in den Verdickungen orientiert sind. In einem Falle, wo in einem jungen, sehr dicken Wurzelhaar eine kräftige sekundäre Zellwand gebildet worden war, konnte jedoch mit ziemlich grosser Sicherheit festgestellt werden, dass die Mehrzahl der Fibrillen in der Mitte der Zellwand senkrecht auf die Längsachse des Wurzelhaares hin, d. h. parallel mit der Oberfläche des Plasmas, orientiert war (vgl. GORTER 1945).

b. Das Protoplasma.

1. Das strömende Plasma. Der grösste Teil des Plasmas befindet sich in starker Bewegung. Die Protoplasmaströmungen sind ziemlich regellos, grosse Protoplasamassen werden verschoben, dünne Protoplasmafäden schiessen aus der inneren Plasmawand hervor und bilden neue Plasmastränge, welche die Zentral-

vakuole durchsetzen. Immer entstehen neue Konfigurationen, bald ist die Spitze des Wurzelhaares ganz mit Plasma gefüllt, bald bilden sich im Plasma kleinere oder grössere Vakuolen, bisweilen kann die Spitze von einer grossen Vakuole fast ganz ausgefüllt sein, aber immer bleibt eine dünne Schicht von Plasma an der inneren Seite der Zellwand zurück.

Das strömende Plasma enthält Körner von sehr verschiedener Grösse und Gestalt. Der Körnchengehalt schwankt sehr stark; er nimmt, namentlich wenn die Wurzelhaare geschädigt werden, stark zu. Eine Analyse der Körnchen ist nicht durchführbar. Im

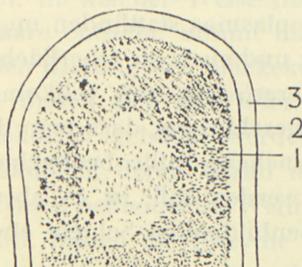


Abb. 7. Die Spitze eines Wurzelhaares. 1 Gekörntes Plasma. 2 Hyaloplasma. 3 Zellwand. Die Plasmafortsätze, die sich in die Zellwand hineinstrecken, sind nicht gezeichnet.

Dunkelfelde beobachtet man neben grösseren kugelförmigen oder etwas eckigen Körnern kleine, stäbchenförmige, stark leuchtende Körperchen, wahrscheinlich Chondriosomen. Auch Plastiden sind ziemlich sicher vorhanden. Es wurde versucht, ob man pektin-ähnliche Substanzen in dem strömenden Plasma nachweisen konnte. Wurzeln, die mit Alkohol getötet waren, wurden mit Rutheniumrot gefärbt. Die Zellwände wurden violett gefärbt, gefärbte Körner konnten im Plasma nicht nachgewiesen werden.

2. Das Hyaloplasma. Das strömende Plasma ist von der Zellwand durch eine sehr dünne, körnchenfreie Schicht von Hyaloplasma getrennt. Die Dicke derselben beträgt nur $0,5-0,7 \mu$, d. h. sie ist ungefähr dieselbe oder ein wenig kleiner als diejenige der Zellwand (Abb. 7). Im Hellicht ist sie grünblau gefärbt, im Phasenkontrastmikroskop dunkel; am deutlichsten sieht man sie vielleicht in Wurzelhaaren, die in einer Lösung von Kongorot liegen, sie tritt dann als eine klare rote Schicht zwischen der Zellwand und dem körnigen Plasma hervor, und man kann sie

bis an die Basis des Wurzelhaares verfolgen. In der Spitze entsteht dann nach und nach eine Verdickung, die das Hyaloplasma überdeckt; wenn man dann aber mit 0,5 mol. Glukose plasmolyisiert, sind die Plasmaklumpchen von einem hellen Saum, dem Hyaloplasma, umgeben.

Es kann mit ziemlich grosser Sicherheit festgestellt werden, dass die in dem strömenden Plasma vorhandenen Körner nicht in das Hyaloplasma übertreten¹. Dies ist von grosser Wichtigkeit. Man wird hieraus schliessen können, dass die Körner in dem strömenden Plasma nicht direkt bei der Zellulosenbildung in der Primärwand oder in den Verdickungen, wie sie auf der äusseren Oberfläche des Hyaloplasmas stattfinden muss, beteiligt sind.

Das Hyaloplasma und auch die Oberfläche desselben ist selbst bei den stärksten Vergrösserungen vollkommen homogen, und es ist somit ganz ausgeschlossen, dass man die Zellulosenbildner direkt (z. B. als Körnchen) sollte beobachten können. Wie im folgenden dargetan werden soll, ist es aber möglich, über die Struktur der zellulosenbildenden Schicht etwas auszusagen.

e. *Der schwarze Schatten.*

Wenn ein Wurzelhaar mit Kongorot behandelt wird, entsteht, wie wiederholt erwähnt wurde, in der Spitze des Wurzelhaares an der inneren Seite der Zellwand eine Verdickung. Diese bildet entweder eine Halbkugel oder eine nach unten offene Schale. An der Grenze zwischen Verdickung und Plasma findet sich ein tiefschwarzer Schatten. Wenn die Verdickung halbkugelförmig ist, tritt derselbe als eine schwarze Linie hervor, wenn die Verdickung schalenförmig ist, als eine schwarze Fläche. In Wurzelhaaren, die auf Fliesspapier in Luft kultiviert sind, und in denen die Verdickung durch Übertragung in Wasser erzeugt wird, findet sich ein ähnlicher Schatten, der jedoch grau und nicht schwarz ist.

Der schwarze Schatten ist nicht gleichmässig, man hat den Eindruck, dass er fein gekörnt ist. Dass dieser Eindruck richtig ist, wird klar, wenn man eine ganz junge Verdickung, wo der Schatten eine schwarze Linie bildet, betrachtet. Diese Linie ist nämlich am Rande gezahnt.

Bei Plasmolyse bleibt der schwarze oder graue Schatten

¹ Auch nicht in Wurzelhaaren von *Lepidium* konnte ein Übertreten der Körner aus dem flüssigen Plasma in das Hyaloplasma beobachtet werden.

liegen, er gehört somit der Verdickung an und nicht dem Plasma. Man muss schliessen, dass die innere Oberfläche der Verdickung fein gekörnt ist.

Hieraus folgt weiter, dass auch die Oberfläche des Plasmas nicht plan ist, sondern mit Papillen oder Kämmen, die zwischen die Körner an der Oberfläche der Verdickung hineinragen, besetzt ist. Auf diesen hervorragenden Teilen des Plasmas haben die Zellulosenbildner ihren Platz.

d. *Die Theorie des Dickenwachstums.*

Um zu verstehen, in welcher Weise die Verdickung in der Spitze der Wurzelhaare entsteht, nimmt man am besten seinen Ausgangspunkt in der Bildung der Stärkekörner.

In jeder Plastide finden sich eine oder mehrere Organellen, in denen die Stärkekörner gebildet werden. Diese sind wahrscheinlich kleine Vakuolen, deren Wand mit einer Tapete von stärkebildenden Enzymen bekleidet ist. Wenn Glykose- oder Rohrzucker zugeführt wird, bilden die Enzyme Fadenmoleküle. Wie aus Beobachtungen im Polarisationsmikroskope hervorgeht, sind diese senkrecht auf die Oberfläche der Stärkekörner und somit auch auf die Tapetenoberfläche hin orientiert. Allmählich, wenn die Stärkekörner wachsen, dehnt sich die Tapetenoberfläche aus, behält aber ihre Kontinuität. Nur in pathologischen Fällen kann eine Sprengung der Tapetenoberfläche eintreten, so dass man verzweigte Stärkekörner erhält.

In ähnlicher Weise verläuft wahrscheinlich das Dickenwachstum in der Spitze der Wurzelhaare. Wenn das Plasma sich aus der Zellwand herauszieht, ist es, wie oben beschrieben, mit Papillen oder Kämmen, an denen die Zellulosenbildner sich befinden, bekleidet. Diese Schicht erzeugt in ähnlicher Weise wie die Tapetenschicht in den Plastiden Zellulosefibrillen. Diese entstehen wahrscheinlich intraplasmatisch. Da sie aber extraplasmatisch abgelagert werden, müssen sie durch die Plasmahaut herauswachsen. Die Fibrillen stehen annähernd senkrecht auf der Oberfläche der Papillen und sind daher parallel mit der Oberfläche des Plasmas orientiert (Abb. 8). Es entstehen dadurch kleine Warzen auf der

inneren Seite der Zellwand, die nach und nach zu der Verdickung zusammenschmelzen.

Wenn die Verdickung eine gewisse Grösse erreicht hat, hört sie auf zu wachsen, wahrscheinlich weil das zellulosenbildende System in der einen oder anderen Weise inaktiviert wird.

Dass diese Auffassung richtig ist, wird durch die Untersuchungen von ZACHARIAS (1889) über die Bildung der Verdickungen in

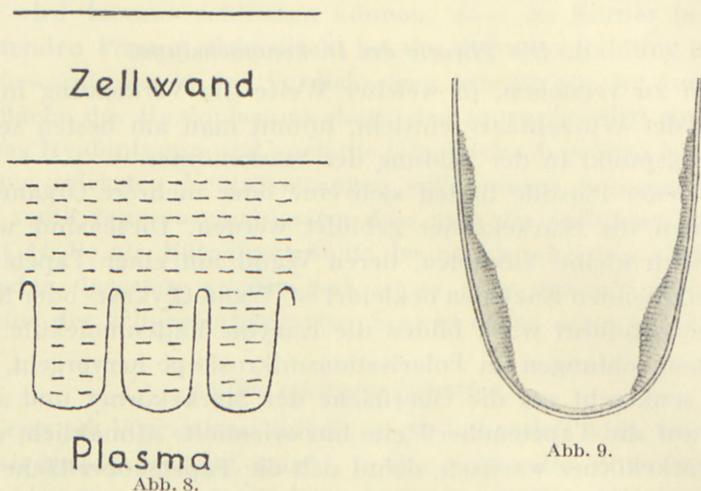


Abb. 8. Bildung der Verdickung in der Spitze eines Wurzelhaares (Schematische Darstellung).

Abb. 9. Verdickung in einem Wurzelhaar von *Chara* nach ZACHARIAS (1889), Taf. VII, Fig. 5.

den Wurzelhaaren von *Chara*, wenn diese in Brunnenwasser gelegt werden, bestätigt. Er fand, dass diese Verdickungen ursprünglich von Stäbchen, die senkrecht auf der Plasmaoberfläche stehen, und die später zu einer kompakten Verdickung zusammenwachsen, gebildet werden. Zwischen den Stäbchen sind Plasmafortsätze vorhanden. Es muss somit die Oberfläche des Plasmas ein Netzwerk bilden; in jeder Masche findet sich eine zylinderförmige Vertiefung, die einem Stäbchen in der Verdickung entspricht (Abb. 9).

6. Das Flächenwachstum der Zellwand.

a. Die Abhängigkeit des Flächenwachstums von einigen äusseren und inneren Bedingungen.

1. Baumaterial. Bekanntlich kann Stärke aus Glykose-1-phosphat unter Mitwirkung von Stärkephosphorylase gebildet werden. Man kann sich vorstellen, dass die Zellulosen der Zellwand in ähnlicher Weise durch Zellulosenphosphorylasen aus Glukose-1-phosphat, das durch Hydrolyse von Stärke in Gegenwart von Phosphat entstehen kann, gebildet werden.

2. Zellulosenbildner. Obwohl es noch nicht gelungen ist nachzuweisen, dass tote Wurzelhaare Zellulosen bilden können, muss man annehmen, dass die Zellulosen in der Zellwand von Enzymen oder Enzymssystemen, die ich Zellulosenbildner genannt habe, gebildet werden. Über die Lage derselben in der Oberfläche des Hyaloplasmas wurde oben gesprochen. Im Gegensatz zur Stärkesynthese ist die Zellulosensynthese nicht reversibel.

3. Osmotischer Druck. Aus den im Abschnitt 4 erwähnten Versuchen geht hervor, dass eine Dehnung der Zellwand durch den osmotischen Druck des Wurzelhaares notwendig ist, damit ein Flächenwachstum in der Spitze des Haares stattfinden kann.

4. Sauerstoff. Von besonderer Bedeutung ist es, den Einfluss des Sauerstoffs auf das Flächen- und Dickenwachstum zu untersuchen.

Aus Tabelle 5 geht hervor, dass das Flächenwachstum der Wurzelhaare sofort aufhört, wenn die Wurzel in ausgekochte,

TAB. 5. Die Wurzel wurde 20 Minuten in sauerstoffhaltige Nährlösung, 20 Minuten in sauerstofffreie und nachher wieder in sauerstoffhaltige Nährlösung gelegt. Länge der Wurzelhaare in μ .

sauerstoffhaltige N.	10 ⁴⁰	24	10	33	57
sauerstofffreie N.	11 ⁰⁰	47	19	47	81
sauerstoffhaltige N.	11 ²⁰	47	19	47	83
—	11 ⁴⁵	47	19	62*	81
—	12 ²⁵	47	19	62	81

* das Wurzelhaar wahrscheinlich gedreht, ein Wachstum hat nicht stattgefunden.

sauerstofffreie Nährlösung, die in einem kleinen Präparatenglas untergebracht ist, übertragen wird. Wird die Wurzel nach 20 oder 40 Minuten wieder in sauerstoffhaltige Nährlösung gelegt, fangen die Wurzelhaare nicht wieder zu wachsen an. Die Wurzel ist jedoch nicht tot; unterhalb der Zone der Wurzelhaare werden neue gebildet. In den Wurzelhaaren, die in sauerstofffreier Nährlösung verweilt haben, entstehen später schwache Verdickungen. In einem einzigen Versuche begannen die Wurzelhaare nach einem Aufenthalt von 20 Minuten in sauerstofffreier Lösung wieder zu wachsen.

Werden Wurzeln $\frac{1}{2}$ Stunde in sauerstofffreie Kongorotlösung gelegt und nachher in sauerstofffreie Nährlösung übertragen, entstehen im Laufe von 24 Stunden sichere Verdickungen, die jedoch meistens bedeutend kleiner sind als diejenigen, die in sauerstoffhaltigen Lösungen gebildet werden. Auch wenn die Wurzeln nach einem Aufenthalt von 1—2 Stunden in sauerstofffreier Nährlösung in derselben Weise behandelt werden, entstehen Verdickungen, ja auch ohne Behandlung mit Kongorot können Verdickungen in sauerstofffreier Lösung gebildet werden.

Es geht aus dem oben erwähnten hervor, dass das Flächenwachstum in sauerstofffreier Lösung sofort aufhört, das Dickenwachstum dagegen nicht. Es kann somit auch ohne Sauerstoff Zellulose gebildet werden, jedenfalls wenn Baumaterial vorhanden ist. Die Bedeutung des Sauerstoffs für das Flächenwachstum ist daher wahrscheinlich darin zu suchen, dass die Respiration notwendig ist, um osmotisch wirksame Substanz in die Vakuole hineinzupressen, so dass der Turgordruck trotz der Volumenvergrößerung während des Wachstums aufrecht erhalten wird. Doch dürfte auch die Bildung des Baumaterials (Glykosephosphate?) von der Respiration abhängig sein.

5. Wuchsstoff. LUNDEGÅRDH (1946) hat nachgewiesen, dass die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzelhaare von *Triticum* durch Zusatz von β -Indolylessigsäure in Konzentrationen von 10^{-8} bis 10^{-5} n bei pH = 6 nicht merkbar beeinflusst wird. Ich habe untersucht, ob es möglich ist nachzuweisen, dass Wuchsstoff für das Wachstum der Wurzelhaare von *Phleum* notwendig ist, bisher aber ohne Erfolg. Die Ursache hierfür dürfte wohl sein, dass in Wurzelhaaren ein so grosser Vorrat von Wuchsstoffen vorhanden ist, dass man nicht imstande ist, das Wachstum der Wurzelhaare

durch Eliminierung der Wuchsstoffzufuhr, z. B. durch Abschneidung der Spitze, zum Aufhör zu bringen. Wahrscheinlich dürfte jedoch der Wuchsstoff für das Wachstum der Wurzelhaare ebenso notwendig sein wie für das Wachstum der übrigen Zellwände.

Eine Theorie, die die Wirkung des Wuchsstoffes auf das Flächenwachstum in der *Avenakoleoptile* und in Sprossen erklären soll, wird zwei Tatsachen berücksichtigen müssen, die zu Auffassungen führen, die jedenfalls scheinbar mit einander unvereinbar sind. Einmal besteht in der *Avenakoleoptile* ein genauer quantitativer Zusammenhang zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und β -Indolylessigsäurekonzentration; diese Tatsache wird am besten verständlich, wenn man annimmt, dass die β -Indolylessigsäure an einer chemischen Reaktion, die begrenzend auf die Wachstumsgeschwindigkeit wirkt, teilnimmt. Auf der anderen Seite kann aber eine ähnliche Wachstumsbeschleunigung wie diejenige, die durch β -Indolylessigsäure erzeugt wird, durch Stoffe mit einer ganz anderen chemischen Konstitution, z. B. durch α -Naphthyllessigsäure, hervorgerufen werden. Dies spricht dafür, dass die Wirkung des Wuchsstoffes nicht eine chemische, sondern eine physikalische ist, z. B. eine Oberflächenwirkung, wie VELDSTRA (1944) annimmt.

Wenn man annimmt, dass das Flächenwachstum in der *Avenakoleoptile* und in Sprossen in ähnlicher Weise verläuft wie in der Spitze der Wurzelhaare, könnte man sich denken, dass die oben mehrmals erwähnte Adhäsion zwischen dem in der Zellwand vorhandenen Plasma und der Zellwand durch eine Einwirkung des Wuchsstoffes auf die Oberfläche des Plasmas aufrecht erhalten wurde. Diese Auffassung wird durch die Versuche von WORTMANN (1887) und BÜCHER (1906) gestützt (Abb. 10). Wenn Sprossen in horizontaler Lage durch Zugspannung verhindert wurden, sich aufwärts zu krümmen, traten nach 36—48 Stunden anatomische Veränderungen in den Geweben ein; die Zellen der Unterseite wurden dünnwandig und grösser als normal, während die Zellen der Oberseite klein und dickwandig wurden, d. h. es fand an der Unterseite hauptsächlich Flächenwachstum der Zellwände statt, auf der Oberseite dagegen Dickenwachstum. Die verschiedene Wachstumsweise der Zellen der Ober- und Unterseite ist zweifellos dadurch bedingt, dass der Wuchsstoff sich auf der Unterseite der Sprossen ansammelt (BOYSEN JENSEN 1936),

so dass die Zellen der Oberseite sehr wuchsstoffarm sind. Da jedoch ein Dickenwachstum in diesen Zellen stattfindet, würde man wohl schliessen können, dass der Wuchsstoff für die Bildung des Zellwandmaterials nicht notwendig ist. Die Umschaltung des Flächenwachstums zu Dickenwachstum an der Oberseite kann dadurch erklärt werden, dass das Plasma, wenn nicht genügend

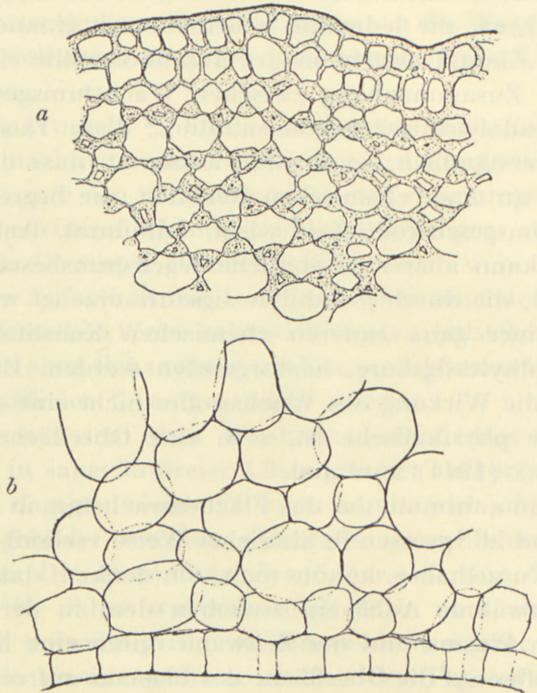


Abb. 10 a und b. Querschnitt durch die geotropisch reaktionsfähige Zone eines 18 Tage in horizontaler Lage gehaltenen Hypokotyls von *Ricinus communis*. a Oberseite (o), b Unterseite (u). Vergr. 137. (BÜCHER).

Wuchsstoff vorhanden ist, sich aus der Zellwand herauszieht. Die Funktion des Wuchsstoffes sollte dann sein, den Kontakt zwischen dem Plasma in der Zellwand und der Zellwand aufrechtzuhalten.

Schwierig ist es jedoch mit Hilfe dieser Hypothese die quantitative Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Wuchsstoffkonzentration in der *Avenakoleoptile* zu erklären. Man könnte sich denken, dass die Adhäsion zwischen Plasma und Zellwand nicht gleichmässig über die ganze Zellwand ver-

teilt wäre. Diese Annahme wird dadurch gestützt, das die Adhäsion in der äussersten Spitze der Wurzelhaare etwas kleiner ist als in dem basalen Teil derselben. In 0,25 mol. Dextroselösung tritt nämlich häufig eine schwache Verdickung in der äussersten Spitze ein, so dass der Neuzuwachs, der eintritt, wenn die Wurzel in 0,1 mol. Lösung übertragen wird, einseitig angesetzt wird; das Wurzelhaar erhält dadurch eine bajonettförmige Gestalt (Abb. 2 (3 und 4)). Die Proportionalität zwischen Wuchsstoffkonzentration und Wachstumsgeschwindigkeit könnte daher dadurch zustande kommen, dass die Verbindung zwischen Plasma und Zellwand bei geringer Wuchsstoffkonzentration über einen grösseren Teil der Zellwand gelockert würde, so dass nur ein kleiner Teil der Zellwände an dem Wachstum teilnähme, mit wachsender Wuchsstoffkonzentration müsste dann der wachsende Teil der Zellwände und somit auch die Wachstumsgeschwindigkeit der Koleoptile vergrössert werden.

b. *Die Theorie des Flächenwachstums.*

Während das Dickenwachstum jedenfalls in grossen Zügen erhellt sein dürfte, begegnet man dagegen den allergrössten Schwierigkeiten, wenn man das Flächenwachstum zu verstehen versucht.

In einer früheren Abhandlung (1950, 2) habe ich gezeigt, dass eine Anhäufung von Zellulosenbildnern an dem Ort, wo ein Wurzelhaar gebildet werden soll, stattfinden muss. Ferner wurde oben erwähnt, dass man durch Verminderung des Turgordrucks das Wachstum zum Aufhör bringen kann. Es geht hieraus hervor, dass sowohl Turgordruck als auch Zellulosenbildung notwendige Bedingungen für das Flächenwachstum sind. Sie sind gewöhnlich so genau mit einander verbunden, dass sie nicht getrennt werden können¹, und sie liefern wahrscheinlich gemeinsam die für das Wachstum notwendige Energie.

Die Frage, wo die Zellulosenbildner ihren Platz haben, wurde auch schon oben beleuchtet. Es geht aus den im Abschnitt 4 angeführten Versuchen unzweideutig hervor, dass eine Auflagerung neuer Schichten auf der inneren Seite der Zellwand immer

¹ Gelegentlich kan jedoch, wie viele Forscher beobachtet haben, eine Dehnung ohne Wachstum in der Spitze der Wurzelhaare stattfinden, z. B. wenn eine Wurzel von einer mehr konzentrierten in eine weniger konzentrierte Lösung übertragen wird (vgl. Abb. 2 (3 und 4)).

von einem Aufhör des Flächenwachstums begleitet ist. Man wird daher schliessen müssen, dass bei dem Flächenwachstum die neugebildeten Fibrillen in der Zellwand eingelagert werden, und das ist nur möglich, wenn die Zellulosenbildner ihren Platz innerhalb der Zellwand haben, d. h. es müssen Plasmapapillen oder -kämme sich in die Zellwand hineinstrecken. Das Flächenwachstum in der Spitze von *Phleum* kommt somit durch plastische Dehnung in Verbindung mit Intussusceptionswachstum zustande.

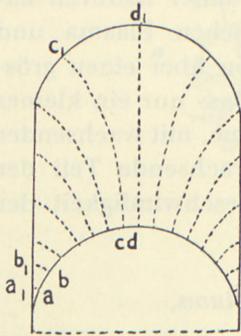


Abb. 11. Schematische Darstellung des Wachstums der Membrankuppe einer Pilzhyphe (nach REINHARDT 1892).

Die Plasmapapillen und Zellulosenbildner sind jedoch nicht gleichmässig in der Membrankuppe verteilt. REINHARDT (1892) hat in einem Schema, das in Abb. 11 wiedergegeben ist, darzustellen versucht, wie das Wachstum der einzelnen Teile der halbkugeligen Membrankuppe verläuft. Wenn die Membran wächst, werden die Punkte a und b nach a_1 und b_1 verschoben, die Punkte c und d dagegen nach c_1 und d_1 , d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit ist in den apikalen Teilen der Membrankuppe weit grösser als in den basalen Teilen. Hieraus muss man folgern, dass auch die Anzahl

der Zellulosenbildner in dem apikalen Teil am grössten ist.

Es ist nun wahrscheinlich, dass die Umfänglichkeit der Verdickung, die man z. B. durch Kongorot hervorrufen kann, mit der Anzahl der Zellulosenbildner in den einzelnen Teilen der Membrankuppe ungefähr proportional ist. Tatsächlich findet man am häufigsten, dass die Verdickung eine nach unten offene Schale bildet, deren Basis an der Grenze der halbkugeligen Spitze liegt; die Dicke der Schale nimmt von dem apikalen Teil nach unten ab. Die Form der Verdickung bildet somit eine Bestätigung der Annahme, dass die Anzahl der Zellulosenbildner in dem apikalen Teil der Membrankuppe grösser als in dem basalen Teil ist.

Man wird somit, wie ich glaube, mit ziemlich grosser Sicherheit schliessen können, dass bei dem Flächenwachstum die Plasmaoberfläche mit den Zellulosenbildnern als Papillen oder Kämme in die Zellwand hineinragt, dass zwischen Plasma und Zellwand eine starke Adhäsion vorhanden ist, und dass die Menge der

Zellulosenbildner gegen die Spitze der Membrankuppe stark zunimmt.

Der nächste Schritt muss sein zu untersuchen, in welcher Weise das Plasma innerhalb der Zellwand verteilt ist.

Es erhebt sich dabei die Schwierigkeit, zu verstehen, wie die Zellwand gleichzeitig wachsen und eine genügende Festigkeit besitzen kann, um dem recht bedeutenden Turgordruck zu widerstehen¹.

Am einfachsten wäre es sich vorzustellen, dass die Plasmakämme, die in die Zellwand hineinragen, netzförmig mit einander verbunden wären. In diesen Falle würden nämlich die Zellulosenmassen wie Inseln in einer Plasmamasse verteilt sein, und könnten jede für sich durch Anlagerung neuer Fibrillen an den Kanten wachsen. Eine solche Auffassung wird man jedoch ablehnen müssen. Ein Gebilde dieser Art ist nicht existenzfähig, es würde sofort zerreißen.

Wenn die Zellwand eine genügende Festigkeit haben soll, müssen die Zellulosefibrillen ein zusammenhängendes Gerüst bilden. In diesem müssen Kanäle oder Hohlräume, die mit Plasma gefüllt sind, vorhanden sein. Das Plasma ist, wenn es erlaubt ist sich so auszudrücken, die disperse Phase, die in einem dehnungsfähigen Medium, dem Zellulosefibrillengerüst, untergebracht ist.

Zuletzt muss man dann untersuchen, ob in einem solchen Gebilde ein Flächenwachstum möglich ist.

Weil das Plasma nicht gleichmässig in der Zellwand verteilt ist, wird auch die Bildung der neuen Zellulosefibrillen, die an der Oberfläche der Plasmapapillen stattfindet, an bestimmten, scharf begrenzten Orten in der Zellwand lokalisiert sein. Durch die Tätigkeit der Zellulosenbildner werden die Kanäle und Hohlräume mit Zellulosefibrillen gefüllt und vergrößert, d. h. es findet ein Wachstum an vielen scharf lokalisierten Orten statt. Dieses Wachstum bewirkt in Verbindung mit dem Turgordruck, das an anderen Orten der Zellwand eine Auflockerung eintritt, wodurch neue Kanäle und Hohlräume gebildet werden; in diese fließt

¹ Sehr interessant ist es zu sehen, wie dieses Problem bei verschiedenen Algen gelöst wird. In den *Oedogonium*-Zellen wird bekanntlich die neue Zellwand in dem apikalen Ende der Zellen als ein ringförmiger Wulst angelegt. Die alte Zellwand öffnet sich mit einem kreisförmigen Riss, und der Ring wird zu einer neuen, zylindrischen Zellwand, die eine Verlängerung der ursprünglichen Zellwand bildet, ausgezogen. Ein Intussusceptionswachstum findet somit bei dieser Alge nicht statt, die Bildung der neuen Zellwand ist scharf lokalisiert.

Plasma ein, und es findet nun an diesen Stellen Bildung von Zellulosefibrillen und Wachstum statt. Namentlich in der Spitze der Membrankuppe, wo die Wachstumsgeschwindigkeit am grössten ist, müssen immer neue Papillen in die Zellwand hineingeschoben werden.

Die elektronenmikroskopische Untersuchung der Wurzelhaare von Mais, die von FREY-WYSSLING und MÜHLETHALER (1950) ausgeführt ist, zeigt, dass die Zellwand ausserordentlich locker gebaut ist. Dass die Zellulosefibrillen vor allem in der Spitze der

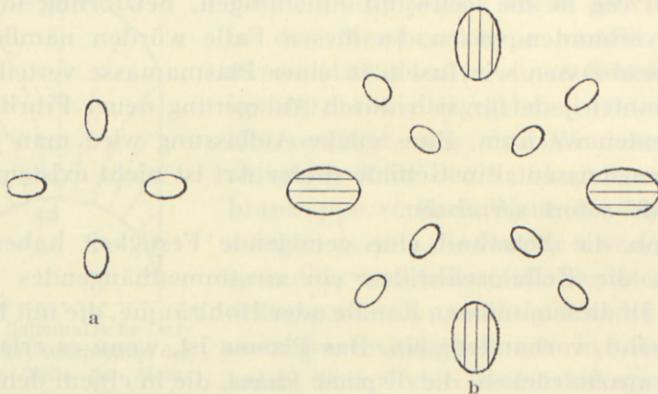


Abb. 12 a und b. Schematische Darstellung der Bildung neuer Plasmapapillen in der Membrankuppe der Wurzelhaare. Wie die Kanäle in der Zellwand verteilt sind, weiss man natürlich nicht. In den Abbildungen sind sie in Ringsystemen geordnet (vgl. übrigens den Text).

Membrankuppe besonders lose verflochten sind, geht aus verschiedenen Tatsachen hervor. Wenn Wurzelhaare in eine stark saure Nährlösung gelegt werden, tritt häufig eine Plasmoptyse ein, d. h. es wird ein Tropfen Plasma durch die Zellwand in der Spitze des Wurzelhaares, wo die Festigkeit der Zellwand offenbar am kleinsten ist, herausgepresst. Dasselbe geschieht, wenn Wurzeln von *Lepidium* oder *Phleum*, die auf feuchtem Filtrierpapier kultiviert sind, in Wasser gelegt werden. Es ist daher wohl nicht schwierig zu verstehen, dass Plasmapapillen oder -kämme an dem apikalen Teil der Membrankuppe in die Zellwand hineingeschoben werden können.

In Abb. 12 habe ich versucht, schematisch darzustellen, wie man sich die Bildung neuer Kanäle vorstellen kann. Die Abb. a und b stellen die Membrankuppe in zwei Entwicklungsstadien

von oben gesehen dar. Die Kreise bedeuten Kanäle, die mit Plasma gefüllt sind. Wenn die Kanäle in a mit Zellulosefibrillen gefüllt und erweitert werden, treten Sprengungen zwischen den Kanälen ein. Gleichzeitig wird, wie in b gezeigt, das Ringsystem in a und damit die Fläche innerhalb desselben erweitert. Als Folge der Erweiterung muss in dieser Fläche ein neues System von Kanälen innerhalb des ursprünglichen gebildet werden.

Diese neugebildeten Plasmapiillen müssen natürlich mit Zellulosenbildnern besetzt sein. Diese können entweder neugebildet sein oder es könnte eine Verschiebung der Zellulosenbildner vom basalen Teil der Membrankuppe gegen die Spitze hin stattfinden. Wenn das letztere der Fall wäre, würde der Aufhör des Wachstums an der basalen Grenze der Membrankuppe durch das Verschwinden der Zellulosenbildner an dieser Stelle zu Stande kommen. — Dass eine Verschiebung der Zellulosenbildner tatsächlich vorkommen kann, hoffe ich später zeigen zu können.

Zuletzt hört auch das Wachstum in der Spitze des Wurzelhaares auf, indem die Zellulosenbildner allmählich zerstört werden. Durch Behandlung mit Kongorot kann man nachweisen, dass in den ausgewachsenen Wurzelhaaren meistens keine Zellulosenbildner vorhanden sind.

Ebenso wie bei dem Dickenwachstum stehen die neugebildeten Zellulosefibrillen mehr oder weniger senkrecht auf der Oberfläche der Papillen, und sind daher annähernd parallel mit der Oberfläche des Wurzelhaares orientiert, was mit der polarisationsmikroskopischen Untersuchung der Wurzelhaare im Einklang steht.

Die oben geschilderte Theorie des Flächenwachstums kann in folgender Weise zusammengefasst werden. Das Wachstum, das unter Mitwirkung von Turgordruck und Intussusceptionswachstum zustande kommt, findet in jedem Augenblick an vielen, scharf begrenzten Orten, nämlich an der Oberfläche der in die Zellwand hineinragenden Plasmapiillen statt; die Wachstumsorte wechseln aber unaufhörlich, indem immer neue Plasmapiillen namentlich in der Spitze der Membrankuppe gebildet werden.

Diese Theorie vermag zwar nicht alle Einzelheiten des Flächenwachstums in der Spitze der Wurzelhaare zu erklären; sie wird

aber durch so viele Tatsachen gestützt, dass sie wahrscheinlich in den Hauptzügen richtig sein dürfte. Ob sie sich auf das Flächenwachstum in anderen Zelltypen übertragen lässt, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Über andere Theorien des Flächenwachstums vgl. STECHER (1952) (Keimwurzel von Mais), FREY-WYSSLING (1952) (Koleoptilen von Hafer und Mais), EKDAHL (1953) (Wurzelhaare) und KETELLAPPER (1953) (Haferkoleoptile).

Meine Theorie des Flächenwachstums ähnelt anscheinend am meisten derjenigen von STECHER, ist aber nicht mit derselben identisch. In den elektronenmikroskopischen Bildern der Zellwände in der Wurzelrinde von Mais, die von STECHER aufgenommen und von FREY-WYSSLING veröffentlicht sind, finden sich Auflockerungen mit einer Grösse von etwa $0,5-1 \mu$. Diese Auflockerungen sind nicht mit den oben erwähnten Kanälen oder Hohlräumen identisch, indem die letzteren weit kleiner und wahrscheinlich auch tiefer sind. Wären solche Auflockerungen in der Zellmembran der Wurzelhaare vorhanden, würde man sie auch im Helllichtmikroskop beobachten können. Das ist aber nicht der Fall. Die innere Seite der Zellwand bildet eine ganz ebene Fläche.

Dem Carlsbergfond, der mir die für die Untersuchungen notwendigen Instrumente zur Verfügung gestellt und mich auch in anderer Weise unterstützt hat, spreche ich meinen besten Dank aus.

7. Summary.

The following conclusions may be drawn from the experiments reported in this paper:

The cytoplasm in the root hairs consists of the streaming, granulated plasma, which is surrounded by a thin, clear layer of plasma, the hyaloplasm. From this papillae or crests of plasma protrude into the cell wall in the tip of the root hair.

Elongation arises through a cooperation of two factors, viz. turgor pressure and intussusception, i. e. production of new cellulose fibrils by cellulose-building enzymes on the surface of the papillae. As these are localized in definite places in the cell wall of the tip, growth also takes place at a certain moment on many, sharply defined spots. Through the activity of the cellulose-building

enzymes the hollows in which the papillae are situated are filled out by cellulose fibrils and enlarged. In consequence of turgor pressure and growth new channels and hollows arise especially in the extreme tip of the cell wall. In these hollows new papillae protude, and thus the growth places are shifting incessantly.

There is a strong adhesion between the plasma in the cell wall and the substances of the cell wall. By different means, Congo red, a weak plasmolysis, and so on this adhesion can be broken and the plasma with the cellulose-building enzymes will withdraw from the cell wall. The enzymes continue to build cellulose. The cellulose fibrils will then be deposited on the inner side of the cell wall and a thickening arises, i. e. the elongation is changed to a thickening growth.

Investigations (WÖRTMANN, BÜCHER) and considerations cited in the text afford some evidence that the significance of the growth substance consists in maintaining the adhesion between the plasma in the cell wall and the cell wall itself.

*Pflanzenphysiologisches Laboratorium
der Universität, Kopenhagen.*

Schrifttum.

- AUDUS, L. J., Plant growth substances. London 1953.
- BOYSEN JENSEN, P., Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. Dan. Biol. Medd. **13**, No. 1, 1936.
- Investigations on the growth and differentiation of Tobacco tissue cultures in vitro. Dan. Biol. Medd. **18**, No. 7, 1950 (1).
- Über den Nachweis der Zellulosebildner und über das Vorkommen und die Lage derselben in Wurzelhaaren und Trichoblasten. Dan. Biol. Medd. **18**, No. 10, 1950 (2).
- BÜCHER, H., Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jhrb. wiss. Bot. **43**, 271, 1906.
- EKDAHL, I., Studies on the growth and the osmotic conditions of root hairs. Symbol. Bot. Upsaliense XI (6), 1953.
- FITTING, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntniss des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg. **58**, 107, 1900.
- FREY-WYSSLING, A. und K. MÜHLETHALER, Bau und Funktion der Wurzelhaare. Schweizerische Landwirthsch. Monatshefte Heft **6**, 1950.
- Growth of plant cell walls. Symposia, Soc. Exp. Biology VI, 1952.
- GORTER, CHR. J., De invloed van colchicine op den groei van den celwand van wortelharen. Kon. Nederl. Akad. van Wetensch. Proc. **48**, 326, 1945.
- KETELAPPER, H. J., The mechanism of the action of indole-3-acetic acid on the water absorption by *Avena* coleoptile sections. Mededeeling Bot. Laborat. Utrecht, 1953, No 5.
- KÜSTER, E., Die Pflanzenzelle. Jena 1935.
- LUNDEGÅRDH, H., The growth of root hairs. Arch. f. Bot. **33** A (5), 1947.
- REINHARDT, M. O., Das Wachsthum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetabilischer Zellmembranen. Jahrb. wiss. Bot. **23**, 479, 1892.
- Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Schwendener Festschrift S. 425, Berlin 1899.
- SÖDING, H., Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952.

- STECHEK, H., Über das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwände. Mikroskopie 7, 30, 1952.
- STRUGGER, S., Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. 2 Aufl. Berlin 1949.
- VELDSTRA, H., Relation between chemical structure and physiological activity I—II. Enzymologia 11, 97, 137, 1944.
- WHALEY, W. GORDON, L. W. MERICLE and CH. HEIMSCHE, The wall of the meristematic cell. Americ. Journ. of Bot. 39, 20, 1952.
- WOOD, R. K. S., A. H. GOLD and T. E. RAWLINS, Electron microscopy of primary cell walls treated with pectic enzymes. Americ. Journ. of Bot. 39, 132, 1952.
- WORTMANN, J., Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Bot. Ztg. 45, 824, 1887.
- Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot. Ztg. 47, 229, 245, 261, 277, 293, 1889.
- ZACHARIAS, S., Über Entstehung und Wachstum der Zellhaut. Jhrb. wiss. Bot. 20, 107, 1889.
- Über das Wachstum der Zellwand bei Wurzelhaaren. Flora N. F., 49, 466, 1891.

