

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 58 (1948)

Artikel: Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen

Autor: Kopp, Maja

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-41314>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 15.01.2026

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

Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen

Von *Maja Kopp*

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich und dem Pflanzenphysiologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Schwedens in Uppsala)

Eingegangen am 10. Mai 1948

Inhaltsverzeichnis	Seite
1. Einleitung und Problemstellung	283
2. Untersuchungsmaterial und Untersuchungsmethoden	285
3. Wurzelhaarwachstum an intakten Wurzeln	287
4. Wurzelhaarwachstum an isolierten Wurzeln	289
5. Einfluß des Sauerstoffdruckes auf das Wurzelhaarwachstum	289
a) Erhöhter Sauerstoffdruck	289
b) Verminderter Sauerstoffdruck	290
6. Wirkung von Cyan	294
7. Zur anaeroben Plasmoptyse der Wurzelhaare	294
a) Erhöhung des Außendruckes	294
b) Wirkung von Kalzium	295
c) Wirkung von Kohlenhydraten	296
8. Wachstum von Pollenschläuchen bei Anaerobiose	297
9. Diskussion der Erscheinung der anaeroben Plasmoptyse	298
10. Streckungswachstum der Wurzelepidermiszellen	302
a) Wachstum unter normalen Verhältnissen	302
b) Wachstum bei kleinen Sauerstoffdrucken	304
11. Streckungswachstum und Teilungswachstum	307
a) Atmungsintensität	307
b) Substanzvermehrung	311
12. Schlußbetrachtung	314
Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse	315
Literaturverzeichnis	316

1. Einleitung und Problemstellung

Auf Grund der zahlreichen Arbeiten, die über die Wachstumsvergänge bei Pflanzen vorliegen, ist man heute ziemlich allgemein zu folgender Anschauung über das Streckungswachstum gekommen:

Die Wuchsstoffe bewirken erhöhte Dehnbarkeit der Zellwände (Heyn, 1931, 1940; Söding, 1931), was mit einer Lockerung der Zellulosemizellhaftpunkte erklärt wird (Bonner, 1935; Frey-

W y ß l i n g , 1936). Der Wanddruck ist also herabgesetzt, der Turgor kann die Membran dehnen. Parallel der Volumenvergrößerung geht eine ansehnliche Wasseraufnahme (U r s p r u n g und B l u m , 1924; B e c k , 1941); da der Turgor aber während der Streckung annähernd konstant bleibt, müssen auch osmotisch wirksame Substanzen, also Nährstoffe, aufgenommen werden (B u r s t r ö m , 1942 a). Diese werden zum Teil in Plasmasubstanzen (B l a n k und F r e y - W y ß l i n g , 1941) und in Zellwandstoffe (W i r t h , 1946) umgewandelt und letztere in die erweiterten Maschen des Membrangerüstes eingebaut. Dabei hat man sich diese Vorgänge nicht nacheinander, sondern miteinander sich abspielend vorzustellen, und nach F r e y - W y ß l i n g (1945) ist kaum zu entscheiden, welche Teilprozesse primär und welche sekundär sind.

Es ist anzunehmen, daß solch intensive Neubildung von Zellmaterial, wie sie von B l a n k und F r e y - W y ß l i n g und W i r t h bei der Zellstreckung bewiesen wurde, mit einem entsprechenden Energieaufwand verbunden ist. So fand auch B o n n e r (1933 a, b, 1936) das

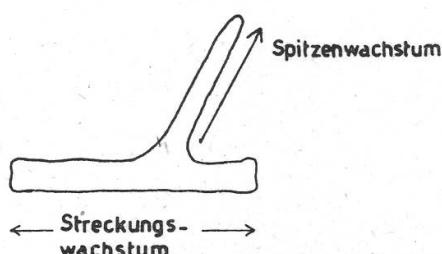


Abbildung 1

Wachstum der Avena-Koleoptile von der Atmung abhängig. F r e y - W y ß l i n g (1945) fordert kräftige Atmung während des Streckungswachstums, da Stoff- und Wasseraufnahme nur unter Energieaufwand erfolgen (S t e w a r d , 1933; S t e w a r d , B e r r y und B r o y e r , 1936; R e i n d e r s , 1938, 1942; A r i s z , 1942; P e p k o w i t z und S h i v e , 1944; V l a m i s und D a v i s , 1944). Für die Neubildung des Zellmaterials müssen aber Stoffe aufgenommen werden. Auch das Spitzenwachstum von Pollenschläuchen geht nicht ohne Nahrungsaufnahme vor sich, wie S c h o c h - B o d m e r und H u b e r (1945 a, 1947) zeigten.

Es sollte daher untersucht werden, wie sich wachsende Zellen bei Sauerstoffmangel verhalten. Als Versuchsmaterial dienten Wurzelhaare (Spitzenwachstum), Wurzelepidermiszellen (Streckungswachstum) und Pollenschläuche (Spitzenwachstum).

Alle grundlegenden Arbeiten über die Physiologie des Zellwachstums wurden über das Streckungswachstum gemacht. Man wird jedoch mit recht großer Wahrscheinlichkeit einen im Prinzip übereinstimmenden Mechanismus für das Spitzenwachstum annehmen dürfen. Dehnungsfähigkeit und Stoffeinlagerung sind, statt über die ganzen Längswände der Zellen verteilt zu sein, auf deren Spitze beschränkt. Auch bei der

Zellstreckung wachsen nicht die ganzen Wände als Einheit, sondern einzelne Teile derselben, lokal und zeitlich begrenzt (Sinnott und Bloch, 1939; Burström, 1941). Neuestens haben auch Schöch-Bodmer und Huber (1945 b, 1946 a, b) gezeigt, daß bei Fasern an einer und derselben Zelle unabhängig voneinander Streckungs- und Spitzenwachstum vorkommen können. Dies ist im Prinzip auch bei allen Wurzelhaarzellen der Fall, nur mit dem Unterschied, daß Spitzen- und Streckungswachstum nicht in der gleichen Achse, sondern senkrecht zueinander erfolgen (vgl. Abbildung 1).

2. Untersuchungsmaterial und Untersuchungsmethoden

Für die Versuche mit Wurzelhaaren und Wurzelzellen wurden Weizenkeimlinge, Sorte Diamant II, verwendet. Die Körner wurden während 24 Stunden in 0,1prozentigem H_2O_2 gequollen, in Petri-Schalen in feuchter Luft auf Filterpapier während 48 Stunden angekeimt und dann auf durchlöcherte Korkscheiben in Kulturröhren gepflanzt. Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

KNO_3	0,6	Millimol/Liter
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4 aq$	1,5	» »
$MgSO_4 \cdot 7 aq$	1,0	» »
$MgSO_4$		
KH_2PO_4	1,0	» »
$Na_2HPO_4 \cdot 12 aq$	0,2	» »
Fe-citrat	0,04	» »

Das pH lag bei 6,1.

Die Keimlinge wuchsen 1—2 Tage im Photothermostaten bei 20° C während der 15stündigen Belichtungsperiode, bei 15° C während der 9stündigen Dunkelperiode. Dann erst wurden sie für die Versuche herangezogen.

Die Zellen wurden unter dem Mikroskop in einer Kammer beobachtet und gemessen, wie sie bei Lundegårdh (1946, S. 1 und Figur 2) beschrieben ist. Sie war aus einem Kunstharz angefertigt, statt aus dem luftdurchlässigen Gummi. Durch die Feuchtigkeit verbog sich dieses jedoch mit der Zeit. Hernach wurde eine Messingkammer verwendet, nachdem festgestellt worden war, daß das Metall keine Ionen in spürbarer oder schädlicher Menge abgibt.

Um Ausfällungen von Eisenhydroxyd zu verhindern, kam in den Versuchen eisenfreie Nährösung zur Anwendung. Im übrigen hatte sie dieselbe Zusammensetzung wie die in den Kulturröhren. Sie floß in stetem Strom durch die Kammer. Indem gereinigter Bombenstickstoff durch die Lösung geschickt wurde, konnte sie annähernd sauerstofffrei gemacht werden. Der Stickstoff wurde über aktiviertem Kupfer von 250° C (Me-

thode von Meyer und Ronge, 1939¹⁾ gereinigt. Die Erfahrung zeigte, daß ein kräftiges Durchperlen des Gases durch 500 cm³ Lösung während zwei Stunden genügt, um die Lösung mit N₂ zu sättigen. Diese enthielt dann noch 0,15 mg O₂/Liter. Bei Behandlung mit ungereinigtem N₂ war der O₂-Gehalt 0,5 mg/l. Lösung, die an der Luft gestanden hatte, enthielt 8,5 mg Sauerstoff per Liter. In einem kommunizierenden, kalibrierten Gefäß konnten unter einer luftabschließenden Paraffinölschicht sauerstofffreie und sauerstoffhaltige Lösung in beliebigen Verhältnissen gemischt werden (vgl. Abbildung 2). Der O₂-Gehalt der Lösung ist immer nach der Winkler-Methode bestimmt worden. Tabelle 1 gibt alle verwendeten O₂-Konzentrationen, die als mg/l berechnet wurden, auch als O₂-Partialdrucke in Atmosphären an.

Tabelle 1
Partialdrucke der verwendeten O₂-Konzentrationen (bei 0°)

35,0	mg O ₂ /l =	$2,45 \cdot 10^{-2}$ atm
8,5	mg O ₂ /l =	$6,0 \cdot 10^{-3}$ atm
5,0	mg O ₂ /l =	$3,5 \cdot 10^{-3}$ atm
3,6	mg O ₂ /l =	$2,5 \cdot 10^{-3}$ atm
1,6	mg O ₂ /l =	$1,1 \cdot 10^{-3}$ atm
1,3	mg O ₂ /l =	$9,2 \cdot 10^{-4}$ atm
1,0	mg O ₂ /l =	$7,0 \cdot 10^{-4}$ atm
0,5	mg O ₂ /l =	$3,5 \cdot 10^{-4}$ atm
0,3	mg O ₂ /l =	$2,1 \cdot 10^{-4}$ atm
0,15	mg O ₂ /l =	$1,05 \cdot 10^{-4}$ atm

Die Verbindungen zwischen den einzelnen Teilen der Apparatur (Abbildung 2) waren durchwegs Glasschliffe. Einzig vor der Kammer wurde ein kurzes Gummischlauchstück angebracht, so daß diese auf dem Mikroskopisch beweglich war. Dieses Schlauchstück wurde mit einem Paraffin-Kakaobutter-Gemisch überzogen; mit dem gleichen Gemisch wurde auch das Deckglas abgedichtet. Bei jedem Versuch ist das Wachstum der Wurzeln oder Wurzelhaare zuerst 1—2 Stunden in gewöhnlicher Nährlösung beobachtet worden (Gefäß 2). Bevor dann die sauerstoffarme Lösung durch die Kammer zu fließen begann, wurde Quetschhahn X zugedreht und das ganze Röhrensystem mit der N₂-Lösung gefüllt.

Der mittlere Fehler für die Längenmessungen an Wurzelhaaren und Wurzelzellen betrug $\pm 2 \mu$. Alle Versuche sind bei konstanter Temperatur von 21° C ausgeführt worden.

¹ Die erste Herstellungsmethode mit Ammoniak erwies sich als unbrauchbar. Das Ammoniak ist nie mehr vollständig aus dem Präparat zu entfernen. Es wird vom Gasstrom mitgerissen, löst sich in der Flüssigkeit und erhöht deren pH-Wert in unerwünschter Weise.

Für die Versuche mit Pollenschläuchen kam Pollen von *Leucoium vernum* L. und *Primula vulgaris* Hudson, var. *rubra* Sibth. and Smith (Gartenprimel) zur Anwendung. Die Deckgläser wurden mit einer dünnen Schicht Gelatine überzogen, der Pollen darauf gesät und in der feuchten Kammer über einem Tropfen Rohrzuckerlösung (0,2, resp. 0,5 volummolar) angekeimt. Durch die Kammer wurde ein N₂-Strom geschickt, der in gleicher Weise wie für die Wurzelversuche gereinigt

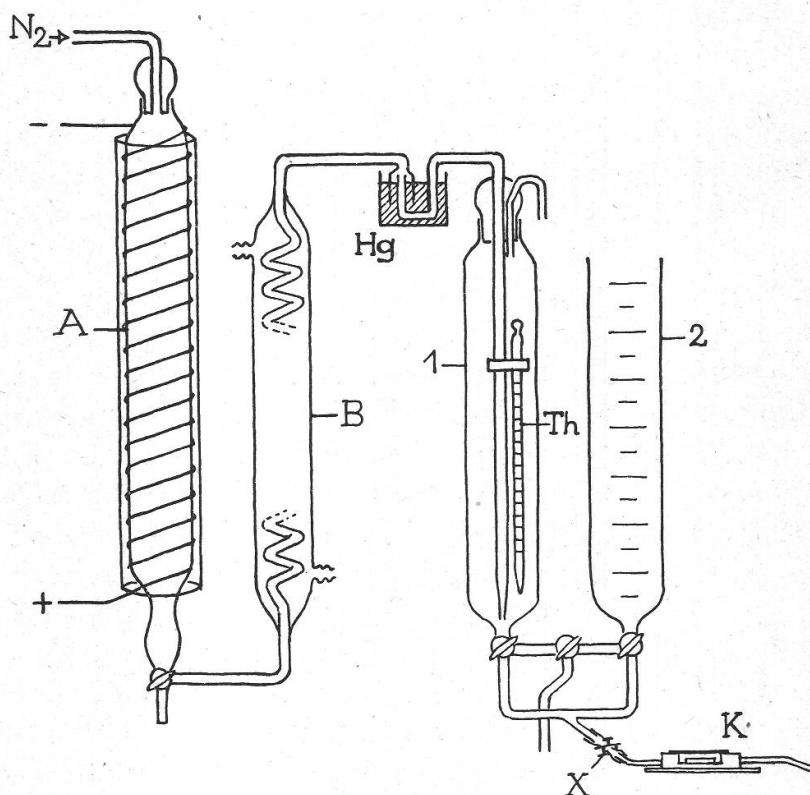


Abbildung 2

Apparatur zur Entfernung des Sauerstoffes aus der Nährösung. A Absorptionsturm mit aktiviertem Kupfer nach Meyer u. Ronge. B Kühler. Hg Quecksilberventil. 1 Gefäß zur Sättigung der Lösung mit Stickstoff. 2 Mischgefäß. Th Thermometer. K Versuchskammer. X Quetschhahn

worden war. Um die Dampfspannung in der Kammer aufrechtzuerhalten, ging das Gas zuerst durch Rohrzuckerlösungen entsprechender Konzentration.

Der Meßfehler betrug auch für die Pollenschläuche $\pm 2 \mu$.

3. Wurzelhaarwachstum an intakten Wurzeln

Durch die Übertragung der Weizenkeimlinge aus der Kulturröhre in die Versuchskammer wird das Wachstum der Wurzelhaare etwas gestört. Der Versuch wurde deshalb zirka 15—30 Minuten nachdem die

Wurzel in die Kammer gebracht worden war, begonnen, wenn alle Haare sich wieder in vollem Wachstum befanden.

Es ist im Mikroskop sehr leicht festzustellen, ob ein Haar wächst oder stillsteht. Lebhaft wachsende Haare zeigen ein länglich zugespitztes Ende, bei langsam wachsenden ist es abgerundet bis halbkugelförmig (Tafel 2, Abbildungen 1, 2). Die Zellwand ist am Scheitel vom Plasma nicht zu unterscheiden. Haare, die vorübergehend stillstehen, haben die Spitze abgekugelt oder auch leicht angeschwollen. Nach geringfügigen Störungen wächst diese bald wieder aus. War die Störung nachhaltiger, so geht die Dehnungs- und damit die Wachstumsfähigkeit der Membran am Scheitel zuerst verloren. Es wird dort oft ein kleines Korn stark lichtbrechender Substanz abgelagert (Tafel 2, Abbildung 4 b). Die rückwärtigen Teile der Kalotte, bis zum Abstand von einem Haardurchmesser hinter der Spitze, sind noch dehnbar, und neue Spitzen können seitlich der alten auswachsen (Tafel 2, Abbildung 4). Geht die Wachstumsfähigkeit ganz verloren, so wird die Membran über die ganze Kuppe hin verdickt (Tafel 2, Abbildung 3 b). Die Spitze solcher Zellen ist meist stark aufgebläht und oft vakuolisiert (Tafel 2, Abbildungen 3 a, c). Wahrscheinlich kann noch einige Zeit, nachdem das Wachstum zum Stillstand gekommen ist, Wasser aufgenommen werden, so daß die Enden unförmig anschwellen. Ganz ähnliche Beobachtungen machte schon Reinhardt (1892) an Pilzhypfen und Wurzelhaaren. Er bewies durch Aufstreuen von Mennigteilchen auf Wurzelhaar spitzen, daß das Wachstum am Scheitel am intensivsten ist, gegen rückwärts abklingt und einen Haardurchmesser hinter der Spitze ganz erloschen ist. Er zeigte auch theoretisch an Hand von konstruierten Aufrissen, daß beim Wachstum die einzelnen Teilchen der Wand sich längs orthogonalen Trajektorien bewegen müssen und neue Teilchen (durch Intussuszeption) dazwischen geschaltet werden. Es leuchtet aus den Figuren von Reinhardt sofort ein, daß paraboloidförmige Spitzen rascher wachsen müssen als abgerundete, was auch immer der Fall ist.

Der Zuwachs der Wurzelhaare wurde zum Teil photographisch bestimmt, indem ein einziges Wurzelhaar in gleichen Intervallen (hier alle 6 Minuten) photographiert und der Film nachher ausgemessen wurde. Die hierzu verwendete Einrichtung ist bei Lundegårdh (1946) ausführlich beschrieben. Meist jedoch wurden 10 bis 20 bestimmte Haare eines Präparates alle 30 Minuten mit dem Meßokular gemessen. (Lange Haare braucht man nicht von der Basis aus zu messen, sondern kann von einem bestimmten, gut erkennbaren Punkt ausgehen, da bei Wurzelhaaren ja nur die Spitze wächst.)

Das Alter des Haares hat keinen Einfluß auf dessen Wachstums geschwindigkeit. Vom Augenblick an, da sich ein kleiner Buckel an der Epidermiszelle zeigt, kann es allerdings 1—2 Stunden dauern, ehe das Haar die maximale Wachstumsgeschwindigkeit erreicht. Von

Tafel 2

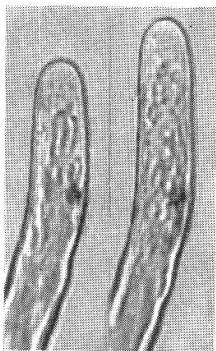


Abbildung 1

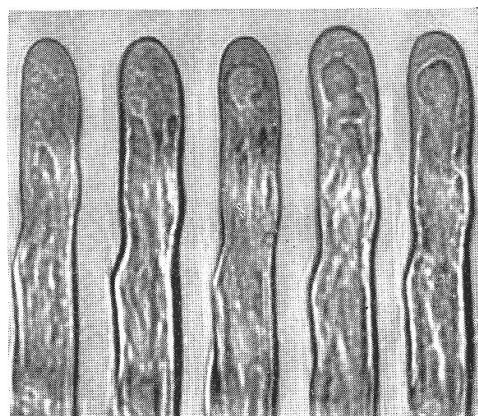
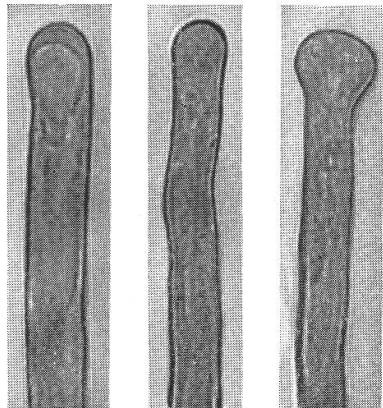


Abbildung 2

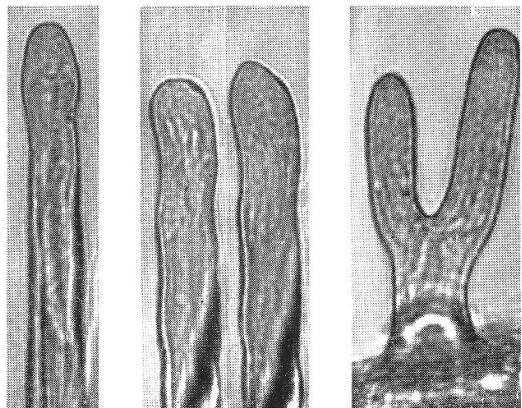


a

b

c

Abbildung 3



a

b

c

Abbildung 4

Wachstumsformen von Wurzelhaaren

Abbildung 1: Wachsendes Wurzelhaar.

Abbildung 2: Wachsendes Wurzelhaar steht still, beginnt die Spitze abzurunden und eine Vakuole zu bilden.

Abbildung 3: Abgekugelte Haare, *a* mit Vakuole, *b* mit verdickter Membran an der Kalotte, und *c* mit aufgeblähter Spitze.

Abbildung 4: Wieder auswachsende Haare: *a* gerade, *b* seitlich der alten Spitze (verdickte Stelle in der Membran), *c* beidseitig der alten Spitze → verzweigtes Wurzelhaar.

Vergrößerungen 1200mal.

Tafel 3

↓ N₂

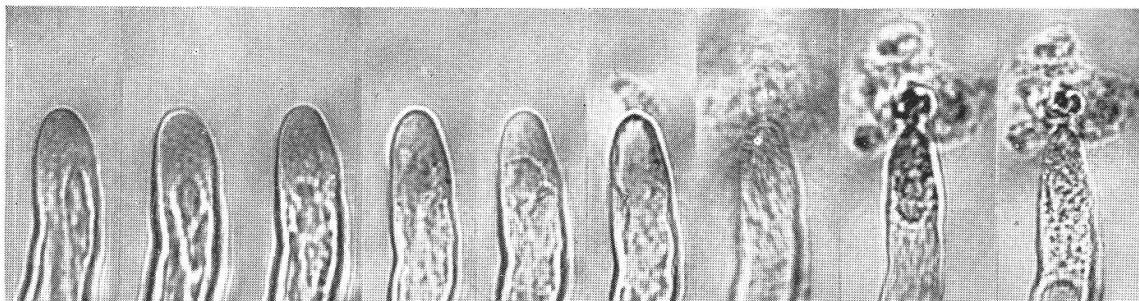


Abbildung 5

↓ N₂

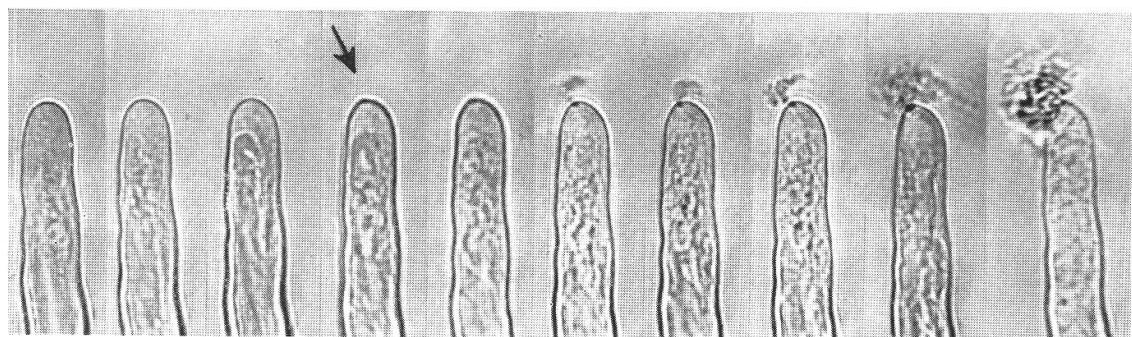


Abbildung 6

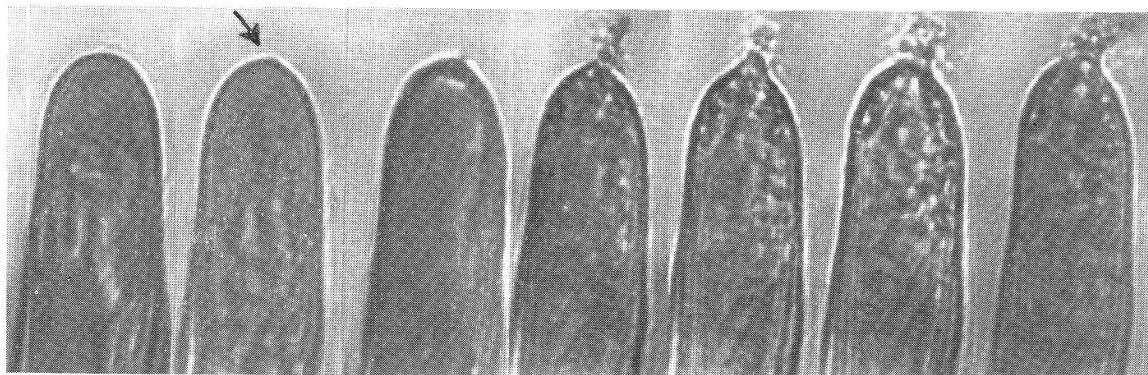


Abbildung 7

Plasmolyse von Wurzelhaarspitzen bei Anaerobiose

Abbildung 5: Aufnahmen alle 30 Sekunden, während der Plasmolyse alle 5—10 Sekunden. Vergrößerung 1200mal.

Abbildung 6: Bildung einer kleinen Ausstülpung (↗) vor der Plasmolyse. Aufnahmen alle 30 Sekunden, von ↗ weg alle 10 Sekunden. Vergrößerung 1200mal.

Abbildung 7: Wie Abbildung 6. Aufnahmen alle 10 Sekunden. Vergrößerung 2700mal.

einer Länge von 20—30 μ ab bleibt jedoch das Wachstum unter unveränderten Bedingungen bis fast zur Endlänge konstant (vgl. auch E k d a h l , 1947). Die Wachstumsraten normaler Haare schwanken zwischen zirka 50 und 120 μ/h ; an ein und derselben Wurzel wachsen jedoch alle Haare mit ungefähr gleicher Intensität. Ein mittlerer Zuwachs errechnet sich aus allen Versuchen zu zirka 86 μ/h . Ausgewachsene Haare sind 1,8 bis 2,2 mm lang.

4. Wurzelhaarwachstum an isolierten Wurzeln

Für die späteren Versuche ohne Sauerstoff war es von Vorteil, das ganze Versuchsobjekt von der Luft abschließen zu können. Dazu eignet sich eine einzelne Wurzel besser als der ganze Keimling. Es wurde daher untersucht, wie sich die Wurzelhaare an isolierten Wurzeln verhalten, ob sie im Wachstum gegenüber denjenigen an intakten Wurzeln grundlegende Veränderungen zeigen.

Es erwies sich, daß die Wachstumsgeschwindigkeit in der ersten Stunde nach der Isolierung normal bleibt und danach allmählich abzusinken beginnt (Abbildung 3, Kurve 2). Da jedoch die Variationsbreite der Zuwachsgeschwindigkeit sehr groß ist (von zirka 50 bis 120 μ/h) und die Erfahrung zeigte, daß Haare, die 65 μ/h wachsen, sich in allen Beziehungen durchaus normal verhalten, so kann man bis 5 Stunden nach der Isolierung mit normalen Reaktionen der Wurzelhaare rechnen.

5. Einfluß des Sauerstoffdruckes auf das Wurzelhaarwachstum

a) Erhöhter Sauerstoffdruck

In der eingangs beschriebenen Apparatur wurden 500 cm³ Nährlösung über Nacht oder während 3—4 Stunden mit Bombensauerstoff durchperlt. Die O₂-Bestimmungen der Lösungen, die zu jedem Versuch ausgeführt wurden, ergaben einen Gehalt von 35 mg O₂/l Lösung. Eine Stunde lang wurde das Wachstum in gewöhnlicher Nährösung kontrolliert, darauf die gleichen Haare in der mit O₂ angereicherten Lösung weiter gemessen.

Die Mittelwertskurve von 50 beobachteten Haaren zeigt, daß die normale Wachstumsgeschwindigkeit 4 Stunden nach der Isolierung aufrechterhalten werden kann (Abbildung 3, Kurve 1), während sie in gewöhnlicher Nährösung schon nach der ersten Stunde abzusinken beginnt.

Diese stimulierende Wirkung des Sauerstoffs beschränkt sich nicht nur auf das Wurzelhaarwachstum an *isolierten* Wurzeln. Denn wenn man O₂ durch die Kulturröhren schickt, bilden die Weizenwurzeln normal viele und rasch wachsende Haare (vgl. «stumpfe Silhouette», Seite 304, und Abbildung 10). Diese Reaktion wurde im Juli und August

ausgenützt, wenn die Keimlinge, aus bisher noch unabgeklärten Gründen, nur spärlich und schlecht wachsende Haare erzeugen. Schon bloßes Durchleiten von Luft konnte die Wurzelhaarbildung anregen, jedoch oft ungenügend und nie in dem Maße wie reiner Sauerstoff. Nach etwa 36 Stunden begann sich dann das Wurzelgewebe braun zu färben, wohl infolge toxischer Wirkungen der supraoptimalen Sauerstoffkonzentration, wie sie auch von andern Pflanzen her bekannt ist (Shive, 1941; Gilbert und Shive, 1942; Leonard und Pinckard, 1946).

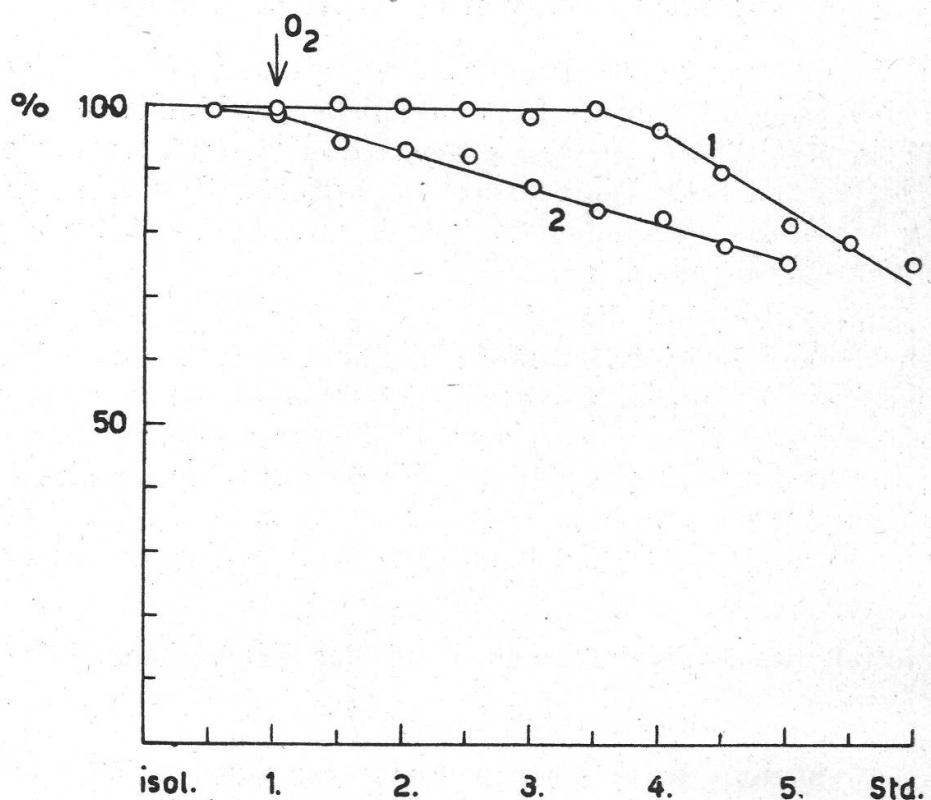


Abbildung 3

Wachstum der Wurzelhaare an isolierten Wurzeln in Prozenten der Wachstumsgeschwindigkeit vor der Isolierung. 1 in sauerstoffgesättigter Lösung, 2 in an der Luft gestandener Lösung. Mittelwerte von Messungen an je 50 Haaren

b) Verminderter Sauerstoffdruck

Das Verhalten des wachsenden Wurzelhaares wurde in Lösungen mit abnehmendem Sauerstoffgehalt von 5,0, 3,6, 1,6, 1,3, 1,0 und 0,5 mg O₂/l verfolgt. Die Ergebnisse von je drei Parallelversuchen sind als Mittelwertskurven in den Abbildungen 4 und 5 dargestellt.

Schon beim Heruntergehen vom Normalwert (8,5 mg O₂/l) auf 5 und 3,6 mg O₂/l tritt eine Wachstumshemmung ein, jedoch bewegen sich die Werte noch immer innerhalb der normalen Variationsbreite. Eine

eingreifende Wirkung macht sich erst bei 1,6 mg O₂/l bemerkbar. Die Haare erholen sich nach 2 Stunden wieder etwas, wenn auch die Anfangsvitalität nicht mehr erreicht wird. Bei 1,3 und 1,0 mg O₂/l sinken dann die Werte rasch gegen Null ab.

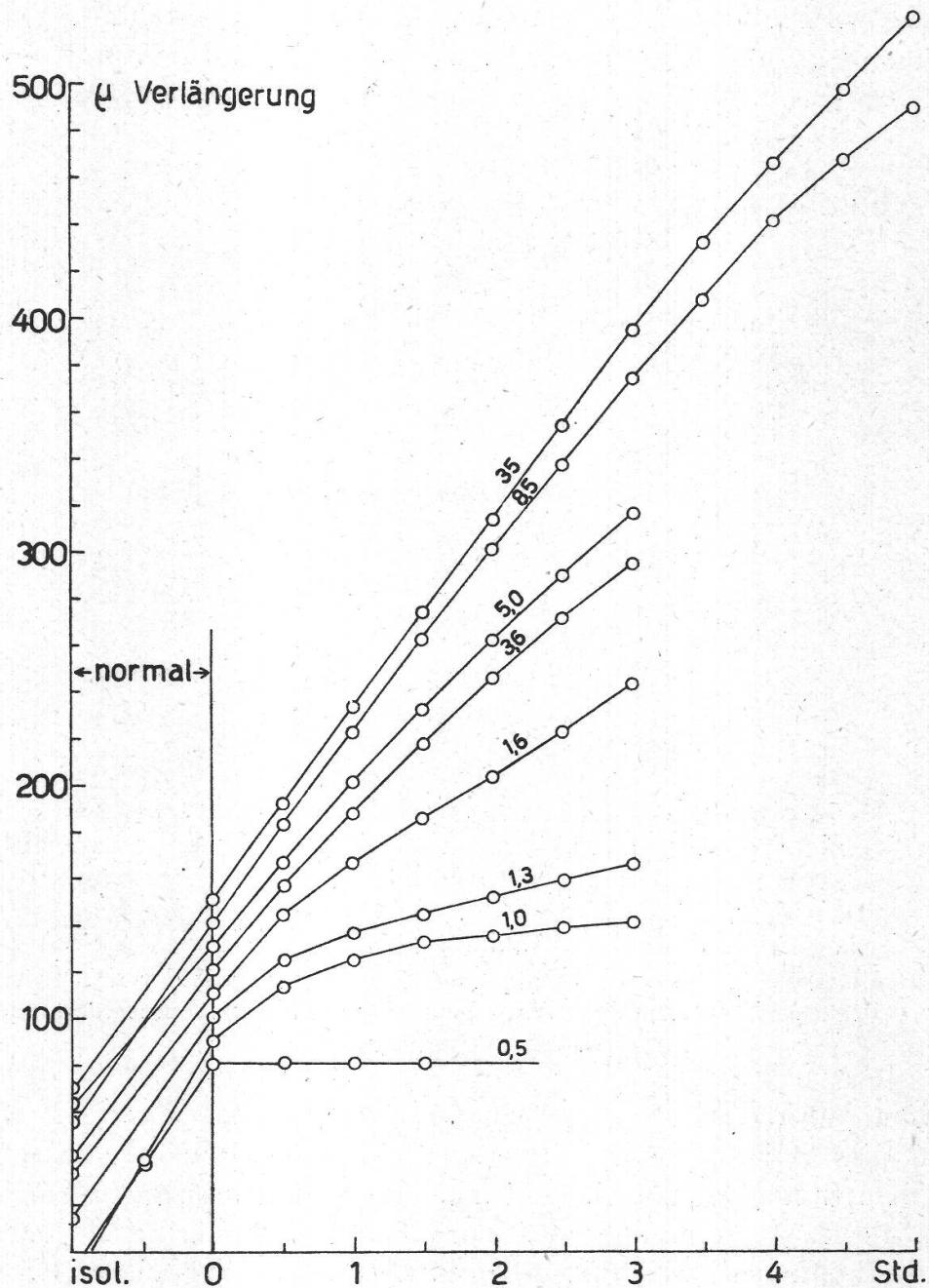


Abbildung 4

Mittelwertskurven des Wurzelhaarwachstums bei verschiedenem Sauerstoffgehalt der Nährlösung. 35 mg O₂/l, 8,5 mg O₂/l, 5 mg O₂/l, 3,6 mg O₂/l, 1,6 mg O₂/l, 1,3 mg O₂/l, 1 mg O₂/l, 0,5 mg O₂/l. Mittelwerte von Messungen an je 40—60 Haaren (je 3 Versuche zu 15—20 Haaren)

Bei 0,5 mg O₂/l geschieht etwas Merkwürdiges: Innerhalb von 2 bis 3 Minuten sind die Wurzelhaare geplatzt. Sobald die Kammer mit der sauerstoffarmen Lösung gefüllt ist, flachen sich die Enden der Wurzelhaare ab, das Plasma wird meist aus den Spitzen zurückgezogen und bleibt nur als dünne Schicht der Zellwand entlang erhalten. Die Plasmaströmung wird langsam und schleichend, oft ist sie überhaupt nicht mehr wahrzunehmen, und das Plasma scheint von viel körnigerer Konsistenz

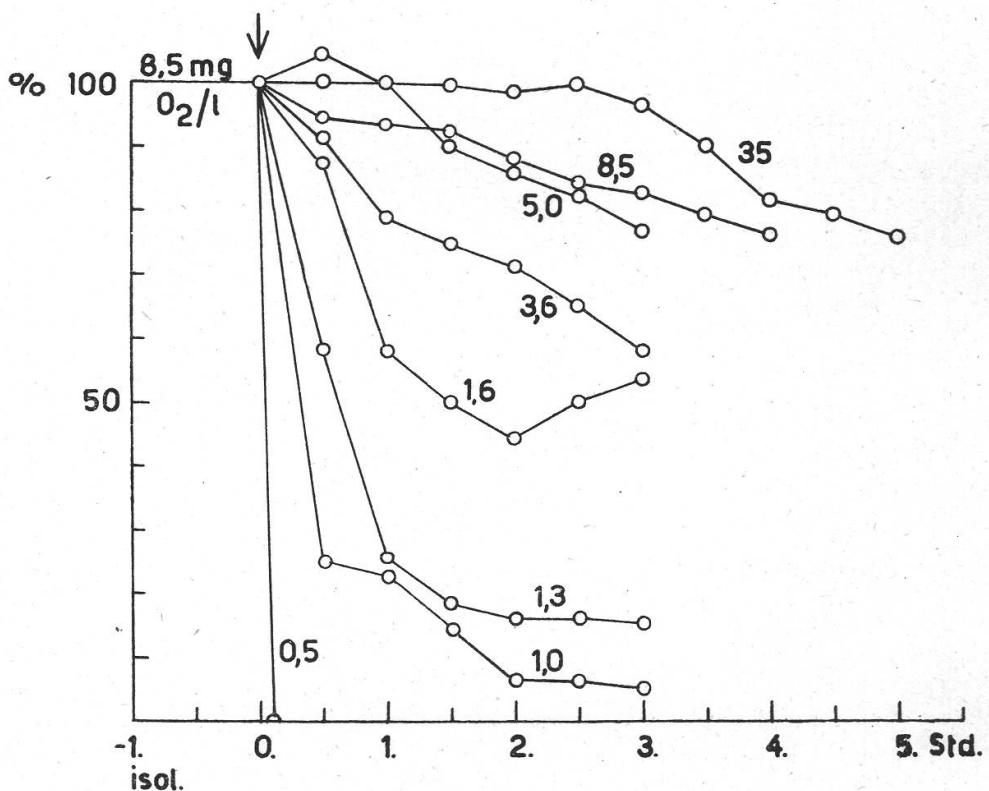


Abbildung 5

Wurzelhaarwachstum bei verschiedenem Sauerstoffgehalt der Nährlösung in Prozenten der normalen Wachstumsgeschwindigkeit. Bezeichnungen wie in Abbildung 4

als gewöhnlich. Dann bildet sich zuweilen am Scheitel eine ganz winzige Ausstülpung (Tafel 3, Abbildungen 6 und 7 [↗]), gleich darauf gibt die Wand dem Innendruck nach, und das Plasma wird ausgestoßen. Häufig platzen die Haare auch, ohne daß vorher eine Veränderung an der Membran zu erkennen wäre. Immer aber zerreißt sie an der äußersten Spitze, d. h. an der Stelle, die zugleich die schwächste und die des intensivsten Wachstums sein muß (vgl. Tafel 3).

Es platzen immer nur die Haare, die vor dem Einschalten der N₂-Lösung im Wachstum begriffen sind, stehende und abgekugelte Haare dagegen nie. Auch unter den Wachsenden platzen nicht immer alle. Die Anzahl ist sogar von Versuch zu Versuch sehr verschieden und kann

zwischen 10 und 100 % schwanken. In weitaus den meisten Fällen platzen 60 bis 80 %. In *allen* Haaren wird aber die Plasmaströmung gehemmt oder ganz unterbunden. Es lag auf der Hand, anzunehmen, daß der Prozentsatz der nichtplatzenden Haare von solchen herrühre, die langsam wachsen; daß also ein Zusammenhang bestünde zwischen Wachstums geschwindigkeit und Bereitschaft zu Plasmoptyse¹. Die Vermutung erwies sich aber als falsch, wie folgende Zusammenstellung zeigt (Tabelle 2):

Tabelle 2
Wachstumsgeschwindigkeit und Plasmoptysenhäufigkeit

Versuche	Mittlere Wachstums geschwindigkeit	Plasmoptyse
mit N ₂	88 μ/h	100 %
	75 "	30 %
	68 "	fast 100 %
mit H ₂	86 "	vereinzelte
	70 "	50 %
	70 "	100 %
	65 "	90 %

Auch ist die Wachstumsgeschwindigkeit aller Haare einer Wurzel meist so einheitlich, daß an derselben Wurzel auch alle Haare gleich reagieren müßten.

Die Bereitschaft, bei O₂-Mangel zu platzen, scheint vielmehr mit der Wachstumsbereitschaft zusammenzuhängen. Es zeigte sich nämlich folgendes: In Präparaten, in denen nach dem Übertragen der Wurzel von der Kulturröhre in die Versuchskammer ein großer Teil der Haare nicht mehr auswuchs, platzen von den wachsenden Haaren, obwohl sie gut wuchsen, nur ganz vereinzelte in der N₂-Lösung. Wachsen aber ein großer Prozentsatz oder überhaupt alle Haare wieder aus, so reagiert auch ein großer Prozentsatz mit Plasmoptyse auf die Anaerobiose.

Ein Teil der Versuche wurde außer mit N₂ auch mit H₂ mit den gleichen Ergebnissen ausgeführt.

Schaltet man nach der sauerstoffarmen Lösung wieder solche ein, die an der Luft gestanden hat, so wird in den überlebenden Haaren die Plasmaströmung *augenblicklich* wieder kräftig. Falls die Anaerobiose

¹ Der Ausdruck Plasmoptyse wurde von *A. Fischer* (Vorlesungen über Bakterien, 1903, und Ber. dtsch. bot. Ges. 24, 1906) zuerst geprägt. Er bezeichnete damit das Platzen von Bakterienzellen unter ungünstigen Kulturbedingungen. Die Bedeutung eines rein osmotischen Vorganges scheint dem Ausdruck erst im Laufe der Jahre zugekommen zu sein. Er wird hier wieder im ursprünglichen Sinn angewandt, der nur besagen will, daß eine Zelle platzt, unbekümmert um die primären Ursachen des Vorganges.

nicht zu lange gedauert hat ($\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Stunde), können die Haare in normaler Lösung unter Umständen wieder weiterwachsen.

6. Wirkung von Cyan

Als Kontrolle zu den Versuchen mit geringem O₂-Druck wurde auch eine Versuchsreihe mit einem Atmungsgift, mit KCN, angesetzt. Die Versuche wurden in gleicher Weise ausgeführt wie die früheren. An Stelle der N₂-Nährösungen traten solche mit einem Zusatz von 10⁻³, 10⁻⁴, 10⁻⁵, 10⁻⁶ und 10⁻⁷ Mol KCN pro Liter.

Bei Zugabe von 10⁻³ Mol KCN zum Liter Nährösung steigt deren pH auf 7,3 und wurde mit HCl wieder auf den normalen Wert gebracht. In den schwächeren Lösungen wird der pH-Wert so unbedeutend von 6,1 ab, daß keine Korrektur vorgenommen wurde (Nährösung + 10⁻⁴ Mol KCN/l = pH 6,3).

Die Reaktion der Wurzelhaare auf das Cyanid ist dieselbe wie auf die Anaerobiose: Die Spitzen flachen ab, die Plasmaströmung hört allmählich auf, die Haare platzen. In keinem der CN-Versuche wurde hingegen das Plasma erst noch aus der Spitze zurückgezogen, was in den N₂-Versuchen fast immer eintrat.

KCN wirkt plasmoptysierend in Konzentrationen bis zu 10⁻⁶ Mol/l. Die 10⁻⁷-molare Lösung bringt das Wachstum der Haare vorübergehend zum Stillstand, danach wachsen sie teilweise und krankhaft dünn wieder aus.

Damit dürfte das Platzen der Wurzelhaare in diesen Fällen eindeutig eine Folge der Atmungshemmung sein. Wie später erläutert wird, gibt es auch noch andere Ursachen für die Plasmoptyse von Zellen mit Spitzenwachstum.

7. Zur anaeroben Plasmoptyse der Wurzelhaare

Es wurde versucht, die anaerobe Plasmoptyse der Wurzelhaare durch Außenfaktoren zu beeinflussen. Dies geschah auf drei Arten.

a) Erhöhung des Außendruckes

Der osmotische Wert der O₂-armen Lösung, der ungefähr 0,2 atm betrug, wurde durch Zugabe von NaCl heraufgesetzt, die Versuche im übrigen wie die vorhergehenden ausgeführt.

Liegt der osmotische Wert der sauerstoffarmen Lösung bei 3,8 bis 4 atm, so platzen die Wurzelhaare nicht. Das Protoplasma zieht sich zwar aus der Spitze zurück, und die Plasmaströmung hört auf. Zuweilen bilden sich noch die kleinen Ausstülpungen am Scheitel, wie sie oft vor dem Platzen auftreten. In N₂-Lösungen mit osmotischen Werten unter 3,8 atm plasmoptysieren die Haare regelmäßig. Es ist also ein Gegendruck von

3,6 bis 3,8 atm nötig, um die Zellen am Bersten zu verhindern. Da der osmotische Wert der Wurzelhaare bei 7,6 bis 7,8 atm liegt, heißt dies, daß die Zellwand bei Anaerobiose so geschwächt ist, daß sie nur noch einem Binnendruck von 4 atm standzuhalten vermag. Die Festigkeit ist innerhalb von 2 bis 3 Minuten auf die Hälfte gesunken.

Der Grenzplasmolysewert der Wurzelhaare hatte sich bei O₂-Mangel nicht verändert. Er wurde mit NaCl und Saccharose als Plasmolytikum kontrolliert und lag wie unter normalen Verhältnissen zwischen 7,6 und 7,8 atm.

Verwendet man Glukose zur Erhöhung des Außendruckes, so sind 4,0 bis 4,1 atm nötig, um die Plasmoptyse zu verhindern. Der Unterschied zu den NaCl-Werten kann auf einer sehr raschen Absorption der Glukose beruhen, die den Druck in der Zelle erhöht, oder auf einer gewissen Uneigentümlichkeit des Materials. Auch kann der Grenzplasmolysewert der Wurzelhaare nach Ekdaahl (1947) zwischen 7 und 8 atm schwanken. Zudem wurden die Versuche zeitlich nacheinander, nicht nebeneinander ausgeführt.

b) Wirkung von Kalzium

Daß Kalzium fördernd auf das allgemeine Wurzelwachstum wirkt, ist eine längst bekannte Tatsache (vgl. Burstrom, 1934, und die dort angegebene Literatur S. 247 ff.). Das Kalzium als Ca-Pektat wesentlich am Aufbau der Wurzel- und Wurzelhaarzellen beteiligt ist, betonen Roberts (1916) und Cormack (1935, 1944, 1945). C. H. Farr (1928) stellt überdies fest, daß ohne Ca überhaupt keine Wurzelhaare gebildet werden. Ähnliche Beobachtungen macht auch Cormack an verschiedenem Material. Wenn bei Ca-Mangel trotzdem Wurzelhaare auftreten, so weisen sie Abnormitäten auf, die auf eine ungleichmäßige Festigkeit (lies Kalzification) der Zellwand schließen lassen. Die Haarlosigkeit durch Ca-Mangel ist weiterhin immer begleitet von erhöhter Zellwanddehnbarkeit jener Zellen, die zur Haarbildung bestimmt sind (Cormack, 1935). Kalzium hat also unzweideutig einen Einfluß auf das Wachstum von Wurzelhaaren, und zwar im Sinne einer Festigung der Zellmembran.

Es wurde deshalb eine Versuchsreihe angesetzt, in der CaCl₂ in absteigenden Konzentrationen der sauerstoffarmen oder cyanhaltigen Lösung zugefügt wurde. Vorher waren die Wurzeln in normaler Lösung gewachsen. Das Ergebnis ist aus Tabelle 3 ersichtlich.

Die deutliche Hemmung der anaeroben Plasmoptyse durch Ca-Konzentrationen über 0,04 Mol/l stimmt mit den Befunden Lundegårdhs (1946) über die Wirkung von Kalzium auf die Säureplasmoptyse der Wurzelhaare überein.

Tabelle 3

Die Wirkung von Kalzium auf die anaerobe Plasmoptyse

Pp. = Plasmoptyse

Ps. = Plasmaströmung

Je zwei bis drei Parallelversuche von jedem Typus

Nährlösung plus	CaCl ₂ -Konzentrationen in Mol/l					
	0,1 Pp. Ps.	0,05 Pp. Ps.	0,04 Pp. Ps.	0,03 Pp. Ps.	0,01 Pp. Ps.	
N ₂ 0,5 mg O ₂ /l	— —	— —	(+)	—	+	—
KCN 10 ⁻⁴ molar	— —	— (+)	(+)	(+)	+	—

c) Wirkung von Kohlenhydraten

Da energetische und Wachstumsvorgänge in der Regel auf Kohlenhydrate empfindlich sind, wurde auch der Einfluß von verschiedenen Zuckern auf die anaerobe Plasmoptyse geprüft. Am gleichen Material hatte Wan n e r (1944 a, b) bei Glukosefütterung gesteigerte Atmungsintensität in der Wurzelhaarzone gefunden. Bei isolierten Wurzeln, die nur auf zuckerhaltigen Nährböden wachsen, erhöht sich die Länge der reifen Zellen (nicht die Wachstumsgeschwindigkeit) mit steigender Glukose- oder Maltosekonzentration; die Bildung von Wurzelhaaren wird intensiviert (Bur str ö m , 1941). Lundegårdh (1946) nimmt eine Beeinflussung der Zellwandbildung durch die Glukosekonzentration in der Zelle als wahrscheinlich an und gibt auch eine Förderung des Wurzelhaarwachstums an. Fruktose beschleunigt die Zellstreckung und Zellwandbildung bei Avena-Koleoptilen (Bon n e r , 1934). Auch bei Mikroorganismen wie Hefe ist die Atmung dem Zuckergehalt der Nährböden, wenigstens im Bereich kleinsten Konzentrationen, proportional gefunden worden (Ge i g e r - H u b e r , 1934).

Zuckerfütterung könnte deshalb auf zwei Arten einen indirekten Einfluß auf das Verhalten der wachsenden Wurzelhaare bei Anaerobiose haben: 1. durch Atmungssteigerung, 2. durch Erhöhung der Konzentration an vielleicht direkt verwertbaren Aufbaustoffen.

Als Kohlenhydratquellen wurden verwendet: Glukose, Fruktose, Saccharose, Mannose, Maltose, Arabinose und Xylose in Konzentrationen von 0,01, 0,1, 1,0 und 10 Millimol pro Liter.

Der Einfluß der Glukose¹ auf die Plasmoptyse war derart unterschiedlich und unregelmäßig, daß sich trotz vielen Wiederholungen der gleichen Versuche nichts darüber aussagen läßt. Die übrigen Zucker haben gar keine Wirkung, außer daß die Plasmaströmung eher weniger

¹ Puriss. vattenfri, Kebo, Stockholm.

stark gehemmt schien. Messungen über die Plasmaströmungsgeschwindigkeit wurden jedoch nicht gemacht.

8. Wachstum von Pollenschläuchen bei Anaerobiose

Den Wurzelhaar-Versuchen analoge Experimente mit Pollenschläuchen von *Leucoium vernum* und *Primula vulgaris* var. *rubra* zeitigten entsprechende Ergebnisse.

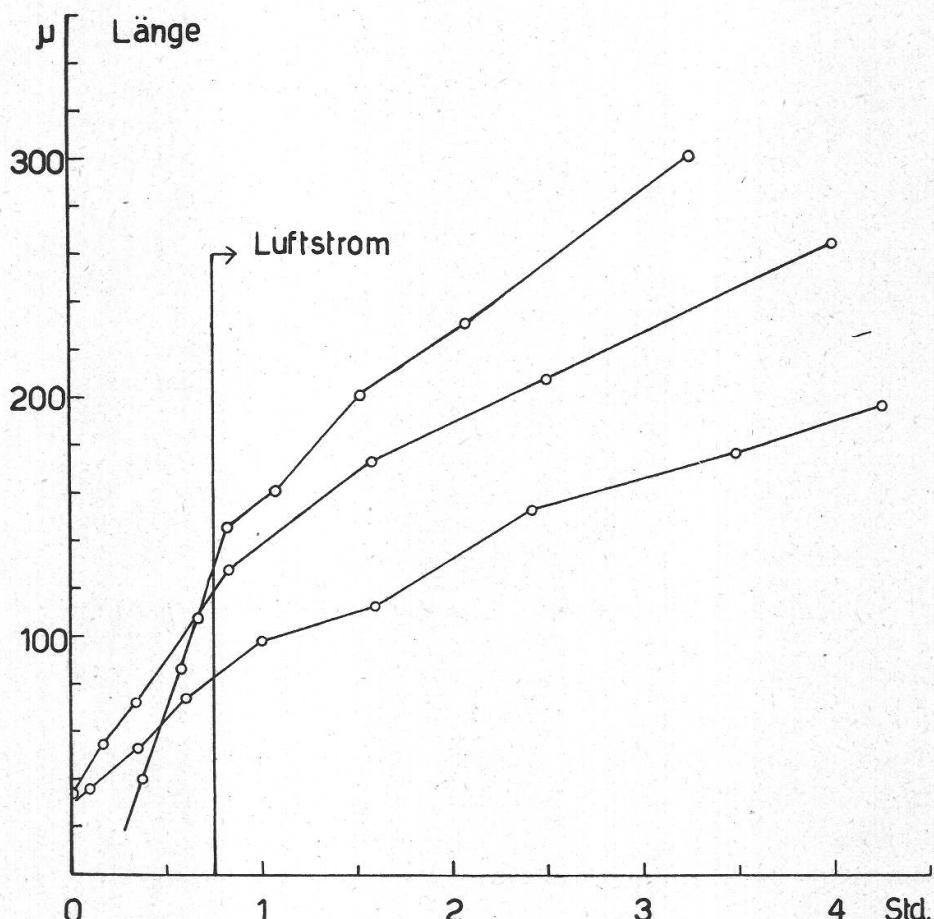


Abbildung 6

Wachstum der Pollenschläuche von *Primula vulgaris* var. *rubra* im Luftstrom. Mittelwertskurven von 3 verschieden gut wachsenden Präparaten zu je 20 Schläuchen

Durch die feuchte Kammer, in der der Pollen auf zuckerloser Gelatine auskeimte, wurde H_2 oder N_2 , der auf dieselbe Weise wie in den Wurzelversuchen gereinigt worden war, geschickt. In den Kontrollen strömte Luft mit der gleichen Geschwindigkeit durch die Kammer.

Auch die Pollenschläuche platzen bei O_2 -Mangel, allerdings nicht so augenblicklich wie die Wurzelhaare. Oft kann eine ganze Stunde bis zur Plasmolyse vergehen, manchmal nur 5 Minuten. Die wenigen überleben-

den Schläuche wachsen nicht mehr weiter, die Enden schwollen oft kugelig an. Vor allem bei *Leucoium* scheint das Plasma nicht selten zu koagulieren. Der Luftstrom hingegen ruft nur verminderte Wachstums geschwindigkeit, nie aber Wachstumstillstand oder gar Plasmoptyse der Schläuche hervor (Abbildungen 6 und 7).

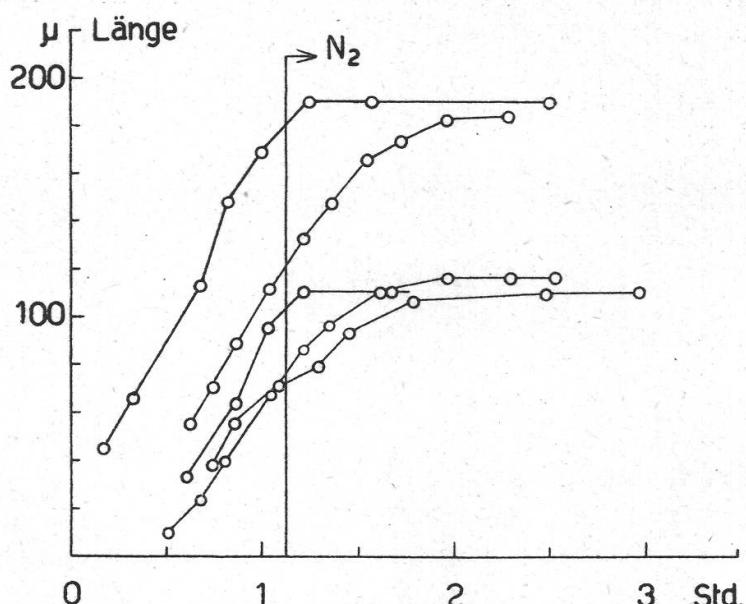


Abbildung 7

Wachstum der Pollenschläuche von *Primula vulgaris* var. *rubra* im N_2 -Strom. Mittelwertskurven von Präparaten mit verschiedenen langer Dauer bis zum Wachstumstillstand und zur Plasmoptyse. 10 bis 20 Schläuche pro Präparat

9. Diskussion der Erscheinung der anaeroben Plasmoptyse

Das Platzen der Wurzelhaare ist ein Vorgang, der nicht nur auf die Anaerobiose beschränkt ist oder überhaupt vereinzelt dasteht. Schon Reinhardt (1899) erwähnt, daß die Wurzelhaare von *Lepidium sativum* oft beim Wechseln der Nährösungen platzen. Doch während wir beim Weizen die Plasmoptyse immer nur am Scheitel oder doch gerade neben der äußersten Spitze beobachteten, gibt Reinhardt den Übergang von der Kuppe in die gerade Wand als die prädestinierte Stelle an. Pantanelli (1905) beschrieb dann die verschiedenen Ursachen, die Plasmoptyse an Protoplasten und bei Zellen mit Spitzenwachstum hervorrufen können. Er zählt neben den osmotisch wirkenden Substanzen auch Säuren, Alkalien und Sauerstoffmangel auf. Bei Roberts (1916) platzen die Haare gerne beim Überbringen von einer Lösung höheren in eine solche niedrigeren osmotischen Druckes. Hier dürfte es sich um rein osmotische Plasmoptyse handeln. Die Autorin erwähnt, daß junge Haare leichter platzen als alte, was wir bestätigen können. Ferner wird verschiedentlich in der Literatur die Säure-Plasmoptyse erwähnt. Strugger (1926, 1928) findet eine mehrgipflige Kurve für die Plasmoptysenhäufigkeit in Abhängigkeit vom pH. Dies ist bei Weizen nicht der Fall. Hier begannen in einer pH-Reihe die Haare bei pH 3,7 vereinzelt zu

platzen, bei pH 3,6 und niedrigeren Werten trat die Plasmoptyse regelmäßig auf, während sie oberhalb pH 3,7 nicht beobachtet wurde. Die « Häufigkeit » dürfte ohnehin eine ungeeignete Bestimmungsgröße sein, da sie, wenigstens bei *Triticum*, weitgehend von der Wachstumsbereitschaft der Haare und nicht nur von den äußeren Verhältnissen abzuhängen scheint. Endlich erwähnt und diskutiert Lundegårdh (1946) die Säure-Plasmoptyse beim Weizen und deren Hemmung durch Ca-Ionen.

Das Platzen der Haare kann rein mechanisch zwei Ursachen haben: Entweder wird der Innendruck erhöht oder die Membranfestigkeit herabgesetzt.

Für den Mechanismus der *Säure-Plasmoptyse* stellt Lundegårdh (1946) drei Hypothesen auf: verzögerte Zelluloseablagerung unter Fortgang der Wanddehnung, Quellung des Protoplasten oder Quellung des Wandmaterials.

Wenn die jüngsten Wandteile an der Spitze, wie vielfach angenommen wird, vorwiegend aus Pektinstoffen bestehen, so scheint die dritte Erklärung am naheliegendsten: Quellung der Pektinstoffe in den jungen Wandteilen durch die erhöhte Wasserstoffionenkonzentration, Schwächung der Membran an dieser Stelle und schließlich Plasmoptyse. Daß dabei Kalziumionen hemmend wirken, kann diese Theorie nur unterstützen. Gleichzeitige Plasmaquellung wäre denkbar, jedoch liegen hierfür bis jetzt keine Anhaltspunkte vor, noch weniger für verzögerte Zelluloseablagerung.

Wie steht es nun bei der *anaeroben Plasmoptyse*?

Um die Frage zu erhellen, ob Quellung überhaupt Plasmoptyse verursachen kann, wurde wachsenden Wurzelhaaren LiCl- und KCNS-haltige Nährösungen gereicht. Das Resultat war eindeutig positiv:

In Nährösungen mit $\frac{1}{100}$ Mol KCNS im Liter platzten die Haare innerhalb von 5—10 Minuten, nachdem sie, wie bei Anaerobiose, die Spitze etwas kantig abgeflacht und oft die typischen Ausstülpungen gebildet hatten, die immer die Plasmoptyse anzeigen. Mit LiCl ist eine $\frac{n}{10}$ Lösung erforderlich, um die Haare zum Platzen zu bringen, und die Plasmoptyse erfolgt erst 10—20 Minuten nach dem Wechseln der Lösung. In beiden Fällen wird das Plasma nicht aus der Spitze zurückgezogen, und die Plasmaströmung ist nicht gehemmt.

Damit ist jedoch nichts darüber ausgesagt, ob Plasmaquellung oder Wandquellung oder beides zusammen die Plasmoptyse hervorrufen, sondern einzig, daß Quellungsvorgänge dabei eine Rolle spielen können.

Da weder bei der Anaerobiose noch in Säuren oder Quellungsmitteln die Wurzelhaarspitzen anschwellen, bevor sie platzen, während sie sich bei andern Wachstumsstörungen ganz unförmig aufblähen können, ohne zu platzen, scheint indessen ein Quellungsdruck des Plasmas nicht in Frage zu kommen. Doch ist bei gewöhnlichem Wachstumsstillstand die Anschwellung erst eine sekundäre Erscheinung. Immer wird zuerst das

Wachstum eingestellt, und damit kann die Zellwand am Wurzelhaar-scheitel verdickt werden; erst danach beginnt die Spitze anzuschwellen. Stellt man sich vor, daß die Plasmaquellung noch während des Wachstums einsetzt, so ist es gut denkbar, daß die dünne Wandschicht an der Spitze dem Druck nicht zu widerstehen vermag.

Zwei andere Argumente sprechen jedoch gegen erhöhten Quellungsdruck des Plasmas bei Anaerobiose:

Erstens dürfte für eine aktive Wasseraufnahme gerade erhöhter O₂-Bedarf nötig sein (Reinders, 1938, 1942).

Zweitens macht das Protoplasma bei mikroskopischer Betrachtung gar keinen gequollenen Eindruck. Im Gegenteil: die Beobachtungen stimmen vielmehr mit den Befunden von Addoms (1923) überein, die auch bei niedrigem pH Koagulation des Plasmas von Weizenwurzelhaaren feststellt. Da das Plasma sich auch fast gänzlich aus der Spitze zurückzieht, ist nicht einzusehen, wie es da noch einen großen Druck auf die Wand ausüben sollte.

Wahrscheinlicher ist, daß es sich bei Quellungs- und Säure-Plasmoptyse einerseits und anaerober Plasmoptyse anderseits um zwei verschiedene Vorgänge handelt. Bei Anaerobiose wird die Lebenstätigkeit der Zelle betroffen, was schon darin zum Ausdruck kommt, daß jede Plasma-bewegung aufhört. Das Bersten der Zelle dürfte ein sekundärer Prozeß sein. In den andern Fällen jedoch kann eine direkte chemisch-physikalische Einwirkung auf einzelne Zellkomponenten vorliegen, die zur Plasmoptyse führen muß. Der Vorgang müßte sich im Modellversuch wiederholen lassen.

Die Beobachtungen von Pantanelli (1905) und J enny (mündliche Mitteilung) über das Platzen von Protozoen und Protoplasmten bei Anaerobiose lassen die Frage auftauchen, ob es sich bei Zellen mit Spitzenwachstum nicht um genau den gleichen Vorgang handle und ob nicht möglicherweise die Spitzen solcher Zellen noch gar keine ausdifferenzierte Zellwand besitzen. Pantanelli bezweifelt die Existenz einer Membran nicht, nimmt aber an, daß sie als mechanischer Widerstand gegenüber der Plasmamasse zu vernachlässigen sei. Damit tritt er ohne weiteres für eine Veränderung des Protoplasmas ein.

Am wachsenden Wurzelhaar ist eine Wand als solche an der Spitze nicht vom Plasma zu unterscheiden. An stehenden Haaren ist sie meistens erkennbar, da sie dann verdickt ist. Sie tritt bei Plasmolyse hervor, jedoch hört das Wachstum in jedem Plasmolytikum auf, bevor Plasmolyse eintritt, so daß es sich auch hier nicht um die Membran einer *wachsenden* Spitze handelt. Mit Rutheniumrot und Methylenblau färbt sich die Zellwand. Nach Entfernung der Pektinstoffe löst sie sich restlos im Kupferoxyd-Ammoniak auf. Sie war jedoch mit den gewöhnlichen Zellulosefarbstoffen nicht zu färben, bis in dem J-KJ-LiCl-Gemisch nach Post und Laudermilk (1941/43) ein Reagens

gefunden wurde, das die Membran bläute. Bei all diesen Behandlungen sind die Haare aber tot oder befinden sich doch nicht mehr im Wachstum. An wachsenden Haaren leuchten die Kantenteile, die unter 45° zu den Schwingungsrichtungen des Nicols stehen, im polarisierten Lichte auf. Das Vorzeichen der Doppelbrechung ist positiv in bezug auf die Längsachse des Haares. Nach Schmidt (1939) zeigt aber auch das Ektoplasma von Amoeben positive Doppelbrechung, so daß auch darin kein Beweis für die Existenz einer echten Zellmembran am Scheitel der Wurzelhaare zu sehen ist. Daß hingegen sowohl Säureplasmoptyse wie auch anaerobe Plasmoptyse durch Ca-Ionen zu hemmen sind, scheint eher für die Gegenwart von Pektinstoffen zu sprechen.

Man kann sich nun aber vorstellen, daß die im Wachstum befindliche Zellspitze von Ektoplasma begrenzt werde, das von Zellulosesträngen oder andern Wandsubstanzen durchzogen ist, und daß von diesem Plasma die Membransubstanz fortlaufend gebildet wird. Solch dichte Durchdringung von Plasma und Zellwand würde auch die schwere Lösbarkeit des Plasmas von der Membran erklären, nicht nur in wachsenden Spitzen, sondern an allen Stellen in Pflanzenzellen, wo Membranwachstum stattfindet.

Es lassen sich nun zweierlei Einwirkungen der Anaerobiose auf die wachsende Spitze denken. Entweder ist die Bildung von Wandmaterial wie Zellulose gehemmt, während die Lockerung der Zellulosehaftpunkte noch weiter geht. Diese Ansicht scheint durch die Befunde von K h o u - v i n e (1936) und H e s t r i n und Mitarbeiter (1947) unterstützt zu werden, die beide bei *Acetobacter xylinum* unter anaeroben Bedingungen keine Zellulosebildung mehr fanden. Oder aber es findet eine Lockerung im Eiweißgerüst eines möglicherweise vorhandenen Ektoplasmas statt, so wie zum Beispiel H u l p i e u (1930) bei Amöben zunehmende Verflüssigung des Protoplasmas während der Anaerobiose feststellte. Er berichtet hingegen nichts über ein Platzen der Tiere im sauerstofffreien Wasser. Im einen Fall würde die Energie zur Synthese von Membransubstanz, im zweiten zur Aufrechterhaltung intermolekularer Bindungen fehlen.

Dies alles sind Vorschläge zu einer Deutung der Vorgänge, bewiesen ist bis anhin noch nichts.

Bemerkenswert ist vielleicht noch, daß Zellen mit Spitzenwachstum auf zwei einander entgegengesetzte Arten auf Wachstumsstörungen reagieren. Entweder — wie bei Erschütterungen — mit Verdickung der Zellwand an der Spitze, was doch wohl so erklärt werden muß, daß noch während einiger Zeit Membranstoffe abgelagert werden, ohne daß die entsprechende Dehnung der Wand erfolgt, oder eben mit einem Bersten der Zelle, wobei, entweder im Plasma oder in der Zellwand, das lockende Prinzip über die festigenden Kräfte die Überhand gewinnt.

10. Streckungswachstum der Wurzelepidermiszellen

Zum Vergleich mit dem Spitzenwachstum der Wurzelhaare wurde auch das Streckungswachstum der Wurzelepidermiszellen unter normalen Bedingungen und bei Sauerstoffmangel untersucht.

Da das Wurzelwachstum bei Isolierung sehr gehemmt ist, wurden zu diesen Versuchen nur ganze Keimlinge verwendet. In den anaeroben Versuchen befand sich also nur die Wurzel im sauerstoffarmen Milieu, der Sproß aber in der Luft. Nach den Angaben von Wanner (1944 b) kann man jedoch annehmen, daß keine Sauerstoffdiffusion aus dem Sproß in die Wurzel hinunter stattfindet, die von Bedeutung wäre. Haupt- und erste Adventivwurzeln wurden entfernt, die 2—3 cm lange

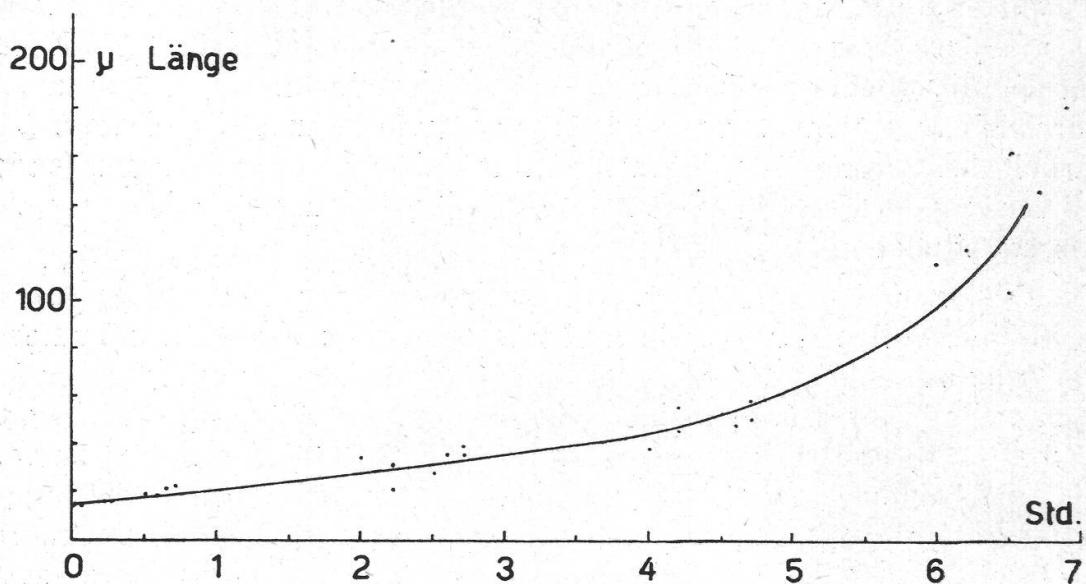


Abbildung 8
Erste Phase des Streckungswachstums

Adventivwurzel zweiten Grades am Sproß belassen, in die Kammer gelegt und das Wachstum im Horizontalmikroskop beobachtet. Je fünf bis zehn hintereinanderliegende Zellen aus zwei oder drei Zellreihen am Anfang der Streckungszone wurden in normaler Nährlösung gemessen, bis sie sich mitten im intensivsten Wachstum befanden, dann wurde die sauerstoffarme Lösung eingeschaltet und weiter gemessen.

a) Wachstum unter normalen Verhältnissen

Der eigentlichen Zellstreckung geht eine verhältnismäßig lange vorbereitende Phase voraus (vgl. Burstrom, 1942 a und b, erste Phase der Zellstreckung). Während dieser wird nach Burstrom die Elastizität der Zellmembran erhöht. Die meristematische Zelle von ungefähr 20μ Länge wächst in 4—5 Stunden nur auf 60—80 μ an. Hat sie diese

Größe erreicht, so setzt erst die eigentliche Streckungsphase (Burströms zweite Phase) ein. Diese dauert etwa 3 Stunden. Danach hat die Zelle ihre endgültige Länge von 200—400 μ erreicht. Die Abbildungen 8 und 9 geben die beiden Phasen graphisch wieder. Sie stellen die Ausgangsbedingungen dar, auf denen die weiteren Versuche fußen. Wachstumsgeschwindigkeit und Länge der reifen Zellen sind nämlich

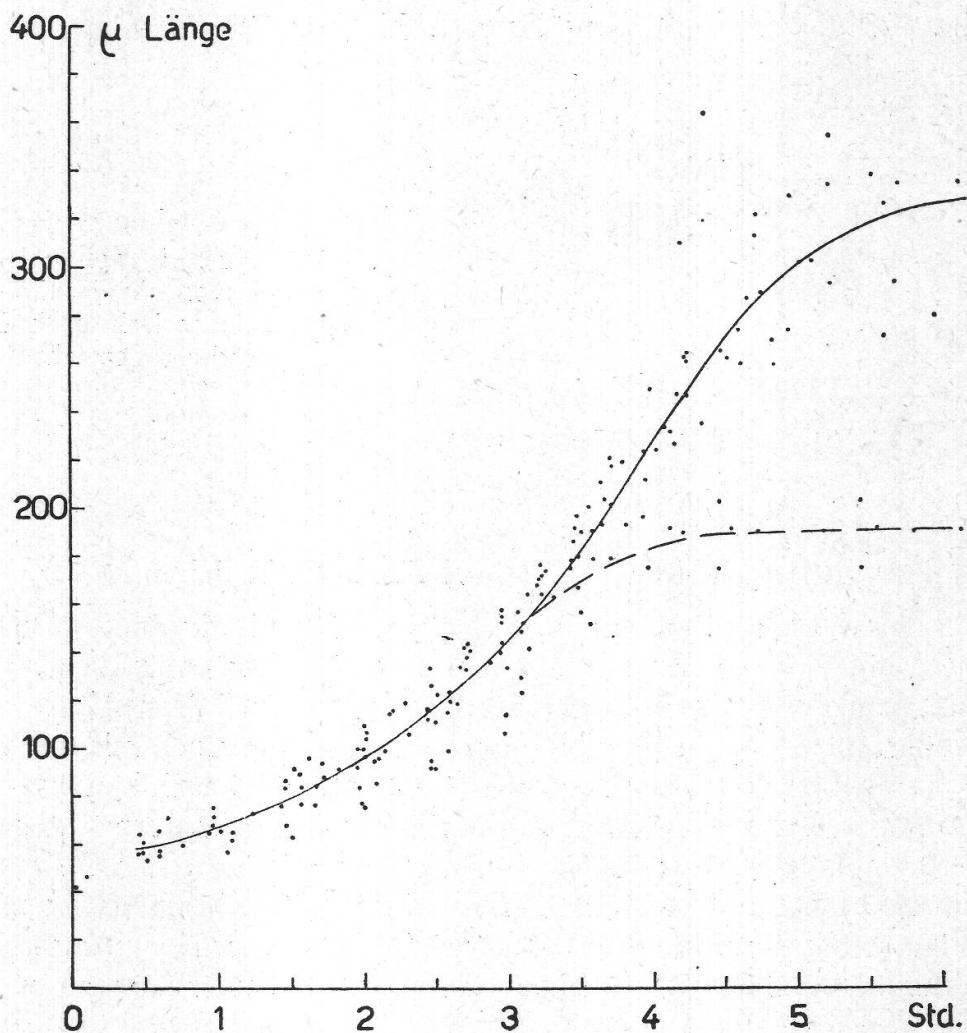


Abbildung 9

Zweite Phase des Streckungswachstums. —— Wurzelhaartragende Zellen

von Außenbedingungen abhängig und variieren mit diesen (Burström, 1941, 1942 a, 1947). Der Kurvenast in Abbildung 9, der schon bei 200 μ abzweigt, gibt das Verhalten der wurzelhaartragenden Zellen wieder, die nie so lang werden wie die haarlosen Zellen.

Auch die Endlänge der haartragenden Zellen und ihre Größe zur Zeit, da das Haar auszuwachsen beginnt, sind weitgehend von Außenbedingungen abhängig. Es scheint ein Zusammenhang zu bestehen zwischen der Anzahl der Trichoblasten, deren Länge und dem Wurzel-

haarwachstum. Immer wenn die Zahl der haarbildenden Zellen diejenige der haarlosen übertrifft, wachsen die Haare rasch und kräftig und schon an kurzen Zellen aus. Die Wurzel hat eine « stumpfe Haarsilhouette ». Dies ist zum Beispiel in feuchter Luft und in O_2 -gesättigter Lösung der Fall. Werden nur spärlich Haare gebildet, so treten sie meist an schon ziemlich langen, fast ausgewachsenen Zellen auf und wachsen meist mit geringerer Geschwindigkeit als im vorgenannten Fall. Die Silhouette ist spitz und die haarfreie Zone lang (Abbildung 10).

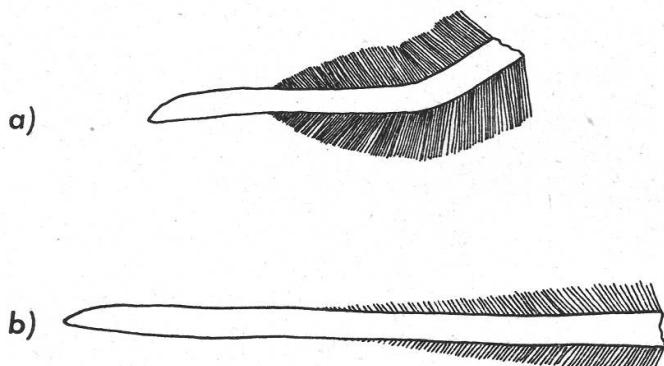


Abbildung 10

a) stumpfe, b) spitze Haarsilhouette von Weizenkeimwurzeln. Schematisch nach Photographien gezeichnet

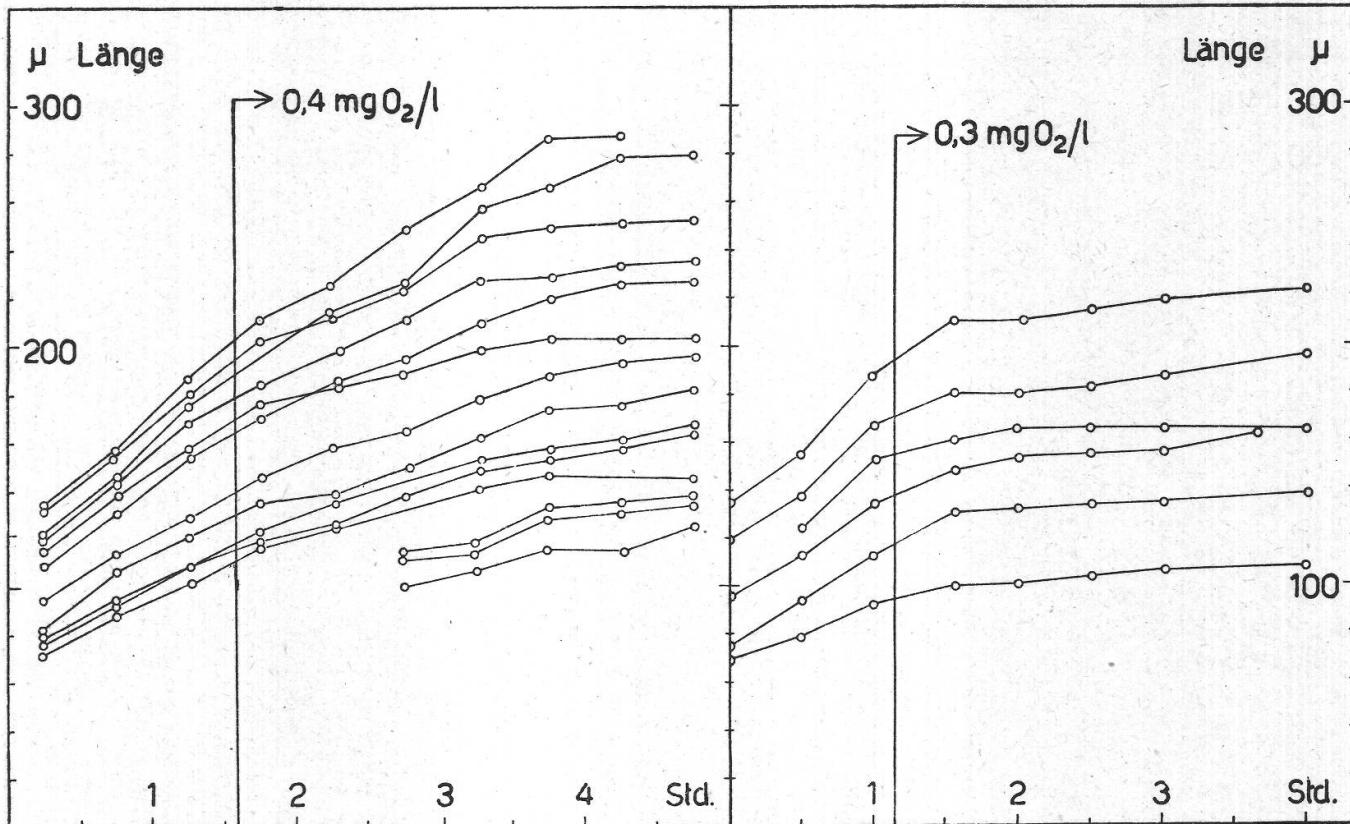
b) Wachstum bei kleinen Sauerstoffdrucken

Bei den Wurzelzellen zeigen sich viel größere individuelle Verschiedenheiten der einzelnen Wurzeln als beim Wurzelhaarwachstum. Bei einer O_2 -Konzentration von 0,5 mg/l, bei der die Wurzelhaare schon regelmäßig platzen, geht das Zellenwachstum immer noch mit unverminderter Intensität weiter. Bei 0,4 mg O_2 /l kann es abzusinken beginnen, bei 0,3 und 0,15 mg O_2 /l kann es ganz aufhören, in andern Fällen aber auch mit derselben Intensität weitergehen wie bei 0,4 mg O_2 /l (Abbildungen 13, 14, 15 und 16). Mit Bestimmtheit läßt sich einzig sagen, daß sich bei Werten, die unterhalb 0,5 mg O_2 /l liegen, ein Einfluß des Sauerstoffmangels in einer Wachstumsverminderung bemerkbar zu machen beginnt.

Daß das Wachstum der Wurzelzellen unempfindlicher gegen kleine O_2 -Drucke ist als jenes der Wurzelhaare, wird erklärlich, wenn man bedenkt, daß die Wurzelzellen wahrscheinlich immer noch aus Reserven in den Interzellularräumen schöpfen können, während die Haare sogleich allseitig vom anaeroben Milieu umgeben sind. Wanner (1945) gibt an, daß bei allen bis jetzt untersuchten Objekten eine kritische Sauerstoffkonzentration gefunden wurde, bei der die Atmungsintensität abzunehmen beginnt. Diese liegt oft erst unter 1 mg O_2 /l, wenn die umgebende Lösung in Bewegung und die Sauerstoffkonzentration überall gleich ist. Letzteres ist in den besprochenen Versuchen der Fall, und man sieht, daß auch das Wachstum in ähnlichen Größenordnungen abzusinken beginnt

wie die Atmung. In stehenden Lösungen macht sich schon das Diffusionsgefälle des Sauerstoffs im Medium bemerkbar, und die kritischen Punkte für die Atmungsintensität liegen viel höher, für Weizenwurzeln schon bei 6,6 mg O₂/l.

Im Verhalten der Wurzelhaare ist an diesen intakten Keimlingen ein Unterschied zu erwähnen zum Verhalten an isolierten Wurzeln: In



Abbildungen 11 und 12

Wirkung von niedrigen Sauerstoffdrucken auf das Streckungswachstum der Weizenwurzelzellen. Auswahl. Je 3—5 Versuche für jede O₂-Konzentration. 10—20 Zellen pro Versuch

Abbildung 11

0,4 mg O₂/l: die Hemmung wirkt sich auf junge Zellen stärker aus als auf ältere

Abbildung 12

0,3 mg O₂/l: starke Wachstums-hemmung

Lösungen, die 0,3 mg O₂/l und mehr enthalten, können manchmal neue Wurzelhaare auswachsen, obwohl die alten geplatzt waren. Dies wurde an isolierten Wurzeln nie beobachtet.

Das Streckungswachstum der Epidermiszellen wurde auch in Nährlösungen mit KCN gemessen und gefunden, daß in Konzentrationen von 10^{-4} Mol/l das Wachstum vollkommen aufhört, Konzentrationen von $5 \cdot 10^{-5}$ und $2 \cdot 10^{-5}$ Mol/l hemmend wirken und $1 \cdot 10^{-5}$ -molare Lösungen keinen Einfluß mehr haben (3 Parallelversuche von jedem Typus).

Auch hier zeigt sich die größere Unempfindlichkeit im Verhalten der Wurzelepidermiszellen gegenüber jenem der Wurzelhaare. Die Wirkung des Cyans auf Wurzelhaare hörte erst in 10^{-7} -molaren Lösungen auf.

Die CN'-Konzentrationen, die zur Atmungshemmung benötigt werden, sind von Objekt zu Objekt sehr verschieden. Die Atmung von Bäckerhefe sinkt in $1,5 \cdot 10^{-4}$ -molarer HCN-Lösung auf 40 % des normalen Wertes (Warburg, 1927), diejenige von *Allium*-Wurzelspitzen

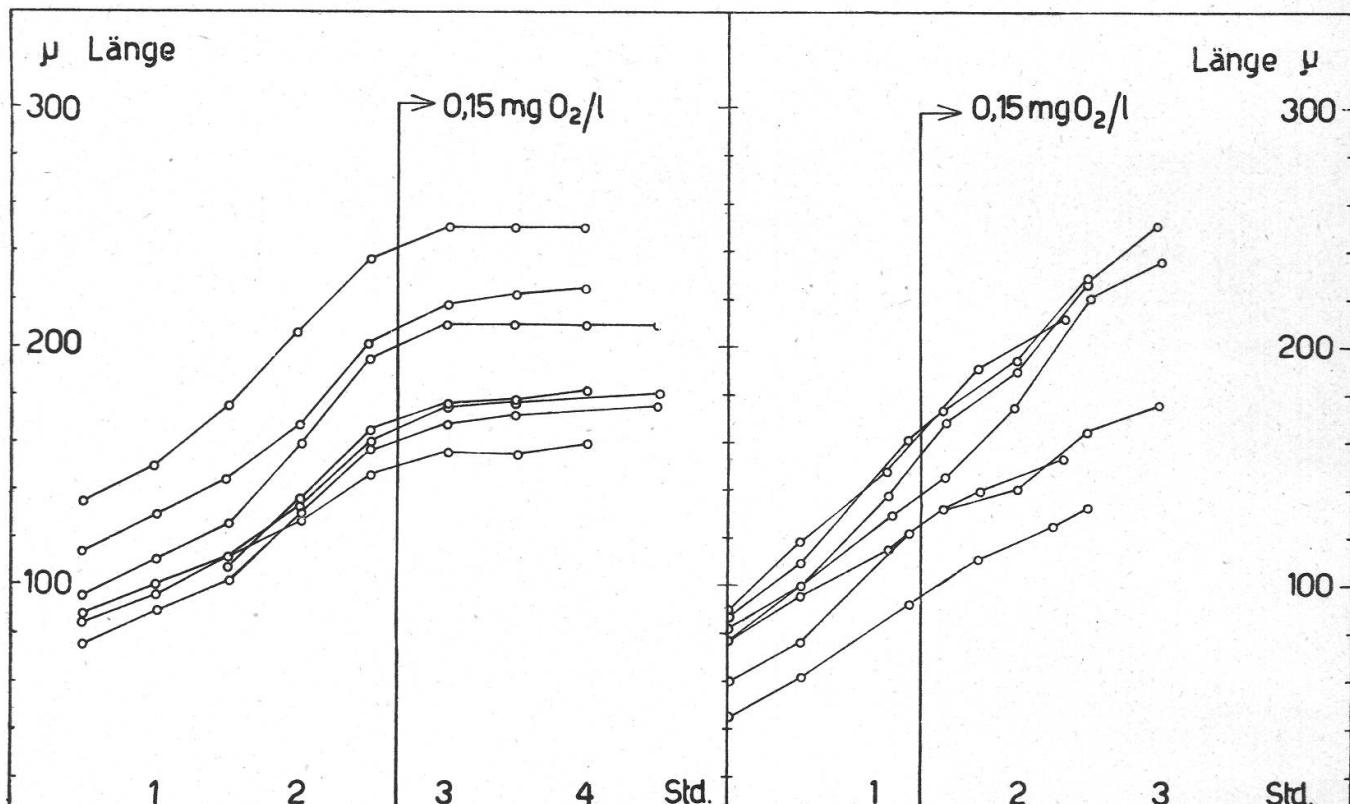


Abbildung 13

Abbildungen 13 und 14

Abbildung 14

Unterschiedliche Wirkung von niedrigem Sauerstoffdruck ($0,15 \text{ mg O}_2/\text{l}$) auf das Streckungswachstum der Weizenwurzelzellen. Auswahl aus je 3 Versuchen. 10 bis 20 Zellen pro Versuch

in 10^{-3} -molarer auf 44 % (Berry und Brock, 1946). Bonner (1933 b) benötigte ebenfalls 10^{-3} -molare Lösungen, um die Atmung von Koleoptilen-Stückchen des Hafers zu hemmen. Zum Vergleich mit unseren Versuchen sind die Ergebnisse Wanthers (1944 a) interessant. Danach sinkt die Atmungsintensität von Weizen-Wurzelspitzen in $m/_{200}$ -HCN-Lösungen auf 50 % des Normalwertes. Konzentrationen also, die das Wurzelwachstum längst ganz unterbunden haben, hemmen die Atmung nur um die Hälfte. Dies müßte aber heißen, daß das Wachstum immer die volle durch die Atmung anfallende Energie benötigt und nicht mit kleineren Energiemengen auszukommen vermag.

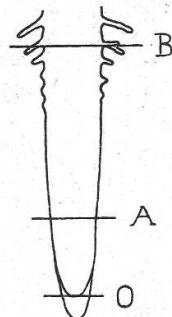
11. Streckungswachstum und Teilungswachstum

Bei der Messung der Zellstreckung bei Anaerobiose wurde jeweilen auch der Abstand der beobachteten Zellen von der Wurzelspitze gemessen. Da schien denn in einigen von jenen Präparaten, in denen das Streckungswachstum ganz aufgehört hatte, die Wurzel dennoch ein wenig zu wachsen, und zwar vergrößerte sich der Abstand dieser Zellen von der Spitze ungefähr so viel, wie dies bei Zellen, die sich noch nicht im Streckungswachstum befinden, unter normalen Bedingungen beobachtet worden war (vgl. auch Abbildung 16, Kurvenpaar 3). Dies legte die Vermutung nahe, daß das Teilungswachstum möglicherweise noch unbeeinflußt bleibe von so kleinen O₂-Drucken, die das Streckungswachstum schon hemmen. Das würde aber doch wohl heißen, daß die Atmungsintensität in der Teilungszone kleiner wäre als in der Streckungszone. Dagegen sprechen jedoch die Resultate von Wanner (1944 a, b) und von Rosene und Lund (1935), die in den meristematischen Zonen von *Triticum* und *Allium* höhere Atmungsintensitäten finden als in den Streckungszonen.

a) Atmungsintensität

Um jene zufällige Beobachtung zu kontrollieren, wurde in verschiedenen O₂- und verschiedenen CN⁻-Konzentrationen¹ das Wachstum der

Abbildung 15



beiden Wurzelzonen beobachtet. Es wurde eine Stelle am Ende der meristematischen Zone (Abbildung 15, A), die sich gut wieder finden ließ, ausgewählt (Zellen, die sich längs geteilt hatten, eigneten sich besonders gut) und ihr Abstand vom Vegetationspunkt (O) sowie von einer bestimmten Stelle hinter der Streckungszone (B) ungefähr alle Stunden gemessen. Bevor die Merkstelle (A) in die Streckungszone geriet, wurde eine neue ausgewählt. Die Verlängerung von AB in der Stunde ergibt den stündlichen Zuwachs der Streckungszone, derjenige von OA die Intensität des

¹ Da der Aufenthalt in Uppsala, wo mir die schöne Einrichtung zur Entfernung des O₂ aus Nährösungen zur Verfügung stand, vor Beendigung dieser Versuche abgebrochen werden mußte, wurden sie hernach in Zürich mit KCN-haltigen Lösungen fortgesetzt.

Teilungswachstums in der Stunde. Typische Beispiele aus diesen Versuchen sind in den Abbildungen 16 und 17 herausgegriffen. Sie zeigen, daß Streckungswachstum und Mitose auf Sauerstoffmangel und Atmungsgifte im allgemeinen parallel reagieren (Abbildung 16).

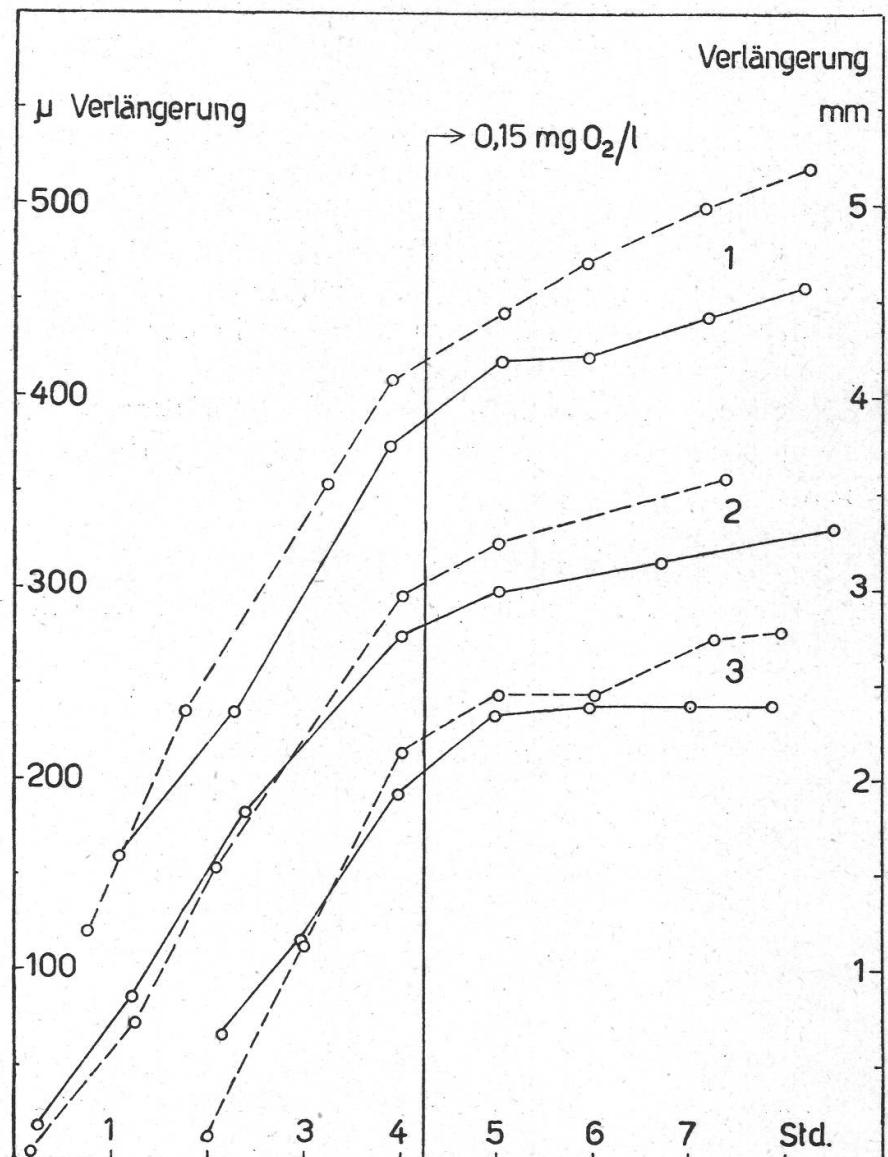


Abbildung 16
Wirkung des Sauerstoffmangels auf Teilungs- und Streckungswachstum

○—○ Streckungswachstum (mm/h)
○---○ Teilungswachstum (μ /h)

Trotzdem also Teilungs- und Streckungswachstum keinen Unterschied im O₂-Bedürfnis zeigen, schien es doch, daß man die Werte, die Wan n e r (1944 a) für die Atmungsintensität der beiden Zonen gefunden hatte, noch anders interpretieren könne. Sie wurden dort auf das

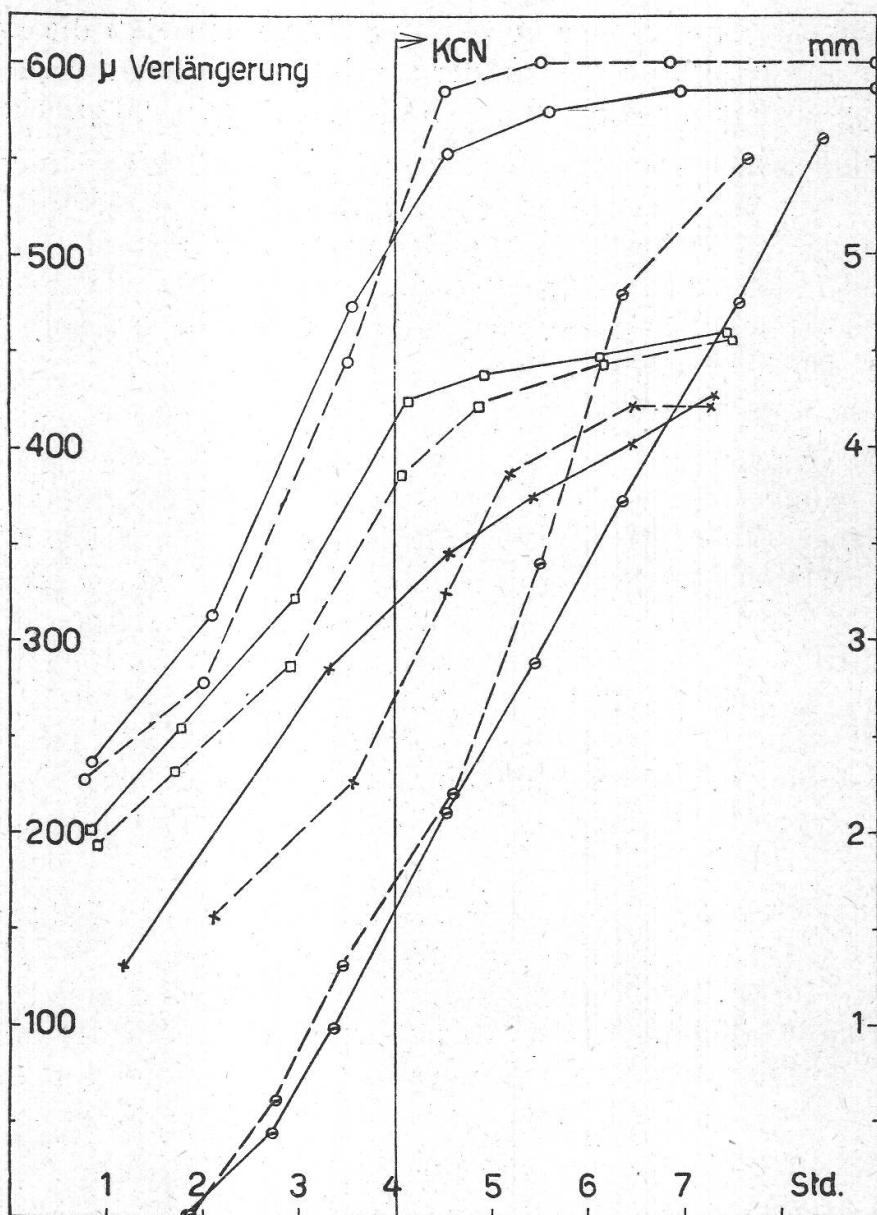


Abbildung 17

Wirkung verschiedener KCN-Konzentrationen auf Teilungs- (μ/h) und Streckungswachstum (mm/h). 3 Parallelversuche von jedem Typus

- $\circ - \circ$ 10^{-5} mol
- $\times - \times$ $2 \cdot 10^{-5}$ mol
- $\square - \square$ $5 \cdot 10^{-5}$ mol
- $\circ - \circ$ 10^{-4} mol

Frischgewicht bezogen und dabei in der Streckungszone ein etwas kleinerer Wert als in der meristematischen Zone gefunden. Nun muß aber in der Streckungszone, wo die Zellen vakuolisiert werden, der Zellsaft, der ja nicht atmet, einen nicht geringen Anteil am Frischgewicht ausmachen, während die meristematischen Zellen ganz mit lebendem (und

also atmendem) Protoplasma gefüllt sind. Es schien, daß die Beziehung der Werte auf den Plasmagehalt (der als Eiweiß bestimmt werden kann), als auf die lebende Substanz, der Wirklichkeit besser entsprechen sollte.

Deshalb wurden die beiden Zonen in denjenigen Längen, wie Wanner sie verwendete (1,65 und 1,55 mm) zu je 100 Stück einer Stickstoffanalyse unterworfen. Die Keimlinge waren unter den gleichen Bedingungen gezogen worden wie die, welche Wanner gebraucht hatte. Die Wurzeln waren 2—4 cm lang, jene, welche er gemessen hatte, mußte 2,3 cm lang gewesen sein.

Der koagulierbare Stickstoff wurde mit heißer vierprozentiger Tanninlösung, der 0,1 % H_2SO_4 zugesetzt war, gefällt (Mothes, 1926, S. 482; Blank und Frey-Wyßling, 1941, S. 127). Koagulierbarer und löslicher Stickstoff wurden getrennt nach der Mikro-Kjehldahl-Methode bestimmt. Die Substanz wurde mit 3 cm³ eines Schwefelsäure-Katalysator-Gemisches folgender Zusammensetzung verbrannt: H_2SO_4 350 cm³, H_3PO_4 50 cm³, $CuSO_4$ 2,5 cm³, Se 2,5 cm³. Die Destillation des Ammoniaks geschah in der Apparatur nach Parsons und Wagner, die bei Pregl (1917) abgebildet ist. Er wurde in 10 cm³ vierprozentiger Borsäure aufgefangen, der 4 Tropfen Methylrot (plus 37,5 % Methylenblau) beigegeben waren und mit $n/_{70} H_2SO_4$ titriert. Jede Bestimmung wurde doppelt ausgeführt.

Die Ergebnisse aus sechs Parallelversuchen sind in Tabelle 4 dargestellt. Die Werte sind in mg angegeben und beziehen sich auf je hundert Wurzelstücke. Man sieht, daß der Eiweißgehalt, der annähernd dem koagulierbaren Stickstoff gleichgesetzt werden darf, in der meristatischen Zone ungefähr dreimal größer ist als in der Streckungszone.

Tabelle 4

Gehalt an koagulierbarem und löslichem Stickstoff in der meristatischen und in der Streckungszone von Weizenkeimwurzeln

Meristatische Zone 1,65 mm (100×)			Streckungszone 1,55 mm (100×)		
in mg:	Koagulierb. N	Lösl. N	Gesamt-N	Koagulierb. N	Lösl. N
	0,280	0,090	0,370	0,085	0,105
	0,305	0,090	0,395	0,105	0,090
	0,300	0,085	0,385	0,080	0,095
	0,315	0,080	0,395	0,110	0,075
	—	—	0,400	—	—
	—	—	0,405	—	—
Mittel:	0,300	0,086	0,391	0,095	0,091
Total:	0,386		0,391	0,186	0,182

Legt man diesen Eiweißgehalt statt des Frischgewichtes den von Wanner gefundenen Werten für die Atmungsintensität zugrunde, so ergibt sich, wie aus Tabelle 5 ersichtlich, daß der Sauerstoffverbrauch in der Streckungszone, bezogen auf das Protoplasma, fast dreimal größer ist als in der meristematischen Zone.

Tabelle 5
Sauerstoffverbrauch der meristematischen und der Streckungszone
(z. T. nach Wanner, 1944 a)

	Meristematische Zone	Streckungszone	Verhältnis Meristem : Streckungszone
O ₂ -Verbrauch/Stunde	0,300 mm ³	0,269 mm ³	
O ₂ -Verbrauch/Stunde pro mg Frischgewicht	1,338 mm ³	1,200 mm ³	1 : 0,90
O ₂ -Verbrauch/Stunde pro Eiweißgehalt, γN	0,100 mm ³	0,283 mm ³	1 : 2,83

Dies Ergebnis ist nicht ohne weiteres einleuchtend. Warum sollte das Teilungswachstum mit seiner ständigen Neubildung von Zellsubstanz weniger Energie verbrauchen als das Streckungswachstum? Die Frage wird zu einem großen Teil von der Intensität abhängig sein, mit der neues Zellmaterial aufgebaut wird. Überschlagsweise läßt sich nun wenigstens das Protoplasmawachstum errechnen aus den Stickstoff-Bestimmungen und dem Zonenwachstum.

b) Substanzvermehrung

Der Zuwachs der Wurzel durch Zellteilung beträgt zirka 80 μ pro Stunde (vgl. Abbildung 17). Die Länge der meristematischen Zone wird von Wanner (1944 a) mit zirka 1600 μ angegeben. Ein Zwanzigstel der ganzen meristematischen Zone wird also in einer Stunde neu gebildet. Da das ganze Meristem einer Wurzel zirka 3 γ Eiweiß-N enthält, entfallen auf diesen zwanzigsten Teil 0,15 γ Eiweiß-N, die also in einer Stunde aufgebaut werden müssen.

Der Wurzelzuwachs durch Zellstreckung beträgt 0,8 bis 1,0 mm/h. Die ganze Streckungszone mißt nach Wanner 1,55 mm. Man sieht, daß danach eine Zelle in mindestens 2 Stunden die ganze Streckungszone durchlaufen haben müßte. Dies ist jedoch nicht der Fall, wie Abbildung 9 zeigte. Der steile Anstieg der Wachstumskurve erstreckt sich über zirka 2½ Stunden (zweite bis vierte und ½ Stunde in Abbildung 9). Messungen an Wurzeln verschiedenen Alters (so wie sie zu den Versuchen jeweils gebraucht wurden) ergaben denn auch, daß Wanners Angabe der Streckungszonelänge zu klein war. Bei aller Unterschied-

lichkeit der einzelnen Individuen ergab sich ein ziemlich einheitlicher Durchschnittswert von zirka 2,4 mm für die Streckungszone (Tabelle 6). Damit befindet sich auch jede einzelne Zelle 2½ bis 3 Stunden innerhalb der Streckungszone. Der Gehalt an koagulierbarem Stickstoff dieser 2,4 mm langen Zone beträgt nun nach weiteren N-Analysen 0,14 mg per 100, also durchschnittlich 1,4 γ für eine Zone einer Wurzel (drei Parallelversuche).

Tabelle 6
Durchschnittliche Länge der Streckungszone von Weizenkeimwurzeln

Alter ¹	Anzahl gemessene Wurzeln	Meristem mm	Streckungszone mm
2 Tage			
Hauptwurzeln	24	1,32	2,38
3 Tage			
Hauptwurzeln	10	1,50	2,30
Adventiv-Wurzeln 1. Grades .	15	1,61	2,42
Adventiv-Wurzeln 2. Grades .	16	1,45	2,43
4 Tage			
Hauptwurzeln	10	1,65	2,50
Adventiv-Wurzeln 1. Grades .	17	1,64	2,42
Adventiv-Wurzeln 2. Grades .	14	1,34	1,92

Trägt man nun den Gehalt an Eiweiß-N, der für die ersten 1,55 mm und für die ganze Streckungszone gefunden wurde, auf einer Achse, die die Wurzelachse vorstellen möge, auf, so zeigt sich etwas Seltsames: Es scheint innerhalb der Streckungszone gar keinen Gradienten für den Eiweiß-N zu geben, wie erwartet wurde. Der Eiweißgehalt ist vielmehr auf die Länge der Zone ziemlich regelmäßig verteilt. Um so mehr muß er pro Zelle gegen die Wurzelbasis hin zunehmen! Die Abbildungen 18 a und b zeigen die Verteilung des koagulierbaren Stickstoffes auf die Zonenlänge und auf die Zellenzahl.

Soviel Zellen, als pro Stunde durch Teilung neu entstehen, müssen in der Stunde im Streckungswachstum eintreten. Diese Zellen enthalten zusammen 0,15 γ Eiweiß-N. Der Wurzelzuwachs durch Zellstreckung beträgt, wie gesagt, 0,8 bis 1,0 mm/h, also ein Drittel der ganzen Streckungszone. Während der gleichen Stunde, während welcher 0,15 γ Eiweiß-N vom Meristem in die Streckungszone kommen, wird das letzte Zonendrittel, mit 0,45 γ koagulierbarem Stickstoff, in die Zone der reifen Zellen abgeschoben. Damit entsteht ein Defizit von 0,45—0,15 = 0,3 γ

¹ Die ersten 2 Tage in Petri-Schalen in feuchter Luft, die nächsten in Nährlösung in Kulturröhren.

Eiweiß-N, das stündlich durch Neubildung in der Streckungszone gedeckt werden muß (Abbildung 18 c). In der gleichen Zeit wird aber im Meristem nur halb soviel Eiweiß aufgebaut.

Die gleiche Überlegung läßt sich auch für die Vermehrung des löslichen Stickstoffs anstellen. Die 2,4 mm lange Streckungszone enthält

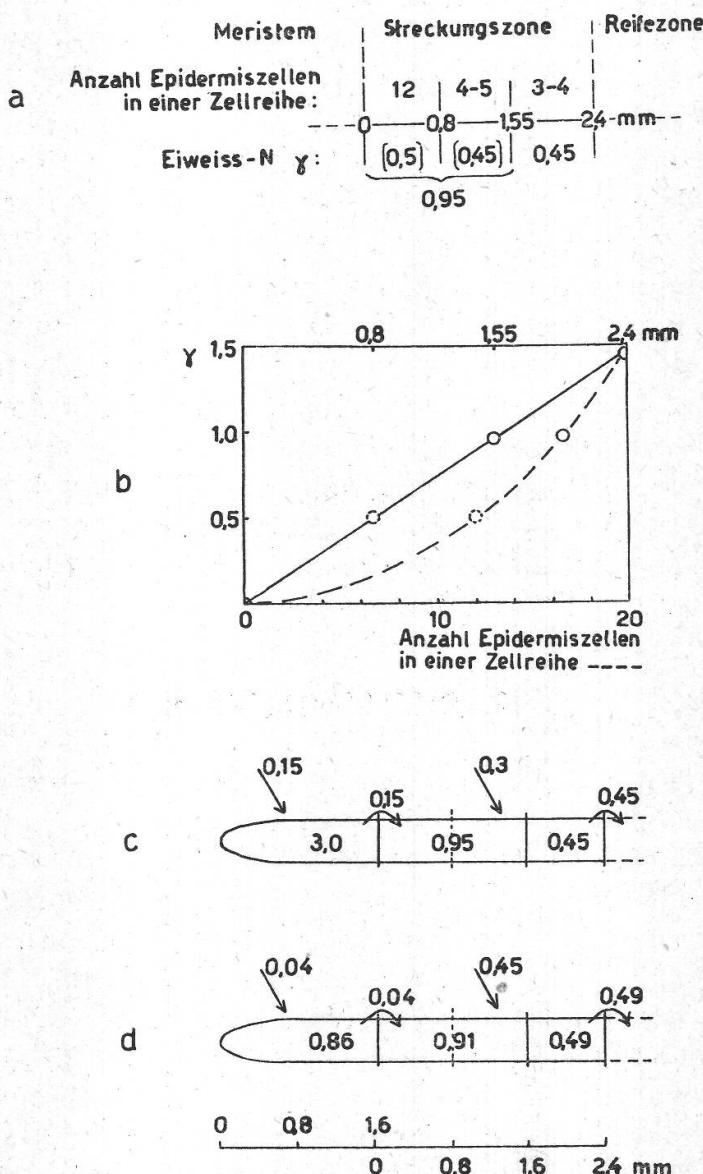


Abbildung 18

ebenfalls $1,4 \gamma$ löslichen Stickstoff. Da auf die jüngern zwei Drittel der Zone $0,91 \gamma$ entfallen, bleiben für den letzten Drittel noch $0,49 \gamma$ übrig. So viel wird in der Stunde an die Reifezone abgegeben. Vom Meristem werden aber nur $\frac{1}{20}$ seines Gehaltes übernommen = $0,04 \gamma$. Wir sehen, daß fast aller lösliche Stickstoff der Zone während der Zellstreckung aufgenommen werden muß (Abbildung 18 d). Eine einzelne Zelle enthält

nach der Streckung zehn- bis zwölfmal mehr löslichen Stickstoff als vorher.

Es scheint daher nicht länger erstaunlich, daß bei solch intensivem Stoffwechsel während der Zellstreckung auch die Atmungsintensität entsprechend groß sein muß. Dabei wurde hier nur die Verteilung der Stickstofffraktionen betrachtet. Die Akkumulation anderer Stoffe und eine beträchtliche Wasseraufnahme sind alles Vorgänge, die ebenfalls Energie erfordern (vgl. Seite 284). Es ist daher nicht verwunderlich, wenn neuestens Wanner und Leupold (1947) zwei Maxima der Saccharoseaktivität in der Wurzelspitze von *Vicia Faba* fanden, eines in der meristematischen und eines in der Streckungszone. Das zweite dürfte dabei, so gut wie das erste, einen erhöhten Hexosebedarf zur Verbrennung anzeigen.

Wahrscheinlich bedeuten aber auch Plasmawachstum und Stoff- und Wasseraufnahme nur einen Teil der Arbeit, die während des Streckungs- und während des Teilungswachstums geleistet wird. Dazu kommen der Aufbau von Wandmaterialien in beiden Zonen sowie der Mechanismus der Mitosen in der meristematischen und die Organisation der reifenden Zelle (Vakuolenbildung, Beginn der Wurzelhaarbildung) in der Streckungszone. Sicher ist jedenfalls, daß jeder Wachstumsvorgang ein energieverbrauchender Lebensprozeß ist und die Energie durch aerobe Atmung geliefert werden muß.

12. Schlußbetrachtung

Das Spitzenwachstum und namentlich das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen hat man bisher, verglichen mit dem Teilungswachstum, als relativ einfache Vorgänge aufgefaßt. Insbesondere war man bemüht, jene rasch verlaufenden Vorgänge mit Hilfe von autonomen Mechanismen wie Turgorsteigerung, Erhöhung der Wanddehnbarkeit usw. zu deuten. Dieser Betrachtungsweise gegenüber hat Frey-Wyßling (1945) betont, daß die fraglichen Wachstumsprozesse keineswegs einfacher Art, sondern sehr komplizierter umwälzender Natur seien, indem nachgewiesen wurde, daß in sehr kurzer Zeit große Mengen von niedrig molekularem Baumaterial (Zucker, N-Verbindungen) herbeigeführt und daraus hochpolymere Stoffe (Plasmaeiweiß und Wandsubstanzen) aufgebaut werden müssen. Die vorliegende Arbeit beweist die direkte Abhängigkeit jener grundlegenden Wachstumsvorgänge von der zur Verfügung stehenden Atmungsenergie. Sie führt zum auffallenden Ergebnis, daß die Atmungsintensität, bezogen auf den lebenden Plasmainthalt (koaguliertes Eiweiß), während der Zelldifferenzierung der Zellstreckung sogar intensiver ist als während der Zellteilung im Meristem.

Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse

1. Das Wachstum der Wurzelhaare von isolierten Weizenkeimwurzeln bleibt in sauerstoffgesättigter ($35 \text{ mg O}_2/\text{l}$), zuckerloser Nährlösung während vier Stunden nach der Isolierung der Wurzel normal. Danach sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit ab.
2. In normaler Nährlösung ($8,5 \text{ mg O}_2/\text{l}$) beginnt die Wachstumsintensität der Wurzelhaare schon nach der ersten Stunde nach der Isolierung abzufallen.
3. Sinkt die Sauerstoffkonzentration unter $4 \text{ mg O}_2/\text{l}$, so beginnt das Wachstum rasch abzunehmen. Bei $1 \text{ mg O}_2/\text{l}$ sinkt es fast auf Null. Bei $0,5 \text{ mg O}_2/\text{l}$ hören Plasmaströmung und Wachstum ganz auf, und die Wurzelhaare platzen innerhalb weniger Minuten.
4. Auch wachsende Pollenschläuche (von *Leucoium vernum* L. und *Primula vulgaris* Hudson, var. *rubra* Sibth. and Smith) platzen bei Anaerobiose innerhalb höchstens einer Stunde.
5. KCN-Lösungen wirken ebenfalls plasmoptysierend auf die Wurzelhaare bis hinunter zu Konzentrationen von 10^{-6} Mol/l .
6. Diese anaerobe Plasmoptyse der Wurzelhaare kann durch Erhöhung des Außendruckes um 4 atm oder durch Ca-Ionen in Konzentrationen von mehr als $0,04 \text{ Mol/l}$ verhindert werden. Kohlenhydrate haben weder einen fördernden noch einen hemmenden Einfluß auf die Plasmoptyse.
7. Die Möglichkeiten einer Erklärung der anaeroben Plasmoptyse von Zellen mit Spitzenwachstum werden diskutiert.
8. Das Streckungswachstum der Wurzelepidermiszellen beginnt erst bei Sauerstoffkonzentrationen, die unter $0,5 \text{ mg O}_2/\text{l}$ liegen, abzusinken. 10^{-4} -molare KCN-Lösungen hemmen die Streckung völlig, 10^{-5} -molare sind ohne Einfluß.
9. Das Teilungswachstum wird bei Anaerobiose und durch Cyanid immer entsprechend der Zellstreckung gehemmt.
10. Es wird gezeigt, daß die Atmungsintensität in der Streckungszone größer sein muß als in der meristematischen Zone, wenn man die Werte, die Wanner (1944 a) für die beiden Wurzelzonen gefunden hatte, auf die Plasmamenge als die atmende Substanz bezieht.
11. Bei einer überschlagsweisen Berechnung zeigt sich ferner, daß auch die Bildung von Eiweißen und die Aufnahme von löslichem Stickstoff in der Streckungszone intensiver ist als im Meristem.

Die vorliegende Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut der ETH in Zürich und im Pflanzenphysiologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Schwedens in Ultuna-Uppsala ausgeführt. Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyßling danke ich für seine Anregungen und beratende Anteilnahme. Herrn Prof. Dr. H. Lundegårdh bin ich für die großzügige Überlassung von Laboratorien und Apparaturen und für sein Interesse an der Arbeit sehr zu Dank verpflichtet. Auch seinem ersten Assistenten, fil. lic. I. Ek dahl, möchte ich an dieser Stelle für manche Anregungen und Ratschläge danken.

Literaturverzeichnis

- Addoms, R. M. 1923: The effect of the hydrogen ion on the protoplasm of the root hairs of wheat. Amer. J. Bot. **10**, 211—220.
- Arisz, W. H. 1942: Absorption and transport by the tentacles of *Drosera capensis*. II. The activation of the transport of different substances by oxygen. Proc. Nederl. Akad. Wetensch. **45**, 794—801.
- Beck, W. A. 1941: Production of solutes in growing epidermis cells. Plant Physiol. **16**, 637—642.
- Berry, J. L. and Brock, M. J. 1946: Polar distribution of respiratory rate in the onion root tip. Plant. Physiol. **21**, 542—549.
- Blank, F. und Frey-Wyßling, A. 1941: Protoplasmawachstum und Stickstoffwanderung in der Koleoptile von *Zea Mays*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **51**, 116—142.
- Bonner, J. 1933 a: Studies on the growth hormone of plants. IV. On the mechanism of the action. Proc. Nat. Acad. Sci. **19**, 717—719.
— 1933 b: The action of the plant growth hormone. J. Gen. Physiol. **17**, 63—76.
— 1934: Studies on the growth hormone of plants. V. The relation of cell elongation to cell wall formation. Proc. Nat. Acad. Sci. **20**, 393—397.
— 1935: Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre. Jahrb. wiss. Bot. **82**, 377—412.
— 1936: The growth and respiration of the *Avena* coleoptile. J. Gen. Physiol. **20**, 1—11.
- Burström, H. 1934: Über antagonistische Erscheinungen bei der Kationenaufnahme des Hafers. Svensk Bot. Tidskr. **28**, 157—263.
— 1941: On formative effects of carbohydrates on root growth. Bot. Notiser, Lund, 310—334.
— 1942 a: Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. Ann. Landw. Hochschule Schwedens **10**, 1—30.
— 1942 b: The influence of heteroauxin on cell growth and root development. Ann. Agr. Coll. Sweden **10**, 209—240.
— 1947: A preliminary study on mineral nutrition and cell elongation of roots. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Förhandl. Lund **17**, 1—11.
- Cormack, R. G. H. 1935: Investigations on the development of root hairs. New Phytologist **34**, 30—54.
— 1944: The effect of environmental factors on the development of root hairs in *Phleum pratense* and *Sporobolus cryptandrus*. Amer. J. Bot. **31**, 443—449.
— 1945: Cell elongation and the development of root hairs in tomato roots. Amer. J. Bot. **32**, 490—496.

- Ekdahl, I. 1947: The action of chlorate and some related substances upon roots and root hairs of young wheat plants. Ann. Agr. Coll. Sweden **15**, 113—172.
- Farr, C. H. 1928: Root hairs and growth. Quart. Rev. Biol. **3**, 343—376.
- Frey-Wyßling, A. 1936: Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände. Protoplasma **25**, 261—300.
- 1945: Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. Arch. Jul.-Klaus-Stift. Festband Ernst. Erg. Bd. **20**, 381—402.
- Geiger-Huber, 1934: Über den Einfluß der Konzentration des Atmungsmaterials auf die Atmungsgeschwindigkeit von Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot. **81**, 1—34.
- Gilbert, S. G. and Shive, J. W. 1942: The significance of oxygen in nutrient substrates for plants. I. The oxygen requirement. Soil Sci. **53**, 143—152.
- Hestrin, Aschner and Mager, 1947: Synthesis of cellulose by resting cells of *Acetobacter xylinum*. Nature **159**, 64—65.
- Heyn, A. N. J. 1931: Der Mechanismus der Zellstreckung. Diss. Amsterdam. Rec. Trav. Bot. Néerl. **28**, 113—244.
- 1940: The physiology of cell elongation. Bot. Rev. **6**, 515—574.
- Hulpieu, H. R. 1930: The effect of oxygen on *Amoeba proteus*. J. exp. Zool. **56**, 321—361.
- Khouvine, Y. 1936: Synthèse de la cellulose par l'*Acetobacter xylinum* à partir de quelques polyalcoolos. Bull. Soc. Chim. biol. **18**, 1325—1335.
- Leonard, O. A. and Pinckard, J. A. 1946: Effect of various oxygen and carbon dioxide concentrations on cotton root development. Plant Physiol. **21**, 18—36.
- Lundegårdh, H. 1946: The growth of root hairs. Ark. Bot. Uppsala, **33 A**, Nr. 5, 1—19.
- Meyer und Ronge, 1939: Entfernung von Sauerstoff aus Gasen mittels aktivierten Kupfers. Ztschr. angew. Chemie **52**, 637.
- Mothes, K. 1926: Ein Beitrag zur Erkenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. Planta **1**, 472—552.
- Pantanelli, E. 1905: Contribuzione alla meccanica dell'accrescimento. Annali di Bot. **2**, 297.
- Pepkowitz, L. P. and Shive, J. W. 1944: The importance of oxygen in the nutrient substrate for plants-ion absorption. Soil Sci. **57**, 143—154.
- Post, E. E. and Lauder milk, J. D. 1941—1943: A new microchemical reaction for cellulose. Stain Techn. **16—18**, 21—24.
- Pregl, F. 1917: Die quantitative organische Mikroanalyse. Jul. Springer, Berlin.
- Reinders, D. E. 1938: The process of water-intake by discs of potato tuber tissue. Proc. Amsterdam **41**, 3.
- 1942: Intake of water by parenchymatic tissue. Rec. Trav. Bot. Néerl. **39**, 1—140.
- Reinhärt, M. O. 1892: Das Wachsthum der Pilzhypfen. Jahrb. wiss. Bot. **23**, 479—566.
- 1899: Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachsthums der Zellmembran. Festschrift Schwendener, Berlin.
- Roberts, E. A. 1916: The epidermal cells of roots. Bot. Gaz. **62**, 488—506.
- Rosen, H. F. and Lund, E. J. 1935: Linkage between output of electric energy by polar tissues and cell oxydation. Plant Physiol. **10**, 27—47.
- Schmidt, W. J. 1939: Über die Doppelbrechung des Amöbenplasmas. Protoplasma **33**, 44—49.
- Schoch-Bodmer, H. und Huber, P. 1945 a: Auflösung und Aufnahme von Leitgewebesubstanz durch die Pollenschläuche. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Freiburg, 1945, 161—162.

- Schoch-Bodmer, H. und Huber, P. 1945 b: Das Spitzenwachstum der Fasern bei Linum perenne L. *Experientia* **1**, 327—328.
- 1946 a: Wachstumstypen plastischer Pflanzenmembranen. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* **21**, 29—43.
- 1946 b: Über Spitzenwachstum bei Fasern und zur Theorie des Flächenwachstums im allgemeinen. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich*, 1946, 8.
- 1947: Die Ernährung der Pollenschläuche durch das Leitgewebe. *Viertelj. Schr. Naturf. Ges. Zürich* **92**, 43—48.
- Shive, W. J. 1941: The balance of ions and oxygen tension in nutrient substrates for plants. *Soil Sci.* **51**, 445—460.
- Sinnott, E. W. and Bloch, R. 1939: Changes in intercellular relationships during the growth and differentiation of living plant tissues. *Amer. J. Bot.* **26**, 625—634.
- Söding, H. 1931: Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* **74**, 127—151.
- Steward, F. C. 1933: The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. V. Observations upon the effects of time, oxygen and salt concentration upon absorption and respiration by storage tissue. *Protoplasma* **18**, 208—242.
- Berry, W. E. and Broyer, T. C. 1936: The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. VIII. The effect of oxygen upon respiration and salt accumulation. *Ann. Bot.* **50**, 345—366.
- Strugger, S. 1926/1928: Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* L. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Kl. I*, **135**, 453 und **137**, 143.
- Ursprung und Blum, 1924: Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. *Jahrb. wiss. Bot.* **63**, 1—110.
- Vlamis and Davis, 1944: Effects of oxygen tension on certain physiological responses of rice, barley and tomato. *Plant Physiol.* **19**, 33—51.
- Wanner, H. 1944 a: The zonal graduation of respiratory intensity in the root. *Ark. Bot. Uppsala*, **31 A**, Nr. 9, 1—9.
- 1944 b: Unterschiede in der Atmungsintensität verschiedener Wurzelzonen. *Viertelj. Schr. Naturf. Ges. Zürich*, **89**, 285—287.
- 1945: Sauerstoffdiffusion als begrenzender Faktor der Atmung von Pflanzewurzeln. *Viertelj. Schr. Naturf. Ges. Zürich*, **90**, 98—119.
- und Leupold, U. 1947: Über die longitudinale Verteilung der Saccharaseaktivität in der Wurzelspitze. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **57**, 156—163.
- Warburg, O. 1927: Über die Wirkung von Kohlenoxyd und Stickoxyd auf Atmung und Gärung. *Biochem. Ztschr.* **189**, 354—380.
- Wirth, P. 1946: Membranwachstum während der Zellstreckung. *Diss. ETH, Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **56**, 175—207.