Ionentransport durch Wurzeln intakter Keimpflanzen von Zea Mays L.

Autor(en): **Läuchli, André**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **75 (1965)**

PDF erstellt am: **26.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-52748

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

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

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Ionentransport durch Wurzeln intakter Keimpflanzen von Zea Mays L.

Von *André Läuchli*

Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel

Manuskript eingegangen am 24. November 1964

Einleitung

Höhere Pflanzen nehmen Ionen an der Oberfläche der Wurzeln auf. Anschliessend wandern die Ionen durch die Wurzel in den Zentralzylinder und werden dann in den Gefässen mit dem Transpirationsstrom in den Spross transportiert. Es ist umstritten, ob Ionen *passiv* durch Massenströmung zu den Gefässen gelangen oder ob eine Diffusionsbarriere für Ionen zwischen dem Aussenmedium und dem Xylem *aktiv* unter Energieaufwand durch die Pflanze überwunden werden muss.

Das Problem schien aufgrund der Ergebnisse von Broyer und Hoagland (1943) zugunsten der zweiten Möglichkeit entschieden. Hylmö (1953, 1955, 1958) zog dann aber aus seinen Versuchen den Schluss, dass Ionen passiv zu den Gefässen wandern. Hylmös Folgerung gab den Anstoss zu neuen Untersuchungen auf diesem Gebiet. Die Resultate sind divergierend; sie wurden von Russell und Barber (1960) zusammenfassend dargestellt.

In früheren Arbeiten über die Aufnahme von Strontium durch höhere Pflanzen (Läuchli, 1962, 1963) konnte nicht geklärt werden, wie dieses Ion durch die Wurzel zum Xylem gelangt. Zur Lösung des Problems des Ionentransports durch Wurzeln sollen nun quantitative Vergleiche zwischen der *Aufnahme von Wasser* und dem *Transport von Strontium* durch Wurzeln intakter Keimpflanzen von *Zea Mays* L. beitragen. Als Mittel zur Beeinflussung der Wasseraufnahme dient die Veränderung der Temperatur der Nährlösung (Wurzeltemperatur).

Methodisches

Aufzucht und Kultivierung der Versuchspflanzen

Die Versuche wurden mit «Saatmais Ohio M 34» durchgeführt.

Die *Aufzucht* erfolgte im Prinzip nach der bei Bürgin-Wolff (1959) beschriebenen Methode. Auf vollständig aseptische Kultur des Wurzel-

systems konnte jedoch verzichtet werden, da die verwendete Nährlösung rein mineralischer Art war.

Ausgelesene Karyopsen wurden mit Bromwasser 1:500 während 2 Stunden desinfiziert und anschliessend im Quellapparat während 24 Stunden in durchlüftetem Leitungswasser gequollen. Hierauf wurden sie in Keimröhrchen 4 Tage bei 28 °C im Dunkeln keimen gelassen. Gleichmässig gewachsene Keimlinge wurden dann zur weiteren Kultivierung auf Fernbachkolben mit je 200 ccm modifizierter Pfeffer-Robbins-Nährlösung (siehe Läuchli, 1962) gesetzt. Die Kultivierung geschah in Schüttelkörben mit temperaturkonstantem Wasserbad (s. Schaub, 1958, Fig. 2) und künstlicher Belichtung.

Schüttelkulturen bieten verschiedene Vorteile gegenüber Standkulturen im Versuchsgewächshaus: Gute Durchmischung und Durchlüftung der Nährlösung und damit auch die für das Wurzelwachstum und die Ionenaufnahme wichtige Versorgung der Wurzeln mit Sauerstoff ist gewährleistet. Ferner ist die Temperatur in der Umgebung der Sprosse nur geringen Schwankungen unterworfen. Auch kann die Belichtung, im Gegensatz zum Gewächshaus, konstant gehalten werden.

Ein Vergleich des Wachstums von Mais in Schüttelkultur und im Gewächshaus zeigte, dass bei Schüttelkulturen in 10 Tagen durchschnittlich 3 bis 4 Blätter gebildet werden, im Gewächshaus in der gleichen Zeit und unter ähnlichen Bedingungen nur etwa 2. Dies erlaubte die Durchführung kürzerer Experimente an Stelle von langen Vegetationsversuchen.

Die *Kulturbedingungen* waren die folgenden: Für die Kultivierung höherer Pflanzen kommt nur langsames Schütteln in Frage; 38 Schwingungen pro Minute waren günstig. Die Wurzeltemperatur wurde von 25 °C bis 45 °C variiert (Mais wächst bei 45 °C während 7 Tagen noch gut). Die Temperatur in der Nähe der Sprosse betrug 23 °C bis 26 °C und die relative Luftfeuchtigkeit im Mittel rund 70 %.

Die Versuchspflanzen wurden während 16 Stunden pro Tag mit Fluoreszenzlampen belichtet. Eine vierröhrige Lampe genügte zur Belichtung von 2 Schüttelkörben mit zusammen 32 Kolben. Es wurden Röhren vom Typ «Philips TL 40 W/34, De Luxe» verwendet. Der Abstand betrug bis zum Rand der Fernbachkolben 85 cm. Diese Anordnung ergab eine Beleuchtungsstärke von etwa 3000 Lux in der Region der Blätter. Das Licht der verwendeten Röhren hat einen hohen langwelligen und einen relativ niedrigen kurzwelligen Anteil. Wurden die erwähnten Röhren zum Teil durch solche mit höherem kurzwelligem Anteil ersetzt, so ergab sich zwar ein etwas rascheres Wachstum der Pflanzen, dafür zeigten die Blätter bald starke Chlorose und verdorrte Spitzen.

Ausführung der Versuche: In einem Schüttelkorb ist Platz für 16 Kolben. Auf 12 Kolben wurden jeweils Maiskeimlinge gesetzt; dies ergab

12 Parallelkulturen pro Versuchsbedingung. Die restlichen 4 Kolben enthielten nur Nährlösung und dienten zur Bestimmung der Verdunstung des Wassers.

Vorkultur: Alle Keimpflanzen wurden zuerst bei einer Wurzeltemperatur von 30 °C in Nährlösung ohne Strontium während 3 Tagen vorkultiviert. Sie hatten dann durchschnittlich 1 Blatt entwickelt.

Versuch: Nach der Vorkultur wurde ein Nährlösungswechsel vorgenommen. Die frische Nährlösung enthielt einen Strontiumzusatz (als Chlorid) von 0,1 mÄq. Sr/ccm (ca. 4,4 γ/ccm). Das Anfangs-pH der Nährlösung war 4,0–4,1. Variiert wurde nur die Wurzeltemperatur. Die Versuchsdauer betrug immer 7 Tage.

Aufarbeitung des Versuchsmaterials

Die Methoden der Aufarbeitung und Bestimmungen wurden bereits früher ausführlich beschrieben: Abbruch der Versuche und Veraschung bei Läuchli (1962, S. 152 ff.); Bestimmung der Wasseraufnahme und der Transpiration bei Läuchli (1962, S. 179 ff.); flammenspektrophotometrische Bestimmung des Strontiums bei Frei (1963, S. 28 ff.).

Statistische Auswertung: Die Resultate wurden mit dem t-Test (Fisher, 1946, S. 122 ff.) gesichert; Signifikanz wurde angenommen, wenn die Irrtumswahrscheinlichkeit kleiner als 1 % war ($p < 0{,}01$).

An 4 Gruppen von Pflanzen, die man bei einer Wurzeltemperatur von 30 °C kultivierte, wurde die Reproduzierbarkeit der Resultate durch Vergleich der Mittelwerte für das Wachstum (Trockengewicht), die Wasseraufnahme und die Strontiumaufnahme geprüft und als genügend erachtet (Tab. 1). In der Folge wurde jeder Versuch mindestens einmal wiederholt.

Tabelle 1

Reproduzierbarkeit der Messresultate

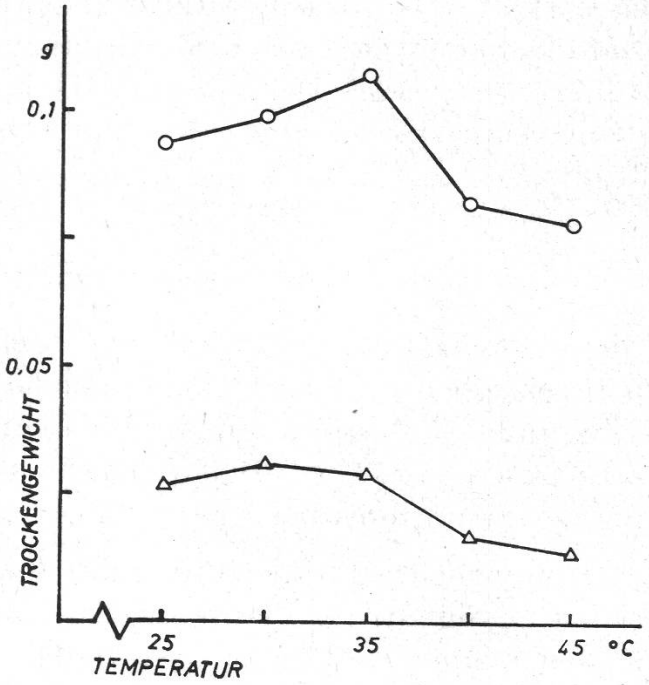
Wurzeltemperatur: 30 °C

Mittelwerte von 12 Pflanzen

Trockengewicht g		Wasseraufnahme ccm	Sr-Gehalt γ		Sr-Gehalt pro Trockengewicht γ/g	
Wurzel	Spross		Wurzel	Spross	Wurzel	Spross
0,031	0,099	11,2	31	21	1000	212
0,037	0,107	11,8	30	23	811	215
0,031	0,118	13,7	24	29	774	246
0,035	0,122	13,4	32	22	914	180

Experimentelle Ergebnisse

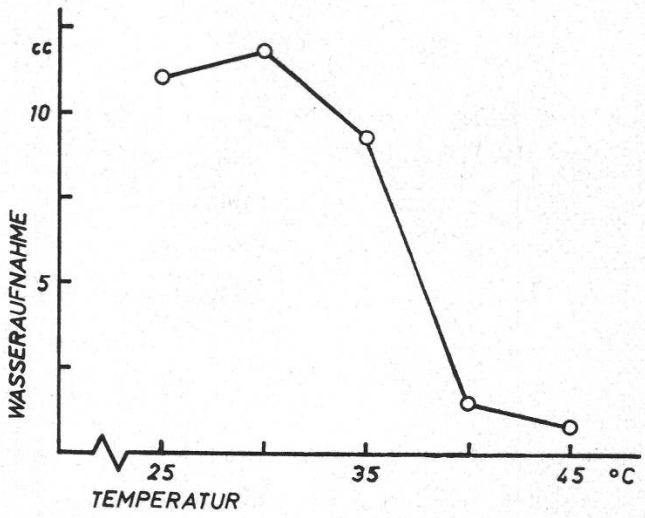
Die Wurzeltemperatur beeinflusst das Wachstum der Versuchspflanzen. Aus Figur 1 ist ersichtlich, dass das Trockengewicht von Wurzel und Spross oberhalb 35 °C gehemmt wird. Im Bereich zwischen 25° und 35 °C ergeben sich keine signifikanten Unterschiede. Ähnliche Resultate zeigte



Figur 1

Einfluss der Wurzeltemperatur auf das Wachstum von Wurzel und Spross

○——— ○ Spross
△——— △ Wurzel



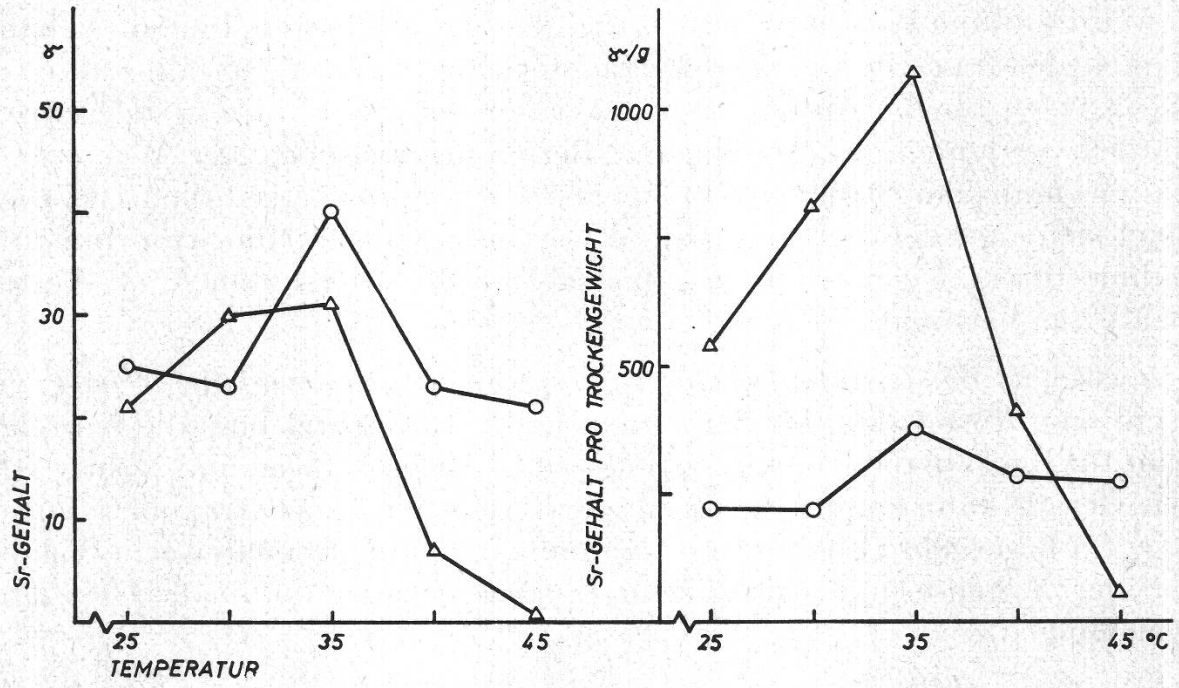
Figur 2

Einfluss der Wurzeltemperatur auf die Wasseraufnahme

der Einfluss der Wurzeltemperatur auf Längenwachstum und Frischgewicht der Pflanzen.

Die Wasseraufnahme wird durch die Wurzeltemperatur stark beeinflusst (Fig. 2). Oberhalb 35 °C sinkt die Wasseraufnahme auf etwa ein Zehntel der bei 25° bis 35 °C aufgenommenen Menge. Es ist zu erwarten, dass diese grossen Unterschiede in der Wasseraufnahme einen Effekt auf die Aufnahme von Strontium zur Folge haben.

In Figur 3 sind die absoluten und auf das Trockengewicht bezogenen Gehalte an Strontium von Wurzel und Spross aufgetragen. 35 °C Wurzeltemperatur ist für die Strontiumaufnahme in die Wurzel optimal. Die Temperaturerhöhung um 10°, von 25° auf 35 °C, bewirkt eine Verdoppelung des Strontiumgehaltes (pro Trockengewicht) der Wurzel; Q_{10} hat also den Wert 2,0. Nach Sutcliffe (1962, S. 47) weist ein Q_{10}-Wert von 2 und mehr auf aktive Aufnahme hin. Man muss auch auf aktive Aufnahme aus dem Ergebnis schliessen, dass die Strontiumkonzentration in der Wurzel (über die Berechnung s. Läuchli, 1962, S. 181–182) bei 25 °C 5,8mal höher, bei 35 °C aber 17,1mal höher als diejenige in der Kulturlösung ist (Tab. 2). Das heisst, die Akkumulation von Strontium in der Wurzel steigt durch die Erhöhung der Wurzeltemperatur um 10° von 25° auf 35 °C auf das Dreifache, ist also durch einen aktiven Mechanismus zustande gekommen. Schon Handley und Overstreet (1963) gelangten



Figur 3

Einfluss der Wurzeltemperatur auf die Strontiumaufnahme

○——○ Spross

△——△ Wurzel

Tabelle 2

Akkumulation von Strontium in der Wurzel

Die Akkumulation wurde durch Vergleich der Strontiumkonzentration in der Wurzel (c_1) mit der Endkonzentration an Strontium in der Kulturlösung (c_2) berechnet.

Wurzeltemperatur °C	Sr-Konz. in Wurzel γ/ccm	Sr-Konz. in Kulturlösung γ/ccm	Akkumulation von Sr c_1/c_2
25	26	4,5	5,8
30	38	4,6	8,3
35	82	4,8	17,1
40	29	4,8	6,0
45	16	5,0	3,2

an isolierten Wurzeln von *Zea Mays* zur Ansicht, dass Strontium aktiv akkumuliert wird, wenigstens in der vakuolisierten Zone der Wurzel.

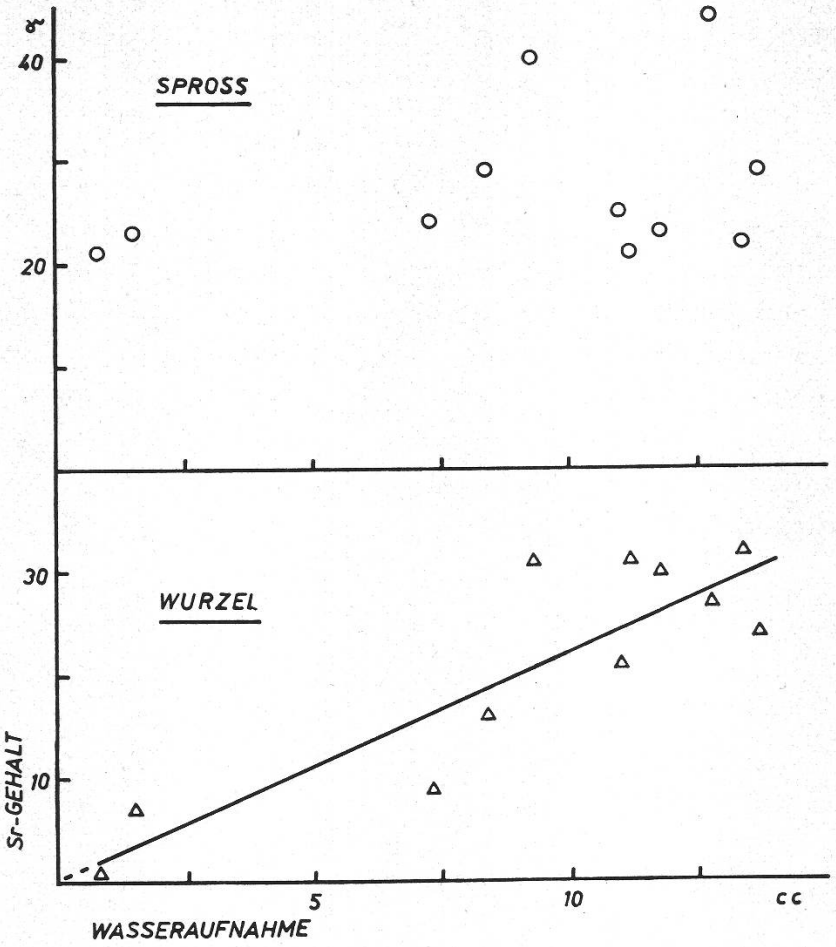
Vergleicht man dieses Resultat mit dem Einfluss der Wurzeltemperatur auf den Strontiumtransport in den Spross, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied: 35 °C ist zwar auch optimal, doch hemmen Temperaturen über 35 °C den Strontiumtransport in den Spross nur schwach; die Wurzel enthält dagegen bei 45 °C fast kein Strontium, weil vermutlich die aktive Akkumulation gehemmt ist.

Wird nun die Wasseraufnahme und die Strontiumaufnahme in Abhängigkeit der Wurzeltemperatur betrachtet (Fig. 2 und 3), so fällt auf, dass die Kurven für die Aufnahme von Wasser und Strontium in die Wurzel ähnlich verlaufen, während keine Beziehung zwischen der Wasseraufnahme und dem Strontiumtransport in den Spross ersichtlich ist. Dies zeigt sich auch deutlich, wenn die Wasseraufnahme und die Strontiumaufnahme direkt gegeneinander aufgetragen werden. Es stehen 11 Wertepaare zur Verfügung (Fig. 4).

Zwischen *Wasseraufnahme* und *Strontiumaufnahme* in die *Wurzel* besteht eine *Korrelation*, für den Spross nicht. Betrachtet man die Korrelation für die Wurzel genauer, so zeigt sich, dass sie linear und positiv ist. Die Gerade kann empirisch bestimmt werden; wird sie extrapoliert, so ist $x_0/y_0 = 0$, sie geht also durch den Nullpunkt. Für die Einheiten ccm Wasser auf der X-Achse und γ Strontium auf der Y-Achse lautet die Geradengleichung

$$y = \frac{20}{9} x$$

Die Strontiumaufnahme in die Wurzel verläuft proportional der Wasseraufnahme. Je ccm Wasser werden ca. 2,2 γ Strontium aufgenommen.



Figur 4

Korrelation Wasseraufnahme – Strontiumaufnahme

Wurzel: ——— Gerade $y = \frac{20}{9}x$

Die Korrelation wurde folgendermassen statistisch berechnet:

Für die beiden Regressionskoeffizienten ergeben sich:

$$m_1 = \frac{\Sigma(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\Sigma(x_i - \bar{x})^2} = 2{,}1608 \quad m_2 = \frac{\Sigma(y_i - \bar{y})^2}{\Sigma(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})} = 2{,}8363$$

Der Korrelationskoeffizient wird dann

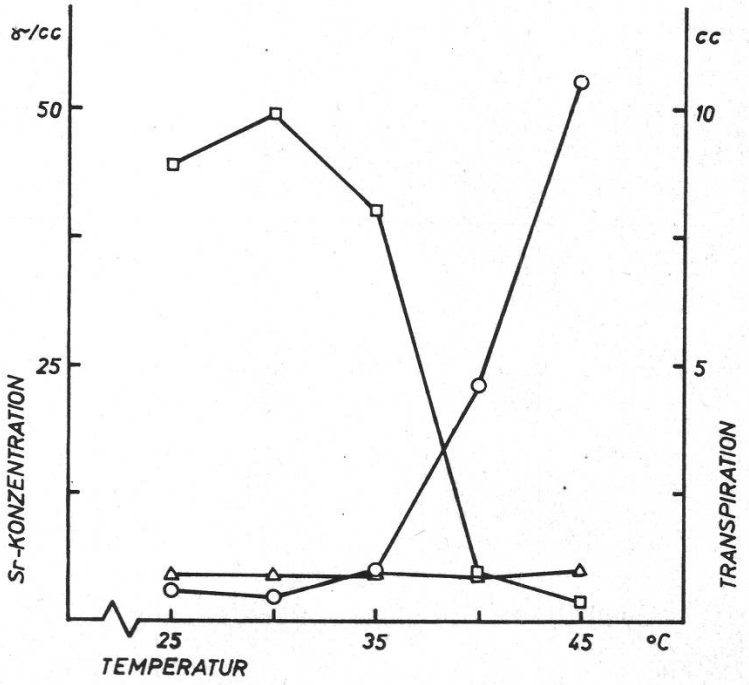
$$r = \sqrt{\frac{m_1}{m_2}} = \frac{\Sigma(x_1 - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\Sigma(x_i - \bar{x})^2 \Sigma(y_i - \bar{y})^2}} = 0{,}8747$$

Auf der Basis $p < 0{,}01$ besteht Signifikanz (s. Fisher, 1946, Tab. V.A.), die Korrelation ist also statistisch gesichert.

Da keine positive Korrelation zwischen der Wasseraufnahme und dem Strontiumtransport in den Spross besteht, ist bewiesen, dass Strontium

nicht allein durch Massenströmung im Transpirationsstrom in den Spross gelangen kann, sondern eine *Diffusionsbarriere* für Strontium vor den Gefässen angenommen werden muss.

Über die Art des Ionentransportes durch die Diffusionsbarriere kann Näheres durch Vergleich der Strontiumkonzentration im Transpirationsstrom der Gefässe (über die Berechnung s. Läuchli, 1962, S. 163) mit der Aussenkonzentration an Strontium in der Kulturlösung ausgesagt werden. Die Strontiumkonzentration im Transpirationsstrom ist von der Höhe der Transpiration abhängig (Fig. 5). Oberhalb 35 °C Wurzeltemperatur ist die Transpiration stark herabgesetzt (ähnlich wie die Wasseraufnahme, s. Fig. 2), die Strontiumkonzentration dagegen erhöht und bei 45 °C rund zehnmal höher als diejenige im Aussenmedium. Daraus folgt, dass Strontium *aktiv* durch die Diffusionsbarriere in die *Gefässe* transportiert wird.



Figur 5

Strontiumtransport und Transpiration

$$\text{Sr-Konzentration im Transpirationsstrom} = \frac{\text{Sr-Gehalt Spross}}{\text{Transpiration}}\ \gamma/\text{ccm}$$

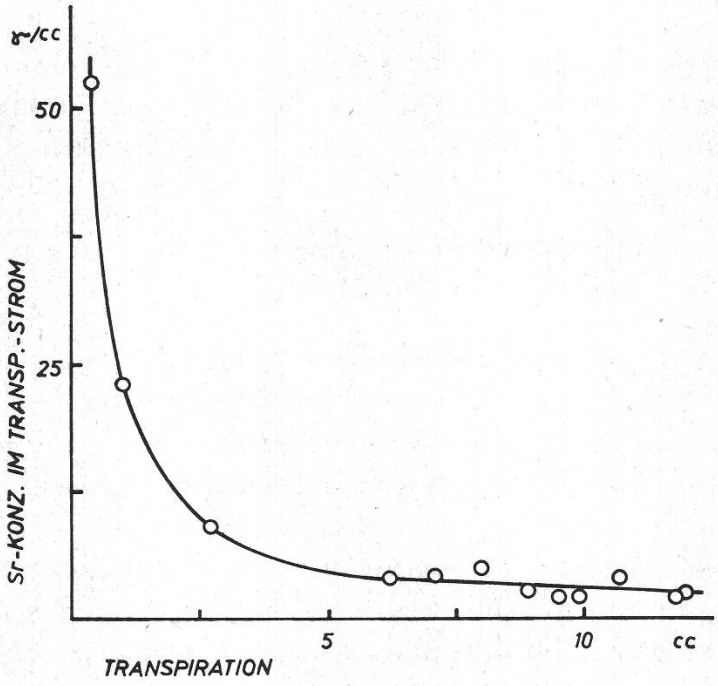
○——— ○ Sr-Konzentration im Transpirationsstrom
△——— △ Sr-Konzentration in der Kulturlösung
□——— □ Transpiration

Hylmö (1953, 1955, 1958), Lundegardh (1954), Epstein (1956) und Kramer (1957) sind dagegen der Ansicht, dass Ionen passiv durch Massenströmung zu den Gefässen gelangen. Hylmö stützt seine Hypothese

experimentell damit, dass die Aufnahme von Calcium- und Chloridionen durch Stengel und Blätter von *Pisum* proportional der Wasseraufnahme verläuft und dass die Ionenkonzentration im Transpirationsstrom niedriger als im Aussenmedium ist. Die Diskrepanz zum Ergebnis der vorliegenden Arbeit hat ihren Grund wohl darin, dass Hylmö einen wichtigen Befund von Broyer und Hoagland (1943) nicht berücksichtigte. Diese Autoren stellten nämlich fest, dass ein aktiver Ionentransport zum Xylem nur bei Wurzeln mit niedrigem Ionengehalt nachweisbar ist, also nur dann, wenn die Konzentration des untersuchten Ions in der Nährlösung niedrig ist.

Es ist auch schon für andere Ionen als Strontium experimentell belegt worden, dass die Konzentration im Transpirationsstrom höher als die Aussenkonzentration sein kann, nämlich für Rubidium und Phosphat durch Russell und Shorrocks (1959) und für Calcium durch Lopushinsky (1964).

Die Transpiration beeinflusst den Ionentransport nur indirekt. Setzt man die Transpiration in Beziehung zur Strontiumkonzentration im Transpirationsstrom (Fig. 6), so ist ersichtlich, dass starke Transpiration einen raschen Transport von Strontium in den Gefässen nach dem Spross bewirkt. Bei schwacher Transpiration häuft sich Strontium in den Gefässen an, was zur Folge hat, dass die Strontiumkonzentration dort höher als in der Aussenlösung ist.



Figur 6

Einfluss der Transpiration auf die Strontiumkonzentration im Transpirationsstrom

Es stellt sich nun die Frage, ob der histologische Aufbau der Primärwurzel von der Wurzeltemperatur abhängig ist. Unterschiede im Bau können durchaus einen veränderten Wasser- und Ionentransport durch die Wurzel zur Folge haben.

Der Bau von Wurzeln, die bei 30° bzw. 45 °C wuchsen, wurde an Hand von Querschnitten (Rasiermesser) zwischen 2 und 10 cm hinter der Spitze untersucht. Die Schnitte wurden mit Phloroglucin-Salzsäure angefärbt, um den für Probleme des Stofftransports wichtigen Casparyschen Streifen in den Zellen der Endodermis hervorzuheben. Die Zone zwischen 2 und 10 cm hinter der Spitze wurde gewählt, weil sich dort im allgemeinen der Ort der stärksten Wasser- und Ionenaufnahme befindet (s. z.B. Wiebe und Kramer, 1954; Bollard, 1960).

Die mikroskopische Untersuchung der Schnitte ergab keine Unterschiede im histologischen Bau der bei 30° bzw. 45 °C gewachsenen Wurzeln. Im einzelnen entsprach der Bau der Wurzel genau dem Schema von Weigl und Lüttge (1962, Abb. 1b). Die Endodermis befand sich noch im primären Entwicklungsstadium, also mit einem in allen Zellen gut sichtbaren Casparyschen Streifen, aber ohne sekundäre Zellwandauflagerungen (nach der Einteilung von van Fleet, 1961). Damit steht fest, dass die durch variierte Wurzeltemperatur hervorgerufenen Unterschiede im Strontiumtransport nicht durch Verschiedenheiten im Bau der Wurzel bedingt sind.

Diskussion

Anhand von theoretischen Überlegungen soll nun versucht werden, die *Diffusionsbarriere* für Strontium in der Wurzel einer bestimmten *Gewebeschicht* zuzuordnen. Dabei ergeben sich 2 Möglichkeiten: die Epidermis oder die Endodermis.

Vorerst muss erläutert werden, welche Möglichkeiten des aktiven Ionentransports durch Wurzeln bestehen:

1. Nach der von Arisz entwickelten Symplasttheorie (zusammenfassend dargestellt bei Arisz, 1956) werden Ionen aktiv in das Cytoplasma der Epidermis aufgenommen, von dort wandern sie im Symplasten durch die Rinde und die Endodermis in den Zentralzylinder und gelangen durch einen unbekannten Mechanismus in die Gefässe. Lundegardh (1954) ist der Ansicht, dass nur die Aufnahme in die Epidermis aktiv erfolgt und die Wanderung im Symplasten passiver Natur ist. Sutcliffe (1962) ist dagegen der Meinung, der Transport durch den gesamten Symplasten verlaufe aktiv.

2. Aufgrund des Konzepts des «free space» (freier Raum) können Ionen in einem bestimmten Teil der Wurzel frei diffundieren. Der Begriff des

freien Raums wurde erstmals von Hope und Stevens (1952) in die Literatur eingeführt. Unter dem freien Raum versteht man den Teil eines Gewebes, in dem Ionen frei diffundieren, bis die Konzentration gleich der im Aussenmedium ist. Im allgemeinen wird angenommen, der freie Raum in Wurzeln umfasse vor allem wassergefüllte Interzellularen und Zellwände. Das Volumen des freien Raums in Gerstenwurzeln wurde von Epstein (1955) für Calciumionen auf 24% des Gesamtvolumens der Wurzel berechnet. Russell und Barber (1960) nehmen nun an, dass Ionen passiv in den freien Raum aufgenommen und in diesem durch Massenströmung bis zu einer Diffusionsbarriere vor den Gefässen transportiert werden. Nach der Vorstellung der beiden Autoren ist nur der Ionentransport durch die Diffusionsbarriere aktiv.

Es scheint experimentell erwiesen zu sein, dass der freie Raum in der Wurzel nur bis zur Endodermis geht (s. van Fleet, 1961). Der Casparysche Streifen ist ionenimpermeabel, so dass die Endodermis nur auf dem Weg über das Cytoplasma von Ionen passiert werden kann. Van Fleet ist daher der Auffassung, man müsse die Endodermis als physiologische Scheide vor dem Xylem betrachten; ein Ionendurchtritt ist nur unter Energieaufwand möglich.

Ziegler, Weigl und Lüttge (1963) konnten kürzlich die Theorie von van Fleet experimentell untermauern. Sie zeigten an der Tertiärendodermis von *Iris*-Wurzeln, dass $^{35}SO_4''$ nur durch die Durchlasszellen wandert. Die Durchlasszellen weisen keine sekundären Verdickungsschichten in den Zellwänden auf, wohl aber den Casparyschen Streifen. Sie entsprechen physiologisch durchaus den Zellen der primären Endodermis.

Die vorliegenden Versuche deuten auf folgenden Mechanismus des Transports von Strontium durch Wurzeln hin: Strontium wird *passiv* an der Wurzeloberfläche aufgenommen und im *freien Raum* mit dem Transpirationsstrom durch Epidermis und Rinde transportiert. Für diese Möglichkeit spricht, dass Wasser durch die Wurzel passiv aufgenommen wird (Brouwer, 1954), und ferner, dass eine Korrelation zwischen der Aufnahme von Wasser und Strontium in die Wurzel besteht (Fig. 4). Der freie Raum für Strontiumionen umfasst vermutlich keine Teile des Cytoplasmas, da das Plasmalemma der Rindenzellen eine Art Barriere für passive Aufnahme von Strontium in die Zellen zu sein scheint (Handley und Overstreet, 1963). Der Transport von Strontium in das Cytoplasma der Rindenzellen geschieht aktiv und führt zur Akkumulation in der Wurzel (Tab. 2).

Es wurde bereits dargelegt, dass Strontium passiv in die Epidermis gelangt; der Ort des aktiven Transports zu den Gefässen, die *Diffussionsbarriere*, muss daher in der *Endodermis* lokalisiert sein.

Aus den Untersuchungen von Weigl und Lüttge (1962) an jungen Maiswurzeln folgt, dass auch Sulfationen passiv in die Epidermis aufgenommen und aktiv durch die Endodermis zum Xylem transportiert werden. Die Autoren zeigten nach Aufnahme von $^{35}SO_4''$ an Mikroautoradiographien, dass die Aktivität unter normalen Bedingungen in der Epidermis und im Perizykel und Xylem hoch, in der Rinde und der Endodermis niedrig war. Wurden die Wurzeln mit Azid vergiftet, so war die Aktivität in der Epidermis ebenfalls hoch, im Zentralzylinder jedoch gering. Azid hemmt also den aktiven Transport von Sulfat durch die Endodermis (vgl. auch: Lüttge und Weigl, 1964). Auch Wurzeln junger Ahornkeimlinge nehmen Sulfat passiv in die Epidermis auf (Lüttge, 1964).

In letzter Zeit ist im Gegensatz zu früheren Arbeiten, zum Beispiel von Hylmö (1953), nachgewiesen worden, dass auch Calcium aktiv zu den Gefässen transportiert wird (Barber und Koontz, 1963; Lopushinsky, 1964). Man nimmt zwar im allgemeinen an, dass die schwer beweglichen Calcium- bzw. Strontiumionen bezüglich ihres Transports durch die Pflanze eine gewisse Sonderstellung einnehmen (vgl. für Calcium: Biddulph, 1959; Lüttge und Weigl, 1962). Calcium und Strontium können zum Beispiel nicht aus Blättern zurückwandern (Bukovac und Wittwer, 1957). Auch scheinen Samen ein Ausschliessungsvermögen für Calcium und Strontium zu zeigen (Läuchli, 1963). In bezug auf den Transport durch die Wurzel zu den Gefässen unterscheiden sich Calcium und Strontium jedoch nicht grundsätzlich von andern Ionen. Der für *Strontium* vorgeschlagene Mechanismus – passive Wanderung im freien Raum mit dem Transpirationsstrom bis zur Endodermis und aktiver Transport durch die Endodermis zu den Gefässen – scheint auch für den *Transport anderer, wichtiger Ionen* durch Wurzeln von Bedeutung zu sein.

Zusammenfassung

1. Der Transport von Strontium durch Wurzeln wurde an intakten Keimpflanzen von *Zea Mays* in Schüttelkultur untersucht. Die Beeinflussung der Wasseraufnahme geschah durch Veränderung der Wurzeltemperatur von 25° bis 45 °C.

2. Oberhalb 35 °C wird die Aufnahme von Wasser und Strontium durch die Wurzel stark gehemmt, der Transport von Strontium in den Spross nur schwach. Die Strontiumaufnahme durch die Wurzel steht in positiver Korrelation zur Wasseraufnahme, der Strontiumtransport in den Spross nicht.

3. Die Strontiumkonzentration im Transpirationsstrom der Gefässe ist bei schwacher Transpiration rund zehnmal höher als im Aussenmedium.

4. Daraus folgt, dass Strontium durch aktiven Transport in die Gefässe gelangt.

5. Es wird folgender Mechanismus des Transports von Strontium durch Wurzeln vorgeschlagen: Strontium wird passiv in den «free space» aufgenommen und in diesem mit dem Transpirationsstrom bis zur Endodermis geleitet. Anschliessend wird es aktiv durch die Endodermis zu den Gefässen transportiert.

6. Dieser Mechanismus scheint auch für den Transport anderer Ionen durch Wurzeln von Bedeutung zu sein.

Summary

1. The transfer of strontium across roots was investigated on intact plants of *Zea Mays* in shake culture. The absorption of water was influenced by means of variation of root temperature between 25° and 45 °C.

2. Above 35 °C the absorption of water and strontium by the root is strongly inhibited, the transfer of strontium to the shoot only weakly. It exists a positive correlation between the absorption of water and strontium uptake by the root, but not for the transfer of strontium to the shoot.

3. The concentration of strontium in the transpiration stream exceeds that in the external solution by a factor of about 10, when the rate of transpiration is low.

4. It is concluded, that strontium is transferred to the xylem by an active process.

5. The following mechanism is proposed: Strontium is absorbed into the free space of the root and moves passively in water as far as the endodermis. Then it is transferred actively across the endodermis to the vascular tissue.

6. This mechanism seems to be significant for the transfer of other ions across roots too.

Herrn Prof. Dr. *M. Geiger-Huber* möchte ich für sein Interesse an der Arbeit danken, ebenso dafür, dass er mir die Mittel des Instituts zur Verfügung gestellt hat.

Der Laborantin, Fräulein *E. Rudin*, bin ich für ihre sorgfältige Mithilfe bei den Versuchen sehr zu Dank verpflichtet.

Zitierte Literatur

Arisz W.H. 1956. Significance of the symplasm theory for transport across the root. Protoplasma **46**, 5–62.

Barber D.A., Koontz H.V. 1963. Uptake of dinitrophenol and its effect on transpiration and calcium accumulation in barley seedlings. Plant Physiol. **38**, 60–65.

Biddulph O. 1959. Translocation of inorganic solutes. In: Plant physiology, a treatise, Vol. II, 553–603, edited by F.C. Steward, Academic Press, New York.

Bollard E.G. 1960. Transport in the xylem. Ann. Rev. Plant Physiol. **11**, 141–166.

Brouwer R. 1954. The regulating influence of transpiration and suction tension on the water and salt uptake by the roots of intact *Vicia Faba* plants. Acta Bot. Neerl. **3**, 264–312.

Broyer T.C., Hoagland D.R. 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movement of salts and water in plants. Amer. J. Bot. **30**, 261–273.

Bürgin-Wolff A. 1959. Untersuchungen über die Infektion von Wurzeln durch Knöllchenbakterien. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **69**, 75–111.

Bukovac H.J., Wittwer S.H. 1957. Absorption and mobility of foliar applied nutrients. Plant Physiol. **32**, 428–435.

Epstein E. 1955. Passive permeation and active transport of ions in plant roots. Plant Physiol. **30**, 529–535.

— 1956. Ion transport in plants. Science **124**, 937.

Fisher R.A. 1946. Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London/Edinburgh.

Fleet D.S. van 1961. Histochemistry and function of the endodermis. Bot. Rev. **27**, 165–220.

Frei P. 1963. Die Aufnahme von Strontium durch *Zea Mays* L. in Mischkultur mit Bodenpilzen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **73**, 21–57.

Handley R., Overstreet R. 1963. Uptake of strontium by roots of *Zea Mays*. Plant Physiol. **38**, 180–184.

Hope A.B., Stevens P.G. 1952. Electric potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. Austral. J. Sci. Res. B, **5**, 335–343.

Hylmö B. 1953. Transpiration and ion absorption. Physiol. Plantarum **6**, 333–405.

— 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. Physiol. Plantarum **8**, 433–449.

— 1958. Passive components in the ion absorption of the plant. II. The zonal water flow, ion passage and pore size in roots of *Vicia Faba*. Physiol. Plantarum **11**, 382–400.

Kramer P.J. 1957. Outer space in plants. Science **125**, 633–635.

Läuchli A. 1962. Über die Aufnahme von Strontium durch höhere Pflanzen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **72**, 147–197.

— 1963. Aufnahme und Speicherung von Strontium durch höhere Pflanzen. Verh. Schweiz. Natf. Ges. **143**, 119–121.

Lopushinsky W. 1964. Calcium transport in tomato roots. Nature **201**, 518–519.

Lüttge U. 1964. Mikroautoradiographischer Nachweis der Aufnahme von $^{35}SO_4''$ in die Wurzelhaare von Ahornkeimlingen. Naturwissenschaften **51**, 296–297.

— Weigl J. 1962. Mikroautoradiographische Untersuchungen der Aufnahme und des Transportes von $^{35}SO_4''$ und $^{45}Ca^{++}$ in Keimwurzeln von *Zea Mays* L. und *Pisum sativum* L. Planta **58**, 113–126.

Lüttge U., Weigl J. 1964. Der Ionentransport in intakten und entrindeten Wurzeln. Ber. dt. bot. Ges. **77**, 63–70.

Lundegardh H. 1954. Anion respiration. The experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. Symp. Soc. Exp. Biol. **VIII**, 262–296.

Russell R.S., Barber D.A. 1960. The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. Ann. Rev. Plant Physiol. **11**, 127–140.

— Shorrocks V.M. 1959. The relationship between transpiration and the absorption of inorganic ions by intact plants. J. Exp. Bot. **10**, 301–316.

Schaub H. 1958. Die Milchsäurebildung bei *Rhizopus chinensis* Saito. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **68**, 64–102.

Sutcliffe J.F. 1962. Mineral salts absorption in plants. Pergamon, Oxford.

Weigl J., Lüttge U. 1962. Mikroautoradiographische Untersuchungen über die Aufnahme von $^{35}SO_4''$ durch Wurzeln von *Zea Mays* L. Die Funktion der primären Endodermis. Planta **59**, 15–28.

Wiebe H.H., Kramer P.J. 1954. Translocation of radioactive isotopes from various regions of roots of barley seedlings. Plant Physiol. **29**, 342–348.

Ziegler H., Weigl J., Lüttge U. 1963. Mikroautoradiographischer Nachweis der Wanderung von $^{35}SO_4''$ durch die Tertiärendodermis der *Iris*-Wurzel. Protoplasma **56**, 362–370.