

MIKROSKOPIE

ZENTRALBLATT FÜR MIKROSKOPISCHE
FORSCHUNG UND METHODIK

Hauptschriftleitung *Dr. Fritz Bräutigam und Prof. Dr. Alfred Grabner*

Verlag **Georg Fromme & Co.**, Wien V, Nikolsdorfer Gasse 11 · Tel. B 23-3-56

Band 4

1949

Heft 9/10

Seite 257-320

ÜBER DEN FEINBAU DER ZELLWAND VON WURZELHAAREN

Von **PROF. DR. A. FREY-WYSSLING**
und **DR. K. MÜHLEHALER**

(Laboratorium für Elektronenmikroskopie am Pflanzenphysiologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich. Vorstand: Prof. Dr. A. Frey-Wyssling)

Mit 4 Abbildungen

Die Zellwand der Wurzelhaare besteht, wie schon SCHWARZ (1883) festgestellt hat, aus einer äußeren Schleimschicht und einer inneren festen Wand. Das neuere Schrifttum bezeichnet die Außenwand als Pektinschicht, für die innere Lamelle wird dagegen je nach ihrem mikrochemischen Verhalten Zellulose oder Callose als Gerüstsubstanz angegeben. Für die Wurzelhaare des Mais, die Gegenstand dieser Studie bilden, widersprechen sich die Aussagen. Miß ROBERTS (1916), die Maiswurzeln in Luft wachsen ließ, beschreibt die Wand der Wurzelhaare als einschichtige Zelluloselamelle ohne Pektinschicht; in Böden bildet sich dagegen nach Miß HOWE (1921) eine dicke Pektinschicht aus und darunter soll sich eine zellulosefreie Callosewand befinden.

1. Polarisationsmikroskopie

Für unsere Zwecke ließen wir die Wurzeln keimender Maiskörner feuchter Luft wachsen. Mit Chlorzinkjod färben sich die Wände der gebildeten Wurzelhaare vorerst gelblich. Beläßt man sie jedoch mehrere Stunden im Reagens, so kommt die lilablau gefärbte Zellulosefärbung zum Vorschein. Sie zeigt im Polarisationsmikroskop einen Dichroismus dunkellila-gelblichlila, d. h. Chlorzinkjod erlaubt, Zellulose und inkrustierende Wandstoffe mit gelber Jodreaktion, im vorliegenden Falle Pektinstoffe, nebeneinander nachzuweisen. Man darf hieraus schließen, daß die verschiedenen Zellwandstoffe nicht streng auf besondere, mikroskopisch sichtbare Schichten beschränkt sind, sondern daß sie sich gegenseitig durchdringen.

Der Vektor der stärkeren Lichtabsorption verläuft parallel zur Haarachse. Hieraus geht hervor, daß die submikroskopischen Zellulosestränge vor-

wiegend in der Längsrichtung des Haares orientiert sind (FREY 1927). Dies wird durch die Feststellung bestätigt, daß die Doppelbrechung bezogen auf die Zellachse positiv ist. Die Zellwände der Wurzelhaare besitzen somit eine faserähnliche Textur. Dies ist von besonderem Interesse, weil die Epidermiszellen, die zu Wurzelhaaren auswachsen, Röhrentextur aufweisen; d. h. bei ihnen ist die Richtung quer zur Zellachse die bevorzugte Streichrichtung der submikroskopischen Zellulosestränge (FREY-WYSSLING 1942). Im Zusammenhang mit ihrer verschiedenen Membrantextur zeigen die Wände der Epidermiszellen und Wurzelhaare ganz verschiedene Dehnungseigenschaften: während sich wachsende Epidermiszellen, z. B. von Weizenwurzeln, durch Plasmolyse 10—25% elastisch verkürzen (BURSTRÖM 1942), weisen die Wurzelhaare nur eine sehr geringe Längsdehnbarkeit auf (LUNDEGÄRDH 1946); trotz 6 Atm. Binnendruck ist ihre Turgordehnung in der Längsrichtung ganz unbedeutend.

Man könnte vermuten, daß die faserähnliche Textur der Wurzelhaare im Zusammenhang mit ihrer Funktion, die Wurzel zu verankern, stehe, die ihnen SCHWARZ (1883) neben ihrer Aufgabe als Resorptionsorgane zuschreibt. In der Tat wäre diese Wandtextur für Zugbeanspruchung sehr geeignet. Da man jedoch die gleiche Textur bei Pollenschläuchen findet, die nicht auf Zug beansprucht werden, dürfte die faserähnliche Textur wohl eher als ein Ergebnis des Spitzenwachstums, das für diese Zellen charakteristisch ist, gedeutet werden. Wir können somit feststellen, daß Zellen mit Streckungswachstum (Wurzelepidermis, Staubfadenrinde [FREY-WYSSLING und SCHOCH-BODMER 1938]) Röhrentextur aufweisen, solche mit Spitzenwachstum (Wurzelhaare, Pollenschläuche) dagegen faserähnliche Textur.

2. Elektronenmikroskopie

Für die elektronenmikroskopische Erschließung des Wandfeinbaues sind die Wurzelhaare nach folgendem Verfahren präpariert worden. Kleine Epidermisfetzchen aus der Haarzone von Maiswurzeln werden mit dem daranhaftenden Haarflaum abgezogen und in 10% H_2O_2 gelegt. Hierauf werden die Zellwände in verdünnter 10% iger Salzsäure mazeriert, gewaschen und dann in 15% iger Natronlauge $\frac{1}{2}$ Stunde gekocht, hierauf in der Zentrifuge gewaschen und die letzten Spuren von Salzen weg dialysiert. Nachher werden die Haare im Blendor fein zerschnitten und kleinste Mengen des gewonnenen Zellwandpulpes auf den Objektträgerfilm aufgetragen (MÜHLETHALER 1949 a). Die so gewonnenen Präparate werden mit Chrom bedampft, worauf sich im Elektronenmikroskop Bilder ergeben, wie sie hier in Abb. 1—4 zur Wiedergabe gelangen.

Ausnahmsweise ist es gelungen, den Zellwand Schlauch der Wurzelhaare aufzuschneiden (Abb. 1). Die Membran besteht aus einem lockeren Gewebe von Zellulosemikrofibrillen von 250—300 Å Durchmesser. Sie sind daher identisch mit den Zellulosemikrofibrillen sekundärer und primärer Zellwände (FREY-WYSSLING, MÜHLETHALER und WYCKOFF 1948, MÜHLE-

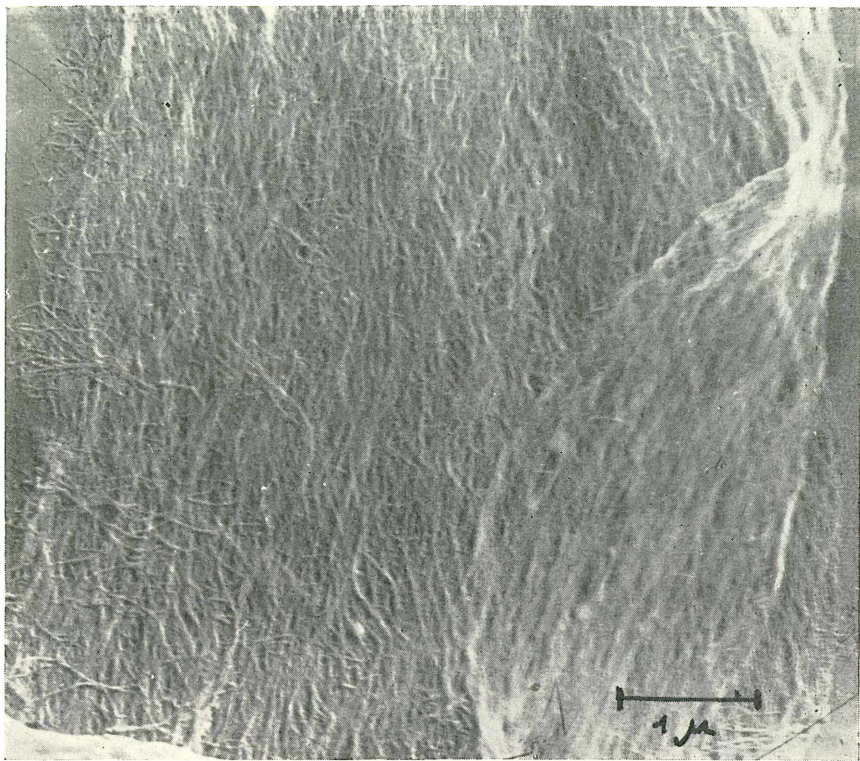


Abb. 1. Aufgeschnittene Wurzelhaarwand zeigt Bevorzugung der längsverlaufenden Zellulosestränge (faserähnliche Textur). Bildmaßstab 18 000 : 1.

THALER 1949 b). Man erkennt Stränge, die in der Richtung der Haarachse verlaufen (Zettel) und solche, die quer dazu eingeflochten sind (Einschlag). Die Zettelfibrillen wiegen zahlenmäßig vor, so daß die auf Grund von Doppelbrechung und Joddichroismus gefundene faserähnliche Textur der Wurzelhaarwand sichtbar gemacht worden ist! Das Geflecht der Mikro fibrillen ist sehr locker.

Die Abbildungen 2 und 3 zeigen die faserähnliche Textur ebenfalls, ob schon sie wegen der doppelten Wandlage des aufgetrockneten Haarschlauches, der etwas in Falten gelegt ist, weniger klar in Erscheinung tritt. Besonders interessant ist die Bekleidung der Wurzelhaare mit einem Filz von Mikro fibrillen. Nach der gewählten Präparation, die Pektinstoffe zum Verschwinden bringt, muß es sich dabei um Zellulosefibrillen handeln. Man erhält den Eindruck, daß die quer verlaufenden Zellulosestränge derart in die Membrantextur eingeflochten sind, daß sie über den Rand des Gewebes



*Abb. 2. Spitze eines Wurzelhaares mit Kappe aus Zellulosemikrofibrillen.
Bildmaßstab 23 000 : 1.*

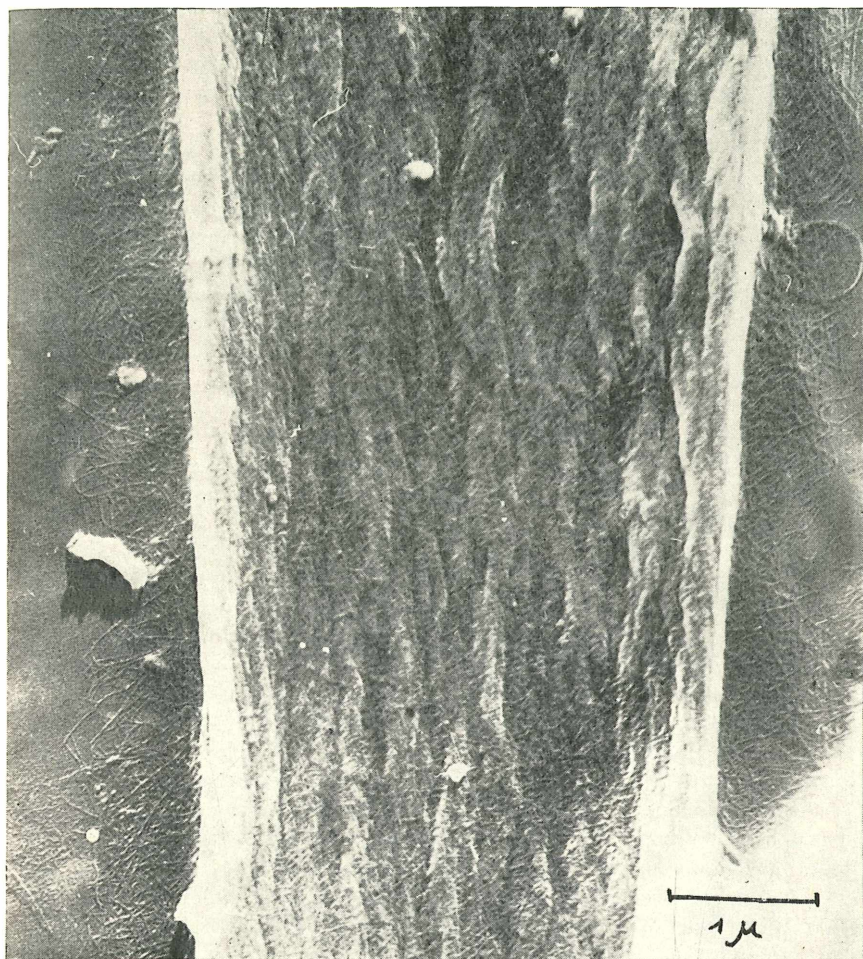


Abb. 3. Apikales Stück eines Wurzelhaares mit Flaum aus Zellulosemikrofibrillen. Bildmaßstab 20.000 : 1.

herausragen (vgl. Abb. 1). Deutlich erkennt man, wie in diesem Fibrillenflaum im Gegensatz zur Wandtextur die Richtung senkrecht zur Haarachse überwiegt.

Da die Wurzelhaare nur 4—5 μ breit sind, können sie in ihrer ganzen Querausdehnung abgesucht werden. An der Haarspitze ist der Flaum am mächtigsten (über 1 μ dick) und dichtesten (Abb. 2). In basaler Richtung erscheint er etwas mehr aufgelockert (Abb. 3), um gegen die Basis der

Haare zu verschwinden (Abb. 4). Man darf annehmen, daß der Fibrillenflaum von Pektinstoffen durchtränkt ist und daß seine Dicke an der Haarbasis durch Eintrocknung oder Dehydratisierung dieser quellungsfähigen Membranstoffe schwindet, so daß sich die Fibrillen der darunterliegenden Zellulosestruktur anlegen.

Die Wurzelhaube der Maiswurzel scheidet bei Kultur im feuchten Raume einen Schleimtropfen aus. Es ist daher untersucht worden, ob jener Schleim den gleichen inneren Aufbau besitzt wie die durch einen Fibrillenflaum ausgezeichnete Schleim- oder Pektinschicht der Wurzelhaarwand. Ein Ausstrich des Wurzelspitzenschleims weist im Lichtmikroskop eine feinste Körnelung auf und enthält abgestoßene Zellen der Wurzelhaube. Mit Chlorzinkjod färbt sich der Schleim schwach rötlichbraun, während die Wurzelhaubezellen tiefblau erscheinen. Ihr Dichroismus verrät Röhrentextur und läßt eine quergestellte, schwächer farbstoffspeichernde Scheckung erkennen, deren Felder an einfache Tüpfel erinnern. Elektronenmikroskopische Aufnahmen des Schleims zeigen eine korpuskuläre Struktur ohne Fibrillen (MÜHLETHALER 1949 c). Der Schleimtropfen der Maiswurzelspitze ist daher anderer Natur als die Schleimschicht der Wurzelhaare.

3. Diskussion

Die submikroskopische Morphologie der Wurzelhaare verrät eine merkwürdige Analogie mit der mikroskopischen Morphologie einer Wurzelspitze. Die Haarspitze besitzt eine der Wurzelhaube vergleichbare mächtige Kappe (Abb. 2), basalwärts erscheint das Haar, der behaarten Saugzone einer Wurzel entsprechend, flaumig (Abb. 3). Während jedoch Wurzelhaube und Saughaare verschiedenartige zellige Gebilde vorstellen, sind Kappe und Flaum der Wurzelhaare aus ein und demselben Bauelement aufgebaut, nämlich aus Zellulose-Mikrofibrillen, die offenbar an der Spitze stärker und gegen die Basis schwächer mit Pektinstoffen vermenget sind.

Zur viel untersuchten Physiologie der Wurzelhaare ergeben sich aus dem aufgeklärten Feinbau folgende Beziehungen: Die Zellulosewand ist sehr locker texturiert (Abb. 4); da sie außerdem nicht kutinisiert ist, vermag sie dem Protoplasten keinerlei Transpirationsschutz zu gewähren und man versteht, warum Wurzelhaare sofort kollabieren, wenn man sie aus der dampfgesättigten Kulturkammer in weniger feuchte Luft bringt. Auch für ihre Funktion als Aufnahmeorgane von Salzen und Wasser scheint die lockere Wandtextur sehr zweckmäßig, womit jedoch keineswegs entschieden werden kann, ob die Wurzelhaare als bevorzugte Resorptionszellen erklärt werden dürfen (vgl. URSPRUNG und BLUM 1928, HÖHN 1934, SIERP und BREWIG 1936). Die Art der Verklebung der Wurzelhaare mit den Bodenteilchen ist aus unseren Bildern verständlich. Wir haben uns sehr bemüht, aufzuklären, ob etwa Plasma durch die Zellwandtextur nach außen treten könnte, um mit dem Bodenteilchen direkt in Kontakt zu treten. Ein solcher Nachweis wäre im Hinblick auf die Kontakt-Austauschtheorie von



Abb. 4. Basales Stück eines Wurzelhaares ohne Flaum; deshalb ist die in Abb. 2 und 3 vom Flaum überdeckte lockere Zellwandtextur sehr deutlich abgebildet. Bildmaßstab 30 000 : 1.

JENNY und OVERSTREET (1939), nach der die Nährionen nach Ablösung vom Bodenteilchen direkt wieder adsorbiert werden, ohne eigentlich in Lösung zu gehen, von größter Wichtigkeit. Die Vermutung, daß die Wurzelhaarmembran tüpfelartige Poren aufweise, die durch das sofortige Kollabieren der Haare an der Luft nahegelegt wurde, konnte nicht bestätigt werden. Es gibt also keine submikroskopischen Plasmastränge, die mit dem Substrat direkt in Berührung kommen, etwa wie bei den Diatomeen oder den Radiolarien. Dagegen darf man annehmen, daß mikroskopische Plasmamassen die Zellwandtextur durchtränken (TUPPER-CAREY und PRIESTLEY 1923). Wie weit hinaus diese lebende Plasmaschicht reicht, ist schwer abzuschätzen. An der Spitze des Wurzelhaares, wo die Schleimkappe mit dem Fibrillenflaum stets neu gebildet wird, also Biosynthese außerhalb der diskreten Zelluloselamelle stattfindet, dürfte die Zellwandtextur vollständig vom lebendem Plasma durchflutet sein. Basalwärts wird sich das Plasma allmählich aus der Zellwand zurückziehen. Leider konnten keine neuen morphologischen Anhaltspunkte für die Schwächung der Zellwand an der äußersten Haarspitze gewonnen werden (FREY-WYSSLING 1948), wo bei wachstumsschädigenden Eingriffen Plasmolyse eintritt (mit Säuren: LUNDEGÅRDH 1946; mit Chloraten: EKDAHL 1947; bei Anaerobiose: KOPP 1948).

Eine klare Entscheidung gestatten die erhaltenen Bilder hinsichtlich des umstrittenen mikrochemischen Verhaltens der Wurzelhaarzellwand. Die Zelluloselamelle besitzt eine gewobene Textur, während die sogenannte Pektin- oder Schleimschicht ebenfalls Zellulose in Form loser Fibrillen enthält. Auf Grund der Chlorzinkjod-Reaktion kommen nicht nur in der Schleimschicht, sondern auch in der Zelluloselamelle Polyuronide als Pektin- und Schleimstoffe vor; ihre Verteilung ist jedoch derart, daß sie in der Schleimschicht überwiegen, so daß trotz der Gegenwart von Zellulosefibrillen nur Pektin (mit basischen Farbstoffen wie Methylenblau, Rutheniumrot) nachgewiesen werden kann. In der Zelluloselamelle treten dagegen die Polyuronide zurück, so daß die Zellulose mit Chlorzinkjod nachweisbar ist.

Neben Zellulose- und Pektinstoffen soll in der Wand der Wurzelhaare Callose auftreten, die Anilinblau, Resorcinblau und Corallinsoda speichert. Miß HOWE (1921) geht so weit, zu behaupten, die Wurzelhaarzellwände der von ihr untersuchten Pflanzen, zu denen auch Mais gehört, seien völlig zellulosefrei und die Innenschicht unter der Pektinschicht bestehe lediglich aus Callose, die mit Resorcinblau nachgewiesen wird. Miß ROBERTS (1916) findet jedoch in den Wurzelhaaren des Mais nur Zellulose, ohne aufliegende Pektinschicht, während sie bei anderen Pflanzen (Senf, Erbse) eine Callosekappe mit Anilinblau, Resorcinblau und Corallinsoda feststellt. Die verschiedenen ausfallenden mikrochemischen Reaktionen dürften daher rühren, daß im zweiten Falle die Wurzeln in feuchter Luft, im ersten dagegen im Boden kultiviert wurden, wobei die Wurzelhaare je nach vorhandenem oder fehlendem Kontakt mit Bodenteilchen mehr oder weniger Polyuronide bilden. Diese Tatsache erlaubt die Vermutung, daß „Callose“ in

den Wurzelhaaren gar kein chemisch einheitlicher Wandstoff ist, sondern ein besonderes Gemisch von Zellulose und Polyuroniden vorstellt. Der basische Charakter des klassischen von MANGIN eingeführten Triphenylmethan-Farbstoffes Anilinblau wird von den Carboxylgruppen der Polyuronide adsorbiert. Warum dann die Callosefarbstoffe von zellulosefreien Pektinen nicht gespeichert werden, bleibt allerdings nach wie vor rätselhaft.

MANGIN (1894) hat die Pflanzenschleime nach ihrer Färbbarkeit in Zelluloseschleime, Calloseschleime und Pektinschleime eingeteilt. Nachdem gezeigt worden ist, daß alle Zelluloseschleime Zellulosemikrofibrillen enthalten (MÜHLETHALER 1949 c), scheint es nun nach unseren Befunden bei den Wurzelhaaren, daß hier auch die „Callose“ von Zellulosefibrillen durchsetzt ist. Es besteht daher die Möglichkeit, daß „Callose“ lediglich eine Mittelstellung einnimmt zwischen dem Zelluloseschleim mit reichlichen submikroskopischen Zellulosefibrillen, begleitet von wenig Polyuroniden, und dem amorphen Pektinschleim.

4. Zusammenfassung

Die Zellwand der Wurzelhaare von Mais besteht aus einer texturierten Zelluloseschicht und einem äußeren submikroskopischen Zelluloseflaum, der in die Pektin- oder Schleimschicht hinauswächst.

Die Textur der Zelluloseschicht ist sehr locker und, im Gegensatz zur Röhrentextur der haarbildenden Epidermiszellen, faserähnlich. Zellen mit Spitzenwachstum (Wurzelhaare, Pollenschläuche) besitzen faserähnliche Textur, solche mit Streckungswachstum (Epidermiszellen, Zellen der Wurzelhaube, Staubfadenrinde) dagegen Röhrentextur.

Literatur

- Burström H.*, Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. Ann. Agr. College Sweden **10** (1942): 1.
- Ekdahl I.*, The Action of Chlorate and some related Substances upon Root Hairs of Young Wheat Plants. Ann. Agr. College Sweden **15** (1947): 114.
- Frey A.*, Das Wesen d. Chlorzinkreaktion und das Problem des Faserdichroismus. Jb. wiss. Bot. **67** (1927): 597.
- Frey-Wyssling A.*, Über Zellwände mit Röhrentextur. Jb. wiss. Bot. **90** (1942): 705.
- The Growth in Surface of the Plant Cell Wall. Growth Symposium **12** (1948): 151.
- Frey-Wyssling A., Mühlethaler K. und Wyckoff R. W. G.*, Mikrofibrillenbau der pflanzlichen Zellwände. Experimentia **4** (1948): 475.
- und *Schoch-Bodmer H.*, Optische Analyse des Streckungswachstums von Gramineenfilamenten. Planta (Berlin) **28** (1938): 257
- Höhn K.*, Die Bedeutung der Wurzelhaare für die Wasseraufnahme. Z. Bot. **27** (1934): 527.
- Howe C. G.*, Pectic Material in Root Hairs. Bot. Gazz. **72** (1921): 313.
- Jenny H. und Overstreet R.*, Cation Interchange between Plant Roots and Soil Colloids. Soil Sci. **47** (1939): 257.

- Kopp M.*, Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen. Diss. ETH., Zürich, 1938, und Ber. Schweiz. Bot. Ges. **58** (1948): 283.
- Lundegårdh H.*, The Growth of Root Hairs. Ark. Bot. (Stockholm) **33 A**, (1946): 5.
- Mangin L.*, Sur un essai de classification des mucilages. Bull. Soc. Bot. France **41** (1894): XL.
- Mühlethaler K.*, Electron Micrographs of Plant Fibres. Biochim. et Biophys. Acta **3** (1949 a): 15.
- Investigation of the Development of Cell Walls. Biochim. et Biophys. Acta 1949 b (im Druck).
- Structures of Mucilages. Biochim. et Biophys. Acta 1949 c (im Druck).
- Roberts E. A.*, The Epidermal Cells of Roots. Bot. Gazz. **62** (1916): 488.
- Schwarz F.*, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. Bot. Inst. Tübingen **1** (1883): 135.
- Sierp H.* und *Brewig A.*, Quantitative Untersuchungen über die Wasserabsorptionszone der Wurzel. Jb. wiss. Bot. **82** (1936): 99.
- Tupper-Carey R. M.* und *Priestley J. H.*, The Composition of the Cell Wall at the Apical Meristem of Stem and Root. Proc. roy. Soc. London B **95** (1923): 109.
- Ursprung A.* und *Blum G.*, Die Lage der Wasserabsorptionszone in der Wurzel. Beih. Vierteljsch. Naturf. Ges. Zürich **15** (1928): 162.

DIFFUSIONSMESSUNGEN IN DÜNNEN SCHICHTEN MIT HILFE DER MIKROHÄRTE UND DER LOKALEN SPEKTRALANALYSE¹⁾

Mit 8 Abbildungen

Von DR.-ING. HELMUT BÜCKLE und DR. ALBERT KEIL (ONERA), Paris

I. Einführung

Die Diffusion spielt bekanntlich bei vielen metallurgischen Vorgängen und überhaupt in der Legierungstechnik eine wichtige, oft entscheidende Rolle. Insbesondere in der Plattiertechnik sind die Diffusionsvorgänge — teils unerlässlich und absichtlich herbeigeführt, teils unerwünscht, aber unvermeidlich — von ausschlaggebender Bedeutung. Ein bekanntes Beispiel sind die mit Reinstaluminium plattierten Duraluminbleche. Die Plattierschicht soll die Grundlegierung (Al-Cu-Mg) vor Korrosion schützen, die insbesondere durch den Kupfergehalt der Legierung begünstigt wird. Zum Zwecke der Aushärtung werden die Bleche einer Warmbehandlung von 15 bis 30 Minuten bei etwa 500° C unterworfen. Da bei dieser Temperatur die Diffusionsgeschwindigkeit des Kupfers im Aluminium schon recht erheblich ist, kann es besonders bei dünnen Blechen vorkommen, daß das Kupfer auf dem Weg der Diffusion an die Oberfläche der dünnen Plattierschicht gelangt und so die beabsichtigte Schutzwirkung zum Teil illusorisch macht. Eine Kontrolle dieser Diffusion ist daher dringend erwünscht.

¹⁾ BÜCKLE H. und KEIL A., Métaux et Corrosion No. 283 (1949).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mikroskopie - Zentralblatt für Mikroskopische Forschung und Methodik](#)

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Frey-Wyssling A., Mühlethaler K.

Artikel/Article: [Über den Feinbau der Zellwand von Wurzelhaaren. 257-266](#)