

Der Geotropismus von Spross und Wurzel und die Standortwahl der Arten

Von Lore KUTSCHERA, Erwin LICHTENEGGER, Monika SOBOTIK,
Dieter HAAS und Günter WONDRAK

In den letzten 300 Jahren widmeten sich zahlreiche Wissenschaftler der Erforschung des Geotropismus der Pflanzen. Bereits in der Zeit von 1917 bis 1929 führte Marie Christiansen in einer Biographie 2000 Veröffentlichungen an.

Eine der ersten grundlegenden Erkenntnisse war die Feststellung von DUHAMEL DE MONCEAU (1758), dass der Wasserdampfbewegung innerhalb und außerhalb der Pflanzen eine große Bedeutung für das geotrope Wachstum zukommt. Dem entspricht, dass der Spross unter dem Einfluss der Schwerkraft vorwiegend aufwärts, die Wurzel vorwiegend abwärts wächst. Verursacht wird dies durch den für die Wasserbewegung grundverschiedenen Bau von Spross und Wurzel (HACCIUS & TROLL 1961). Der Spross hat eine Epidermis mit Cuticula und Spaltöffnungen. Er erhält daher das Wasser für sein durch die Schwerkraft bedingtes Richtungswachstum in seinem Inneren zugeführt.

Schlagworte:

Spross-Epidermis, Wurzel-Rhizodermis, Cuticula, Wurzelhaube, Wasserdampfbewegung/Schwerkraft, Zellwanddehnbarkeit, Tropismen, Umwelt, Geotropismus

Abb. 1:

Mais (*Zea mays*) in Keimchale bei Zimmertemperatur gewachsen. Täglich sechs Stunden von oben auf 40° C erwärmt, Wurzel aufwärtsgestellt. Foto: M. Sobotik.

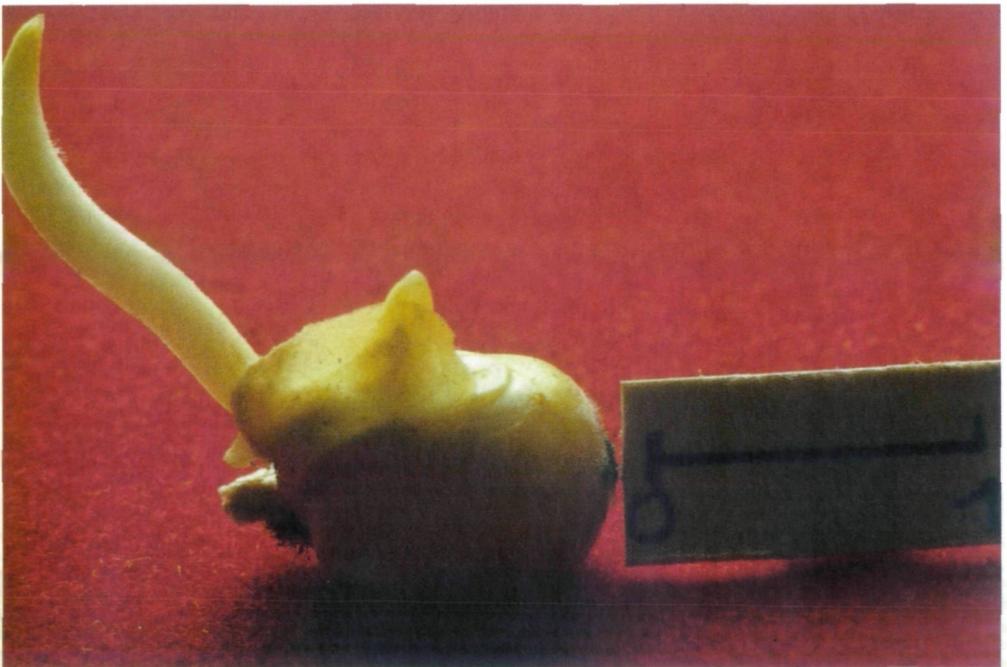


Abb. 2:

Mais (*Zea mays*) in Keimchale bei Zimmertemperatur gewachsen. Keimwurzel schwach aufwärts und schwach abwärts gerichtet. Wachstum horizontal verlaufend, danach durch Erwärmung von oben auf 30 °C während 15 Minuten aufwärts gerichtet. Mit Schleim bedeckte Spitze horizontal gestellt. Zellverband der Wurzelhaube infolge Trockenheit vom Wurzelkörper gelöst. Foto: D. Haas.



Die Wurzeln haben eine Rhizodermis ohne Cuticula und Spaltöffnungen. Für ihr Schwerkraft-bedingtes Richtungswachstum nehmen sie das Wasser von außen auf. Erhält die Wurzel ebenfalls über ihr Inneres, beispielsweise aus dem gequollenen Samen, das Wasser für ihr Richtungswachstum zugeführt, wächst auch sie aufwärts. Dies zeigt sich deutlich bei Keimungsversuchen (Abb. 1) mit Mais (*Zea mays*) und anderen Arten (KUTSCHERA-MITTER 1976), wenn nach der Keimung die Wurzeln infolge geringer relativer Luftfeuchte kein Wasser von außen aufnehmen können. Bei stärkerer Trockenheit kommt es zum Ablösen der Haube (Abb. 2).

Der Vorgang des geotropen Wachstums der Wurzel erfolgt in folgender Weise: Seitwärts gestellte Wurzeln verlieren im Zuge der Verdunstung mehr Wasser an der Oberseite als an der Unterseite. Dies ist besonders im Bereich der Streckungszone der Fall. In diesem Bereich sind die Zellwände wenig verfestigt, der Wassergehalt ist bereits relativ hoch und das Gewebe schrumpft. Die Ursache für die stärkere Verdunstung an der Oberseite ist das geringere Gewicht des Wasserdampfes im Vergleich zu dem der Luft. Die stärkere Wasserdampfabgabe an der Oberseite der Wurzel führt zu einem stärkeren Wärmeverlust als an der Unterseite. Sie lässt sich daher durch Messung der Temperatur nachweisen. So ist z. B. bei einer Keimwurzel von *Zea mays* im Bereich der Streckungszone die Temperatur um etwa 0,9 bis 1 °C niedriger als an der Unterseite. Im Bereich der Haube, d. h. vor der Streckungszone und nach dieser ist die Temperatur oben und unten nahezu gleich. Die Messungen erfolgten bei Zimmertemperatur (KUTSCHERA-MITTER 1972). Mit zunehmender Wärme und abnehmender relativer Luftfeuchte steigt der Wasserverlust und die Schrumpfung des Gewebes an der Oberseite nimmt zu. Die Spitze der Wurzel stellt sich dadurch in einem zunehmend steileren Winkel aufwärts. Der Vorgang wird als Reizung bezeich-

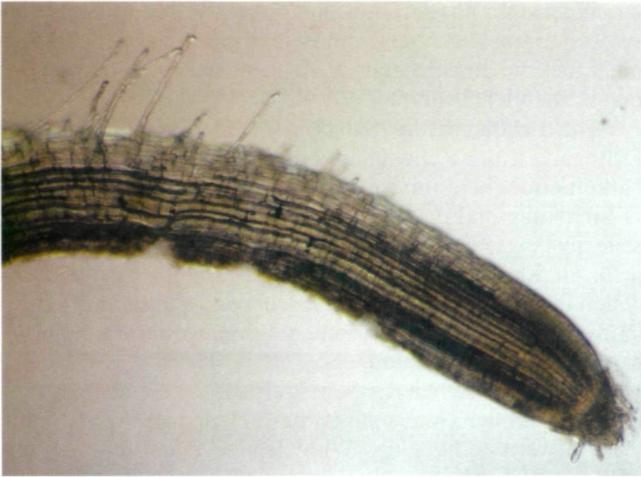


Abb. 3:
Wiesen-Lieschgras (*Phleum pratense*) in Petrischale bei 20–23° C gewachsen. Täglich drei Stunden auf 40° C erwärmt. Foto: D. Haas.

net. Er ist, wie frühzeitig erkannt wurde, rein physikalischer Natur, d. h. ohne Verbindung mit einem Wachstumsvorgang (LARSEN 1962). Durch den Wasserverlust steigt die Saugkraft der Zellen (OBROUCHEVA & ANTIPOVA 1989). Dies kann soweit gehen, dass die Saugkraft der Zellen der Oberseite jene der Unterseite um ein bis mehrere Atmosphären übertrifft. Dies zeigten URSPRUNG & BLUM (1924) am Beispiel der Wurzeln der Pferdebohne (*Vicia faba*). Bei dünnen Wurzeln von Gräsern wie bei Wurzeln des Wiesen-Lieschgrases (*Phleum pratense*), kann dies zu großen Unterschieden im Wachstum der Gewebe führen. So strecken sich die Zellen an der Oberseite nicht nur stärker in längsaxialer Richtung, sondern sie bilden auch Wurzelhaare. Die Länge der Wurzelhaare kann die Breite der Wurzel um mehr als das Vierfache übertreffen. An der Unterseite unterbleibt die Streckung der Zellen und in weiterer Folge zerreißen die Gewebe von Rhizodermis und Rinde (Abb. 3 und 4). Das Zerreißen der Gewebe deutet darauf hin, dass es zu einer Unterversorgung der Zellen kommt, während die Zellen an der Oberseite reichlich mit allen für

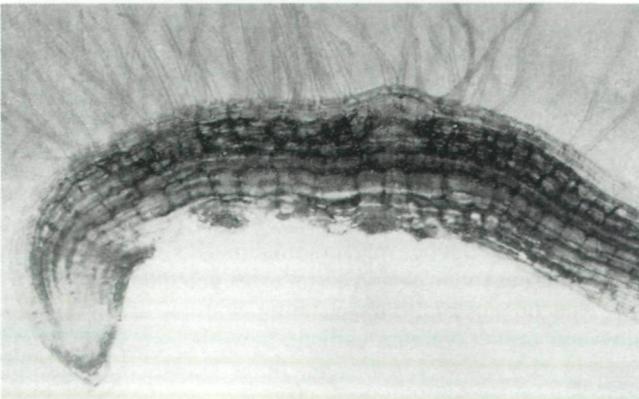


Abb. 4:
Wiesen-Lieschgras (*Phleum pratense*) in Keimschale bei 20–22° C gewachsen. Täglich sechs Stunden auf 40–46° C erwärmt. Aus: KUTSCHERA-MITTER (1971).

das Wachstum nötigen Stoffen versorgt werden. Die Unterversorgung bewirkt, dass die Zellen ihre Lebensfunktionen nicht mehr in ausreichendem Maße aufrechterhalten können und schließlich absterben.

Die Erhöhung der Saugkraft wird durch die größere Dehnbarkeit der Zellwände verursacht. Die größere Dehnbarkeit ermöglicht im Zuge der Wasseraufnahme die stärkere Streckung und damit Vergrößerung der Zellen der Oberseite in längsaxialer Richtung und deren Verschmälerung, d. h. Verkleinerung in radialer Richtung im Vergleich zu denen der Unterseite. Dieses Geschehen ist außer mit physikalischen auch mit biologischen Vorgängen verbunden, d. h. mit einem Wachstum der Zellen (LARSEN 1962). Der Unterschied zwischen der Saugkraft der Zellen der Oberseite und jenen der Unterseite ist besonders groß, wenn durch die Aufwärtsstellung die Wurzelspitze einen Winkel von 45° zur Waagerechten eingenommen hat. In der Literatur wurde dies als Sinus-Gesetz beschrieben.

Die Wurzelhaube beeinflusst den Vorgang dadurch, dass sie die Seiten des Wurzelkörpers oft asymmetrisch bedeckt. Die wichtigste Aufgabe der Wurzelhaube besteht nämlich darin, die Zellen des Wurzelkörpers vor vorzeitiger Wasseraufnahme von außen zu schützen. Dadurch behalten diese ihre Teilungsfähigkeit über einen Abschnitt von ein bis mehrere Zentimeter der Länge des Wurzelkörpers bei. In den äußeren Schichten des Wurzelkörpers ist die Teilungsrate sogar gegen das basale Ende der Wurzelhaube am größten. Das lange andauernde Spitzenwachstum der Wurzel und deren Empfindlichkeit gegen äußere Einflüsse nach dem Austreten des Wurzelkörpers aus der Umhüllung durch die Haube wird dadurch ermöglicht. Schon GUTTENBERG (1968) hebt hervor, dass entgegen den Angaben in Lehrbüchern die Aufgabe der Wurzelhaube nicht in einem mechanischen Schutz des Wurzelkörpers bestehen kann, denn Wasserwurzeln haben die größten Hauben.

Die Asymmetrie der Haube und zwar sowohl ihres Zellverbandes als auch jene des von dem Zellverband gebildeten Schleimes wird außer durch die Schwerkraft durch die einseitige Berührung fester Stoffe sowie durch ein einseitig verschiedenes Wärme-, Wasser- oder Salzangebot verursacht. Krümmungen, die sich daraus ergeben, führten zu den Bezeichnungen Hapto-, Thermo-, Hygro- und Chemotropismus. Das dabei ablaufende Geschehen ist jedoch immer gleich. Denn die Schwerkraft ist an keinem Ort der Erde auszuschalten und die Krümmung der Wurzelspitze ist immer an eine unterschiedliche Wasserabgabe sowie an eine unterschiedliche Wasseraufnahme der Zellen an den gegenüberliegenden Seiten der Wurzel gebunden.

Anhand anatomischer Schnitte wurden die Vorgänge aber nur selten veranschaulicht bzw. belegt. Der Grund liegt in der schwierigen Herstellung geeigneter Schnitte. Die Saugkräfte der Zellen der Wurzelspitze, einschließlich

jener der Streckungszone, sind entsprechend ihres Alters und ihrer Lage sehr verschieden. Man beschränkte sich daher auf die Darstellung von Teilbereichen, so vor allem auf das Bildungsgewebe in der äußersten Spitze des Wurzelkörpers und im inneren Teil der Wurzelhaube. In diesen Bereichen sind die Gewebe in Folge des geringen Wassergehaltes der Zellen zudem leichter zu schneiden. Zunächst fand man Stärkekörner im Mittelteil der Wurzelhaube. In deren Verlagerung glaubte man die Ursache der Reizung als ersten Vorgang der Krümmung gefunden zu haben. Nachdem viele Arten, so alle Vertreter der großen Familie der Körbchenblütler (Asteraceae) keine Stärkekörner, sondern als Reservestoff das Kohlehydrat Inulin haben und sich trotzdem hinsichtlich des Geotropismus völlig gleich wie Arten mit Stärkekörnern verhalten, suchte man nach weiteren Stoffen. Man fand u. a. die Verlagerung von Organellen wie von Dictyosomen, von Zuckern, Mineralstoffen und besonders von Wachstumsregulatoren wie Wuchs- und Hemmstoffen. In allen Fällen war es aber nicht möglich, durch diese Verlagerungen das verschiedene Verhalten von Spross und Wurzel zu erklären. Besonders eingehend erläuterte dies SCHUMACHER (1967) für die Verlagerung von Wachstumsregulatoren wie Indoleessigsäure. Auch lässt sich damit nicht begründen, dass das Abwärtswachsen der Wurzeln von Temperaturschwankungen gefördert wird bzw. von diesen abhängig ist, denn bei konstanter Temperatur wachsen die Wurzeln in der Regel horizontal und bei geringen Temperaturschwankungen ist auch das Abwärtswachstum der Wurzeln gering. So dringen die Wurzeln von Pflanzen gleicher Arten wie beispielsweise der Acker-Distel (*Cirsium arvense*), in kontinentalen Gebieten mit größeren Temperaturschwankungen wie im Kärntner Becken über 280 cm in den Boden ein, während sie in seenahen Gebieten wie in Teilen Hollands nur Tiefen von wenig über 45 cm erreichen (KUTSCHERA 1960, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992). Die Verlagerung der angeführten Stoffe steht außerdem, wie mehrere Untersuchungen darlegen, in Verbindung mit dem Wasserangebot und damit auch mit der Wasserdampfbewegung (KUTSCHERA-MITTER 1983). Ihre Beeinflussung der Wachstumsvorgänge ist daher im Zusammenhang mit den übrigen für das Wachstum nötigen Vorgängen zu betrachten, zumal ihre Verlagerung nach der Zeitfolge nicht als erste Ursache der Krümmung anzusehen ist. Denn am raschesten erfolgt unter dem Einfluss der Schwerkraft die Wasserdampfbewegung.

Als eines der wenigen Bilder eines zusammenhängenden Schnittes durch die Wurzelspitze von der Spitze der Haube bis in den mittleren Bereich der Streckungszone dürfte jenes vom Wiesen-Kümmel (*Carum carvi*) anzusehen sein (KUTSCHERA-MITTER 1976). Hergestellt wurde der Schnitt und das Foto von Dr. Monika Sobotik unter Mitar-

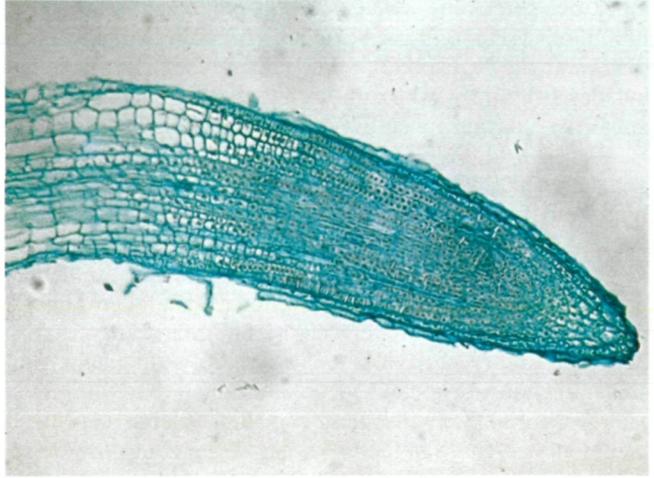


Abb. 5:
Wiesen-Kümmel (*Carum carvi*),
Längsschnitt durch die Wurzelspitze.
Aus: KUTSCHERA-MITTER (1976).
Foto: M. Sobotik.

beit von Frau Berta Huber (Abb. 5). Es zeigt die ungekrümmte Spitze und den Beginn der Krümmung mit Beginn der Streckung der Zellen der Wurzelhaut, Rhizodermis. An der Oberseite der Wurzel endet die Bedeckung des Wurzelkörpers durch die Haube früher als an der Unterseite. Außerdem ist die Wurzelhaube im gleichen Bereich an der Oberseite nur einschichtig, an der Unterseite zweischichtig. Hervorzuheben ist noch, dass die Streckung der Zellen des Rindenparenchyms früher als die Streckung der Zellen der Rhizodermis erfolgt. Der Grund liegt darin, dass das im Bereich der Streckungszone von außen eindringende Wasser nicht nur gegen die Mitte der Wurzel und basalwärts, sondern auch spitzwärts geleitet wird.

Inzwischen gelang ein ähnlicher Schnitt wie durch die Wurzelspitze von *Carum carvi* durch jene von *Zea mays*. Hergestellt wurde er von Dr. Günter Wondrak und aufgenommen von Dr. Monika Sobotik (Abb. 6). Die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite sind ähnlich wie bei *Carum carvi*. Bei *Zea mays* übernimmt jedoch den seitlichen Schutz des Wurzelkörpers weitgehend der von der Haube gebildete Schleim. Denn Gräser bilden im Gegensatz zu den dikotylen Arten keine Haubenflanken (siehe Abb. 6). Quer- und Längsschnitte im Bereich der Krümmung der Wurzel von *Zea mays* zeigen außerdem die in längsaxialer Richtung stärker gestreckten und radiär kleineren Zellen im Vergleich zu jenen der Unterseite (KUTSCHERA-MITTER 1971). Auf diese Unterschiede verweisen auch MIYAMOTO et al. (2001) anhand von Untersuchungen an Wurzeln der Saat-Erbse (*Pisum sativum*). Ihre Beschreibungen ergänzen sie durch Angaben der hydraulischen Leitfähigkeit und der Zunahme des Volumens von Rindenzellen. Unter den beschriebenen Versuchsbedingungen findet sich in der Streckungszone bei beiden Größen ein Verhältnis von 1:7 zwischen jener Wurzelseite mit größerer

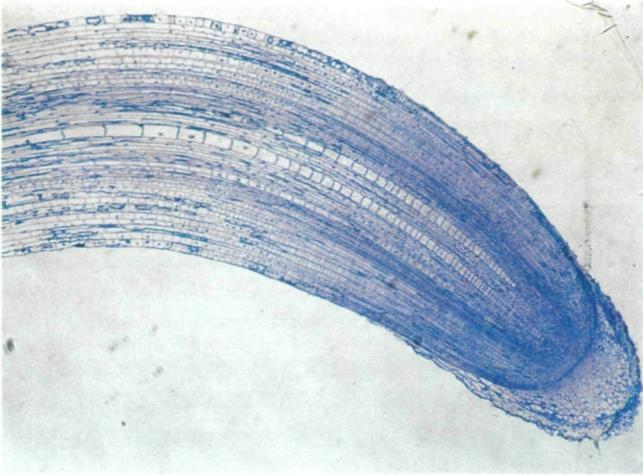


Abb. 6:
Mais (*Zea mays*). Längsschnitt durch
die Wurzelspitze. Foto: M. Sobotik.

und jener mit geringerer Verfügbarkeit von Wasser zugeführt von außen.

Weitere Beispiele für dieses Geschehen und die nähere Erklärung der Zusammenhänge zwischen Wasserverlust und Dehnbarkeit der Zellwände folgen in der nächstjährigen Ausgabe der *Carinthia II* als Fortsetzung dieser Arbeit. Außerdem werden darin die Zusammenhänge zwischen dem Richtungswachstum der Wurzel und der Standortwahl der Arten näher beschrieben.

Literatur:

- DUHAMEL DE MONCEAU, H. L. (1758): Sur la direction des tiges et des racines et sur la nutation des différentes parties des plantes. – In: La physiologie des arbres. Tome II, Livre IV, Chap. VI, Paris, S. 137–176.
- GUTTENBERG, H. VON (1968): Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. – Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 472 S.
- HACCIUS, B. & W. TROLL (1961): Über die sogenannten Wurzelhaare an den Keimpflanzen von *Drosera*- und *Cuscuta*-Arten. *Beitr. Biol. Pflanz.* 36:130–157.
- KUTSCHERA, L. (1960): Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. – DLG, Frankfurt/Main, 574 S.
- KUTSCHERA-MITTER, L. (1971): Über das geotrope Wachstum der Wurzel. – *Beitr. Biol. Pfl.* 47: 371–436.
- KUTSCHERA-MITTER, L. (1972): Erklärung des geotropen Wachstums aus Standort und Bau der Pflanzen. – *Land- u. Forstw. Forschung in Österreich* 5: 35–89.
- KUTSCHERA-MITTER, L. (1976): Positiver Geotropismus der Wurzel durch Asymmetrie der Haube. – *Beitr. Biol. Pfl.* 52: 57–81.
- KUTSCHERA-MITTER, L. (1983): Wurzel-Tropismen als Funktion der Wasserabgabe und -aufnahme, die „Wassertheorie“. – In: BÖHM, W., L. KUTSCHERA & E. LICHTENEGGER (Hrsg.): *Wurzelökologie und ihre Nutzenwendung*: S. 301–322. BVA Gumpenstein, Irdning.
- KUTSCHERA, L. & E. LICHTENEGGER (1992): *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. II: Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida). Teil 1: Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft.* G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York, 851 S.

- LARSEN, P. (1962): Geotropism. An introduction. – In: RUHLAND, W. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie. XVII/2: 34–73. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- MIYAMOTO, N., T. OOKAWA, H. TAKAHASHI & T. HIRASAWA (2001): Cell hydraulic properties in hydrotropically bending roots of pea (*Pisum sativum* L.). – In: The 6th Symposium of the International Society of Root Research. Nagoya, S. 40–41.
- OBROUCHEVA, N. V. & O. V. ANITPOVA (1989): Seed hydration as a trigger of cell elongation in bean hypocotyls and radicle. – In: LOUGHMAN, B. C., O. GAŠPARIKOVA & J. KOLEK (Hrsg.): Structural and functional aspects of transports in roots. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, S. 41–47.
- SCHUMACHER, W. (1967): Der Stofftransport zwischen parenchymatischen Zellen (Nahtransport). – In: RUHLAND, W. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie. XIII: 3–19. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- URSPRUNG, A. & G. BLUM (1924): Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. – Jb. wiss. Bot. 63: 1–110.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dipl.-Ing.
Dr. Lore Kutschera
Univ.-Prof. Dipl.-Ing.
Dr. Erwin Lichtenegger
Dr. Monika Sobotik
Dieter Haas
Dr. Günter Wondrak
Pflanzensoziologisches Institut
Kempfstraße 12
A-9020 Klagenfurt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carinthia II](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [193_113](#)

Autor(en)/Author(s): Kutschera-Mitter Lore (Eleonore), Lichtenegger Erwin, Haas Dieter, Sobotik Monika, Wondrak Günter

Artikel/Article: [Der Geotropismus von Spross und Wurzel und die Standortwahl der Arten. 173-180](#)