



LUND UNIVERSITY

Sinnesorganet i växtrotens spets

Björn, Lars Olof

Published in:
Svensk Botanisk Tidskrift

2018

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):
Björn, L. O. (2018). Sinnesorganet i växtrotens spets. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 112(1), 50–56.

Total number of authors:
1

General rights

Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: <https://creativecommons.org/licenses/>

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

LUND UNIVERSITY

PO Box 117
221 00 Lund
+46 46-222 00 00

Var det någon som trodde att växterna var mer primitiva än djuren? Växternas rötter har såväl tyngdkraftssinne, ljussinne, vattensinne, känselsinne som smaksinne!

Sinnesorganet i växtrotens spets

LARS OLOF BJÖRN

Vi uppskattar blomsterprakten i trädgårdar och naturen, men det växtliv som finns under jord och som vi inte ser kan också vara fascinerande när vi får veta lite mer om det. Visst kan vi vara noga med att få med så mycket rötter som möjligt när vi ska plantera om vår älsklingsväxt eller bli av med ett ogräs, men inte tycker vi att rötterna är vackra precis.

Det kan finnas mer under marken än vi tror. Pavlychenko (1937) mätte rötterna på olika slags växter odlade under olika förhållanden. Exempelvis fann han att en åttio dagar gammal rågplanta som odlades tre meter från närmaste grannar hade en total rotlängd på 79 kilometer, när han räknade ihop huvudrötter och deras första förgreningar. Rötter av vete och flyghavre hade i stort sett samma dimensioner. Dittmer (1937) gjorde ett liknande experiment, men lät sin rågplanta växa i 120 dagar, och mätte

FIGUR 1. Rötter som trängt in i ett lavarör i Kaumana Cave, Hawaii. Denna typ av grotta uppstår när rinnande lava träffar på ett tillfälligt stopp och stelnar på ytan medan den underliggande lavan rinner vidare. Växtrötter är den viktigaste näringen för djuren som lever i sådana grottor (se Culver och Pipan 2014). Bilden har ställts till förfogande av Dr Tanja Pipan, Institut za raziskovanje krasa, Slovenien.



också andra och tredje ordningens rotförgreningar, och fick den totala rotlängden till 618 km. Till detta kom längden av alla små rothår som han uppskattade till sammanlagt 10 600 km, gott och väl avståndet mellan ekvatorn och nordpolen. Ingen har senare vare sig bekräftat eller motsagt detta.

Men nästan lika överraskande är hur djupt växrötter kan tränga ned i jorden. Rekordet, såvitt känt, är 68 meter för ett träd i Kalahari, *Boscia albitrunca*, högst tio meter högt, tillhörande familjen kaprisväxter (Jennings 1974, sid. 797). I detta fall var det borrhålet för en djup brunn som avslöjade hur långt rötterna hade nått. Men man kan också ofta se växrötter hänga ned från taket i grottor till vilka de har trängt ned från markytan (figur 1).

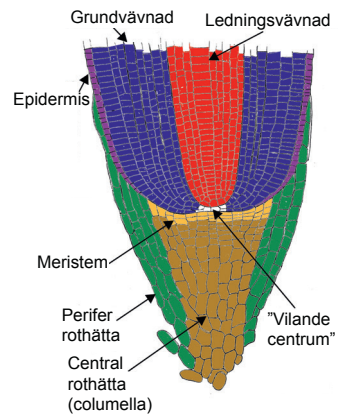
Nog kan rotlängden vara imponerande. Men det är inte de stora dimensionerna det ska handla om här, utan om de yttersta millimeterna av en rotspets. Ja, framför allt om yttersta tiondels millimetern, den så kallade rothättan och dess närmaste grann-celler (figur 2). Denna lilla "luva" inte bara skyddar de innanför liggande, särskilt ömtåliga stamcellerna i det så kallade meristemet. Den producerar också ett smörjmedel som underlättar för roten att tränga fram genom jorden. Och inte minst viktig är den som säte för flera olika sinnen som gör att roten kan leta sig genom jorden på bästa sätt för att kunna förse växten med vatten och näringsämnen.

Det verkar förstås konstigt att tala om stamceller i en rot. Ordledet "stam" har alltså inte här med växtens stam att göra. Man kan i stället associera det med "härstamma", för det är från stamcellerna som alla andra celler i växten (liksom i oss) härstammar. Genom att de delar sig och genom att avkomlingarna utvecklas på olika sätt så bildas alla övriga celler i växten.

Stamcellerna ligger alltså mellan rothättan och resten av roten. Från dem växer det åt båda hållen, men rothättans celler är inte beständiga. De släpps efterhand loss med en mekanism som liknar den genom vilken träden faller sina löv om hösten. De avsondrar slem och fungerar som smörjmedel som underlättar rotens framträngande genom jorden och äts så småningom upp av mikroorganismer. Men rothättan är också ett mångfunktionellt sinnesorgan.

Tyngdkraftssinne

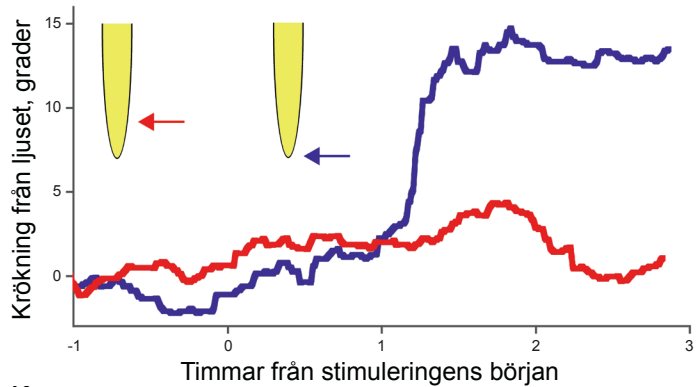
En växt kan inte som vi och de övriga djuren röra sig fritt och söka upp de ställen som ger de bästa livsbetingelserna. Men den har ändå förmåga att leta reda på det som är bra för den och undvika det som är dåligt. Och mycket av förmågan att göra detta sitter just i rotspetsen. Samtidigt som den är ett sinnesorgan så är den ratten som styr åt rätt håll.



FIGUR 2. Rotspets av råg. Rothättan längst ut i rotspetsen består av tre delar: En central del (kallad columella, brunfärgad på bilden) med en tillväxtzon (meristem, med stamceller som delar sig, gul) och en yttre del (grön). Vävnad bakåt i roten bildas av stamceller som ständigt delar sig i ett "hudlager" (epidermis, violett), ledningsvävnad (med två delar, xylem och floem, röd) och en grundvävnad (cortex, blå). Mitt emellan alla celler som ständigt delar sig ligger några få celler som ett "vilande centrum", i vilket det inte sker några celledelningar.

En kort film som visar hur tillväxten av en rot går till visas på följande internetlänk (von Wangenheim m.fl. 2017): <https://doi.org/10.7554/eLife.26792.019>

FIGUR 3. Ett experiment som visar att det är själva rotspetsen som känner av ljus och ger en majsrot förmåga att växa bort från det. De inflikade bilderna visar var rötterna belysts; pilarnas färg motsvarar kurvornas (ljusets färg var densamma i båda fallen). Kurvorna visar hur rotens riktning vrids bort från ljuset efter olika tider. Baserat på data av Mullen m.fl. (2002).



Först och främst måste roten veta vad som är upp och ned, och denna förmåga till så kallad gravitropism är det rotsinne som man förstår sig på bäst. Det är rothättans centrala del, columellan, som känner av jordens dragningskraft och dirigerar riktningen av rotens tillväxt i förhållande till denna. Den utgör alltså ett mycket viktigt sinnesorgan. I de flesta fall innehåller columellacellerna stärkelsehaltiga plastider (rotens motsvarighet till bladens kloroplaster) som lägger sig på cellernas undersida och påverkar strömmen av tillväxthormon, som i sin tur påverkar cellernas tillväxt längre bak i roten, så att den växer i rätt riktning. Alla växter har inte stärkelse i sina plastider. Det allra ursprungligaste "lodet" tycks vara bariumsulfat, som landväxternas föregångare kransalgerna använder sig av.

Ljussinne

Men rothättan har även andra sinnen. En del rötter, bland annat hos korsblommiga växter och gräs, har förmåga att söka sig från ljuset. Det är blått ljus som fångas upp av rothättan som åstadkommer detta (figur 3; Mullen m.fl. 2002). Alla växters rötter har dock inte denna förmåga.

Det är ju begripligt att en del rötter har förmåga att undvika ljus. Ibland kan ju ett frö gro på ett brant ställe där det inte räcker för roten att bara kunna växa rakt nedåt. Men det är mycket som är mystiskt med rötternas ljussinne. Man kan ibland, utom tendensen att undvika blått ljus, påvisa en tendens hos rötter att söka sig mot rött ljus (Ruppel m.fl. 2001, Kiss m.fl. 2003), eller för rött ljus att motverka verkan av blått ljus (Sindelar m.fl. 2014), och vad det ska vara bra för är svårt att förstå. Rothättan innehåller det blå proteinet fytochrom, som förmedlar verkan av rött ljus. Blåljuseffekten förmedlas av det gula proteinet fototropin 1 (Sakamoto & Briggs 2002, Wan m.fl. 2012). Hos vissa sorter av majs

söker sig rötterna nedåt, det vill säga är positivt gravitropiska, endast om de utsätts för ljus, och denna effekt förmedlas också av fytokrom (Suzuki och Fujii 1978, Shen-Miller 1978, Suzuki m.fl. 1981, Feldman och Briggs 1987, Kelly och Leopold 1992).

Vattensinne

Ett annat viktigt sinne lokaliserat till rotspetsen är törstsinnet, förmågan att känna av var det finns vatten och växa åt det hållet (hydrotropism). På något sätt tycks hormonet abskisinsyra vara inblandat i denna förmåga. Mutanter som på annat sätt visar nedsatt förmåga att reagera på abskisinsyra har också nedsatt hydrotropism (Takahashi m.fl. 2002). Abskisinsyra minskar också känsligheten för tyngdkraften, så att hydrotropismen blir det som styr rotttillväxten när vattnet börjar tryta. Denna minskning av känsligheten för tyngdkraft tycks bero på att rothättans stärkelsekorn bryts ned när roten blir hydrotropiskt stimulerad. Genom en kombination av studier av geners aktivitet (Kobayashi m.fl. 2007, Moriwaki m.fl. 2013) och selektiv stimulering av olika delar av roten har man kommit fram till att det är rothättan som utgör sinnesorganet också för hydrotropismen.

Man kan få rötter som växer i luft att reagera hydrotropiskt helt enkelt genom att hålla en fuktig svamp nära deras ena sida utan att beröra dem. De kröker sig då mot svampen. Men för att lokalisera exakt var de är känsliga använder man en annan metod (Takano m.fl. 1995). Man fäster små tärningar (ca 1 mm × 1 mm) av vattenhaltig agar på roten. Man får olika vattentillgänglighet i tärningarna genom att ha olika koncentrationer av sorbitol löst i vattnet i agarn. Sorbitol har ingen kemisk verkan på rötterna. Man kan använda mutanter som saknar gravitropism för att stimulera rötterna enbart hydrotropiskt (figur 4).

Det räcker att agarbitarna sitter på i 15 minuter för att rötterna ska fortsätta att växa i en ny riktning under minst 8 timmar (Stinemetz m.fl. 1996).

För att roten ska reagera hydrotropiskt fordras att den inte lider brist på kalcium. Grundämnet lantan (i form av jonen La^{3+}), som blockerar kalciumjontransport över cellmembraner hämmar också hydrotropismen (Takano m.fl. 1997).

Växter kan också känna av när deras grannar får brist på vatten, åtminstone om det rör sig om släktingar. Figur 5 illustrerar ett experiment som visar detta. I försöket användes tre ärtplanter av samma sort fördelade på fyra krukor. Kruka A, i vilken en växt ("Behandlad" i bilderna) hade en del av sina rötter, utsattes genom ett speciellt förfarande för plötslig vattenbrist vid tiden noll. "Behandlad växt" hade rötter också i kruka B, som inte utsattes för vattenbrist, och där hade plantan "Primär mottagare" också en del av sina rötter. "Primär mottagare" hade rötter



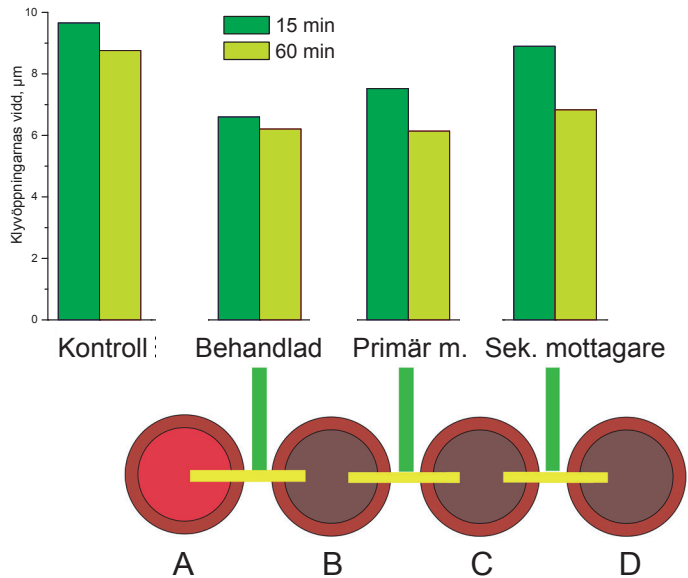
FIGUR 4. Experiment med en mutant av ärt som är okänslig för tyngdkraften. Små bitar av vattenhaltig agar fästes på roten 8 timmar innan bilden togs. För tydlighets skull är agarbitarna här markerade med rött. Enbart agarbiten t.h. på den högra roten innehåller sorbitol, som minskar tillgängligheten av vatten. Baserat på foto av Takano m.fl. (1995).

FIGUR 5. Kruka A längst till vänster utsattes för plötslig uttorkning. Den ärtplanta som kallas "Behandlad" står med rötterna (markerade med gult) i både kruka A och kruka B. Krukorna B, C och D har alla normal vattentillgång.

Klyvöppningarnas vidd i de ovanjordiska delarna av växterna (markerade med grönt) 15 respektive 60 minuter efter det att kruka A utsattes för vattenbrist visas i det övre diagrammet. Längst till vänster också motsvarande för en kontrolluppställning som inte utsattes för vattenbrist.

Man ser att den växt som har rötter i den uttorkade krukorna har minskat sin klyvöppningsvidd (och därmed sin vattenförbrukning) redan efter 15 minuter. Den primära mottagaren och så småningom också den sekundära mottagaren av signalen från den behandlade växten följer efter, utan att själva ha varit utsatta för vattenbrist. De har planerat med framförhållning.

Baserat på mätningar av Falik m.fl. (2012).



också i kruka C, där plantan "Sekundär mottagare" växte. Man mätte klyvöppningsvidden 15 och 60 minuter efter att kruka A torkats ut, och resultaten visas överst i figur 6. Uppenbarligen har någon signal uppfångats av mottagarna. Förmodligen är abscisinsyra på något sätt inblandad i denna signalering.

Känselsinne

Roten har också ett känselsinne, som gör att den kan leta sig fram mellan kornen i jorden och hitta den lättframkomligaste vägen (figur 6). Man har kommit underfund med att känselreceptorerna består av "kanalproteiner" i cellens membran, närmare bestämt proteiner som släpper igenom kalciumjoner in i cellernas cytoplasma. De öppnas när cellerna sträcks ut mekaniskt.

Där roten böjer sig frisätts kalciumjoner och reaktiva syreformer (ROS, i första hand superoxid-anjon, O_2^- , som i sin tur bildar väteperoxid, H_2O_2). Det är inte klart om detta beror på den mekaniska spänning som uppstår där eller om frisättningen har sitt ursprung i processer i rotmössan när den får kontakt med ett hinder. Det verkar som om ROS och kalciumjoner samverkar i signalöverföringen på ett sätt som påminner om hur natrium-

FIGUR 6. En rot av backtrav som växer i genomskinlig gel och hindras i sin nedåtriktade växt av en glasskiva. När rotspetsen känner av skivan kopplas geotropismen bort, och det bildas en krök längre upp i roten, så att roten kan växa vågrätt tills den kommit runt hindret. Bilderna visar antal minuter efter rotspetsens kontakt med glasskivan.

Teckningarna baserade på Fasano m.fl. (2002).



och kaliumjoner samverkar i signalöverföringen i våra nerver (figur 7). Möjligen startar ROS- Ca^{2+} -vägen i rotmössan, såsom den uppenbarligen gör för nästa sinne, smaksinnet.

Smaksinne

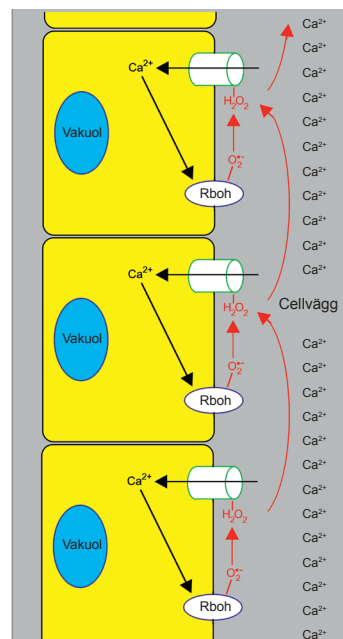
Roten reagerar också på olika kemiska ämnen i jorden. Man kan säga att den har ett slags smaksinne. Evans m.fl. (2016) observerade en våg av ROS och cytosoliska kalciumjoner fortplanta sig uppför roten när de utsatte den yttersta rotspetsen för en lösning av natriumklorid. Roten kan också ”smaka av” jordens innehåll av olika näringsämnen och anpassa sig därefter.

Mest har det forskats över ”fosfatsmak” och ”nitratsmak”. Smaksinnet för fosfat sträcker sig ända ut i rotmössan, som också är viktig för upptagning av fosfat ur jorden (Kanno m.fl. 2016). Det viktigaste stället för upptagning av nitrat tycks däremot vara övergångszonen mellan det område som har mest nybildning av celler genom celledelningar och sträckningszonen, den del längre bort från rotspetsen där cellerna växer på längden (Trevisan m.fl. 2015). Hormoner bestående av peptider med 15 aminosyreenheter avges av roten och rapporterar till den ovanjordiska delen av växten om nitratillgången är otillräcklig (Tabata m.fl. 2014), och den ovanjordiska delen sänder ut andra peptidmeddelanden till samtliga rötter att de får anstränga sig mer (Ohkubo m.fl. 2017). Det leder till att nitratbindande proteiner får en fosfatgrupp på sig, vilket gör att de kan fånga in fosfat från en mer utspädd lösning. Det bildas också fler sådana nitratbindande proteinmolekyler. Slutligen kan också bildningen av sidorötter påverkas för att förbättra upptagningen av det som det råder brist på.

Men det mest överraskande och imponerande med rotens smaksinne är att det för en del växtarter verkar möjligt att plantor kan känna skillnad mellan en släkting och en obesläktad konkurrent. Mot släktingar visar de viss återhållsamhet, medan de – när de upptäcker obesläktade konkurrenter – försöker att erövra så mycket som möjligt av jordens resurser för sig själva. Principen har demonstrerats av Dudley & File (2008) med amerikansk marviol *Cakile edentula* och av Marler (2013) med kottpalmer.

Biedrzycki m.fl. (2010) – som studerade olika genotyper av backtrav – och Semchenko m.fl. (2014) – som studerade tuvåtäl och gökblomster – fann att det är genom rötternas exudat (avsöndring) som en växt kan identifiera en annan och avgöra om den är en anförvant eller en främling. Chen m.fl. (2012) gör en omfattande jämförelse mellan olika arters reaktioner. **SBT**

- Tack till Tanja Pipan och Alenka Gabersčik för deras hjälp.



FIGUR 7. Schematisk bild över signalöverföringen i en växtrot. Rboh är ett enzym som bildar superoxidjoner genom att oxidera ett av cellens vanliga reduktionsmedel, NADPH. Det aktiveras av kalciumjoner som släpps in i cytosolen (vätskan innanför cellmembranen, gul) genom jonkanaler (gröna).

I detta fall kommer jonerna in i cytosolen från cellväggen, men kalciumjoner lagras också i inre förråd som vakuoler (cellsaftrum) och mitokondrier, och kan släppas ut därifrån vid andra typer av signalering.

Superoxidjonerna bildar i sin tur väteperoxid i cellväggen (grå), som öppnar jonkanalerna. En del väteperoxid diffunderar över till en granncell så att processen kommer igång där också.

Förenklat efter Dietz m.fl. (2016). Ett liknande men mer komplicerat schema har publicerats av Gilroy m.fl. (2016).

Citerad litteratur

- Biedrzycki, M. L. m.fl. 2010: Root exudates mediate kin recognition in plants. *Comm. Integrative Biol.* 3: 28–35.
- Chen, B. J. W. m.fl. 2012: Detect thy neighbor: Identity recognition at the root level in plants. *Plant Sci.* 195: 157–167.
- Culver, D. C. & Pipan, T. 2014: Lava tubes. *Hos: Culver, D. C. & Pipan, T. (red.), Shallow subterranean habitats: Ecology, evolution, and conservation.* Oxford Scholarship Online. Chapter 8.
- Dietz, K. J. m.fl. 2016: Recent progress in understanding the role of reactive oxygen species in plant cell signaling. *Plant Physiol.* 171: 1535–1538.
- Dittmer, H. J. 1937: A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *Am. J. Bot.* 24: 417–420.
- Dudley, S. A. & File, A. L. 2007: Kin recognition in an annual plant. *Biol. Lett.* 3: 435–438.
- Evans, M. J. m.fl. 2016: A ROS-assisted calcium wave dependent on the AtRBOHD NADPH oxidase and TPC1 cation channel propagates the systemic response to salt stress. *Plant Physiol.* 171:1771–1784.
- Falik, O. m.fl. 2012: Plant responsiveness to root–root communication of stress cues. *Ann. Bot.* 110: 271–280.
- Fasano, J. M. m.fl. 2002: Ionic signaling in plant responses to gravity and touch. *J. Plant Growth Regul.* 21: 71–88.
- Feldman, L. J. & Briggs, W. R. 1987: Light-regulated gravitropism in seedling roots of maize. *Plant Physiol.* 83: 241–243.
- Gilroy, S. m.fl. 2016: ROS, calcium, and electric signals: Key mediators of rapid systemic signaling in plants. *Plant Physiol.* 171: 1606–1615.
- Jennings, C. M. H. 1974: *The hydrology of Botswana*. Thesis, Dept of Geology, Univ. of Natal.
- Kanno, S. m.fl. 2016: A novel role for the root cap in phosphate uptake and homeostasis. *eLife* 5:e14577.
- Kelly, M. O. & Leopold, A. C. 1992: Light regulation of the growth response in corn root gravitropism. *Plant Physiol.* 98: 835–839.
- Kiss, J. Z. m.fl. 2003: Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. *Plant Physiol* 131: 1–7.
- Kobayashi, A. m.fl. 2007: A gene essential for hydrotropism in roots, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 4724–4729.
- Marler, T. E. 2013: Kin recognition alters root and whole plant growth of split-root *Cycas edentata* seedlings. *HortScience* 48: 1266–1269.
- Moriwaki, T. m.fl. 2013: Molecular mechanisms of hydrotropism in seedling roots of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 100: 25–34.
- Mullen, J. L. m.fl. 2002: Root phototropic responses in maize. *Plant Cell Environ.* 25: 1191–1196.
- Ohkubo, Y. m.fl. 2017: Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition. *Nature Plants* 3, 17029 (2017).
- Pavlychenko, T. K. 1937: Quantitative study of the entire root systems of weed and crop plant under field conditions. *Ecology* 18: 62–79.
- Ruppel, N. J. m.fl. 2001: Red-light-induced positive phototropism in *Arabidopsis* roots. *Planta* 212: 424–430.
- Sakamoto, K. & Briggs, W. R. 2002: Cellular and subcellular localization of phototropin 1. *Plant Cell* 14: 1723–1735.
- Semchenko, M. m.fl. 2014: Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytol.* 204: 631–637.
- Shen-Miller, J. 1978: Spectral response of corn (*Zea mays*) in root geotropism. *Plant Cell Physiol* 19: 445–452
- Sindelar, T. J. m.fl. 2014: Red light effects on blue light-based phototropism of *Arabidopsis thaliana*. *Int. J. Plant Sci.* 175: 731–740.
- Stinemetz, C. m.fl. 1996: Characterization of hydrotropism: the timing of perception and signal movement from the root cap in the agravitropic pea mutant *Ageotropum*. *Plant Cell Physiol.* 37: 800–805.
- Suzuki, T. & Fujii, T. 1978: Spectral dependence of the light-induced geotropic response in *Zea* roots. *Planta* 142: 275–279.
- Suzuki, T. m.fl. 1981: Function of light in the light-induced geotropic response in *Zea* roots. *Plant Physiol.* 67: 225–228.
- Tabata, R. m.fl. 2014: Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. *Science* 346: 343–346.
- Takahashi, N. m.fl. 2002: Hydrotropism in abscisic acid, wavy, and gravitropic mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 216: 203–211.
- Takano, M. m.fl. 1995: Hydrotropism in roots: sensing of a gradient in water potential by the root cap. *Planta* 197: 410–413.
- Takano, M. m.fl. 1997: Calcium requirement for the induction of hydrotropism and enhancement of calcium-induced curvature by water stress in primary roots of pea, *Pisum sativum* L. *Plant Cell Physiol.* 38: 385–391.
- Trevisan, S. m.fl. 2015: Nitrate sensing by the maize root apex transition zone: a merged transcriptomic and proteomic survey. *J. Exp. Bot.* 66: 3699–3715.
- Wan, Y. m.fl. 2012: The signal transducer NPH3 integrates the Phototropin photosensor with PIN2-based polar auxin transport in *Arabidopsis* root phototropism. *Plant Cell* 24: 551–565.
- Wangenheim, D. von m.fl. 2017: Live tracking of moving samples in confocal microscopy for vertically grown plant roots. *eLife* 2017;6:e26792.

Björn, L. O. 2018: Sinnesorganet i växtrotens spets. [The plant root has many faculties.] *Svensk Bot. Tidskr.* 112: 50–56.

A popular overview of recent research into the various sensory organs of the plant root is given.

Lars Olof Björn är professor emeritus i växtfysiologi. Han har framför allt studerat olika effekter av ljus och ultraviolett strålning på växter och andra organismer.

Adress: Biologiska institutionen, Lunds universitet, Sölveg. 35 B, 223 62 Lund
E-post: lars_olof.bjorn@biol.lu.se

