

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 42 (1933)  
**Heft:** 1  
  
**Artikel:** Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Gräser  
**Autor:** Kauter, Alfred  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-28391>

### **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:** 23.02.2026

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

# Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Gräser.

Von *Alfred Kauter*.

(Aus dem Laboratorium für Pflanzenbau der Abteilung Landwirtschaft  
der Eidg. Technischen Hochschule, Zürich.)

Eingegangen am 3. Januar 1933.

Inhalt.	Seite
I. Allgemeines . . . . .	38
A. Einleitung . . . . .	38
B. Zur Methodik der Wurzeluntersuchungen . . . . .	40
II. Einführung in die Untersuchungsfragen . . . . .	43
III. Das Wachstum der Wurzeln im Winter . . . . .	46
A. Allgemeines . . . . .	46
B. Versuchsanordnung . . . . .	48
C. Ergebnisse der Untersuchung . . . . .	49
D. Besprechung der Ergebnisse . . . . .	52
E. Zusammenfassung I . . . . .	54
IV. Das Wachstum der Wurzeln von frühen und späten Arten . . . . .	54
A. Allgemeines . . . . .	54
B. Versuchsanordnung und Versuchsergebnisse . . . . .	55
1. Untersuchungen an Keimlingswurzeln . . . . .	55
2. Untersuchungen an Pflanzen aus Freilandkulturen . . . . .	59
C. Besprechung der Ergebnisse . . . . .	71
D. Zusammenfassung II . . . . .	73
V. Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Bewurzelung und den Ertrag an oberirdischen Teilen . . . . .	74
A. Allgemeines . . . . .	74
B. Versuchsanordnung . . . . .	77
C. Ergebnisse der Untersuchungen . . . . .	78
D. Besprechung der Ergebnisse . . . . .	81
E. Zusammenfassung III . . . . .	89
VI. Einfluss der Bodentemperatur auf die Bewurzelung und den Ertrag an oberirdischen Teilen . . . . .	90
A. Allgemeines . . . . .	90
B. Versuchsanordnung und Versuchsanlage . . . . .	91
C. Ergebnisse der Untersuchungen . . . . .	92
D. Besprechung der Ergebnisse . . . . .	96
E. Zusammenfassung IV . . . . .	99
VII. Die Morphologie der Wurzeln der verschiedenen Arten . . . . .	100
Literatur . . . . .	101
Tafeln 1—8.	



## I. Allgemeines.

### A. Einleitung.

Die Wurzeln der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen bilden in zahlreichen Arbeiten und Veröffentlichungen Gegenstand eingehender Untersuchungen. Versucht man diese nach ihrer Problemstellung zu scheiden, so ergeben sich zwei Forschungsrichtungen :

1. Die rein botanische Richtung, die zur Hauptsache Ergebnisse aus Laboratoriumsuntersuchungen darstellt und dem Ausbau der botanisch-wissenschaftlichen Grundlagen dient, und

2. die Richtung der angewandten Botanik, deren Aufgabe darin besteht, auf den Fundamenten der wissenschaftlichen Botanik aufzubauen und ihre Erkenntnisse in den Grenzgebieten nutzbringend anzuwenden.

Damit sind auch die Probleme der zweiten Richtung in grossen Zügen umschrieben. In ihr Arbeitsgebiet fallen Fragen von spezifischer Natur : Sie beschäftigt sich mit der Untersuchung von Spezialfällen, mit Problemen, die nicht nur rein theoretisches Interesse haben, sondern auch *mit der Praxis in engem Zusammenhange stehen*. Man forscht nach Beziehungen zwischen Bodenart, Bodenfeuchtigkeit, Nährstoffverhältnissen und Temperatur einerseits und der Wurzel Ausbildung andererseits, man ermittelt die Gesetzmässigkeit im Aufbau der Wurzelsysteme im Hinblick auf spezielle Kulturmassnahmen, man macht Ausgrabungen, um den Tiefgang der verschiedenen Wurzelsysteme zu messen, man studiert den Einfluss des Bodenvolumens, der Bodenbearbeitung und des Grundwasserstandes auf die Bewurzelung, man ermittelt die Einwirkungen einer verschiedenen Nutzungsweise auf die Wurzelverteilung und den Wurzelertrag u. a. m.

Dass in der Mannigfaltigkeit dieser Probleme und auch zufolge der Anwendung verschiedener Methoden übereinstimmende Resultate erzielt werden, ist kaum zu erwarten. Es soll die Aufgabe der nachfolgenden Ausführungen sein, einen kurzen Ueberblick über ältere und neuere Arbeiten zu geben, die sich mit der Wurzelforschung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen befassen. Ihr Zweck ist lediglich orientierend, auf eine kritische Betrachtung soll in diesem Zusammenhange verzichtet werden.

Es liegt in der Natur der Wurzelsysteme begründet, dass zunächst Pflanzen mit Pfahlwurzeln als Untersuchungsobjekte herangezogen worden sind. Das Studium der Dikotyledonenwurzeln bietet insofern weniger Schwierigkeiten, als die Freilegung einer Pfahlwurzel verhältnismässig mühelos zu erreichen ist. Schwieriger hingegen gestaltet sich diese Arbeit für die Adventivwurzeln der Monokotyledonen, die von feinerer und oft sehr zarter Natur sind.

Unter den ältern Arbeiten, die in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts fallen, sind neben denjenigen von N o b b e (1863—1865), H a b e r l a n d t (1879), H e l l r i e g e l (1883), O r t h (1892) u. a. in erster Linie die Veröffentlichungen von H. T h i e l (1875) und C. K r a u s (1892, 1894, 1895, 1896) als systematische Arbeiten auf dem Gebiete der Wurzelforschung zu bezeichnen. Thiel gab als Abschluss seiner Arbeiten im Jahre 1875 eine Sammlung von Wurzelbildern heraus, die mit der textlichen Bearbeitung von M ü l l e r - T h u r g a u (1875) den Anstoss zu weiterer Forschung gegeben haben mag.

S c h u l t z - L u p i t z (1927) führte im Zusammenhang mit der Bearbeitung von Gründungsfragen Untersuchungen über die Bewurzelung der Gründungspflanzen aus, die insofern unerwartete Resultate ergaben, als für die Adventivwurzeln des Roggens ein ähnlicher Tiefgang festgestellt werden konnte, wie für die Pfahlwurzel der Lupine.

H e l l r i e g e l (1883) befasst sich in seinen Beiträgen zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaues ebenfalls eingehend mit Bewurzelungsfragen. Im Vordergrund seiner Betrachtungen steht die Frage über den Einfluss des Bodenvolumens auf die Wurzelbildung und den Ertrag einer Pflanze, eine Frage, die später von C. K r a u s (1894) weiter bearbeitet und im Sinne Hellriegels bestätigt worden ist, indem auch Kraus das Bodenvolumen als wichtigen Wachstumsfaktor erkannte. Hellriegel hat ferner versucht, Gesetzmässigkeiten im Aufbau der Wurzeln einzelner Pflanzenfamilien, Gattungen und Arten zu ermitteln. Mit diesen Untersuchungen, die durch C. F r u w i r t h (1895) eine wertvolle Ergänzung erfuhren, lieferte Hellriegel den Beweis, dass die Pflanze nicht nur in der Ausbildung der oberirdischen Teile, sondern auch in der ihrer Wurzeln bestimmten Gesetzen unterworfen ist. Hellriegel spricht von einer Wurzelarchitektur.

Bereits in den Arbeiten von Thiel, Schultz-Lupitz, Hellriegel u. a. finden sich auf Grund von Vegetations- und Freilandversuchen Angaben über die Bewurzelung von Getreidearten. Eine systematische Bearbeitung haben diese erst durch B. S c h u l z e (1911) erfahren, der in einer für Wurzeluntersuchungen konstruierten Anlage die Bewurzelungsverhältnisse sämtlicher Getreidearten in verschiedenen Wachstumsperioden und im Zusammenhange mit den oberirdischen Teilen feststellte.

H. B u r m e s t e r (1925) vervollständigte diese Untersuchungen, indem er in analoger Weise die Bewurzelung der Getreidearten in Freilandkulturen klärte.

Weitere Arbeiten zur Bewurzelung der Getreidearten stammen von v o n S e e l h o r s t (1903), B ü n g e r (1906), M e y e r (1909) und P o l l e (1910), die den Einfluss der Bodenfeuchtigkeit, der Bodenart, der Nährstoffverhältnisse u. s. f. auf die Ausbildung und die Menge der Wurzeln studierten.



Russische Forscher, wie R o t m i s t r o f f (1929) und M o d e s t o w (1915) machten ihre Untersuchungen nicht nur an Getreidearten, sondern auch an den übrigen für Russland wichtigen Kulturpflanzen. Das Dürreproblem veranlasste sie in erster Linie, den Wurzelzuwachs, die seitliche Wurzelverbreitung und den Wurzeltiefgang zu studieren. Daneben zog Modestow auch das Wurzelwachstum der wichtigsten Ackerunkräuter in Vergleich.

Aus Amerika lieferten K i n g (1892, 1893), W e a v e r (1920, 1926), C a n n o n (1911) u. a. durch Arbeiten über die Bewurzelung von Getreidearten, Futter-, Steppen- und Wüstenpflanzen ebenfalls wichtige Beiträge zur Wurzelforschung.

C. K r a u s (1911) veröffentlichte als erster eine grössere methodische Arbeit über die Bewurzelung der Wiesengräser. Es fehlte auch hier bis dahin nicht an zahlreichen Beobachtungen, besonders nicht über solche, die den Tiefgang der Graswurzeln betreffen, so die Mitteilungen von S p r e n g e l (1850), H a b e r l a n d t (1879) und J a m i e s o n (1893). Kraus versuchte durch seine Wurzeluntersuchungen an Wiesengräsern wichtige Erfahrungen des praktischen Futterbaus mit der Bewurzelung der Gräser in Zusammenhang zu bringen. Seine Forschungen über den Tiefgang der Wurzeln, über ihre Wachstums-schnelligkeit, über Volumen und Verteilung der Wurzeln in den verschiedenen Bodenschichten und über den Einfluss des Schnittes auf die Bewurzelung bilden grundlegende Beiträge zur Biologie unserer Wiesen-gräser. In analoger Weise untersuchte auch S i n z (1913) die Bewurzelung der Gräser im Jugendstadium. Seine Befunde zeigen mehr oder weniger Uebereinstimmung mit den Krausschen Resultaten. Zu ähnlichen Folgerungen gelangte ferner S k r b e n s k y (1913) : Wurzelausbildung und Wasserverbrauch der Gräser scheinen nur lose miteinander verknüpft zu sein. Ueber den Einfluss des Grundwasserstandes auf die Bewurzelung der Gräser berichtet O s v a l d (1919). Auch Oswald ermittelte Verschiedenheiten in der Wurzelausbildung. Hydrophile Gräser besitzen eine sehr schwache Wurzelverzweigung. Aus neuerer Zeit endlich ist die Arbeit von W i t t e (1929) zu erwähnen. Seine Untersuchungen zeigen aufs neue ganz klar, dass die Gräser nicht als Flachwurzler bezeichnet werden dürfen.

#### *B. Zur Methodik der Wurzeluntersuchungen.*

Von sämtlichen Autoren wird auf die methodischen Schwierigkeiten hingewiesen, welche sich bei der Wurzelforschung einstellen. In der Reihenfolge ihrer Bedeutung lassen sich drei Methoden unterscheiden :

1. Der Vegetationsversuch.
2. Der Freilandversuch.
3. Die Wasserkultur.



Es kann sich hier nicht darum handeln, über sämtliche Vor- und Nachteile dieser Methoden zu berichten. Wir beschränken uns auf wenige Punkte, die für die Wurzeluntersuchung von Bedeutung sein können, und die vielfach falsch eingeschätzt werden.

Es ist vor allem einleuchtend, dass sich Wurzeln von Pflanzen, die in Versuchsgefässen gewachsen sind, leichter gewinnen lassen als solche von Pflanzen aus natürlich gelagertem Boden. Die Wurzelverluste durch Losreissen und Fortschwemmen sind geringer. Der ganze Arbeitsvorgang des Auswaschens geht müheloser und bedeutend schneller vor sich. Die Wachstumsbedingungen sind für vergleichende Untersuchungen in den Vegetationsgefässen einheitlicher; sie können konstant gehalten oder auch nach Belieben verändert werden. Gewisse Schwierigkeiten bietet hingegen das Einfüllen der Gefässe mit der Versuchserde, so dass diese gleichmässig gelagert ist und für das Wurzelwachstum gleiche Bedingungen geschaffen sind. Besondere Beachtung verdient die Grösse der Versuchsgefässe, namentlich dann, wenn der Versuch von längerer Dauer sein soll. Ein normales Bild über die Bewurzelung kann in einem beschränkten Bodenvolumen nicht entstehen, denn sobald die Wurzeln an die Gefässwände stossen, beginnt eine Wurzelfilzbildung, die um so dichter wird, je älter die Pflanze ist. Dadurch, dass die Wurzelbildung eine abnormale ist, erleidet nicht nur diese in ihren Funktionen eine Einschränkung, sondern ihre krankhafte Ausbildung bleibt nicht ohne Einfluss auf die Entwicklung und Lebensdauer der Pflanze überhaupt. Eine starke Filzbildung schadet nach Sachs (1892) weniger durch die Beeinträchtigung der Wurzelatmung, als vielmehr durch die verminderte Nahrungsaufnahme. Begreiflicherweise leisten die den Filz bildenden Wurzeln nur wenig zur Nahrungsaufnahme. Die innere Harmonie der physiologischen Vorgänge, die normale Korrelation der verschiedenen Organe der Pflanze soll dadurch gestört werden. Für Wurzeluntersuchungen in Gefässen sind demnach — sofern auch ältere Pflanzen zur Untersuchung in Betracht fallen — möglichst grosse Gefässe auszuwählen.

In einer vergleichenden Untersuchung über die Bewurzelung der Kartoffelpflanze in Gefäss- und Freilandkulturen konnte Böhme (1925) feststellen, dass die Wurzelausbildung in den Gefässen von der aus Freilandkulturen stark abweicht. Man wird also vor die wichtige Frage gestellt, ob die aus Gefässversuchen ermittelten Resultate über die Bewurzelung ohne Einschränkung auch auf den entsprechenden Freilandboden übertragen werden dürfen. Für Kartoffeln scheint dies, wie Böhme nachgewiesen hat, nicht zuzutreffen.

Rotmistroff (1929) hingegen erhielt sowohl in Freilandböden als auch in seinen bücherförmigen Vegetationsgefässen gleiche Wurzelbilder, sofern er die Versuchserde der natürlichen Lagerung des Bodens entsprechend in die Gefässe einfüllte. Ebenso glaubt auch Schulze

(1911), dass durch sorgfältiges Einfüllen der Versuchserde eine der natürlichen Dichtigkeit ähnliche Lagerung erzielt werden könne. H e n - s e n (1892), N o w a c k i (1920) und auch B ö h m e (1925) weisen darauf hin, dass im gewachsenen Boden den Wurmröhren für den Tiefgang der Wurzeln eine gewisse Bedeutung zufalle. Es ist aber kaum anzunehmen, dass in den Versuchen Böhmes die Unterschiede im Tiefgang der Wurzeln nur im Vorkommen von Wurmröhren liegen; denn neben der Struktur und Dispersität des Bodens sind auch die Wasserverhältnisse bestimmend für die Wurzelausbildung, ein Faktor, der sich wohl in den Gefässen leicht regulieren, aber nur sehr schwer so gestalten lässt, dass er den Schwankungen des natürlich gelagerten Bodens vollkommen oder annähernd entspricht. Steht sowohl die Dichtigkeit des Bodens als auch seine Feuchtigkeit in den Versuchsgefässen in Uebereinstimmung mit dem entsprechenden Freilandboden, so sind die Forderungen erfüllt, die gestellt werden müssen, um Resultate aus Vegetationsversuchen auf Freilandkulturen zu übertragen. Schliesslich ist auch die Art der Pflanze nicht unbeteiligt an dieser Frage. So sagt z. B. K r a u s (1895): « Die verschiedenen Arten und selbst die Varietäten besitzen in ihrer Wurzelausbildung einen spezifischen Bildungstrieb. Dieser äussert sich nicht nur im morphologischen Aufbau des Wurzelsystems, sondern auch im Verhalten bei abändernden Einwirkungen und in der verschiedenen Energie, mit welcher der Typus angestrebt und festgehalten wird. » Besitzen Wurzeln einer Pflanzenart kein rasches und starkes Anpassungsvermögen an äussere Verhältnisse (keine grosse Reaktionsfähigkeit), dann beherrschen die erblichen Anlagen die Gestaltung des Wurzelwerkes, und es sind Unterschiede infolge verschiedener äusserer Bedingungen kaum bemerkbar. Umgekehrt lassen sie sich bei Arten mit starker Reaktionsfähigkeit der Wurzeln bei veränderten Versuchsbedingungen leicht feststellen. Es entspricht auch kaum den Tatsachen, wenn behauptet wird, dass durch die Verhältnisse in den Versuchsgefässen das Tiefenwachstum der Wurzeln besonders begünstigt werde. Es ist in dieser Frage auf das eben Gesagte hinzuweisen. Die Grösse oder das Mass des Tiefganges eines Wurzelsystems ist eine Funktion zahlreicher Faktoren. Sie werden je nach den herrschenden Bedingungen für ein und dieselbe Pflanzenart mehr oder weniger stark variieren. Die gemessenen Tiefen in Freilandböden werden eben nur für entsprechende Verhältnisse Geltung haben. Die Messungen sind demnach als relative aufzufassen.

Freilandversuche bieten in erster Linie den Vorteil, dass die Pflanze in ihrer natürlichen Entwicklung untersucht wird. Wir erhalten ein Bild über das Wurzelsystem, wie es im betreffenden Boden tatsächlich zur Ausbildung kommt. Theoretische Vorbehalte, wie sie für die Schlussfolgerungen aus Gefässversuchen vielfach gemacht werden, fallen somit dahin. Andererseits bringt aber auch der Freilandversuch



viele Nachteile. Das Freilegen und Auswaschen der Wurzeln kann mit keiner Methode verlustlos ausgeführt werden. Die Verluste werden um so grösser, je schwerer und dichter der Versuchsboden ist und je zarter und feiner die zu gewinnenden Wurzeln sind. Die Arbeit erfordert grosse Geduld, ist mühsam und schmutzig, so dass man sich für die Untersuchung mit einer beschränkten Zahl von Pflanzen begnügen muss. Beim Auswaschen fallen die Wurzeln aus ihrer natürlichen Lage zusammen. Es ist so praktisch nur mit grossem Arbeitsaufwand (nach den Verfahren von King, Rotmistroff, Osvald u. a.) möglich, ein bleibendes Bild der Verbreitung der Wurzeln einer Pflanzenart im Boden zu erhalten, und es wird daher verständlich, wenn in der Wurzelforschung mehrheitlich zum Vegetationsversuch gegriffen worden ist. Für viele Fragen, die damit einem nähern Studium unterzogen worden sind, war dieser tatsächlich entweder der einzige Weg zur Lösung, oder er war dann wenigstens dem Freilandversuch vorzuziehen.

Von geringerer Bedeutung für unsere Zwecke ist die dritte Methode, die Wasserkultur. Die Wurzel Ausbildung im Wasser und in Nährlösungen entspricht am wenigsten den natürlichen Bedingungen, so dass diese Methode nur für besondere Probleme in Frage kommen kann.

## II. Einführung in die Untersuchungsfragen.

Nachdem die Untersuchungen über den Tiefgang der Wurzeln ergeben hatten, dass unsere Getreidearten nicht zu den Flachwurzlern gerechnet werden können, entstanden auch Zweifel über die flache Wurzel ausbreitung der Wiesengräser. Die ersten Beobachtungen und Versuche, die in dieser Richtung angestellt wurden, erbrachten gleich die Bestätigung, dass auch sie in ihrer Wurzelverbreitung nicht allein auf die obersten Bodenschichten angewiesen sind, sondern, wie die Getreidearten, beträchtliche, den Pfahlwurzeln nicht nachstehende Tiefen erreichen können.

So ermittelte J a m i e s o n (1893) für nachstehende Gräser folgenden Tiefgang: *Phleum pratense* 60 cm, *Festuca ovina* 25 cm, *Lolium perenne* 80 cm, *Festuca pratensis* 100 cm. Versuche von K r a u s (1911) in Freilandböden ergaben für: *Festuca pratensis* 70 cm, *Arrhenatherum elatius* 55 cm, *Dactylis glomerata* 55 cm, *Lolium perenne* 55 cm.

Dennoch konnte man sich von dem Begriffe Flachwurzler nur schwer trennen. Es wurde immer wieder darauf hingewiesen, dass die Gräser durch den Aufbau ihres Wurzelsystems, dem eine Haupt- oder Pfahlwurzel fehle, Flachwurzler seien, und wenn da und dort grössere Tiefgänge beobachtet wurden, so war man leicht geneigt, zu erklären, dass diese durch besondere Umstände zustande gekommen seien. Es bestehen aber, wie die obige Zusammenstellung<sup>1</sup> zeigt, zwischen den ein-



zelenen Arten erhebliche Unterschiede im Tiefgang der Wurzeln. Solche Unterschiede sind offenbar auch in der morphologischen Ausbildung ihres Wurzelsystems und entsprechend dem verschiedenen oberirdischen Wachstum auch in der Schnelligkeit des Wurzelzuwachses zu erwarten.

Die verschiedenen Arten der Gräser unterscheiden sich, wie bekannt, nach dem Zeitpunkt der Blüte, und man hat schon lange einzelne Arten, wie z. B. *Alopecurus pratensis* als frühe, andere, wie z. B. *Phleum pratense* als späte Arten bezeichnet. Der Zeitpunkt der Blüte hängt dabei mit der Schnelligkeit des Längenwachstums der oberirdischen Teile und auch mit dem Zeitpunkt des Austreibens im Frühjahr zusammen. Volkart (1908) brachte zuerst die Schnelligkeit des Austreibens im Frühjahr in Zusammenhang mit der Art der Reservestoffspeicherung. Er weist darauf hin, dass die Arten, die Stärke oder Hemicellulose in den unterirdischen Organen speichern, wie z. B. *Leersia oryzoides* und *Molinia coerulea*, sich durch eine vollständige autonome Winterruhe und langsames Austreiben im Frühjahr auszeichnen, während die Grosszahl der Arten, die inulinartige Kohlehydrate (*Graminin*, *Phlein*, *Tricitin*) führen, keine autonome Winterruhe besitzt, sich im Gegenteil dadurch auszeichnet, dass sie in mehr oder weniger ausgesprochenem Masse wintergrün sind und demzufolge bei milder Witterung auch im Winter wachsen und Raum gewinnen. Es war daher von vornherein anzunehmen, dass sich dieses Verhalten auch im Wurzelwachstum während des Winters zeigen würde. Da Untersuchungen in dieser Richtung, namentlich über das Mass des Wurzelzuwachses der verschiedenen Arten während des Winters fehlen, stellte ich mir die Aufgabe, eine Anzahl der im Futterbau gebräuchlichsten Arten hierin zu verfolgen.

An diese Frage schloss ich eine zweite an. Volkart (1929) hat darauf hingewiesen, dass die früh sich entwickelnden Gräser, sofern sie sich auch durch hohen, massigen Wuchs auszeichnen, in den Klee-Grasmischungen zum Dominieren neigen und deshalb andere Arten, auch wenn diese schliesslich zu ebenso kräftiger Entwicklung kommen können, unterdrücken. So wird z. B. *Phleum pratense*, *Festuca pratensis* und *Agrostis alba*, die ein ausgesprochen langsames Wachstum im Frühjahr und im Laufe des Sommers zeigen, durch *Arrhenatherum elatius* und *Lolium italicum* sehr leicht unterdrückt. Es kann sogar *Dactylis glomerata*, das sich nicht ganz so langsam entwickelt, durch diese beiden Gräser zurückgehalten werden. Hieraus sind von Volkart, der die Gräser in zwei Gruppen: frühe und späte Arten einteilt, Schlüsse für die Grundsätze, die bei der Zusammenstellung der Mischun-

---

<sup>1</sup> Die Untersuchungen von Jamieson ergaben für die Wurzeln von *Festuca ovina* einen offenbar zu niedrigen Tiefgang.

gen befolgt werden müssen, gezogen worden. Inwieweit diese Unterschiede im oberirdischen Verhalten der Gräser im Zusammenhang stehen mit ihrer unterirdischen Entwicklung, ist bisher nicht untersucht worden. Es stellte sich mir so die Aufgabe, zu untersuchen, ob dem schnelleren Wachstum der oberirdischen Teile auch ein schnelleres Wachstum der Wurzeln entspricht. Denn es ist einleuchtend, dass eine Art, die mit ihren Wurzeln den Bodenraum schneller mit Beschlag belegen kann als eine andere, in Mischung mit dieser gesät, im Vorteil sein muss. Ich habe daher die Schnelligkeit des Wurzelwachstums bei früh und rasch treibenden Gräsern mit spät und langsam treibenden Arten verglichen.

Nun hängt die Schnelligkeit des Wurzelwachstums und damit die Lebenstüchtigkeit einer Art nicht allein von diesen genotypisch begründeten Unterschieden ab. Es muss auch die Reaktion der Arten im Wurzelwachstum auf die Bodenfeuchtigkeit eine wichtige Rolle spielen. Wir wissen aus den Untersuchungen in Trockengebieten, dass beim Getreide der Fall häufig eintritt, dass die Wurzeln eine trockenere Bodenschicht nicht zu durchwachsen und so zu den tiefer liegenden, feuchten Schichten zu gelangen vermögen. Die Frage, wie die verschiedenen Futtergräser im Wurzelwachstum auf die Trockenheit des Bodens reagieren, d. h. bei welcher Bodenfeuchtigkeit sie das Wachstum einstellen oder doch eine merkliche Verzögerung erkennen lassen, ist bisher nicht genügend untersucht worden. So ergab sich für mich die weitere Frage, in welchem Ausmasse die Wurzelentwicklung der verschiedenen Arten von der Bodenfeuchtigkeit beeinflusst wird.

Endlich hatte ich auch noch die Möglichkeit, den Einfluss der Bodentemperatur auf die Wurzelentwicklung bei verschiedenen Arten zu untersuchen.

Bei all diesen Untersuchungen wurde auch die Frage verfolgt, wie sich die verschiedenen untersuchten Arten im morphologischen Aufbau der Wurzeln unterscheiden.

So ergaben sich für meine Untersuchungen fünf Fragen :

1. Findet während des Winters ein ausgiebiges Wurzelwachstum statt, und unterscheiden sich die verschiedenen Arten während dieser Zeit im Längenwachstum auch in bezug auf den Einfluss der Temperatur ?

2. Entspricht dem langsameren Wachstum der oberirdischen Teile bei gewissen Gräsern auch ein langsames Wachstum der Wurzeln ? Wie unterscheiden sich Vertreter der einen und der andern Gruppe im Tiefgang und in der Verbreitung der Wurzeln nach deren Längenmass und Gewicht auch im Verhältnis zu den oberirdischen Teilen ?

3. Welchen Einfluss hat die Bodenfeuchtigkeit auf das Wurzelwachstum ebenfalls im Zusammenhang mit der Entwicklung der oberirdischen Teile ?



4. Wie wirkt die Bodenwärme in der gleichen Richtung ?

5. Bestehen bestimmte, durch äussere Einflüsse nicht beeinflusste Unterschiede in der morphologischen Entwicklung der Wurzeln ?

Wenn es mir möglich war, die Bewurzelung einiger wichtiger Futtergräser in diesen Richtungen zu studieren und dadurch einige Beiträge zur Erklärung ihrer Oekologie im Zusammenhang mit ihrer Wurzelentwicklung zu geben, so ist dies wesentlich der Leitung der Eidg. Landw. Versuchsanstalt in Oerlikon, die mir Versuchsland und einen Teil ihres Vegetationshauses für die Untersuchung des Einflusses der Bodenfeuchtigkeit und dem Institute für spezielle Botanik der E. T. H. Zürich zu danken, das mir die Einrichtungen für die Untersuchung des Wurzelwachstums bei verschiedener Bodentemperatur zur Verfügung stellte. Ich danke daher Direktor Dr. F. T. Wahlen und Prof. Dr. E. Gäumann für ihr Entgegenkommen bestens.

### III. Das Wachstum der Wurzeln im Winter.

#### A. Allgemeines.

Sowohl für Holzgewächse als auch für einzelne krautige Perennen ist der Nachweis erbracht worden, dass das Wachstum der Wurzeln in der kalten Jahreszeit nicht vollständig zur Ruhe kommt. Es kann daher bei solchen Pflanzen auch nicht von einer Winterruhe im strengen Sinne des Wortes gesprochen werden. Wohl bestehen nach Engler (1903) im Wurzelwachstum forstlicher Nutzhölzer zeitliche Schwankungen. Frühjahr und Herbst bilden zwei Perioden, in welchen der Wurzelzuwachs besonders gross ist. Aber auch im Winter konnte Engler bei den Laubhölzern einen geringen Zuwachs feststellen. Ebenso hat auch F. Bodo (1926) an Wurzeln von Steinobstbäumen eine Längenzunahme in den Wintermonaten beobachten können, die wie die übrigen zeitlichen Zuwachsverhältnisse in erster Linie vom Grade der Bodenfeuchtigkeit und der Bodentemperatur abhängig ist. Auch Engler weist in seinen Untersuchungen insbesondere auf die Zusammenhänge hin, die zwischen der Intensität des Wurzelwachstums einerseits, der Temperatur und der Niederschlagsmenge anderseits bestehen. F. Wahlen (1923) untersuchte das Winterwachstum der Wurzeln einiger ausdauernder Leguminosen. Es konnte auch an diesen ein messbarer Längenzuwachs festgestellt werden. Aus derselben Arbeit resultiert ferner, dass zwischen dem Wachstum der Wurzeln und dem der oberirdischen Teile kein Parallelismus besteht. Im Oktober sind an Wurzeln noch stärkere Wachstumserscheinungen zu beobachten, an Blatt- und Stengelteilen hingegen ist zu gleicher Zeit bereits ein Stillstand im Zuwachs eingetreten. Umgekehrt ist das Wachstum der oberirdischen Teile nach der Ueberwinterung, besonders in den warmen Tagen des Monats März,



ausserordentlich stark, währenddem die Wachstumskurve der Wurzeln im gleichen Zeitpunkte nur sehr langsam ansteigt.

Untersuchungen über das Winterwachstum der Gräserwurzeln sind bis dahin meines Wissens nicht durchgeführt worden. K r a u s (1911), der sich auf Angaben von V o l k a r t (1908) stützt, vermutet ein solches, und zwar namentlich bei Arten, die einer ausgesprochenen Reservestoffspeicherung entbehren, während solche mit Wachstumsstillstand, Reservestoffe in Rhizomen, angeschwollenen Blatteilen und Scheideblättern, weniger in den Wurzeln ablagern. Die Arbeit von S t r u v e (1930) über die Frühlingsfestigkeit der Gräser und Kleearten beschäftigt sich lediglich mit den Wachstumserscheinungen an den oberirdischen Teilen. Sie führte zu einer Einteilung der Gräser in drei Gruppen: 1. absolut frühlingsfeste Arten, 2. unsichere Arten, 3. nicht frühlingsfeste Arten. Die Winterfestigkeit wird durch den Terminus « Frühlingsfestigkeit » ersetzt, weil jene nicht dem Komplex der äussern Einwirkungen entspricht, der für die Ausdauer und Lebensfähigkeit der Gräser ausschlaggebend ist. Nach S t r u v e ist für das Leben der Gräser der Wasserhaushalt im Frühjahr entscheidend. Für unsere Verhältnisse kann dies nicht zutreffen. Es kann auch der Einordnung von *Alopecurus pratensis*, *Agrostis alba* und *Phleum pratense* unter die frühlingsfesten und trockenheitswiderstandsfähigen Arten nicht zugestimmt werden. Sie haben sich bei unseren später zu beschreibenden Versuchen auf trockenem Boden als wenig ertragreich erwiesen und gelten überhaupt als ausgesprochen feuchtigkeitsliebend. Wir pflegen als nicht winterfest die Arten zu bezeichnen, die in Höhen, die der Alpenregion entsprechen (1800—2300 m), während des Winters zugrunde gehen. Von den untersuchten Arten gehören dazu vor allem *Lolium italicum*, *Arrhenatherum elatius*, in schwächerem Grade auch *Dactylis glomerata* und *Trisetum flavescens*, die nur in besonderen, den klimatischen Bedingungen der Alpenregion angepassten Formen winterfest sind. Die übrigen Arten aber können alle als durchaus winterhart bezeichnet werden. Dabei beruht die Winterfestigkeit jedenfalls nicht auf der Widerstandsfähigkeit gegen tiefe Kältegrade. Der Boden wird meist schon im Spätherbst mit Schnee bedeckt, und unter dem Wärmeschutz der tiefen Schneedecke des Winters tritt ein Wärmeausgleich mit tieferen Bodenschichten ein, so dass, wie direkte Beobachtungen zeigen, der Boden höchstens oberflächlich gefroren ist. Arten mit starkem Winterwachstum gehen daher zugrunde, weil sie unter der Schneedecke ersticken. Ob dabei, wie beim Roggen, Pilze (*Fusarium nivale*) mitbeteiligt sind, wurde bisher nicht untersucht. Jedenfalls sind aber Arten, die sich durch starke Herbst- und Winterentwicklung auszeichnen (*Lolium italicum*, *Lolium perenne*, *Poa trivialis*), besonders empfindlich. *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata* und *Trisetum flavescens* zeichnen sich in dieser Beziehung nicht besonders vor den übrigen Arten

aus, wenn auch gerade bei den nachstehend beschriebenen Versuchen *Arrhenatherum* neben *Agrostis* und *Phleum* eine lebhaftere oberirdische Entwicklung zeigte, als *Festuca pratensis*, *Dactylis*, *Trisetum* und *Alopecurus*. Es erschien deshalb wünschenswert, festzustellen, ob ihre Empfindlichkeit in einer stärkeren Wurzeltätigkeit während des Winters ihren Grund hat.

Unsere Untersuchungen verfolgen also die Aufgabe, zunächst festzustellen, ob auch bei den Wiesengräsern ein Wurzelwachstum im Winter vorkommt. Muss diese Frage bejaht werden, so stellen wir uns gleich auch eine zweite: Sind Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, besonders zwischen frühen und späten, vorhanden? Lassen sich überhaupt Beziehungen ermitteln zwischen den Wachstumsvorgängen im Winter und der Winterfestigkeit der Gräser? Ist das Verhalten des Wurzelwachstums im Winter für die Entwicklung der Gräser im Frühling von Bedeutung?

### B. Versuchsanordnung.

Um das Wachstum der Wurzeln in beliebigen Zeitabständen verfolgen zu können, konstruierten wir besondere Versuchsgefässe, wie solche in ähnlicher Ausführung von Engler (1903) für die Untersuchungen des Wurzelwachstums von Waldbäumen verwendet worden sind. Es sind Holzgefässe von einer Grösse von 30 : 10 : 55 cm, die auf einer Seite durch eine Glasscheibe abgeschlossen sind. Die Gefässe wurden in einem Winkel von 20 Grad zur Senkrechten in den Boden versenkt, so dass sie auf allen Seiten direkt mit ihm in Berührung standen. Nach unten sind sie durch ein weitmaschiges Drahtnetz abgeschlossen. Wasser- und Luftzirkulation sind durch diesen Abschluss gut möglich, so dass durch eine entsprechende Einfüllung des Versuchsbodens (toniger Lehm mit 5.7 %  $\text{CaCO}_3$  und pH 8.22) eine Bodentemperatur zu erwarten war, die von derjenigen in Freilandböden nicht stark abweicht. Sie ist wahrscheinlich etwas niedriger, denn durch die Glasplatte auf der Vorderseite des Kastens, die mit der Oberfläche in Verbindung steht und als guter Wärmeleiter funktioniert, wird die Bodentemperatur auf der ganzen Fläche der Platte heruntergesetzt. Gemessen wird der Wurzelzuwachs an der Glasplatte. Ihre Temperatur ist daher auch Wachstumstemperatur. Durch die Schrägstellung der Versuchsgefässe sind die Wurzeln, die unter dem Einfluss des Geotropismus senkrecht in den Boden eindringen, gezwungen längs der schrägliegenden Glasplatte herunterzuwachsen, so dass durch die Bezeichnung der Lage der Wurzelenden mit einem Glaserdiamanten der Zuwachs zu jeder Zeit leicht festgestellt werden konnte. Eine erste Markierung der Wurzelenden fand jeweils dann statt, wenn sich die Erde im Versuchsgefäss richtig gesetzt hatte.

Die Versuche gelangten im Garten des landw. Institutes der E. T. H. in den Jahren 1929—1930 und 1930—1931 zur Durchführung. Von jeder Art sind je zwei gleichmässig entwickelte Einzelpflanzen mit möglichst wenig alten Wurzeln in einen Wurzelkasten eingesetzt worden. Diese wurden im Jahre 1929 aus den für die Untersuchung des Wurzelzuwachses angelegten Freilandkulturen und im Jahre 1930 aus einem von der Eidg. Landw. Versuchsanstalt Oerlikon angelegten Versuchsbeete entnommen. Die verpflanzten Stöcke der einzelnen Arten waren



somit von gleichem Alter und auch unter gleichen Bedingungen herangewachsen. Gleichzeitig wurden im Winter 1929/30 auch von einzelnen Arten Keimlingspflanzen, die ebenfalls Mitte Oktober vorgekeimt in die Kasten ausgesetzt wurden, auf ihr Winterwurzelwachstum hin beobachtet.

Es kann gegen diese Art der Untersuchung eingewendet werden, dass durch das Umsetzen der Pflanze eine starke Neubildung von Wurzeln einsetzen muss. Es ist auch wahrscheinlich, dass sich die einzelnen Arten in der Regenerationsfähigkeit ihrer Wurzeln ungleich verhalten, woraus sich die Tatsache ergibt, dass eine Zunahme im Gewichte der Wurzeln für ihr Wachstum im Winter nur zum Teil als Maßstab herangezogen werden kann, dies um so mehr, als sich auch die Wurzelsysteme in bezug auf die Dicke und Stärke der Wurzeln unterscheiden. Ferner muss erwähnt werden, dass nach der Zeit des Umpflanzens (Mitte Oktober) die Wachstumsverhältnisse noch nicht so ungünstig sind, um in stärkerem Masse hemmend auf den Wurzelzuwachs einzuwirken. Aus diesen Gründen ist für die erste Bezeichnung der Lage der Wurzelspitzen ein Zeitpunkt abgewartet worden, in welchem wirklich winterliche Verhältnisse vorlagen, so dass man auch annehmen konnte, dass Verzögerungen im Wachstumsverlauf eingetreten waren. Nach einer einmaligen Bezeichnung der Wurzelspitzen konnten die Versuchsgefäße nach beliebigen Perioden ausgegraben und der Zuwachs ermittelt werden. Das Heranziehen der Versuchspflanzen in den Versuchsgefäßen wurde aus dem Grunde unterlassen, weil durch das Auspflanzen im Frühjahr eine zu starke Wurzelbildung zu befürchten war, welche eine genauere Verfolgung des Zuwachses im Winter erschwert hätte.

### C. Ergebnisse der Untersuchungen.

Das Wurzelwachstum im Winter ist von nachstehenden Arten untersucht worden: 1929/1930 Italienisches Raigras (*Lolium italicum* Al. Br.), Fromental (*Arrhenatherum elatius* [L.] M. u. K.), Wiesen-schwingel (*Festuca pratensis* Huds.) und Timothe (*Phleum pratense* L.), 1930/1931 Wiesenfuchsschwanz (*Alopecurus pratensis* L.), Goldhafer (*Trisetum flavescens* Pal.), Knaulgras (*Dactylis glomerata* L.), Fiorin-gras (*Agrostis alba* L.), Italienisches Raigras und Fromental, wovon die beiden letzten Arten als Vergleichspflanzen zu den Versuchen des vorausgegangenen Winters zu denken sind.

Es sind zunächst in einer Tabelle die Gewichtsbestimmungen wiedergegeben, die einerseits das Gewicht der alten vorjährigen Wurzeln, welche leicht an der dunkleren Färbung zu erkennen waren, und anderseits die Menge der Wurzeln, die sich nach dem Umpflanzen neu gebildet hat, darstellt. Die Auswaschung der Wurzeln erfolgte im Jahre 1930 am 25., im folgenden Jahre am 22. März.



Tabelle 1.

Gewicht in g der vorjährigen und der im Winter neugebildeten Wurzeln und Zunahme in Prozenten.

Versuchspflanze				Wurzeln		Zunahme %	
				alte in g	neue in g		
Versuchsjahr 1929/30:							
<i>Lolium italicum</i>	Pflanze I	.	.	.	0.67	1.80	268
	" II	.	.	.	0.47	0.62	132
<i>Arrhenatherum elatius</i>	" I	.	.	.	0.71	1.22	172
	" II	.	.	.	0.26	0.28	108
<i>Festuca pratensis</i>	" I	.	.	.	0.25	0.32	128
	" II	.	.	.	0.19	0.34	179
<i>Phleum pratense</i>	" I	.	.	.	0.36	0.42	117
	" II	.	.	.	0.25	0.27	108
Versuchsjahr 1930/31:							
<i>Alopecurus pratensis</i>	Pflanze I	.	.	.	0.55	0.21	38
	" II	.	.	.	0.59	0.16	27
<i>Trisetum flavescens</i>	" I	.	.	.	0.44	0.10	22
	" II	.	.	.	0.65	0.17	26
<i>Dactylis glomerata</i>	" I	.	.	.	0.38	0.13	34
	" II	.	.	.	0.29	0.33	113
<i>Agrostis alba</i>	" I	.	.	.	0.57	0.44	77
	" II	.	.	.	0.66	0.56	85
<i>Lolium italicum</i>	" I	.	.	.	0.43	0.23	53
	" II	.	.	.	0.53	0.36	68
<i>Arrhenatherum elatius</i>	" I	.	.	.	0.86	0.22	26
	" II	.	.	.	1.03	0.40	39

Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass der Zunahme aus den Gewichtsbestimmungen insofern nicht allzu grosse Bedeutung beizumessen ist, als die neugebildete Wurzelsubstanz nicht ausschliesslich auf den Zuwachs im Winter zurückgeführt werden kann. Die Tabelle soll zeigen, dass sich die einzelnen Arten ungleich verhalten. Ob diese Unterschiede auf der Eigenschaft einer raschen Wurzelneubildung infolge des Umpflanzens oder auf einem stärkeren Wachstum im Winter beruhen, bildet eine Frage, die nicht mit Sicherheit entschieden werden kann. Es ist anzunehmen, dass die Grösse der Zunahme in erster Linie von der Schnelligkeit der Wurzelneubildung gleich nach dem Umpflanzen abhängig ist, währenddem die Wurzelproduktion in den Monaten Dezember, Januar und Februar weniger in der Gewichtsvermehrung zum Ausdruck kommt. Im weiteren zeigen die Zahlen deutlich den Einfluss des milden Winters 1929/1930 und das übereinstimmende Verhalten von *Lolium italicum* und von *Arrhenatherum* in den beiden Versuchsjahren. In der Zunahme des Wurzelgewichtes ergibt sich nachstehende Reihenfolge: 1929/1930 *Lolium italicum*, *Festuca pratensis*, *Arrhenatherum* und *Phleum*, 1930/1931 *Agrostis alba*, *Lolium*

*italicum*, *Dactylis*, *Alopecurus*, *Arrhenatherum* und *Trisetum*. Während die Ergebnisse der Gewichtsbestimmungen 1929/1930 bei den beiden Pflanzen einer Art grossen Schwankungen unterworfen sind, ist die Uebereinstimmung im folgenden Jahre eine weit bessere, so dass ohne Bedenken eine Klassifizierung vorgenommen werden kann.

Im Vergleich zu der Gewichtszunahme sind in der Tabelle 2 die Zunahmen einzelner Wurzeln in mm angeführt, wobei jeweils die Zahl der gemessenen Wurzeln und die mittlere Zunahme berücksichtigt worden sind.

Tabelle 2 a.

Mittlere Zunahme der Wurzellänge in mm im Winter 1929/30.

Datum	<i>Lolium italicum</i>		<i>Arrhenatherum elatius</i>		<i>Festuca pratensis</i> <sup>1</sup>		<i>Phleum pratense</i>	
	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme
Erste Bezeichnung 26. 11.								
2. 12. . .	9	17	7	25	5	8	8	19
9. 12. . .	5	11	6	16	5	4	8	21
17. 12. . .	6	20	9	22	0	0	8	28
24. 12. . .	7	10	6	7.5	2	4.5	8	18
30. 12. . .	5	15	5	12.5	2	4.5	7	16
6. 1. . .	6	15	5	15	0	0	7	25
13. 1. . .	7	15.5	6	17.5	0	0	9	21
21. 1. . .	5	25	5	24	0	0	7	25.5
28. 1. . .	5	20	5	27	1	25	7	16
5. 2. . .	5	18	4	24	2	18	3	18
Totale Zunahme .		166.5		190.5		64.0		207.5

<sup>1</sup> Die Wurzeln von *Festuca pratensis* stellten meist ihr Wachstum beim Berühren der Glasplatte ein. Daher die kleine Zahl der gemessenen Wurzeln.

Tabelle 2 b.

Mittlere Zunahme der Wurzellänge in mm im Winter 1930/31.

Datum	<i>Alopecurus pratensis</i>		<i>Trisetum flavescens</i>		<i>Dactylis glomerata</i>		<i>Agrostis alba</i>		<i>Lolium italicum</i>		<i>Arrhenatherum elatius</i>	
	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme	Zahl der Wurzeln	Mittlere Zunahme
Erste Bezeichnung 2. 12.												
16. 12. . . . .	4	34	4	18	3	27	5	25	3	82	5	41
30. 12. . . . .	4	16	5	17	5	6	6	19	6	12	5	16
20. 1. . . . .	4	15	4	15.5	4	19	6	21	6	11	3	33
11. 2. . . . .	0	0	3	14	0	0	5	30	4	17.5	4	23
Totale Zunahme		65		64.5		52		95		122.5		113



Die Masse der Längenzunahme beziehen sich allein auf die Wurzeln erster Ordnung. Daneben ist aber auch je nach der Art eine mehr oder weniger starke Bildung von Wurzeln zweiter und dritter Ordnung zu beobachten. Diese ist besonders stark bei *Lolium italicum* und bei *Agrostis*. Ebenso findet bei den genannten Gräsern nach dem Umpflanzen eine ausserordentlich schnelle Neubildung von Wurzeln statt. Nach 30 Tagen konnten an der Glasscheibe bereits Wurzelzuwachs-  
längen von 30 cm bzw. 29 cm gemessen werden, also Zunahmen, welche für diese Jahreszeit unglaublich erscheinen. Es muss aber auch beigefügt werden, dass sowohl *Lolium italicum* als auch *Agrostis* während der ganzen Beobachtungsdauer eine schwache oberirdische Entwicklung zeigten. Die Blätter behielten ihre grüne Farbe bei, trotzdem das Thermometer mehrmals bis nahezu 10 Grad unter Null gesunken war. Nur mittelmässig bis schwach ist die Haarwurzelbildung bei den übrigen Gräsern.

Auch die Zahl der neugebildeten Wurzeln ist sehr verschieden. Auffallend klein ist sie bei *Arrhenatherum*, so dass sich trotz der grösseren Längenzunahme nur geringe Gewichtszunahmen ergeben. Die Abweichungen in der Reihenfolge, welche bei einer Klassifizierung der Arten nach der Grösse des mittleren Längenzuwachses und derjenigen nach der Gewichtszunahme entstehen, lassen sich durch diese Tatsachen nicht unschwer erklären.

Tabelle 2 c.

Versuchspflanze	Mittlere Längenzunahme Rang	Gewichtszunahme Rang
<i>Phleum pratense</i> . . . .	1	4
<i>Arrhenatherum elatius</i> . .	2	3
<i>Lolium italicum</i> . . . .	3	1
<i>Festuca pratensis</i> . . . .	4	2
<i>Lolium italicum</i> . . . .	1	2
<i>Arrhenatherum elatius</i> . .	2	5
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	3	1
<i>Alopecurus pratensis</i> . .	4	4
<i>Trisetum flavescens</i> . . .	5	6
<i>Dactylis glomerata</i> . . .	6	3

#### D. Besprechung der Ergebnisse.

Entscheidend für die Beantwortung der gestellten Fragen kann aus den früher erwähnten Gründen nicht die Gewichtszunahme sein, sondern es muss auf das Längenwachstum abgestellt werden, obwohl durch das Messen der Längenzunahme nur einzelne Wurzeln Berücksichtigung finden. Immerhin scheint uns die durchschnittliche Längen-

zunahme in den Monaten Dezember und Januar ein zuverlässiges Bild über die Wachstumsvorgänge im Winter zu geben.

Wichtig ist zunächst, dass bei sämtlichen Gräsern ein Wachstum der Wurzeln auch im strengsten Winter stattfindet. Ein Zuwachs der Wurzeln konnte selbst dann in der ungefrorenen Zone festgestellt werden, wenn der Boden bis zu einer Tiefe von 25 und mehr cm gefroren war. Dabei verdient hervorgehoben zu werden, dass alle acht untersuchten Arten Reservestoffe in Form leicht mobilisierbarer Kohlehydrate speichern. Sie bilden keine Stärke oder Reservecellulose und können deshalb auch nicht die tiefe Winterruhe besitzen, wie Arten mit dieser Art der Reservestoffspeicherung.

Ein durchgreifender Zusammenhang zwischen Wurzelwachstum im Winter und Winterfestigkeit konnte nicht gefunden werden. Wohl ist bei der empfindlichsten Art *Lolium italicum* ein der starken oberirdischen Lebenstätigkeit im Winter entsprechendes regeres Wurzelwachstum festzustellen, und auch das empfindliche *Arrhenatherum* hat, wenigstens nach dem Längenzuwachs der Wurzeln beurteilt, ein stärkeres Wurzelleben im Winter. Andererseits aber zeichnen sich die widerstandsfähigen Arten *Agrostis alba* und *Phleum pratense* keineswegs durch eine stark ausgeprägte Ruhezeit aus, und die empfindlichen *Dactylis glomerata* und *Trisetum flavescens* haben umgekehrt ein schwächeres Wachstum der Wurzeln im Winter. Unterschiede zwischen frühen und späten Arten, also Beziehungen zum Austreiben im Frühjahr, bestehen nicht in durchgreifender Weise. Die früh treibenden Arten zeigen wohl im ganzen genommen ein etwas stärkeres Wurzelwachstum im Winter, aber die Ausnahmen (*Agrostis*, *Phleum*) sind zu stark, um den Zusammenhang sicher gestellt erscheinen zu lassen. Dagegen darf ein solcher zwischen oberirdischer Lebenstätigkeit im Winter und Wurzelwachstum als sicher bestehend betrachtet werden. Die Arten, die sich in der vorliegenden Untersuchung durch stärkeres Wurzelwachstum im Winter auszeichnen, waren in den Versuchen auch stärker wintergrün. Es ist allerdings zu berücksichtigen, dass unsere Messungen bei jeder Art nur an zwei Pflanzen vorgenommen werden konnten. Für eine grössere Zahl von Pflanzen und unter Berücksichtigung der Herkunft und der Formen bleibt die Möglichkeit der Feststellung eines direkten Zusammenhanges immerhin bestehen. Es ist überhaupt auffallend, wie wenig man sich in den Forschungen über die Fragen der Winterfestigkeit mit den Wachstumsvorgängen der Pflanze beschäftigt.

Das starke Wurzelwachstum von *Arrhenatherum* und von *Lolium italicum* findet auch in den Ergebnissen der Versuche mit Keimlingspflanzen eine Bestätigung. Eine erstmalige Beobachtung am 14. November zeigte, dass in diesem Zeitpunkt noch keine Wurzeln auf die Glaswand gestossen waren. Am 13. I. konnte dann für *Lolium italicum*



bereits eine längste Wurzel von 25,5 cm, für *Arrhenatherum* eine solche von 10 cm Länge festgestellt werden. Beim Auswaschen dieser Pflanzen ergab sich dann für *Lolium italicum* eine grösste Länge von 31 cm, für *Arrhenatherum* 18 cm und für *Festuca pratensis* 15 cm.

#### E. Zusammenfassung 1.

1. Die acht untersuchten Arten zeigten alle auch während des Winters einen erheblichen Wurzelzuwachs, der selbst nicht aussetzte, wenn der Boden oberflächlich gefroren war.

2. Durchgreifende Zusammenhänge zwischen Wurzelwachstum im Winter und Winterfestigkeit und Beziehungen zur Triebsschnelligkeit im Frühjahr sind nicht festzustellen.

3. Die Arten, die während des Winters oberirdisch eine starke Lebenstätigkeit entfalteten, zeichneten sich auch gleichzeitig durch ein regeres Wurzelwachstum aus.

4. Das starke Wurzelwachstum von *Lolium italicum* und *Arrhenatherum elatius* während des Winters konnte auch an Keimlingspflanzen unter denselben Bedingungen beobachtet werden.

### IV. Das Wachstum der Wurzeln von frühen und späten Arten.

#### A. Allgemeines.

Es ist eine bekannte Erscheinung, dass die Pflanze in der ersten Periode ihrer Entwicklung in den Wurzeln eine intensivere Wachstumsenergie aufweist als in ihren oberirdischen Teilen. Schon am Keimling ist dies deutlich zu erkennen; die Coleorrhiza bricht zuerst hervor, und es lassen sich bereits die Keimlingswürzelchen zählen, wenn die Koleoptile sichtbar wird. Ebenso kann man die Beobachtung machen, dass zur Zeit der Streckung von Blatt- und Stengelteilen das Wurzelsystem bereits den grösseren Teil seiner normalen Ausdehnung erreicht hat. Auffallend ist dabei, dass die junge Pflanze darnach trachtet, mit ihren Wurzeln zuerst der Tiefe nach Besitz zu ergreifen, und zwar soll das Tiefenwachstum nach K r a u s (1911) um so schneller verlaufen, je kräftiger der Keimling und je energischer sein Wachstum ist.

Die grössere Wachstumsintensität der Wurzeln gegenüber Stengel- und Blatteilen lässt sich auch durch Gewichtsbestimmungen nachweisen, indem das Verhältnis zwischen Trockensubstanz der Wurzeln und derjenigen der oberirdischen Teile im ersten Stadium der Entwicklung bedeutend enger ist als in einer spätern Periode. Bei den Getreidearten zeigt sich nach S c h u l z e (1911) ein ziemlich gleichmässiges Anwachsen des Gewichtes der oberirdischen Teile im Verhältnis zu dem der Wurzeln bis zur Blüte, worauf es sich gegen Ende der Vegetationsperiode noch sprunghaft vergrössert, einerseits durch die Fruchtbildung und anderseits wahrscheinlich infolge des Einstellens des Wurzel-

wachstums. Auch Hellriegel (1883) macht auf diese Verhältnisse aufmerksam. Er nimmt an, dass einjährige Pflanzen zur Zeit der Fruchtbildung ihr Wurzelsystem völlig ausgebildet haben, währenddem nach Schulze zu gleicher Zeit bereits eine Reduktion eingetreten sein soll. Für mehrjährige Pflanzen, wie die Wiesengräser, ist aber kaum anzunehmen, dass nach der ersten Vegetationsperiode das Wurzelsystem bereits völlig ausgebildet ist. Kraus (1911) glaubt zwar, dass gewisse raschwüchsige Gräser am Ende der ersten Vegetationsperiode ihre maximale Wurzelentwicklung und namentlich auch den grössten Tiefgang erreicht haben, sofern die Wurzeln in ihrer Entwicklung in keiner Weise unterbrochen worden sind. Witte (1929) konnte aber auch im zweiten Jahr eine Zunahme im Tiefgang nachweisen, allerdings ist sie im Verhältnis zu der Zunahme im ersten Jahr bedeutend kleiner. Auch für mehrjährige Arten ist also eine intensive Wurzelentwicklung im ersten Jahr charakteristisch.

Wenn nun zwischen der Entwicklungsschnelligkeit der Art und dem Wurzelwachstum Beziehungen bestehen, so müssen diese bei der Untersuchung der Wurzeln und der oberirdischen Teile in dem Sinne zum Ausdruck kommen, als das Verhältnis des Wurzelgewichtes zu dem der oberirdischen Teile bei den späten Arten, die ein langsames Triebwachstum aufweisen, in der Jugend enger ist also bei den frühen. Es soll mit Nachdruck darauf hingewiesen sein, dass diese Verhältnisse nur im Jugendstadium zutreffend sein können; denn für jede Art ist bei voller Entwicklung und bei gleichen Wachstumsbedingungen ein bestimmtes Blatt-Wurzelverhältnis charakteristisch. Einwandfreier lassen sich diese Beziehungen wohl nachweisen durch Feststellung des Gewichtes der Wurzeln und der oberirdischen Teile und durch ihre Vergleichung in verschiedenen Entwicklungsphasen. In ähnlicher Weise lassen sich voraussichtlich auch Unterschiede in der Zunahme des Wurzeltiefganges aufdecken.

### *B. Versuchsanordnung und Versuchsergebnisse.*

1. *U n t e r s u c h u n g e n a n K e i m l i n g s w u r z e l n.* In einem Vorversuch sollte der eben diskutierte Zusammenhang zwischen Trieb-schnelligkeit der Art und ihrem Wurzelwachstum an Keimpflanzen verfolgt werden. Zu diesem Zwecke wurde im Frühjahr 1929 und 1930 das Wachstum der Keimlingswurzel bei einer Anzahl früher und später Arten verfolgt und zum Teil auch das Gewichtsverhältnis Wurzeln-oberirdische Substanz ermittelt. Die Versuchsarten, deren Samen Handelsproben entstammten, wurden bei gleichen Bedingungen auf sterilen Quarzsand mit konstantem Wassergehalt in Glasgefässe von 25 cm Höhe ausgesät. Die Versuchsgefässe verblieben bis zum Auf-laufen der Gräser an den Fenstern des Laboratoriums. Nach dem Auf-laufen wurden sie vor die Fenster gestellt, wo sie bis zum Abschluss



der Versuche der Temperatur im Freien ausgesetzt blieben. Es sind total 5 Messungen von je 50 Keimpflanzen vorgenommen worden, die ersten 14 Tage nach der Aussaat, die folgenden in Abständen von 6 Tagen. Die Keimpflanzen hatten somit zur Zeit der letzten Messung ein Alter von 38 Tagen. Bei der 4. und 5. Messung sind zur Ermittlung der Gewichtsverhältnisse zwischen Wurzeln und Blatteilen Gewichtsbestimmungen ausgeführt worden.

Schon beim Auflaufen konnten Unterschiede festgestellt werden. Unter den frühen Arten erschienen *Lolium italicum* und *Arrhenatherum elatius* zuerst an der Oberfläche des feinen, für die zarten Keimscheiden ziemlich schwer zu durchbrechenden Quarzsandes. Einen Tag später folgten *Phleum pratense* und *Festuca pratensis*. In den Versuchen 1930 lief *Dactylus glomerata* am schnellsten auf, während *Alopecurus pratensis* und *Trisetum flavescens* als frühtreibende Arten annähernd gleichzeitig mit *Agrostis alba* folgten. Wahrscheinlich hat bei *Dactylis* die kräftige Koleoptile den schnelleren Durchbruch der Sanddecke bewirkt.

Um die Energie des Wurzelwachstums der verschiedenen Arten besser miteinander vergleichen zu können, folgte ich dem Vorgange von Roth (1926). Ich nahm als Grundlage bei jeder Art die Länge an, die ihre Wurzeln in den ersten 14 Tagen erreichten und berechnete den durchschnittlichen täglichen Zuwachs in mm (erster Zuwachs der Tabelle). Der durchschnittliche Zuwachs in der zweiten Wachstumsperiode von 6 Tagen wurde sodann in Beziehung zum ersten Zuwachs gesetzt, der der dritten Periode zu dem der zweiten usf. Die auf diese Weise erzielten Verhältniszahlen bezeichne ich nach dem Vorgange von Roth als « Beschleunigungsfaktoren ». Durch die Ermittlung dieser Werte ist es möglich, den Einfluss der Samengrösse auszuschalten.

Ueber die Resultate der Messungen und Berechnungen geben nachstehende Tabellen Aufschluss :

Tabelle 3.

Länge der längsten Keimwurzel in mm, Mittel aus je 50 Messungen.

Versuchspflanze	14 Tage	20 Tage	26 Tage	32 Tage	38 Tage
<i>Lolium italicum</i> . .	99 ± 2.41	157 ± 6.04	202 ± 5.78	283 ± 4.18	288 ± 5.24
<i>Arrhenatherum elatius</i>	83 ± 2.58	136 ± 5.47	165 ± 5.35	244 ± 5.81	262 ± 6.24
<i>Festuca pratensis</i> . .	61 ± 1.52	93 ± 2.71	151 ± 3.58	215 ± 5.06	233 ± 4.93
<i>Phleum pratense</i> . .	31 ± 1.11	47 ± 1.18	77 ± 2.24	118 ± 3.22	112 ± 3.41
<i>Alopecurus pratensis</i> .	19 ± 1.14	53 ± 2.28	75 ± 3.25	98 ± 5.42	136 ± 6.44
<i>Trisetum flavescens</i> .	16 ± 0.51	39 ± 1.60	56 ± 1.52	65 ± 2.84	106 ± 3.34
<i>Dactylis glomerata</i> .	30 ± 1.16	50 ± 1.55	106 ± 4.14	108 ± 4.59	140 ± 4.32
<i>Agrostis alba</i> . . .	15 ± 0.43	25 ± 1.33	51 ± 2.04	64 ± 2.29	81 ± 3.65

Tabelle 4.  
Längenzuwachs in mm pro Tag.

Versuchspflanze	1. Periode	2. Periode	3. Periode	4. Periode	5. Periode
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	7.10	9.50	7.50	13.50	0.83
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	5.93	8.83	4.83	13.20	3.00
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	4.35	5.33	9.66	10.66	3.00
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	2.22	2.66	5.00	6.83	
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	1.36	5.66	3.66	3.83	6.33
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	1.14	3.83	2.83	1.50	6.83
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	2.14	3.33	9.33	0.33	5.33
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	1.07	1.66	4.33	2.16	2.83

Tabelle 5.  
Beschleunigungsfaktoren.

Versuchspflanze	Erster Zuwachs in mm	Beschleunigungsfaktoren in den Perioden				Mittlere Beschleu- nigung
	I	II	III	IV	V	
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	7.10	1.34	0.77	1.80	0.06	2.21
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	5.93	1.48	0.54	2.73	0.22	2.18
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	4.35	1.23	1.81	1.10	0.28	1.75
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	2.22	1.19	1.88	1.37	—	1.33
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	1.36	4.16	0.65	1.05	1.91	1.83
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	1.14	3.36	0.74	0.53	4.55	2.06
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	2.14	1.56	2.80	0.12	16.15?	—
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	1.07	1.55	2.61	0.83	1.31	1.47

Tabelle 6.  
Trockensubstanzgewichte der Wurzeln und oberirdischen Teile in mg und Verhältniszahl des Gewichtes der oberirdischen Teile (Wurzeln = 100) bei 32 und 38 Tage alten Keimpflanzen.

Versuchspflanze	32 Tage			38 Tage		
	Wurzeln	Ob. Teile	Wurz. 100	Wurzeln	Ob. Teile	Wurz. 100
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	269.4	126.5	46	334.0	155.5	46
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	230.0	128.5	56	317.5	165.0	52
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	282.0	112.5	40	329.5	129.5	39
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	61.5	29.0	47	52.5	29.0	55
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	121.3	87.2	72	150.0	118.0	79
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	50.0	40.0	80	57.0	56.5	99
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	102.0	60.0	59	161.0	99.2	62
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	76.5	30.0	39	110.0	35.0	32



Die Betrachtung der vorliegenden Tabellen zeigt zunächst deutlich in den Massen und im Gewicht der Wurzeln eine Vorzugsstellung der Arten, welche ein höheres Karyopsen-Gewicht aufweisen. Es ist dies auch zu erwarten, denn der Same mit dem grösseren Nährstoffvorrat vermag in einem sterilen Substrat nicht nur mehr oberirdische Teile, sondern auch mehr und in diesem Falle auch längere Wurzeln auszubilden. Die grösste Länge in der Keimlingswurzel erreicht *Lolium italicum* mit 28.8 cm im Mittel von 50 Messungen; nur wenig nachstehend sind die Längen von *Arrhenatherum* und *Festuca pratensis*. Im Versuche 1930 steht *Dactylis* mit 14 cm an der Spitze. Geringer hingegen sind die Längen der Keimlingswurzeln der Arten mit niedrigem Karyopsengewicht, wie diejenigen von *Phleum*, *Trisetum* und *Agrostis*. Zum Vergleiche sind die 1000 Korn-Gewichte der einzelnen Arten angeführt: *Lolium italicum* 1.919, *Arrhenatherum* 3.30, *Festuca pratensis* 1.961, *Phleum* 0.343, *Dactylis* 1.09, *Alopecurus* 0.956, *Agrostis* 0.095.

In Uebereinstimmung mit diesen Befunden stehen auch die Ergebnisse der Versuche von K a m p e (1929), nach welchen innerhalb einer Sorte schwere Körner von Roggen und Weizen ein grösseres Wurzelsystem entfalten als leichte Körner.

Ueber die Zuwachsverhältnisse orientieren Tabellen 4 und 5. Hervortretend ist unter diesen Zahlen das schnelle Wachstum der beiden frühen Gräser: *Lolium italicum* und *Arrhenatherum*, die während 30 Tagen unter normalen Bedingungen einen mittleren täglichen Zuwachs von 8—9 mm an der kräftigsten Keimwurzel gemessen, aufweisen. Der durchschnittliche Zuwachs in der 1. Periode von 14 Tagen und die Beschleunigungsfaktoren der 2. Periode (14—20 Tage) ergeben einen stärkeren Zuwachs für *Lolium italicum*, *Arrhenatherum*, *Alopecurus*, *Trisetum*. Eine Ausnahme macht dabei als mässig spätes Gras *Dactylis glomerata*, indem seine Anfangsentwicklung etwas schneller ist als die der im gleichen Jahre untersuchten frühen Arten. Bei der dritten Messung hingegen ist der Zuwachs bei sämtlichen als spät bezeichneten Arten relativ grösser. Es kann daher nur mit Vorbehalt der Schluss gezogen werden, dass die späten Arten bereits im Keimlingsstadium in der Schnelligkeit der Wurzelentwicklung durch die frühen Arten übertroffen werden, wobei jedoch die Möglichkeit zuzugeben ist, dass die frühen Arten das Längenwachstum der Keimlingswurzel früher einstellen, weil ihre Funktionen bereits frühzeitig zum Teil durch die sich entwickelnden Kronenwurzeln übernommen werden. Bei Getreide mit grossem Reservestoffvorrat der Körner ist die grösste Keimwurzelentwicklung bereits 35 Tage nach der Saat erreicht (T o d a r o 1932). Hemmungen in ihrem Wachstum müssen jedenfalls schon früher eintreten. Um in dieser Richtung wirklich exakte Resultate feststellen zu können, wäre es notwendig, mit Saatgut zu arbeiten, das bei allen Arten dieselbe Keimenergie besitzen würde, oder es müssten —

sofern diese Voraussetzung nicht erfüllt werden kann — die Samen so ausgesät werden, dass alle Arten zu gleicher Zeit auflaufen.

Tabelle 6 zeigt die an 32 und 38 Tage alten Keimlingspflanzen ermittelten Trockensubstanzerträge von Wurzeln und oberirdischen Teilen. Die Verhältniszahlen sind für beide Zeitabschnitte annähernd dieselben, so dass eine Periode von 6 Tagen als zu kurz erscheint, um Aenderungen in der Entwicklung von Wurzeln und oberirdischen Teilen gewichtsmässig nachzuweisen. Das Gewicht der Einzelpflanzen ist so gering, dass, für die Ermittlung von Schwankungen in diesem kleinen Ausmasse, eine grössere Zahl von Einzelbestimmungen notwendig wären.

Eindeutige Folgerungen über den Wachstumsverlauf früher und später Arten im Keimlingsstadium lassen sich aus diesen Resultaten nicht ziehen. Andeutungen einer schnelleren Wurzelentwicklung der frühen Arten in der ersten Entwicklungsphase sind vorhanden. Die beiden frühen Gräser: *Lolium italicum* und *Arrhenatherum elatius* haben den grössten absoluten Wurzelzuwachs. Einwandfrei konnte hingegen ein Zusammenhang zwischen 1000 Korn-Gewicht einerseits, Wurzelgewicht und Wurzellänge anderseits, festgestellt werden.

2. Untersuchungen an Pflanzen aus Freilandkulturen. Kraus (1911) hat in seiner Arbeit über die biologischen Grundlagen des Grasbaus eine Beobachtung niedergelegt, die dahin geht, dass zwischen der Stärke der Triebe und der Stärke und dem Tiefgang der Wurzeln eine Wechselbeziehung deutlich bemerkbar ist. An stark wüchsigen, als Blütenstandsträger aufschossenden Halmen sollen sich auch die stärksten und tiefgehendsten Wurzeln vorfinden. Nach dieser Beobachtung müssen Gräser, die sich rasch entwickeln und auch frühzeitig mit dem Schossen beginnen, normalerweise ebenfalls ein schnelleres Wurzelwachstum aufweisen; denn wenn zwischen Stärke der Halme und Wuchskraft der Wurzeln eine Beziehung besteht, so wird diese auch in einer Parallelität der Wachstumsschnelligkeit zum Ausdruck kommen.

Ebenso findet auch Sinz (1913), dass die Massigkeit der oberirdischen Substanz, sowie auch der Umfang des Horstes in direktem Verhältnis zur Menge und zum Tiefgang der gebildeten Wurzeln stehen. Die Hauptursache für die Wüchsigkeit der einzelnen Gräser soll auf der mehr oder weniger grossen Wurzelproduktion beruhen.

Diese Befunde sind zutreffend, solange die Untersuchungen innerhalb einer Art durchgeführt werden. Es ist klar, dass kräftige Pflanzen einer Art bei gleichen Bedingungen auch ein grösseres Wurzelsystem entfalten als schwache Pflanzen. Dagegen können sie bei der Betrachtung verschiedener Arten kaum Gültigkeit haben, denn es ist wohl möglich, dass eine schwache Fromentalpflanze der Menge nach ein ebenso grosses Wurzelsystem besitzt als eine stark entwickelte Timothee-



pflanze. Ausschlaggebend ist dabei die Leistungsfähigkeit der Wurzeln, die nicht zahlenmässig erfasst werden kann. Mit Hilfe einer Gewichtsbestimmung oder Längenmessung lässt sich nur die Wurzelmenge ermitteln. Aus dieser, im Verhältnis zum oberirdischen Ertrag, glaubt man dann bei im übrigen gleichen Wachstumsbedingungen, gewisse Schlüsse auf die Leistungsfähigkeit der Wurzeln ziehen zu können.

Roth (1926) untersuchte den Verlauf der Wurzelentwicklung bei früh- und spätreifenden Hafersorten. Dabei ergab sich, dass die spätreife Hafersorte Beseler II, in drei verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht, den höchsten prozentualen Wurzelanteil an der Gesamternte besitzt. Die Berechnung der Beschleunigungsfaktoren ergibt aber für die frühreife Sorte Schrickers B 31 einen grösseren Wert zwischen der ersten und zweiten Periode als bei der spätreifen Sorte. In der dritten Periode hingegen ergibt die spätreife Sorte den grösseren Beschleunigungsfaktor. Der Einfluss der Früh- oder Spätreife auf das Bewurzelungsvermögen und den Wachstumsrhythmus wird von Roth dahin zusammengefasst, dass von den untersuchten Hafersorten die frühreife Kultursorte mit der Beschleunigung der Wurzelbildung früher beginnt.

In ähnlicher Weise haben wir im folgenden diese Beziehungen bei früh- und spätreibenden Gräsern einem nähern Studium unterzogen. Im Gegensatz zu den Versuchen Roths handelt es sich hier aber nicht um Sorten einer einzelnen Art, sondern um mehrere Arten und um Versuche, die nicht in Gefässen, sondern in Freilandböden durchgeführt worden sind. Als Versuchsarten wählten wir die durch eine besonders rasche Entwicklung ausgezeichneten Gräser: *Lolium italicum* und *Arrhenatherum elatius* einerseits und die beiden spätreibenden Gräser: *Festuca pratensis* und *Phleum pratense* anderseits. Zu drei verschiedenen Zeiten entsprechend einem Alter von 3, 5 und 12 Monaten wurden jeweils mehrere Pflanzen einer Art auf ihre Bewurzelung, im speziellen aber auf den Wurzeltiefgang, auf das Wurzelgewicht auch in seinem Verhältnis zu dem Gewichte der oberirdischen Teile, auf die Wurzelzahl, Wurzellänge und auf ihre Ausbildungsweise hin untersucht, so dass durch Vergleiche der Resultate aus den verschiedenen Entwicklungsphasen ein klares Bild über die Zuwachsverhältnisse und über das Wachstum der Wurzeln überhaupt zu erwarten war.

Die Versuche sind auf dem Versuchsfeld der Eidg. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Oerlikon bei Zürich in den Jahren 1929 und 1930 ausgeführt worden. Als Uebersicht über die Witterungsverhältnisse lassen wir eine Tabelle über Temperaturen und Niederschläge während der Dauer der Versuche folgen.

Witterungsbericht von Zürich der Schweiz. Meteorologischen Zentralanstalt  
Mai 1929—1931.

Jahr und Monat	Temperatur ° C				Niederschlag	
	Mittel	Abweichung vom Mittel	Maximum	Minimum	mm	Abweichung vom Mittel
1929:						
Mai . . . . .	13.7	0.9	28.2	6.4	57	— 53
Juni . . . . .	17.1	0.7	27.4	8.9	129	— 5
Juli . . . . .	18.8	0.6	32.4	9.9	123	— 6
August . . . . .	17.4	0.2	29.5	10.2	88	— 44
September . . . . .	17.1	3.1	30.4	5.0	64	— 41
Oktober . . . . .	10.3	1.7	25.4	— 0.6	113	+ 19
November . . . . .	4.6	0.9	13.4	— 2.6	39	— 30
Dezember . . . . .	3.8	4.0	11.7	— 8.2	111	+ 38
1930:						
Januar . . . . .	1.8	3.1	11.7	— 2.8	33	— 20
Februar . . . . .	0.4	— 0.4	12.8	— 8.4	17	— 39
März . . . . .	5.6	1.4	16.8	— 2.0	74	+ 1
April . . . . .	9.5	0.8	24.4	1.6	168	+ 77
Mai . . . . .	12.0	— 0.8	24.6	4.8	182	+ 72
Juni . . . . .	19.3	2.9	29.2	13.5	81	— 53
Juli . . . . .	16.8	— 1.4	31.2	7.9	251	+ 122
August . . . . .	17.1	— 0.1	28.8	10.0	129	— 3
September . . . . .	14.8	0.8	27.8	8.2	70	— 35
Oktober . . . . .	9.4	0.8	18.8	2.8	143	+ 49
November . . . . .	7.2	3.5	18.8	— 2.2	117	+ 48
Dezember . . . . .	1.6	1.8	9.2	— 4.4	47	— 26
1931:						
Januar . . . . .	0.4	1.3	9.8	— 10.0	98	+ 45
Februar . . . . .	— 0.4	— 1.2	9.4	— 9.2	89	+ 33
März . . . . .	1.5	— 2.5	15.4	— 7.2	129	+ 56
April . . . . .	7.8	— 0.9	19.6	— 3.2	85	— 6

Niederschläge und Feuchtigkeit, ebenso auch die Bodenverhältnisse sind in jeder Beziehung einem gedeihlichen Futterbau günstig. Ueber einige physikalische Eigenschaften des Bodens gibt nachstehende Tabelle Aufschluss. Die Bestimmungen sind mit Hilfe der Methode Burger (1922) durchgeführt worden.

Tabelle 7.  
Physikalische Bodenuntersuchungen.

Tiefe	Wasser-Kapazität		Porenvolumen	Spezifisches Gewicht
	Gewichts-%	Volumen-%		
0—10 cm	34.6	45.3	51.7	2.71
10—20 "	31.4	40.7	51.6	2.63
20—30 "	30.1	40.5	47.8	2.57
30—40 "	26.7	37.9	46.4	2.65
40—50 "	26.6	39.2	44.4	2.65



Nach der Schlämmung nach K o p e c k y und dem Klassifikations-Dreieck Diserens-Wiegner ist der Boden bei einem  $\text{CaCO}_3$ -Gehalt von 2.6 % als schwach mergeliger, toniger Lehm zu bezeichnen.

Die Ergebnisse der chemischen Bodenuntersuchung sind uns von der Eidg. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Oerlikon zur Verfügung gestellt worden. Sie zeigen, dass der Boden bei einem geringen Phosphorsäure-Gehalt auch ziemlich arm an Kali ist. Er enthält im Neubauer-Versuch:  $\text{P}_2\text{O}_5$  1.9 mg,  $\text{K}_2\text{O}$  17.9 mg; im HCl-Auszug Prozent:  $\text{P}_2\text{O}_5$  0.13, N 0.16,  $\text{K}_2\text{O}$  0.08, CaO 3.11. Seine Reaktion ist mit einem pH von 8.37 stark alkalisch.

Als Vorfrucht trug der Boden im Jahre 1928 Sommerweizenzüchtungen. Die Aussaat der Grassamen erfolgte am 17. Juni 1929 in kleine Beete von 1.5 m Länge und 0.6 m Breite in einem Reihenzwischenraum von 20 cm. In den Reihen wurden die Pflanzen kurze Zeit nach dem Auflaufen auf 10 cm Abstand vereinzelt. Die jungen Keimpflanzen mussten, um die nach der Saat folgende trockene Witterung überstehen zu können, einige Male beregnet werden. Der Versuch ist in drei Parallelen ausgeführt worden, d. h. bei jeder Untersuchungsperiode sind die Pflanzen der mittleren Reihe aus drei verschiedenen Beeten ausgewaschen worden. Zu diesem Zwecke haben wir zur Zeit der Ausspülung zwischen den Beeten Gräben aufgeworfen, in welchen von der Seite und von unten beginnend mittelst eines scharfen Wasserstrahls die Erde langsam und sorgfältig um die Pflanzen gewaschen wurde. Die einzelnen Pflanzen befestigten wir mit ihren oberirdischen Teilen an einer Stange. Die Ausspülung war beendet, nachdem die Pflanzen vollständig frei an dieser Stange hingen. Die weitere Aufgabe bestand dann darin, die Wurzelsysteme der Einzelindividuen, die durch das Auswaschen besonders stark in einandergeraten waren, zu trennen. Dies konnte mit etwas Geduld in einem Wasserbassin ohne Beschädigungen erreicht werden. Das Wasser, welches sich beim Ausspülen am Grabengrunde ansammelte, wurde, um einer Beeinflussung der Feuchtigkeitverhältnisse in den Nachbarzellen vorzubeugen, fortwährend durch eine Pumpanlage weggeleitet.

Die Durchführung der Untersuchungen nach der oben beschriebenen Arbeitsweise kann selbstredend nicht Anspruch auf Fehlerfreiheit erheben. Das Freilegen eines Wurzelsystems, wie es den Gräsern eigen ist, ohne Verletzungen vorzunehmen, ist unter den vorliegenden Umständen ein Ding der Unmöglichkeit. Aber auch mit Hilfe eines Stahlzylinders, wie dieser von Hellriegel (1883), von von Seelhorst (1902) und neuerdings in abgeänderter Form von Boonstra (1931) Verwendung fand, gelingt es nicht, verlustlos zu arbeiten. Zudem liess der Boden, der im Untergrund vereinzelt grössere Steine aufweist, und auch die mangelnden Einrichtungen nicht zu, solche Zylinder bis nahezu 2 m Tiefe einzurammen. Auch die Methode Witte (1929), die nicht in einem Auswaschen, sondern einem schichtenweisen Ausgraben des Bodens und Zählen der Wurzeln auf einer Reihe von Bodenquerschnittsflächen besteht, konnte für unsere Zwecke nicht genügen, denn wir benötigten entsprechend der gestellten Aufgabe das gesamte, intakte Wurzelsystem. Damit aber die Resultate an Zuverlässigkeit gewinnen, haben wir zu den nähern Bestimmungen, wie Gewicht, Zahl der Wurzeln und Triebe und Gesamtlänge 6 mittlere Pflanzen ausgewählt und die Ergebnisse nach der Fehlerwahrscheinlichkeitsrechnung bearbeitet. Ferner ist durch diese Arbeitsweise ein Zusammenfallen der Wurzeln

aus ihrer natürlichen Lage nicht zu umgehen. Um dennoch ein Bild über die seitliche Verbreitung der Wurzeln zu erhalten, versuchten wir, sie im Verlaufe der Ausspülung durch Messungen und Aufzeichnungen festzuhalten. In gleicher Weise wurden auch die Zahlen über den Tiefgang der Wurzeln ermittelt. Diese bedeuten also nicht die grösste Länge einer Wurzel, sondern die maximale Tiefe, in die eine Pflanze mit ihren Wurzeln vorgedrungen ist.

Die Auswaschungen der Wurzeln haben zu nachstehenden Zeiten stattgefunden: 1. Ausspülung 17. September bis 23. September 1929, 2. Ausspülung 5. November bis 13. November 1929, 3. Ausspülung 19. Juni bis 25. Juni 1930. Die Pflanzen haben somit bei der ersten Auswaschung eine Vegetationsperiode von 3 Monaten hinter sich. Die Messungen des Tiefganges ergeben für diese Zeit im Mittel von je 15 Pflanzen pro Beet:

Tabelle 8.

Versuchspflanze	Beet I cm	Beet II cm	Beet III cm	Maximal- tiefe
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	61.6 ± 3.5	62.4 ± 2.7	56.8 ± 3.4	97
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	78.9 ± 2.6	78.2 ± 5.6	82.4 ± 2.7	105
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	41.3 ± 1.9	41.5 ± 2.9	39.3 ± 1.8	72
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	37.2 ± 2.0	33.3 ± 1.3	34.8 ± 2.2	52

Deutlich kommt in diesen Zahlen die stark entwickelte Fähigkeit der jungen Graspflanzen, mit den Wurzeln zunächst der Tiefe nach vom Boden Besitz zu ergreifen, zum Ausdruck. Sie weisen aber auch schon darauf hin, dass diese Fähigkeit bei den verschiedenen Arten nicht in gleich starkem Masse ausgebildet ist. So ergibt sich für die beiden frühen Arten: *Lolium italicum* und *Arrhenatherum elatius* in dieser ersten Periode ein grösserer Längenzuwachs als für die beiden späten Arten. Wir besitzen zwar über den normalen Wurzeltiefgang einer Art noch keine Anhaltspunkte, so dass auf Grund dieser Messungen auch keine weiteren Aussagen über den Wachstumsverlauf der Wurzeln bei frühen und späten Arten gemacht werden können. Darüber wird erst die Ermittlung der Zuwachsverhältnisse Klarheit bringen. Immerhin ist wohl in der Energie, mit welcher die jungen Graspflanzen ihre Wurzeln in die Tiefe hinabsenden, eine gewisse Sicherung gegenüber Trockenperioden zu erblicken, dies um so mehr, als sich die Zahl der Kronenwurzeln nicht in dem Masse vermehrt, wie sich ihre Längen vergrössern. Stellt man diese Befunde den Resultaten aus den Keimlingswurzel-messungen gegenüber, so erhält man eine prozentuale Längenzunahme von: *Lolium italicum* 53, *Arrhenatherum* 67, *Festuca pratensis* 44 und



*Phleum* 47. Dieser Vergleich leidet allerdings an dem Fehler, dass sowohl die Methode, als auch die Versuchsbedingungen in den beiden Versuchen verschieden waren. In Uebereinstimmung mit diesen Freilanduntersuchungen stehen aber einige Resultate von K r a u s (1911), der für zwei- bis dreiwöchige Wiesenschwingel- und Timotheepflanzen einen Tiefgang von 20 bzw. 17 cm fand, während er bei den gleichen Arten nach 4monatiger Vegetationszeit einen solchen von 68 bzw. 64 cm ermitteln konnte. Die Differenz zwischen frühen und späten Arten, wie sie aus den obenstehenden Prozentzahlen hervorgeht, darf deshalb wohl als sichergestellt betrachtet werden.

Nach einer Arbeit eines amerikanischen Forschers C. E. M i l l a r (1930) über die Wurzelsysteme junger Maispflanzen in Beziehung zur Düngieranwendung ist die Wurzelentwicklung in verschiedenen Böden zunächst eine ganz oberflächliche. Die Spitzen 9 Zoll langer Wurzeln liegen erst 2—3 Zoll unter der Oberfläche. Dies soll wichtig und vorteilhaft sein für die schnelle Wirkung künstlicher Düngemittel. Es stehen diese Resultate anscheinend im Gegensatz zu den unsrigen, die in erster Linie im Jugendstadium ein stark entwickeltes Tiefenwachstum ergeben haben, sowie auch S c h u l z e (1911) diese Tatsache an sämtlichen Getreidearten feststellen konnte. Die Resultate Millars müssen deshalb auf ein abweichendes Verhalten des Maises zurückgeführt werden. Nach den Untersuchungen W e a v e r ' s (1926) bildet tatsächlich der Mais eine Ausnahme, indem bei ihm entsprechend den Resultaten Millars anfänglich eine ganz oberflächliche Bewurzelung zu beobachten ist.

Es darf hier darauf hingewiesen werden, dass sich der Mais auch in anderer Beziehung grundsätzlich von den übrigen Getreidearten und den meisten Futtergräsern unterscheidet. Er ist nach G a r n e r und A l l a r d (1920) u. a. eine Kurztagpflanze, während Weizen, Gerste, Hafer und Roggen nach ihnen, D o r o s h e n k o (1927, 1929) usw. und die Futterpflanzen nach T i n k e r (1925) Langtagpflanzen sind. Durch die Untersuchungen von M a x i m o w und seiner Mitarbeiter ist der Zusammenhang zwischen der durch die Tageslänge bedingten oberirdischen Entwicklung und dem Wurzelwachstum festgestellt worden, so dass es ohne weiteres verständlich ist, dass der Mais auch in der Entwicklung seiner Wurzeln ganz anders reagieren muss.

Nach den Ergebnissen der Längenmessungen bei der ersten Auspflanzung liegen die Unterschiede zwischen den einzelnen Beeten innerhalb der Fehlergrenze, so dass die nächsten Messungen nicht mehr für das einzelne Beet, sondern für alle drei Parallelen ausgeführt worden sind. Bei der zweiten Auswaschung fünf Monate nach der Saat ergaben sich im Mittel von je 25 Messungen folgende Tiefgänge :

Tabelle 9.

Versuchspflanze	Mittel cm	Maximaler Tiefgang cm
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	70.0 ± 2.7	102
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	100.6 ± 5.3	145
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	62.2 ± 3.0	112
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	42.7 ± 1.3	60

Ermittelt man den durchschnittlichen täglichen Zuwachs für beide Perioden und dividiert man den der zweiten durch den ersten, so entstehen in der gleichen Reihenfolge nachstehende Beschleunigungsfaktoren: 0.30, 0.45, 0.89, 0.38.

Die Reihenfolge in der Zunahme des Tiefganges der Wurzeln hat sich somit bereits in der zweiten Periode zugunsten der späten Arten verändert. Im weitem ergeben diese Resultate eine deutliche Verlangsamung des Tiefenwachstums, was wiederum ein Beweis dafür ist, dass das Tiefenwachstum in der frühesten Entwicklungszeit besonders ausgeprägt ist. Andererseits wird aber auch die vorgerückte Jahreszeit auf die Wachstumsschnelligkeit verzögernd gewirkt haben.

Noch deutlicher kommt ein Erlahmen im Tiefenwachstum aus den Zahlen der dritten Auswaschung, die das Mittel aus 10 Messungen darstellen, zum Ausdruck.

Tabelle 10.

Tiefgang der Wurzeln nach 12 Monaten.

Versuchspflanze	Mittel cm	Maximaler Tiefgang cm
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	126 ± 4.2	145
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	152 ± 5.1	170
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	107 ± 4.8	140
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	104 ± 4.8	125

Tabelle 11.

Beschleunigungsfaktoren.

Versuchspflanze	II : III	I : III
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	0.31	0.26
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	0.19	0.23
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	0.28	0.40
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	0.56	0.45

Auch in der dritten Periode ist der Längenzuwachs bei den späten Arten ebenso gross oder sogar grösser als bei den frühen Arten. *Phleum* hat im zweiten Vegetationsjahr unter den vier untersuchten Gräsern



die stärkste Längenzunahme zu verzeichnen. Während die frühen Gräser entsprechend der raschern oberirdischen Entwicklung und der Bildung stärkerer Triebe in der Intensität des Längenwachstums der Wurzeln die späten Arten in der ersten Entwicklungsphase übertreffen, weisen die späten Arten in der zweiten und dritten Untersuchungsperiode eine relativ ebenso grosse oder sogar eine grössere Längenzunahme im Wurzeltiefgang auf. Bei keiner Art ist aber der Zuwachs des Tiefganges so gross wie in der Zeit von der Saat bis zu 3 Monaten. Im Erlahmen der Längenzunahme der Wurzeln unterscheiden sich frühe und späte Arten insofern, als jene ihren maximalen Wurzeltiefgang in kürzerer Zeit erreichen. Es entspricht aber nicht den Tatsachen, wenn K r a u s (1911) den maximalen Tiefgang für raschwüchsige Arten am Ende der ersten Vegetationsperiode als erreicht betrachtet. Die Zunahme, die sich aus unseren Messungen für die zweite Vegetationsperiode noch ergibt, beträgt in Prozenten: *Lolium italicum* 44, *Arrhenatherum* 34, *Festuca pratensis* 42 und *Phleum* 69. In gleicher Weise konnten auch W i t t e (1929) im zweiten Jahr, K o e n e k a m p und K ö n i g (1929) noch in spätern Jahren Längenzunahmen im Wurzeltiefgang feststellen.

Der Anteil der in grosse Bodentiefen gehenden Wurzeln bei den verschiedenen Arten ist verschieden gross. Es kann somit aus den blossen Ermittlungen über die Längenzunahme, ohne Berücksichtigung der Zahl der Wurzeln, noch kein bestimmter Schluss über das Verhalten des Wurzelwachstums im gesamten bei frühen und späten Arten gezogen werden. Zu diesem Zwecke muss das totale Wurzelsystem zur Untersuchung herangezogen werden. Um das Wachstum aller Wurzeln zu verfolgen, bieten sich verschiedene Möglichkeiten. Es kann durch Gewichtsfeststellungen oder durch die Ermittlung der totalen Länge des Wurzelsystems oder auch durch die Bestimmung der Zahl der Wurzeln geschehen. Keine dieser Bestimmungen vermag aber etwas über die physiologische Leistung der Wurzeln auszusagen. Auch die Ermittlung der zur Ernährung der Pflanze wichtigsten Wurzelteile, die Wurzelhaare, kann nicht genügen, um diese Frage zu beantworten. In neuerer Zeit versucht man in dieser Richtung weiter vorzudringen, indem verschiedene physiologische Methoden in die Forschung eingeführt werden.

Die Gewichtsbestimmungen, welche sowohl an Wurzeln als auch an den oberirdischen Teilen vorgenommen worden sind, und über deren Resultate die Tabellen 12 und 14 Aufschluss geben, erfolgten mit den Messungen über den Tiefgang nach 3, 5 und 12 Monaten. Aus der Differenz der Gewichtsbestimmungen müssen, sofern sich frühe und späte Arten in der Schnelligkeit der Wurzelgewichtszunahme unterscheiden, verschieden grosse Zunahmen resultieren. Die Ergebnisse der Gewichtsbestimmungen sind in gleicher Weise wie die der Messungen über den Wurzeltiefgang ausgewertet worden, d. h. wir berechneten den Beschleunigungsfaktor in der Gewichtszunahme. Das Material zu

diesen und den folgenden Bestimmungen stammt aus den Freilandversuchen, über deren Anordnung bereits berichtet worden ist. Aus der Zahl der freigelegten Pflanzen sind jeweils sechs mittlere Exemplare zur näheren Untersuchung ausgewählt worden.

Tabelle 12.

Durchschnittliches Trockensubstanzgewicht der Wurzeln einer Pflanze in g.

Versuchspflanze	3 Monate	5 Monate	12 Monate
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	1.30 ± 0.103	2.21 ± 0.245	4.57 ± 1.02
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	1.49 ± 0.140	2.73 ± 0.067	5.23 ± 0.94
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	0.49 ± 0.160	1.26 ± 0.075	5.36 ± 0.77 <sup>1</sup>
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	0.29 ± 0.038	0.79 ± 0.081	2.40 ± 0.78

<sup>1</sup> 4 Pflanzen.

Tabelle 13.

Beschleunigungsfaktoren.

Versuchspflanze	II:I	III:II	III:I
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	1.04	0.74	0.83
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	1.21	0.58	0.82
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	2.37	1.52	3.32
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	2.61	0.93	2.45

Wenn wir für das Tiefenwachstum nach der zweiten und besonders nach der dritten Auswaschung ein Erlahmen feststellen konnten, so gilt dies nicht für das Gesamtwurzelgewicht. Der durchschnittliche tägliche Zuwachs übertrifft in der zweiten Periode den der ersten 3 Monate, so dass für das Nachlassen des Tiefenwachstums die vorgerückte Jahreszeit (Oktober und November) nicht in Frage kommen kann. Uebereinstimmung zeigt sich aber im Verhalten der frühen und späten Arten. Das Wurzelwachstum ist bei den raschwüchsigen Arten im ersten Vegetationsjahr am grössten. Im zweiten Jahr hingegen tritt die Wurzelzunahme schon wesentlich zurück. Die späten Arten zeigen als Hauptcharakteristikum ein geringes Wurzelwachstum in der auf die Saat folgenden Zeit von etwa 2—3 Monaten. Aber auch für sie ist die Wurzelentwicklung im ersten Vegetationsjahr relativ grösser als im zweiten, so dass sich die beiden Gruppen in erster Linie durch eine verschiedene Anfangsentwicklung unterscheiden, obwohl auch die Beschleunigungsfaktoren für die späten Arten im zweiten Vegetationsjahr eine relativ grössere Wurzelzunahme nachweisen. Das Wurzelwachstum bzw. die Zunahme im Wurzelgewicht ist somit bei den frühen Arten früher abgeschlossen; es fällt für diese im zweiten Jahre wesentlich kleiner aus.

Ferner ergibt sich aus diesen Bestimmungen die Tatsache, auf die schon K r a u s (1914) hingewiesen hat, dass sich mit dem Nachlassen



des Tiefenwachstums eine um so intensivere seitliche Wurzelausbreitung einstellt. Darin liegt wiederum eine Bestätigung dessen, was bereits aus den Ergebnissen über die Längenmessungen geschlossen werden konnte, dass nämlich die Pflanzen anfänglich mit ihren Wurzeln der Tiefe nach Besitz ergreifen, um erst später in vermehrtem Masse zu einer seitlichen Wurzelausbreitung zu schreiten. Diese vermag auch im zweiten Vegetationsjahr — bei den späten Arten ausgeprägter als bei den frühen — anzudauern, so dass von einer abgeschlossenen Wurzelentwicklung im ersten Jahr nicht die Rede sein kann. Es ist auch zu erwarten, dass mit der Zunahme der Triebe eine Vermehrung der Wurzeln und somit eine Erhöhung des Wurzelgewichtes Hand in Hand gehen muss.

Parallel zu den Trockensubstanzbestimmungen der Wurzeln erfolgten auch diejenigen der oberirdischen Teile.

Tabelle 14.

Durchschnittliches Trockensubstanzgewicht der oberirdischen Teile einer Pflanze in g.

Versuchspflanze	3 Monate	5 Monate	12 Monate
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	2.91 ± 0.134	5.24 ± 0.491	15.52 ± 2.87
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	3.45 ± 0.140	6.48 ± 0.639	13.07 ± 2.85
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	0.80 ± 0.099	2.03 ± 0.096	17.09 ± 2.58
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	0.50 ± 0.072	1.65 ± 0.136	12.16 ± 4.34

Tabelle 15.

Beschleunigungsfaktoren.

Versuchspflanze	II : I	III : II	III : I
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	1.20	1.26	1.45
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	1.30	0.62	0.92
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	2.31	3.50	7.21
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	3.42	2.61	7.70

Auch aus diesen Zusammenstellungen lassen sich ähnliche Folgerungen ableiten. Es sind wieder die frühen Arten, die anfänglich eine stärkere oberirdische Entwicklung zeigen. Mit Ausnahme des *Arrhenatherum* ist die Zunahme im zweiten Vegetationsjahr grösser als im ersten. Die Beschleunigungsfaktoren weichen jedoch von denjenigen des Wurzelzuwachses ab. Dies ergibt sich auch aus dem Verhältnis des Wurzel- zum Gesamtgewicht. In der nachfolgenden Tabelle ist das bei den verschiedenen Arten auf 100 Teile Wurzel-Trockensubstanzgewicht entfallende Trockensubstanzgewicht von Blatt- und Stengelteilen zusammengestellt.

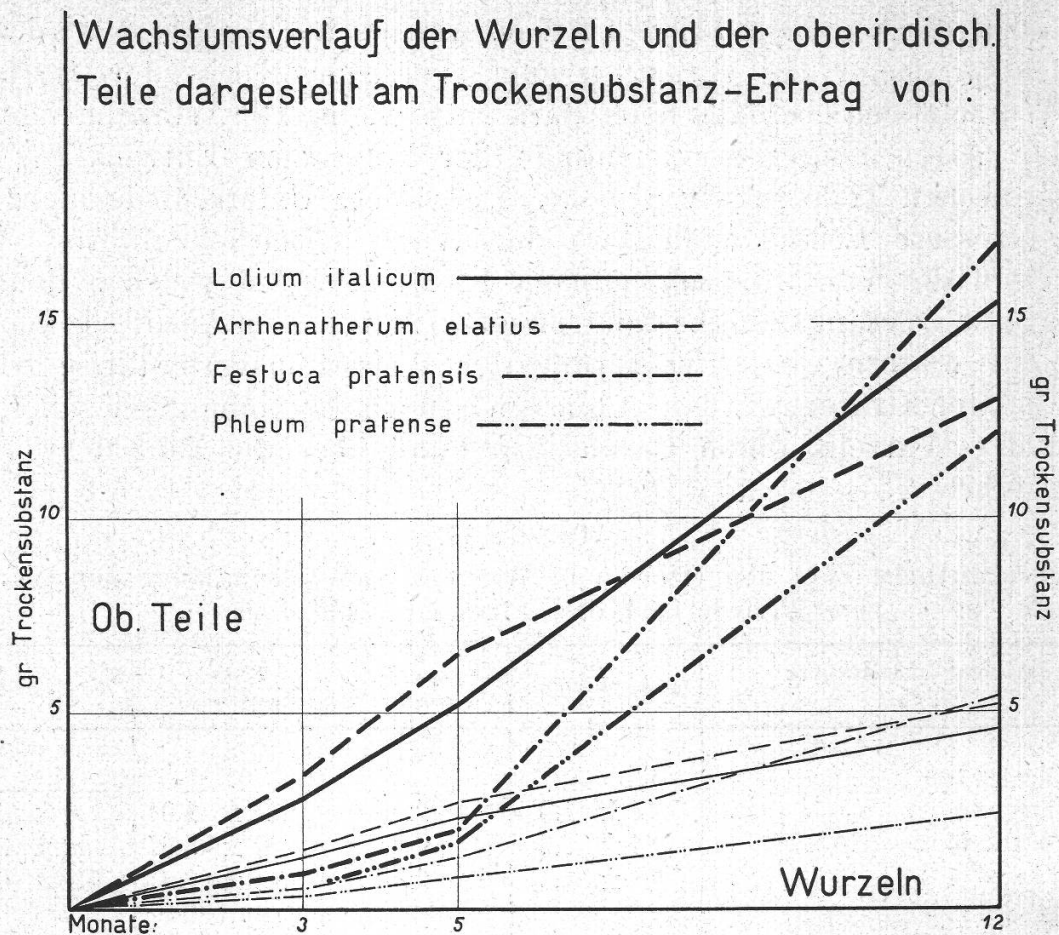


Fig. 1.

Tabelle 16.

Gewicht der oberirdischen Substanz auf 100 Teile Wurzeln.

Versuchspflanze	3 Monate	5 Monate	12 Monate
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	225	231	339
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	232	231	250
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	163	161	319
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	172	209	507

Der Anteil der Wurzeln am Gesamtgewicht weist bei den frühen Arten in drei Auswaschungszeiten nicht die grossen Schwankungen auf, wie sie bei den späten Arten besonders im Zeitraum zwischen 5 und 12 Monaten auftreten. Dies ist ein Hinweis darauf, dass bei den früh treibende Gräsern der Zeitpunkt des Gleichgewichtes im Wurzelzuwachs und im Zuwachs der oberirdischen Teile schneller erreicht wird. Diese Erscheinung ist nicht überraschend, denn die frühen Arten zeichnen sich durch eine rasche oberirdische Entwicklung aus, was den grössern Anteil der oberirdischen Teile am Gesamtgewicht leicht erklärt. Die Wurzelentwicklung ist aber zunächst auch bei den frühen Arten gegenüber Blatt- und Halmteilen im Vorsprung. Da aber das Wachstum



der oberirdischen Teile bei den frühen Arten schneller ist, so wird auch dementsprechend das Verhältnis zum Wurzelgewicht weiter, trotzdem die Wurzeln sich ebenfalls noch stark entwickeln. Die Wurzelmenge der späten Arten hingegen ist infolge der langsamen Entwicklung der oberirdischen Teile relativ grösser. Dass diese Unterschiede nicht auf eine grössere Leistungsfähigkeit der Wurzeln zurückzuführen sind, beweisen die Verhältniszahlen nach 12 Monaten, in welchen deutlich die grosse Leistungsfähigkeit der Timothe-Wurzel zum Ausdruck kommt.

Zur weiteren Charakterisierung der Wachstumsverhältnisse früher und später Gräser wurden schliesslich noch Bestimmungen über die Zahl der Wurzeln, deren Gesamtlänge und über die Zahl der Triebe ausgeführt.

Tabelle 17.

Durchschnittliche Zahl der Triebe und Wurzeln, und Gesamtlänge der Wurzeln einer Pflanze nach drei, fünf und zwölf Monaten.

Zählung und Messung an	<i>Lolium italicum</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Festuca pratensis</i>	<i>Phleum pratense</i>
3 Monate:				
Triebe . . . . .	14 ± 1.3	18 ± 0.9	8.5 ± 1.0	6 ± 0.4
Wurzeln . . . . .	84 ± 7.5	110 ± 10.4	67 ± 8.6	42 ± 3.3
Länge m . . . . .	14.8 ± 1.3	18.6 ± 1.3	9.1 ± 1.2	5.3 ± 0.7
5 Monate:				
Triebe . . . . .	19 ± 3.7	27 ± 0.9	16 ± 0.4	11 ± 1.1
Wurzeln . . . . .	182 ± 16.7	128 ± 22.8	102 ± 2.4	66 ± 9.0
Länge m . . . . .	30.4 ± 1.10	33.5 ± 5.8	22.2 ± 2.1	11.5 ± 1.2
12 Monate:				
Triebe . . . . .	33.5 ± 6.4	22 ± 3.3	39 ± 1.3	13 ± 2.5
Wurzeln . . . . .	356 ± 32.1	180 ± 21.2	292 ± 38.6	170 ± 12.2
Länge m . . . . .	79.7 ± 10.8	52.0 ± 7.4	60.0 ± 3.2	31.6 ± 3.7

Die Zunahmen in Prozenten ausgedrückt betragen :

Tabelle 18.

Versuchspflanze	vom 3 bis 5. Monat			vom 5. bis 12. Monat		
	Triebe	Wurzeln	Länge	Triebe	Wurzeln	Länge
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	36	122	101	76	95	162
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	50	16	80	—	40	55
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	88	52	144	144	186	170
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	83	57	117	18	157	175

Diese Befunde zeigen ebenfalls eine gute Uebereinstimmung zu dem, was bereits aus den Ergebnissen des Tiefganges und der Gewichtsbestimmungen geschlossen werden konnte. Die Unregelmässigkeit, die bei der starken Zunahme der Zahl der Wurzeln vom 3. zum 5. Monat

bei *Lolium italicum* ins Auge sticht, findet ihre Erklärung dadurch, dass *Lolium italicum* an den Bestockungsknoten viele schwache Wurzeln bildet, die mehr den Charakter von Haarwurzeln besitzen und zu einer starken Verfilzung des Wurzelwerkes beitragen. Ebenso kann die geringe Zunahme in der Zahl der Triebe bei *Phleum* zwischen 5 und 12 Monaten darauf zurückgeführt werden, dass bei den Zählungen auch die sterilen Triebe mitberücksichtigt worden sind, deren Zahl aber am Ende des ersten Vegetationsjahres verhältnismässig grösser war.

Was die Angaben über die Längenmasse und die Zahl der Wurzeln betrifft, so beziehen sich diese lediglich auf die Wurzeln erster Ordnung. Eine Messung der Wurzeln zweiter und dritter Ordnung liesse sich wohl bei Pflanzen im Alter von 3 Monaten noch ausführen. Bei ältern Pflanzen hingegen ist sie bereits zu gross, so dass sich die Messung auf die Wurzeln erster Ordnung beschränken muss.

### *C. Besprechung der Ergebnisse.*

Die beträchtlichen Masse, die wir im Tiefgang der Graswurzeln, in dieser Arbeit festgestellt haben, erbringen von neuem den Beweis, dass die Bewurzelung der Gräser keineswegs nur oberflächlich ist. Mitbestimmend für die Ansicht einer flachen Wurzelverbreitung mag nicht nur das Fehlen einer dominierenden Pfahlwurzel gewesen sein, sondern auch der Umstand, dass bei den Gräsern die Wurzeln in den obersten Bodenschichten stark hervortreten, meist einen dichten Filz bilden und ferner deshalb, weil nach der Zahl beurteilt, nur ein kleiner Teil von ihnen in tiefere Bodenschichten eindringt. Die Zahl der tiefer gehenden Wurzeln kann je nach der Art verschieden gross sein. In der neuesten Auflage « Erkennen und Bestimmen der Gräser » von W. S t r e c k e r (1927) ist immer noch folgendes zu lesen :

« Da alle Kronenwurzeln gleichwertig sind, haben die Gräser keine nach unten vorauseilende Haupt- oder Pfahlwurzel. Die Kronenwurzeln sind annähernd gleich stark, so dass sie mit ihren feinen Verzweigungen einen Büschel bilden, und sich gedrängt schräg nach allen Richtungen, vorwiegend in der obern Schicht des Bodens bis zu einer Tiefe von höchstens 15 cm, verbreiten. Es ist dies wichtig hervorzuheben, weil man gelegentlich auf schönen Tafeln tiefgehende Graswurzeln in dichten, wohl bis 50 cm langen Büscheln findet. Einen normalen Zustand der Verbreitung der Wurzeln geben solche Darstellungen der Wurzeln nicht wieder, weil sie aus tiefgelockertem Boden entnommenen Pflanzen entstammen, oder in langen schmalen Glashäfen gezogen sind, bei denen man die Düngemittel ganz in die Tiefe versenkt hat, so dass die Wurzeln gezwungen waren, sie hier zu suchen. »

An anderer Stelle bemerkt Strecker zu dieser Frage weiter :

« Die anfänglich lockere Struktur des Bodens geht durch das Weiden mehr und mehr zurück, die Wurzeln durchwachsen selbst in den leichteren, lockeren Böden eine Schicht von höchstens 15 cm, eine Tiefe von 20 cm dürfte schon zu den Ausnahmen gehören. Die Gräser sind ihrer ganzen Anlage und Ausbildung nach nur auf die Ausbreitung in der allerersten dünnen Bodenschicht angewiesen und so wird es immer bleiben. »



Es ist zu erwarten — K r a u s (1911) hat dies auch nachgewiesen — dass die Bewurzelungsverhältnisse, im besondern der Tiefgang der Wurzeln, durch die Nutzungsweise eine Beeinflussung erfahren können. Aus mehrfachen Gründen muss z. B. der Tiefgang der Wurzeln auf der Weide geringer sein als auf einer Wiese oder Matte, welche jährlich nur zweimal geschnitten wird. Eine Weide wird während der Dauer der Vegetationsperiode mehrmals befahren, so dass einerseits durch die Bodenverdichtung, in erster Linie aber durch die häufige Triebentnahme, ein geringerer Tiefgang der Wurzeln bedingt wird. Durch das Weiden entstehen in kurzer Zeit schwächere Triebe, an denen sich nur schwache Wurzeln entwickeln können. Die Eigenschaft, Fruchtstände zu bilden, ist bei den Gräsern sehr ausgeprägt und wenn diese durch das Weiden mehrmals unterbrochen wird, so entsteht eine Schwächung der Pflanze, welche zartere Triebe und auch schwächere Wurzeln zur Folge hat. Dass die Wurzeln jedoch auch auf der Weide die Tiefe von 20 cm, die von Strecker als Höchstmass angegeben wird, übertreffen können, beweisen die Zahlen von W e b e r (1901), der für *Lolium perenne* in norddeutschen Weiden einen Wurzeltiefgang von 45 cm feststellen konnte.

Inwieweit aber die tiefergehenden Wurzeln in der Ernährung der Pflanze von Bedeutung sein können, bildet eine Frage, die noch näherer Untersuchungen bedarf. Wichtiger sind sie jedenfalls für die Wasserversorgung der Pflanze, obwohl sie auch mit dem Wasser, welches aus tieferen Schichten stammt, Nährstoffe aufnehmen werden.

In diesem Zusammenhange scheint es angezeigt, auch unsere Beobachtungen über den Einfluss von Wurmröhren und alten Wurzelgängen auf das Tiefenwachstum der Wurzeln bekanntzugeben. Die Meinungen über deren Bedeutung für die Pflanzenwurzeln und besonders für ihren Tiefgang sind ja geteilt. Wir möchten in dieser Hinsicht auf Grund unserer Beobachtungen eine Mittelstellung einnehmen, indem gelegentlich alte Wurm- oder Wurzelgänge für das Tiefenwachstum in Frage kommen können. Zahlenmässige Feststellungen darüber sind allerdings nicht ausgeführt worden. Es war aber im Verlauf der Auswaschungen vielfach zu beobachten, dass sich einzelne, tiefergehende Wurzeln stellenweise leichter von der Erde loslösten, auch wenn sie dichte Lehmschichten durchliefen. Ob sie dabei alten Wurzelgängen oder Wurmröhren folgten, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Es kann aber diesen Gängen für den Tiefgang der Graswurzeln keine allzu grosse Bedeutung beigemessen werden. Auf keinen Fall dürfen die ermittelten Tiefgänge auf den Einfluss alter Wurm- und Wurzelgänge zurückgeführt werden. Die Bedeutung dieser Röhren für Pfahlwurzler können wir an Hand unserer Versuche nicht entscheiden. Für Gräser ist sie sicher nur untergeordnet.

Die Gesamtheit der Bestimmungen des Tiefenwachstums, des Gewichtes der Wurzeln und oberirdischen Teile, der Zahl der Wurzeln und Triebe, wie auch die Ermittlung der Wurzellänge hat klar und eindeutig gezeigt, dass sich die beiden Gruppen von Gräsern, die frühen und die späten Arten, nicht nur in der Schnelligkeit der oberirdischen Entwicklung, sondern auch im Wachstumsverlauf der Wurzeln unterscheiden. Das Wurzelwachstum steht in weitgehender Uebereinstimmung mit der Entwicklung der oberirdischen Sprosse. Die frühen Arten übertreffen die späten anfänglich nicht nur in der Bildung von Blättern und Stengeln, sondern auch in der Entwicklung der Wurzeln. Der Rückstand der späten Arten wird allerdings durch ein nachträgliches, stärkeres Wachstum wieder eingeholt. Dabei ist aber wohl zu beachten, dass sie in Mischungen, wo sie auf engem Raume zusammen mit frühen Arten sich entwickeln müssen, den anfänglichen Rückstand nicht mehr einholen können, weil sie oberirdisch durch die frühen Arten beschattet und unterdrückt werden.

#### D. Zusammenfassung II.

1. Die untersuchten Arten zeigen alle ein rasches und starkes Tiefenwachstum. Sie erreichen im Freiland im Verlaufe von 12 Monaten mittlere Tiefen von 125 cm (grösste Tiefe: *Lolium italicum* 145 cm, *Arrhenatherum* 170 cm, *Festuca pratensis* 140 cm und *Phleum pratense* 125 cm), und können deshalb nicht als Flachwurzler bezeichnet werden.

2. Alle untersuchten Arten verlangsamten ihr Tiefenwachstum bereits nach Ablauf der ersten dreimonatigen Wachstumsperiode, keine erreicht aber schon im ersten Wachstumsjahre ihren maximalen Tiefgang. Ihre Wurzeln verlängern sich noch im zweiten Jahre um 34—69, im Mittel um 47 %.

3. Mit dem Nachlassen des Tiefenwachstums ist eine stärkere seitliche Ausbreitung der Wurzeln verbunden.

4. Die beiden frühen Arten zeigen im Freilande vor allem in den ersten Wachstumsmonaten ein stärkeres Tiefenwachstum und ein grösseres Wurzelgewicht als die beiden späten Arten. Die Untersuchungen an Keimpflanzen von acht verschiedenen Arten zeigen, dass sich wahrscheinlich auch die übrigen frühen und späten Arten gleich verhalten.

5. Das Gewicht der oberirdischen Teile hat bereits nach 3 Monaten das Wurzelgewicht weit überholt, besonders stark bei den beiden frühen Arten.

6. Der Vorsprung der frühen Arten muss sich wie in der Spross-, so auch in der Wurzelentwicklung für die späten Arten schädlich auswirken, wenn sie im Gemisch mit frühen Arten gesät werden.



## V. Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Bewurzelung und den Ertrag an oberirdischen Teilen.

### A. Allgemeines.

Unter den vielen Fragen, welche die Wurzelforschung berühren, hat das Problem der Wechselbeziehungen zwischen dem Wassergehalt des Bodens und der Wurzel Ausbildung sowohl in quantitativer, als auch in qualitativer Richtung die eingehendste Bearbeitung erfahren. Quantitativ ist es wichtig, zu wissen, in welchem Grade der Anteil der Wurzeln am Gesamtertrage bei verschiedenem Wassergehalte des Bodens sich ändert, und bei welcher Bodenfeuchtigkeit pro Einheit Wurzel-Trockensubstanz am meisten oberirdische Teile gebildet werden. Qualitativ nenne ich die Betrachtung, wenn sich diese nicht auf die Menge, sondern auf die Formveränderungen der Wurzeln unter dem Einflusse einer verschiedenen Bodenfeuchtigkeit bezieht.

Mehr auf dem Gebiete der quantitativen Untersuchung bewegen sich die Arbeiten von von Seelhorst (1902, 1903) und seiner Schüler. Die Versuche, welche mit verschiedenen Getreidearten durchgeführt worden sind, ergeben, dass mit einem steigenden Wassergehalt des Bodens auch ein steigender Ertrag an oberirdischen Teilen und an Wurzeln zusammenfällt. Die Gewichtszunahme der Wurzeln erreicht aber in keinem Falle die der oberirdischen Substanz. Das Wachstum der Sprosse wird durch den zunehmenden Wassergehalt des Bodens mehr begünstigt, so dass der Anteil des Wurzelgewichtes am Gesamtgewicht im feuchten Boden wesentlich geringer ist. Es vermag also in diesem Falle die Wurzeleinheit mehr oberirdische Substanz zu erzeugen. Dies ist auch verständlich, denn die Pflanze sieht sich bei einer reichlichen Wasserversorgung nicht genötigt, ein besonders grosses Wurzelsystem zu entfalten. Im trockenen Boden hingegen wird das Verhältnis zwischen Wurzeln und Halm-Blatteilen enger. Die gleiche Menge Wurzeln produziert weniger oberirdische Teile, denn je wasserärmer der Boden ist, um so grösser müssen die Wurzelentwicklung und die Wurzeloberfläche sein, um die gleiche Masse oberirdischer Substanz zu bilden. Eine dem Wasser ähnliche Wirkung auf das Verhältnis der Wurzeln zu den oberirdischen Teilen zeigt auch der Nährstoffgehalt des Bodens. Dass in den Veränderungen dieses Verhältnisses die Bodeneigenschaften beteiligt sein können, ist zu erwarten. Polle (1910) hat gezeigt, dass die Gerste in einem Lehm Boden mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit nicht nur im Verhältnis zum oberirdischen Ertrag weniger Wurzeln, sondern auch absolut eine geringere Wurzelmenge erzeugt, währenddem im Sandboden unter gleichen Feuchtigkeitsbedingungen ein steigender Wurzelertrag festzustellen war. In beiden Fällen konnte aber mit steigender Bodenfeuchtigkeit ein grösserer oberirdischer Ertrag ermittelt werden. Eine bessere Wasserversorgung fördert in erster Linie

die Produktion der oberirdischen Teile. Die Menge der gebildeten Wurzeln richtet sich nach den Boden- und Nährstoffverhältnissen, und zwar so, dass sie einer bestimmten oberirdischen Entwicklung zu genügen vermag. Auch Meyer (1930) wies neuerdings in einer Arbeit über den Wasserhaushalt des Hafers die relativ stärkere Entwicklung der Wurzeln im trockenen Boden nach. Dabei ist zu beachten, dass zwischen den Sorten Unterschiede bestehen, die darauf hindeuten, dass die Wurzelmenge bei verschiedenem Wassergehalte und auch auf gleicher Feuchtigkeitsstufe nicht nur zwischen Arten, sondern auch unter den Sorten innerhalb einer Art eine mehr oder weniger grosse Verschiedenheit aufweist.

Unterschiede in der Wurzelausbildung, die sich ebenfalls auf Sorteneigenschaften beziehen, konnten auch von Weaver (1926) an Mais festgestellt werden. Aus allen Versuchen ergibt sich aber, dass das Verhältnis der Wurzeln zum oberirdischen Ertrage mit steigendem Wassergehalt des Bodens weiter wird.

Nicht so übereinstimmend lauten die Ergebnisse der qualitativen Untersuchung. Dies mag zunächst daher rühren, dass die qualitative Untersuchung stark den Einflüssen subjektiver Beurteilung unterworfen ist. Die Feststellung der Wurzelverbreitung, des Wurzeltiefganges, der Wurzelausbildung, der Zahl und Dichte der Nebenwurzeln usf., die hier in Frage kommt, kann entweder nur annähernd ermittelt werden, oder muss sich auf blosse Schätzungen stützen. Ferner treten hier bei wechselndem Wassergehalt Artverschiedenheiten, Sorten- und individuelle Unterschiede viel stärker hervor als bei den Gewichtsbestimmungen, und es ist zu berücksichtigen, dass neben dem Wassergehalte auch die Bodenart, die Nährstoffverhältnisse und andere Faktoren die Form der Wurzel beeinflussen. Nach Freidenfelt (1902), Weaver (1924) soll die Bodenfeuchtigkeit unter sämtlichen Wachstumsfaktoren den grössten Einfluss auf die Formänderung der Wurzeln ausüben. In den Versuchen von Frank und Weaver (1924) ergab sich für Mais, Weizen und Zuckerrübe in trockenem Boden (sandiger Lehm) und für die Kartoffel in feuchtem Boden eine stärkere Wurzelverzweigung. Rotmistroff (1929) stellte dagegen für den Mais auf feuchtem Substrate eine stärkere Bildung von Wurzeln zweiter und dritter Ordnung fest. Man könnte versucht sein, diese nicht übereinstimmenden Befunde auf Sortenunterschiede der Versuchspflanze zurückzuführen. Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass chemische Eigenschaften des Bodens daran beteiligt sind. So kann z. B. das Ca-Ion nach Hansteen-Cranner die Wurzelverzweigung und die Bildung von Wurzelhaaren wesentlich begünstigen. In gleicher Richtung soll auch die Phosphorsäure auf die Wurzelausbildung einwirken. In Versuchen über die Bewurzelung einer Flachssorte, die von Arny und Johnson (1928) durchgeführt wurden, ergab sich in staubsandigem Lehm



bei wenig Niederschlägen eine intensive Ausbildung der Nebenwurzeln, die in ihrer Länge und Verzweigung der Hauptwurzel kaum nachstehen. In dunkelm Ton bei grösserer Regenmenge dagegen waren eine starke Hauptwurzelbildung und nur ganz kurze Nebenwurzeln zu beobachten. Die beiden Autoren lassen die Frage, ob die grössere Niederschlagsmenge oder die Art des Bodens die Veränderungen in der Wurzelbildung verursachten, offen. Jedenfalls darf in der Frage der formverändernden Wirkung des Wassers auf die Wurzeln der Zeitpunkt der Wassereinwirkung während der Vegetationsperiode nicht unberücksichtigt bleiben. Sachs (1892) schreibt, dass ein Einfluss auf den Gestaltungsprozess der Pflanze eine verschiedene Wirkung haben muss, je nachdem er das wachsende Organ in seiner ersten, zweiten, dritten oder vierten Phase trifft, und dass es deshalb auch keinen Sinn habe, einfach zu sagen, eine bestimmte Wachstumsveränderung werde durch diesen oder jenen äussern Eingriff hervorgerufen. Es sei nötig, zu sagen, auf welche Phase oder Periode der Entwicklung eines bestimmten Organes die fragliche Einwirkung sich beziehe. Nach Untersuchungen Chiriteșcu-Arva's (1927) wirkt eine Wassergabe zu Sommerweizen in verschiedenen Entwicklungsstadien verschieden auf die den Ertrag beeinflussenden Eigenschaften. Die Anzahl der Ähren, ihre Gesamtlänge und auch die Körnerzahl werden durch einen hohen Wassergehalt des Bodens in der ersten Periode, in der Zeit zwischen Saat und Schossen, günstig beeinflusst, die Ährendichtigkeit und die Zahl der Körner in einer Ähre sind hingegen im wesentlichen die Funktion eines hohen Wassergehaltes des Bodens in der zweiten Entwicklungsperiode, in der Zeit des Schossens und der Ährenentwicklung. Auch für die Form der Wurzeln ist der Zeitpunkt der Wassereinwirkung massgebend. Wenigstens konnten Conrad und Veihmeyer (1929) in Bewässerungsversuchen an Sorghum nachweisen, dass nur eine Bewässerung in der ersten Wachstumsperiode die Ausbildung der Wurzeln merklich beeinflussen kann; die Anwendung einer Bewässerung in spätern Entwicklungsphasen soll weder auf den Ertrag, noch auf die Verteilung der Wurzeln in auffallender Weise wirken.

Schliesslich ist in dieser Frage noch darauf hinzuweisen, dass mit einem steigenden Wassergehalt des Bodens die Durchlüftung abnimmt. Auch dies ist ein Faktor, der an der Formbildung der Wurzeln beteiligt ist. Cannon und Free (1925) haben gezeigt, dass eine Luftzufuhr im Boden vor allem die Haarwurzelbildung fördert, und dass diese sehr wahrscheinlich auch den Wurzelzuwachs beschleunigt. Die gleichen Autoren haben ferner nachgewiesen, dass die verschiedenen Pflanzen in verschiedener Weise auf Änderungen der Bodenluft reagieren. Inwieweit sich diese auch in quantitativer Hinsicht äussert, geht aus Versuchen, welche Lundegårdh (1930) zitiert, hervor. Sommerroggen wirkt bei 60 % Sättigung der Wasserkapazität eines bestimmten

Versuchsbodens seinen Maximalertrag ab. Mit weiter zunehmender Bodenfeuchtigkeit fällt der Ertrag zunächst langsam, später aber stark ab. Bei Kartoffeln hingegen steigt bei diesem Wassergehalte die Ertragskurve weiter an, um erst bei 80 % in ihrer zweiten Komponente, der fallenden Durchlüftungskurve stark abzufallen. Sommerroggen stellt somit grössere Anforderungen an den Luftgehalt des Bodens als die Kartoffel. Nach Mitscherlich (1920) geben alle Pflanzen bei voller Sättigung der Wasserkapazität des Bodens den Höchstertrag. (Vergleiche auch die Versuche von Wollny [1887] zu dieser Frage.)

Versucht man die Wirkungen dieser Faktoren auf die Form und die Ausbildung der Wurzeln zusammenzufassen, so ergibt sich daraus eine grosse Schwierigkeit, als sich Arten, Sorten und Einzelindividuen verschieden verhalten können. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass für eine bestimmte Formänderung, z. B. starke Nebenwurzelbildung, verschiedene Optima bestehen, nämlich ein Optimum bei einem bestimmten Wassergehalt, ein anderes bei einem bestimmten Luftgehalt, ein drittes bei einem bestimmten Nährstoffgehalt usf.

Im allgemeinen aber wird man Müller-Thurgau (1875) zustimmen können, wenn er erklärt, dass die Bewurzelung einer Pflanze um so geringer bleibt, je feuchter ihr Standort ist. Bei hinreichendem Wasservorrat genügt der Pflanze eine geringe Wurzeloberfläche, d. h. eine geringere Zahl an Wurzelhaaren. Je trockener der Boden wird, um so stärker muss die Wurzelentwicklung sein, und um so grösser ist auch die Wurzeloberfläche und besonders die Zahl der Wurzelhaare, die durch eine innige Verbindung mit den Bodenteilchen ein Maximum an Wasser für die Pflanze nutzbar machen können. Es ist klar, dass solche Anpassungen nur bis zu einer bestimmten Grenze gehen können, denn schliesslich wird die Wurzelentwicklung bei zu geringem Wassergehalt des Bodens gehemmt, so dass ihr Habitus in trockenem Boden demjenigen in übermässig feuchtem Boden ähnlich wird.

In unseren Untersuchungen handelte es sich zunächst allgemein darum, das Verhalten einiger Wiesengräser bei verschiedenem Wassergehalt des Bodens zu verfolgen. Es ist dabei weder der Einfluss des Minimums noch des Maximums des Wassergehaltes des Bodens auf das Wachstum ermittelt worden. Dennoch geben uns die Ertragszahlen auf den verschiedenen Feuchtigkeitsstufen ein gutes Bild über die Anpassungsfähigkeit einer Art an die Bodenfeuchtigkeit. Im einzelnen haben wir dann versucht, durch die Ermittlung der Bewurzelungsstärke Zusammenhänge zwischen dieser und der Anpassungsbreite der Art aufzudecken.

### *B. Versuchsanordnung.*

Da nur eine beschränkte Zahl von Versuchsgefässen zur Verfügung stand, waren wir gezwungen, die Untersuchungen in zwei verschiedenen



Vegetationsperioden durchzuführen. Es ist daher nur mit Vorbehalt möglich, die Ergebnisse der beiden Versuchsserien miteinander zu vergleichen. Im Versuche standen im ersten Jahr (1929) folgende Gräser: *Lolium italicum*, *Arrhenatherum elatius*, *Festuca pratensis* und *Phleum pratense*, im zweiten Jahr (1930): *Alopecurus pratensis*, *Trisetum flavescens*, *Dactylis glomerata* und *Agrostis alba*.

Die Versuche sind in der Anlage für Vegetationsversuche der Eidg. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Oerlikon durchgeführt worden. Als Versuchserde diente ein schwach humoser, toniger Lehm, dessen Nährstoffgehalt nach Vegetationsversuchen mit Roggen als reich an Stickstoff und als arm an Phosphorsäure und Kali bezeichnet werden kann. Als pH wurde 7.58 bestimmt. Mit dieser Erde wurden je 60 Wagner'sche Versuchsgefässe von der Grösse 25:25:20 cm beschickt. In ein Gefäss wurden je 80 Samen, die bei einzelnen Arten unter dem Diaphanoskop ausgelesen wurden, ausgelegt. Kurz nach dem Auflaufen reduzierten wir die Zahl der Pflanzen auf 50. Zur Bestimmung der Wasserkapazität in Gewichtsprozenten verwendeten wir Mitscherlich-Gefässe. Die Bestimmung ergab für den Versuchsboden im Durchschnitt von 6 Parallelen im Frühjahr 1930 eine Kapazität von 50 %, im folgenden Jahre eine solche von 48 %. Die Differenz von 2 % kommt daher, dass im zweiten Jahr die Erde durch ein etwas gröberes Sieb geschlagen wurde. Im allgemeinen war die Uebereinstimmung der einzelnen Gefässe, wenn wir das Senkwasser zwei Stunden nach der Sättigung ermittelten, gut. Durch Umrechnung stellten wir für die grössern Wagner-Gefässe für die Feuchtigkeitsstufen 100 %, 85 %, 70 %, 55 % und 40 % das Gewicht der nötigen Wasserzugabe fest. Dabei waren wir uns der Schwierigkeiten bewusst, die sich in Gefässen bei verschlossenem Boden bei voller Wasserkapazität bieten. Allein es handelt sich in diesen Versuchen nicht darum, den Faktor Wasser als rein für sich wirkend zu betrachten. In den Versuchsverhältnissen, wie sie uns geboten waren, lässt sich der Wasserfaktor nicht beliebig variieren, ohne dass dabei auch andere für die Pflanze wichtige Wachstumsfaktoren eine Veränderung erfahren. Wir können daher nur sagen, dass sich der Wassergehalt des Bodens auf den verschiedenen Feuchtigkeitsstufen nahe um 100 %, 85 %, 70 %, 55 % und 40 % der Wasserkapazität bewegte.

Mit Ausnahme der Gefässe mit der geringsten Wassermenge wurden die Töpfe bereits vor dem Auslegen der Samen auf ihr normales Gewicht gebracht. Nur die Gefässe mit 40 %igem Wassergehalt wurden anfänglich etwas feuchter gehalten, um den Samen während der Keimung bessere Bedingungen zu schaffen, und um damit die Unterschiede in der Keimschnelligkeit zwischen feucht und trocken herabzumindern. Täglich einmalige, bei heissem Wetter zweimalige Gewichtskontrolle sorgte für einen möglichst konstanten Wassergehalt. Die Ernte der Wurzeln geschah durch Ausspülen der Topferde über einem Sieb von 3 mm Maschenweite, womit eine restlose Gewinnung ermöglicht wurde. Schliesslich wurden die Pflanzen nochmals sorgfältig gereinigt, Wurzeln und oberirdische Teile getrennt und von der Gesamternte die Trockensubstanz bestimmt.

### C. Ergebnisse der Untersuchungen.

Während der Versuchsdauer und namentlich gegen ihr Ende konnte in beiden Jahren mit fortschreitender Entwicklung der Versuchspflanzen ein Sinken der wasserhaltenden Kraft des Bodens festgestellt werden. Die Gründe dafür können verschiedener Natur sein. Einmal lässt sich nicht vermeiden, dass durch das ständige Giessen eine Verschlemmung

der Topferde eintritt, welche wohl am stärksten auf eine Herabsetzung der wasserhaltenden Kraft des Bodens einwirkt. Sodann können aber auch Temperaturerhöhungen durch Verminderung der Viskosität des Wassers und die Bewurzelung der Pflanzen durch Raumbeanspruchung usw. ungünstig auf die Wasserkapazität einwirken. Es erwies sich schliesslich als notwendig, bei den Gefässen mit voller Sättigung der Wasserkapazität die Wassergabe um 1 % des Anfangsgewichtes der Versuchstöpfe herunterzusetzen, um Versuchsstörungen zu vermeiden. Die Versuche sind nach der Zeit wie folgt angelegt und geerntet worden:

Versuchsjahr	Anlage	Ernte	Dauer
1929 . . . . .	10. IV.—12. IV.	26. VI. —12. VII.	77— 91 Tage
1930 . . . . .	3. IV.— 5. IV.	4. VII.—16. VII.	92—102 „

Die Entwicklung der Gräser auf den verschiedenen Feuchtigkeitsstufen ist kurz vor der Ernte einer Bonitierung unterworfen worden, wobei für die stärkste Entwicklung die Punktzahl 5 gegeben wurde. Das Ergebnis dieser Beurteilung findet sich in Tabelle 19 zusammengestellt.

Tabelle 19.

Beurteilung der oberirdischen Entwicklung auf verschiedenen Feuchtigkeitsstufen.

Versuchspflanze	40 %	55 %	70 %	85 %	100 %
1929:					
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	3	4	4½	5	3
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . .	3	4½	4½	5	½
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	1	4½	4½	5	2½
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	½	4	4	5	3
1930:					
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . .	1½	3	4½	5	4½
<i>Trisetum flavescens</i> . . . .	½	2½	4	5	2½
<i>Dactylis glomerata</i> . . . .	1½	3	4½	5	4½
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	½	3	4½	5	4½

Sämtliche Versuchsgräser wurden somit in ihrer oberirdischen Entwicklung bei einem Wassergehalte von 85 % der Wasserkapazität am stärksten gefördert. Im übrigen fällt auf den andern Feuchtigkeitsstufen die Entwicklung je nach der Art sowohl nach unten als auch nach oben hin mehr oder weniger stark ab. Interessant ist es ferner, dass unter den Versuchsarten des Jahres 1929 eine relativ bessere Entwicklung bei den beiden geringsten Feuchtigkeitsgraden stattgefunden hat, währenddem unter den Gräsern des Versuches 1930 eine weniger grosse Empfindlichkeit im nassen Boden bei 100 % festzustellen war. Diesen ungleichen Verlauf in der Entwicklung möchte ich jedoch nur teilweise auf Artdifferenzen zurückführen, denn einer-



seits liegen zwei verschiedene Vegetationsperioden vor, und anderseits hat die Bestimmung der Wasserkapazität des Bodens im zweiten Jahr einen um 2 % niedrigeren Wert ergeben.

Wie sich aus der Tabelle 19 ergibt, sind acht Gräser, vier frühe und vier späte Arten in je drei Parallelen auf fünf verschiedenen Feuchtigkeitsstufen nach einer etwas länger als drei Monate dauernden Vegetationszeit auf ihr Trockensubstanzgewicht an Wurzeln und an oberirdischen Teilen untersucht worden. Da der Wassergehalt des Bodens auf den einzelnen Feuchtigkeitsstufen während der Dauer der Versuche konstant gehalten worden ist, so stellen die Ergebnisse in erster Linie den Einfluss einer nachhaltigen Feuchtigkeit bzw. Trockenheit auf die Jugendentwicklung der Gräser dar. Die Resultate der Gewichtsbestimmungen sind in den Tabellen 20, 21 und 22 zusammengestellt, wobei in der ersten Aufstellung die absoluten Gewichte angeführt sind, während in der zweiten Aufstellung die relativen Erträge (Höchstgewicht an Trockensubstanz = 100 gesetzt) angegeben werden.

Tabelle 20 a.

g Wurzel-Trockensubstanz im Mittel aus drei Versuchsgefäßen bei 40 %, 55 %, 70 %, 85 % und 100 % der Wasserkapazität des Bodens.

Versuchspflanze	40 %	55 %	70 %	85 %	100 %
1929:					
<i>Lolium italicum</i> . . .	9.20 ± 0.78	10.62 ± 0.50	11.36 ± 0.80	15.01 ± 0.69	10.21 ± 0.48
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . .	9.51 ± 0.45	15.68 ± 0.37	9.30 ± 0.61	10.08 ± 1.04	1.48 ± 0.16
<i>Festuca pratensis</i> . . .	6.54 ± 0.11	12.25 ± 0.07	13.48 ± 1.79	14.64 ± 0.41	5.35 ± 0.35
<i>Phleum pratense</i> . . .	2.56 ± 0.20	7.16 ± 0.89	6.73 ± 0.33	7.59 ± 0.18	4.65 ± 0.28
1930:					
<i>Alopecurus pratensis</i> . . .	3.65 ± 0.56	15.18 ± 0.96	13.18 ± 1.47	14.37 ± 3.09	15.96 ± 1.03
<i>Trisetum flavescens</i> . . .	1.22 ± 0.31	6.73 ± 0.61	8.65 ± 0.95	10.71 ± 0.89	6.67 ± 1.19
<i>Dactylis glomerata</i> . . .	7.30 ± 0.72	12.52 ± 1.19	18.19 ± 0.17	15.11 ± 1.08	12.12 ± 1.30
<i>Agrostis alba</i> . . .	2.19 ± 0.61	10.02 ± 0.71	9.60 ± 0.50	8.36 ± 0.97	10.41 ± 0.61

Tabelle 20 b.

Wurzelertragszahlen bezogen auf das Höchstgewicht 100.

Versuchspflanze	40 %	55 %	70 %	85 %	100 %
1929:					
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	61	71	76	100	68
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . .	61	100	60	64	9
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	45	84	92	100	37
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	34	95	89	100	61
1930:					
<i>Alopecurus pratensis</i> . . .	23	95	83	90	100
<i>Trisetum flavescens</i> . . . .	11	63	81	100	62
<i>Dactylis glomerata</i> . . . .	40	69	100	83	67
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	21	96	92	80	100

Tabelle 21 a.

Trockensubstanz der oberirdischen Teile in g im Mittel aus 3 Versuchsgefäßen bei 40 %, 55 %, 70 %, 85 % und 100 % der Wasserkapazität des Bodens.

Versuchspflanze	40 %	55 %	70 %	85 %	100 %
1929:					
<i>Lolium italicum</i> . .	12.23 ± 0.81	22.70 ± 0.35	29.32 ± 0.91	33.88 ± 0.87	12.67 ± 1.85
<i>Arrhenatherum elatius</i> . .	8.97 ± 0.38	22.48 ± 0.58	21.69 ± 0.89	26.34 ± 2.43	1.79 ± 0.80
<i>Festuca pratensis</i> . .	6.88 ± 0.36	21.79 ± 0.93	22.86 ± 0.84	28.58 ± 1.04	8.01 ± 1.15
<i>Phleum pratense</i> . .	3.65 ± 0.03	21.99 ± 1.78	26.05 ± 2.56	35.51 ± 0.19	9.86 ± 1.46
1930:					
<i>Alopecurus pratensis</i> . .	3.55 ± 0.42	26.50 ± 0.56	37.32 ± 0.28	39.77 ± 3.06	30.29 ± 0.92
<i>Trisetum flavescens</i> . .	1.77 ± 0.32	16.96 ± 0.62	33.60 ± 1.86	36.26 ± 0.57	17.66 ± 2.69
<i>Dactylis glomerata</i> . .	9.23 ± 0.54	23.97 ± 1.84	41.28 ± 1.65	44.01 ± 2.22	44.20 ± 5.59
<i>Agrostis alba</i> . . . .	3.44 ± 0.69	24.99 ± 1.98	42.84 ± 2.21	45.74 ± 3.48	38.11 ± 2.33

Tabelle 21 b.

Oberirdische Ertragszahlen bezogen auf das Höchstgewicht 100.

Versuchspflanze	40 %	55 %	70 %	85 %	100 %
1929:					
<i>Lolium italicum</i> . . . .	36	67	87	100	38
<i>Arrhenatherum elatius</i> . .	34	85	82	100	7
<i>Festuca pratensis</i> . . . .	24	76	80	100	28
<i>Phleum pratense</i> . . . .	10	62	74	100	28
1930:					
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . .	9	67	94	100	76
<i>Trisetum flavescens</i> . . . .	5	47	93	100	48
<i>Dactylis glomerata</i> . . . .	21	54	94	100	100
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	8	55	94	100	83

Die Uebereinstimmung der Gewichte und besonders die der Verhältniszahlen Trockensubstanz der Wurzeln zur Trockensubstanz der oberirdischen Teile in den drei für eine Art und eine Feuchtigkeitsstufe bestimmten Parallelgefäßen ist eine gute, so dass die Auswertung der Resultate in dieser Richtung keine Einschränkung erfahren muss. Auf Schwankungen der Verhältniszahlen, wie sie Wieland (1926) für einzelne Klone von *Poa pratensis* und *Lolium perenne* bei einer bestimmten Feuchtigkeitsstufe feststellte, sind wir in unsern Versuchen nicht gestossen.

#### D. Besprechung der Ergebnisse.

*Lolium italicum* und *Dactylis glomerata* ergaben auf allen Feuchtigkeitsstufen sowohl an oberirdischen Teilen als auch an Wurzeln, den relativ höchsten Ertrag, d. h. die Schwankungen im Trockensubstanzgewicht der Wurzeln und der oberirdischen Teile sind beidseitig des Optimums am geringsten. Es entspricht daher auch unsern Feststellungen, wenn beide Gräser von Stebler und Volkart (1913), von



Tabelle 22.

Trockensubstanzertragszahlen der oberirdischen Teile auf 100 g Wurzeltrockensubstanz bei 40 %, 55 %, 70 %, 85 % und 100 % der Wasserkapazität des Bodens.

Versuchspflanze	40 %	55 %	70 %	85 %	100 %
1929:					
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	142	215	286	231	100
	130	232	252	212	125
	125	196	240	235	144
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . .	100	138	243	266	106
	94	135	235	257	132
	89	157	223	263	122
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	112	168	197	209	126
	105	194	185	182	127
	98	171	141	195	199
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	164	304	416	470	164
	142	288	348	462	223
	126	340	390	471	246
1930:					
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . .	81	200	356	410	171
	104	163	258	250	200
	114	164	256	240	201
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	162	281	383	396	257
	159	261	362	328	302
	127	225	440	305	246
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	119	187	213	312	387
	128	191	245	271	350
	136	199	232	294	351
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	173	242	429	596	367
	138	255	442	554	353
	181	246	467	509	379

Werner (1889), Falke (1907), Strecker (1927) u. a. als widerstandsfähig gegenüber Trockenheit bezeichnet werden. Es darf dies um so nachdrücklicher hervorgehoben werden, als ja eine altbekannte Erfahrung lehrt, dass viele Gräser in ihrem Keimlingsstadium und während ihrer Jugendentwicklung besonders stark unter der Trockenheit leiden und vielfach dabei eingehen. Gegenüber hoher Feuchtigkeit ergibt sich nach den Verhältniszahlen für *Lolium italicum* eine grössere Empfindlichkeit für *Dactylis*. *Dactylis* ist in seinem oberirdischen Ertrage auf den Feuchtigkeitsstufen 100 %, 85 % und 70 % nahezu gleich, hat aber, um diesen Ausgleich hervorzubringen, mit abnehmendem Wassergehalt ein steigendes Wurzelgewicht (Maximum bei 70 %). Obwohl auch *Lolium italicum* und *Dactylis* bei abnehmender Boden-

feuchtigkeit am Ertrage einbüßen, so sind diese zwei Gräser als Arten mit grosser Anpassungsfähigkeit an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens zu bezeichnen, wenigstens innerhalb den in den Versuchen gewählten Bodenfeuchtigkeitsstufen und im Vergleich zu den übrigen Arten. Das Optimum der oberirdischen Entwicklung liegt bei den Gräsern bei einem Wassergehalt von zirka 85 % der Wasserkapazität des Bodens. Dieses Ergebnis ist nicht überraschend, denn im allgemeinen werden für beide Arten als bevorzugter Standort frische bis feuchte Böden angegeben. Beide Arten können sich aber auch auf trockeneren Böden sehr gut halten. Inwieweit sich diese Trockenheitsresistenz auch dann auswirkt, wenn auf eine in der ersten Entwicklung niederschlagsreiche Zeit eine Periode von wenig Niederschlägen und Trockenheit folgt, bildet eine Frage, die noch näherer Untersuchungen bedarf. Jedenfalls sind auch hier unter den verschiedenen Arten charakteristische Unterschiede zu erwarten.

Ähnlich den beiden Gräsern *Lolium italicum* und *Dactylis* verhalten sich *Festuca pratensis* und *Phleum pratense*. Ihre Erträge sind aber auf dem trockensten wie auf dem feuchtesten Boden im Verhältnis zum Maximalertrag bereits niedriger, so dass die Grenze ihrer Ertragsfähigkeit, besonders gegen die trockene Seite hin, schneller erreicht wird. Stebler und Volkart bezeichnen *Festuca pratensis* und *Phleum* als Gräser, welche eine Vorliebe für feuchte Böden aufweisen. *Festuca pratensis* soll dabei noch weniger auf trockenen Böden zu finden sein als *Phleum*. Dieses kann wohl in trockenen Lagen gedeihen, bringt aber dort nur niedere Erträge. Ueberraschend ist die Feststellung, dass im Vegetationsversuch in der Entwicklungsschnelligkeit der Gräser bedeutend geringere Unterschiede bestehen als im Freilandversuch. Am auffallendsten sind diese auch im Vegetationsversuch kurz nach dem Auflaufen und im ersten Entwicklungsstadium. Die späten Arten bleiben anfänglich erheblich zurück, treten aber im zweiten Monat in eine Periode intensivsten Wachstums, das sich schliesslich insofern am Ertrage äussert, als die als späte Arten bezeichneten Gräser zum Teil die frühen Arten durch ein höheres Erntegewicht übertreffen. Nun ist aber zu berücksichtigen, dass im allgemeinen nicht der Ertrag, sondern die Zeit des Schossens und der Blütenbildung für die Einteilung in frühe und späte Arten massgebend ist. Immerhin lassen sich im Freilandversuch Unterschiede im Ertrage noch nach drei Monaten feststellen. Der Unterschied muss in der Versuchsmethode liegen. Im Vegetationsversuch begünstigen wir die Entwicklung der Pflanze durch die Schaffung möglichst konstanter, sehr guter Wachstumsbedingungen, während im Freilandversuch stark wechselnde, oft ungünstige Bedingungen vorliegen, die auch ungleich auf die einzelnen Arten einwirken. Es ist naheliegend, die späten Arten als Gräser zu bezeichnen, die auf wachstumshemmende Einflüsse stärker reagieren.



Charakteristisch für die beiden allgemein als feuchtigkeitsliebend beschriebenen Gräser *Alopecurus pratensis* und *Agrostis alba* ist ihre starke Wurzelentwicklung im wassergesättigten Boden. Beide haben in ihrer Wurzelausbildung im nassen Boden durch die abnehmende Durchlüftung in keiner Weise eine Benachteiligung erfahren. Im Gegenteil, es erreicht das Wurzelgewicht bei beiden Arten bei 100 % Wassersättigung des Bodens den höchsten Wert. Ebenso interessant ist dabei auch die Tatsache, dass im wassergesättigten Boden trotz einer Vermehrung der Wurzeln sich ein Minderertrag an oberirdischer Substanz ergibt. Man ist versucht, zu folgern, dass die Leistungsfähigkeit der Wurzeln im vollgesättigten Boden herabgemindert oder gehemmt wird, sei dies durch eine Beeinträchtigung der Wurzelatmung oder durch eine geringere Wurzelhaarbildung und einer damit im Zusammenhang stehenden kleineren Wurzeloberfläche. Nach russischen Untersuchungen (1929) sind neben *Festuca pratensis* die beiden Arten *Alopecurus pratensis* und *Agrostis alba* Gräser, welche sich als am wenigsten empfindlich gegenüber lang andauernder und besonders stagnierender Nässe erweisen. Nach Stebler und Volkart (1913) findet sich *Alopecurus* selten auf trockenen Böden, während nach den gleichen Autoren *Agrostis* als feuchtigkeitsliebendes Gras infolge einer starken Bewurzelung auch Trockenheit ertragen kann. In unsern Versuchen ergaben sich für beide Gräser bei 55 % der Wasserkapazität noch ansehnliche Erträge, währenddem auf 40 % nur eine ganz geringe Entwicklung festgestellt werden konnte. Auch ist die Bewurzelung von *Agrostis* nicht so entwickelt, dass sie das Prädikat stark verdient. Es ist aber möglich, dass sich unter dieser formenreichen Art Unterschiede in der Bewurzelungsstärke vorfinden, wie wir solche in den Versuchen über das Wachstum der Wurzeln im Winter nachgewiesen haben. Zudem ist es nicht ausgeschlossen, dass sich eine vollentwickelte Pflanze in dieser Hinsicht anders verhalten kann. Brouwer (1930) stellte für *Arrhenatherum* fest, dass dieses mit zunehmendem Alter in seiner Ertragsbildung weniger auf eine Bewässerung reagiert.

Neben dem Wurzelgewicht ermittelten wir für *Agrostis* auch das der Ausläufer. Es ergibt sich aus diesen Bestimmungen, dass die Ausläuferbildung auf höchster Feuchtigkeitsstufe mit  $3.02 \pm 0.253$  g Trockensubstanz am intensivsten ist. Sie sinkt bei 85 % schon auf einen Drittel und bei 70 % auf einen Viertel des Höchstwertes. Auf den übrigen Feuchtigkeitsstufen hatten sich zur Zeit der Auswaschung der Pflanzen noch keine Ausläufer gebildet.

Für *Arrhenatherum elatius* ist der geringe Ertrag auf dem mit Wasser gesättigten Boden besonders auffallend. Er erreicht für dieses Gras bei 85 % den höchsten Wert, sinkt dann aber beim höhern Wassergehalt ausserordentlich stark, ein Hinweis darauf, dass *Arrhenatherum* gegen länger andauernde Nässe sehr empfindlich ist. Ein feuchter

Boden ist ihm nur dann zuträglich, wenn dieser nicht längere Zeit den höchsten Sättigungsgrad beibehält. Nur langsam fallen die Erträge bei *Arrhenatherum* nach der trockenen Seite hin ab. Sie bewegen sich, wenn der mittlere Fehler der Differenz für die Erträge der Feuchtigkeitsstufen 70 % und 55 % berücksichtigt wird, innerhalb der Fehlergrenze. Verständlicher wird dieses Verhalten, wenn zu den oberirdischen Teilen die Wurzeln in Beziehung gesetzt werden. Zunächst ergibt sich hier eine auffallende Abweichung von den bisherigen Ergebnissen. Das Wurzelgewicht nimmt bei abnehmendem Wassergehalt des Bodens nicht nur im Verhältnis zum Ertrag der oberirdischen Substanz, sondern auch absolut zu. *Arrhenatherum* hat sein höchstes Wurzelgewicht bei 55 % und *Dactylis*, bei welchem sich die gleiche Erscheinung zeigt bei 70 %. Es folgt daraus, dass die vermehrte Wurzelmasse im wasserärmeren Boden den Ertragsausgleich an oberirdischen Teilen auf feuchtem Boden hervorrufen kann, währenddem eine grössere Wurzelentwicklung im wassergesättigten Boden, wie dies für *Agrostis* und *Alopecurus* gezeigt worden ist, keine Ertragszunahme bedingt. Die ungleichen Wachstumsbedingungen, die auf den verschiedenen Feuchtigkeitsstufen herrschen, wirken in der Weise auf die Wurzelmasse ein, dass diese im Gegensatz zu den oberirdischen Teilen nur geringen Schwankungen ausgesetzt ist. In trockenem Boden wird in erster Linie die oberirdische Entwicklung gehemmt, oder es muss, wenn diese gleich bleiben soll, die Wurzelmasse um diejenige Menge zunehmen, die erforderlich ist, um dem trockenen Boden die gleiche oder annähernd die gleiche Wassermenge zu entziehen. Gräser, welche diese Fähigkeit besitzen, sind nicht nur trockenheitswiderstandsfähig, sondern vermögen auch unter erschwerten Feuchtigkeitsverhältnissen grössere Erträge abzuwerfen.

Die Anpassungsfähigkeit von *Trisetum flavescens*, das nach S t e b l e r und V o l k a r t (1913) in gut gedüngten Böden grosse Trockenheit ertragen soll, ist nach unsern Untersuchungen ziemlich eng begrenzt, denn seine Erträge sinken sowohl im wasserarmen als auch im wassergesättigten Boden verhältnismässig stark. Es ist deshalb eher W e r n e r (1889) beizupflichten, wenn er sagt, dass *Trisetum* anhaltende Feuchtigkeit, sowie auch langdauernde Trockenheit gleich nachteilig seien. Es soll aber nochmals darauf hingewiesen werden, dass sich diese Folgerungen auf Untersuchungen an Gräsern kurz nach der Keimung und in ihrer Jugendentwicklung stützen und somit in erster Linie den Zweck verfolgen, ihr Verhalten in bezug auf die Feuchtigkeitsansprüche in dieser Entwicklungsperiode klarzulegen.

Um noch auf einige allgemeine Gesichtspunkte der Wurzelentwicklung in feuchtem und trockenem Boden zurückzukommen, müssen wir auf eine Arbeit von K ö n e k a m p und K ö n i g (1929) hinweisen, in welcher in einer Mischung von verschiedenen Arten eine Beziehung



zwischen dem Ertrag an oberirdischen Teilen und der Wurzelmasse in dem Sinne festgestellt worden ist, als mit dem höchsten oberirdischen Ertrag auch das grösste Wurzelgewicht zusammenfällt. Nun hat aber schon *Haberlandt* (1879) bei den Gräsern den Anteil der Wurzeln am Gesamtgewicht ermittelt und gefunden, dass in diesem zwischen den verschiedenen Arten grössere Unterschiede bestehen. Das Wurzelgewicht in einem Gemisch von Arten wird daher in erster Linie von der Zusammensetzung der Mischung abhängig sein. Dies kommt auch in unsern Untersuchungen deutlich zum Ausdruck. Der Wurzelanteil der einzelnen Gräser ist entsprechend der Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems verschieden gross. Die Leistungsfähigkeit der Wurzeln lässt sich durch das Verhältnis von Wurzelgewicht zum Gewichte der oberirdischen Substanz ausdrücken. Je weiter sich dieses Verhältnis gestaltet, um so weniger Wurzeln sind notwendig, um die gleiche Menge oberirdischer Teile zu produzieren. In zweiter Linie haben wir gesehen, dass der höchste Ertrag nicht bei allen Arten mit dem höchsten Wurzelgewicht zusammenfällt. Sehr deutlich zeigen sich diese Verhältnisse in der graphischen Aufzeichnung der Erträge der verschiedenen Feuchtigkeitsstufen (Fig. 2 u. 3). Ähnliche Beobachtungen werden sich auch dann

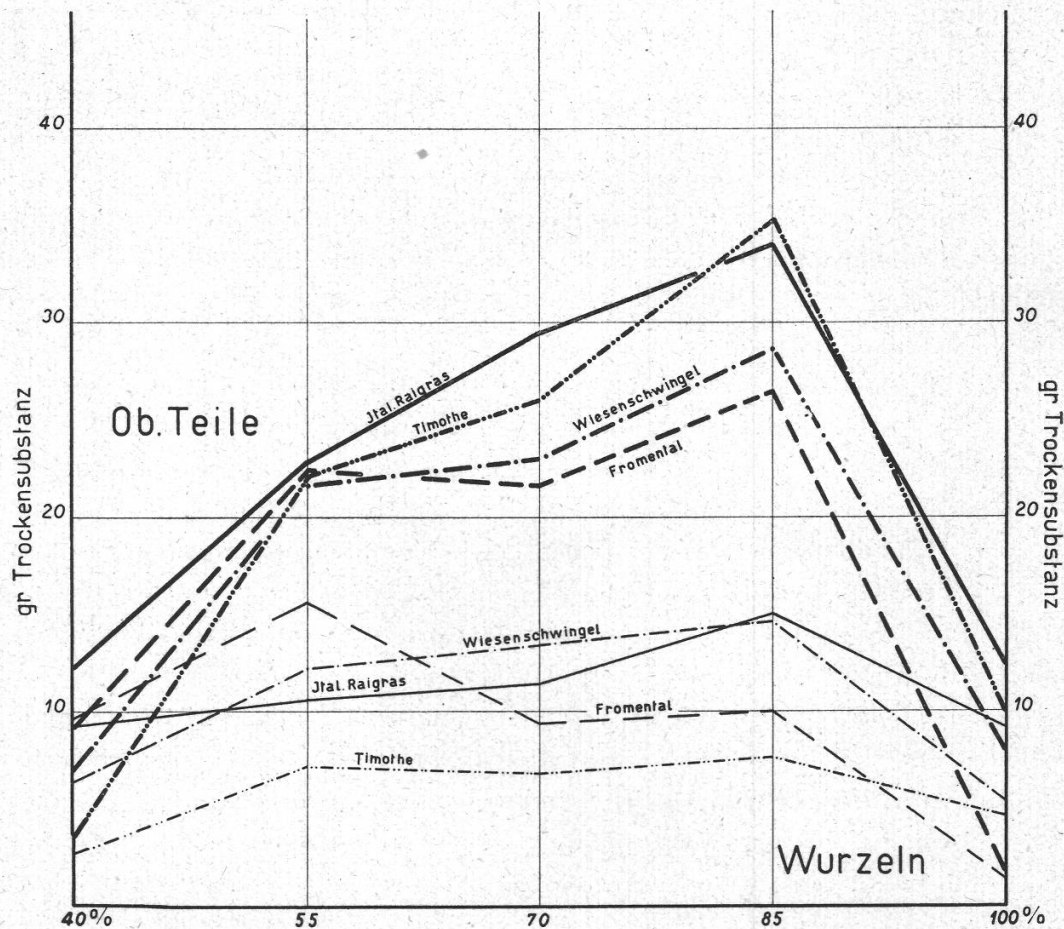


Fig. 2.

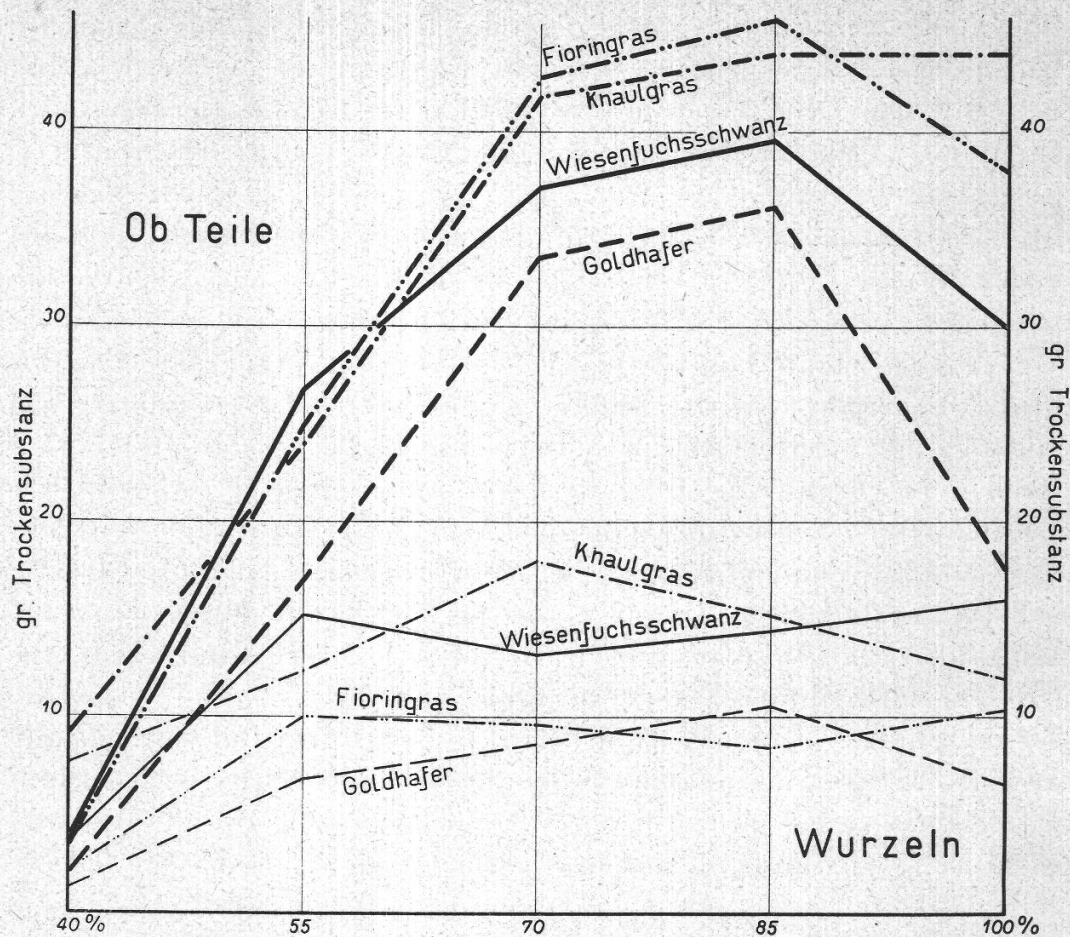


Fig. 3.

machen lassen, wenn wir den Einfluss des Bodens, seines Düngungszustandes, der Bodentemperatur usf. studieren, so dass es schon für eine Art ein schwieriges Problem bedeutet, in dieser Hinsicht eine allgemeine Gesetzmässigkeit aufzustellen.

Nach den Ergebnissen unserer Versuche fällt auf *Agrostis* und *Phleum* bei einer Bodenfeuchtigkeit von 85 %, 70 % und 55 % der geringste Wurzelерtrag auf die Einheit gebildeter oberirdischer Substanz. Die gleiche Beobachtung konnte auch *Haberlandt* (1879) für diese Gräser machen. Die übrigen Arten zeigen in ihrem Wurzelanteil nur insofern Unterschiede, als dieser sowohl im gesättigten als auch im trockenen Boden mehr oder weniger stark abfällt. Zutreffend ist für sämtliche Gräser das Engerwerden des Verhältnisses zwischen Wurzeln und oberirdischen Teilen bei abnehmendem Wassergehalt des Bodens. Damit ist aber nicht gesagt, dass die Ursache dieser Erscheinung in kleineren Erträgen zu suchen ist. Wohl sinkt der Ertrag an oberirdischen Teilen bei sämtlichen Gräsern, aber nicht in allen Fällen folgt der oberirdischen Ertragsverminderung eine solche der Wurzeln, so dass das engere Verhältnis auch durch eine Gewichtszunahme bedingt sein kann. Ganz ähnlich sind die Ergebnisse im gesättigten



Boden. Auch dort kommt im allgemeinen eine deutliche Abnahme des oberirdischen Ertrages zum Ausdruck, währenddem wiederum bei den Wurzeln teilweise eine Zunahme feststellbar ist. In welcher Weise dieses verschiedene Verhalten der Arten seine Auswertung erfahren hat, ist bereits gezeigt worden.

*Arrhenatherum*, *Alopecurus* und *Festuca pratensis* erreichen bei 40 % der Wasserkapazität das Gleichgewicht zwischen Wurzeln und oberirdischen Teilen. Es dürfte jedoch nicht zulässig sein, daraus, dass dieses Gleichgewicht von einer Art schon bei einer höhern Bodenfeuchtigkeit erreicht wird, auf eine geringere Trockenheitsresistenz gegenüber einer zweiten Art zu schliessen, bei der es sich erst bei einem erheblich geringeren Wassergehalt des Bodens einstellt. Das Bestreben der Pflanze, das Schwergewicht des Wachstums auf die Wurzeln zu verlegen, dürfte vielmehr nur ein Ausdruck sein für die Höhe des Wasserverbrauches und für das Mass der Saugkraft ihrer Wurzeln. Je schneller also die Pflanze diesen Gleichgewichtszustand erreicht, um so grösser wird ihr Wasserverbrauch und um so kleiner wird ihr Wasseraneignungsvermögen sein. Exakte Transpirationszahlen sind für unsere Futtergräser bis jetzt nicht ermittelt worden. Es wäre besonders deshalb interessant, sei es durch direkte Messung der Transpiration, sei es durch einwandfreie Saugkraftmessungen, über ihren Wasserhaushalt Aufschluss zu erhalten, als nur dadurch Klarheit geschaffen werden könnte, inwieweit aus den Wurzelgewichtsfeststellungen Schlüsse in der gleichen Richtung gezogen werden können. P a m m e r (1928) hat zwar im Buchingerschen Keimapparat die Keimungsgrenzkonzentrationen für die verschiedenen Gräser ermittelt. Da aber, wie es scheint, der osmotische Wert der Zuckerlösung, der die Keimung zu unterdrücken beginnt, nicht ausreicht, um eine befriedigende Klassifikation der Gräser nach ihrem Wasseraneignungsvermögen zu erlauben, multipliziert er den osmotischen Wert mit einem Faktor, der den Transpirationsschutz der betreffenden Art charakterisieren soll. Dieser Faktor ist abgeleitet aus dem anatomischen Bau, hauptsächlich aus der Querschnittsform des Blattes. Auf diese Weise entsteht eine neue Einteilung der Gräser nach ihrem Wasserhaushalt, nach der *Festuca pratensis* unter den in unsere Untersuchungen einbezogenen Gräsern durch Transpirationsschutz und Wasseraneignungsvermögen am besten gestellt wäre, d. h. auch unter Verhältnissen gedeihen könnte, die für die Wasserversorgung ungünstig sind, während für *Alopecurus* das Gegenteil zutreffen würde. Pammer fand für die Arten unserer Versuche folgende Zahlen, die er als Produkte von  $s \cdot t$  (Saugkraft · Transpirationsschutz) bezeichnet :

<i>Festuca pratensis</i>	. . . .	16.0
<i>Trisetum flavescens</i>	. . . .	15.0
<i>Dactylis glomerata</i>	. . . .	15.0

<i>Lolium italicum</i> . . . . .	14.0
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	13.5
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	12.0
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	8.0
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	6.0

In dieser Reihe fällt besonders die Stellung von *Arrhenatherum* auf, das in der Wasserversorgung ungünstig gestellt erscheint, was mit den tatsächlichen Verhältnissen kaum in Einklang zu bringen ist. Ueberhaupt fällt auf, dass die Gräser, die in unsern Versuchen sich durch eine grosse Anpassungsfähigkeit in der Wurzelentwicklung auszeichneten, d. h. bei geringer Bodenfeuchtigkeit ihr Wurzelgewicht im Verhältnis zu den oberirdischen Teilen und absolut vergrösserten, wie *Arrhenatherum*, *Alopecurus*, *Phleum* und *Agrostis* nach Pammer als weniger anpassungsfähig an veränderte Bodenfeuchtigkeit erscheinen. Es genügt offenbar nicht, die Oekologie des Wasserhaushaltes der Arten allein auf den osmotischen Wert der Keimungsgrenzkonzentration und den an sich wohl nur mangelhaft erfassten Transpirationsschutz der Pflanze zu begründen. *Arrhenatherum*, das lange Trockenheit gut überstehen kann, besitzt diese Fähigkeit zu einem grossen Teil durch die Entwicklung eines grossen Wurzelsystems unter trockenen Bodenverhältnissen. Könnte man die Feuchtigkeitsansprüche der Gräser lediglich auf Grund von Saugkraftmessungen und unter Berücksichtigung ihrer Transpirationsschutzeinrichtungen klassifizieren, so müsste angenommen werden, dass die Stärke der Bewurzelung überhaupt keine Rolle spielt, dass also alle Arten die gleiche Wurzeloberfläche besitzen, was natürlich nicht zutrifft.

### E. Zusammenfassung III.

1. Von den untersuchten Gräsern zeigen alle bei 85 % Sättigung der Wasserkapazität die stärkste oberirdische Entwicklung. Die grösste Wurzelentwicklung dagegen zeigten *Alopecurus* und *Agrostis* bei 100%, *Lolium italicum*, *Festuca pratensis*, *Phleum* und *Trisetum* bei 85 %, *Dactylis* bei 70 % und *Arrhenatherum* bei 55 % Sättigung des Bodens mit Wasser.

2. Der Abfall des oberirdischen Ertrages nach der trockenen Seite war stark bei *Trisetum*, *Agrostis*, *Alopecurus* und *Phleum*, mittel bei *Festuca pratensis* und *Dactylis*, schwach bei *Lolium italicum* und *Arrhenatherum*. Das Wurzelgewicht zeigt einen starken Abfall nach der trockenen Seite hin bei *Trisetum*, *Agrostis*, *Alopecurus* und *Phleum*, einen mittleren bei *Festuca pratensis* und *Dactylis* und einen schwachen bei *Arrhenatherum* und *Lolium italicum*.

3. Der Ertragsausfall gegen die nasse Seite war für die oberirdischen Teile verhältnismässig gering (am stärksten bei *Arrhenatherum*, weniger stark bei *Festuca pratensis* und *Phleum*, mittel bei *Agrostis* und *Alopecurus* und null bei *Dactylis*). Die Reduktion des Wurzel-



gewichtes war dagegen bei 100 % Sättigung des Bodens stark bei *Arrhenatherum*, weniger stark bei *Festuca pratensis*, mittel bei *Lolium italicum*, *Phleum*, *Trisetum* und *Dactylis*, null bei *Alopecurus* und *Agrostis*.

4. Wurzelwachstum und oberirdische Entwicklung entsprechen sich somit unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens nicht. Es zeigen einzelne Arten, wie *Arrhenatherum* und *Lolium italicum* eine grössere Fähigkeit, sich trockenen Bodenverhältnissen durch ein stärkeres Wurzelwachstum anzupassen. Diese Anpassungsfähigkeit muss bei der Beurteilung des Wasserhaushaltes der Gräser berücksichtigt werden.

## VI. Einfluss der Bodentemperatur auf die Bewurzelung und den Ertrag an oberirdischen Teilen.

### A. Allgemeines.

Mit dem Studium der Temperatureinwirkung auf das Wachstum und die Ausbildung der Gräser behandelten wir ein Problem, das bereits von Bialoblocki (1871), Hellriegel (1883) und Kossowitsch (1904) an Getreidearten eingehender untersucht worden ist. Versuchte Bialoblocki den Einfluss der Bodentemperatur auf das Wachstum und die Ausbildung der Getreidearten im allgemeinen nachzuweisen, so handelt es sich in der Arbeit von Kossowitsch mehr darum, die Einwirkung der Bodenwärme auf die Wurzelmenge im Jugendstadium von Hafer, Lein und Raps festzustellen. Die Erfahrungen in Russland lehrten nämlich, dass eine mässig kühle Bodentemperatur dem Hafer in der ersten Entwicklungsperiode sehr günstig ist. Es gelang Kossowitsch, zu zeigen, dass diese Erfahrung auf einer bessern und vor allem stärkeren Wurzelentwicklung bei niedriger Bodentemperatur beruht. Unsere Versuche lehnen in der Art ihrer Anordnung mehr an die Untersuchungen Bialoblockis an, in der Art ihrer Auswertung hingegen stehen die praktischen Gesichtspunkte, wie sie für Kossowitsch ausschlaggebend waren, im Vordergrund.

Wir wissen, dass die Ansprüche der Kulturpflanzen an das Klima und dessen Faktor Temperatur recht verschieden sind und dass diese Unterschiede nicht nur in den uns als Nutzpflanzen dienenden Gattungen zum Ausdruck kommen. Als Beispiel kennt man unter den Kulturpflanzen den Weizen, der mehr Wärme verlangt als der Roggen, und ferner die Gerste, die grössere Ansprüche stellt als der Hafer. Auch unter den Futtergräsern sind Arten bekannt, die grosse Anforderungen an die Wärme stellen, während andere sich besonders für den Anbau in klimatisch wenig begünstigten Lagen eignen. Dies gilt namentlich für die hochgelegenen und für die nördlichen Lagen und für Böden, die durch Dispersität, Wassergehalt und Struktur eine grosse Wärmekapa-



zität besitzen, also sich langsam erwärmen und sehr leicht wieder abkühlen. Es ist durch die Eignung für hohe Lagen an sich noch nicht gesagt, dass dabei die Wärmeansprüche von ausschlaggebender Bedeutung sind. In höheren Lagen kann z. B. die langandauernde Schneedecke für das Vorkommen bestimmter Arten wichtiger sein, als eine anhaltende Kälteperiode bei offenem Boden oder ungenügende Erwärmung im Sommer. Auch andere Standortsfaktoren, wie Boden und Wasserverhältnisse, können in ihrer Wirkung auf das Vorkommen einer Art den Faktor Temperatur übertreffen. In den vorliegenden Versuchen handelt es sich darum, den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Arten festzustellen. Durch eine vergleichende Auswertung der Ertragszahlen an oberirdischer Substanz und an Wurzeln der verschiedenen Arten, die bei verschiedenen Bodentemperaturen gewachsen sind, soll ein Einblick in ihre besondern Wachstumsverhältnisse bei verschiedener Bodentemperatur geboten werden. Dass durch diese Untersuchungsweise die Schlussfolgerungen ziemlich eng begrenzt sein dürften, ist uns klar, denn eine konstante Bodentemperatur wird auf die Wachstumsvorgänge in anderer Weise einwirken, als die wenigstens in den oberen Bodenschichten stark wechselnde Temperatur des natürlichen Standortes. Eine kritische Betrachtung kann jedoch die Besonderheiten einer Art doch mehr oder weniger zum Ausdruck bringen, so dass durch die Gewichtsbestimmungen der oberirdischen Teile und der Wurzeln Anhaltspunkte über die Temperaturansprüche der einzelnen Arten gewonnen werden können.

### *B. Versuchsanordnung und Versuchsanlage.*

In dankenswerter Weise wurden uns für die Durchführung dieser Versuche die Einrichtungen im Versuchshaus des Institutes für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule zur Verfügung gestellt. Die ganze Versuchsanlage ist in der Arbeit von Tanja (1933) näher beschrieben worden und soll deshalb an dieser Stelle nur kurz erwähnt werden.

Eine grössere Zahl von Holztrögen, die mit Wasser zu füllen sind und an deren Boden elektrische Heizeinrichtungen angebracht sind, werden mit Versuchstöpfen aus gebranntem, glasiertem Ton beschickt. Die Temperatur des Wassers in den verschiedenen Trögen lässt sich nach den Bedürfnissen der Versuchsfragestellung durch eine an jedem Troge angebrachte Schaltvorrichtung auf eine bestimmte Höhe einstellen und wird dann durch automatisches Ein- und Ausschalten des Heizungsstromes durch einen Thermoregulator auf gleicher Höhe gehalten. Für tiefere Temperaturen wird Kühlwasser verwendet.

Der Nachteil dieser Versuchseinrichtung besteht nun darin, dass die Wassertemperatur wohl konstant bleibt, dass aber die Temperatur des Bodens der Versuchsgefässe je nach der Intensität der Strahlungswärme und der Verdunstungskälte des Bodenwassers mehr oder weniger grossen Schwankungen unterworfen ist. Besonders erheblich sind diese Schwankungen an der Oberfläche eines mit Erde gefüllten Versuchsgefässes. Die Temperatur am Grunde der Gefässe entspricht der des Wassers im Trog besser und bleibt auch viel regelmässiger. Die Temperatur in den Versuchsgefässen ist also nicht einheitlich. Sie ist höher an



der Oberfläche bei niedriger Wassertemperatur und umgekehrt niedriger bei hoher Wassertemperatur. Obwohl die Temperaturablesungen am Wasserthermometer während der ganzen Versuchsdauer ziemlich konstante Werte ergaben, liessen sich in 5 cm Bodentiefe bei der niederen Temperatur Schwankungen von minimal 3° Celsius bis maximal 15° Celsius feststellen, bei der hohen Temperatur bei einer Wassertemperatur im Trog von 34° Celsius solche von 27—34° Celsius. Es ist dabei allerdings zu bemerken, dass diese Maximal- und Minimaltemperaturen nur 1—2 Mal festgestellt werden konnten und nur kürzere Zeit einwirkten, so dass den täglichen Schwankungen eine geringere Bedeutung zukommt, als den bleibenden Unterschieden in den Temperaturwerten von der Oberfläche bis auf den Grund der Versuchstöpfe. Um in 5 cm Bodentiefe auf eine mittlere Temperatur von zirka 30° Celsius zu kommen, war es notwendig, eine Wassertemperatur von 34—35° Celsius einzustellen. Die Erde am Grunde des Versuchsgefässes erhielt damit ebenfalls eine Temperatur von 34—35° und vermochte diese auch mit kleineren Schwankungen beizubehalten, währenddem sie in 5 cm Tiefe bis auf 27° sinken konnte. Umgekehrt war bei einer mittleren Temperatur von 10° in 5 cm Bodentiefe in den tiefern Schichten die Wassertemperatur von 5° vorherrschend. Noch grösser ist natürlich die Abkühlung bzw. die Erwärmung ganz an der Oberfläche. Dass diese Schwankungen, ganz besonders die mit der Tiefe zunehmende Temperatur, auf die Wurzel Ausbildung und auf die Wurzelmenge der Versuchspflanzen nicht ohne Einfluss bleiben können, ist sicher. Wir versuchten diese Schwankungen durch das Aufbringen einer weissen Quarzsanddecke auf die Oberfläche der Versuchsgefässe herabzumindern. Damit wurde erreicht, dass die Erwärmung an der Oberfläche um zirka 2° Celsius weniger hoch ging als bei ungedeckter Erde.

Als Versuchserde diente uns die Erde aus dem Versuchsgarten des land- und forstwirtschaftlichen Institutes der Eidg. Technischen Hochschule, deren Eigenschaften im IV. Abschnitt (Wachstum der Wurzeln im Winter) dargelegt sind. Um den Gräsern optimale Feuchtigkeitsbedingungen zu bieten, wurde die Erde auf eine Feuchtigkeit von zirka 85 % ihrer Wasserkapazität gebracht. Nachdem die Gräser bereits gekeimt hatten, wurden die Versuchsgefässe auf drei verschiedene Temperaturen gestellt, und zwar auf 4—6°, 17—18° und 34—35°. Die täglich dreimal abgelesenen Bodentemperaturen in 5 cm Tiefe ergaben für die entsprechenden Wassertemperaturen im Mittel nachstehende Werte: 9.64°, 17.5° und 29.26° Celsius. Durch eine tägliche Gewichtskontrolle (bei 29.26° zweimalige Kontrolle) wurde der Wassergehalt möglichst auf gleicher Höhe gehalten. Der Versuch wurde am 30. und 31. März 1932 mit den folgenden Gräsern angelegt: *Lolium italicum*, *Arrhenatherum elatius*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Trisetum flavescens*, *Dactylis glomerata* und *Agrostis alba*. Die Versuchsgefässe gelangten nach dem Auflaufen der Pflanzen in die Tröge und blieben bis zur Ernte, 10. und 11. Mai den drei verschiedenen Temperaturen ausgesetzt. Jede Grasart war auf jeder Temperatur mit fünf Wiederholungen vertreten. Der Versuch umfasste somit 120 Gefässe.

### C. Ergebnisse der Untersuchungen.

Bialoblocki (1871) schliesst aus seinen Untersuchungsergebnissen folgendes:

« Die in verschieden erwärmten Böden sich entwickelnden Pflanzen liefern in gleichen Zeiten verschiedene Quantitäten von Pflanzensubstanz, und zwar äussert die Erhöhung der Bodenwärme bis zu einem gewissen, für jede Pflanzenart verschiedenen Grade, eine günstige Ein-

wirkung auf das Wachstum.» Und er vermutet, sich dabei auf Resultate von Sachs stützend, dass mit der durch die erhöhte Bodenwärme herbeigeführten Beschleunigung der Verdunstung des Wassers durch die Blätter auch eine vermehrte Nahrungsaufnahme stattfinden würde, was neuern Anschauungen über die Nährstoffaufnahme nicht ganz entsprechen dürfte. Ist der Grad der günstigen Einwirkungen erhöhter Bodentemperatur auf das Wachstum erreicht, so treten bei einem weiteren Ansteigen der Bodenwärme bereits Schädigungen auf, die sich am Ertrag und auch an der morphologischen Ausbildung der oberirdischen Teile und der Wurzeln nachweisen lassen. Eine Erhöhung der Bodentemperatur wirkt aber nicht nur auf die verschiedenen Arten in verschiedener Weise, sondern sie äussert sich auch bei einer bestimmten Art, je nach ihrem Entwicklungsstadium, verschieden stark. Es muss sich diese Ueberlegung aus dem allgemeinen Entwicklungsrhythmus ergeben. Im Frühjahr, bei kühler Witterung, wird für die blosse Ernährung und Bildung der vegetativen Teile weniger Wärme gebraucht, als im Hochsommer zur Bildung der Früchte. Wir wissen ja, dass niedrige Temperatur die Entwicklung des Getreides dadurch günstig beeinflusst, dass sich in den vegetativen Teilen mehr Kohlehydrate und verhältnismässig weniger Nitrate finden, wodurch ein kräftiges Schossen befördert, eine übermässige Blattentwicklung dagegen gehemmt wird. Das Optimum des Wachstums liegt also nicht während der ganzen Vegetationsperiode gleich hoch. Wir vermuten, dass es zunächst für die Keimung höher liegt als für die auf die Keimung folgende Periode, um dann später, bei der Blüten- und Fruchtbildung, wieder anzusteigen. Aus den Versuchen Bialoblockis ergibt sich ferner, dass junge Pflanzen, die ihre Nahrung noch hauptsächlich aus den Vorräten des Samenkorns beziehen, fähig sind, dem Einfluss abnorm hoher Bodentemperaturen weit länger Widerstand zu leisten als im Alter fortgeschrittenere Pflanzen. Mit diesen Beobachtungen stehen auch unsere Feststellungen insofern im Einklang, als kurz nach der Keimung bei allen Arten auf hoher Temperatur das stärkste Wachstum zu beobachten war. Mit fortschreitender Entwicklung zeigte sich jedoch, dass einzelne Arten auf der höchsten Temperatur im Wachstum zurückfielen. Um so kräftiger entwickelten sie sich auf der mittleren Temperatur. Es waren auch Unterschiede bei den verschiedenen Arten festzustellen, die darauf beruhen dürften, dass die gegen die Grundfläche der Versuchsgefässe hin zunehmende Wärme bei hoher Temperatur auf die Entwicklung und namentlich auf das Tiefenwachstum der Wurzeln bereits schädigend eingewirkt hat, und zwar bei verschiedenen Arten verschieden stark. Besonders auffallend zeigte sich diese Wachstumshemmung bei *Arrhenatherum*, einem Grase, das in seiner Wurzelausbildung besonders auf die tieferen Bodenschichten angewiesen ist. Ueberhaupt machte sich mit der Zeit der Einfluss der hohen Temperatur im Aussehen der Gräser



deutlich geltend. Bei *Arrhenatherum*, *Phleum* und *Dactylis* ist die hellere Färbung der oberirdischen Teile, wie sie auch von Bialoblocki bei den Getreidearten beobachtet worden ist, charakteristisch. Bei den übrigen Arten *Lolium italicum*, *Festuca*, *Alopecurus*, *Trisetum* und *Agrostis* war die Grünfärbung der oberirdischen Teile ziemlich einheitlich, vielleicht etwas intensiver auf niedriger Temperatur. Uebereinstimmend verhalten sich alle Arten in ihren morphologischen Veränderungen. Deutlich war auf hoher Temperatur eine schlankere Ausbildung von Stengel und Blatteilen, die wiederum bei *Arrhenatherum* ganz besonders hervortrat, zu beobachten. Ferner ist bei 30° bereits eine wenn auch geringe Vergilbung der Gräser durch Wärme festzustellen. Wo diese stärker hervortrat, war mit ihr auch eine geringere Bestockung der einzelnen Pflanzen verbunden, eine Tatsache, die an anderer Stelle noch zahlenmässig zu belegen sein wird. Obwohl wir keinen Maßstab für die Beurteilung der normalen morphologischen Entwicklung der Arten besitzen, scheint uns doch, dass die mittlere Temperatur auf das Wachstum und die Ausbildung sämtlicher Arten am günstigsten eingewirkt hat. Die später ermittelten Ertragszahlen sind allerdings fast durchwegs höher bei 30°. Immerhin ist nicht ausgeschlossen, dass bei einer längern Dauer des Versuches eine Wendung zugunsten der mittlern Temperatur auch im Ertrage sich eingestellt hätte. Wir äussern diese Vermutung auf Grund der Ergebnisse der Untersuchungen über die Bewurzelung. Wesentlich verzögert wurde das Wachstum der Gräser auf der niederen Temperatur. Die kräftige Ausbildung und die tiefgrüne Farbe der wenigen Blätter liessen dabei aber kaum einen allgemein schädigenden Einfluss auf die Entwicklung erkennen. Es kann sich also lediglich um eine verzögernde Wirkung der niedern Temperatur auf den Wachstumsverlauf handeln. Dabei waren die Arten von dieser Verzögerung ungleich stark betroffen. Aus den photographischen Aufnahmen (Beispiel *Festuca* Tafel 8) geht deutlich hervor, dass *Festuca pratensis*, *Dactylis*, *Alopecurus* und *Phleum* auf der niedern Temperatur im Vergleich zu ihrem Verhalten bei hoher Temperatur sich besser entwickelten als die übrigen Arten. Diese Beobachtung, die durch die Ertragszahlen auch zahlenmässig belegt werden konnte, deckt sich gut mit dem, was über die Verbreitung und ihre klimatischen Anforderungen bekannt ist.

Einen bessern Einblick in das besondere Verhalten der einzelnen Arten bei den verschiedenen Temperaturen ergeben uns erst Ertrags-, Bestockungs- und Wurzelzahlen. Zunächst seien in den nachstehenden Tabellen die absoluten Zahlen über den oberirdischen Ertrag und das Wurzelgewicht auf den drei verschiedenen Temperaturen wiedergegeben.

Tabelle 23.

Trockensubstanzertrag der oberirdischen Teile von je 30 Pflanzen in g  
(Mittel aus 5 Parallelen).

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	0.74 ± 0.052	6.26 ± 0.140	6.41 ± 0.080
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . .	0.30 ± 0.027	3.38 ± 0.139	2.49 ± 0.170
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	0.67 ± 0.033	3.06 ± 0.128	3.24 ± 0.188
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	0.22 ± 0.010	1.21 ± 0.052	1.52 ± 0.108
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	0.23 ± 0.011	1.34 ± 0.050	1.43 ± 0.040
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	0.06 ± 0.004	0.58 ± 0.041	0.80 ± 0.020
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	0.53 ± 0.028	2.43 ± 0.099	3.00 ± 0.247
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	0.14 ± 0.012	0.60 ± 0.055	1.23 ± 0.097

Tabelle 24.

Trockensubstanzertrag der Wurzeln von je 30 Pflanzen in g  
(Mittel aus 5 Parallelen).

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	0.30 ± 0.019	1.61 ± 0.091	1.40 ± 0.072
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . .	0.20 ± 0.018	0.74 ± 0.058	0.50 ± 0.044
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	0.29 ± 0.0007	0.80 ± 0.045	0.73 ± 0.063
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	0.09 ± 0.005	0.35 ± 0.017	0.32 ± 0.025
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	0.14 ± 0.005	0.29 ± 0.015	0.38 ± 0.029
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	0.09 ± 0.006	0.27 ± 0.013	0.28 ± 0.011
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	0.24 ± 0.013	0.60 ± 0.029	0.66 ± 0.089
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	0.09 ± 0.006	0.17 ± 0.011	0.26 ± 0.003

Klassifiziert man die Arten nach der Höhe des oberirdischen Ertrages, so findet man, dass am Ertrag gemessen, die Einteilung der Gräser in frühe und späte Arten nicht zutrifft. Diese bezieht sich auf das Verhalten erwachsener Pflanzen im Frühjahr. Wenn wir nur die mittlere Temperatur berücksichtigen, so ist das Verhalten von *Trisetum* am auffälligsten. Im allgemeinen wird es unter den frühen Arten angeführt, hier aber steht es wegen seiner bekannten langsamen Keimung und dürftigen Jugendentwicklung an letzter Stelle. Dafür rückt *Festuca pratensis*, das zu den späten Arten gehört, an die dritte Stelle. Bestätigt findet sich in dieser Reihe wiederum die raschere Entwicklung von *Lolium italicum* und *Arrhenatherum* gegenüber *Festuca pratensis* und *Phleum*. Sehr gut kommt in diesen Zahlen auch die langsame Entwicklung von *Agrostis* zum Ausdruck.

In der folgenden Zusammenfassung sind die Relativzahlen angeführt, wobei bei der niederen Temperatur eine Klassifikation vorgenommen worden ist, aus der sehr deutlich die relativ stärkere Entwicklung einzelner Arten bei tiefen Temperaturen hervorgeht.



Tabelle 25.

Ertragszahlen der oberirdischen Teile, bezogen auf das Höchstgewicht.

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	11.5 (V)	97.6	100
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	8.9 (VII)	100	73.6
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	20.7 (I)	94.5	100
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	14.5 (IV)	79.5	100
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	16.1 (III)	93.5	100
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	7.5 (VIII)	72.5	100
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	17.6 (II)	81.0	100
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	11.4 (VI)	48.8	100

Tabelle 26.

Ertragszahlen der Wurzeln, bezogen auf das Höchstgewicht.

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	18.6	100	87.0
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	27.0	100	67.5
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	36.2	100	91.3
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	31.5	100	91.5
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	36.8	76.3	100
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	32.1	96.5	100
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	36.3	91.0	100
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	34.6	65.4	100

Tabelle 27.

Trockensubstanzertragszahlen der oberirdischen Teile auf 100 g Wurzeltrockensubstanz.

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	222 (48.5)	389 (84.9)	458 (100)
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	150 (30.1)	457 (91.8)	498 (100)
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	231 (52.2)	382 (86.3)	443 (100)
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	245 (51.6)	345 (72.6)	475 (100)
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	164 (35.5)	462 (100)	376 (81.3)
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	67 (23.4)	215 (75.2)	286 (100)
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	221 (48.5)	405 (89.0)	455 (100)
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	155 (32.8)	353 (74.6)	473 (100)

#### D. Besprechung der Ergebnisse.

Die Höchsterträge an oberirdischer Substanz fallen mit Ausnahme von *Arrhenatherum* bei allen Gräsern auf die Bodentemperatur von 30°. Aber auch *Lolium italicum*, *Festuca pratensis* und *Alopecurus* ergeben

auf der mittleren Temperatur nahezu dieselben Erträge, so dass wir glauben, annehmen zu dürfen, dass bei einer längeren Dauer des Versuches ein deutlicher Vorsprung der mittleren Temperatur hervorgetreten wäre. *Arrhenatherum*, das zu den wärmeliebenden Gräsern gezählt wird, versagt auf hoher Temperatur zuerst. Sein Verhalten kann jedoch leicht erklärt werden, wenn wir seine Bewurzelung berücksichtigen. Es ist früher gezeigt worden, dass dieses Gras nicht die Fähigkeit aufweist, ein im Obergrund besonders starkes Wurzelsystem auszubilden. Die Zahl der Wurzeln, die ihren Ursprung an den Bestockungsknoten nehmen, ist relativ klein, die Bildung von Nebenwurzeln höherer Ordnung nur unbedeutend. Durch die Einwirkung einer konstanten Temperatur von 30° hat sich nun aber die Bewurzelung aller Gräser ganz überraschend verändert. Sie blieb nur ganz oberflächlich und erreichte kaum eine Tiefe von 10 cm. Die Wurzeln waren dabei nicht dünner und feiner ausgebildet (wie es Bialoblocki bei höherer Bodentemperatur fand), sondern eher dicker und gröber und bei einigen Gräsern zudem noch weniger zahlreich. Dass unter solchen Veränderungen ein Gras wie Fromental, das relativ wenig Wurzeln und auch wenig verzweigte Wurzeln ausbildet, am empfindlichsten leidet, ist ohne weiteres zu verstehen. Das Aussehen der Wurzeln, namentlich aber ihre Farbe, ist durch die Temperatur von 30° nicht verändert worden. Es ist auch kaum zu erwarten, dass das Wachstum der Wurzeln durch die Zunahme der Temperatur gegen den Grund der Versuchsgefässe hin um maximal 4° schon unmöglich gemacht wird. Ebenso wenig kann mangelnde Bodenfeuchtigkeit für die veränderte Wurzelbildung verantwortlich gemacht werden. Im ersten Falle müssten sich doch deutliche Schädigungen in der Form einer abnormalen Färbung der Wurzelenden gezeigt haben, und auch die zweite Möglichkeit scheint bei einem Wassergehalt von 85 % der Wasserkapazität des Versuchsbodens ausgeschlossen zu sein. Wir müssen daher schliessen, dass eine höhere Temperatur dem Tiefenwachstum der Wurzeln hinderlich ist. Ueberhaupt wirkt eine konstante Temperatur des Bodens auf die Wurzelproduktion wenig vorteilhaft ein. Wohl zeigt sich an den Verhältniszahlen mit zunehmender Bodentemperatur eine grössere Leistung der Wurzeln. Der Anteil der Wurzeln am Gesamtertrage ist aber, wenn noch die kürzere Versuchsdauer berücksichtigt wird, erheblich kleiner als in den Versuchen über den Einfluss der Bodenfeuchtigkeit. Eine mässige Temperatur in diesem Stadium wirkt entschieden günstiger auf die Wurzelentwicklung. Die Zahl der Wurzeln, die auf einen Trieb fällt, ist auch vorwiegend, wie aus den nachstehenden Tabellen hervorgeht, grösser auf niedrigerer Temperatur als auf hoher.



Tabelle 28.  
Zahl der Triebe (Mittel aus 50 Pflanzen).

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	2.34 ± 0.096	5.70 ± 0.204	7.84 ± 0.259
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	1.50 ± 0.090	5.42 ± 0.258	2.50 ± 0.216
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	1.84 ± 0.070	3.58 ± 0.114	4.02 ± 0.145
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	1.28 ± 0.063	2.48 ± 0.092	1.62 ± 0.097
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	1.80 ± 0.106	3.08 ± 0.159	2.74 ± 0.145
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	1.30 ± 0.070	2.16 ± 0.104	1.94 ± 0.116
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	1.52 ± 0.076	2.54 ± 0.109	2.50 ± 0.136
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	1.46 ± 0.070	2.12 ± 0.106	3.04 ± 0.149

Tabelle 29.  
Zahl der Wurzeln (Mittel aus 50 Pflanzen).

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	8.20 ± 0.149	20.04 ± 0.473	23.70 ± 0.561
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	4.71 ± 0.170	8.54 ± 0.230	9.90 ± 0.292
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	7.34 ± 0.205	13.90 ± 0.329	15.20 ± 0.363
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	8.32 ± 0.210	11.70 ± 0.249	9.58 ± 0.297
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	8.32 ± 0.196	13.56 ± 0.342	14.68 ± 0.495
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	5.70 ± 0.150	9.82 ± 0.276	13.16 ± 0.390
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	8.24 ± 0.222	14.38 ± 0.357	13.78 ± 0.403
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	6.46 ± 0.150	11.12 ± 0.296	13.02 ± 0.464

Tabelle 30.  
Zahl der Wurzeln pro Trieb.

Versuchspflanze	9°	17°	30°
<i>Lolium italicum</i> . . . . .	3.50	3.51	3.02
<i>Arrhenatherum elatius</i> . . . . .	3.14	1.57	3.96
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	3.99	3.88	3.78
<i>Phleum pratense</i> . . . . .	6.50	4.72	5.90
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	4.63	3.79	5.35
<i>Trisetum flavescens</i> . . . . .	4.38	4.55	6.78
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	5.42	5.66	5.51
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	4.42	5.24	4.28

Interessant ist der Einfluss höherer Temperaturen auf die Bestockung. Es wird auch von Bialoblocki für die Getreidearten erwähnt, dass bei 30° bereits eine Schwächung der Bestockung eintrete. Die Futtergräser verhalten sich in dieser Richtung verschieden. Die Bestockungszahlen, die das Mittel aus je 50 Pflanzen (10 Pflanzen aus jeder Wiederholung) darstellen, zeigen für *Arrhenatherum*, *Phleum*, *Alopecurus*, *Trisetum* und *Dactylis* einen Rückgang der Bestockung von 20° auf 30° Celsius, bei den übrigen Arten *Lolium italicum*, *Festuca*

*pratensis* und *Agrostis* jedoch nicht, ihre Triebzahl ist bei 30° am höchsten. Es geht aus diesen Zahlen hervor, dass die Bestockung nicht nur eine Funktion der Bodenfeuchtigkeit bzw. Trockenheit ist, sondern dass dabei auch die Temperatur von Bedeutung sein kann. Eine allgemein gültige Formel über den Einfluss der Temperatur auf die Bestockung zu geben ist auf Grund unserer Versuche nicht möglich. Der Wärmeeinfluss äussert sich nicht bei allen Arten in derselben Richtung, und es scheint bei einer Temperatur von 30° die obere Grenze der Bestockungsgrösse noch nicht erreicht zu sein.

#### E. Zusammenfassung IV.

1. Die Versuche ergaben für alle acht untersuchten Gräser, mit Ausnahme des *Arrhenatherum*, das höchste Sprossgewicht bei der höchsten angewendeten Bodentemperatur (30°). Die Unterschiede gegen 17° sind aber gering und halten nur bei *Trisetum* und *Agrostis* für den Mehrertrag und bei *Arrhenatherum* für den Minderertrag mathematischer Kritik stand.

2. Das Höchstgewicht der Wurzelentwicklung liegt nur bei *Alopecurus*, *Trisetum*, *Dactylis* und *Agrostis* bei der höhern, bei *Lolium italicum*, *Arrhenatherum*, *Festuca pratensis* und *Phleum* dagegen bei der mittlern Temperatur. Die Unterschiede sind jedoch auch hier gering und die Mehrerträge können nur bei *Agrostis* und annähernd bei *Alopecurus* für die höhere Temperatur und bei *Arrhenatherum* für die mittlere Temperatur als sicher gestellt gelten.

3. Bei der tiefern Bodentemperatur (9°) bleiben alle Arten stark zurück. Die Arten, die wir auf Grund der Beobachtungen in Mischungen und Wiesen unter natürlichen Verhältnissen als wärmebedürftig bezeichnen (*Trisetum*, *Arrhenatherum*) sind tatsächlich durch die tiefe Bodentemperatur in ihrer oberirdischen Entwicklung am stärksten in ungünstigem Sinne beeinflusst worden, während die Arten, von denen wir wissen, dass sie auch in hohen Lagen gut gedeihen, die also widerstandsfähig gegen Kälte sind (*Festuca pratensis*, *Alopecurus*, *Phleum*), eine geringe Einbusse an Sprossgewicht zeigen. *Dactylis* zeigt sich wenig empfindlich. Sein Versagen in hohen Lagen kann also nicht auf mangelnde Widerstandskraft gegen Kälte zurückgeführt werden. *Agrostis* sollte sich weniger empfindlich zeigen. Hier ist der verhältnismässig starke ungünstige Einfluss der niedrigen Temperatur auf die Verwendung der anspruchsvollen amerikanischen Provenienz dieses Grases zurückzuführen.

4. Der Einfluss der niedern Bodentemperatur auf die Wurzelgewichte ist, wie die Relativzahlen zeigen, kleiner als die Beeinflussung der Sprossgewichte. Auffallend ist hier vor allem die starke Gewichteinbusse von *Lolium italicum*. Am wenigsten ist das Wurzelgewicht



bei *Alopecurus*, *Dactylis* und *Festuca pratensis* bei tiefer Bodentemperatur zurückgegangen.

5. Im Verhältnis der auf 100 Teile Wurzelgewicht produzierten oberirdischen Substanz ergibt sich für alle Arten mit Ausnahme von *Alopecurus* bei 30° die grösste Leistung. Bei tiefer Temperatur (9°) leidet wiederum am meisten *Trisetum* und *Arrhenatherum*, am wenigsten *Festuca* und *Phleum*, wie auch *Dactylis* und *Lolium*.

6. Mittlere Bodenwärme (17°) wirkt bei den meisten Arten am besten auf die Bestockung. Nur *Lolium italicum*, *Festuca pratensis* und *Agrostis* zeigen bei 30° höchste Bestockungszahlen. Am stärksten ist der ungünstige Einfluss hoher Bodenwärme bei *Phleum* und *Arrhenatherum*. Die tiefe Temperatur (9°) stellt die Bestockungszahl stark zurück bei *Arrhenatherum* und *Lolium italicum*, weniger stark bei *Festuca pratensis*, *Agrostis* und *Phleum*, am schwächsten ist der Einfluss bei *Trisetum* und *Dactylis*. Die stärkste mittlere Bestockung aller drei Wärmestufen zeigt *Lolium italicum* (5.29), gross ist sie auch bei *Festuca* (3.15) und *Arrhenatherum* (3.14), klein dagegen bei *Phleum* (1.79) und *Trisetum* (1.80).

7. Die Zahl der Wurzeln ist im Durchschnitt aller drei Wärmestufen am stärksten bei *Lolium italicum* (17.3), dann bei *Alopecurus* (12.2), *Festuca pratensis* (12.1) und *Dactylis* (12.1). Schwach ist sie bei *Agrostis* (10.9), *Phleum* (9.9), *Trisetum* (9.6) und namentlich *Arrhenatherum* (7.7). Sie ist bei allen Arten mit Ausnahme von *Phleum* und *Dactylis* am grössten bei 30°. Der Unterschied gegenüber 17° ist gering. Wenig Abfall bei 9° zeigt *Phleum*, auch *Alopecurus* und *Dactylis*; er ist am stärksten bei *Lolium italicum* und *Trisetum*.

## VII. Die Morphologie der Wurzeln der verschiedenen Arten.

Freidenfelt (1902) unterscheidet in einer Einteilung der Wurzeln unter den Adventivwurzelformen drei morphologisch unterscheidbare Haupttypen: 1. den Saugwurzeltyp, der nur der Stoffaufnahme dient, 2. den intermediären Typ, und 3. den Haftwurzeltyp, der durch mehr oder weniger grob und tief gehende Wurzeln, die in der Regel als Speicherorgane funktionieren, charakterisiert wird.

Den intermediären Typ bezeichnet er auch als den Typ der Wiesengräser und beschreibt diesen kurz als ein Wurzelsystem mit reichlicher Nebenwurzelbildung und als morphologisch und anatomisch zwischen hydrophilen und xerophilen Wurzelsystemen stehend. Im speziellen aber, bemerkt der gleiche Autor, weisen die Gräser sowohl in bezug auf die Wurzelanatomie als auch im Habitus der Wurzeln charakteristische Unterschiede auf.

Ebenso weist Kraus (1911) darauf hin, dass sich die verschiedenen Arten von Wiesengräsern durch die Zahl und die Dicke der

stärkern Wurzeln, durch die Anzahl, Länge, Ausbildungs- und Verzweigungsweise der feinen Faserwurzeln, in der seitlichen Ausbreitung der Wurzeln, in ihrer Verteilung in den verschiedenen Bodenschichten usf. deutlich unterscheiden. Kraus misst dem Studium der Wurzelbildung insofern grössere Bedeutung zu, als er daraus Schlüsse über die Verträglichkeit einer Art in Rein- und Mischsaaten ziehen zu können glaubt. Auch Witte (1929) konnte durch Zählungen der Wurzeln und durch Messen der Wurzeldicke an Einzelpflanzen den Nachweis einer verschiedenen Wurzelbildung bei den einzelnen Arten erbringen.

Schröder (1928) hat versucht, auf Grund der Unterschiede in der Wurzelanatomie einen Bestimmungsschlüssel aufzustellen. Leider ist aber dessen Zuverlässigkeit, dort wo er von praktischer Bedeutung sein könnte, nicht mehr gross. Seine Anwendung versagt nämlich bei der Untersuchung von Wurzelendigungen, deren Unterscheidung insofern von praktischer Wichtigkeit wäre, als dadurch leicht der Tiefgang der Wurzeln für jede einzelne Art in natürlichen Beständen durch blosses Freilegen der Wurzelspitzen nachgewiesen werden könnte.

Es ist klar, dass mit dem Studium der Morphologie der Wurzeln nur ein Ausschnitt aus dem Komplex von Faktoren, welche die Leistungsfähigkeit eines Wurzelsystems bedingen, erfasst werden kann. Nach den Untersuchungen aller Agrikulturchemiker stehen z. B. die Gramineen hinsichtlich ihres Aufschliessungsvermögens für schwerlösliche Nährstoffe hinter den Leguminosen zurück, obwohl sie ein weiter ausgebreitetes und stärker verzweigtes Wurzelsystem besitzen. Wenn wir in den folgenden Ausführungen von einem dicht zusammengedrängten und einem locker aufgebauten Wurzelsystem sprechen, so beziehen sich diese Begriffe lediglich auf die Art und Weise der morphologischen Ausbildung der Wurzelsysteme; eine physiologische Bedeutung ist also diesen Bezeichnungen nicht beizumessen.

Wir haben versucht, die Wurzelsysteme derselben Pflanzen, die zum Zwecke der Ermittlung des Wurzeltiefganges und der Zuwachsverhältnisse freigelegt worden sind, hinsichtlich ihrer Wurzelbildung, der seitlichen Verbreitung der Wurzeln, ihrer Verästelungsweise, der Zahl der tiefer gehenden Wurzeln usw., zu beschreiben. Dabei ist es unsere Absicht, in erster Linie auf typische Unterschiede zwischen den in Frage stehenden Arten hinzuweisen.

*Lolium italicum* als eines der frühesten und rasch wüchsigsten Gräser besitzt ein sehr dichtes, filziges Wurzelsystem, welches besonders dadurch ausgezeichnet ist, dass es schon in seinem ersten Entwicklungsstadium, kurz nach der Keimung, auf der ganzen Länge der Kronenwurzeln, Haarwurzeln erster und zweiter Ordnung auszubilden vermag, die mit zunehmendem Alter stark verfilzen. Besonders ausgeprägt ist diese Verfilzung in der nächsten Umgebung des Bestockungsknotens.



Die Wurzeln sind zart, fein und leicht zerreissbar, sie sind von bleibis silbergrauer Farbe und nehmen auch zunächst der Bodenoberfläche durch Anthocyan-Bildung rötliche Färbung an. Ihre Ausbreitung scheint zufolge der starken Verfilzung wenig gesetzmässiges aufzuweisen. Die Hauptverbreitung der Wurzeln reicht bei einjährigen Pflanzen bis zu einer Bodentiefe von 20 cm. Verhältnismässig klein zur Gesamtzahl ist die Zahl der tiefer gehenden Wurzeln. Gross ist aber ihre seitliche Verbreitung, die wenig unter der Oberfläche 40 und mehr cm erreichen kann. Dabei treten zahlreiche feine Wurzelverästelungen an die Oberfläche, eine Erscheinung, die auch bei *Festuca pratensis* beobachtet werden konnte. Zuzufolge der weiten seitlichen Ausbreitung greifen die Wurzeln von *Lolium italicum* im Mischbestande stark in den Bereich der Wurzelsysteme benachbarter Pflanzen hinein. Aus dieser Eigentümlichkeit des Wurzelsystems ist zu schliessen, dass *Lolium italicum* nicht nur durch sein rasches oberirdisches Wachstum auf andere Arten unterdrückend einwirken kann, sondern auch durch sein Wurzelsystem, das durch die starke Verfilzung und die weite seitliche Verbreitung nicht ohne Einfluss auf das Wachstum und die Ausbildung der Wurzeln benachbarter Pflanzen sein kann, sei dies durch die Möglichkeit einer bessern Ausnutzung des Bodenwassers, oder durch die grössere Raumbeanspruchung.

*Arrhenatherum elatius* hat als frühes Gras ebenfalls ein rasches Wurzelwachstum. Seine Wurzelausbildung vermag nicht weniger typische Merkmale aufzuweisen. Die Wurzeln sind bedeutend dicker, zähe und ziemlich stark verholzt. In ihrer Farbe sind sie ausgesprochen gelb. Die Fähigkeit, Wurzeln zweiter und dritter Ordnung auszubilden, ist nicht sehr ausgeprägt. Das Wurzelsystem erscheint deshalb bedeutend lockerer als das des *Lolium italicum*. Erheblich stärker hervortretend ist dafür das Bestreben der Wurzeln, der Tiefe nach Besitz vom Boden zu ergreifen. Von den untersuchten Gräsern hat *Arrhenatherum* den grössten Wurzeltiefgang. Noch in 30 cm Tiefe kann in der Wurzelmenge nur eine unbedeutende Abnahme festgestellt werden. Die Mehrzahl der Triebwurzeln geht senkrecht oder in schräger Richtung der Tiefe entgegen, so dass die seitliche Ausbreitung nicht besonders stark ist. Charakteristisch für *Arrhenatherum* ist die schlängelige Ausbildung seiner Wurzeln. Dies konnte nur an *Arrhenatherum* festgestellt werden und muss daher als Arteigentümlichkeit dieses Grases betrachtet werden. Häufig treten auch Wurzelanschwellungen auf, die in ihrem anatomischen Bau nicht von dem normal ausgebildeter Wurzeln abweichen. Sie sind durch eine auffallend grosse Zahl von Wurzelhaaren ausgezeichnet. Neben diesen Besonderheiten ist für *Arrhenatherum* in erster Linie der ausgeprägte Geotropismus seiner Wurzeln charakteristisch. Daraus wird sich auch die Fähigkeit dieses Grases, längere Trockenperioden zu ertragen, erklären. Nach R i m b a c h (1899) ist



die Fähigkeit der Pflanze, mit ihren Wurzeln tief in den Boden einzudringen, entscheidend über ihre Fähigkeit, längere Dürreperioden zu überstehen.

*Festuca pratensis* als spätes Gras hat in seiner endgültigen Wurzelform grosse Aehnlichkeit mit der des *Lolium italicum*. Das Wachstum der Wurzeln ist aber zunächst wesentlich langsamer. Die Haarwurzelbildung ist nicht so intensiv, so dass die typische Filzbildung des *Lolium italicum* ausbleibt. Die Wurzeln sind auch zäher, holziger und von silbergrau bis graubrauner Farbe. Die Ausbildung des ganzen Wurzelsystems zeigt mehr Regelmässigkeit. Die Hauptverbreitung der Wurzeln reicht ebenfalls bis zu einer Tiefe von 20 cm. Hingegen ist im Verhältnis zur Gesamtzahl die Zahl der tiefergehenden Wurzeln grösser als bei *Lolium italicum*. Ein vollständiges Bild des Wurzelsystems von *Festuca pratensis* ergibt sich erst im zweiten Jahr seiner Entwicklung. Die Ausbildung der Wurzeln geht zunächst, besonders was die Nebenwurzeln betrifft, sehr langsam vor sich. Erst am Ende des ersten und im Verlaufe des zweiten Vegetationsjahres bekommt auch das Wurzelsystem von *Festuca pratensis* durch eine starke Haarwurzelbildung einen intensiven Charakter, ohne aber dabei in dem Masse den schwammigen und filzigen Habitus der Wurzeln des *Lolium italicum* anzunehmen.

*Phleum pratense* zeichnet sich durch eine schwache und ausserordentlich zarte Bewurzelung aus. Als zu den späten Arten gehörend, ist auch seine Wurzelentwicklung anfänglich langsam. Im zweiten Vegetationsjahr bildet es zahlreiche Wurzeln zweiter Ordnung, die sich wieder verästeln und somit dem Wurzelsystem den intensiven Charakter, wie er aus der Abbildung hervorgeht, aufprägen. Trotz ihrer schwachen Ausbildung können die Wurzeln einen beträchtlichen Tiefgang erreichen. Ihre Farbe ist silbergrau. Die Durchkreuzung der Wurzeln mit benachbarten Pflanzen ist zufolge einer geringen seitlichen Ausbreitung nur unbedeutend. Wie sich *Arrhenatherum* durch zähe, dicke und drahtartige Wurzeln von *Lolium italicum* und *Festuca pratensis* im Habitus der Wurzeln unterscheidet, so weicht die Bewurzelung des *Phleum pratense* von diesen durch eine schwächere, zarte und feinere Ausbildung der Wurzeln ab.

Wenn die beschriebenen Wurzelsysteme nach der Intensität der Nebenwurzelbildung abgestuft werden, so ergibt sich nachstehende Reihenfolge: *Lolium italicum*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense* und *Arrhenatherum elatius*. Auffallend ist dabei, dass mit zunehmendem Geotropismus eine abnehmende Haarwurzelbildung zusammenfällt.

Im Anschluss an diese Ausführungen wollen wir versuchen, auch die Wurzelsysteme der Gräser *Alopecurus pratensis*, *Trisetum flavescens*, *Dactylis glomerata* und *Agrostis alba* zu beschreiben. Es wird uns zwar in der Beschreibung der Wurzelsysteme dieser Gräser nicht mög-



lich sein, das gleiche Schema einzuhalten, da das betreffende Untersuchungsmaterial nicht aus Freiland-, sondern aus den Vegetationsversuchen über den Einfluss der Bodenfeuchtigkeit und der Bodentemperatur auf die Entwicklung der Gräser stammt. Vor allem müssen wir es unterlassen, nähere Angaben über den Tiefgang und die seitliche Verbreitung der Wurzeln dieser Gräser zu machen. Die Beschreibung wird sich darauf beschränken, ihre Wurzelsystem in Beziehung zu den bereits behandelten zu stellen, d. h. sie nach der Ausbildungsart in einen der vier beschriebenen Typen einzureihen.

Ohne Schwierigkeiten lässt sich auf diese Art das Wurzelsystem von *Trisetum flavescens* behandeln. Es zeigt grosse Aehnlichkeiten zu dem des *Arrhenatherum*, ist aber entsprechend der schwächeren oberirdischen Entwicklung des *Trisetum* gegenüber *Arrhenatherum* auch feiner. Die Wurzeln sind dünner, nicht so drahtig und vielleicht etwas stärker mit Haarwurzeln besetzt; in ihrer Färbung stimmen sie mit der der *Arrhenatherum*-Wurzeln überein. Ihre Tiefenverbreitung reicht, wie die Untersuchungen von Witte (1929) zeigen, nicht an die der *Arrhenatherum*-Wurzeln heran. Dem Wurzelsystem des *Lolium italicum* ähnlich ist das des *Dactylis glomerata*, obwohl es zwar keine so starke Nebenwurzelbildung aufweist und namentlich auch nicht in dem Grade das filzige Aussehen des Wurzelsystems von *Lolium italicum* besitzt. Seine Wurzeln sind in der Farbe mattgrau. Ganz abweichend von allen diesen Typen verhält sich das Wurzelsystem von *Alopecurus pratensis*. Es ist schon an seiner Farbe leicht zu erkennen. Diese erscheint durch die Anthocyanbildung dunkel, und zwar ist sie im Gegensatz zu *Lolium italicum* ganz einheitlich dunkelrot. Durch die grosse Zahl von Wurzeln am Bestockungsknoten und ihre reichliche Verzweigung ergibt sich für *Alopecurus* ein sehr dichtes Wurzelsystem, das durch die kurze Ausläuferbildung mit der Zeit als starker Wurzelstock erscheint. Hingegen ist nach Witte die Tiefenverbreitung der Wurzeln nicht gross. Das Wurzelsystem von *Agrostis alba* endlich, auch durch Ausläuferbildung charakterisiert, zeigt im Gegensatz zu dem von *Alopecurus* weniger *Haarwurzeln*. Es ist nicht so dicht und lässt sich vielleicht mit dem von *Dactylis* am besten vergleichen, wenn von der Ausläuferbildung abgesehen wird. Es ist aber derber und unterscheidet sich im weitem auch durch seine hellere Farbe von dem des *Dactylis*. Die Mannigfaltigkeit der Formen, die dieses Gras bildet, lässt erwarten, dass auch sein Wurzelsystem verschieden ausgebildet ist. Diese Formenmannigfaltigkeit äussert sich ja in erster Linie darin, dass das Verhältnis des Wurzelgewichtes zum Gewichte der oberirdischen Teile, je nach der vorliegenden Abart, grössern Schwankungen unterworfen ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Chef und Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Volkart, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstanden ist, herzlich zu danken. Ebenso danke ich den Herren Urs Pfenniger für die bereitwillige Mitwirkung bei den photographischen Aufnahmen und Karl Signer für die Unterstützung bei der Durchführung der Vegetationsversuche.

#### Literatur.

- Arny, A. C. and I. J. Johnson, 1928: The roots of flax plants. Journ. Amer. Soc. Agr. 20, 1928, 373.
- Bialoblocki, J., 1871: Ueber den Einfluss der Bodenwärme auf die Entwicklung einiger Kulturpflanzen. Landw. Vers. Stat. 13, 1871, 424.
- Böhme, H., 1925: Untersuchungen über die Bewurzelung der Industriekartoffel. Journ. Landw. 73, 1925, 81.
- Böhme, H., 1927: Beiträge zur Wurzelforschung. Pflanzenbau 4, 1927/28, 56 und 72.
- Bodo, F., 1926: Untersuchungen auf dem Gebiete des Wurzelwachstums des Apfels und der Zwetschge. Fortschr. Landw. 1, 1926, 768.
- Boonstra, A. E. H. R., 1931: Pflanzenzüchtung und Pflanzenphysiologie. «Züchter» 3, 1931, 345.
- Brouwer, W., 1930: Der Einfluss des Wassers auf das Gedeihen von Gräsern im Reinbestand und die Wirkung der Witterungsfaktoren auf die Wiesen-erträge. Landw. Jahrb. 59, 1930, 375.
- Burger, H., 1922: Die physikalischen Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitt. Schweiz. Zentr. Anstalt forstl. Versuchswesen XIII, 1922.
- Burmester, H., 1925: Die exakte Bodenwirtschaft. Breslau 1925, S. 36.
- Bünger, H., 1906: Ueber den Einfluss verschieden hohen Wassergehaltes des Bodens in den einzelnen Vegetationsstadien und bei verschiedenem Nährstoffreichtum auf die Entwicklung der Haferpflanze. Landw. Jahrb. 35, 1906, 941.
- Cannon, W. A., 1911: The root habits of desert plants. Publ. by the Carn. Inst. Washington 1911, No. 131.
- Cannon, W. A. and E. E. Free, 1925: Physiological features of roots with especial reference to the relation of roots to aeration of the soil. Publ. by the Carn. Inst. Washington, 1925, No. 368.
- Chiritescu-Arva, 1927: Der Einfluss des optimalen Wassergehaltes des Bodens auf die Pflanze während verschiedener Entwicklungsstadien. Fortschr. Landw. 2, 1927, 489.
- Conrad, J. P. and F. J. Veihmeyer, 1929: Root development and soil moisture. «Hilgardia» 1929, Vol. 4, No. 4.
- Doroshenko, A., 1927, 1929: Photoperiodisme of some cultivated forms in connection with their origin. Bull. Appl. Bot. 17, 1927, 167 and 22, 1929, 219.
- Engler, A., 1903: Untersuchungen auf dem Gebiete des Wurzelwachstums der Holzarten. Mitt. Schweiz. Zentr. Anstalt Forstl. Versuchswesen VII, 1903.
- Falke, F., 1907: Die Dauerweiden. Hannover 1907.
- Frank, C. A. and J. E. Weaver, 1924: Root behavior and crop yield under irrigation. Publ. by the Carn. Inst. Washington, 1924.
- Freidenfelt, T., 1902: Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Ueber die Formbildung der Wurzeln vom biologischen Gesichtspunkte. «Flora» 91, 1902, 115.



- Fruwirth, C., 1895: Ueber die Ausbildung des Wurzelsystems der Hülsenfrüchte. Agr. Physik 18, 1895, 461.
- Garner, W. and H. A. Allard, 1920: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. agr. Res. 18, 1920, 553.
- Haberlandt, F., 1879: Der allgemeine landwirtschaftliche Pflanzenbau. Wien 1879.
- Hellriegel, H., 1883: Die naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaus. Leipzig 1883.
- Hensen, 1892: Ueber die Wurzeln in den tiefern Bodenschichten. Jahrb. D. L. G. 1892.
- Jamieson, 1893: Ueber Klee- und Graswurzeln. Zeitschr. landw. Verein Bayern 1893, 475. (Zit. nach Witte 1929.)
- Kampe, K., 1929: Studien über Bewurzelungsstärke und Wurzeleindringungsvermögen verschiedener Kulturpflanzen. Wiss. Arch. Landw. Abt. A. Pflb. 2, 1929, 1.
- King, F. H., 1892/93: Natural distribution of roots in field soils. Wisc. Agr. Exp. Stat. Rep. 1892, 112 and 1893, 160.
- Kossowitsch, P., 1904: Die Entwicklung der Wurzeln in Abhängigkeit von der Bodentemperatur in der ersten Wachstumsperiode der Pflanzen. Bied. Centr. Bl. Agr. Chemie 33, 1904, 451.
- Könekamp, A. und F. König, 1929: Untersuchungen über den Einfluss des Grundwasserstandes auf die Entwicklung eines Klee-Grasgemisches. Landw. Forschg. (Sonderausg. Landw. Jahrb. 2. Reihe: Acker- u. Pflb.) Heft 28, 1929, 1.
- Kraus, C., 1892, 1894, 1895, und 1896: Untersuchungen über die Bewurzelung der Kulturpflanzen in physiologischer und kultureller Beziehung. I., II., III. und IV. Mitteilung. Forschg. Agr. Physik 15, 1892, 234; 17, 1894, 55; 18, 1895, 113; 19, 1896.
- Kraus, C., 1911: Untersuchungen zu den biologischen Grundlagen des Grasbaues. Fühlings Landw. Zeitg. 60, 1911, 329 und 377.
- Kraus, C., 1914: Zur Kenntnis der Verbreitung der Wurzeln in Rein- und Mischsaaten. Fühlings Landw. Zeitg. 63, 1914, 337, 369, 401.
- Lundegårdh, H., 1930: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 2. Aufl. Jena 1930, S. 182.
- Meyer, K., 1909: Ueber den Einfluss verschieden hohen Wassergehaltes des Bodens zu den einzelnen Vegetationsstadien bei verschiedener N-Düngung auf die Entwicklung des Göttinger begrannten Square-head-Winterweizen. Journ. Landw. 57, 1909, 351.
- Meyer, K., 1930: Studien über den Wasserhaushalt des Hafers. Ein Beitrag zum Xerophytenproblem unserer landw. Kulturpflanzen. Journ. Landw. 78, 1930, 31.
- Millar, C. E., 1930: Root system of young corn plants in relation to fertilizer applications. Journ. Amer. Soc. Agr. 22, 1930, 868.
- Mitscherlich, E. A.: Bodenkunde für Land- und Forstwirte. 5. Auflage, Berlin 1920, S. 167.
- Modestow, A. P., 1915: Materialien zur Kenntnis der Wurzelsysteme krautiger Pflanzen (russisch). Arb. Selektionsstat. Mosk. Landw. Inst. 1915. (Zit. Böhme 1927.)
- Müller-Thurgau, H., 1875: Ueber Wachstum und Bedeutung der Wurzeln. Landw. Jahrb. 1875, 999.
- Nobbe, J., 1863/65: Veröffentlichungen über die Bewurzelung der Kulturpflanzen. Landw. Vers. Stat. 1863—1865.



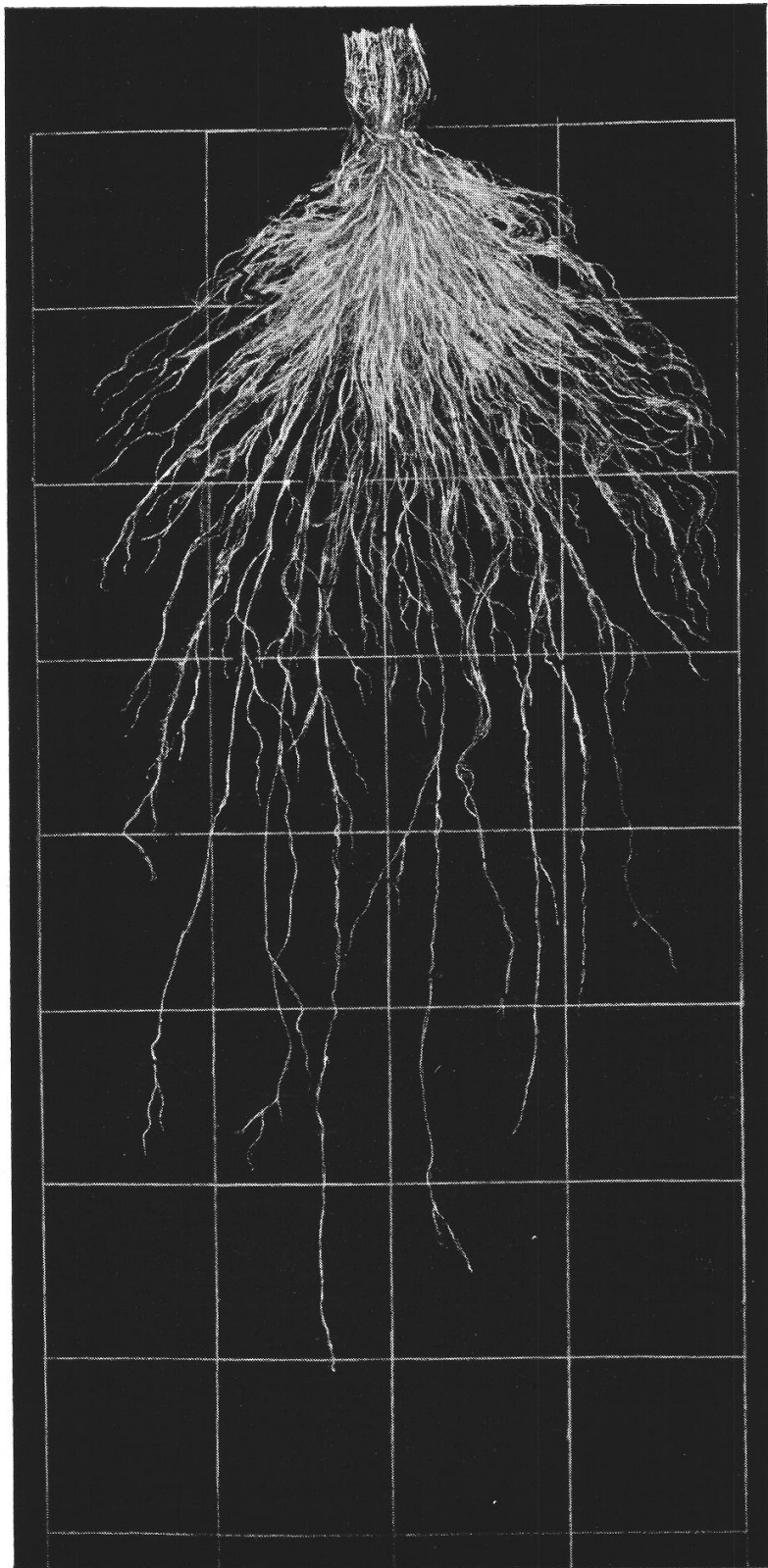
- Nowacki, A., 1920: Anleitung zum Getreidebau. 7. Aufl., 1920, Berlin.
- Orth, A., 1892: Anbau von Gründüngungspflanzen. Jahrb. D. L. G., 1892, 313.
- Oswald, H., 1919: Untersuchungen über die Einwirkung des Grundwasserstandes auf die Bewurzelung von Wiesenpflanzen auf Moorböden. Frühlings Landw. Zeitg. 68, 1919, 321 und 370.
- Pammer, F., 1928: Osmotische und Saugkraftmessungen. VII. Gräser und Leguminosen. Fortschr. Landw. 3, 1928, 441.
- Polle, R., 1910: Ueber den Einfluss verschieden hohen Wassergehaltes, verschiedener Düngung und Festigkeit des Bodens auf die Wurzelentwicklung des Weizens und der Gerste im ersten Vegetationsstadium. Diss. Göttingen, 1910.
- Rathlef, H., 1930/31: Grünlandkultur und Grünlandforschung in Russland. Pflanzenbau 7, 1930/31, 148.
- Rimbach, A., 1899: Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 17, 1899, 18.
- Roth, E., 1926: Wurzelstudien an Gramineen und Cruciferen. Diss. Techn. Hochschule München, 1926.
- Rotmistroff, W. A., 1929: Das Wesen der Dürre, ihre Ursachen und Verhütung. Dresden und Leipzig, 1929.
- Sachs, J., 1892—1896: Physiologische Notizen. Sonderabdr. Zeitschr. Flora. Herausgeb. u. bevorwortet v. K. Goebel, 1892—1896.
- Schröder, D., 1928: Unterscheidungsmerkmale der Wurzeln unserer Wiesen- und Weidepflanzen. Landw. Forschg. (Sonderausg. Landw. Jahrb. 2. Reihe: Acker- u. Pflb.), Heft 10, 1928, 132.
- Schultz-Lupitz, 1927: Zwischenfruchtbau auf leichten Böden. Arb. D. L. G., Heft 7, 1927.
- Schulze, B., 1911: Wurzelatlas. Darstellung natürlicher Wurzelbilder der Halmfrüchte in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Berlin, 1911.
- Seelhorst, C., von, 1902: Beobachtungen über die Zahl und den Tiefgang der Wurzeln verschiedener Pflanzen bei verschiedener Düngung des Bodens. Journ. Landw. 50, 1902.
- Seelhorst, C., von und W. Freckmann, 1903: Der Einfluss des Wassergehaltes des Bodens auf die Ernten und die Ausbildung verschiedener Getreidevarietäten. Journ. Landw. 51, 1903.
- Sinz, E., 1913: Studien über die Entwicklungsfähigkeit der wichtigsten Wiesengräser im ersten Vegetationsjahr. Diss. Göttingen, 1913.
- Skrbensky, G., von, 1913: Versuch über den Wasserverbrauch verschiedener Gräser unter verschiedenen Verhältnissen. Diss. Göttingen, 1913.
- Sprengel, 1850: Meine Erfahrungen im Gebiete der allgemeinen und speziellen Pflanzenkultur II., 1850.
- Stebler, F. G. und Volkart, A., 1913: Die besten Futterpflanzen. 4. Aufl., Bern, 1913.
- Strecker, W., 1927: Erkennen und Bestimmen der Wiesengräser. 10. Aufl., Berlin, 1927.
- Struve, W., 1930: Frühlingsfestigkeit der Wiesengräser und Kleearten. Zeitschr. Züchtg. A. Pflanzenzüchtg. 15, 1930, 8.
- Tanja, A., 1933: Untersuchungen über Gibberella Saubinetii und die Fusariose des Weizens. Phytopatholog. Zeitschr. 1933 (im Druck).
- Thiel, H., 1875: Wandtafeln für den naturw. Unterricht mit spez. Berücksichtigung der Landwirtschaft. IV. Serie: Bewurzelung. Berlin, 1875.
- Tinker, M. A. H., 1925: Effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants. Ann. of Bot. 39, 1925, 720.



- Tódaro, F., 1932: La survivance de la racine embryonnaire dans le blé. Zeitschr. f. Züchtg. A. Pflanzenzüchtg. 17, 1932, 80.
- Truchin, P. A., 1929: Wege zur Steigerung der Wiesenerträge in Tatartan. Arbeit und Wirtschaft Kasan 3—4, 1929 (Russisch). Zit. Rathlef 1930/31.
- Volkart, A., 1908: Gramineae. In Kirchner, Loew u. Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, 1908.
- Volkart, A., 1929: Der Schweiz. Futterbau. Landw. Jahrb. Bayern 8/9, 19, 1929, 1.
- Volkart, A., 1929: The development and present status of forage crop culture in Central Europe. Scient. Agric. IX, 1929, 434.
- Volkart, A., 1929: The principles of compounding mixtures of grass and clover seeds. Scient. Agric. IX, 1929, 510.
- Wahlen, F., 1923: Untersuchungen über die Ueberwinterung der Leguminosen. Landw. Jahrb. d. Schweiz. 37, 1923, 102.
- Weaver, J. E., 1920: Root development in the grassland formation. Publ. by the Carn. Inst. Washington, 1920, No. 316.
- Weaver, J. E., 1926: Root development of field crops. New York Mc. Graw-Hill Book Comp., 1926.
- Weber, A., 1901: Beiträge zur Kenntnis der Dauerweiden in den Marschen Norddeutschlands. Arb. D. L. G. Heft 61, 1901.
- Werner, H., 1889: Handbuch des Futterbaus. Berlin, 1889.
- Wieland, A., 1926: Beiträge zur Morphologie und Anatomie und zum Chemismus einiger Typen von *Poa pratensis* und *Lolium perenne* aus dem Gebiete der sogenannten Breslauerplatte. Landw. Forschg. (Sonderausg. Landw. Jahrb., 2. Reihe: Acker- u. Pflanzenb.), Heft 7, 1926.
- Witte, K., 1929: Beitrag zu den Grundlagen des Grasbaues. Diss. Bonn-Poppelsdorf, 1929.
- Wollny, E., 1888: Untersuchungen über das Verhalten der atmosphärischen Niederschläge zur Pflanze und zum Boden. Forschg. a. d. Gebiet d. Agr. Physik. 10, 1888, 153.

## Tafel 1

Wurzelbild von *Lolium italicum*  
(12 Monate, 1 : 8)

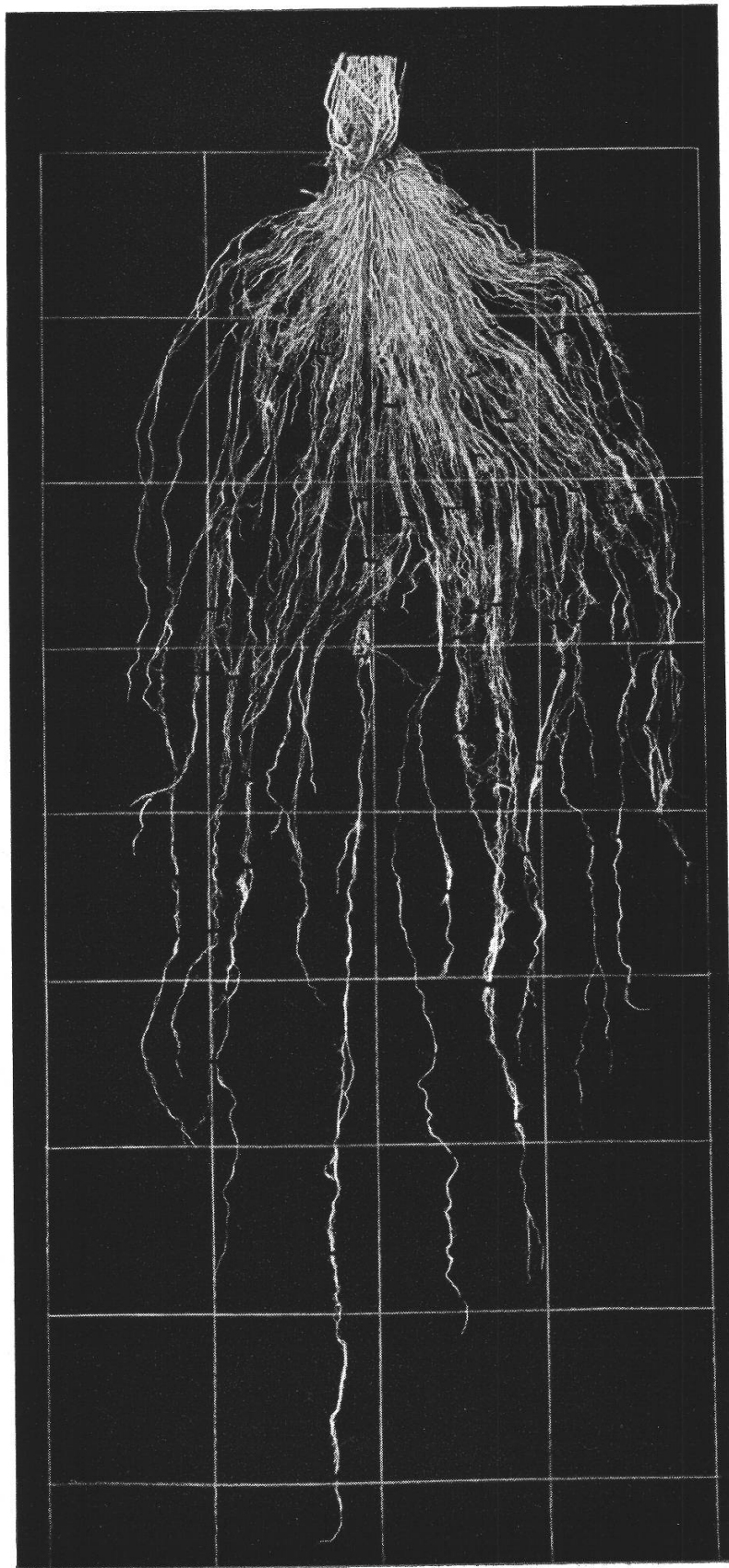




Leere Seite  
Blank page  
Page vide

## Tafel 2

Wurzelbild von *Arrhenatherum elatius*  
(12 Monate, 1 : 8)

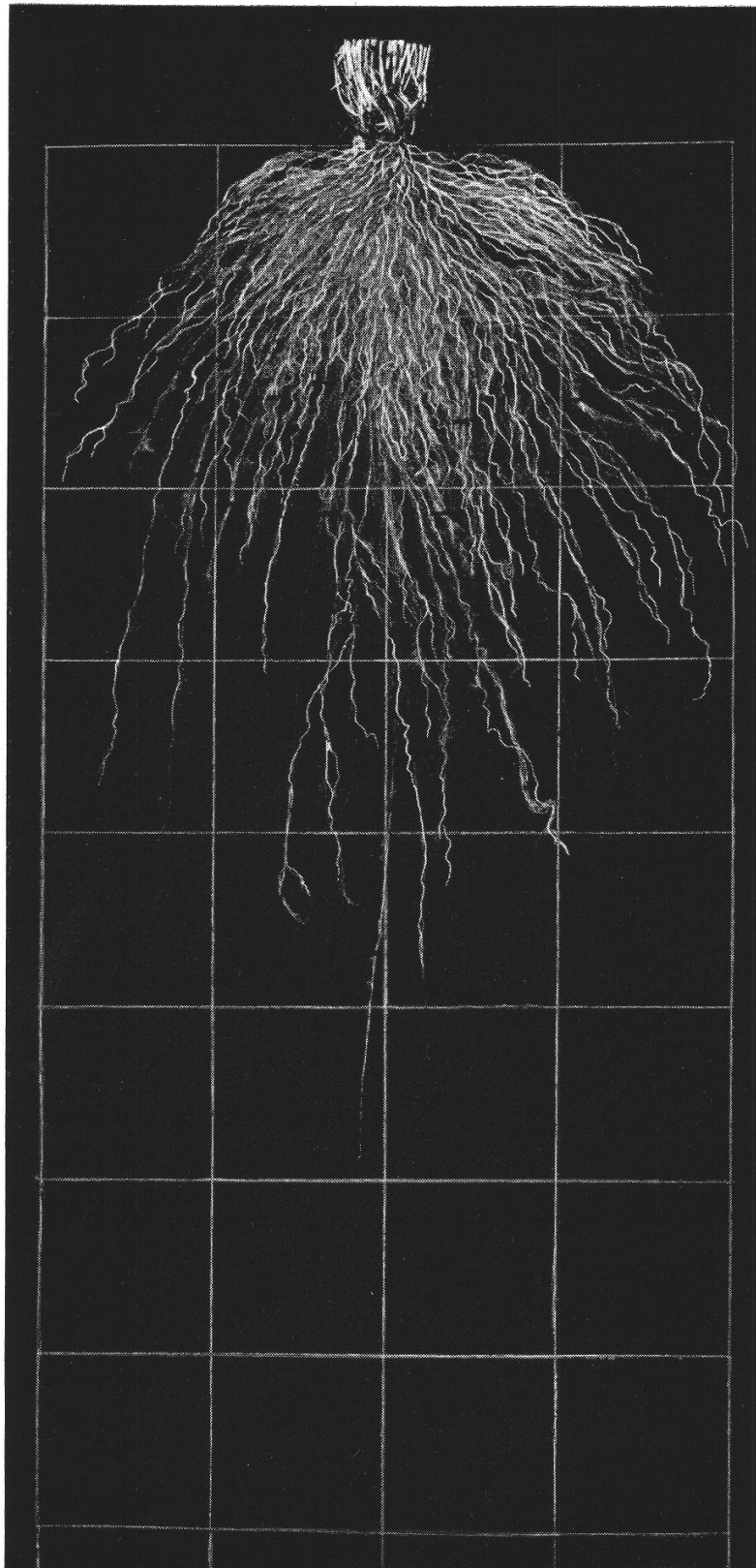




Leere Seite  
Blank page  
Page vide

### Tafel 3

Wurzelbild von *Festuca pratensis*  
(12 Monate, 1 : 8)

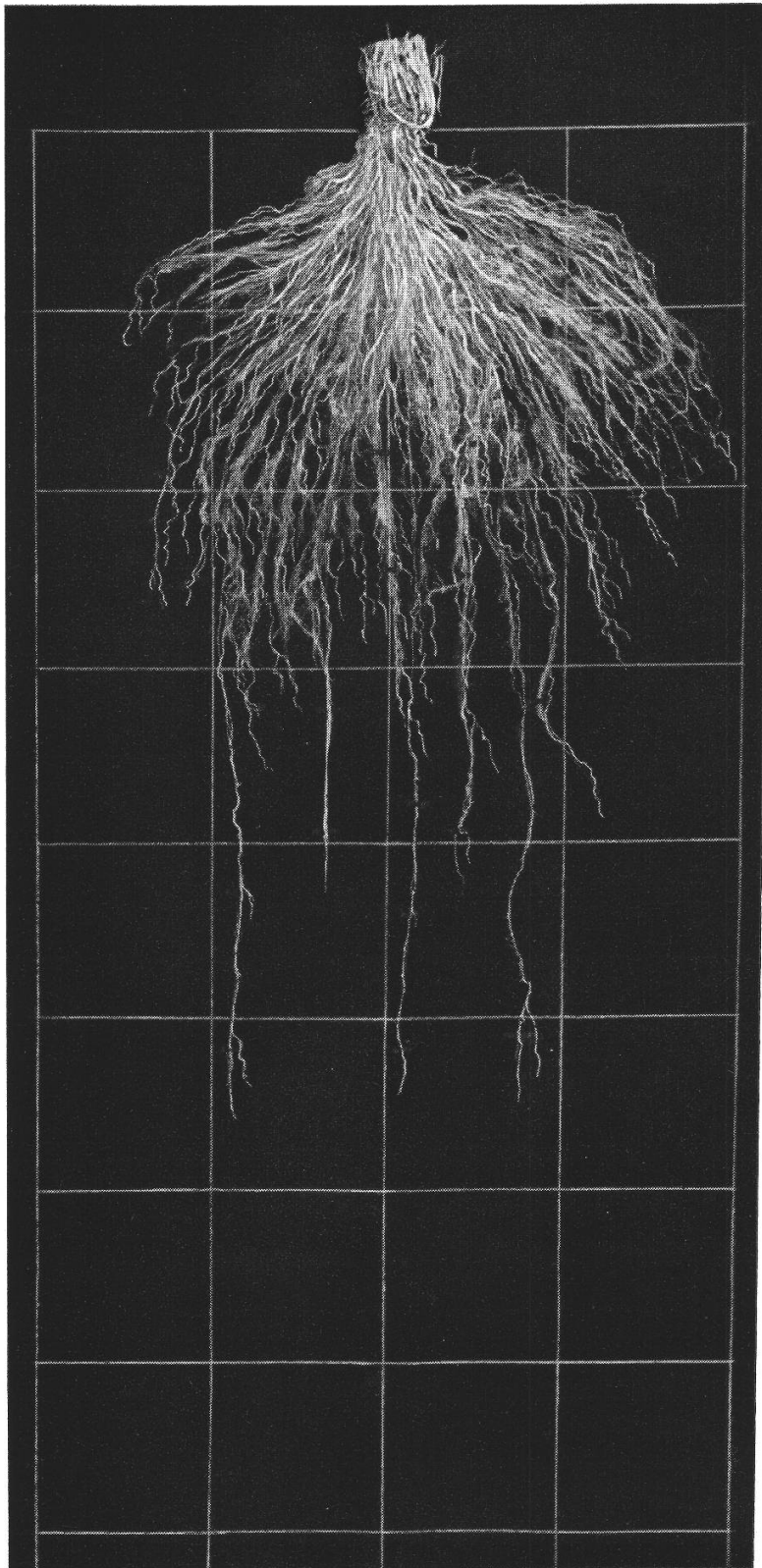




Leere Seite  
Blank page  
Page vide

## Tafel 4

Wurzelbild von *Phleum pratense*  
(12 Monate, 1 : 8)



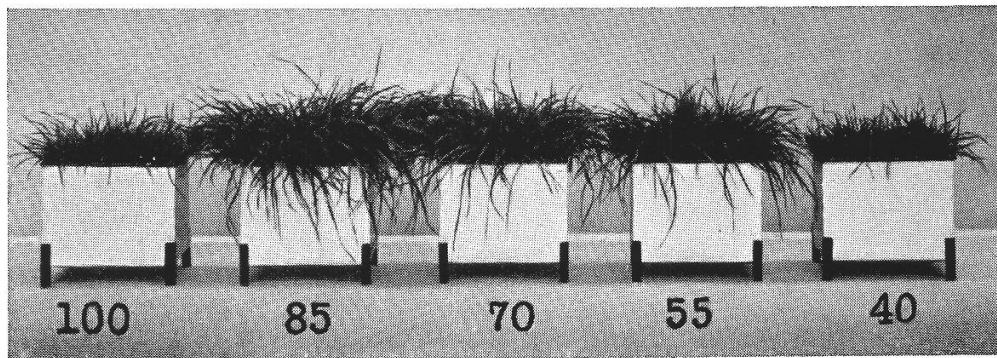


Leere Seite  
Blank page  
Page vide

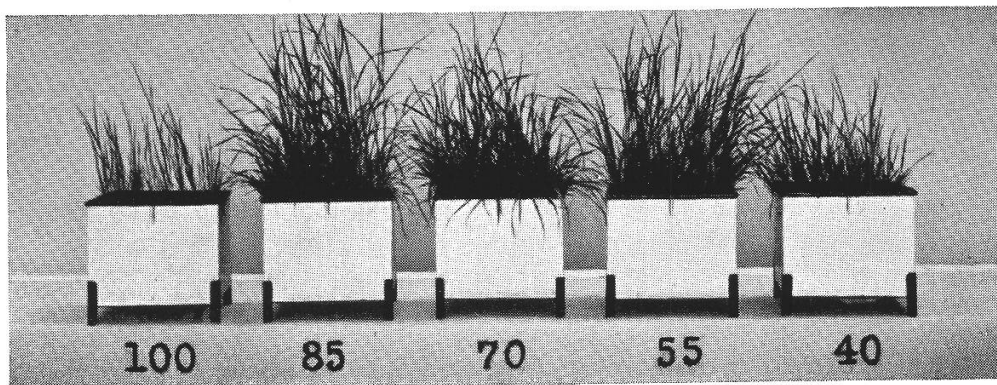
## Tafel 5

Einfluss des Wassergehaltes des Bodens auf die oberirdische Entwicklung

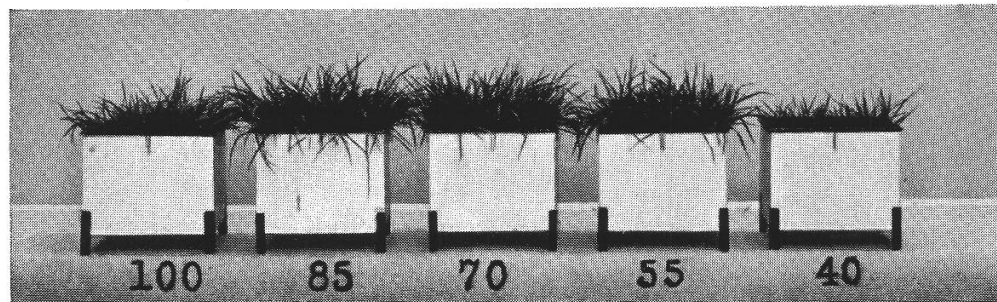
*Lolium italicum*



*Arrhenatherum elatius*



*Festuca pratensis*



*Phleum pratense*



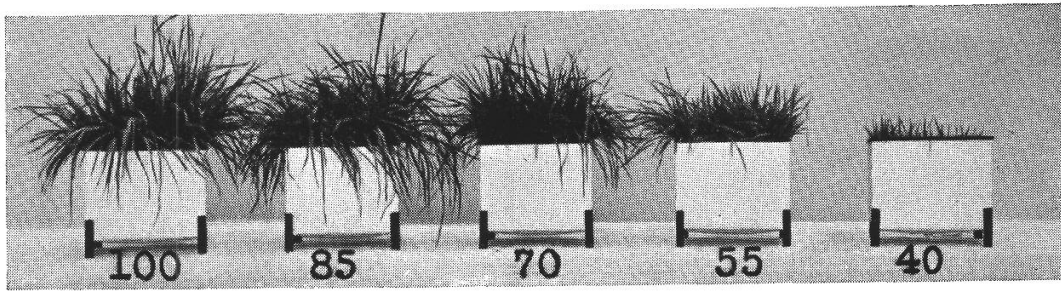


Leere Seite  
Blank page  
Page vide

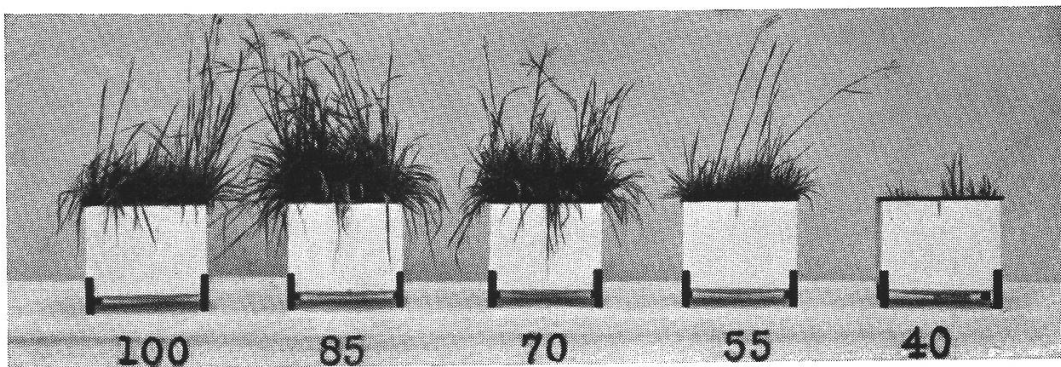
## Tafel 6

Einfluss des Wassergehaltes des Bodens auf die oberirdische Entwicklung

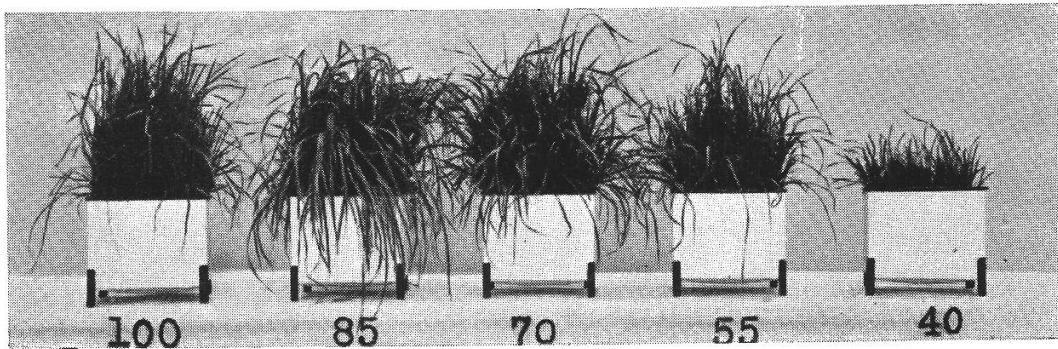
*Alopecurus pratensis*



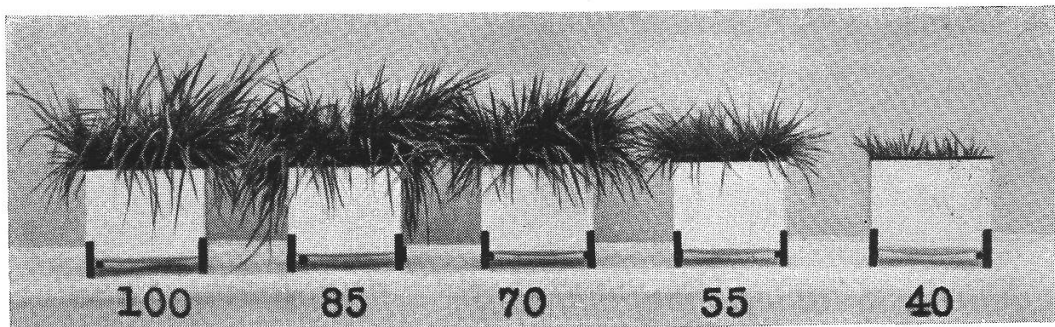
*Trisetum flavescens*



*Dactylis glomerata*



*Agrostis alba*



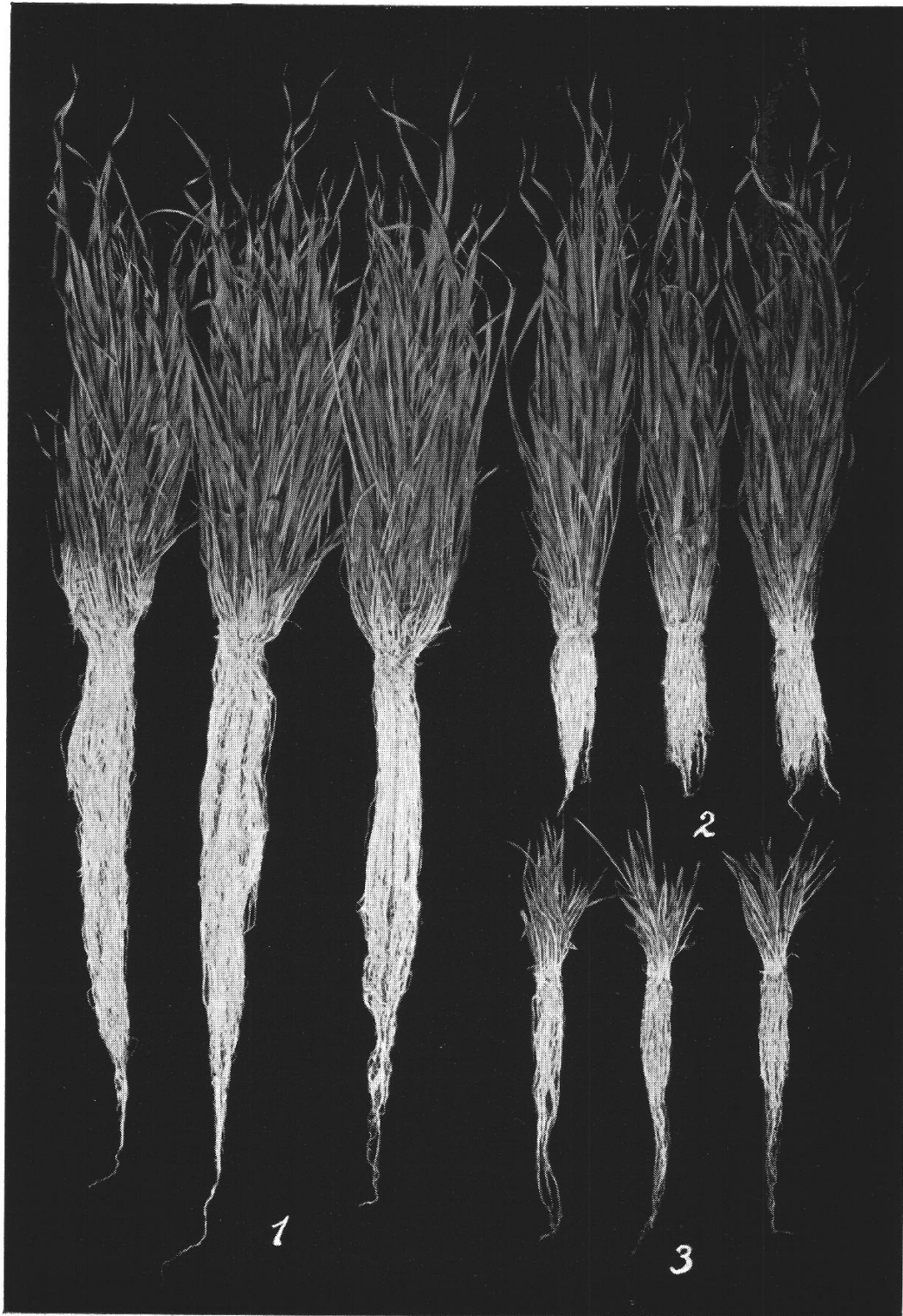


Leere Seite  
Blank page  
Page vide

## Tafel 7

Einfluss der Bodentemperatur auf die Entwicklung der Wurzeln  
und der oberirdischen Teile

1. bei einer Bodentemperatur von 17° C.
2. bei einer Bodentemperatur von 30° C.
3. bei einer Bodentemperatur von 9° C.



*Arrhenatherum elatius*

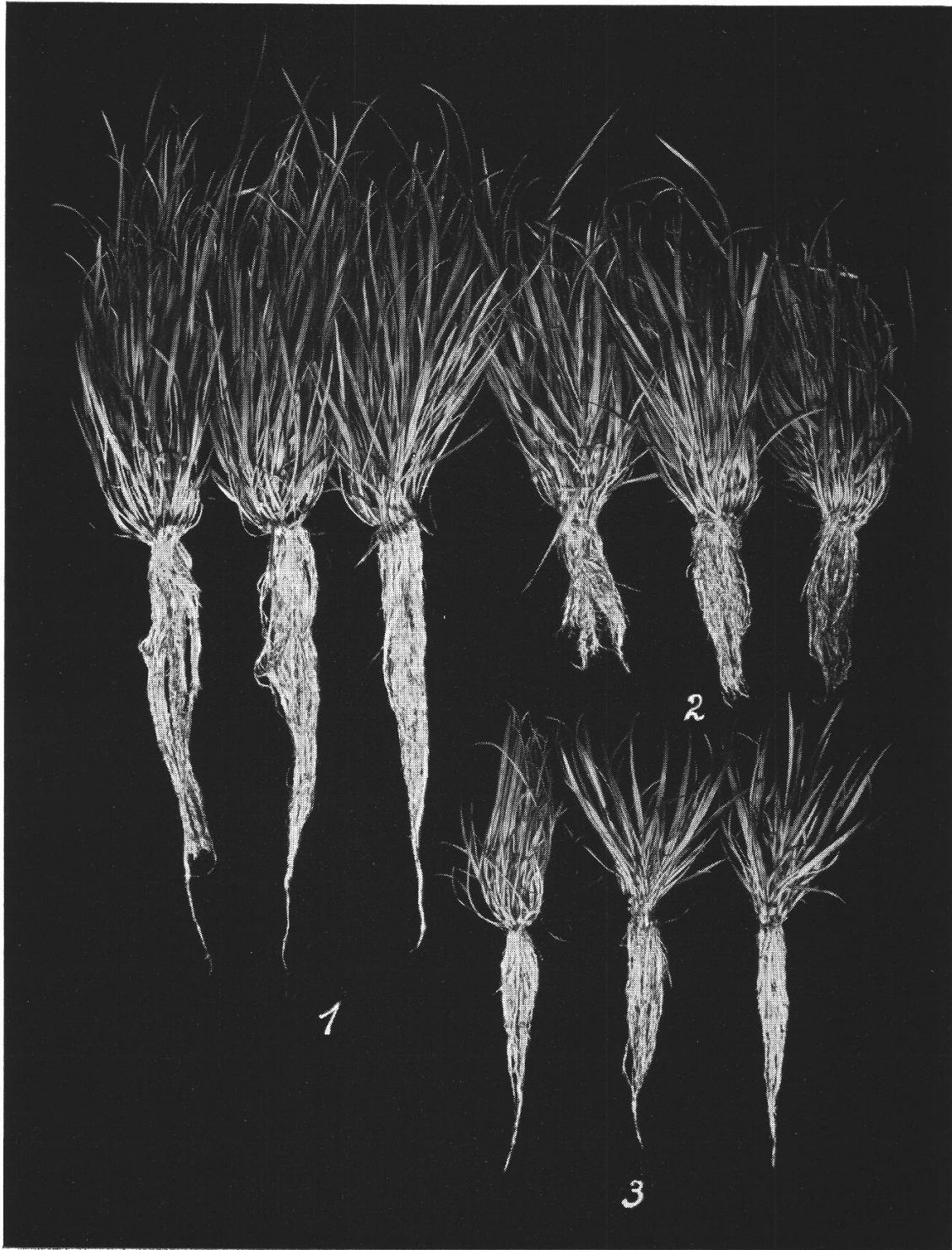


Leere Seite  
Blank page  
Page vide

## Tafel 8

Einfluss der Bodentemperatur auf die Entwicklung der Wurzeln  
und der oberirdischen Teile

1. bei einer Bodentemperatur von 17° C.
2. bei einer Bodentemperatur von 30° C.
3. bei einer Bodentemperatur von 9° C.



*Festuca pratensis*