

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

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 77 (1967)

**Artikel:** Wurzelentwicklung einer Apfelunterlage in Abhängigkeit von der Bodenfeuchtigkeit

**Autor:** Werenfels, Lukas

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-54316>

#### **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:** 25.02.2026

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

# Wurzelentwicklung einer Apfelunterlage in Abhängigkeit von der Bodenfeuchtigkeit

Von *Lukas Werenfels*

Manuskript eingegangen am 27. September 1966

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung .....	6
II. Material und Methoden .....	7
A. Pflanzen .....	7
B. Boden .....	8
C. Wurzelschaukästen .....	8
1. Grossgefässe .....	8
2. Kleingefässe .....	11
D. Instrumente zur Messung der Bodenfeuchtigkeit .....	12
1. Tensiometer .....	12
2. Gipsblöcke zur Messung des elektrischen Widerstandes .....	14
a) Allgemeines .....	14
b) Eichen der Gipsblöcke .....	14
E. Temperaturmessung .....	15
F. Methodik der Wurzelwachstumsmessung .....	16
G. Bodenfeuchtigkeit .....	17
III. Resultate .....	17
A. Grossgefässe .....	17
1. Der Verlauf der Bodenfeuchtigkeit der verschiedenen Versuchsgruppen ..	17
2. Der jahreszeitliche Verlauf des Wurzelwachstums .....	20
3. Einfluss der Bodenfeuchtigkeit .....	24
a) Wurzelzuwachs .....	24
b) Durchschnittliche Länge .....	25
c) Anzahl wachsender Wurzeln .....	25
d) Schema der Wurzelreaktion auf die Bewässerung .....	29
e) Wurzelbild .....	31
f) Verhältnis von Spross zu Wurzel .....	32
g) Suberisierung .....	32
B. Kleingefässe .....	34
1. Wurzelwachstum in Böden verschiedener Feuchtigkeit .....	34
2. Wurzelhaare .....	38
a) Länge der Wurzelhaare bei kleiner Transpiration und grosser Bodensaugspannung .....	38

b) Länge der Wurzelhaare unter grossen Transpirationsbedingungen und bei grosser Bodensaugspannung .....	39
c) Tageszeitliche Schwankungen des Wurzelwachstums .....	40
IV. Diskussion .....	42
A. Periodizität .....	42
B. Bodenfeuchtigkeit .....	43
C. Xerophytismus beim Apfelbaum .....	44
V. Zusammenfassung .....	44
Summary .....	46
Literaturverzeichnis .....	47

## I. Einleitung und Problemstellung

Das Wurzelwachstum der Pflanzen im allgemeinen und das der Obstbäume im besonderen ist in mancher Beziehung weniger gründlich erforscht als jenes der Triebe. So können beispielsweise die jahreszeitlichen Schwankungen im Triebwachstum weitgehend auf Temperatur- oder Bodenfeuchtigkeitseinflüsse zurückgeführt werden (Stoitschkov J., 1960; Uriu et al., 1964). Der Verlauf des Wurzelwachstums hingegen wird von den Autoren, die dieses Problem bearbeiteten, nur in grossen Zügen erfasst. Engler (1903) und Bodo (1926) stellten zum Beispiel anhand ihrer Versuche mit Wald- und Apfelbäumen ein Wachstumsmaximum im Sommer sowie eines im Herbst fest. Sie vermuteten, dass die gefundene Periodizität auf ein Wachstumsminimum im September, verursacht durch Trockenheit, zurückzuführen sei. Rogers (1939a), der ebenfalls mit Apfelbäumen arbeitete, fand in seinen ausgedehnten Versuchen jedoch nur ein Maximum; es trat in den Monaten Mai oder Juni auf. Kolesnikov (1963) beobachtete eine Periodizität, die sich je nach Umweltsbedingungen in einem bis drei Wachstumsmaxima äusserte.

Hinsichtlich der Abhängigkeit des Wurzelwachstums von der Bodenfeuchtigkeit gehen die Auffassungen der verschiedenen Autoren weit auseinander. Nach Conrad und Vehmeyer (1929) gibt es keinen optimalen Bodenfeuchtigkeitsgrad für das Wurzelwachstum. Aufgrund von Freilandversuchen kam Rogers (1935, 1939a) zum gegenteiligen Schluss, nämlich dass schon Bodensaugspannungen unterhalb einer Atmosphäre das Längenwachstum der Wurzeln herabsetzen. Kausch (1955) glaubte aus Laboratoriumsversuchen ableiten zu können, dass optimal gehaltene Bodenfeuchtigkeit die Ausbreitungsintensität der Wurzeln vermindere. Im Wasserkulturversuch fand er ein Wachstumsoptimum in Lösungen, deren Molarität 4–7 atm entsprach.

Über Ontogenese, Morphologie und Funktion der Wurzelhaare ist man dank der Untersuchungen von Frey-Wyssling und Mühlethaler (1950) und Cormack (1962) verhältnismässig gut informiert. Wenig ist hingegen bekannt über die ökologische Bedeutung der Wurzelhaare. Caldwell (1913) kam aufgrund von ausgedehnten Welkeversuchen mit *Zea mays*, *Phaseolus*, *Xanthium* u. a. m. zum Schluss, dass die Regenerationsfähigkeit einer Pflanze nach einer Wassermangelperiode vor allem von der Austrocknungsresistenz der Wurzelhaare abhänge. Kozlowski (1964) misst den Wurzelhaaren grosse Bedeutung in der Wasserökonomie der Pflanzen bei: Die Wurzelhaare vergrössern die Wurzeloberfläche beträchtlich, was bei suboptimalen Feuchtigkeitsverhältnissen von Bedeutung ist. Bei optimalen Verhältnissen nützen sie wenig, da die Zylinderoberfläche der Resorptionszone der Wurzel für die Wasseraufnahme genügt.

Die vorliegende Arbeit versucht, einiges Licht auf die Frage der Periodizität des Wurzelwachstums und dessen Abhängigkeit von der Bodenfeuchtigkeit zu werfen. Das Verhalten der Wurzelhaare unter verschiedenen Transpirationsbedingungen wird ebenfalls untersucht.

## II. Material und Methoden

### A. Pflanzen

Beim Grossgefäßversuch wurde der Apfelunterlagenklon East Malling Typ VII verwendet. Dieser Typ gehört zu den schwach bis mittelstark wachsenden Unterlagen, und es war somit möglich, den sichtbaren Teil seines Wurzelwachstums, welcher in periodischen Zeitabständen gemessen wurde, total zu erfassen.

Zur Verwendung kamen ein- und zweijährige Stecklinge. Die einjährige waren auf folgende Art gewonnen worden: Die im Juli 1964 dem Unterlagenmuttergarten entnommenen, halbverholzten Triebspitzen wurden unter Verwendung von Indolbuttersäure in einem Feuchthaus (Nebelvermehrung) bewurzelt (Meyer, 1964). Anschliessend wurden die bewurzelten Stecklinge während des Winters im Freien abgehärtet und vom Frühjahr 1965 bis zum Versuchsbeginn in einer Kühlzelle bei 0 °C aufbewahrt. Die zweijährigen Stecklinge waren 1963 gewonnen und 1964 in der Baumschule aufgeschult worden. Bis zum Versuchsbeginn 1965 wurden sie in Sand eingeschlagen.

Im Kleingefäßversuch gelangten neben einjährigen Stecklingen auch Sämlinge der Mostapfelsorte Tobiäslar, die sich durch gleichmässige Nachkommenschaft auszeichnet (persönliche Mitteilung, R. Fritzsché), zur Verwendung.

## B. Boden

Für Versuche, mit denen der Faktor Bodenfeuchtigkeit untersucht werden soll, eignen sich Lehmböden, also solche, die eine relativ gleichmässige Korngrössenverteilung aufweisen, am besten. Sie gewährleisten ein gleichmässiges Ansteigen der Bodensaugkraft bei gleichmässigem Wasserentzug durch die Pflanze.

Als relativ günstig erwies sich der A-Horizont einer Braunerde auf Moränenunterlage, die in der Nähe von Wädenswil gefunden wurde. Es handelte sich um einen schwach humosen Lehmboden. Etwa zwei Kubikmeter dieser Erde wurden durch ein 3-mm-Sieb gesiebt. Auf diese Weise liessen sich etwa 10–15 Vol.-% Steine absondern; dann wurde die Erde sterilisiert. Zur besseren Luft- und Wasserführung fügte ich der Erde 15 Vol.-% Perlit bei. Perlit ist ein nach einem besonderen Verfahren expandiertes vulkanisches Glas. Das Fertigprodukt zeichnet sich durch ein geringes Volumengewicht aus.

Das Erdvolumen reichte nicht aus für den Kleingefässversuch, und ein zweites Quantum Erde derselben Provenienz, das sich in der Textur leicht vom ersten unterschied, wurde auf die gleiche Weise aufgearbeitet. Die Erde der Grossgefässe wird als Sandhoferde I, jene der Kleingefässe als Sandhoferde II bezeichnet.

Die Sorptionskurve wurde für die Druckstufen von weniger als einer Atmosphäre mit Hilfe der porösen Platte (Richards, 1948), für diejenigen über einer Atmosphäre mit dem Druckmembranapparat (Richards, 1947) bestimmt. Die erhaltenen Kurven sind in Abbildung 1 dargestellt.

Die chemische Bodenanalyse (Methode Dirks und Scheffer) ergab einen  $P_2O_5$ - und einen  $K_2O$ -Gehalt von 0,8 mg bzw. 10,8 mg/100 g Boden. Gemäss dem Standard der eidgenössischen Versuchsanstalten waren diese Nährstoffe im Vorrat vorhanden.

## C. Wurzelschaukästen

### 1. Grossgefässe

24 Schaukästen der Dimensionen 100 cm hoch, 100 cm breit, 7 cm (oben) bzw. 5 cm (unten) tief wurden aus galvanisiertem Eisen hergestellt. Jeder Behälter wies zwei Glasscheiben von je  $100 \times 100 \times 0,29$  cm auf. Diese Behälter baute ich nach Art einer Hängeregistratur in ein Traggestell ein (Abb. 2). Damit die Kästen leicht auseinanderzuschieben waren, wurden sie an den zwei Aufhängepunkten mit je einer Rolle versehen, welche auf Schienen aus Winkeleisen lief. Die ganze Apparatur stellte ich auf einen Rollwagen und konnte sie so nach Bedarf aus dem

mit Glas bedachten Vegetationshaus ins Freie schieben. Der Abstand von Behältermitte zu Behältermitte oder, da jeder Behälter mit nur einem Bäumchen bepflanzt wurde, von Baum zu Baum betrug 20 cm. Zur Beobachtung der Wurzeln mussten die Kästen auseinandergerollt werden, damit eine Person zwischen ihnen Platz fand.

Zur Isolierung gegen Wärme brachte ich rings um das Gestell Platten aus Wannerit (Polystyrolschaum) an. Als Abschirmung gegen Licht

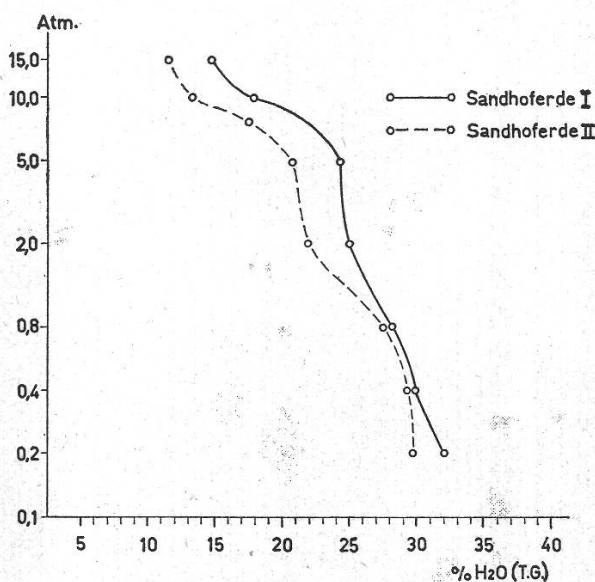


Abbildung 1

Sorptionskurven. Sandhoferde I im Grossgefäß-, Sandhoferde II im Kleingefäßversuch verwendet

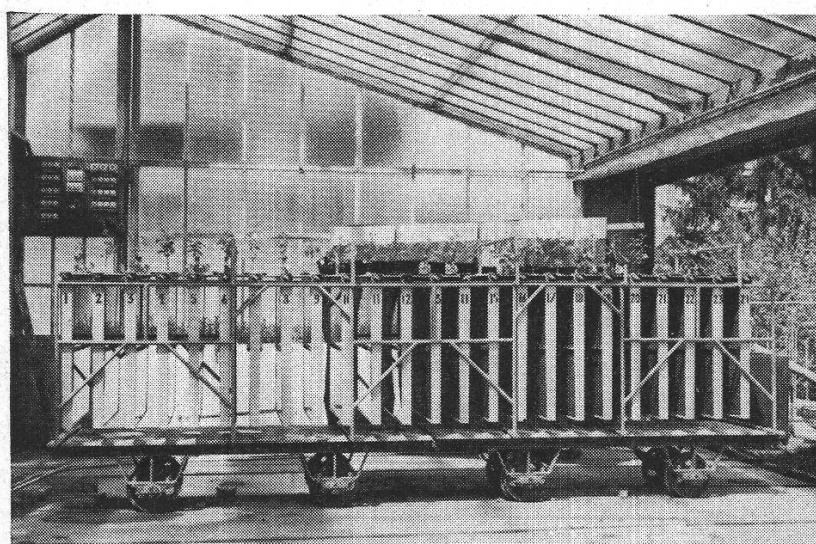


Abbildung 2

Grossgefäßapparatur zu Beginn des Versuches. Aufnahme am 13.5.65

wurden schwarze Plastikfolien (Polyäthylen) auf Pavatexrahmen gespannt, welche das ganze Gestell (s. Abb. 3) in lückenloser Anordnung umschlossen. Der obere Zwischenraum zwischen den Kästen wurde mit Pavatexleisten, welche in die mit Nuten versehenen Oberkanten der Behälter eingeschoben werden konnten, abgedeckt. Schliesslich wurden die dem Licht ausgesetzten Stirnkanten der Glasscheiben mit Isolierband verklebt. Es trat keine Algenbildung auf, was den vollständigen Lichtabschluss der Apparatur bewies. Zur jeweiligen Wurzelmessung wurden Plastik und Wannerit entfernt.

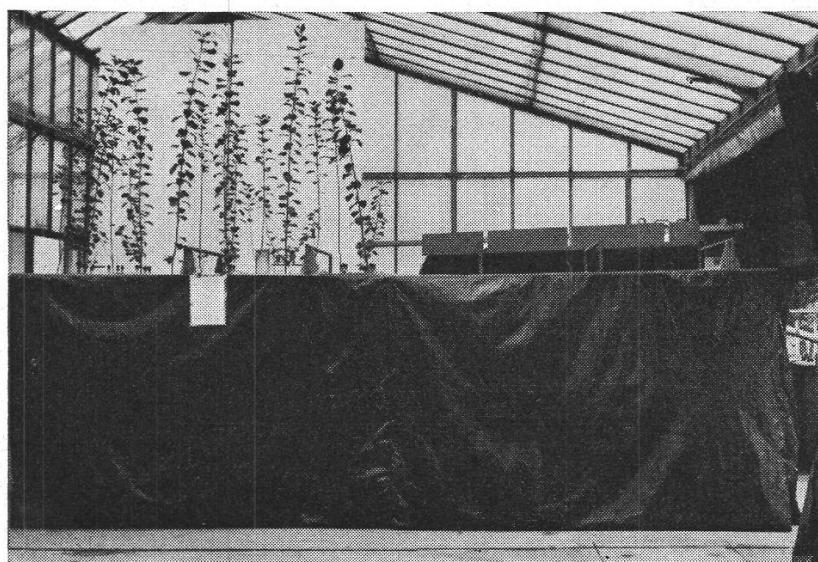


Abbildung 3

Grossgefäßapparatur gegen Lichteinfluss mit schwarzem Plastik geschützt. Aufnahme am 4. 11. 65

Dank dieser Art der mobilen Anordnung beanspruchte die ganze Apparatur nicht mehr als  $5 \text{ m}^3$  Raum und ermöglichte insgesamt  $48 \text{ m}^2$  Beobachtungsfläche. Eine stationäre Anlage derselben Kapazität würde etwa die fünffache Fläche in Anspruch nehmen, da zwischen den einzelnen Behältern ungefähr ein Meter Zwischenraum zur Beobachtung benötigt würde. Die kompakte Anordnung bietet noch den weiteren Vorteil, dass alle Pflanzen möglichst dem gleichen Mikroklima ausgesetzt sind. Dies ist besonders in Gewächshäusern von Bedeutung, wo das Mikroklima über gleiche Distanzen grössere Variationen aufweist als im Freiland.

Zur gleichmässigen Füllung der Behälter mit Erde und zur Erzielung einer möglichst konstanten Dichte wurde nach einer streng standardisierten Methode vorgegangen. Das benötigte Erdvolumen wurde durch sechsmaliges Umschaffen vermischt und mit einer Polyäthylenfolie gegen Verdunstung geschützt. Der Feuchtigkeitsgehalt der Erde, bezogen auf

das Trockengewicht, variierte beim Einfüllen nicht mehr als  $25,6 \pm 0,6\%$ . Alle Behälter wurden zuerst mit einer 3 cm dicken Lage von Granitsplit, welcher drei Abzugsöffnungen überdeckte, beschickt und dann der Reihe nach mit einer Lage von 2000 g Erde gefüllt. Dann wurde mit einem Bambusstöcklein von  $1,5 \text{ cm}^2$  Stirnfläche mit 300 Stößen gleichmässig festgepackt. Mit dieser Methode können sehr einheitliche Bodendichten erreicht werden (persönliche Mitteilung von Nielsen zur Veröffentlichung von Davidson et al., 1963). Zur Vermeidung von Stratifikationen wurde hierauf die oberste Schicht vor der Einbringung der nächsten Lage mit einem spitzen Stock aufgerauht. Nach 13 Lagen zu 2000 g musste zu Lagen à 2500 g übergegangen werden, um infolge der grösseren Oberfläche der sich nach oben erweiternden Gefässe immer noch die gleiche Schichthöhe zu erreichen. Nach weiteren 13 Lagen waren die Behälter bis 5 cm unterhalb des Randes angefüllt. Die scheinbare Dichte des eingefüllten Bodens betrug 0,97 g per  $\text{cm}^3$ , die reelle Bodendichte 2,41 g per  $\text{cm}^3$ . Somit ergibt sich ein Porenvolumen von 59,8 %.

Am 25. März wurde jeder Behälter mit einer Apfelunterlage East Malling Typ VII bepflanzt. Alle Wurzeln wurden auf 13 cm Länge, von der Ansatzstelle der ersten Wurzel an gemessen, geschnitten. Die Bäumchen wiesen alle nur einen Trieb auf, der auf 30 cm zurückgeschnitten wurde. Zuletzt wurde jeder Behälter mit gerundetem Quarzsand von 2–3 mm Korngrösse gefüllt. Auf diese Weise konnte die oberflächliche Verdunstung auf ein Minimum reduziert und das Verschlämmen der Erde beim Bewässern vermieden werden.

Aufgrund der Ergebnisse eines Gefässdüngungsversuches an der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil (Fritzsche et al., 1964) wurden pro Behälter 7 g N verabreicht. Dies geschah durch eine Vorratsdüngung in Form einer 0,1 %  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -Lösung, die durch die Behälter perkoliert wurde.

## 2. Kleingefässe

Zur Ergänzung der Versuche mit den Grossbehältern und zur Untersuchung des Verhaltens der Wurzelhaare wurden Zylinder aus Plexiglas, die 38 cm hoch und bei einer Wandstärke von 3 mm 68 mm Innendurchmesser aufwiesen, abgeändert nach Letey et al. (1961a), verwendet (s. Abb. 4). Ein Teil der Zylinder wurde mit wasserdichten Trennwänden von 23,5 cm Länge versehen. Alle Zylinder wurden auf eine Standplatte wasserdicht verleimt. Je nachdem, ob Zylinder mit oder ohne Trennwände zur Verwendung gelangten, wurde die Basisplatte mit ein oder zwei Abzuglöchern versehen. Die Füllung mit Sandhoferde II geschah auf analoge Weise wie bei den Grossbehältern.

## D. Instrumente zur Messung der Bodenfeuchtigkeit

### 1. Tensiometer

Tensiometer messen die Saugspannung des Wassers im Boden. Sie registrieren Saugkräfte zwischen 0 und — 1 atm. Bei höheren Saugkräften entstehen zuerst Dampfblasen, und schliesslich zerreißt die Wassersäule bei 1 atm. Tensiometer sind im Bereich von 0–0,85 atm sehr empfindlich.

Beim Grossgefäßversuch wurde jedes zweite Gefäß mit je einem Tensiometer in 20, 45 und 75 cm Tiefe instrumentiert. Es kamen also 36 Tensiometer zur Verwendung, die, abgeändert nach Henderson und Rogers, 1963, folgenderweise hergestellt wurden: Graue Rohre aus hartem PVC (Polyvinylchlorid, Duralon AG, Tagelswangen ZH) der Dimensionen  $20 \times 16$  mm wurden auf die erforderliche Länge zugeschnitten und die Enden plan geschliffen. Hierauf wurden T-Fittings aus Hart-PVC (Georg Fischer AG, Schaffhausen) der Dimensionen 20 mm/ $\frac{1}{2}''$ /20 mm am Ende der Rohre mit PVC-Kleber aufgeklebt. Unter Verwendung eines Anschlussstückes  $\frac{1}{4}''$  innen auf  $\frac{1}{2}''$  aussen schraubte ich in die Gewindeöffnung des T-Fittings ein Vakuummeter (Typ II, Manometer AG, Zürich). Zur Abdichtung des Gewindes verwendete ich Teflonband. Ein 4,5 cm langes Sichtglas aus transparentem PVC-Rohr ( $20 \times 16$  mm) wurde von oben in das T-Stück eingesetzt. Mit einem Gummistopfen wurde das Tensiometer von oben verschlossen. Der poröse Tonkörper,

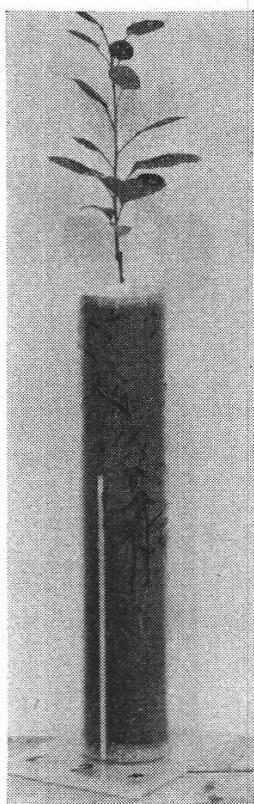


Abbildung 4

Kleingefäß aus Plexiglas. Stirnseite der Trennwand ersichtlich. Aufnahme am Ende des Versuches (19.7.65)

der die Verbindung mit der Erde übernimmt, hatte die Dimensionen 7,3 cm Länge und 2,07 cm Durchmesser (Helen's Ceramics, North Highlands, Kalifornien). Das verjüngte offene Ende des Tonkörpers, 1,4 cm breit, wurde zuerst 2 mm dick mit Isolierband umwickelt und dann mit Epoxykunstharz in das untere Ende des Tensiometers gesteckt und verklebt (s. Abb. 5).

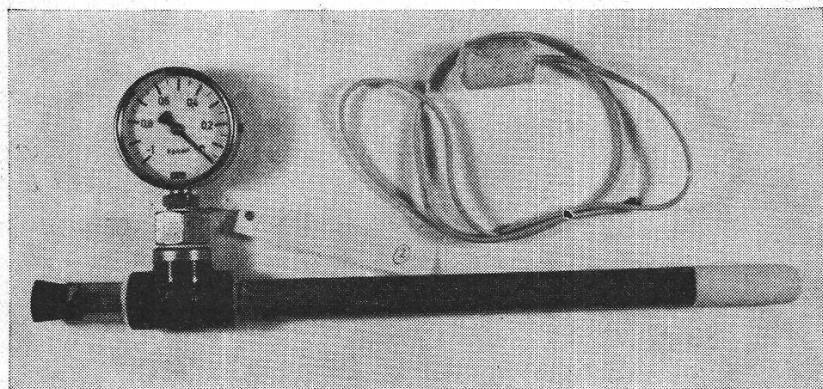


Abbildung 5  
Selbstverfertigtes Tensiometer und Cannell-Gipsblock

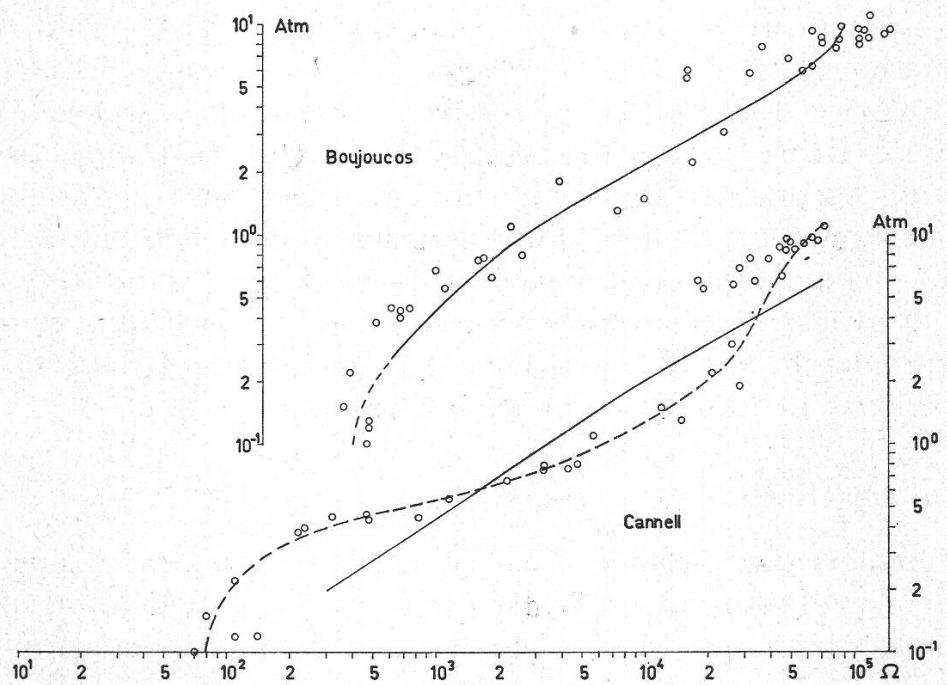


Abbildung 6

Eichkurven der Gipsblöcke. Kreise = eigene Eichwerte, ausgezogen = Herstellerkurve, gestrichelt = eigene Kurve. Kreise stellen Durchschnittswerte von vier Gipsblöcken dar

Vor der Installierung wurden alle Tensiometer auf folgende Weise geprüft: Sie wurden mit destilliertem Wasser gefüllt und das Wasser während 12 Stunden durch den Tonkörper perkoliert. Mit einer Wasserstrahlpumpe wurde alle Luft aus dem System entfernt. Das Tensiometer wurde mit dem Gummistopfen verschlossen und der Tonkörper mit einem Ventilator angeblasen. Sobald das Vakuummeter eine Spannung von 0,3–0,5 atm anzeigte, wurde die Luft, die sich mittlerweile im Sichtglas angesammelt hatte, entfernt. Nach dreimaliger Wiederholung dieser Prozedur liess man die Spannung bis auf etwa 0,7 atm ansteigen und schützte den Tonkörper vor weiterer Verdunstung mit einer Plastikfolie. Die Zeigerstellung auf dem Manometer wurde markiert und in Abständen von 24 Stunden kontrolliert. Instrumente, die regelmässig Spannung verloren, waren undicht und wurden ausgemerzt. Es kamen nur solche Geräte zur Verwendung, die höchstens 0,05 atm einbüsssten und dann stationär blieben.

## 2. Gipsblöcke zur Messung des elektrischen Widerstandes

### a) Allgemeines

Um die Bodensaugspannung über einer Atmosphäre erfassen zu können, wurden elektrische Widerstandblöcke, auch Gipsblöcke genannt, verwendet (Bouyoucos und Mick, 1940) (s. Abb. 5). Die Modelle von Cannell (Cannell und Asbell, 1964) sowie das verbesserte von Bouyoucos (Bouyoucos, 1961), welche schon im Bereich unterhalb einer Atmosphäre empfindlich sind, gelangten zur Verwendung. Der Gipsblock besteht aus zwei Elektroden aus rostfreiem Stahlgitter, welche entweder planparallel (Bouyoucos) oder konzentrisch (Cannell) angeordnet und in Gips eingebettet sind. Der Widerstand, den der Gips einem elektrischen Strom entgegensetzt, ist eine Funktion der Bodenfeuchtigkeit. Er wird meist mit einem Amperemeter gemessen. Der Gips hat die Aufgabe, den Einfluss der Elektrolyte im Boden durch seine Pufferwirkung zu neutralisieren. In 6 der 12 mit Tensiometern instrumentierten Grossgefässe wurden Gipsblöcke in 20 und 45 cm Tiefe eingesetzt.

### b) Eichen der Gipsblöcke

Die Hersteller der Gipsblöcke liefern meist eine Eichkurve, aus welcher die zu einem bestimmten Widerstand gehörige Bodensaugspannung abgelesen werden kann. Diese Eichkurven sind im allgemeinen mit einem bestimmten Bodentyp erhalten worden. Der Cannell-Block und der verbesserte Bouyoucos-Block wurden deshalb im selben Boden, der für die Versuche Verwendung fand, überprüft. Vier Blöcke jeder Marke wurden zusammen mit einem Tensiometer in einem Topf mit 4 kg Erde

untergebracht. Eine Tomatenpflanze wurde gepflanzt und die Erde mit Wasser gesättigt. Nach zwei Wochen, während deren die Tomate das Erdreich durchwurzeln konnte, wurde der Topf gegen Verdunstung mit Plastik abgeschlossen. Der Wasserverlust der Tomate infolge Transpiration wurde täglich durch Wägung ermittelt und die Instrumente abgelesen. So konnte der jeweilige Feuchtigkeitsgehalt der Erde berechnet und aus der Sorptionskurve (Abb. 1) die dazugehörige Saugspannung entnommen werden. Die Ablesungen erstreckten sich über eine Dauer von vier Austrocknungszyklen, welche durch Bewässerungen unterbrochen wurden. In Abbildung 6 sind die Ergebnisse dargestellt. Beim Bouyoucos-Block wird die Eichkurve der Hersteller den gefundenen Werten gerecht, während dies beim Cannell-Block nicht der Fall ist. Sie wurde deshalb durch die gestrichelte Kurve ersetzt.

Die Streuung der Werte der einzelnen Gipsblöcke ist beträchtlich: So betrug beispielsweise der mittlere Messwert am 22. Juli  $21 \pm 11$  mA für die Bouyoucos- und  $42 \pm 22$  mA für die Cannell-Blöcke. In Bodensaugspannung ausgedrückt, betragen die Vertrauensgrenzen des Durchschnitts bei den Bouyoucos-Blöcken 7–20 atm, bei den Cannell-Blöcken 3–10 atm.

Die Bodensaugspannung lässt sich also mit Hilfe der Gipsblöcke nur in erster Annäherung ermitteln. Immerhin tritt der Unterschied zwischen den beiden Fabrikaten klar zutage. Der Cannell-Block ist im Bereich der Saugspannungen unterhalb einer Atmosphäre empfindlicher als der Bouyoucos-Block. Deshalb wurde zur Instrumentierung des Grossgefäßversuches der Cannell-Block verwendet.

#### *E. Temperaturmessung*

Die Lufttemperatur wurde fortlaufend mit einem Thermohygrographen, der auf den Grossbehältern plaziert war, ermittelt. Die Bodentemperatur wurde täglich mit Quecksilberthermometern in 35 cm und 80 cm Tiefe der Grossgefässe abgelesen. Mit Thermoelementen, deren Potentialdifferenz kontinuierlich von einem Potentiometer auf ein Schreibgerät übertragen wurde, konnte über kurze Perioden das vertikale Temperaturprofil im Boden ermittelt werden. Es zeigte sich (Abb. 7), dass der Verlauf der Bodentemperatur im Freiland (Baver, 1956) – raschere Erwärmung der oberen Bodenschicht während des Tages – auch hier zutraf. Eine mögliche raschere Erwärmung unterer Bodenschichten durch Wärmeeinstrahlung von der Seite wurde durch die Isolierung verhindert. Die Temperaturmessung wurde gleichzeitig in einem bewässerten und einem benachbarten nicht bewässerten Behälter durchgeführt. Bei einer Messgenauigkeit von  $\pm 0,2$  °C traten keine Unterschiede auf.

## F. Methodik der Wurzelwachstumsmessung

Das Studium des zeitlichen Ablaufs des Wurzelwachstums stösst auf die Schwierigkeit, dass die Beobachtung der Wurzeln nur bei Licht möglich ist und dadurch zwangsläufig ein unphysiologischer Faktor in den Versuchsablauf eingeführt wird.

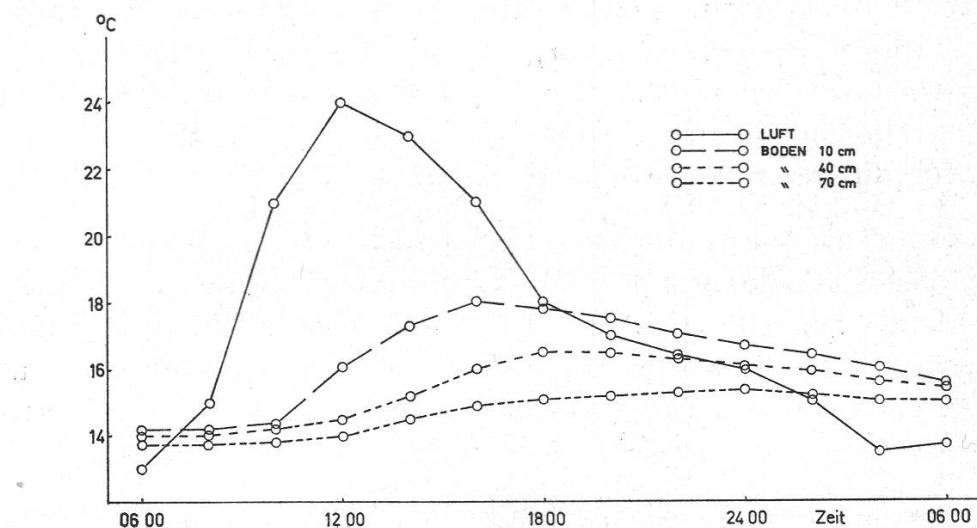


Abbildung 7

Verlauf der Boden- und der Lufttemperatur während eines Tages (6.9.65)

Rogers (1939b) untersuchte systematisch den Einfluss von Licht auf Apfelwurzeln und fand, dass wöchentliches Abdecken von 30 Minuten während der Beobachtungsperiode nur im Frühsommer bei hohen Lichtintensitäten das Längenwachstum und die Bildung von Seitenwurzeln quantitativ herabsetzte. Eine typisch negativ heliotrope Reaktion trat auch bei kontinuierlich dem Tageslicht ausgesetzten Wurzelschaukästen nicht auf.

Aufgrund dieser Befunde entschloss ich mich zu einem wöchentlichen Beobachtungsintervall. Jede Woche wurde alles neue Wurzelwachstum mit einem Fettstift markiert und gemessen. Da jede Woche mit einer anderen Farbe nachgezeichnet wurde, konnte auch die Suberisationsgeschwindigkeit leicht festgestellt werden. Einzelne Wurzeln aller Bäume wurden nummeriert und separat erfasst, um herauszufinden, inwiefern das Verhalten der individuellen Wurzel für dasjenige des gesamten Wurzelwerkes charakteristisch war. Schliesslich wurde das Wachstum in drei Tiefen gesondert erfasst, um es mit der Saugspannung des Bodenwassers der betreffenden Bodenschicht in Beziehung setzen zu können.

## *G. Bodenfeuchtigkeit*

Infolge der geringen ungesättigten Permeabilität der Böden ist es nicht möglich, ein grösseres Bodenvolumen in einem Gefäß durch Bewässerung auf einen bestimmten Feuchtigkeitsgrad zwischen Feldkapazität und permanentem Welkepunkt zu bringen (Veihmeyer, 1939). Unterschiedliche Bodenfeuchtigkeit lässt sich in diesem Bereich nur durch die Pflanze selbst bewerkstelligen.

Im Grossgefäßversuch wird der Einfluss vier verschiedener Austrocknungsgrade auf das Wurzelwachstum studiert. In Behandlung A wurde die Bodensaugspannung nicht über 0,2, in Behandlung B nicht über 0,4 und in Behandlung C nicht über 0,8 atm ansteigen gelassen. Behandlung D wurde nach dem 22. Mai nicht mehr bewässert. Vor der Differenzierung erhielten alle Bäume zum besseren Anwachsen eine erste Bewässerung am 18. März, eine zweite am 10. und eine dritte am 22. Mai. Jede der vier Behandlungsarten wurde an sechs Bäumen wiederholt. Alle Bewässerungen wurden mit entsalztem Wasser, welches jeweils auf die herrschende Bodentemperatur gebracht wurde, durchgeführt.

## **III. Resultate**

### *A. Grossgefässe*

#### **1. Der Verlauf der Bodenfeuchtigkeit der verschiedenen Versuchsgruppen**

Die Abbildungen 8–11 zeigen den aus drei Instrumenten gebildeten durchschnittlichen Verlauf der Saugspannung der verschiedenen Versuchsgruppen. Aus Abbildung 8 ist ersichtlich, dass die 0,2-atm-Behandlung insgesamt 18 effektive Bewässerungen – das heisst solche, die die Saugspannung messbar beeinflussten – aufwies. Kein wesentlicher Austrocknungsgrad der tieferen Bodenschichten machte sich bemerkbar. Selbst unter dem Einfluss solch häufiger Bewässerungen trat dank der angemessenen Wassergaben, der grossen Porosität des Bodens und des guten Abzugs keinerlei Vernässung auf. Anhand des Porenvolumens (60 %), der niedrigsten gemessenen Saugspannungen (0,03–0,04 atm) und der Desorptionskurve lässt sich durch Interpolation ein mit Luft gefülltes Bodenvolumen von nie weniger als 15–20 % bestimmen. Erst bei einem Luftporengehalt von weniger als 10 % treten Sauerstoffmangel und Hemmung des Wurzelwachstums auf (Baver, 1956). Sauerstoff war somit nie ein begrenzender Faktor des Wurzelwachstums.

Abbildung 9 lässt fünf effektive Bewässerungen der 0,4-atm-Behandlung erkennen. Die erste Bewässerung wurde schon vor Erreichen von

0,4 atm vorgenommen, da sich bereits bedeutende Unterschiede in der Pflanzenentwicklung gegenüber der 0,2-atm-Behandlung zeigten.

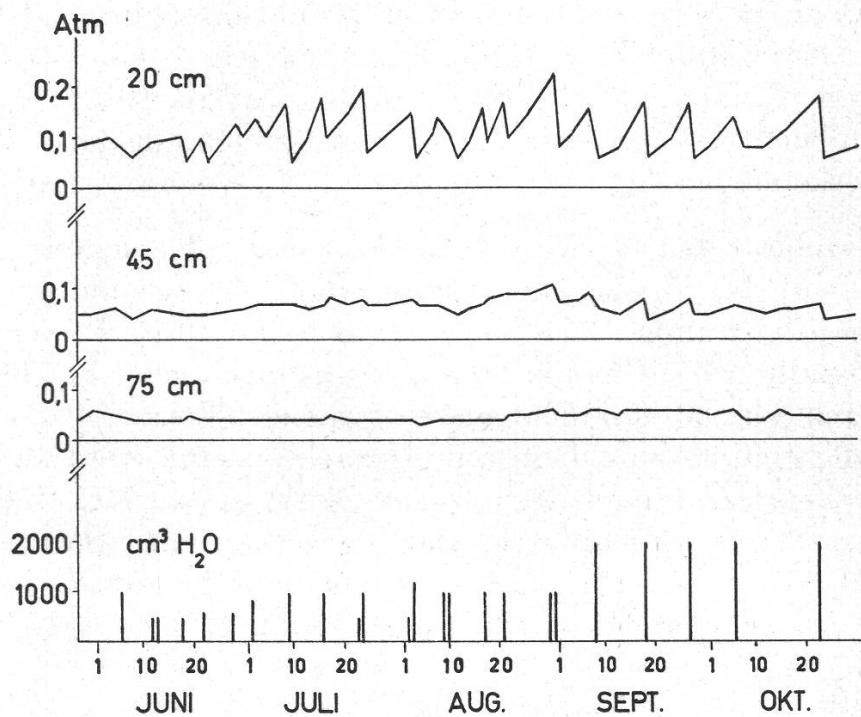


Abbildung 8

Bewässerung und Bodensaugspannung der 0,2-atm-Behandlung. Durchschnitt von je drei Tensiometern

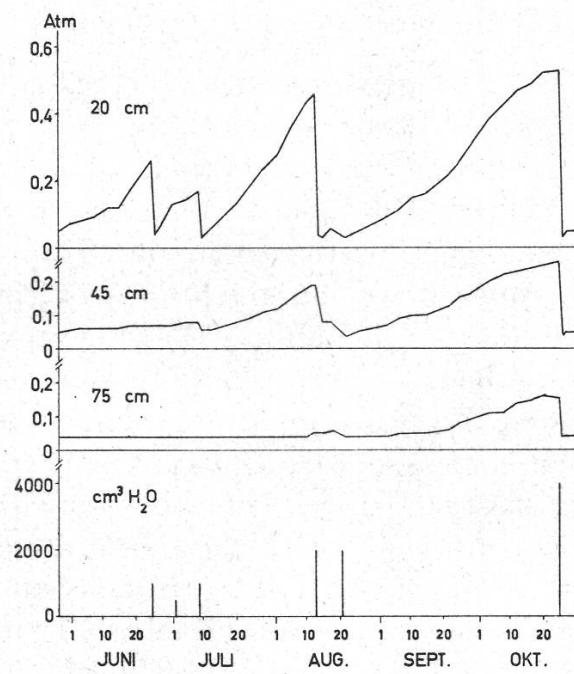


Abbildung 9

Bewässerung und Bodensaugspannung der 0,4-atm-Behandlung. Durchschnitt von je drei Tensiometern

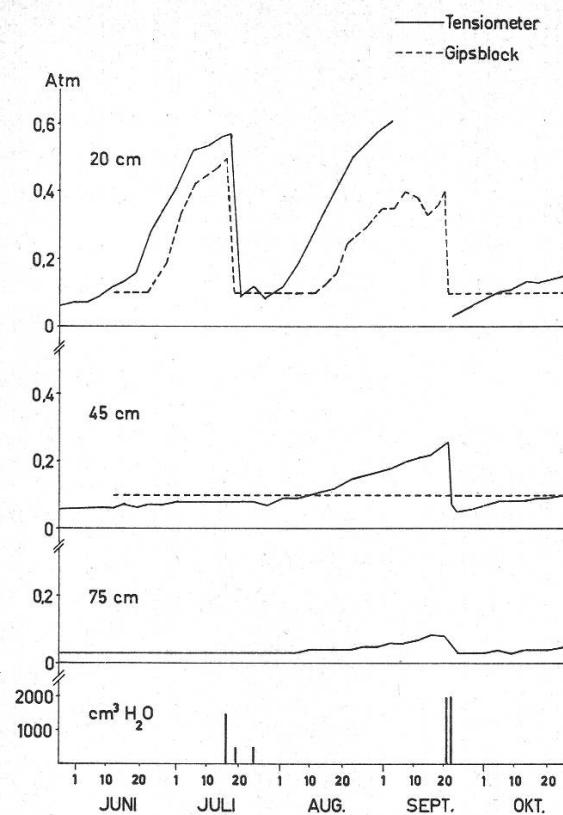


Abbildung 10

Bewässerung und Bodensaugspannung der 0,8-atm-Behandlung. Durchschnitt von je drei Tensiometern und je drei Gipsblöcken. Tensiometerkurve (20 cm) unterbrochen, wo Grenze des Messbereiches überschritten

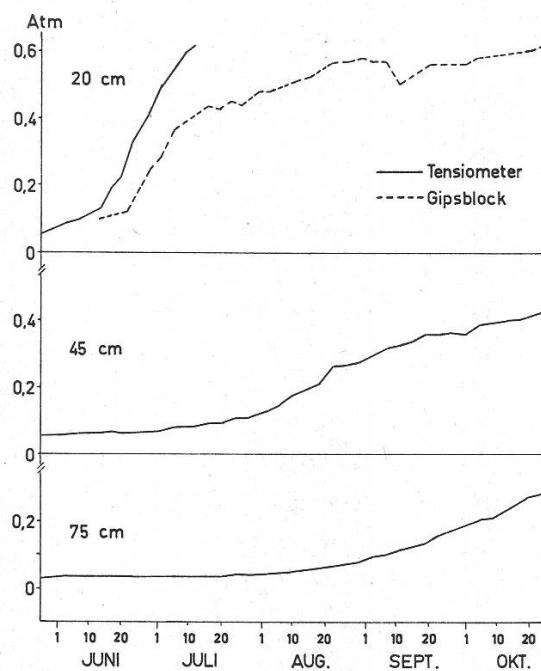


Abbildung 11

Bodensaugspannung der unbewässerten Behandlung. Durchschnitt von je drei Tensiometern und je drei Gipsblöcken

Die 0,8-atm-Behandlung wurde effektiv dreimal bewässert (Abb. 10). Die Gipsblöcke funktionierten im zweiten Trocknungszyklus nicht mehr richtig. Auch diejenigen der Trockenbehandlung ergaben unrichtige Ablesungen. Am Ende des Versuches wurden gravimetrische Feuchtigkeitsbestimmungen an Erdproben dieser Versuchsgruppe gemacht, die alle Saugspannungen zwischen 6 und 8 atm ergaben, während die Gipsblöcke nur bis etwa 0,8 atm anzeigen (Abb. 11). Wahrscheinlich ist entweder mangelhafter Kontakt zwischen Gips und sich austrocknendem Boden oder die zu geringe Durchwurzelung dafür verantwortlich.

Die Variabilität zwischen verschiedenen Tensiometerablesungen innerhalb der gleichen Versuchsgruppe ist für die Tensiometer in 20 cm Tiefe in Abbildung 12 dargestellt. Mit fortschreitender Jahreszeit nimmt die Variabilität ab, was anscheinend davon herröhrt, dass sich unter dem Einfluss der Bewässerungen eine ausgeglichene Durchwurzelung ergibt.

## 2. Der jahreszeitliche Verlauf des Wurzelwachstums

Abbildung 13 stellt den jahreszeitlichen Verlauf der Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Bodenfeuchtigkeitsstufen dar. An diesen Kurven fällt in erster Linie eine ausgesprochene Periodizität auf. Interessanterweise tritt diese Periodizität bei so extremen Behandlungen wie der 18ma-bewässerten und der unbewässerten gleicherweise auf. Die einzige Ausnahme bildet die Zeitspanne vom 15. bis 22. Juli für die 0,8-atm-Behandlung, welche während dieser Periode zum erstenmal bewässert wurde und sofort mit vermehrtem Wachstum reagierte, während alle anderen Versuchsgruppen ihr Wachstum verlangsamten. Es ist sofort ersichtlich, dass die Bodenfeuchtigkeit für das Auftreten dieser Periodizität von sekundärer Bedeutung war.

Nach Abbildung 14 erfasst die Periodizität das Triebwachstum nicht. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Versuchsgruppen können hier einfach auf den Einfluss der Bewässerung zurückgeführt werden.

Eine wahrscheinliche Erklärung für die Periodizität des Wurzelwachstums findet sich, wenn man beispielsweise den Verlauf der Kurve der 0,2-atm-Behandlung mit einigen Temperaturkurven sowie mit der Triebwachstumskurve, die in Abbildung 15 dargestellt ist, vergleicht. Die effektiven Tages- und Nachttemperaturen berechnen sich nach Went (1961) wie folgt: Von der Temperaturspanne zwischen Tagesmaximum und Tagesminimum wird der vierte Teil bestimmt. Die effektive Tagestemperatur ist nun einfach Tagesmaximum minus diesen Viertel. Die effektive Nachttemperatur ist das Tagesminimum plus ein Viertel. Es ist leicht ersichtlich, dass die Maxima des Wurzelwachstums jeweils einem Temperaturmaximum im Abstand von 2 bis 10 Tagen folgen. Da die

Temperaturmaxima durch ein Sonnenscheindauermaximum bedingt sind, darf angenommen werden, dass zu dieser Zeit optimale Assimilationsbedingungen herrschen. Der nachfolgende Temperaturrückgang begünstigt die Ableitung der Assimilate in die Wurzelregionen. Es ist von der Zuckerrübe her bekannt, dass die Zuckeranreicherung vor allem nach warmen Tagen, gefolgt von kühlen Nächten, besonders ausgeprägt ist (Ulrich, 1952, 1955).

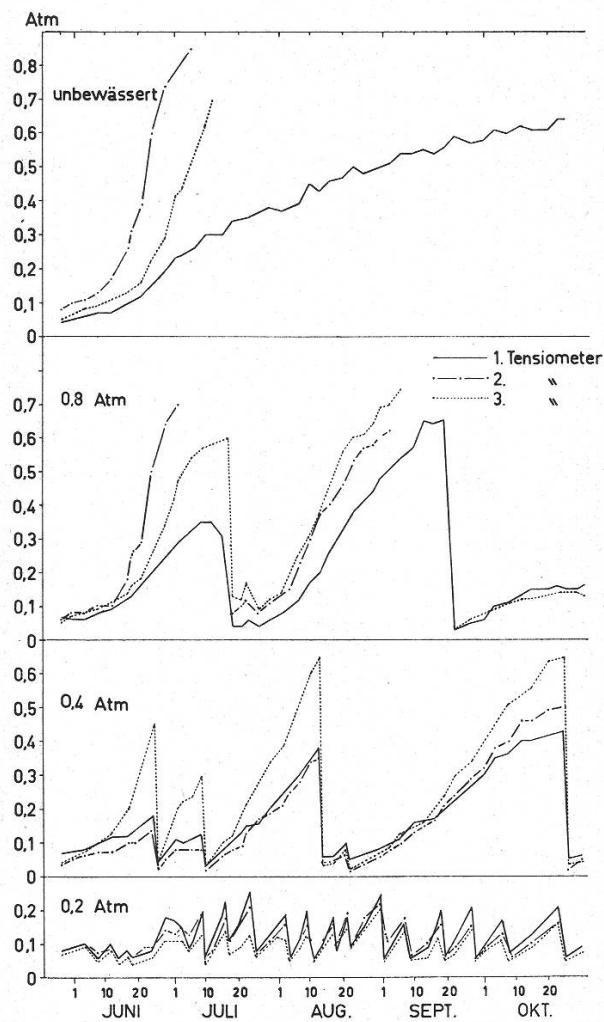


Abbildung 12  
Saugspannung in 20 cm Tiefe. Alle Tensiometer

Der grosse zeitliche Abstand zwischen dem ersten und dem zweiten Wurzelwachstumsmaximum ist durch eine vierwöchige Periode ständigen Ansteigens der Temperatur gekennzeichnet, während welcher das Triebwachstum ebenfalls ständig zunimmt. Das Wurzelwachstum wurde offenbar durch das Triebwachstum beeinträchtigt. Durch die gestrichelten vertikalen Verbindungslienien wird angedeutet, dass die ersten zwei Triebwachstumsmaxima mit den Temperaturmaxima zusammenfallen. Nach

dem 5. August kann das Triebwachstum nicht mehr mit der Temperatur erklärt werden, sondern sein Abfallen muss als Ausdruck einsetzender Alterung gewertet werden.

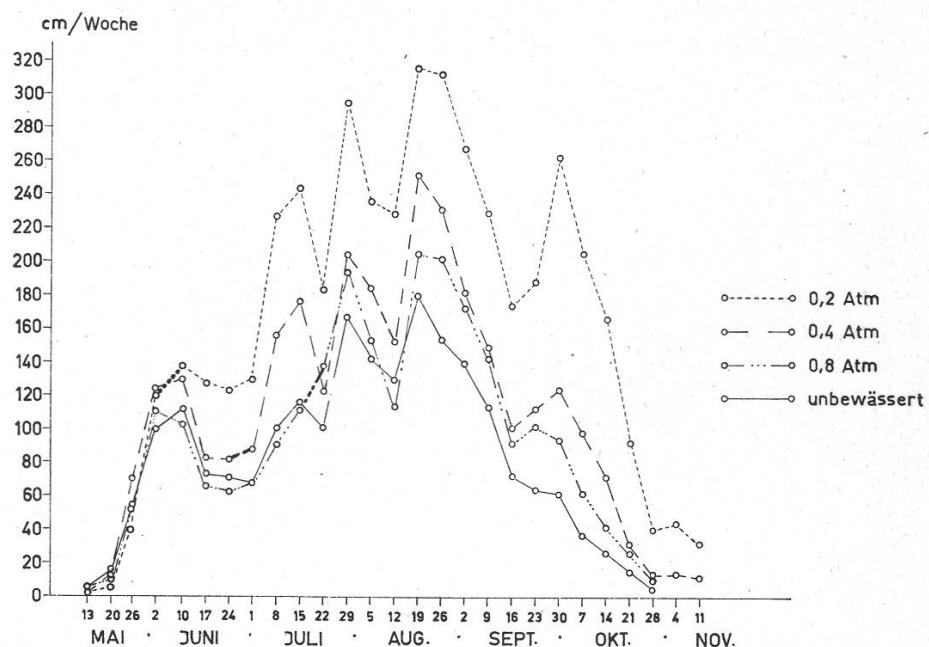


Abbildung 13

Wurzelwachstum in cm pro Woche. Fett ausgezogene Kurvenabschnitte zeigen die jeweils erste Differentialbewässerung an

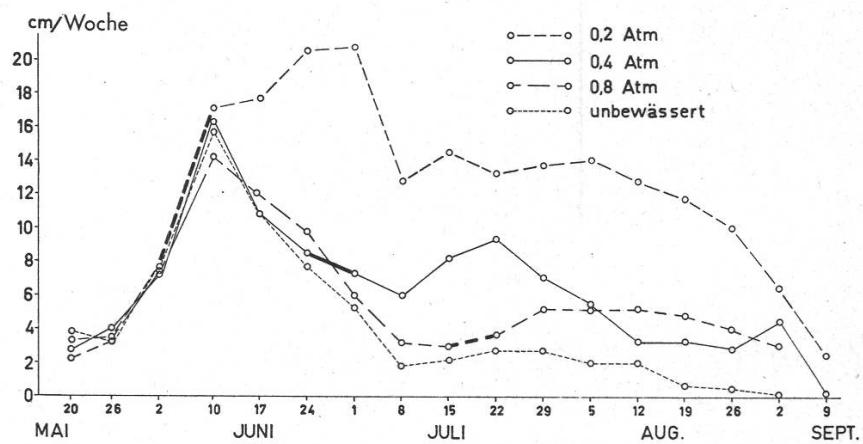


Abbildung 14

Triebwachstum in cm pro Woche. Fett ausgezogene Kurvenabschnitte zeigen die jeweils erste Differentialbewässerung an

Nightingale (1935) fand in Versuchen, bei denen er eingetopfte Apfelbäume Wasserbädern konstanter Temperatur aussetzte – wobei er die Lufttemperatur zwischen 16 und 18 °C hielt –, dass am meisten Wur-

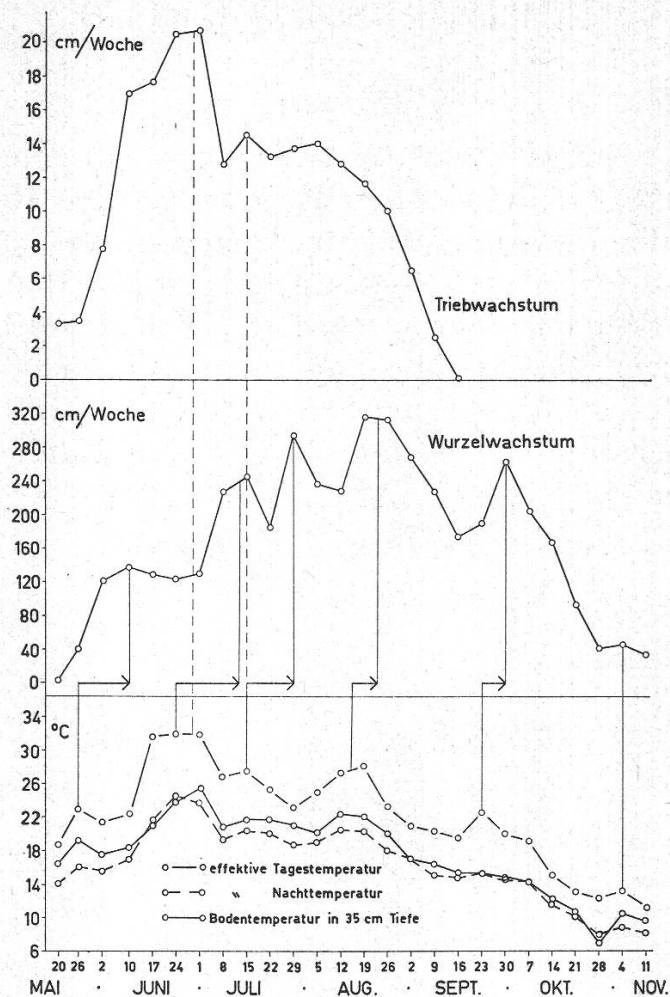


Abbildung 15

Trieb- und Wurzelwachstum der 0,2-atm.-Behandlung (cm pro Woche) im Zusammenhang mit der Temperatur

zeln bei einer Bodentemperatur von  $65^{\circ}\text{F}$  ( $18,3^{\circ}\text{C}$ ) gebildet wurden. Man könnte daher auch vermuten, dass die Bodentemperatur in unserem Versuch, die während der Periode vom 10. Juni bis 26. August über Nightingales Optimaltemperatur lag, begrenzend auf das Wurzelwachstum wirkte und in direkter Weise für die Periodizität verantwortlich gemacht werden könnte. Die Maxima vom 19. August und vom 30. September zeigen, dass dies nicht der Fall war. Das Maximum vom 19. August folgt einem unbedeutenden Rückgang der Bodentemperatur von  $0,4^{\circ}\text{C}$ , und das Maximum vom 30. September erfolgte während einer Periode (nach Nightingale) suboptimaler Temperatur. Das Maximum vom 4. November kann als einziges unmittelbar auf ein Ansteigen der Bodentemperatur vom 28. Oktober bis zum 4. November zurückgeführt werden.

### 3. Einfluss der Bodenfeuchtigkeit

#### a) Wurzelzuwachs

In Abbildung 16 ist das kumulative Wurzelwachstum und in Abbildung 17 das kumulative Triebwachstum dargestellt. Eine Reaktion auf die ersten Differentialbewässerungen der 0,2- und 0,4-atm-Behandlung wurde jeweilen bei der übernächsten Messung festgestellt. Wurzel- und Triebwachstum reagierten ungefähr gleichzeitig. Bei höherer Saugspannung vor der Bewässerung (0,8-atm-Behandlung) hingegen bildete sich schon innert 6 Tagen vermehrtes Wurzelwachstum (Abb. 13), während vermehrtes Triebwachstum erst nach etwa 13 Tagen manifest wurde (Abb. 14).

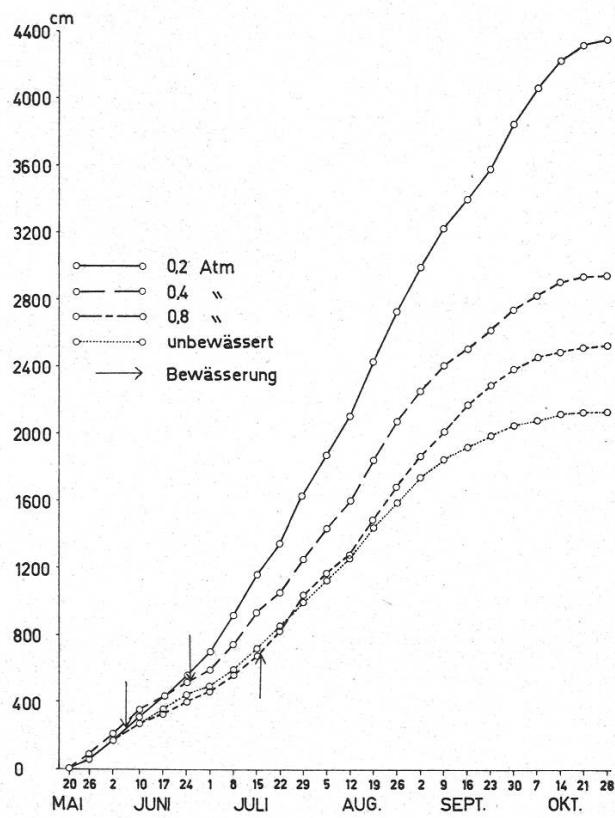


Abbildung 16

Kumulatives Wurzelwachstum. Die Pfeile deuten auf den Zeitpunkt der jeweils ersten Differentialbewässerung

Abbildung 18 erläutert den verhältnismässigen Anteil des Wurzelwachstums verschiedener Horizonte. Ein Gleichgewicht zwischen den einzelnen Horizonten von 0,2 atm zu unbewässert wird sukzessive später erreicht. Bei 0,8 atm und bei unbewässert stellt es sich bis zum Ende der Beobachtungsperiode noch nicht ein. Der prozentuale Anteil des Wurzelwachstums der oberen Horizonte am Gesamtwachstum nimmt mit ab-

nehmender Bewässerung ab. Nach einer Bewässerung steigt der Anteil des obersten Horizontes an. Am 26. August hört das Wachstum im obersten Horizont der unbewässerten Behandlung praktisch auf.

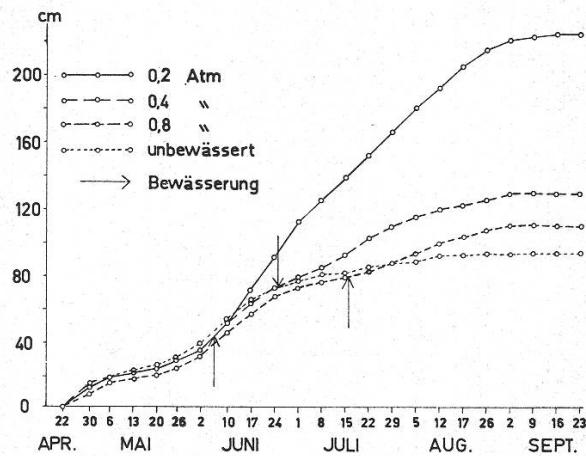


Abbildung 17

Kumulatives Triebwachstum. Die Pfeile deuten auf den Zeitpunkt der jeweils ersten Differentialbewässerung

### b) Durchschnittliche Länge

Die durchschnittliche Länge des Wurzelwachstums innert einer Woche weist zwischen den verschiedenen Behandlungen keinen Unterschied auf (Abb. 19). Sie scheint auch mit der Temperatur verknüpft zu sein: Drei ihrer Maxima fallen mit Temperaturmaxima zusammen, während die restlichen drei nur wenige Tage davon verschoben sind. Die Depression zwischen Juni- und Augusthoch fällt mit der maximalen Triebentwicklung zusammen und kann dadurch erklärt werden.

### c) Anzahl wachsender Wurzeln

Die Anzahl wachsender Wurzeln je Beobachtungstag ist in ihrem jahreszeitlichen Verlauf in Abbildung 20 dargestellt. Das Total wird vor allem durch den Anteil der kleinen Wurzeln (Kategorie 0–10 mm) bestimmt. Der Vergleich von Abbildung 20 mit Abbildung 13 zeigt, dass die temperaturbedingte Periodizität schon allein durch die Erfassung der Anzahl der Wurzeln der Kategorie 0–10 mm zum Ausdruck kommt. Es ist aus Abbildung 20 ersichtlich, dass die Anzahl wachsender Wurzeln schon im selben Messintervall nach der Bewässerung verhältnismässig mehr zunahm als die Kontrolle. Die Zunahme der totalen Wurzellänge (Abb. 13) ist nicht in erster Linie auf rascheres Wachstum, sondern auf die grössere Zahl wachsender Wurzeln zurückzuführen.

Am Ende der Wachstumsperiode wurde bei allen Behältern die Erde von den Wurzeln ausgewaschen und das Wurzelwerk des 0–25-cm-Horizontes photographiert. Die Abbildungen 21–24 lassen deutlich erkennen, dass mit zunehmender Bewässerung ein dichter Knäuel aus kleinen und

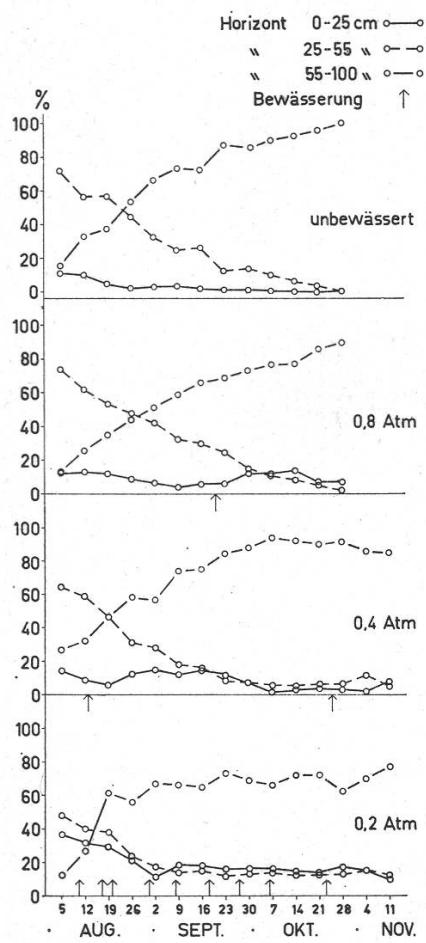


Abbildung 18  
Prozentualer Anteil des Wurzelwachstums in  
drei verschiedenen Bodentiefen

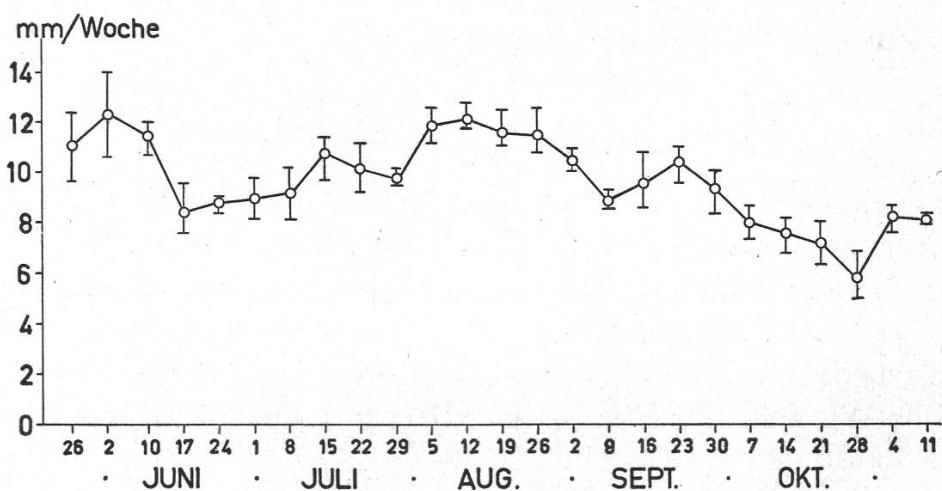


Abbildung 19

Mittlere Länge des Wurzelwachstums in mm pro Woche. Durchschnitt aller Behandlungen.  
Länge der vertikalen Striche stellt die Variationsbreite dar

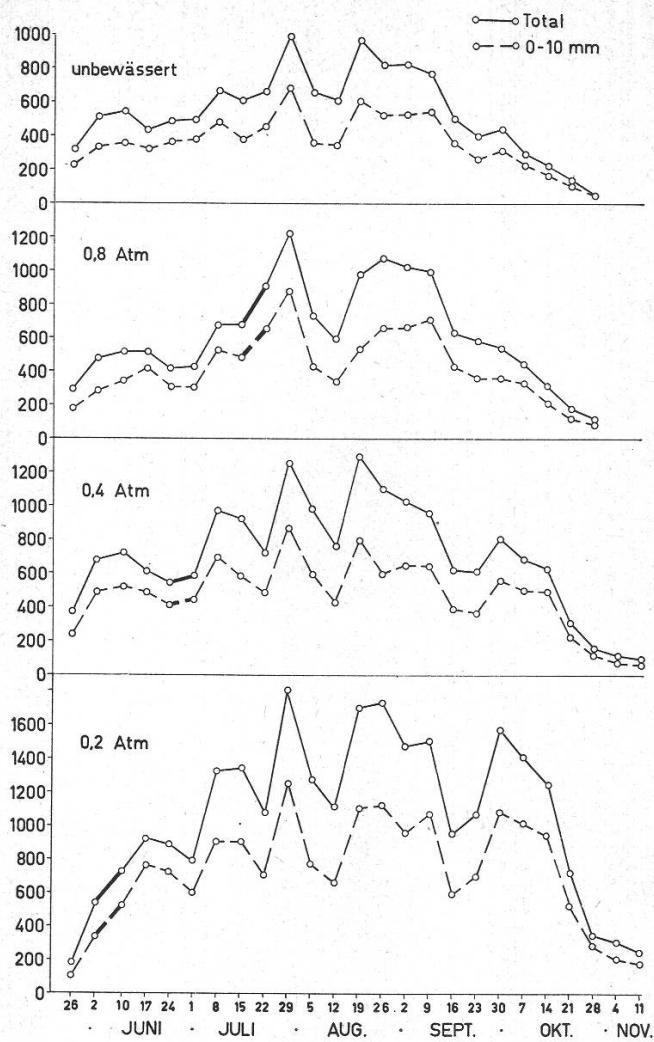


Abbildung 20

Anzahl wachsender Wurzeln pro Behandlung. Fett ausgezogene Kurvenabschnitte zeigen die jeweils erste Differentialbewässerung an

kleinsten Wurzeln entsteht. Stichprobenweise wurden alle Wurzelspitzen zweier Behälter gezählt und mit der Anzahl der durch das Glas beobachteten und gezählten verglichen (s. Tab. 1).

Tabelle 1

Vergleich zwischen der Anzahl gemessener und ausgezählter Wurzelspitzen

Baum Nr.	Behandlung	Anzahl ausgezählter Wurzelspitzen		Kumulative Anzahl der durch die Glasscheibe gemessenen Wurzeln
		Total	Horizont 0–25 cm	
9	0,2 atm	35 218	25 916	2541
6	0,4 atm	24 988	8 862	2694

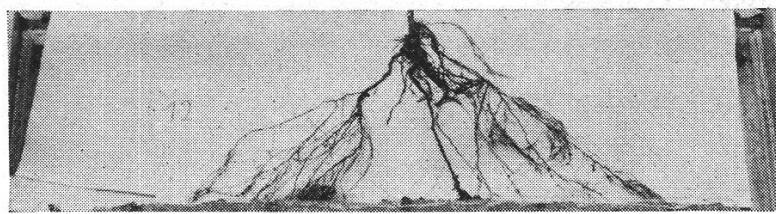


Abbildung 21

Freigelegtes Wurzelwerk im 0–25-cm-Horizont. Unbewässerte Behandlung

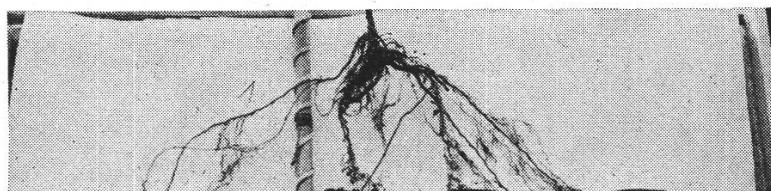


Abbildung 22

Freigelegtes Wurzelwerk im 0–25-cm-Horizont. 0,8-atm-Behandlung

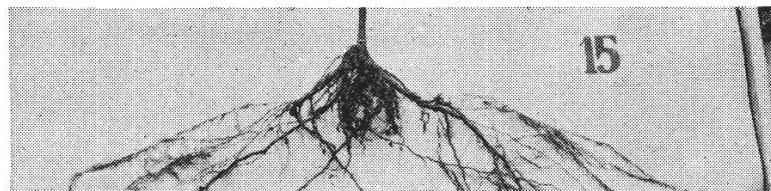


Abbildung 23

Freigelegtes Wurzelwerk im 0–25-cm-Horizont. 0,4-atm-Behandlung

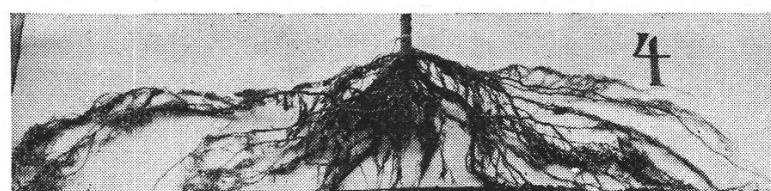


Abbildung 24

Freigelegtes Wurzelwerk im 0–25-cm-Horizont. 0,2-atm-Behandlung

Tabelle 1 ergibt einen Anhaltspunkt, dass mit der verwendeten Methode kein aliquoter Teil der kleinen bis kleinsten Würzelchen erfasst wurde, waren doch etwa anderthalbmal so viele Wurzelspitzen bei 9 wie bei 6 vorhanden, während durch die Glasscheibe nur gleich viele Wurzeln beobachtet wurden. Wahrscheinlich ist diese Diskrepanz auf nicht erfasste Würzelchen im Horizont 0–25 cm zurückzuführen. Bei der Untersuchung während der Auswaschung stellte sich nämlich heraus, dass die Haupt-

wurzeln<sup>1</sup> im obersten Horizont unter dem Einfluss eines zentrifugalen Orientierungsbestrebens von der Sprossachse weg an die Scheibe wuchsen und sich der grösste Teil der kleinen Wurzelspitzen im Innern des Bodenvolumens entwickelte. Es darf daher geschlossen werden, dass die tatsächlichen Unterschiede in der Anzahl Wurzelspitzen 0–10 mm noch grösser sind, als dies in Abbildung 20 zum Ausdruck kommt.

#### d) Schema der Wurzelreaktion auf die Bewässerung

Nachdem in den drei vorhergehenden Abschnitten die Reaktion auf die Bewässerung in Hinblick auf die drei erfassten Elemente des Wurzelwachstums untersucht worden ist, lässt sich ein Schema ihres Zusammenwirkens aufstellen. Es sei  $N$  die Anzahl der wachsenden Wurzelspitzen,  $D$  der totale Längenzuwachs und  $V$  die durchschnittliche Länge der zugewachsenen Wurzeln ( $D : N$ ). Aufgrund der bisherigen Befunde können wir jeder dieser drei Komponenten des Wurzelwachstums einen entweder gleichbleibenden oder grösser werdenden Wert zuerkennen. Mit Hilfe der Kombinatorik lassen sich nun  $2^3 = 8$  verschiedene Möglichkeiten aus-

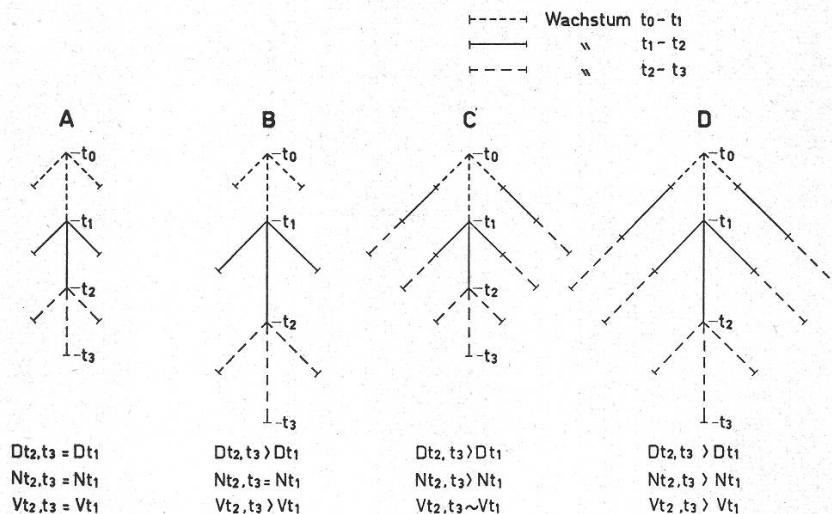


Abbildung 25

Schema der vier möglichen Wurzelreaktionen auf die Bewässerung.  
 $t_0 - t_1, t_1 - t_2, t_2 - t_3$  gleich grosse Zeitintervalle

$t_0 - t_1$  = Ausgangssituation

$t_1$  = Zeitpunkt der Bewässerung

$Dt_1$  = Wachstum von  $t_0 - t_1$

$N_1$  = Anzahl gewachsener Wurzeln von  $t_0 - t_1$

$V_1$  = Durchschnittliche Länge der von  $t_0 - t_1$  gewachsenen Wurzeln

<sup>1</sup> In dieser Arbeit wird, ausser wo anders vermerkt, in Anlehnung an Rogers (1939a) zwischen Haupt- und Seitenwurzeln unterschieden. Hauptwurzeln sind solche, die grösser als 1 mm, Seitenwurzeln sind solche, die kleiner als 1 mm im Durchmesser sind. Seitenwurzeln können zu Hauptwurzeln auswachsen.

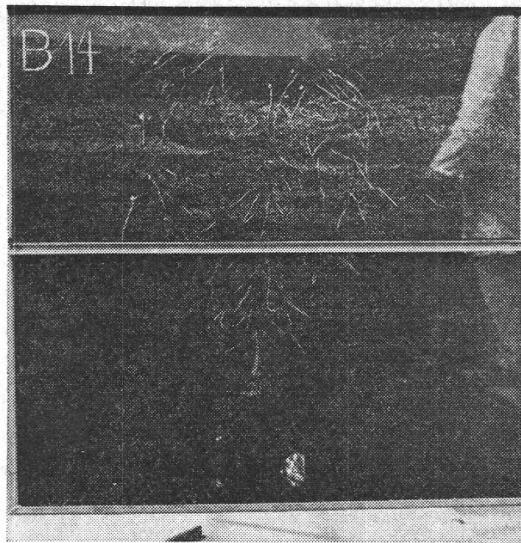


Abbildung 26  
Wurzelbild der unbewässerten Behandlung (5.8.65)

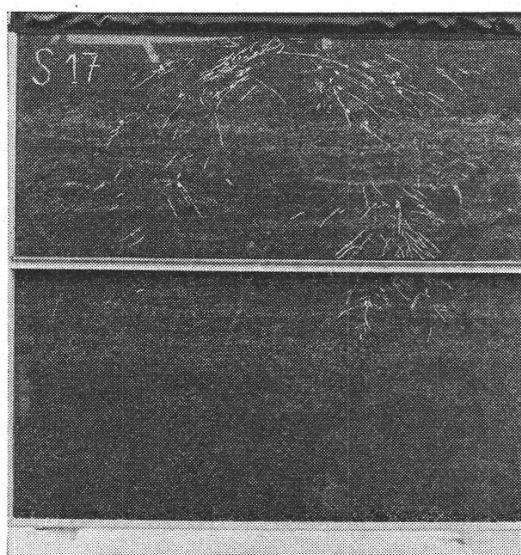


Abbildung 27  
Wurzelbild der 0,2-atm-Behandlung (5.8.65)

rechnen. Von diesen 8 Möglichkeiten können die folgenden 4, da unmöglich, sofort ausgeschieden werden:

1 $V$ konstant	2 $V$ konstant	3 $V$ grösser	4 $V$ grösser
$N$ konstant	$N$ grösser	$N$ grösser	$N$ konstant
$D$ grösser	$D$ konstant	$D$ konstant	$D$ konstant

Dies deshalb, weil  $V$  von  $N$  und  $D$  nicht unabhängig ist. Die übrigen Kombinationen sind in Abbildung 25 graphisch dargestellt. Die Kombi-

nation  $V$  konstant,  $N$  grösser,  $D$  grösser wird von der Pflanze realisiert. Es lässt sich leicht ersehen, dass mit zunehmender Bewässerung in erster Linie die Anzahl Seitenwurzeln erhöht wird.

### e) Wurzelbild

Unter Wurzelbild wird die zweidimensionale Erscheinung des Wurzelgerüstes, wie sie sich durch die Glasscheibe präsentiert, verstanden. Am 5. August erreichten die ersten Wurzeln die seitliche Begrenzung des Behälters. Drei Wochen später wurde die untere Begrenzung erreicht. Der 5. August war hiermit das letzte Datum, an welchem das Wurzelbild uneingeschränkt beobachtet werden konnte. Abbildung 26 ist typisch für das Wurzelbild der unbewässerten, Abbildung 27 für dasjenige der 0,2-atm-Behandlung. Charakteristisch für die unbewässerte Behandlung ist die geringere Entwicklung in die Breite und eine ungefähr gleich grosse in die Tiefe. Ferner bildet die Tangente der oberen Wurzelkontur mit der Horizontalen einen grösseren Winkel, was darauf schliessen lässt, dass die Wurzeln der Trockenbehandlung steiler in die Tiefe wachsen. Der Vergleich von Abbildung 24 mit Abbildung 21 illustriert die flachere Wurzelungsweise der 0,2-atm-Behandlung. Es ist ersichtlich, dass jene durch eine fortlaufende Neubildung neuer Hauptwurzeln aus der Oberseite alter Hauptwurzeln entsteht. Bei der unbewässerten Behandlung unterbleibt jedoch dieser Austrieb oder entwickelt sich nicht weiter.

Diese visuell erhaltenen Befunde wurden in der Folge an allen Behältern nachgemessen und auf ihre Signifikanz geprüft. Tabelle 2 gibt hiezu einen Überblick.

Tabelle 2

Behandlung	Winkel der oberen Wurzelkontur-tangente mit Horizontalen	Breite in cm	Tiefe in cm	Durchwurzelte Fläche in cm <sup>2</sup>	Dichte der Durchwurzelung cm/cm <sup>2</sup>
0,2 atm	24°	89	71	3850	0,48
0,4 atm	27°	88	67	3650	0,40
0,8 atm	33°	77	67	2900	0,40
Unbewässert	37°	78	64	2800	0,40
	KGD <sup>1</sup> 7°	KGD 10	ns <sup>2</sup>	KGD 1020	ns

<sup>1</sup> KGD = kleinste gesicherte Differenz ( $p = 0,05$ )

<sup>2</sup> ns = nicht signifikant

Es ist interessant, festzustellen, dass bei zunehmender Bewässerung eine Tendenz zu grösserer Wurzeldichte besteht. Der feuchtere Boden wird demnach von den Wurzeln eher besser ausgenützt.

Aus der Verfolgung der Tiefen- und Breitenentwicklung des Wurzelwachstums konnte eine von der Bodenfeuchtigkeit unabhängige Beziehung zur Jahreszeit beobachtet werden. Das Wachstum in die Breite erreicht rasch ein Maximum und fällt dann mit fortschreitender Jahreszeit signifikant ab. Das Tiefenwachstum hingegen nimmt bis zum Stichtag, 5. August, wesentlich zu. Bei der Prüfung der Frage, ob diesem Befund physiologische Bedeutung zukomme, muss berücksichtigt werden, dass das Wurzelwerk bei der Pflanzung geschnitten wurde, was eine untypische Reaktion zur Folge haben konnte. Sicherlich aber hat sich der praktische Obstbau mit dieser Frage zu beschäftigen.

#### f) Verhältnis von Spross zu Wurzel

Am Ende der Vegetationsperiode, nachdem das Triebwachstum vollständig, das Wurzelwachstum zum grössten Teil auf 0 abgesunken war, wurde das Wurzelwerk der Bäumchen von der Erde ausgewaschen, bei 50 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und die Trockensubstanz ermittelt. Ebenso wurde die Trockensubstanz der Stämmchen der diesjährigen Triebe und der Blätter ermittelt. Abbildung 28 gibt einen Überblick über die Resultate. Eine wesentliche Abnahme des Trockengewichts aller Komponenten war mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit festzustellen. Diese Abnahme ist am stärksten bei den Zweigen und Blättern und am schwächsten beim Stamm und den Wurzeln. Dies bedingt eine relative Zunahme des Stammes und der Wurzeln an Trockensubstanz, wie dies auf der rechten Seite von Abbildung 28 ersichtlich ist. Die Polarität der Stoffleitung erfährt demnach eine gewisse Umstimmung, indem mehr Assimilate abwärts wandern. Dies kann als eine Äusserung des Xerophytismus gedeutet werden. Interessanterweise sind es aber nicht die Wurzeln, sondern ist es der Stamm, der den grössten Teil dieses Mehrs an Assimilaten aufnimmt.

#### g) Suberisierung

In einem gewissen Abstand von der Wurzelspitze ist eine Braunverfärbung der Wurzeln festzustellen, die auf eine Bildung von Suberin zurückzuführen ist. Dadurch dass das wöchentliche Wachstum der Wurzeln mit verschiedenen Farben markiert wurde, war es möglich, die ungefähre Zeitspanne bis zum Eintreten der Suberisierung zu bestimmen. Aus zeitlichen Gründen konnten nicht alle Wurzeln auf die Suberisationsgeschwindigkeit untersucht werden, weshalb nur die numerierten während einer achtwöchi-

gen Periode auf Suberisierung hin beobachtet wurden. Tabelle 3 vermittelt einen Überblick über die Resultate.

Tabelle 3

Behandlung	Anzahl Tage bis zum Eintritt der Suberisierung
0,2 atm	11,6 $\pm$ 4,7
0,4 atm	11,9 $\pm$ 4,8
0,8 atm	14,2 $\pm$ 3,8
Unbewässert	14,1 $\pm$ 5,2

Mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit besteht eine Tendenz zu langsamerer Suberisierung. Meine Resultate decken sich nicht mit denjenigen von Rogers (1939a). Rogers fand eine Abnahme der nicht suberisierten

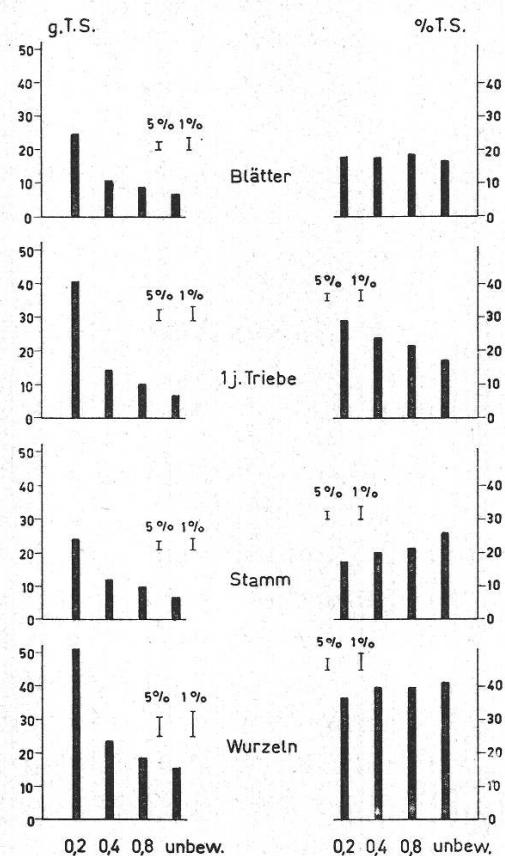


Abbildung 28

Histogramm der Trockensubstanz der verschiedenen Pflanzenteile. Links absolute, rechts relative Werte. TS = Trockensubstanz. Abstand unter 5 % bzw. 1 % ist die kleinste gesicherte Differenz mit 95 % bzw. 99 % Wahrscheinlichkeit

Fläche bei austrocknenden Böden, konnte aber den Einfluss der Temperatur nicht ganz ausscheiden. Mit ansteigender Temperatur nimmt nämlich die nicht suberisierte Wurzelfläche ab (Proebsting, 1943).

Die in Tabelle 3 aufgeführten Resultate wurden an Wurzeln, die in ungefähr gleicher Tiefe wuchsen, ermittelt. Da in übereinstimmenden Tiefen bei extrem verschiedenen Behandlungen keine Temperaturunterschiede zutage traten, darf angenommen werden, dass die Resultate von der Temperatur unabhängig sind.

Sierp und Brewig (1936) zeigten anhand der Mikropotetometer-technik bei Bohnen, dass bei kleiner Transpiration die Hauptabsorptionszone für Wasser die Wurzelhaare sind. Bei grosser Transpiration verschiebt sich die Zone jedoch in Richtung Wurzelbasis. Die grössere, Wasser nachsaugende Kraft bei erhöhter Transpiration ist in der Lage, vermehrte Widerstände des älteren Wurzelkortex zu überwinden. Kramer (1956) schliesst, dass die Wurzelhaare und die übrige nicht suberisierte Wurzeloberfläche viel permeabler sind als die ältere suberisierte. Da jedoch in seinen Versuchen über 98 % der Wurzeloberfläche von *Pinus taeda* suberisiert war, vertritt der Autor die Auffassung, dass der grösste Teil des Wassers durch suberisierte Wurzelregionen aufgenommen werden musste. Zweifellos ist der nicht suberisierte Kortex für die Elektion bei der Ionen-aufnahme Voraussetzung (Frey-Wyssling, 1948), und man wird annehmen dürfen, dass die unter Wasserstress stehende Pflanze zur Aufrechterhaltung des Triebwachstums eine möglichst grosse nicht suberisierte Fläche zu erhalten trachtet.

### B. Kleingefäße

#### 1. Wurzelwachstum in Böden verschiedener Feuchtigkeit

Beim Grossgefäßversuch stand zu Beginn allen Pflanzen eine bei Feldkapazität liegende Bodenfeuchtigkeit zur Verfügung. Feldkapazität bedeutet diejenige Bodenfeuchtigkeit, die sich nach Abfluss des Gravitationswassers einstellt und die nur durch Evapotranspiration weiter reduziert werden kann. Die Wurzeln der am weitesten vorstossenden Pflanzen fanden, bis sie die Behältergrenzen erreichten, somit immer Erde dieser Feuchtigkeit vor. Mittels Kleingefäßen wurde nun eine Methode entwickelt, bei der das Wachstum der in verschiedene Feuchtigkeitszonen vorstossenden Wurzeln derselben Pflanze untersucht werden konnte.

In jedes Fach von 20 durch je eine Trennwand abgetrennten Plexiglas-zylindern wurde Erde verschiedenen Feuchtigkeitsgrades eingefüllt (s. Abb. 4). Die Trennwände erstreckten sich vom Boden der 38 cm hohen Behälter bis zu 24 cm Höhe. Das restliche, nicht mehr getrennte Volumen

wurde mit Erde gleicher Feuchtigkeit gefüllt. Am 10. Mai wurden einjährige Stecklinge aus der Provenienz «Nebelvermehrung» eingepflanzt. Zuletzt wurden die Zylinder mit Paraffin luftdicht abgeschlossen. Der Gasaustausch hatte durch eine Öffnung am Boden jedes Abteils zu erfolgen. Vom 10. Mai bis zum 20. Juli, dem Zeitpunkt des Abbruchs des Versuches, wurde überhaupt nicht bewässert. Der gesamte, den Transpirationsbedingungen zu genügende Wasserbedarf musste demnach der von Anfang an der Erde beigemengten Wasserreserve entnommen werden.

Der ganze Versuch wurde in einer Gewächshauszelle, in der die Luftfeuchtigkeit mit Hilfe von Wasserzerstäubungsaggregaten (Defensor AG, Zürich) zwischen 80 und 100 % gehalten werden konnte, durchgeführt. Die Beleuchtung wurde mit Fluoreszenzlampen bewerkstelligt. Die Pflanzen waren einer mittleren Lichtintensität von etwa 5500 Lux ausgesetzt, wobei die Triebspitzen der stärksten Pflanzen am Schluss des Versuches etwa 6000 Lux, diejenigen der schwächsten 5000 Lux erhielten.

Vier verschiedene Versuchsbedingungen, die sich nur im Feuchtigkeitsgehalt des linken Abteils des Zylinders unterschieden, wurden fünfmal wiederholt. Das rechte Abteil aller Zylinder enthielt Boden von 28 Gew.- % Feuchtigkeit und das obere ungetrennte Abteil solchen von 24,5 Gew.- %. Damit wurde der Pflanze die Möglichkeit gegeben, in feuchteren oder trockeneren Boden vorzustossen.

Zur Kontrolle der Bodenfeuchtigkeit wurden Tensiometer mit Quecksilbermanometern unter Verwendung von porösen Tonkörpern (Coors Porcelain Co., Boulder, Colorado) benutzt. Diese Tonkörper erwiesen sich jedoch für meine Versuche von zu geringer Porosität; sie waren erst nach etwa einer Woche im Gleichgewicht mit der herrschenden Bodenfeuchtigkeit. Gipsblöcke erwiesen sich ebenfalls als unbefriedigend. Wahrscheinlich war der schlechte Kontakt zwischen Boden und Gipsblock, hervorgerufen durch die geringe Bodendichte, dafür verantwortlich. Die Kontrolle

Tabelle 4

Behandlung	Bodenfeuchtigkeit nach			
	0 Tagen		70 Tagen	
	Gew.- %	atm	Gew.- %	atm
D links	17,8	7,3	19,4	6,2
D rechts	27,7	0,72	26,3	0,95

der Bodenfeuchtigkeit geschah deshalb gravimetrisch. Im Blindversuch wurden zwei unbepflanzte Zylinder nach Beendigung des Versuchs aufgesägt und die Bodenfeuchtigkeit bestimmt (s. Tab. 4). Der Feuchtigkeitsausgleich war demnach gering.

Zwischen den vier Behandlungen traten keine gesetzmässigen Unterschiede im Trieb- und Wurzelwachstum auf, weshalb sie in Abbildung 29 zusammengefasst wurden. Das Triebwachstum gliedert sich in drei Abschnitte: Einer Periode raschen Wachstums folgt eine langsame, die am 28. Mai wieder von einer Periode raschen Wachstums abgelöst wird. Am 28. Mai konnten zum erstenmal frische Würzelchen beobachtet werden. Dasselbe Bild ergibt sich beim Vergleich von Abbildung 16 mit Abbildung 17. Der 20. Juni stellt den Wendepunkt im Triebwachstum dar. Zur selben Zeit konnte erstmals neues Wurzelwachstum gemessen werden. Offenbar erfolgt der erste Austrieb mit Hilfe der Mineralstoff- und Kohlehydratreserven. Wegen Erschöpfung der Mineralstoffreserven und möglicherweise unmerklichen Absinkens des Turgors verlangsamte sich das Triebwachstum, bis durch die neugebildeten Würzelchen Wasser- und Stoffaufnahme wieder in Gang kam. Der normale Verlauf des Triebwachstums

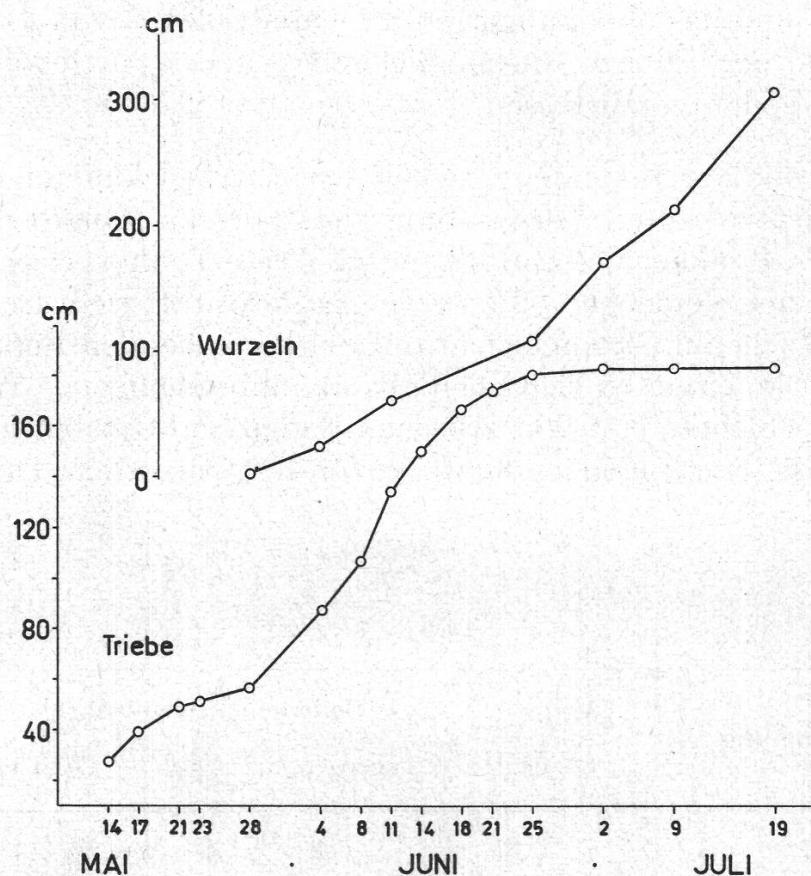


Abbildung 29

Kumulatives Wurzel- und Triebwachstum im Kleingefässversuch. Durchschnitt aller Behandlungen

unverpflanzter Obstbäume entspricht einer einfachen S-Kurve (Reed, 1920). Die gefundene Wachstumsdepression tritt nicht auf, was damit zusammenhängen dürfte, dass das Wurzelwachstum vor dem Triebwachstum einsetzt, wie in langjährigen Beobachtungen im Wurzelhaus der Versuchsanstalt Wädenswil festgestellt wurde (persönliche Mitteilung Fritzsche, 1965, vgl. auch Bodo, 1926, und Rogers, 1939a). Die von mir erhaltenen doppelte S-Kurve scheint für einen verpflanzten Obstbaum charakteristisch zu sein.

Tabelle 5  
Ergebnisse des Kleingefässversuches<sup>1</sup>

	Behandlung							
	A		B		C		D	
	L <sup>2</sup>	R <sup>3</sup>	L	R	L	R	L	R
Bodenfeuchtigkeit	28 % (0,7 atm)	28 %	24,5 % (1,3 atm)	28 %	21 % (4 atm)	28 %	17,5 % (7,7 atm)	28 %
Anzahl Hauptwurzeln <sup>4</sup>	6,6	6,5	5,0	5,8	5,0	5,6	5,4	4,0
Grösste Wurzeltiefe am 19. 7. in cm	270	261	285	281	272	346	298	291
Anzahl Wurzelspitzen (nach Auswaschen)	288	344	321	465	197	567	386	356
Beobachtetes Längenwachstum 28.6.–19.7. in cm	88	88	48	62	41	132	64	66
Durchschnittliches Wachstum pro Woche 28.6.–19.7. in mm	12	12	8	10	7	10	10	11
Frischgewicht der Wurzeln in g	0,68	0,62	0,45	0,72	0,32	0,96	0,77	0,50
Frischgewicht der Triebe in g	3,3		2,3		2,6		3,0	

<sup>1</sup> Durchschnitt von 5 Wiederholungen

<sup>2</sup> Linke Hälfte

<sup>3</sup> Rechte Hälfte

<sup>4</sup> Wurzeln mit mehr als 3 cm langen Seitenwurzeln

Aus Tabelle 5 geht hervor, dass die Wurzeln, die aus der 24,5 % Feuchtigkeit enthaltenden Erde wuchsen, weder für das trockenere (linke) noch

das feuchtere (rechte) Abteil eine Präferenz zeigten. In beiden Hälften konnten gleich viele Hauptwurzeln gezählt werden. Die am 19. Juli in der linken und rechten Hälfte erreichte Tiefe variierte nicht. Der Unterschied in Behandlung C lässt sich auf natürliche Streuung zurückführen. Auch im beobachteten Längenwachstum, in der Anzahl Wurzelspitzen, im durchschnittlichen Wachstum pro Woche und im Frischgewicht der Triebe unterschieden sich die beiden Hälften nur unwesentlich voneinander.

Es bleibt noch zu erwähnen, dass die Pflanzen, obwohl sie in beinahe gesättigter Atmosphäre gewachsen waren, infolge grossen Bodenfeuchtigkeitsstresses xerophytischen Charakter aufwiesen. Sie waren extrem kleinblättrig (s. Abb. 4). Obschon die Wurzelfront zur Hälfte immer einem niedrigen Bodenfeuchtigkeitsstress ausgesetzt war, hatte doch die Mehrzahl der Wurzeln die Bodenfeuchtigkeit aufgezehrt und stand unter grossem Stress.

Abschliessend kann zu diesem Experiment gesagt werden, dass die Wurzelfront der Apfelbäume bei grossem durchschnittlichem Bodenfeuchtigkeitsstress gleich gut in Erdreich von 0,7 atm wie in solches von 7,7 atm vordringt.

## 2. Wurzelhaare

### a) Länge der Wurzelhaare bei kleiner Transpiration und grosser Bodensaugspannung

In waagrechter Position konnten die Plexiglaszyliner unter einem Binokularmikroskop mit Auflicht auf das Wachstum der Wurzeln untersucht werden. Die haarartigen Risse der Plexiglasoberfläche machten sich erst bei einer 50fachen Vergrösserung störend bemerkbar. Für die Beobachtung der Wurzelhaare genügte jedoch eine 12- oder 24fache Vergrösserung vollauf. Mit Hilfe eines Messokulars war es leicht möglich, die Länge der Wurzelhaare zu bestimmen.

An erster Stelle stand die Frage, ob sich die Wurzelhaare in variierender Bodenfeuchtigkeit verschieden lang ausbildeten. Ökologisch gesehen wären für die Pflanzen längere Haare im austrocknenden Boden von Vorteil, da dann die dünner werdenden Wasserfilme um die Bodenpartikel besser erreicht werden könnten. Zu diesem Zweck wurde die linke (7,7 atm Bodensaugspannung) und die rechte Hälfte (0,7 atm Bodensaugspannung) der Zylinder der Behandlung D untersucht. Wurzeln der Wurzelfront, die in einer vorhergehenden Beobachtungsperiode gleich rasch gewachsen waren, wurden zum Vergleich herangezogen. Es zeigte sich dabei kein Unterschied (s. Tab. 6).

Tabelle 6

Behandlung	Länge der Wurzelhaare in mm
17,5 % H <sub>2</sub> O	0,16 ± 0,13
28 % H <sub>2</sub> O	0,18 ± 0,14

Die mittlere Länge aller gemessenen Wurzelhaare betrug  $0,15 \pm 0,11$  mm. Rogers (1939a) fand in Versuchen mit Apfelwurzeln der Klone EM 1, IX und XVI *in situ* Längen zwischen 0,025 und 0,05 mm mit einzelnen Maximalwerten von 0,075 mm. Die Diskrepanz röhrt wahrscheinlich von der grösseren Dichte des von Rogers benützten Bodens her. Es zeigte sich nämlich, dass die Wurzelhaare in im Mikrobereich dichteren Bodenpartien nicht zu ihrer potentiellen Länge auswuchsen. Muromtsev (1962), der die Wurzelhaare vieler Obstgewächse im Boden studierte, fand beim Apfel eine Länge von 0,06–0,24 mm.

b) Länge der Wurzelhaare unter grossen Transpirationsbedingungen und bei grosser Bodensaugspannung

Eine Gruppe von Apfelstecklingen wurde unter Stressbedingungen, nämlich geringer Luftfeuchtigkeit und hoher Bodensaugspannung, gezogen. Ihr stand eine Kontrollgruppe unter optimalen Bedingungen, nämlich hoher Luftfeuchtigkeit und kleiner Bodensaugspannung, gegenüber. Die Messungen wurden in der Periode vom 21. August bis 15. September durchgeführt, während der die in Tabelle 7 aufgeführten Umweltbedingungen herrschten.

Tabelle 7  
Umweltbedingungen vom 21. August bis 15. September

	Ver- dunstung nach Piche in cm <sup>3</sup> / Tag	Bodenaustrock- nung in atm	Lichtintensität in Lux	Maxi- male Boden- tempe- ratur °C
Grosse Transpiration	3,24	0,21–ca. 4,0	3700–4300	32
Kleine Transpiration	0,69	0,06–0,23	3700–4300	25

Unter diesen Bedingungen erreichten die Wurzelhaare eine Länge von  $0,16 \pm 0,14$  mm bei grossem Stress,  $0,15 \pm 0,09$  mm bei kleinem Stress. Also auch hier traten keine wesentlichen Unterschiede zutage.

### c) Tageszeitliche Schwankungen des Wurzelwachstums

Bei grosser Transpiration und grossem Feuchtigkeitsstress wurde beim Klon und bei Sämlingen eine interessante Erscheinung beobachtet. Der Wurzelachse entlang zeigten sich nämlich breitere Stellen, die mit schmäleren periodisch abwechselten. Diese Verdickungen wurden durch längere Wurzelhaare gebildet, bei sonst gleichbleibendem oder vergrössertem Durchmesser des Wurzelzylinders (vgl. Abb. 30). Diese Periodizität wurde vor allem an kleinen Seitenwurzeln von Pflanzen, die schon tagsüber welkten, beobachtet. Regelmässige Kontrollen – unter Markierung der jeweiligen Position der Wurzelspitze durch Ritzen des Plexiglaszyinders – ergaben, dass die Periode des Alternierens 24 Stunden betrug. Durch 48stündiges Übersiedeln der Pflanzen in eine Zelle mit kleinen Transpira-

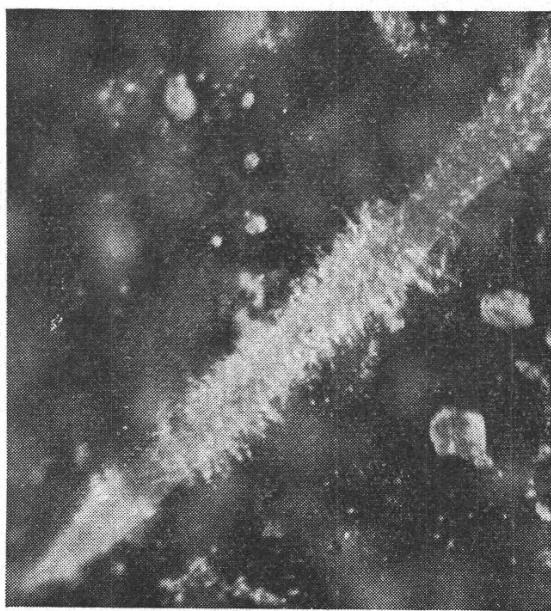


Abbildung 30

Tagesperiodische Schwankungen im Wurzelhaarwachstum. Allmähliches Längerwerden der Wurzelhaare entlang der Wurzelachse (von Wurzelspitze zu Wurzelbasis) und abruptes Abnehmen wechseln miteinander ab. Wurzeldurchmesser der schmalsten Stelle 0,28 mm

tionsbedingungen – wodurch die Pflanze wieder turgeszent wurde – (vgl. Tab. 7) konnte diese Periodizität eliminiert und damit auf den Stress zurückgeführt werden (s. Abb. 31a, b, c).

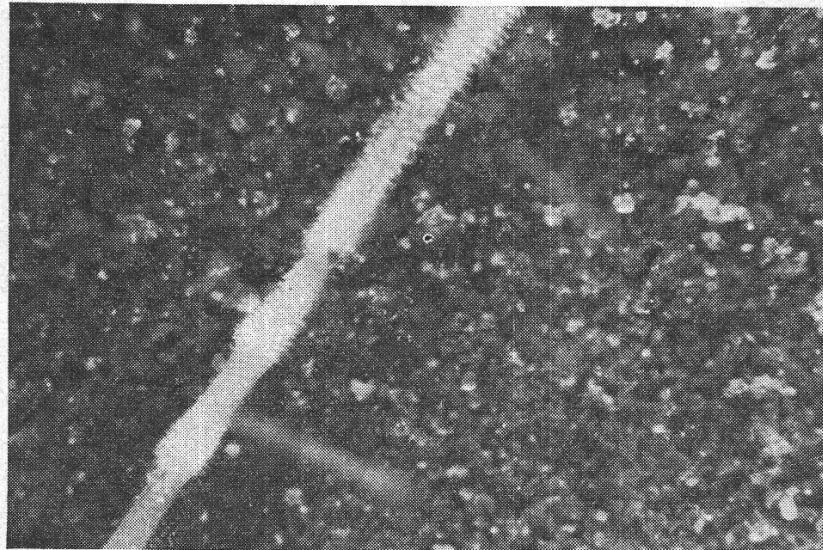


Abbildung 31a

Wachstum zwischen den Markierungen während einer 48stündigen Periode grosser Transpirationsbedingungen

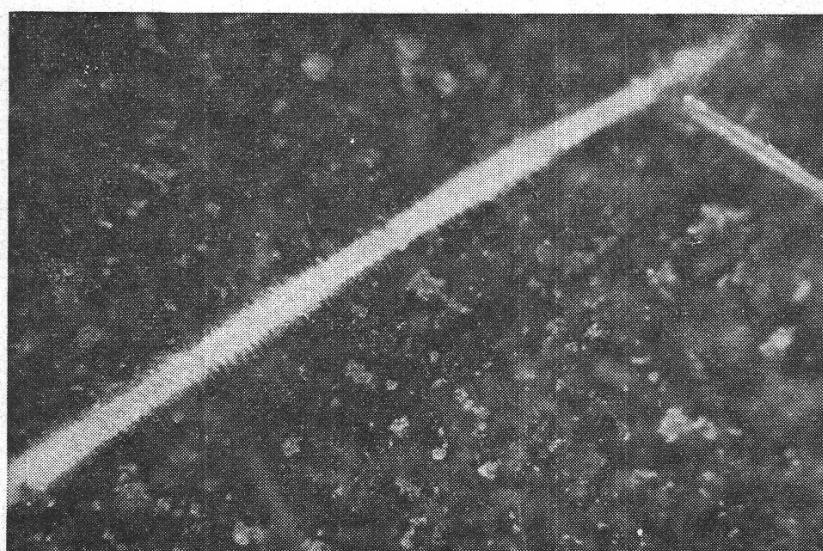


Abbildung 31b

Wachstum zwischen den Markierungen während der folgenden 48-Stunden-Periode kleiner Transpirationsbedingungen. In a und b dieselbe Wurzel



Abbildung 31c

Wachstum zwischen den Markierungen während der folgenden 72-Stunden-Periode grosser Transpirationsbedingungen

Diese Erscheinung kann dadurch erklärt werden, dass der Wassernachschub nicht rasch genug erfolgte, um ein Ansteigen der Saugspannung bis in die Nähe des osmotischen Wertes des Zellsaftes und damit ein Absinken des Turgors auf 0 zu verhindern. Es ist wahrscheinlich, dass während der Nacht der Turgor des Wurzelkortex teilweise wiederhergestellt wurde und sich dadurch Kortex und Wurzelhaare voll ausbilden konnten. Bei dieser Hypothese muss berücksichtigt werden, dass die Bodentemperatur nicht konstant war. Ein Einfluss der zeitweise hohen Temperatur ist nicht auszuschliessen.

Während der ersten Periode grossen Stresses (Abb. 31a) betrug das mittlere Längenwachstum der Wurzeln 1,7 mm pro Tag. Während der nachfolgenden Periode kleinen Stresses (Abb. 31b) nahm es signifikant auf 2,6 mm pro Tag zu, um während der letzten Periode grossen Stresses auf 1,0 mm pro Tag abzufallen. Es zeigte sich also, dass bei grossen Bodensaugspannungen das Wurzelwachstum von den Transpirationsbedingungen abhängt. Letey und Blank (1961b) kamen in bezug auf das Triebwachstum zum gleichen Schluss.

#### IV. Diskussion

##### A. Periodizität

Die in meinen Versuchen gefundene Periodizität des Wurzelwachstums lässt sich in eine Beziehung mit der Temperatur setzen, ist also exogener Natur. Sie hängt jedoch nicht von der Bodenfeuchtigkeit ab.

Bodo (1926) und Rogers (1934, 1939a) versuchten, beobachtete Schwankungen im Wurzelwachstum auf das Zusammenwirken von Temperatur und Bodenfeuchtigkeit zurückzuführen. Keiner der beiden Autoren experimentierte aber gleichzeitig mit verschiedenen Bodenfeuchtigkeiten. Einer bestimmten klimatischen Konstellation stand somit nur eine einzige Bodenfeuchtigkeit gegenüber, was eine eindeutige Abgrenzung des relativen Einflusses beider Faktoren verunmöglichte. Rogers (1939a) versuchte während einer Periode von vier Jahren, das Wurzel- und Triebwachstum dreier verschiedener Apfelklone mit der Bodenfeuchtigkeit und der Temperatur in Beziehung zu setzen. Das Triebwachstum verlief bei allen drei Klonen synchron und korrelierte positiv mit der Temperatur. Die Schwankungen im Wurzelwachstum hingegen liessen sich nur im Frühling, als die Temperaturen noch tief waren, auf die Bodentemperatur zurückführen. Auch liess sich im Sommer nur in einzelnen Fällen ein direkter Einfluss der Bodenfeuchtigkeit feststellen, und so vermutete Rogers, dass noch andere Faktoren, wie zum Beispiel unterschiedliche Kohlehydratversorgung, eine Rolle spielten.

### *B. Bodenfeuchtigkeit*

Bodo (1926) vergleicht das Wurzelwachstum von im Beobachtungsjahr gepflanzten Bäumchen mit im Vorjahr gepflanzten und schliesst aufgrund der gefundenen Unterschiede auf eine geringere Empfindlichkeit der ersten in bezug auf Trockenheit. Er spricht von einer Reizwirkung durch Verpflanzung, die das Wurzelwachstum anregt. In unseren Versuchen mit im Beobachtungsjahr gepflanzten Bäumchen blieb eine solche Reizwirkung aus; die unbewässerte Behandlung fiel im Vergleich zur Kontrolle stark ab.

Mit steigender Bodenfeuchtigkeit nimmt das Wurzelwachstum progressiv zu (vgl. Abschnitt III A 3f). Abbildung 28 lässt erkennen, dass sich auch durch Extrapolierung noch kein Maximum abzeichnet. Es zeigte sich also, dass der Sauerstoff auch bei der 0,2-atm-Behandlung noch nicht im **Minimum** war (vgl. Abschnitt III A 1). Da die Saugspannung in unmittelbarer Nähe der wasserabsorbierenden Wurzel immer grösser ist als die vom Tensiometer gemessene – das eine mittlere Saugspannung der mit dem porösen Tonzyylinder in Berührung stehenden Bodenteilchen anzeigt –, darf geschlossen werden, dass die optimale Bodenfeuchtigkeit für Unterlagen Klon EM VII bei Saugspannungen von weniger als einer halben Atmosphäre liegt. Es ist möglich, dass bei anderen Unterlagen (stärkeren bzw. schwächeren) einerseits das Optimum bei einer anderen Saugspannung liegt, andererseits der Abfall im Wurzelwachstum mit abnehmender Bewässerung kleiner bzw. grösser wird.

Unsere Resultate, wonach optimale Bodenfeuchtigkeit die Ausbreitung der Wurzeln fördert, stehen im Gegensatz zu denjenigen von Kausch (1955). Vielleicht ist diese Diskrepanz darauf zurückzuführen, dass das Wurzelwachstum im von Kausch verwendeten osmotischen Medium grösser als in Boden mit äquivalenter Saugspannung ist (Gingrich und Russell, 1956).

### *C. Xerophytismus beim Apfelbaum*

In Wüstengebieten, wo die wenigen Niederschläge schlagartig auftreten und nicht tief in den Boden eindringen, ist ein ausgedehntes, flachgründiges Wurzelsystem, wie es viele Xerophyten besitzen, zweckmässig (z. B. Weller, 1965). In kontinentalen und gemässigten Klimazonen, wo selbst während Trockenperioden immer noch Wasser in grösseren Bodentiefen vorhanden ist, geht die evolutionäre Anpassung in Richtung Ausbildung eines tiefgründigen Wurzelsystems. Innerhalb der Spezies besteht noch zusätzlich eine grosse Anpassungsfähigkeit: In meinen Versuchen mit Apfelbäumen zeigte sich, dass bei unbewässerten Bäumchen mit einer Blattmasse, die weniger als die Hälfte derjenigen der 0,2-atm-Behandlung betrug (Abb. 28), die Wurzeln nur unwesentlich weniger tief wuchsen (Tab. 2). Diese relative Begünstigung des Tiefenwachstums liesse sich folgendermassen erklären: Durch den trockenheitsbedingten, frühzeitigen Wachstumsstopp der Seitenwurzeln verlagert sich die Kohlehydratzufuhr in Richtung der noch in feuchterem Boden in die Tiefe wachsenden Hauptwurzeln. Bei der 0,2-atm-Behandlung hingegen ziehen die weiter wachsenden Seitenwurzeln die Kohlehydrate an sich und entwickeln sich ihrerseits zu Hauptwurzeln – in diesem Falle zu flacher streichenden Hauptwurzeln. Das relativ grössere Tiefenwachstum des Wurzelwerks lässt sich somit auch ohne Annahme einer verstärkten geotropischen Reizwirkung, die bei Trockenheit wirksam würde, erklären.

### **V. Zusammenfassung**

1. Eine Methode wird beschrieben, die es dank einer mobilen, raumsparenden Anordnung von Wurzelschaukästen ermöglicht, die ungehinderte Entwicklung der Wurzeln einer grossen Zahl von Pflanzen in zwei Dimensionen zu verfolgen.

Zur Untersuchung des Wurzel- und des Wurzelhaarwachstums unter kontrollierten Umweltsbedingungen werden die Pflanzen in kleinen Plexiglaszyllindern gezogen.

2. Vier verschiedene Bewässerungsbehandlungen werden auf ihre Wirkung auf die Wurzelentwicklung eines Apfelunterlagenklons geprüft. Die

Bodensaugspannung der drei bewässerten Behandlungen erreicht Grenzwerte von 0,2 bzw. 0,4 bzw. 0,8 atm, diejenige der unbewässerten eine solche von etwa 8 atm.

3. Das Wurzel- und Triebwachstum nimmt von der unbewässerten zur 0,2-atm-Behandlung progressiv zu. Das Wachstum der Seitenwurzeln und die Entwicklung des Wurzelwerks in die Breite sind bei den bewässerten Gruppen wesentlich, das Tiefenwachstum nur unwesentlich stärker. Bei der 0,2-atm-Behandlung lässt sich eine dichtere Durchwurzelung des obersten Bodenhorizontes beobachten. Die unbewässerte Gruppe weist relativ, aber nicht absolut, mehr Wachstum in den tiefen Bodenhorizonten auf. Bezogen auf die Trockensubstanz des ganzen Baumes wird der Anteil der Wurzeln und des Stammes bei abnehmender Bewässerung grösser.
4. Die Suberisierung der Wurzeln erfolgt bei den bewässerten Bäumchen etwas rascher; die Wurzeln der unbewässerten Bäume weisen somit eine grössere, nicht suberisierte Oberfläche auf.
5. Periodische Schwankungen im Wurzelwachstum treten bei allen Feuchtigkeitsstufen gleicherweise auf. Maxima des Wurzelwachstums folgen auf Maxima der Lufttemperatur im Abstand von zwei bis zehn Tagen. Sie lassen sich durch Schwankungen in der Kohlehydratversorgung erklären.
6. Bei kleiner Transpiration und bei grossem mittlerem Bodenfeuchtigkeitsstress stoßen die Wurzeln in Bodenfeuchtigkeiten, die 0,7 und 7,7 atm Saugspannung entsprechen, gleich rasch vor. Die Wurzelhaare wachsen ebenfalls zu gleicher Länge aus.
7. In feuchtem Boden (0,06–0,23 atm) bei kleiner Transpiration und in austrocknendem Boden (0,2–ca. 4,0 atm) bei grosser Transpiration entwickeln sich die Wurzelhaare ebenfalls zu gleicher Länge. Unter der zuletzt genannten Bedingung kann ein tagesperiodischer Rhythmus im Längenwachstum der Wurzeln beobachtet werden.

Die vorliegende Arbeit entstand an der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil. Herrn Direktor Dr. R. Fritzsche danke ich für die tatkräftige und grosszügige Unterstützung. Herrn Professor Dr. A. Frey-Wyssling bin ich verpflichtet für seine stetige Förderung der Arbeit. Für vielseitige Beratung danke ich auch den Herren Professoren Dr. F. Richard und Dr. H. Ellenberg, für wertvolle Mithilfe den Herren F. Preisig und A. Nyfeler.

## Summary

1. A method is presented describing a mobile compact arrangement of containers for root observation, permitting uninhibited growth in two dimensions of a considerable number of plants over a considerable length of time.  
Root- and root hair development are observed in controlled environment using small Plexi-glass cylinders.
2. The effect of four different soil moisture treatments, namely irrigated at 0.2, at 0.4, at 0.8 atmospheres soil suction and non irrigated, on root- and top growth of a clonal apple rootstock (East Malling Type VII) is studied.
3. Root- and shoot growth increase progressively from non-irrigated to irrigated at 0.2 atmospheres. Growth of lateral roots and horizontal extension of the root system are considerably and significantly, vertical extension only slightly greater with the 0.2 atmospheres treatment. This treatment has a denser root distribution in the top layer. The non irrigated trees grow relatively but not absolutely more roots in the bottom layer. Root/shoot and stem/shoot ratios increase significantly from the 0.2 atmospheres to the non irrigated treatment.
4. Rate of suberization of roots is slightly greater with the frequently irrigated trees. Thus the roots of the non irrigated trees have a larger non suberized surface.
5. A periodicity in root growth is observed occurring in all treatments similarly. Root growth peaks follow air temperature peaks with a 2–10 day delay and may be explained by changing carbohydrate supply to roots.
6. Roots extend into soil of 0.7 and 7.7 atmospheres soil suction equally fast under conditions of high mean soil moisture, but low atmospheric stress. Root hairs grow to the same length under both conditions too.
7. Root hairs develop to the same length under conditions of continuously moist soil (0.06–0.23 atmospheres) and low atmospheric stress as well as in drying soil (0.2–approx. 4 atmospheres) and high atmospheric stress. Under the latter conditions a daily rhythm in root hair extension occurs.

## Literaturverzeichnis

- Baver L.D. 1956. Soil Physics, 3<sup>rd</sup> Edition. John Wiley & Sons, New York.
- Bodo F. 1926. Untersuchungen auf dem Gebiet des Wurzelwachstums des Apfels und der Zwetschke. Fortschrittliche Landw. 1, 768.
- Bouyoucos G.J. 1961. Soil Moisture Measurement Improved. Agr. Eng. 42, 136–138.
- and A.H. Mick. 1940. An Electrical Resistance Method for the Continuous Measurement of Soil Moisture under Field Conditions. Mich. Agr. Exp. Sta. Tech. Bul. 172.
- Caldwell J.S. 1913. The Relation of Environmental Conditions to the Phenomenon of Permanent Wilting in Plants. Physiol. Res. 1, 1–56.
- Cannell G.H. and C.W. Asbell. 1964. Prefabrication of Mold and Construction of Cylindrical Electrode-Type Resistance Units. Soil Science 97, 108–112.
- Conrad J.P. and F.J. Veihmeyer. 1929. Root Development and Soil Moisture. Hilgardia 4, 113–134.
- Cormack R.G.H. 1962. The Development of Root Hairs in Angiosperms, II. Bot. Rev. 28, 446–464.
- Davidson J.M., J.W. Biggar and D.R. Nielsen. 1963. Gamma-Radiation Attenuation for Measuring Bulk Density and Transient Water Flow in Porous Materials. J. Geophysic. Res. 68, 4777–4783.
- Engler A. 1903. Untersuchungen auf dem Gebiet des Wurzelwachstums der Holzarten. Mitt. Schweiz. Zentr. Anst. Forstl. Versuchswesen VII, 247–317.
- Frey-Wyssling A. 1948. Stoffwechsel der Pflanzen. 2. Aufl., Büchergilde Gutenberg, Zürich.
- und K. Mühlethaler. 1950. Bau und Funktion der Wurzelhaare. Schweiz. Landw. Monatshefte 28, 212–219.
- Fritzsche R. 1965. Unveröffentlichte Versuchsergebnisse.
- B. Krapf und L. Huber. 1964. Düngungsversuche mit Apfel- und Kirschbäumen in Gefäßen. Schweiz. Landw. Forschung 3, 121–181.
- Gingrich J.R. and M.B. Russell. 1956. Agron. J. 48, 517–520, zitiert in Kozlowski, T.: Water Metabolism in Plants.
- Henderson D.W. and E.P. Rogers. 1963. Tensiometer Construction with Plastic Materials. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 27, 239–240.
- Kausch W. 1955. Saugkraft und Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren, unter besonderer Berücksichtigung des Tensiometers. Planta 45, 217–263.
- Kobel F. 1954. Lehrbuch des Obstbaus auf physiologischer Grundlage. 2. Aufl., Springer-Verlag, Berlin.
- Kolesnikov V.A. 1963. The Dynamics of the Growth of Root Systems of Fruit Plants (russisch). Dokl. mosk. sel'skokhoz Akad. (K.A. Timirjazeva) 83, 115–122.
- Kozlowski Th. 1964. Water Metabolism in Plants, S. 85. Harper & Row, Publishers, New York.
- Kramer P.J. 1956. Roots as Absorbing Organs. Encyclopedia of Plant Physiology 3, 193. Springer-Verlag, Berlin.
- Letey J. and G.B. Blank. 1961b. Influence of Environment on the Vegetative Growth of Plants Watered at Various Soil Moisture Suctions. Agronomy J. 53, 151–153.
- O.R. Lunt, L.H. Stolzy and T.E. Szuszkiewicz. 1961a. Plant Growth, Water Use and Nutritional Response to Rhizosphere Differentials of Oxygen Concentration. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 25, 183–186.
- Meyer J. 1964. Die Anzucht von Obstunterlagen in der Nebelvermehrung. Schweiz. Zschr. für Obst- und Weinbau 73, 389–397.

- Muromtsev I.A. 1962. The Root Hairs of Fruit Plants. TR Plodoovoshchnogo Inst. IM IV Michurina **14**, 25–41.
- Nightingale G.T. 1935. Effects of Temperature on Growth, Anatomy and Metabolism of Apple and Peach Roots. *Bot. Gaz.* **96**, 581–639.
- Proebsting E.L. 1943. Root Distribution of Some Deciduous Fruit Trees in a California Orchard. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* **43**, 1–4.
- Reed H.S. 1920. The Nature of the Growth Rate. *J. Gen. Phys.* **2**, 545–561.
- Richards L.A. 1947. Pressure Membrane Apparatus—Construction and its Use. *Agr. Engin.* **28**, 451–454.
- 1948. Porous Plate Apparatus for Measuring Moisture Retention and Transmission by Soil. *Soil Sci.* **66**, 105–110.
- Rogers W.S. 1934. Root Studies IV: A Method of Observing Root Growth in the Field, Illustrated by Observations in an Irrigated Orchard in British Columbia. *E. Malling Res. Sta. Ann. Rep. for 1933*, 86–91.
- 1935. Root Studies VI: Apple Roots under Irrigated Conditions with Notes on the Use of a Soil Moisture Meter. *J. Pom. and Hort. Sci.* **13**, 190–201.
- 1939a. Root Studies VIII: Apple Root Growth in Relation to Rootstock, Soil, Seasonal and Climatic Factors. *J. Pom. and Hort. Sci.* **17**, 99–130.
- 1939b. Root Studies IX: Effect of Light on Growing Apple Roots. A Trial with Root Observation Boxes. *J. Pom. and Hort. Sci.* **17**, 131–140.
- Sierp H. und A. Brewig. 1936. Quantitative Untersuchungen über die Wasserabsorptionszone der Wurzeln. *Jahrbuch f. wissenschaft. Bot.* **82**, 99–122.
- Stoitschkov J. 1960. The Rhythm of Growth, Fruit Bud Formation and Differentiation in Apple, Pear and Plum Varieties. Internationales Symposium der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften in Berlin vom 29. Aug. bis 2. Sept. 1960, Tagungsberichte Nr. 35.
- Ulrich A. 1952. The Influence of Temperature and Light Factors on the Growth and Development of Sugar Beets in Controlled Climatic Environments. *Agron. J.* **44**, 66–73.
- 1955. Influence of Night Temperature and Nitrogen Nutrition on the Growth, Sucrose Accumulation and Leaf Minerals of Sugar Beet Plants. *Plant Phys.* **30**, 250–257.
- Uriu K., L. Werenfels, G. Post, A. Retan and D. Fox. 1964. Cling Peach Irrigation. *California Agriculture* **18**, 10–11.
- Veihmeyer F.J. 1939. The Validity of the Assumption that it is Possible to Produce Different Moisture Percentages in Field Soils. *Amer. Geoph. Union Transactions* **20**, 543–545.
- Weller F. 1965. Die Ausbreitung der Pflanzenwurzeln im Boden in Abhängigkeit von genetischen und ökologischen Faktoren. Arbeiten der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim **32**, S. 47. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Went F.W. 1961. Temperatur. *Handbuch der Pflanzenphysiologie* **16**, 1–23. Springer-Verlag, Berlin.