Beitr. Biol. Pflanzen *63* (1988), 81 - 100

(Botanisches Institut der R.W.T.H. Aachen, Abteilung Morphologie der Pflanzen)

Orientierende Versuche zur Verlagerung pflanzlicher Organe im Erdboden durch definierte Kräfte*

Preluminary experiments on the displacement of Subterranean plant organs by defined forces

Von HANS A. FROEBE und NORBERT PÜTZ

(Mit 8 Abbildungen)

Eingegangen am 19. Oktober 1987

Keywords: root contraction, soil properties, *Sauromatum guttatum,* movement of storage organs.

Zusammenfassung

Es wird ein Verfahren vorgestellt, das die Simulation der Abwärtsbewegung innovationsfähiger Speichersysteme und die indirekte Bestimmung der Zugkräfte kontraktiler Wurzeln gestattet. Die durchschnittliche Kraft einer Zugwurzel von *Sauromatum guttatum* wird mit 2,5 N bestimmt. Der Einfluß, den die systemimmanenten Faktoren des Zugobjekts und des Substrats auf den Zugvorgang haben – Form, Größe und Oberflächenbeschaffenheit einerseits sowie Schubfestigkeit, Verdichtung und Wassergehalt andererseits – wird durch deren Standardisierung quantitativ erfaßbar. Die Bedeutung von Wassergehalt und Substratverdichtung für die Minimierung des Bodenwiderstands wird diskutiert. Auf unterschiedliche Zugbewegungstypen wird hingewiesen.

Summary

According to RIMBACH (1898) a tremendous amount of species shows a descent of their storage organs into the ground. The *usual construction* which enables these plants to realize this movement is the *result of the contraction* of roots. The description of an experimental set shows that this movement can easily be observed by means of model bulbs. The movement is effected by defined tractive forces which simulate the pulling effect of the root contraction under controlled conditions. This set also enables the indirect measurement of the tension of the contracting roots. The average force of a contractile root of *Sauromatum guttatum* is up to 2,5 N. Information on factors the descent depends upon are obtained quantitatively. These parameters include form, size and surface of the bulb as well as to the substratum, its soil type, moisture and density which are of vital importance for the movement.

* Herrn Prof. Dr. W. Rauh zum 75. Geburtstag gewidmet.

Einleitung

Viele Biologen halten die unterirdischen pflanzlichen Organe für statische Gebilde: Ist nicht eine ihrer primären Aufgaben die Fixierung des Pflanzenkörpers im Erdboden, und ist da nicht der allseitige Druck des Substrats, so daß eine aktive Verlagerung post factum weder sinnvoll noch möglich erscheint?

Obwohl die Beobachtungsmöglichkeit dieser Organe aufgrund ihrer schlechten Zugänglichkeit erschwert ist, wissen wir doch spätestens seit RIMBACH (1898), daß die innovationsfähigen Speichersysteme vieler Geophyten bemerkenswerten Abwärtsbewegungen unterliegen. Diese Pflanzen erreichen ihre sogenannte physiologische Tiefenlage (GALIL 1958: 236), die gut 20 cm betragen kann, nach oberflächennaher Keimung in der ersten Lebensphase (GALIL 1983: 148; JERNSTEDT 1984: 71). Auch später verlieren diese Pflanzen vielfach nicht die Fähigkeit, ihre Tiefenlage aktiv zu regulieren (RIMBACH 1898; bezüglich des auslösenden Reizes vgl. GALIL 1958; JACOBY & HALEVY 1970; HALEVY 1986).

Diese Bewegung beruht auf der Zugwirkung kontraktiler Wurzeln, die die innovationsfähigen Speichersysteme gegen den Bodenwiderstand und vielfach auch entgegengesetzt zur Wuchsrichtung in die Tiefe ziehen. In welchem Ausmaß dies vonstatten geht, hängt von der Wechselwirkung etlicher Faktoren ab, die bereits Rimbach (1898: 15) richtig erfaßt hatte, nämlich „von dem Betrage der Kontraktion, von der Richtung und Anordnung der Wurzeln, von der Bewegbarkeit der Teile, von welchen die Wurzeln entspringen, und von der Beschaffenheit des Mediums, in welchem sich die Pflanze befindet".

Freilich sind bislang offenbar keine nennenswerten Versuche unternommen worden, die Wechselwirkung dieser Faktoren näher zu durchleuchten, möglicherweise deshalb, weil es sich hier um ein Grenzgebiet zwischen Bodenkunde und Botanik handelt, für das sich keiner so recht zuständig fühlt. Zwar verfügt die Bodenkunde über Sondierungsverfahren zur Bodenwiderstandsmessung, doch können solche Versuche, z.B. mit der Rammsonde (vgl. BOGUSLAWSKI & LENZ 1958, 1959), grundsätzlich kein konkretes Bild über die Bewegung etwa einer Rhizomknolle in unterschiedlich verdichteten Böden mit unterschiedlichen Krafteinwirkungen liefern.

Die vorliegende Untersuchung hat daher das Ziel, diese Lücke im grundsätzlichen zu schließen, indem ein Verfahren vorgestellt wird, mit dessen Hilfe die Abwärtsbewegung eines beliebigen Körpers im Boden verfolgt und der Einfluß der verschiedenen Faktoren auf diese Bewegung registriert werden kann.

Die Versuchsapparatur

Grundsätzlich haben wir es bei einem im Boden bewegten Körper mit der Zugkraft und dem als Gegenkraft fungierenden Substratwiderstand zu tun, deren Verhältnis im folgenden kurz erläutert werden soll.

Eine Zugwurzel ist in ihrem apikalen Bereich durch zahlreiche Seitenwurzeln fest im Boden verankert und entwickelt durch Kontraktion ihres proximalen Bereichs eine Kraft, die auf das innovationsfähige Speichersystem einwirkt. Dieses entspricht physikalisch einem nicht frei beweglichen Körper, da auf ihn eine Gegenkraft in Form des Substratwiderstandes einwirkt. Dieser Widerstand ist eine Funktion sowohl der Kraft, die den Körper zu verschieben trachtet, als auch der Materialkonstanten, die abhängig ist von der Dichte des Substrats. Wenn auf einen solchen Körper eine Kraft einwirkt, die größer ist als der Substratwiderstand, so führt dies zu einer Lageveränderung. Durch die Lageveränderung wird aber die Gegenkraft vergrößert, da sich die Substratdichte unterhalb des Körpers erhöht (vgl. KEZDI 1970 Bd. II: 85), wodurch der Wert der Materialkonstanten ansteigt. Wenn die Gegenkraft den gleichen Betrag wie die Zugkraft erreicht hat, kommt der Körper zum Stillstand. Daraus folgt, daß in einem definierten Substrat eine konstante Kraft, die auf einen bestimmten Körper einwirkt, zu einer reproduzierbaren Lageveränderung führt; wenn die Beziehung zwischen einem konkreten Körper mit definierter Größe, Form und Oberfläche einerseits und einem konkreten Substrat mit definiertem Widerstand andererseits bekannt ist – was durch Standardisierung erreichbar ist – dann sind aus der Größe der Lageveränderung zuverlässige Rückschlüsse auf die Größe der Zugkraft möglich. Wir werden am Ende der Arbeit zeigen, daß das ein gangbarer Weg ist. Die Voraussetzung hierfür ist allerdings eine leistungsfähige Versuchsapparatur, die im folgenden vorgestellt werden soll.

Wie in Abb. 1a verdeutlicht, handelt es sich um ein Stativ, an dessen Querarm eine Meßskala angeschraubt ist, sowie ein Kulturgefäß (Blumentopf), in dem sich eines der Modellobjekte, eine Kunststoffkugel, befindet. Diese Modelle besitzen oben und unten je eine Öse A und B, an denen ein Kunststoffaden befestigt ist (5 mm starker Angelsilk, Belastbarkeit 20 kg, bei Gewächshausbedingungen keinerlei Dehnungserscheinungen). Der an der unteren Öse B befestigte Faden führt durch ein Loch sowohl im Boden des Topfes als auch in der Auflagefläche nach unten und dient zur Übertragung der Kraft. Der obere Kunststoffaden (befestigt an Öse A) wird über einem am Stativ befestigten Fadenroller FR (Abb. 1d) geleitet und mittels eines kleinen Gewichts (10 g) gespannt. Die 12 cm lange Meßskala (Abb. 1b) ist mit einer Skalenhalterung SH (Abb. 1c) am Stativ befestigt. (Abb. 1b soll verdeutlichen, daß der Angelsilk zwischen einer mit Millimeterpapier bespannten Rückwand und einer dünnen Plexiglasscheibe verläuft, wodurch das Millimeterpapier und der Meßpunkt gegen äußere Einflüsse

geschützt werden. Bei dem ‚Meßpunkt' handelt es sich um zwei selbstklebende Markierungspunkte, die gegeneinander auf den Angelsilk geklebt sind.)

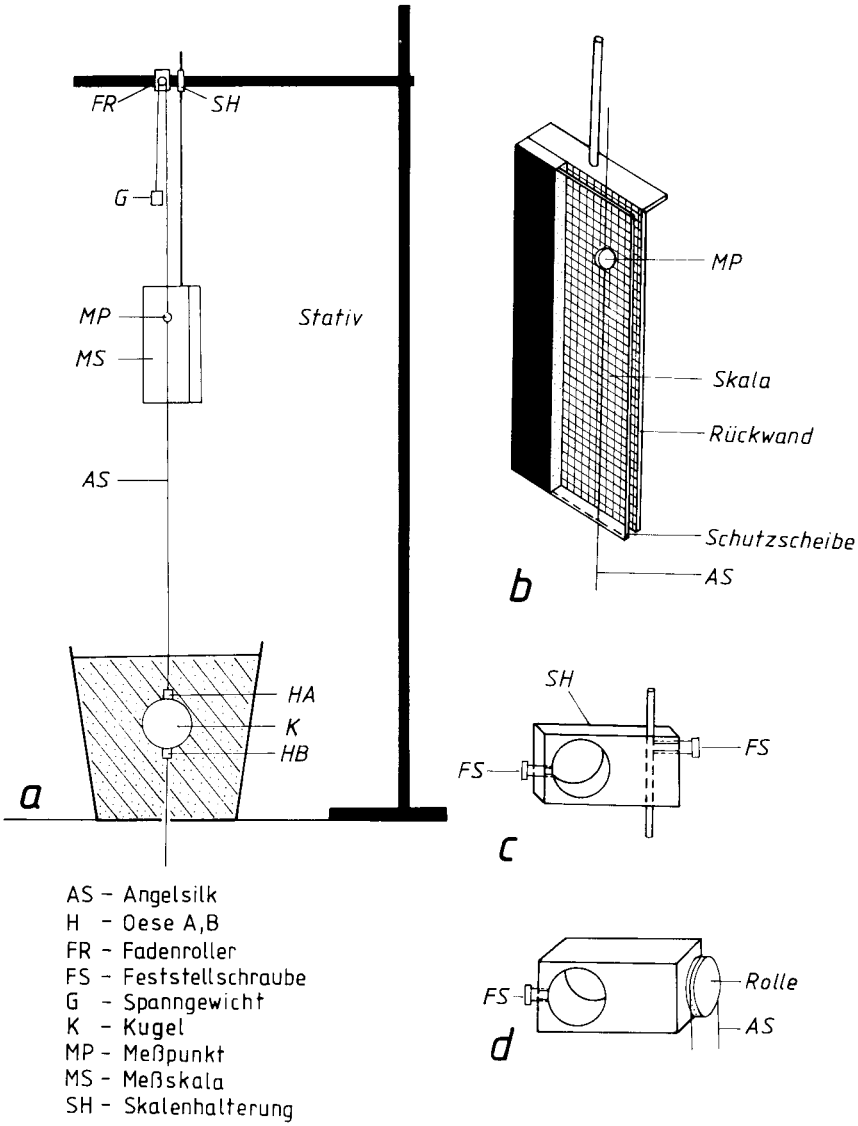

Abb. 1. Die Versuchsapparatur zur Messung des Ausmaßes der Abwärtsbewegung. a) schematische Aufrißzeichnung der Versuchsanordnung; b) Meßskala; c) Skalenhalterung; d) Fadenroller.

Da der Kunststoffaden mit seinem Meßpunkt gegen die Skala frei beweglich ist, kann der Weg, also die Abwärtsbewegung des Objektes nach der Krafteinwirkung (über den unteren Faden der Öse B) genau verfolgt werden. Wenn man die Kraft durch ein freihängendes Gewicht (kleine Sandsäcke) vorgibt und die anderen Parameter variiert, dann gibt der Weg des Objekts genau an, in welchem Ausmaß diese Faktoren – z.B. verschiedene Bodenarten, der Wassergehalt oder die Bodenverdichtung, aber auch die Eigenschaften des bewegten Objektes selbst – die Bewegung beeinflussen. Umgekehrt kann man auch alle diese Parameter konstant halten und die einwirkende Zugkraft variieren, wodurch die Strecke als der Zugeffekt unterschiedlicher Kräfte bestimmbar ist.

Die Zeit, die die Körper in der hier vorgestellten Versuchsanordnung zum Erreichen ihrer endgültigen Tiefenlage benötigen, konnte in Vorversuchen mit ca. 12 h ermittelt werden. Für die hier mitgeteilten Meßergebnisse wurde daher ein 24-stündiger Rhythmus angesetzt.

Die Zugeffektkurve

Das in Abb. 2a vorgestellte Säulendiagramm ist das Ergebnis einer Versuchsreihe mit einer Kugel im Sand. Die ansonsten wichtigen Kennwerte sowohl des Zugkörpers als auch des Substrates sollen an dieser Stelle zunächst außer Betracht bleiben, da das Diagramm in seiner Gesamtheit vorgestellt werden soll[1]. In diesem Sinne ist es ein generalisierbares Grundmuster aller im folgenden noch zu besprechenden Diagramme und Kurven, an dem erläutert werden kann, wie wir die Meßergebnisse auftragen und wie überhaupt der Verlauf, den die Zugkraft hinsichtlich ihrer tatsächlichen Auswirkung hat, zu verstehen ist.

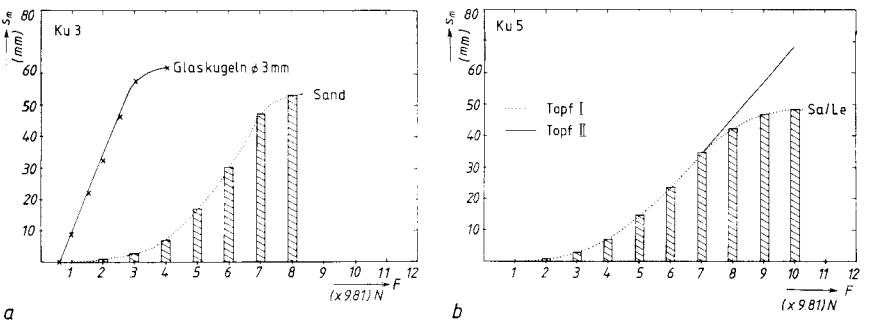

Abb. 2. Die Zugeffektkurve als Resultat des Säulendiagramms. a) Verlauf der Kurve im Vergleich zum idealen Medium; b) Bedeutung der Topfbegrenzung für den Kurvenverlauf, F = Kraft, s = Strecke, weitere Erläuterungen im Text.

[1] Diese Kenndaten, z.B. Wassergehalt des Substrats, Bodenverdichtung und Größe des Körpers werden in den später vorzustellenden Zugeffektkurven jeweils in den Abbildungslegenden mitgeteilt.

Da die durch einen Zug bewirkte Abwärtsbewegung eines Körpers gemessen werden soll, wäre es zweifellos anschaulicher, die Meßergebnisse an einer nach unten verlängerten Ordinate abzutragen. Das widerspricht jedoch allen Usancen der Bodenmechanik, ist doch die Eindringtiefe ein positiver Wert, nämlich die zurückgelegte Strecke s, die nicht von einer bereits bestehenden Größe substrahiert werden kann.

Die tatsächlich erreichte Eindringtiefe wird durch die Säulen dargestellt. Sie ist natürlich von der aufgewendeten Kraft abhängig (1, 2, 3, ... n · 9,81 N) und reicht hier von 0 bis etwas über 5 cm. (Es handelt sich hierbei um Mittelwerte aus mindestens 3 Versuchsansätzen, da die Einzelergebnisse infolge geringer Substratunterschiede z. T. erheblich streuen.)

Diese Mittelwerte stellen den Zugeffekt der jeweils angewendeten Kraft dar. Wenn man sich dessen bewußt bleibt, daß kein zeitlicher Ablauf vorliegt, kann man die Endpunkte dieser Säulen untereinander verbinden, da man selbstverständlich jeden beliebigen Zwischenwert testen könnte. Die so gewonnene Kurve des Zugeffekts hat immer einen charakteristischen sigmoiden Verlauf.

In einem idealen Medium wäre die Zugeffektkurve eine Gerade, da dann die Beziehung zwischen aufgewendeter Kraft und Tiefenlage des Objekts linear ist. Ein nahezu ideales Medium sind kleine Glaskugeln, da sie infolge ihrer Drehmöglichkeit von der hier in Betracht kommenden örtlichen Druckspannung ganz leicht mobilisiert werden können. Die in Abb. 2 a links aufgetragene Kurve ist das Ergebnis eines entsprechenden Versuchs. Der Hauptunterschied zur Kurve rechts ist das Fehlen der anfänglichen Verzögerungsphase. Da die Schubfestigkeit eines Substrats vom Reibungswinkel der Partikel und deren Packungsdichte abhängt, ist leicht einzusehen, daß bei einem aus glatten Kugeln bestehenden Substrat mit dem Reibungswinkel nahezu 0 keine lag-phase auftritt.

Daran anknüpfend kann man nun i. S. eines erweiterten rheologischen Ansatzes (vgl. Kezdi 1970 Bd. I: 214) folgende Vorstellung entwickeln. In einem nicht idealen Substrat wird zunächst immer ein Teil des Drucks oder Zugs zur Überwindung der Schubfestigkeit verbraucht. Da die wirksam werdende Kraft aber im Sinne einer Massenkraft (bezogen auf eine bestimmte Vol. einheit) arbeitet, entsteht ein Schleppeffekt in Abhängigkeit von der Eindringtiefe der Kraftlinien in das Substrat. Der Schleppeffekt hört erst auf, wenn die Kraft der Masse des in Betracht kommenden Substratvolumens entspricht. Das ist in unserem Kurvenbild 2 a rechts bei etwa 5 · 9,81 N der Fall. Die Mobilität der Teilchen – ablesbar am Steigungsmaß der Kurve – erreicht hier fast die des Glaskugelsubstrats.

Bei höheren Druck- bzw. Zugwerten ab etwa 7 · 9,81 N beginnt die Zugeffektkurve dann langsam zu verflachen, d. h. die Steigerung der Zugkraft

wird immer uneffektiver. Offenbar erschöpft sich nun die Mobilität der Substratteilchen, und zwar wieder langsam, weil auch hier der Schleppeffekt – nur mit umgekehrtem Vorzeichen – wirksam ist. Im Vergleich hierzu reagiert das Glaskugelsubstrat sehr viel unelastischer, d.h. das Plateau der Immobilität wird schließlich fast so unmittelbar wie die Mobilisierung erreicht. Aus dem Vorstehenden ist theoretisch zu folgern, daß ab einem bestimmten Grenzwert auch das Substratvolumen in seinem Verhältnis zur Größe des bewegten Körpers eine Rolle spielt. Das Ergebnis eines diesbezüglichen Versuchs ist in Abb. 2b wiedergegeben. In dem kleineren Topf I hat die Kugel mit 10 · 9,81 N Zugkraft das Immobilitätsplateau erreicht, in dem größeren Topf II kann aber davon noch keine Rede sein. Der Unterschied zwischen den beiden Kurven in Abb. 2b besteht aber nicht in einer Veränderung der Grundstruktur des Kurvenverlaufs, sondern allein in der Verlängerung des linearen mittleren Abschnitts der Kurve. – Versuchstechnisch ist dieses Ergebnis insofern von Bedeutung, da hieran deutlich wird, daß – was leicht übersehen wird – in dem Gesamtsystem ‚bewegter Körper/Substrat' das Volumen des letzteren zumindest bei größeren Eindringtiefen von Belang ist und in jedem Fall innerhalb der Meßreihen konstant gehalten werden muß, wenn man Wert darauf legt, vergleichbare Kurven zu erhalten.

Die nähere Bestimmung des Grenzbereichs, wo das verfügbare Substratvolumen keine limitierende Rolle mehr spielt – wie es vermutlich in der freien Natur sein dürfte – ist bisher noch nicht erfolgt.

Der Einfluß des gezogenen Körpers

Form und Größe

Wenn man in unserer Apparatur Modellkörper von unterschiedlicher Form und Größe verwendet, kann deren Einfluß auf den Zugeffekt bestimmt werden. Folgende harte, unelastische Kunststoffmodelle (PVC) wurden getestet:

Kugel,	Durchmesser	3 cm	Abk.: Ku 3	Gew.: 0,008 kg
„	„	5 cm	Ku 5	0,04 kg
„	„	7 cm	Ku 7	0,26 kg
Kegel,	„	3 cm Länge 5 cm	Ke 3/5	0,016 kg

Für das Sand/Lehm-Substrat ist das Ergebnis in Abb. 3 wiedergegeben. Es zeigt, daß der Einfluß der Größe beträchtlich ist, und zwar steigt der hemmende Einfluß fast linear zur Zunahme des Durchmessers: Die Durchmesser der drei Kugeln verhalten sich wie 1 : 1,67 : 2,34; die zum Erreichen der gleichen Tiefenlage von 10 mm benötigte Kraft verhält sich wie 1 : 1,34 : 2,25.

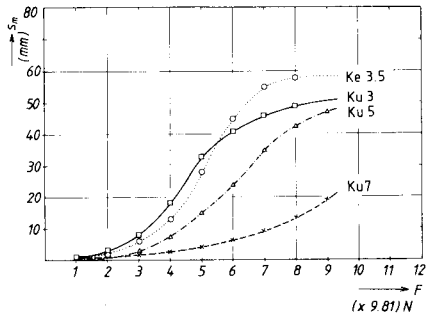

Abb. 3. Einfluß von Form und Größe des gezogenen Körpers auf den Verlauf der Zugeffektkurve. Substrat: Sand/Lehm-Gemisch, Vg (Verdichtungsgewicht) = 6 kg, Wg (Wassergehalt) = ca. 50% WK. Ku 3, Ku 5, Ku 7 = Kunststoffkugel mit 3,5 bzw. 7 cm Durchmesser, Ke 3,5 = Kunststoffkegel mit 3 cm Durchmesser und 5 cm Länge.

Überraschend wirkt auf den ersten Blick, daß die lag-phase des Kegels ausgeprägter als die der entsprechenden Kugel ist. Dies dürfte auf die größere Mantelfläche des Kegels zurückzuführen sein – Ke 3/5 = 31,57 cm^2, Ku 3 (Hälfte) = 28,27 cm^2 – wodurch der Haftreibungswiderstand entsprechend vergrößert ist. Allerdings ist infolge der spitzen Form die Verdichtung unterhalb des Kegels nicht so groß wie bei der entsprechenden Kugel, weshalb die Gegenkraft Fr beim Kegel gegen Ende der Kurve geringer ist als bei der Kugel. Die beiden Graphen schneiden sich also und der Kegel erreicht ab 6 · 9,81 N bei gleicher Zugkraft eine größere Tiefenlage als die vergleichbare Kugel.

Bezüglich der 7er-Kugel ist anzumerken, daß ihre Zugeffektkurve nur scheinbar vom normalen sigmoiden Verlauf abweicht. Denn offenbar ist der Substratwiderstand jetzt durch die Vergrößerung des Kugeldurchmessers, dem aber keine Vergrößerung des Substratvolumens entspricht (s. o.), so hoch, daß die eigentlich effiziente mittlere Phase der Kurve stark eingeschränkt ist. Vermutlich würde bei Zugkräften höher als 9 · 9,81 N sehr bald auch das Immobilitätsplateau erreicht werden.

Die Oberfläche

Um festzustellen, inwieweit die Oberflächenstruktur einen Einfluß auf den Zugeffekt hat, wurden zwei 5er-Kugeln unterschiedlich beschichtet:

a) Schmirgelpapier der Körnung 40 wird in 3 mm breiten Längsstreifen völlig deckend aufgeklebt, so daß insgesamt eine harte, feinstrukturierte Oberfläche entsteht.

b) Weichplastikmaterial aus Polymerschaum[2] mit quadratischen, 5 mm breiten und 3 mm hohen Erhebungen im Wechsel mit gleich großen Vertiefungen wird in 5 mm breiten Längsstreifen deckend aufgeklebt, so daß insgesamt eine elastische, kraterförmige Oberfläche entsteht.

Die so beschichteten Kugeln zeigen gegenüber einer unbeschichteten Referenzkugel Ku 5/0 beim Zug von 5 · 9,81 N folgende Tiefenlagen[3]: Ku 5/0 = 20 mm; Ku 5/a = 16 mm; Ku 5/b = 17 mm.

Wie zu erwarten steht, hat also die Oberflächenbeschaffenheit des gezogenen Körpers einen deutlich meßbaren Einfluß, der im Substrat Lehm in der Größenordnung von 15% (Weichkunststoff) bis 20% (grobes Schmirgelpapier) liegt.

Der Einfluß des Substrats

Die Bodenarten

Folgende Bodenarten wurden ausgewählt:

a) grobkörnige[4] Bodenart: Sand. Der aufgrund einer Siebanalyse[5] ermittelte Sandanteil beträgt 99% (85,2% der Bodenkörner haben eine Größe von 250 - 125 µm, weitere 7,3% besitzen einen Durchmesser von 125 - 63 µm, so daß der Feinsandanteil dieses Bodens 92,5% beträgt).

b) feinkörnige[4] Bodenart: Lehm. Bei der Siebanalyse[5] wurde ein Feinsandanteil von 20% festgestellt. 80% der Körner sind kleiner als 63 µm, gehören also zur Schluff- (63 - 2 µm) und zur Tonfraktion (unter 2 µm). (Lehmböden zeichnen sich durch eine Mischung aus den drei reinen Bodenfraktionen aus, wobei der Tonanteil 15 - 45% beträgt, erkennbar z.B. an der glatten, glänzenden Gleitfläche des Bodens, vgl. SCHEFFER & SCHACHTSCHNABEL 1984: 20.)

c) Mischboden, Sand/Lehm-Gemisch. Das Mischungsverhältnis entspricht 1:1 Vol.-einheiten.

d) ‚organische Bodenart', Torf. Papenburger Hochmoor, Din 11540-17 S.

Die Ergebnisse sind in Abb. 4a wiedergegeben. Im Vergleich mit Abb. 3 fällt auf, daß die substratabhängigen Unterschiede der Zugeffektkurven

---

[2] Als Abtropfmatte in Haushaltsgeschäften

[3] Substrat = Lehm, Wassergehalt 50%, Verdichtung 3 kg.

[4] Diese Charakteristik erscheint uns für den hier verfolgten Zweck ausreichend. Bei detaillierteren Untersuchungen kann die genaue Charakterisierung der Bodenarten mit Hilfe des Dreieckdiagramms nach dem Vorschlag der Ämter für Bodenkunde sinnvoll sein (SCHEFFER & SCHACHTSCHNABEL 1984: 21).

[5] Für die freundlichst gewährte Unterstützung danken wir Herrn Dr. M. NAYNERT, Institut für Zoologie der R.W.T.H. Aachen.

nicht größer, sondern eher geringer sind als diejenigen Unterschiede, die durch Größe und Form des bewegten Körpers bewirkt werden. Ergänzend hierzu kann auch auf das mit der 3er-Kugel durchgeführte Zugeffektdiagramm in Abb. 4b verwiesen werden. Erwartungsgemäß sind die Kurven hier steiler und für alle Substrate ist das Immobilitätsniveau erkennbar. Für beide Diagramme kann bezüglich des Substratwiderstandes zumindest für die mittleren Kurvenabschnitte folgende Aussage getroffen werden: Torf < Lehm < Sand/Lehm < Sand.

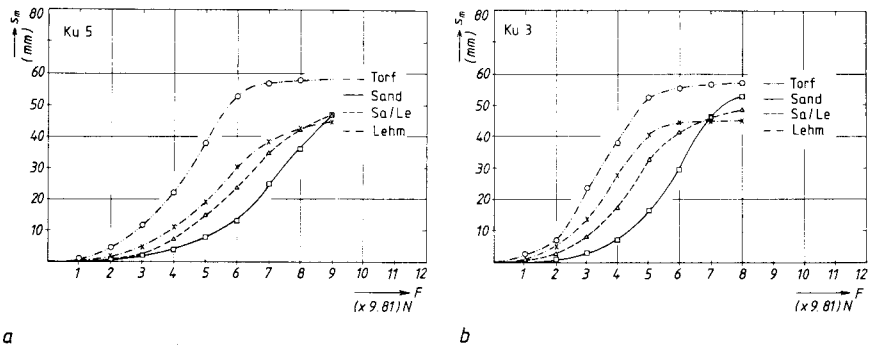

Abb. 4. Einfluß des Substrats auf den Verlauf der Zugeffektkurve. a) Ku 5 = Kunststoffkugel mit 5 cm Durchmesser; b) Ku 3 = Kunststoffkugel mit 3 cm Durchmesser, bei allen Substraten Vg = 6 kg, Wg = ca. 50% WK.

Die Substratverdichtung

Da hier nicht die Bodenphysik im Vordergrund steht, können die sonst üblichen Kenngrößen ‚Lagerungsdichte' und ‚Bodendichte' (vgl. SCHEFFER & SCHACHTSCHNABEL 1984: 129) als Substratverdichtung zusammengefaßt und wie folgt in reproduzierbarer Weise behandelt werden.

Die Substratverdichtung kann durch Andrücken mittels einer Druckscheibe erzeugt werden, indem man das Substrat samt Objekt zunächst lokker in das Versuchsgefäß einbringt und anschließend während eines festgelegten Zeitraums mit einem definierten Gewicht über eine Druckscheibe belastet. Die Druckscheibe ist eine 4 mm starke Stahlplatte, deren Größe präzis der lichten Weite des Versuchgefäßes (22 cm) entspricht und die gleichmäßige Druckverteilung der aufgelegten Gewichte gewährleistet. – In unseren Versuchen gelangten Verdichtungsgewichte von 3 kg, 6 kg und 9 kg zur Anwendung, die jeweils fünf mal eine Sekunde lang auf das Substrat einwirkten. Die Oberkante der Kugel befand sich dabei ca. 10 mm unter der Substratoberfläche.

In Abb. 5a ist die Veränderung der Abwärtsbewegung der mit jeweils 5 · 9,81 N gezogenen Ku 5 in Abhängigkeit von der Verdichtung erfaßt. Aus

den Differenzwerten geht hervor, daß der Effekt der Verdichtungsmaßnahmen in den verschiedenen Substraten folgendermaßen bewertet werden kann: Torf > Sand > Sand/Lehm > Lehm. Freilich geht aus Abb. 5a auch hervor, daß die Festlegung der gezogenen Kugel im stark verdichteten Torf immer noch weit geringer ist als in den nur wenig verdichteten anderen Substraten. Das wird verständlich, wenn man diese Differenzwerte des Zugeffekts mit der Verdichtung als Variable auf die Zugeffektkurven in Abb. 4a mit der Zugkraft als Variable projiziert. Die Berechtigung hierzu ist insofern gegeben, als den Kurven von Abb. 4a ebenfalls die 5er-Kugel zugrunde liegt. Der Bezugspunkt ist dann durch die gemeinsamen Parameter Bodenverdichtung = 6 kg (gültig für alle Werte von Abb. 4a und mittlere Verdichtung von Abb. 5a) und Zugkraft 5 · 9,81 N (gültig für alle Werte von Abb. 5a und in Abb. 4a enthalten) gegeben.

In Abb. 5b sieht man, daß die getroffenen Verdichtungsmaßnahmen die Zugeffektkurven der verschiedenen Substrate gewissermaßen an unterschiedlichen Stellen affizieren: beim Torf sehr weit oben und das Immobilitätsplateau miteinbeziehend, beim Sand ganz weit unten und noch in den Bereich der lag-phase hineinreichend.

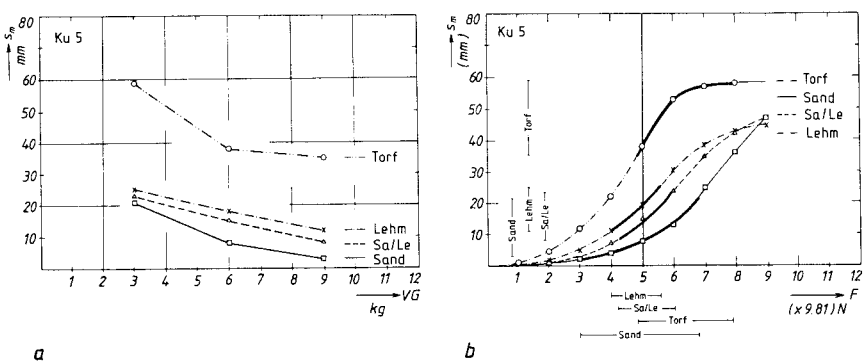

Abb. 5. a) Abhängigkeit der Abwärtsbewegung von der Bodenverdichtung, Zuggewicht = 5 kg, Ku 5 = Kunststoffkugel mit 5 cm Durchmesser, Wg = ca. 50% WK; b) Einfluß der Substratverdichtung auf den Verlauf der Zugeffektkurve (weitere Erläuterungen im Text).

Man kann die Diagramme auch so lesen, daß sich z.B. beim Lehm die 9 kg-Verdichtung so auswirkt, als wäre die 5er-Kugel nur mit einer Zugkraft von 3,8 · 9,81 N gezogen bzw. bei der 3 kg-Verdichtung eine Zugkraft von 5,3 · 9,81 N angewendet worden. Andererseits kann man hieraus auch praktische Schlußfolgerungen ziehen, nämlich daß eine stärkere Verdichtung als 9 kg bei experimentellen Ansätzen mit Torf durchaus sinnvoll sein kann, während unsere Normalverdichtung von 6 kg eigentlich für das Substrat Sand schon zu stark ist.

Grundsätzlich bleibt festzuhalten, daß die Verdichtung den Zugeffekt verringert und zwar gemäß Abb. 5 b in der Reihenfolge Torf > Sand > Sand/Lehm > Lehm im Verhältnis 3,2 : 2,4 : 1,4 : 1.

Der Wassergehalt

In den bisher behandelten Versuchsreihen war der Wassergehalt[6] eine Größe, die es konstant zu halten galt. Die Kontrolle war durch das übliche Verfahren gewährleistet (Trocknung der Bodenproben bei 105 °C), die Konstanthaltung bei 50 - 55 % WK durch Differenzwägung der substratgefüllten Versuchsgefäße und entsprechenden Ausgleich der verdunsteten Wassermenge.

Aus Abb. 6 a geht hervor, daß die Bewegungsfähigkeit der gezogenen 3er-Kugel mit steigendem Wassergehalt deutlich zunimmt. Dieser Effekt ist in der Bodenkunde durch die dort angewendeten Sondierungsverfahren bekannt (BOGUSLAWSKI & LENZ 1958) und beruht auf einer Erniedrigung der Gefügestabilität des Bodens durch die Bildung von Hydratationshüllen und, bei höheren Werten, durch die Ansammlung von Porenwasser (vgl. u. a. SCHEFFER & SCHACHTSCHNABEL 1984: 135).

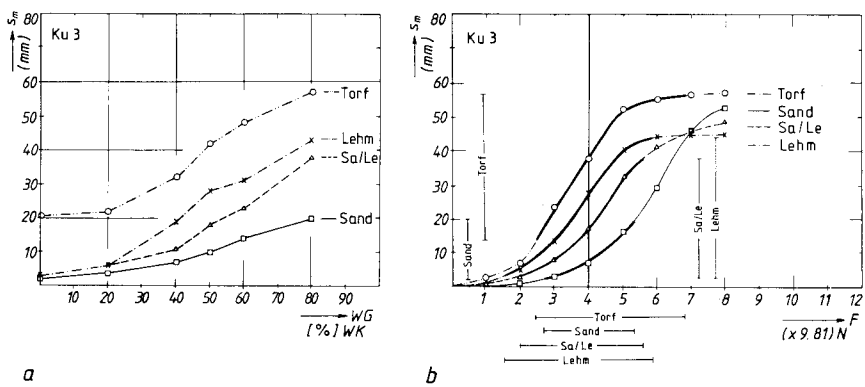

Abb. 6. a) Abhängigkeit der Abwärtsbewegung vom Wassergehalt, Zuggewicht = 4 kg, Ku 3 = Kunststoffkugel mit 3 cm Durchmesser, Vg = 6 kg; b) Einfluß des Wassergehalts auf den Verlauf der Zugeffektkurve (weitere Erläuterungen im Text).

Bei aller Gemeinsamkeit sind die Kurven in Abb. 6 a aber doch auch wieder recht unterschiedlich hinsichtlich des Steigungsmaßes, das beim Torf vom ganz trockenen Zustand bis zu 80 % WK praktisch linear ansteigt, wäh-

[6] Die Angaben beziehen sich immer auf die maximale Wasserkapazität des jeweiligen Substrats. Deren Bestimmung (nach SCHLICHTING & BLUME 1966) ergab folgende Werte (in Gewichtsprozenten): Torf 717 %, Lehm 44 %, Sand/Lehm-Gemisch 32 %, Sand 26 %.

rend beim Sand die Bewegungsfähigkeit der Kugel vergleichsweise gering bleibt. Bei der Lehm-Kurve setzt schon bei 20% WK eine starke Steigung ein. Die Sand/Lehm-Kurve zeigt zunächst eine intermediäre Tendenz, ab 60% WK bewirkt aber offenbar der Lehmanteil einen starken Schmiereffekt, der die Kurve dann steil ansteigen läßt.

Für den Effekt, den der Wassergehalt auf die Bewegbarkeit eines gezogenen Körpers hat, kann demnach folgende Reihung vorgenommen werden: Torf > Lehm > Sand/Lehm > Sand.

Projiziert man die hier erhaltenen Bewegbarkeitswerte wie bei den Verdichtungsversuchen in ein entspechendes Zugeffektdiagramm der 3er-Kugel (Abb. 6b), dann kann man auch hier sehen, welche Bereiche der Kurven von der Veränderung des Wassergehalts von 0 - 80% WK affiziert sind. Wenn man den Einfluß des Wassergehalts auf den Substratwiderstand bestimmt, erhält man die Reihenfolge: Torf > Lehm > Sand/Lehm > Sand im Verhältnis von 1,6 : 1,5 : 1,2 : 1. Wassergehalt und Verdichtung sind demnach gegenläufige Prozesse. Für den hier in Betracht kommenden Zusammenhang ist die Erkenntnis wichtig, daß für einen gegebenen Körper und eine definierte Zugkraft nicht notwendigerweise das Substrat allein über den Zugerfolg entscheidet. Vielmehr sind es die Komponenten Wassergehalt und Verdichtung, die die substratspezifische Zugeffektkurve beträchtlich zu verschieben in der Lage sind derart, daß z.B. die Erniedrigung des Wassergehalts beim Substrat Lehm auf 20% WK den Bodenwiderstand so groß werden läßt, wie ihn die Kurve für das Substrat Sand mit 50% WK erwarten läßt; umgekehrt läuft die Erhöhung des Wassergehalts (bei Lehm) auf 80% WK darauf hinaus, daß der Substratwiderstand etwa so gering wird, wie ihn die Zugeffektkurve von Torf bei 50% WK aufweist. – Sinngemäß dasselbe gilt für die Bodenverdichtung, nur daß – umgekehrt – die geringere Verdichtung den Substratwiderstand herabsetzt und damit den Zugeffekt erhöht. Die Wirkungen sind auch hier beachtlich, wie in Abb. 5a, b gezeigt ist. – Die Erkenntnis dieses antagonistischen Verhältnisses wird sich im folgenden noch als nützlich erweisen für das Verständnis des Zugerfolgs der Zugwurzeln.

Diskussion

Der Anlaß zu den vorstehenden Orientierungsversuchen ist die Frage: Wie groß sind die seitens der Zugwurzeln aufzubringenden Kräfte, um ein innovationsfähiges Speichersystem gegen den Substratwiderstand in den Boden hineinzuziehen? Bei der experimentellen Bearbeitung dieser Frage sind wir schon im Vorfeld auf ein halbes Dutzend von an diesem System beteiligten Faktoren gestoßen, die einen Einfluß auf den zur Verlagerung notwendigen Kraftaufwand haben. Damit sind wir gerüstet, die Verhältnisse, wie sie bei

konkreten Zugwurzeln auftreten, näher zu studieren. Wir lassen dabei allerdings die Erzeugung der Zugkraft und deren Übertragung auf das innovationsfähige Speichersystem ganz außer Betracht, handelt es sich hierbei doch um rein anatomische Probleme, die noch der definitiven Klärung harren (vgl. hierzu RUZIN 1979; JERNSTEDT 1984).

Immobilität und Mobilisierung

Es ist aus Abb. 3 leicht zu entnehmen, daß die Mobilität eines Körpers bei gegebener Zugkraft immer umgekehrt proportional zu seiner Größe bzw. Auflagefläche sein wird. Da Zugwurzeln aus Materialgründen eine Obergrenze ihrer Zugkraft haben dürften, kann man auch für die Größe potentieller Zugkörper eine Obergrenze postulieren. Wir sind momentan noch nicht in der Lage, diesen Grenzwert experimentell zuverlässig auszuweisen, doch kann schon die aufmerksame Naturbeobachtung hierfür manchen interessanten Hinweis liefern. So gibt es sehr große Rhizome, die mit aktiven Zugwurzeln ausgestattet sind, aber nicht in den Boden gezogen werden, z. B. *Iris pseudacorus,* auf die schon RIMBACH (1898: 16) aufmerksam gemacht hat. Die Abwärtsbewegung eines solchen Organs dürfte eine so hohe Kraft erfordern, die die der Zugwurzeln übersteigt. Deren Funktion besteht aber möglicherweise darin, dem Innovationssystem immerhin zu einem festeren Stand im Boden zu verhelfen.

Umgekehrt ist es auch denkbar, daß die zugaktiven Pflanzen in Bezug auf die Mobilisierung ihrer innovationsfähigen Speichersysteme aus den oben geschilderten antagonistischen Parametern ‚Dichte' und ‚Wassergehalt' Kapital schlagen[7]. Der Grund für diese Vermutung ist die starke Verlagerung im Koordinatensystem, die die substratspezifischen Zugeffektkurven durch Variation dieser Faktoren erfahren, was in Abb. 7 a verdeutlicht ist.

Auch wenn unter natürlichen Bedingungen im Verlauf einer Vegetationsperiode die Faktoren normalerweise relativ konstant bleiben, so gibt es davon doch eine regelhafte Ausnahme: den Wassergehalt. Größere Regenfälle dürften immer wieder zu einer starken Aufweichung des Bodens führen und die Rolle übernehmen, die der Wasserzugabe in dem in Abb. 7 b graphisch dargestellten Versuch zukam: Der Lehmboden wurde anfangs eine Woche lang bei 40 °C im Wärmeschrank getrocknet. Nach Einbringen in die Meßapparatur erfolgte dann alle 24 h ein Guß von 500 ml, wodurch der Wassergehalt jeweils um ca. 25 % WK erhöht wurde. Dies bewirkte, daß der

[7] Bodenkundlich gesehen ist der Substratwiderstand ein Komplex aus den Faktoren Bodenart, -typ, -verband, Wassergehalt und Lagerungsdichte. Bei künstlich gemischten Substraten sind Bodenart, -typ und -verband invariante Komponenten des spezifischen Bodenwiderstands. Variante Komponenten sind hingegen Lagerungsdichte und Wassergehalt, da sie in ein und demselben Substrat erheblichen Veränderungen unterworfen sein können (s. BOGUSLAWSKI & LENZ 1959: 42).

Bodenwiderstand jedesmal weiter abnahm, erkennbar daran, daß die konstant beibehaltene Zugspannung von 6 · 9,81 N immer wieder zur Einstellung einer neuen Tiefenlage der Kugel führte. Bemerkenswerterweise ist auch die jeweilige Zugstrecke mit höher werdendem Wassergehalt vergrößert, und zwar im Verhältnis von 1 : 1,2 : 2,6 : 5,9.

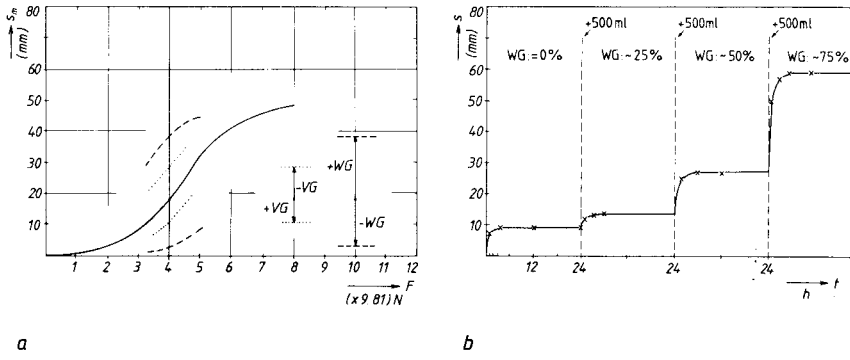

Abb. 7. a) Die prinzipielle Veränderung des Kurvenverlaufs durch Variation der Faktoren Wassergehalt und Verdichtung; b) Simulationsversuch zur Demonstration der Bedeutung von Regenfällen für die Abwärtsbewegung, Zuggewicht = 6 kg, Ku 5 = Kunststoffkugel mit 5 cm Durchmesser, Substrat: Sand/Lehm-Gemisch, Vg = 6 kg.

Die Bodenerweichung bewirkt also aufgrund des abnehmenden Substratwiderstands eine gesteigerte Zugeffizienz. Daraus läßt sich für die Verhältnisse in der Natur folgendes Bild gewinnen. Pflanzen, die in einem saisonalen Klima wachsen, können durch Kontraktion zunächst eine Zugspannung in ihren Wurzeln aufbauen (was übrigens schon RIMBACH (1898: 14) durch Schnittversuche bei *Phaedranassa chloracea* gezeigt hat). Dann erfolgt die Umsetzung dieser Spannung in eine Abwärtsbewegung in Abhängigkeit vom Wassergehalt des Bodens. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die Kontraktion der Zugwurzeln bevorzugt in die regenreichere Zeit verlegt wird. Obschon dies bislang wenig Beachtung gefunden hat, liegen für einige Arten doch entsprechende Beobachtungen vor. So berichtet RIMBACH (1938: 446), daß *Phaedranassa chloracea* die neuen Zugwurzeln, die in den ersten drei Monaten ihrer Entwicklung kontrahieren, zu Anfang der regenreichen Zeit bildet.

Indirekte Ermittlung der Kraft von Zugwurzeln

Um nun die Frage nach den Kräften von Zugwurzeln beantworten zu können, kann man die in Abb. 1 dargestellte Apparatur ebenfalls benutzen. Denn in prinzipiell der gleichen Weise, wie unsere Apparatur den Weg der unter Zugspannung stehenden Kunststoffkugel registriert, kann sie auch die

Strecke registrieren, die ein natürliches Objekt, dessen Zugspannung durch Zugwurzeln aufgebaut wird, im Substrat zurücklegt. An die Stelle der in Abb. 1 abgebildeten Kugel tritt dann das natürliche Objekt, und statt der Gewichte wirkt die Aktivität der Zugwurzeln. Nach Abschluß der zugaktiven Phase hat sich die Tiefenlage des natürlichen Objekts um einen bestimmten, auf der Meßskala ablesbaren Betrag verändert. Typische Störfaktoren wie Wurzelfilze, eingelagerte Steine oder die Tätigkeit von Bodentieren, die in natürlich gewachsenen Böden zu unkontrollierbaren Veränderungen des Substratwiderstandes führen würden, können hier vermieden werden. Wenn die Substratbedingungen in der standardisierten Form beibehalten werden, können die Zugeffektkurven als Eichkurven benutzt werden, so daß dem erreichten Tiefenlagewert eine bestimmte Kraft zugeordnet werden kann.

Dies setzt voraus, daß die Ergebnisse unseres arbiträren Systems auf natürliche Verhältnisse übertragbar sind. Dies soll im folgenden in groben Zügen durchleuchtet werden. Wesentliche Kriterien hierbei sind der Zeitfaktor, Form, Größe und Oberflächenbeschaffenheit des natürlichen Objekts im Vergleich zum Modell sowie die Art der Zugbewegung.

Es kann im ersten Moment als störend empfunden werden, daß die Zeitdauer der den Eichkurven zugrunde liegenden Versuche pro Ansatz nur 24 h beträgt, während die durch Wurzelkontraktion ausgelöste Abwärtsbewegung mehrere Wochen dauert. Doch beeinträchtigt diese Veränderung des Zeitfaktors unsere Aussagen keineswegs. Denn die Zugeffektkurven sind Diagramme von Kraft · Weg = Arbeit, beziehen sich also auf zeitunabhängige Größen, weswegen es irrelevant ist, ob die Entfaltung der Kraft (als Abwärtsbewegung eines Körpers gegen den Substratwiderstand) in 24 Stunden oder 24 Tagen erfolgt. Wesentlich ist, daß die die Kraft kompensierende Gegenkraft in einer bestimmten Tiefe durch den dort herrschenden Substratwiderstand aufgebracht wird.

Wie unsere Voruntersuchungen gezeigt haben, ist der Einfluß von Faktoren wie Form, Größe und Oberflächenbeschaffenheit auf die Mobilität nicht unbeträchtlich. Will man die hier aufgestellten Kurven dennoch nutzen, so müssen geeignete natürliche Objekte ausgewählt werden, die der idealen Kugelform mit glatter Oberfläche möglichst nahe kommen. Die sich daraus ergebende Unschärfe in Bezug auf die Kraftergebnisse scheint zunächst unvermeidbar, läßt sich jedoch experimentell vermindern. Denn in den meisten Fällen kann man objektspezifische Eichkurven erstellen, indem man das natürliche Objekt selbst anstelle der Kunststoffkugel durch das jeweils interessierende Substrat zieht.

Bei der Untersuchung realer Objekte kann man feststellen, daß es offensichtlich mehrere Zugbewegungstypen gibt. Deren detaillierte Darstellung

würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Auf zwei wesentliche Punkte muß jedoch an dieser Stelle kurz eingegangen werden.

1. Es ist nicht gleichgültig, auf welche Stelle des prospektiven Zugkörpers die Zugwurzeln wirken. In Abb. 8 a, b sind zwei unterschiedliche Zugbewegungstypen schematisch dargestellt, wobei der erste Typ (a) bei einigen Araceen (z.B. *Sauromatum guttatum*) gefunden wird, Typ b hingegen bei einigen Iridaceen (z.B. *Acidanthera bicolor*). Während im ersten Fall die Abwärtsbewegung gerade erfolgt, löst der Zug beim Typ b zunächst eine Drehbewegung aus. Unsere Modellversuche simulieren aber lediglich gerade Bewegungen, so daß auch aus diesem Grund die Objektauswahl eingeschränkt ist.

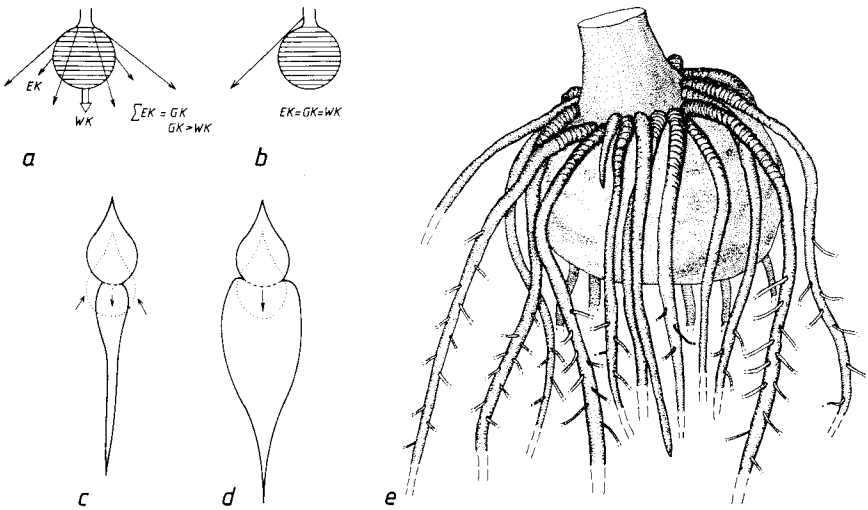

Abb. 8. a) Zugbewegungstyp bei einigen Araceen; b) Zugbewegungstyp bei einigen Iridaceen, Pfeile symbolisieren Zugwurzeln, EK = Einzelkraft, GK = Gesamtkraft, WK = Wirkkraft; c) Abwärtsbewegung gegen den Bodenwiderstand; d) Abwärtsbewegung durch Kanalwurzeln, schraffierter Bereich = innovationsfähiges Speichersystem; e) Kryptokorm von *Sauromatum guttatum*.

2. Der möglicherweise wichtigste Punkt bei der Identifizierung von Zugbewegungstypen und -kräften ist der Durchmesser aller Zugwurzeln im Verhältnis zum Durchmesser des Körpers, der bewegt werden soll. Zugwurzeln sind häufig dickfleischige Organe mit transitorischer Speicherfunktion[8], die nicht selten annähernd so dick oder noch dicker sind als der zu ziehende Körper. Solche kontraktilen Wurzeln transportieren den Körper keineswegs gegen den Bodenwiderstand, sondern in einem von ihnen selbst

[8] So konnten Iziro & Hori (1983) für *Gladiolus* und *Oxalis* nachweisen, daß ^{14}C-markierte Assimilate, zunächst in den kontraktilen Wurzeln deponiert, später am Aufbau der neuen Innovationsorgane beteiligt waren.

gebildeten Kanal (siehe Abb. 8c, d). Zur Erfüllung dieser Funktion ist der Aufbau einer bedeutenden Zugspannung nicht erforderlich. Wir wollen diesen Typ kontraktiler Wurzeln als Kanalwurzeln bezeichnen, weil ihr Haupteffekt die Bildung eines kanalartigen Hohlraumes ist. Beispiele für solche Kanalwurzeln findet man bei *Oxalis*-Arten (Rhode 1928: 496). Auch die ‚pioneer-roots' z.B. von *Colchicum steveni* gehören hierher (vgl. GALIL 1969: 320 und 1980: 16).

Dies gilt nun allerdings nicht nur für solitäre Zugwurzeln, sondern auch für Gruppen, die einen vergleichbaren Kanaleffekt bewirken, wenn sie genau in der Zugbahn des Körpers liegen. Voraussetzung ist lediglich, daß sie entweder durch ihre Masse das Erdreich verdrängen oder dieses durch ihre Anzahl ‚auflockern' (vgl. Substratverdichtung als Antagonist zur Durchfeuchtung!). Somit kann man den Kanaleffekt folgendermaßen charakterisieren: Je größer der Durchmesser der Zugwurzeln im Verhältnis zum Durchmesser des bewegten Organs, desto geringer ist die Fläche, wo der Substratwiderstand wirkt, desto geringer wird aber auch die zur Abwärtsbewegung notwendige Kraft. Im Extremfall wird das System substratunabhängig.

Die Pflanze kann also einerseits durch Synchronisation ihrer Zugwurzelbildung mit regenreichen Perioden die Bodenerweichung ausnützen und eine Effizienzsteigerung erreichen (möglichst große Bewegung durch möglichst geringen Kraftaufwand). Sie kann aber auch eine vielleicht noch größere Effizienzsteigerung bewirken, indem sie den Wurzeldurchmesser entsprechend vergrößert. Dies ist die zweite wichtige Erkenntnis zum Verständnis des Zugerfolgs unter natürlichen Bedingungen.

Unsere Apparatur ist in der vorliegenden Form zur Kraftmessung allerdings nur bei solchen Arten geeignet, die im Verhältnis zum Pflanzenkörper dünne Zugwurzeln ausbilden.

Ein geeignetes Vesuchsobjekt ist *Sauromatum guttatum* (Wall.) Schott. Diese Art besitzt ovale Rhizomknollen, die an ihrer Oberseite rund um den ‚Blattstamm' Zugwurzeln entwickeln (SCOTT, 1908; vgl. Abb. 8e). Diese Zugwurzeln bewirken eine gerade Abwärtsbewegung des Systems, bestehend aus der vorjährigen und der orthotrop entstehenden neuen Knolle (vgl. Abb. 8e). Durch geeignetes Anbringen des Meßfadens an der Unterseite der alten Knolle wird die Abwärtsbewegung gegen den Substratwiderstand registriert. Die orthotrop entstehende neue Knolle wird im Laufe der Vegetationsperiode auf den Platz der alten gezogen. Dieser knolleninterne Weg wird nicht registriert. Da die alte Knolle stark verschleimt, gehen wir zunächst davon aus, daß dieser Bewegung kaum Widerstand entgegengesetzt wird. Der Kraftaufwand, der zum Absenken der neuen Knolle nötig ist, wird daher als gering angesehen im Vergleich zu dem Kraftaufwand, der das Gesamtsystem gegen den Substratwiderstand bewegt. (Der Fehler – falls es

einer ist – würde im übrigen unser Meßergebnis nach oben, nicht nach unten korrigieren.) Die mit unserer Apparatur durchgeführten Messungen haben ergeben, daß die Strecke der Abwärtsbewegung der Gesamtknolle unter den standardisierten Bedingungen im Sand/Lehm-Gemisch (in den anderen Substraten ist die Wüchsigkeit schlecht) durchschnittlich 10 mm betrug (dem Durchschnittswert liegen fünf Einzelmessungen zugrunde). Der Durchmesser der Knollen lag mit etwa 4 cm zwischen der 3er- und der 5er-Kugel. Aus Abb. 4a, b können die zugehörigen Werte auf den jeweiligen Abszissen mit etwa 3,3 bzw. 4,5 · 9,81 N abgelesen werden. Als brauchbare Näherung kann man 3,9 · 9,81 N = 38,26 N annehmen. Dies ist die Kraft, mit der die Knollen in das Substrat gezogen werden. Die Arbeit (Kraft · Weg) errechnet sich dann entsprechend der gezogenen Strecke von 10 mm als 0,38 J. Bei einer Zugzeit von 80 - 85 Tagen ist das eine Leistung von etwa $5 \cdot 10^{-8}$ Watt oder $7 \cdot 10^{-11}$ PS.

Die angegebenen Werte beziehen sich auf die effektive Kraft, Arbeit und Leistung, die von der Gesamtheit aller Zugwurzeln aufgebracht wurde, deren Anzahl pro Knolle bei etwa 30 lag. Die Kraft einer Einzelwurzel ergibt sich dann natürlich durch Division der oben genannten Gesamtkraft durch die Anzahl der Wurzeln (n) und beträgt etwa 1,27 N. Dieser Wert ist allerdings sicher zu niedrig angesetzt wegen des Winkels von ca. 45°, den die Wurzeln im Verhältnis zum Lot bilden. Denn dadurch erfolgt ein gewisses Gegeneinanderarbeiten der Wurzeln. Wenn man deren Kräfte im Sinne des Kräfteparallelogramms auflöst, sieht man, daß sich die horizontalen Kraftvektoren gegenseitig aufheben, woraus gefolgert werden kann, daß die tatsächlich als Zug zur Wirkung kommende Kraft nur etwa der Hälfte der in den Zugwurzeln aufgebrachten Kraft entspricht. Der oben genannte Kraftwert für die Einzelwurzel müßte also in etwa verdoppelt werden. Demnach beträgt die Zugkraft einer kontraktilen Wurzel von *Sauromatum guttatum* rund 2,5 N.

Danksagung

Für die Herstellung der Versuchsapparatur und der Modelle sind wir den Mitarbeitern der Werkstatt des Botanischen Instituts der R.W.T.H. Aachen sehr zu Dank verpflichtet. Dankbar anzuerkennen ist auch die wichtige Hilfe von Frau H. Akbari durch die zuverlässige Anfertigung der Abbildungsvorlagen.

Literatur

BOGUSLAWSKI, E. v. & K. O. LENZ: Untersuchungen über mechanische Widerstandsmessungen mit einer Rammsonde auf Ackerböden (1. Mitteilung). – Z. f. Acker- und Pflanzenbau *106:* 245 - 256 (1958).

— Untersuchungen über mechanische Widerstandsmessungen mit einer Rammsonde auf Ackerböden (2. Mitteilung). – Z. f. Acker- und Pflanzenbau *109:* 33 - 48 (1959).

GALIL, J.: Physiological studies on the development of contractile roots in geophytes. – Bull. Res. Counc. of Israel *6:* 221 - 236 (1958).

— On the laterally-contracting root of *Colchicum steveni.* – Beitr. Biol. Pflanzen *46:* 315 - 322 (1969).

— Kinetics of bulbous plants. – Endeavour *5:* 15 - 20 (1980).

— Morpho-ecological studies of lowering in the seedling of the geophyte *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb. – New. Phytol. *93:* 143 - 150 (1983).

HALEVY, A. H.: The induction of contractile roots in *Gladiolus grandiflorus.* – Planta *167:* 94 - 100 (1986).

IZIRO, Y. & Y. HORI: Retranslocation of photoassimilates accumulated in contractile root(s) to daughter corm or bulbs in *Gladiolus* and *Oxalis bowieana* Lodd. – J. Japan. Soc. Hort. Sci. *52:* 56 - 64 (1983).

JACOBY, B. & A. H. HALEVY: Participation of light and temperature fluctuations in the induction of contractile roots of *Gladiolus.* – Bot. Gaz. *131:* 74 - 77 (1970).

JERNSTEDT, J.: Seedling growth and root contraction in the soap plant, *Chlorogalum pomeridianum.* – Amer. J. Bot. *71:* 69 - 75 (1984).

KEZDI, A.: Handbuch für Bodenmechanik, Bd. I - IV. – VEB Verlag für Bauwesen, Berlin (1969 - 1976).

RHODE, H.: Über die kontraktilen Wurzeln einiger Oxalidaceen. – Bot. Archiv *22:* 463 - 532 (1928).

RIMBACH, A.: Die kontraktilen Wurzeln und ihre Tätigkeit. – Beitr. zur wissenschaftl. Bot. (ed. M. Fünfstück) *2:* 1 - 27 (1898).

— *Phaedranassa chloracea.* – Ber. Deutsch. Bot. Ges. *56:* 440 - 446 (1938).

RUZIN, S.: Root contraction in *Freesia* (Iridaceae). – Amer. J. Bot. *66:* 522 - 531 (1979).

SCHEFFER, F. & P. SCHACHTSCHNABEL: Lehrbuch der Bodenkunde. 11. Auflage, Enke Verlag, Berlin (1984).

SCHLICHTING, E. & H. P. BLUME: Bodenkundliches Praktikum. Parey Verlag, Berlin (1966).

SCOTT, D. H.: The contractile roots of the Aroid *Sauromatum guttatum.* – Rept. British Assoc. Adv. Sci. Dublin 1908: 910 - 911 (1908).

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. HANS A. FROEBE

und NORBERT PÜTZ

Abteilung Morphologie der Pflanzen
Botanisches Institut
Technische Hochschule
Postfach
D-5100 Aachen