

Über die Lage der Wasserabsorptionszone in der Wurzel.

Mit 1 Textfigur.

Von A. URSPRUNG und G. BL U:11'1' (Freiburg, Schwoi

Manuskript eingegangen am 25. Dezember 1927,

Wir beschränken uns im folgenden auf den gewöhnlichen Fall der wurzelhaartragenden Bodenwurzel, sehen also von Mykorrhizen und andern haarfreien Wurzeln ab. Die Angaben über die Lage der Wasser absorbierenden Zone lauten in unseren Lehr- und Handbüchern verschieden. Manche Autoren vermeiden — vielleicht absichtlich — eine präzise Fassung, andere erklären die Wurzelhaare, bezw. die behaarte Zone, als das eigentliche Absorptionsgewebe, wieder andere rechnen noch die haarlose Spitzenpartie dazu; in letzter Zeit wurde aber auch mit grosser Bestimmtheit den Wurzelhaaren jede Bedeutung für die Wasseraufnahme abgesprochen. Einige Zitate mögen dies bestätigen.

Angaben der Hand- und Lehrbücher.

PFEFFER¹, auf den man stets zurückzugreifen pflegt, sagt wohl, dass «Pflanzen viel langsamer welken, wenn nur jüngere Wurzelteile in Wasser tauchen, als wenn allein ältere Wurzelteile in Kontakt mit Wasser kommen» und dass «jüngere Wurzelteile die Farbstoffe sehr schnell aufnehmen.» Wir erfahren auch, dass DE CANDOLLES Annahme von der Wasserabsorption der Wurzelhaube durch OHLERT widerlegt sei und dass mit dem Absterben der Wurzelhaare und mit der Verkorkung «die Betätigung zur Stoffaufnahme fast ganz verloren» geht. Aber wir suchen vergebens nach einer genaueren Definition der Absorptionszone. Denn wenn PFEFFER auch mitteilt, dass die Wurzel-

PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1. Bd., 1897. S. 132-133.

haare sich den Bodenteilchen innigst anschmiegen und dass durch sie die aufnehmende Oberfläche erheblich vergrössert wird, so ist damit weder bewiesen, dass die Wurzelhaare absorbieren, noch ist über die Funktion der haarfreien Spitzenpartie etwas ausgesagt.

Im Lehrbuch für Hochschulen ¹ lesen wir: «Durch die zahllosen feinen Seitenwürzelchen und die aus ihnen entspringenden Wurzelhaare ist die Pflanze mit dem Boden verbunden und kann das kapillar in diesem festgehaltene Wasser aufnehmen, sobald sich in den Haaren durch Wasserverlust ein Saugvermögen eingestellt hat.» Daraus, dass JOST nur von den Wurzelhaaren spricht, könnte man annehmen, er schreibe ihnen allein eine absorbierende Tätigkeit zu ². Deutlicher drückt er sich in der dritten Auflage seiner Pflanzenphysiologie aus und auch BENECKE gibt in der vierten Auflage ³ dieselbe Stelle unverändert wieder. Hiernach dient in den Saugwurzeln zur Wasseraufnahme «nur die äusserste Spitze, soweit sie mit Wurzelhaaren besetzt ist oder solehe noch nicht trägt.» «Die Stellen .., die mit abgestorbener Epidermis besetzt sind, dürften schwerlich noch wesentliche Dienste für die Wasseraufnahme leisten, zumal da die angrenzenden Hypodermiszellen früher oder später verkorken.»

Die Wurzelhaare allein, scheint SKENE ⁴ für gewöhnlich verantwortlich zu machen, denn er schreibt: «Absorption is normally the work of the root hairs...» «The actual absorption of the water depends an the osmotic pressure of the cell sap of the root hair».

Weitaus am präzisesten unter den Autoren, die ich nachgesehen habe, drückt sich VAN TIEGHEM ⁵ aus, indem er angibt «que l'absorption n'a lieu ni par la pointe extreme, ni par la reion de croissance, ni par la reion âgée oü les poils sont

¹ Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 16. Aufl., 1923. S. 194:

² Oft benützt man den Ausdruck Wurzelhaar als Abkürzung für absorbierende Wurzelepidermis. So z. B. unter deutlicher Angabe der Bedeutung des Wortes in URSPRUNG UND BLUSE. Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1921, 39, p. 139.

• BENECKE-JOST Pflanzenphysiologie, 4. Auflage, Bd. 1, 1924. S. 53, 54; 3. Aufl. A. 40.

• SKENE, The Biology of flowering plants. London, 1924, S. 47, 49.

• Diese fehlerhafte Ausdrucksweise wird später vom Autor korrigiert.

⁵ VAN TIEGHEM-COSTANTIN, Eléments de Botanique. 5^e éd., vol. 1, 1918, p. 144.

tombés, qu'elle est tont enfère localisée sur la région des polls.» MAQUENNE ¹ aber sagt: «Chez les plantes vivantes la pénétration de l'eau s'effectue surtout par l'extrémité des racines, dont le pouvoir absorbant est supérieur à celui de leur région
Diese Beispiele aus dem deutschen, englischen und französischen Sprachgebiet mögen genügen.

Bisherige Untersuchungen zur Ermittlung des Ortes der Wasseraufnahme.

Sehen wir uns um nach den Beweisen für die eben erwähnten verschiedenen Auffassungen, so finden wir einerseits anatomisch-physiologische Betrachtungen, andererseits experimentelle Belege.

HASERLANDT ² sagt in der letzten Auflage seiner Physiologischen Pflanzenanatomie ganz allgemein vom Absorptionssystem: «Sein anatomischer Bau wird vor allem von dein Prinzip der Oberflächenvergrößerung beherrscht sein; denn die Grösse der Oberfläche steht ceteris paribus zu der Menge der auf osmotischem Wege aufgenommenen Nährstoffe in geradem Verhältnis.» Für die Bodenwurzeln wird dann deutlich angegeben, dass sich das Vorkommen des Absorptionsgewebes beschränkt «auf eine mehr oder minder lange Zone, die hinter der wachsenden Wurzelspitze beginnt und gegen die älteren Wurzelpartien zu endigt, d. h. abstirbt und abgestossen wird. Wenn das Absorptionsgewebe in seiner häufigsten Ausbildung, mit «Wurzelhaaren» versehen, auftritt, so lässt sich sein beschränktes Vorkommen durch einen sehr einfachen Versuch demonstrieren. Man braucht bloss die Pflanze mit ihren Wurzeln vorsichtig aus der Erde zu heben und die anhaftenden Bodenteilchen durch Schütteln und Abspülen zu entfernen. Letzteres gelingt nur an den Wurzelspitzen, die glatt und weiss erscheinen, sowie an den oft gebräunten älteren Partien. Die durch das Vorhandensein des Absorptionsgewebes ausgezeichneten Zonen dagegen halten die mit den Wurzelhaaren verwachsenen Bodenpartikelchen fest und sind so von höschenartigen Erdhüllen umkleidet.» Es werden

¹ MAITENNE, Précis de Physiologie végétale. 1922, 5, 125.

² HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. 1924. S. 200 ff.

dann zwei Ausbildungsstufen des Absorptionsgewebes unterschieden. Der haarlose Typus genügt, wenn die Aufnahme unter günstigen Bedingungen vor sich geht (Sumpf- und Wasserpflanzen). Er führt durch mancherlei Übergänge zum zweiten Typus, bei welchem «auch noch die Aussenwände zur Oberflächenvergrößerung beitragen, sie zeigen die als «Wurzelhaare» bekannten Ausstülpungen; dieses ist das typische Absorptionsgewebe der Wurzeln.» Und einige Zeilen später heisst es von den Wurzelhaaren, dass sie «fast die alleinigen Träger der Funktion des ganzen (Absorptions-) Gewebes sind.» Es wird ferner ausgeführt, dass die Oberflächenvergrößerung durch Produktion der Wurzelhaare eine sehr beträchtliche sein kann und dass sie gleichen Schritt hält mit den Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens, «so zwar, dass bei grösserer Feuchtigkeit, d. h. bei erleichterter Zufuhr von Wasser und Nährstoffen, die Zahl und Länge der Wurzelhaare entsprechend abnimmt. Dies kann soweit gehen, dass die Haarbildung im Wasser vollständig unterbleibt und ein Rückschlag des Absorptionsgewebes zum ersten Typus eintritt.... Andererseits bedingt eine geringere Feuchtigkeit des Bodens wegen der erschwerten Wasser- und Nährstoffaufnahme eine erhöhte Produktion von Wurzelhaaren. Wenn schliesslich bei zu grosser Trockenheit die Bildung von Wurzelhaaren wieder vermindert oder ganz unterdrückt wird, so ist dies eben nur der Ausdruck ungünstiger Vegetationsbedingungen, eine pathologische Verkümmerng.» Als weiteres wichtiges Merkmal wird das Fehlen einer Querwand zwischen Haar und Epidermiszelle hervorgehoben. «Es ist leicht einzusehen, dass diese Kontinuität des Zellumens im Interesse einer raschen Ableitung der absorbierten Stoffe gelegen ist.» Über die Bedeutung der «Verwachsung» der Haare mit den Erdpartikelchen heisst es: «Nur auf diese Weise vermögen die Wurzelhaare dem Erdboden die absorbierten Nährstoffe, das festgehaltene Wasser zu entreissen.» Endlich wird auf das Spitzenwachstum, sowie auf das Fehlen der Kutikula und die Zartheit der Zellwände ¹ hingewiesen und gesagt: «Wenn einmal die Lösung der Nährstoffe erfolgt ist, so kann ihr diosmotischer Eintritt in die Wurzelhaare bis zu der

Über ihre chemische Zusammensetzung vergl. CAROLINE G. I-TowE, Pectic material in root hairs. Bot. Gaz. 1921, 72, p. 313.

die Aufnahme regulierenden Hautschicht des Protoplasten leicht erfolgen.» Die kurze Lebensdauer der Wurzelhaare' oder besser ihre stete Neubildung in akropetaler Reihenfolge erscheint einmal zweckmässig, weil dadurch immer neue Bodenteilchen ausgenützt werden; aber noch aus einem andern Grund, den wir nirgends erwähnt fanden, ist diese Eigentümlichkeit bemerkenswert.. Da ein Filter nach längerem Gebrauch mehr oder weniger verstopft zu werden pflegt und dadurch eine bedeutende Einbusse seiner Leistungsfähigkeit erleiden kann, wird die fortwährende Neubildung der Haare auch von diesem Gesichtspunkt aus verständlich.

CZAPEK² schreibt: «Der innige Kontakt mit den Bodenpartikeln, wodurch die Wurzelhaare in die Lage kommen, mit der kapillar festgehaltenen Bodenflüssigkeit allenthalben in osmotischen Stoffaustausch zu treten, die diesen Austausch unterstützende schleimige Beschaffenheit der äusseren Schichten der Zellmembran, die grosse Oberfläche des Wurzelhaarkleides, die Tatsache, dass auf polierten Marmorplatten zahlreiche Wurzelhaarabdrücke durch die lösende Wirkung der produzierten CO₂ auftreten, die Dauerhaftigkeit der Verbindung der Haaroberfläche mit den Bodenteilchen, ferner die Erfahrung, dass die Wurzelhaare in der Regel schwächer entwickelt sind, wenn die Wurzeln in wässriger Nährlösung gezogen werden und so imstande sind, ohne Zuhilfenahme grosser Kontaktflächen schnell und ausgiebig ihre resorbierende Tätigkeit zu entfalten: alles dies sind Gründe genug, um in den Wurzelhaaren wirklich die Hauptstätte der Mineralstoffresorption im Boden zu sehen.»

Die meisten der erwähnten Belege finden wir schon bei FRANK SCHWARZ³, der auch eine historische Übersicht der damaligen Kenntnisse gibt, die bis auf MALPIGHI zurückreicht. Deutlicher als manche spätere Autoren warnte er vor einer Überschätzung der Haarbildung. Er wies darauf hin, dass manche Wurzeln haarlos und trotzdem funktionstüchtig sind. Er zeigte,

¹ Vergl. dazu auch EDITH S. WHITAKER, Boot hairs and secondary thickening in the Compositae. Bot. Gaz. 1923, 76, p. 30.

CZAPEK, Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl., 2, p. 472.

³ FRANK SCHWARZ, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. aus d. Botan. Inst. zu Tübingen. 1883, 1, p. 13b.

dass bei grosser Bodenfeuchtigkeit die Zahl der Haare abnimmt. Ihre Hauptbedeutung würde daher bei einem geringeren Wassergehalt des Bodens liegen, dem sie durch innigen Kontakt und die Vergrösserung der absorbierenden Oberfläche noch Wassermengen entreissen dürften, die sonst nicht mehr ausgenützt werden können. SCHWARZ machte ferner darauf aufmerksam, dass die Haare neben der Stoffaufnahme auch die Befestigung der Wurzel und damit das Vordringen ihrer Spitze im Boden erleichtern werden.

Fassen wir die bisherigen «Beweise» zusammen, so müssen wir gestehen, dass wir in all diesen schönen und anregenden Ausführungen über die «ernährungsphysiologische Hauptfunktion der Wurzelhaare» einen wirklich überzeugenden Nachweis der in Rede stehenden Funktion eben doch vermissen. Um die Unzulänglichkeit dieser Methode klarzulegen, waren etwas ausführliche Zitate nicht wohl zu umgehen.

SCHWENDENER der Begründer der physiologischen Pflanzenanatomie, begnügte sich nicht damit aus der längsgestreckten Gestalt, dem Ineinandergreifen der zugespitzten Enden, der Dickwandigkeit und charakteristischen Betüpfelung auf die mechanische Funktion der Bastfasern zu schliessen ; er wies auch experimentell das grosse Tragvermögen und die bedeutende Dehnbarkeit innerhalb der Elastizitätsgrenze nach und zeigte ferner, dass die Anordnung ganz den Prinzipien der Mechanik entspricht. Ebenso sollten auch hier anatomische und physiologische Untersuchungen Hand in Hand gehen. Denn mit den von HABERLANDT herbeigezogenen Momenten der Oberflächenvergrösserung, der Höschenbildung, der Dünnwandigkeit etc. ist ja wohl gezeigt, dass die Absorption durch den Bau erleichtert wird, wenn die Wurzelhaare Wasser überhaupt aufnehmen. Ob aber wirklich eine Wasseraufnahme erfolgt, kann doch nur das Experiment zeigen, und ob es sich dabei um einen osmotischen Prozess handelt, muss durch entsprechende Saugkraftmessungen nachgewiesen werden.

Nach solchen experimentellen Beweisen wird man sich in erster Linie in physiologischen Werken umsehen; da die Lehr-

und Handbücher uns wie schon erwähnt im Stiche lassen, konsultieren wir die physiologischen Praktika. Bei DETMER ¹ finden wir wohl die Angabe, «Die Wurzelhaare dienen dabei (d. h. bei der Wasser- und Mineralstoffaufnahme) in erster Linie als wirk-same Zellen», wir finden auch einige der von HABERLANDT zu-sammengestellten anatomisch-physiologischen Betrachtungen, aber wir suchen vergeblich nach dem direkt beweisenden Ex-periment. Ähnlich verhalten sich die übrigen Praktika, die ich durchgesehen habe, wie z. B. LINSBAUER ², GRAFE ³, DARWIN ⁴. KEEBLE und RAYNER ⁵) führen zunächst dieselben Argumente an, schreiben dann aber: «The evidence which we have brought together in support of the water-absorbing function of the root-hairs, though strong, is not direkt.» Können wir auch die er-wähnten Belege für die Funktion der Wurzelhaare nicht als überzeugend betrachten, so freute uns umso mehr der Satz: «We have now to attempt to prove definitely that a root-hair Gell possesses the pover of absorbing water; and, if we succeed in Ulis, we shall have to enquire how the absorption of water is effected». Es folgen nun nach einigen anatomischen Angaben über das Wurzelhaar die üblichen an günstigen Objekten illu-strierten osmotischen Betrachtungen über Plasmolyse, Deplas-molyse und Verwandtes ; wir finden aber auch nicht einen ein-zigen Versuch mit einem Wurzelhaar, sodass wir weder über dessen Fähigkeit der Wasseraufnahme, noch über seine osmo-tischen Eigenschaften irgend welchen näheren Aufschluss er-halten.

Experimente wurden tatsächlich nur von wenigen Autoren ausgeführt und finden sich nur an wenigen Stellen beschrieben. Gehen wir zurück bis auf OHLERT ⁶, bei welchem auch die äl-teren Versuche besprochen sind. Junge Pflänzchen von *Pisum salivum*, *Lupinus luteus*, *Calendula officinalis*, *Linum usita-*

¹ DEMER, Pflanzenphysiologisches Praktikum. 4. Aufl., 1912, p. 105 ff.

² LINSBAUER, Vorschule der Pflanzenphysiologie 1906,

³ GRÄFE, Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen, 1914.

⁴ Fr. DARWIN und ACTON, Practical Physiology of Plants. 1915.

⁵ KEEBLE und RAYNER, Practical Plant Physiology, 1919, p. 97.

⁶ E. OHLERT, Einige Bemerkungen über die Wurzelasern der höhern Pflan-zen. Linnaca, 1873, 11, p. 609.

tissimum, *Raphanus Raphanistrum* u. a., die noch keine Seitenwurzeln besaßen, befestigte er derart in einem Glas mit Wasser, dass nur die Wurzelspitzen etwa 3 Linien (d. h. 6—7 mm) ins Wasser tauchten. Der öfters (im Dunkeln und bei versch. Beleuchtung) wiederholte Versuch zeigte die Pflänzchen stets schon nach wenigen Stunden welk und nach einigen Tagen trocken. Das Resultat blieb dasselbe, als er die Transpiration der älteren Wurzelpartien durch Überbinden der Öffnung des Glases mit einer Blase einschränkte oder durch Aufgiessen von Leinöl ganz aufhob. Es wird auch ein Kontrollversuch angegeben, nach welchem das Öl weder direkt, noch durch Erschwerung der Sauerstoffzufuhr zu den Wurzeln schädlich gewirkt hatte. Im Gegensatz hierzu blieben die Pflänzchen frisch und entwickelten sich kräftig weiter, als er die umgebogene Wurzelspitze über den Wasserspiegel emporragen liess; dasselbe war der Fall, als er die Wurzelspitze abschnitt, die Wunde mit «Lackfirnis» überzog und die Wurzel nun in Wasser tauchte. Aus diesen Versuchen, welche die DE CANDOLLESche Annahme von der absorbierenden Funktion der Wurzelhaube (der sog. «Wurzelschwämmchen») prüfen sollten, schloss OHLERT: «Die Wurzelsaßern ziehen die Feuchtigkeit nicht durch die Spitzen, sondern an den Seiten oder durch die ganze Oberfläche ein.» Die Frage, in welcher basalwärts gelegenen Zone die Absorption erfolge, lässt OHLERT offen, wenn er auch darüber einige orientierende Versuche mitteilt.

Eingehendere Experimente beschreibt VAN TIEGHEM¹ mit den Worten: «Prenons quatre plantes à racines cléjà longues, mais non encore ramifiées, et disposons ces racines dans autant de vases cylindriques. Versons de l'eau, dans le premier de manière que la pointe plonge seule, dans le second jusqu'au niveau des premiers poils, dans le troisième jusqu'à la Limite supérieure de la région des poils, dans le quatrième enfin de manière que la racine soit toute entière immergée. Garantissons, dans les trois premiers cas, la portion émergée de la racine contre l'accès de la vapeur d'eau, en versant une mince couche d'huile et la sur-

¹ VAN TIEGHEM et COSTANTIN, *Elements de Botanique*, 5^e éd. 1918, I p. 144. Wörtlich gleich lautet dieser Passus in der 2^e 1891 und wohl auch in der 1. Aufl. von 1884.

face du liquide. Après un certain temps, observons les quantités d'eau absorbée et l'état des plantes. Dans le premier vase, l'absorption est nulle et la plante se flétrit. Dans le second, l'absorption est presque nulle et la plante se flétrit aussi. Dans le troisième, l'absorption est considérable et la plante végète avec vigueur. Dans le quatrième enfin, l'absorption n'est pas plus active que dans le précédent et la plante est aussi dans le même état. D'autre part, si l'on recourbe la racine de manike à faire plonger dans l'eau à la fois la portion supérieure et la portion inférieure aux poils, en laissant hors du liquide la région des poils, l'absorption est sensiblement nulle et la plante se flétrit. Si c'est, au contraire, la région des poils qui plonge, pendant que tout le reste est dehors l'absorption est considérable et la plante végète vigoureusement.» Hieraus zieht VAN TIEGHEM den schon früher erwähnten Schluss, dass die Absorption ausschliesslich auf die haartragende Zone lokalisiert sei. Es ist schade, dass die Namen der Versuchspflanzen nirgends mitgeteilt sind; die Glaubwürdigkeit der Resultate würde dadurch wesentlich erhöht worden sein.

Noch summarischer sind die Angaben von CHODAT¹, welcher einfach sagt: «Si on plonge une jeune plantule, par le sommet de sa racine, dans l'eau, tandis que la région pilifère est dans l'eau, la plante transpire, il y a dessiccation, car cette région absorbe si peu, qu'elle ne peut fournir l'eau nécessaire à couvrir la dépense de transpiration. Mais, si on plonge cette plantule de manière à mettre en contact avec l'eau la zone pilifère, la quantité d'eau absorbée est suffisante pour couvrir la dépense».

1898 stellte sich KNY² die Aufgabe zu untersuchen, ob die Nährstoffaufnahme ausschliesslich durch die mit Wurzelhaaren versehene Region erfolgt, oder ob auch die zwischen den Wurzelhaaren und dem Vegetationspunkte liegende Spitzenpartie mitbeteiligt ist. Er übertrug nitratfreie Pflänzchen von *Zea Mays*, *Pisum sativum*, *Hydrocharis morsus ranae* mit den Wurzeln in Knop'sche Nährlösung sowie in Lösungen von Methylviolett

¹ CHODAT, Principes de Botanique. 3^e 1921, p. 360; Wörtlich dasselbe auch in der 2. und 1. Aufl.

KNY, Über den Ort der Nährstoff-Aufnahme durch die Wurzel. Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1898, 16, p. 216.

und stellte fest, dass Nitrat und Farbstoff sowohl durch die Wurzelhaare als auch durch die zwischen ihnen und der Haube gelegenen Epidermiszellen aufgenommen werden können. Obschon die Prüfung sich erst auf einen einzigen Nahrungsstoff beschränkt, obschon gerade bei ihm Wurzeln derselben Art grosse individuelle Schwankungen zeigten und die Frage gar nicht berührt wurde, ob die Stoffaufnahme der Spitzenpartie für die Ernährung der oberirdischen Teile in Betracht fällt, pflegt man doch seitdem auch die Epidermis der haarfreien Spitze zu der Absorptionszone zu zählen¹.

Bevor wir uns zur Wasseraufnahme wenden, sei noch daran erinnert, dass die Farbstoffe der lebenden Zelle meist in solcher Verdünnung geboten werden müssen, dass sie ohne Speicherung überhaupt nicht nachweisbar sind. Wir müssen also zwischen Aufnahme und Speicherung unterscheiden und dürfen aus fehlender Speicherung noch nicht auf fehlende Aufnahme schliesseng. Ist aber Vorhandensein oder Fehlen der Farbstoffabsorption, deren Ermittlung noch andere Schwierigkeiten entgegenstehen, sichergestellt, was folgt daraus für die Wasseraufnahme, die uns hier allein beschäftigt?

KNY sagt, mit der Aufnahmefähigkeit für Nitrat und Farbstoff sei auch die für Wasser erwiesen. Gewiss, nur müssen wir dabei deutlich unterscheiden zwischen Aufnahmefähigkeit und wirklicher Aufnahme, und hier wieder zwischen einer Aufnahme schlechthin und einer zur Deckung des Transpirationsverlustes in Betracht fallenden Aufnahme. Wie Methylviolett um einen in Wasser liegenden Kristall durch Diffusion sich ausbreitet, so kann der Farbstoff auch in eine völlig wassergesättigte Zelle eindringen. Aufnahme von Methylviolett ist somit kein Beweis für Aufnahme von Wasser und umgekehrt beweist natürlich auch die Nichtaufnahme von Methylviolett nichts gegen die Fähigkeit der Wasseraufnahme. Wird aber auch Wasser von der haarfreien Spitzenzone absorbiert, so wäre erst noch nachzu-

¹ BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie, 4. Aufl. 1924, Bd. 1, p. 160. CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl. Bd. 2, p. 472.

PFEFFER, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. a. d. Botan. Inst. Tübingen. 1886, 2, p. 182.

weisen, dass dieses Wasser in das Gefässbündel gelangt und zwar in einer Menge, die physiologisch von Bedeutung ist.

Die letzten experimentellen Arbeiten auf diesem Gebiete stammen von COUPIN¹, welcher der herrschenden Lehre von der Absorptionstätigkeit der Wurzelhaare die diametral entgegengesetzte Ansicht gegenüberstellt mit den Worten: «que la racine absorbe l'eau exclusivement par son sommet et nullement par les poils radicaux.» Unser Autor, der die Resultate der früheren Experimentatoren in Zweifel zieht, beschreibt einige Versuche mit Pois gris, Ricin sanguin, 1^{re} vier d'Amérique, Potiron. Keimpflanzen wurden in einer Flasche in wasserdampfreicher Luft so befestigt, dass die Wurzelspitzen zu Versuchsbeginn die Wasseroberfläche eben berührten; je nach 24 Stunden wurden die Wurzeln, die inzwischen in das Wasser hineingewachsen waren, so weit gehoben, dass die Spitzen wiederum die Oberfläche berührten. Diese Pflänzchen entwickelten sich bedeutend kräftiger als Kontroll-exemplare, deren Wurzel ausschliesslich in feuchte Luft ragte, woraus COUPIN folgende Schlüsse zieht: «1. La racine, contrairement à ce que disent les ouvrages classiques, peut absorber l'eau par sa pointe, laquelle comprend, tout au plus, la coiffe (quand elle existe) et le méristème terminal, auquel on déniait, jusqu'ici, tout pouvoir absorbant. 2. L'eau que la racine puise ainsi peut suffire à perinette à la germination d'acquérir le développement maximum compatible avec la faible quantité d'éléments nutritifs mis, dans mes expériences, à sa disposition et avec la vie à l'obscurité.» (Die Versuchspflanzen befanden sich im Dunkeln bei einer konstanten Temperatur von 24°).

Bevor wir uns eingehender mit der Beweisführung COUPINS beschäftigen, sei noch ein Aufsatz von TURINA² erwähnt, in welchem der Autor sagt: «In der vorliegenden Arbeit wird bewiesen, dass die «Wurzelhaube» dasjenige Organ der Pflanze

H. COUPIN, Sur le pouvoir absorbant du sommet des racines. Compt. rend. Acad. sc. Paris. 1919, 168, p. 519.

B. COUPIN, Sur le Ecu d'absorption de l'eau par la racine, 1-c. 1919, 168, p. 1005.

Vergl. auch noch H. COUPIN, Sur l'Absorption des sels minéraux par le sommet de la racine. 1-c. 1919, 169, p. 242.

¹ B. TURINA, Vergleichende Versuche über die Einwirkung der Selen-, Schwefel- und Tellursalze auf die Pflanzen. Biochem. Zschr. 1922, 129, p. 507.

vorstellt, welches für, die Ernährung der Pflanze grosse Bedeutung hat.» Der Verfasser ist sich wohl bewusst, eine von der herrschenden Anschauung stark abweichende Auffassung zu vertreten; dies hätte ihn veranlassen dürfen seine Ansicht besonders sorgfältig experimentell zu begründen. Die Experimente bestehen nun im wesentlichen darin, dass die Versuchspflanzen --- Roggen, Gerste, Senf etc. — mit den Wurzeln in Lösungen von Selen- und Tellursalzen getaucht wurden, worauf die betr. Elemente nach einiger Zeit in der Wurzelhaube und im Zentralzylinder, nicht aber in den Wurzelhaaren nachgewiesen werden konnten. Wenn Verf. hieraus (p. 513) den Schluss zieht, dass das Wasser durch die Wurzelhaube aufgenommen wird, so können wir ihm hierin allerdings nicht folgen. Die Gründe wurden schon bei Besprechung der Untersuchungen KIVYS auseinandergesetzt und scheinen uns so einfach und klar zu sein, dass sie hier nicht nochmals angeführt zu werden brauchen.

Kritik der Versuche COUPINS.

Ein Blick auf COUPINS Protokolle zeigt, dass die Verlängerung der Hauptwurzel in 24 Stunden bei den vier Versuchsarten der Reihe nach beträgt: 0,5, 1,5, 0,7, 1,3, 0,5, 1,5, 0,0, 0,5, 1,0, 1,2, 0,8, 1,0, 0,0, 1,0, 0,8, 1,5, 0,9, 3,0, 2,0, 0,2, 6,8, 3,0 em. ¹. Da die Wurzeln nur alle 24 Stunden gehoben wurden, folgt hieraus, dass sich zeitweise eine 1-6,8 cm lange Spitzenpartie unter Wasser befand. Dass solche Pflanzen sich besser entwickeln, als ausschliesslich in feuchter Luft hängende Kontrollexemplare, hatte SACHS ² schon vor einem halben Jahrhundert experimentell nachgewiesen. Das Verhalten ist auch leicht verständlich, da mit einem kräftigen Wachstum eine starke Vergrösserung des Zellsaftraumes verbunden ist, die ohne entsprechende Wasseraufnahme nicht erfolgen kann. Dagegen wird die erste Schlussfolgerung COUPINS vollständig unbegreiflich, da ja die Wurzeln bis 6,8 cm tief, also nicht nur mit der «coiffe» und dem «mé-

¹ wie auch die unten folgenden Zahlenwerte zeigen grosse Schwankungen und auffallend hohe Maxima, sie entsprechen aber genau COUPINS Angaben.

SAMS, über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. Botan. Inst. Würzburg. 1874, 1, p. 409.

rist^e me terminal», sondern teilweise auch mit der Wachstumszone und selbst mit den Wurzelhaaren ins Wasser tauchten. In ähnlicher Weise vermessen wir auch bei der zweiten Schlussfolgerung die experimentelle Stütze.

In der zweiten Publikation vergleicht COUPIN miteinander Keimpflanzen, deren Wurzel in Wasser taucht entweder «par sa pointe seulement» oder «par sa totalité, c'est-à-dire à la fois par sa pointe et par sa région pilifère, laquelle est couverte de poils improprement appelés absorbauts». COUPIN kommt zum Schlusse «que la racine plongée intégralement dans l'eau ne s'accroît pas plus vite, que celle qui u'y plonge que par son sommet seulement. Bien plus, la premi&e atteint, presque toujours, un développement moindre que la seconde.» Versuche werden mitgeteilt mit Pois gris, Fève und Soleil. Aus den Tabellen geht hervor, dass die Wurzeln, die angeblich nur mit ihrer «pointe» oder ihrem «somet» ins Wasser tauchen, im Verlaufe von 24 Stunden die folgenden Verlängerungen in cm aufweisen: 1.0, 0.2, 2.3, 1.5, 4.4, 1.8, 3.5, 2.5, 1.2, 8.3, 1.7, 2.8. Da die Technik, soweit ersichtlich, dieselbe war wie früher, die Wurzeln also nur alle 24 Stunden mit ihrer Spitze wieder an die Wasseroberfläche gehoben werden, folgt, dass zeitweise eine bis 8,3 cm lange Spitzenpartie ins Wasser tauchte, dass also der von COUPIN begangene Fehler hier offenbar noch grösser ist als in der ersten Mitteilung. Jedenfalls liegen Versuche mit Wurzeln, die nur mit dem «somet» in Wasser ragen, überhaupt gar nicht vor, womit auch die diesbezüglichen Schlussfolgerungen dahinfallen. Die beobachtete gute Entwicklung von Wurzeln, welche zeitweise in Luft tauchen, kann übrigens nach den Erfahrungen von FRANK SCHWARZ und anderer älterer Autoren, keineswegs überraschen, auch ist die günstige. Einwirkung eines Luftbades auf die Wurzeln von Wasserkulturen allgemein bekannt. Aus den eben beschriebenen Experimenten gewinnt COUPIN «l'impression que la racine absorbe l'eau exclusivement par sa pointe et nullement par le reste de son étendue». Was wir hievon zu halten haben, wurde schon gesagt.

Unser Autor führt dann mit Erbsen- und Maiskeimlingen noch folgenden Versuch aus. Er krümmt die Wurzeln in der Weise, dass die behaarte Zone in Wasser taucht, während die

Spitzenpartie in feuchte Luft ragt. Er findet «que la racine ne s'accroit pas ou presque pas (un millimètre par exemple en 24 heures)» und kommt zum Schlusse «que la racine absorbe l'eau exclusivement par son sommet et nullement par les poils radicaux».

Sehen wir uns den letzten Versuch etwas genauer an. Nach der Beschreibung ragt hier die Wachstumszone nebst dem Vegetationspunkt und der Wurzelhaube in feuchte Luft und wird daher durch Transpiration Wasser verlieren, das vielleicht z. T. durch kapillaren Aufstieg an der Wurzeloberfläche, ev. auch durch Kondensation, der Hauptsache nach aber wohl durch Leitung im parenchymatischen Wurzelgewebe zu ersetzen ist. Damit nun die in Luft ragende Wurzelspitze wachsen konnte, musste nicht nur der Transpirationsverlust ersetzt, sondern auch der Streckungszone die zur Vergrößerung der Zellvolumina nötige Wassermenge zugeführt werden. Dass diese Leitung von Zelle zu Zelle nur äusserst langsam erfolgt, dürfte seit den Untersuchungen von WESTERMAIER² und REINKE allgemein bekannt sein. Das langsame Wachstum der Wurzel erscheint daher ganz selbstverständlich und war a priori vorauszusehen. Einen Schluss auf die Absorptionsfähigkeit der Wurzelhaare erlaubt dieser Versuch natürlich nicht.

Endlich meint CouPIN, dass die Wurzelhaare «qui d'ailleurs, dans la majorité des cas, ne se développent guère que dans l'air humide, semblent n'avoir pour fonctions que celles: 1° de protéger la racine contre une évaporation trop rapide, qui, pour elle et pour les plantes, serait mortelle; 2° de se fixer aux particules du sol et de donner, indirectement, un point d'appui au sommet de la racine pour lui permettre de pénétrer le plus avant possible dans la terre». Die erste dieser Funktionen ist so phantastisch, dass man eine solche Ansicht ohne wörtliches Zitat wohl kaum für möglich gehalten hätte. Eine besondere

¹ Vergl. hiezu auch PRANSLEY und TUPPER-CAREY in *New Phytolog.* 1922, 21, p. 210.

WESTERMAIER, *Sitzungsber. d. Berl. Akad.* 1884, 48, p. 1112.

REINKE, *Berichte d. Deutsch. Bot.-Ges.* 1902, 20, p. (97).

Vergl. dazu auch die Angaben über den Filtrationswiderstand der inneren Lemnischen Wurzelspitze von *Vicia Faba*, der nach PRIESTLEY (l. c.) 2 Atm. beträgt.

Widerlegung erscheint nicht nötig, handelt es sich doch bei den lebenden Wurzelhaaren um zarte, jeden Transpirationsschutzes entbehrende Gebilde, welche statt die Wurzel zu schützen, gerade umgekehrt die verdunstende Oberfläche stark vergrößern.

Wir haben einige der Coumschen Versuche wiederholt unter Vermeidung der oben angegebenen Fehlerquelle. Die Versuchsanordnung war fast dieselbe, nur werden die Wurzeln alle vier, spätestens alle acht Stunden gehoben, so dass bei der einen Gruppe II jeweils nur eine 7 — 9 mm lange Spitzenpartie in Wasser tauchte, während sich bei der andern Gruppe I die Spitze samt der behaarten Zone, also ein 20-22 mm langes Stück in Wasser befand. Die meisten Experimente wurden mit *Faba* angestellt, weil bei dieser Pflanze auch die Saugkraftverteilung am genauesten bekannt ist. Die ersten Wurzelhaare traten hier in einer Spitzendistanz von etwa 10 mm auf und erstreckten sich auf eine 10-12 mm lange Zone. Bei *Ricinus* beginnen die Wurzelhaare wenig Millimeter weiter hinten, dagegen ist die Länge der behaarten Zone ungefähr dieselbe. Wir arbeiteten ebenfalls in einem Dunkelzimmer mit möglichst konstanter Tem-

		I Haube ± Wachstumszone +Zone der Wurzelhaare im Wasser		II Haube+Wachstumszone im Wasser .			
		Haupt- wurzel	Spross	Haupt- Wurzel	Spross		
H 5 5 2 4 te H 5 t:- g	45 &/ zz	135	100	80	90	A	
		109	90	47	71		
		92	110	33	62	B	
		85	100	25	73		
	te	zz	91	182	21	56	C
			51	50	12	18	
			67	114	19	50	
	H 5 t:- g	e s t:- g	50	62	17	17	A
			22	90	5	25	
			47	40	8	10	

peratur und brachten die miteinander zu vergleichenden Exemplare der beiden Gruppen stets in dasselbe Glasgefäss, um die Aussenbedingungen so gleichmässig als möglich zu gestalten. So befanden sich die vier Keimpflänzchen der Serie A in demselben Glase und die vier Versuche dauerten gleich lange. Dasselbe gilt für die sechs Versuchsexemplare der Serie B und der Serie C. Da die ausführlichen Protokolle nicht mitgeteilt zu werden brauchen, beschränken wir uns darauf, bei jeder Keimpflanze die Verlängerung von Hauptwurzel und Spross am Schluss des Versuches in Prozenten anzugeben.

Zusammenfassend können wir sagen: das Längenwachstum der Hauptwurzel beträgt im Mittel 75 ⁰/₀, wenn die behaarte Zone¹ mit in Wasser taucht; es beträgt im Mittel 27 ⁰/₀, wenn die behaarte Zone nicht mit eintaucht. Entsprechend beträgt das Längenwachstum des Sprosses im Mittel 94 ⁷⁰/₀, wenn die behaarte Zone mit in Wasser taucht, und im Mittel 47 ⁷⁰/₀, wenn die behaarte Zone nicht mit eintaucht. Wurzel und Spross wachsen also in diesen Beispielen im Mittel mindestens doppelt so stark, wenn auch die Wurzelhaare bzw. die betr. Wurzelpartie in Wasser sich befinden. Ebenso sind im letzten Falle die Seitenwurzeln grösser und zahlreicher. Dies alles spricht natürlich für die Absorptionstätigkeit der behaarten Zone. Nachdem bereits gezeigt worden war, dass in COUPINS Versuchen eine bedenkliche Fehlerquelle steckt, welche seine Schlussfolgerungen als unbegründet erscheinen lässt, konnte nun nachgewiesen werden, dass die Vermeidung der genannten Fehlerquelle zum entgegengesetzten Resultat führt. Damit ist COUPINS Behauptung auch experimentell widerlegt.

Seine Beweisführung hat aber noch andere schwache Punkte, auf die bisher nicht hingewiesen wurde. Einmal ist leicht einzusehen, dass Versuche im Dunkeln oder bei abnormaler Luftfeuchtigkeit nicht ausreichen werden zu einem abschliessenden Urteil über die Wasserversorgung unter normalen Transpirationsbedingungen. Endlich dürfen wir nicht vergessen, dass das partielle Eintauchen der Wurzel in Wasser bei allen Experi-

¹ Darunter verstehen wir jene Zone, die Wurzelhaare tragen kann, aber natürlich nicht unter allen Umständen tragen muss.

mentatoren von OHLERT bis COUPIN eine unnatürliche Verteilung der Saugkraft und der Absorptionstätigkeit bewirkt haben kann. Nehmen wir z. B. willkürlich an, eine Bodenwurzel absorbiere, wenn sie sich unter natürlichen Verhältnissen befindet, nur mit der behaarten Zone. Tauchen wir diese Wurzel nun so in Wasser, dass einzig die haarfreie Spitzenpartie absorbieren kann, so ist eine Wasserversorgung auf dem gewöhnlichen Wege ausgeschlossen. Deshalb braucht die Pflanze aber nicht zugrunde zu gehen ; bei der hohen Anpassungsfähigkeit ist der Fall sehr wohl denkbar, dass gewisse Gewebe ihre Funktion derart ändern, dass auch jetzt eine Aufnahme und Leitung von Wasser möglich wird.' Allerdings erfolgt die Wasserversorgung in der Natur auf andere Weise, und so lassen sich denn Resultate, die unter abnormalen Bedingungen erhalten worden sind, nur mit Vorsicht auf normale Verhältnisse übertragen. Ausserdem stehen der Wasseraufnahme durch die haarfreie Spitzenzone im Boden natürlich grössere Schwierigkeiten entgegen als beim Eintauchen in Wasser.

Die Verfasser neuerer französischer Lehrbücher nehmen, soweit ich die Literatur verfolgt habe, eine vermittelnde Stellung ein zwischen der alten Anschauung VAN TIEGHEMS und den Behauptungen COUPINS. MAQUENNE² sagt 1922, dass das «pouvoir absorbant de l'extrémité des racines est supérieur à celui de leur région pilifère». MOLLIARD³ dagegen schreibt : «Des expériences très simples permettent de montrer que c'est dans la zone pilifère que s'effectue l'absorption de l'eau, du moins en majeure partie ; si on recourbe la racine d'une jeune plante, n'ayant pas encore développé de radicelles et qu'on la dispose de telle sorte que la Zone couverte de poils trempe seule dans l'eau, la plante ne se flétrit pas ; l'absorption est donc normale ;

So konnte experimentell nachgewiesen werden, dass im Stiel des Efeu-blattes während des Welkens eine Umkehrung des Saugkraftgefälles eintritt, so dass die Saugkraft nicht mehr von innen nach aussen, sondern von aussen nach innen ansteigt. Vergl. URSPRUNG und HAYOZ. Zur Kenntnis der Saugkraft, VI. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1922, 40, p. 373.

² Man vergleiche unser früheres Zitat.

³ MOLLIARD, Nutrition de la plante. Echange d'eau et de substances minérales. Paris 1927 2^e p. 182.

si au contraire on plonge seulement dans l'eau la portion de la racine qui fait suite à la région pilifère, on constate que la plante ne tarde pas à se faner l'absorption de l'eau, si elle s'est effectuée, pas été suffisante. Il était classique jusqu'ici d'admettre que l'absorption de l'eau ne s'effectue pas non plus par l'extrême pointe de la racine; récemment COUPIN a montré qu'une racine plongée intéralement dans l'eau ne s'accroît pas plus vite que celle qui n'y plonge que par son sommet seulement, les expériences étant d'ailleurs faites en atmosphère saturée de vapeur d'eau.» Inwiefern die «expériences très simples» einfach von früheren Autoren übernommen sind, inwiefern sie auf eigener Erfahrung beruhen, lässt sich nicht beurteilen. Dass die Absorptionsfähigkeit der Wachstumszone ¹ schon lange vor COUPIN angenommen war, davon hätte sich MOLLIARD durch einen Blick in die deutsche Literatur leicht überzeugen können.

Welche Schlüsse lassen sich aus der Verteilung der Saugkraft auf die Lage der Absorptionszone ziehen?

Da man nach unsern obigen Ausführungen mit den bisherigen Methoden zu keinem definitiven Urteil über die Wasseraufnahme der verschiedenen Wurzelzonen unter natürlichen Verhältnissen gekommen ist, wollen wir versuchen, das Problem auf einem andern Wege in Angriff zu nehmen. Es war a priori wahrscheinlich und wurde vielfach geradezu als selbstverständlich betrachtet, dass die Wanderung des Wassers im lebenden Parenchym ein osmotischer Vorgang ist. Die zahlreichen bisherigen Saugkraftmessungen in Stengel, Blatt und Wurzel sprechen durchaus für die Richtigkeit dieser Annahme, indem sie zeigen, dass die Saugkraftdifferenzen wirklich in dem erwarteten Sinne verlaufen. Eine auffallende Ausnahme, die Wurzelendodermis, erwies sich bei genauerer Prüfung als nur scheinbar und lieferte somit eine weitere Bestätigung der Regel. Da sich ferner zeigen lässt, dass die Wände die erforderliche Permeabilität besitzen und dass die vorhandenen Saugkraftdiffe-

Über die Lage der Wachstumszone sind übrigens auch in modernen Lehrbüchern noch unrichtige Angaben zu finden, so lässt sie z. B. CRODAT 2^e Ed. p. 348 zusammenfallen mit der Zone pilifère.

renzen einen Wassertransport wirklich möglich machen, werden wir aus der Saugkraftverteilung einen Schluss ziehen dürfen auf die Wanderung des Wassers im Innern der Wurzel wie auch auf die Stellen der Absorption.

Die Saugkraftverteilung in der Wachstums- und der behaarten Zone von *Vicia Faba*-Kcimwurzeln ist zum Teil schon aus frühern Untersuchungen bekannt. Diese und einige neue mit der Zellmethode gefundenen Werte sind kursiv gedruckt. Sie wurden vervollständigt durch weitere mit der vereinfachten Methode durchgeführte Messungen an 5--10 cm langen *Faba*-Hauptwurzeln, die gleich wie die früheren in Sägespänen kultiviert worden waren. Wir schnitten aus den Wurzeln zweierlei Längsstreifen heraus : periphere, welche die Epidermis und etwa drei Rindenschichten umfassten, und zentrale, welche aus den nach innen anschliessenden Gewebeschichten bestanden. Waren die peripheren Streifen 2 mm lang, reichten sie z. B. vom dritten bis zum fünften Millimeter hinter dem Vegetationspunkt, und ergaben sie eine mittlere Saugkraft von 9 Atmosphären, so wurde die Saugkraft der peripheren Wurzelpartie in 4 mm Distanz vom Vegetationspunkt gleich 9 Atmosphären gesetzt. Die Wurzeln sind mit a, b, c, . . . , die peripheren Streifen mit p, die zentralen mit z bezeichnet.

Aus der tabellarischen Zusammenstellung (Tab. I) der alten und neuen Messungen ist zunächst zu entnehmen, dass die mit der Zellmethode erhaltenen Resultate (kursiv), die sich auf die Epidermis (eingeklammert) und die erste oder zweite Rindenschicht beziehen, vollständig befriedigend sich decken mit den neuen Werten (vgl. die Wurzeln a, b, c, d, e, f). Bei subtilen Messungen sind solche Bestätigungen sehr erwünscht, und sie erscheinen besonders wertvoll, wenn sie durch andere Methoden gewonnen werden können.

Tab. I zeigt ferner, dass alle lebenden Epidermiszellen der Wurzelspitze vom Vegetationspunkt bis in die behaarte Zone

¹ URSPRUNG und BLUIII, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgodruckes. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1924, 63, p. 46.

Vergl. ferner URSPRUNG und ihm, Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Die Absorptionszone der Wurzel. Der Endodermisprung. Berichte d. Deutsch. Botan. Ges. 1991, 39, p. 70; hier wurden auch ältere Wurzeln gemessen.

Tabelle I. Saugkraftverteilung in Keimwurzeln von *Vicia Faba*.

Die Saugkraft ist in Atmosphären angegeben.

Entfernung vom hgeiationspunkt in mm		0,5	1,5	2,0	3,0	4,0	5,0	5,5	6	7	7,5	8-9	10,5	19
Wurzel	Schicht													
a'	p	•	•	•	•	•	•	•	•	•	-	•	(1,9)	•
a	p	(4,2)	•	•	•	•	(9,0)(11,2)	•	•	3,4	•	•		
b	p	•	(7,4)	•	(7,3) (8,1)	•	10,0		•	•	-	(0,1) (0,6)	•	3,2
c	p		•	(6,9)				9,6; 10,5		-				
d	p	•			•	9,0	•		8,1	•	•	•	•	•
e	l3	•	•	•	•	10,9	•		>8,7	•	-	•	•	•
f	p		•	•	•	9,0	•		8,4	•	•	•	•	•
f'	z	•	•	•	•	•	•		•	•	5,3	•	•	•
g		•	•	•	•	•	•		8,4	•	•	•	•	•
g	{ zP	•	•	•	•	•	•		9,8	•	•	•	•	•
h.	fP	•	•	•	•	•	•		•	•	-	•	•	•
	'	•	•	•	•	•	•		9,6	•	•	•	•	•
		•	•	•	•	•	•		<8,1	•	•	•	•	•
	ε Pz	•	•	•	•	•	•		9,8	•	•	•	•	•
	P	•	•	•	•	8,7	•		7,5	•	•	•	•	•
	{ z	•	•	•	•	•	•		9,3	•	•	•	•	•
l	IP	-	-	-	•	9,0	•		7,3	•	•	•	•	•
	Iz	-	-	•	•	9,6	•		9,3	•	•	•	•	•
Mittel peripher		4,2	7,4	6,9	7,7	9,2	10,1	10,1	8,1	3,4	-	0,4	1,9	•
Mittel zentral						9,6	•		9,6	-	5,3			

Es bedeutet: *kursiv* mit der Zeltmethode gemessen; *nicht kursiv* = mit der vereinfachten Methode gemessen; *in Klammer* Epidermis;
p = periphere Schichten; *z* zentrale Schichten.

(Beginn der Haarbildung bei 8-9 mm, Streckungsmaximum bei ca. 5 mm hinter dem Vegetationspunkt) positive Saugkräfte besitzen. In der behaarten Zone war ein Unterschied zwischen der Saugkraft haarfreier Epidermiszellen und benachbarter junger Wurzelhaare nicht nachweisbar; die Saugkraft betrug in den untersuchten Fällen hier wie dort 1,9 Atmosphären. Wir haben ferner gefunden, dass alle ausserhalb der Wurzelhaube liegenden Epidermiszellen bis in die behaarte Zone hinein auf ihrer Aussenseite sehr leicht durchlässig sind für Wasser. In der behaarten Zone gilt diese Durchlässigkeit in gleicher Weise sowohl für die lebenden Wurzelhaare, wie auch für die zwischenliegenden haarlosen Zellen. Der Nachweis erfolgte in der Art,

	peripher	zentral
Wurzel in . . .	7,0	7,8 Atm.
„	7,0	8,1 „
	7,3	7,8 „
	7,8	8,4 „

dass Flächenschnitte, welche die Epidermis und einige anliegende Schichten enthielten, mit der Innenseite auf Vaseline gelegt und in diesem Zustand von aussen her der Plasmolyse und Deplasmolyse unterworfen wurden. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass die genannten Epidermiszellen Wasser absorbieren, wenn ihnen solches geboten wird. Unter sonst gleichen Bedingungen wird die Absorption dem Saugkraftgefälle proportional gehen. Aber diese Bedingungen sind in verschiedenen Wurzelzonen verschieden, hauptsächlich wegen des ungleichen Kontaktes der absorbierenden Zellen mit dem Boden. Ist dieser Kontakt bei den Wurzelhaaren zweifellos am intimsten, so weisen dafür die Spitzenpartien, vor allem das Streckungsmaximum, höhere Saugkräfte auf.

Was geschieht nun mit dem von der Epidermis absorbierten Wasser? In der Streckungszone wandert es, wie Tab. I zeigt und Wie noch deutlicher aus der schematischen Darstellung der

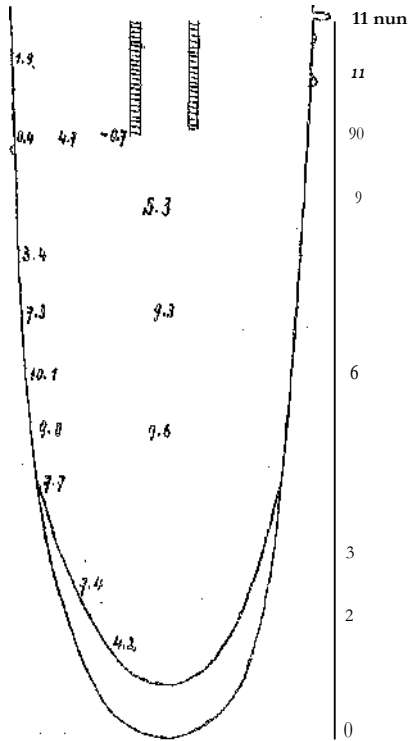


Fig. 1. Schema der Saugkraftverteilung in der Hauptwurzel von *Vicia Faba*.

Fig. 1 hervorgeht¹, in das Innere des Wurzelkörpers, denn in den Wurzeln g, k und l besitzen die zentralen Gewebe jeweils eine wesentlich höhere Saugkraft als die peripheren. Dasselbe gilt für die nicht in die Tab. I aufgenommenen Wurzeln m, n und o, bei welchen die miteinander verglichenen peripheren und zentralen Partien stets in derselben Spitzendistanz liegen.

¹ Die Wurzel wurde absichtlich im Verhältnis zur Länge zu dick gezeichnet, um die Saugkräfte bequem eintragen zu können. Am untern Ende der Gefäße wurden neben der Epidermis auch noch die Max. und Min. angegeben.

In der behaarten Zone ¹ wird das Wasser, wie wir früher zeigten, der ansteigenden Saugkraft entsprechend, von den Wurzelhaaren bzw. der haarlosen Epidermis bis zur Endodermis transportiert, passiert infolge eines besonderen Mechanismus auch diese, und gelangt schliesslich in die Gefässe, die bei unsern Vicia-Wurzeln im Mittel ^s etwa 10 mm hinter der Spitze beginnen, etwa gleichzeitig mit den Wurzelhaaren.

Wir wenden uns nun zur Wanderung des Wassers in der Längsrichtung des Wurzelkörpers. In den peripheren Schichten nimmt die Saugkraft nach Tab. I und Fig. 1 vom Streckungsmaximum gegen die Spitze und Basis ab. Somit ist hier ein Wassertransport von der Streckungszone basalwärts nicht anzunehmen. Dasselbe gilt für die zentralen Partien des Wurzelkörpers, in welchen die Saugkraft, so weit bekannt, ebenfalls vom Streckungsmaximum gegen die Gefässe hin abnimmt. Hieraus folgt, dass das von der Streckungszone absorbierte Wasser unter normalen Verhältnissen nicht nach hinten geleitet und zur Deckung des Transpirationsverlustes verwendet wird. Es dient ausschliesslich den lokalen Bedürfnissen der wachsenden Spitzenpartie, die zur Vergrösserung der Zellen natürlich Wasser nötig hat. Eine wesentliche Aenderung der Sachlage könnte nur durch polare Differenzierung der Saugkraft hervorgerufen werden. Diese ist nun wohl bei Saugkraftsprüngen beobachtet werden, nicht aber bei allmählichen Uebergängen, um die es sich hier zu handeln scheint. In solchen Fällen pflegt nach den bisherigen Erfahrungen eine polare Differenzierung zu fehlen.

Dagegen lässt die Saugkraftverteilung eine Einwanderung von Wasser aus der Zone der Wurzelhaare in die haarfreie wachsende Spitze möglich erscheinen. Wir glauben aber, dass die Ver-

¹ Darunter verstehen wir, wie schon früher erwähnt wurde, jene Zone, die unter günstigen Aussenbedingungen Haare trägt, aber natürlich nicht immer behaart sein muss.

² A. URSPRUNG und G. BLUM, Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Berichte d. Deutsch. Botan. Ges. 1921, 39, p. 70.

— Eine Methode zur Messung polarer Saugkraftdifferenzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1925, 65, p. 1.

Die Abweichungen bei verschiedenen Wurzeln können mehrere Millimeter betragen. Auch bei *Ricinus* treten die ersten fertig ausgebildeten Gefässe etwa 10 mm hinter der Spitze auf.

sorgung der Wachstumszone der Hauptsache nach in radialer Richtung vor sich gehen wird, weil in dieser Richtung die zu durchwandernden Strecken kürzer sind und weil die Wasserzufuhr der äussersten Spitze (diesseits des Streckungsmaximums) wohl nur auf diesem Wege erfolgen kann. Auch die früher erwähnten Versuche von COUPIN mit der herausragenden Wachstumszone sprechen hieran. In anderem Sinne könnte man vielleicht unsere eigenen Experimente deuten, nach welchen die Wurzel stärker in die Länge wächst, wenn nicht nur die haarlose Spitzenpartie, sondern auch die behaarte Zone in Wasser taucht. Denn der Schluss scheint naheliegend, dass das Miteintauchen der Haare für das Wurzelwachstum bedeutungslos sein muss, wenn das zur Streckung erforderliche Wasser von der Wachstumszone selbst absorbiert wird. Dabei vergisst man jedoch, dass die Pflanze nicht nur zur Verlängerung der Hauptwurzel Wasser braucht, sondern auch zur Verlängerung des Sprosses und zur Bildung der Seitenwurzeln, von der Transpiration ganz abgesehen. Taucht die Wachstumszone der Hauptwurzel allein ein, so muss das aufgenommene Wasser — mit Hilfe einer abnormalen Saugkraftverteilung — zum Teil den Seitenwurzeln und dem Spross zugeführt werden; es kann dagegen ausschliesslich zur Verlängerung der Hauptwurzel dienen, wenn auch die Haare unter Wasser sind.

Dass die Ansicht COUPINS von der fehlenden Absorptionsfähigkeit der behaarten Zone unrichtig sein muss, ergibt sich auch aus der Saugkraftverteilung. Würde die Wasseraufnahme ausschliesslich in der unbehaarten Spitze erfolgen, so müsste die Wasserversorgung der behaarten Region von innen nach aussen vor sich gehen, die Saugkraft also in der Rinde in zentrifugaler Richtung ansteigen. Tatsächlich ist aber im Bereich lebender Wurzelhaare das Gegenteil der Fall. Auf diesem Wege lässt sich auch die hintere Grenze der Absorptionszone ermitteln. Man lässt sie gewöhnlich mit dem Absterben der Wurzelhaare zusammenfallen. Ein sicheres Urteil erlaubt die Verteilung der Rindensaugkraft, die von aussen nach innen ansteigt, solange Absorption erfolgt. Wir fanden nun mit Hilfe der vereinfachten Methode die folgenden Saugkräfte:

	Aussen- rinde	Innen- rinde
<i>Vicia Faba</i> Hauptwurzel 7 cm lang, mittlere Saugkraft 2,5-3 cm hinter Spitze	3,2 Atm.	3,2 Atm.
„ „ Hauptwurzel 7,5 cm lang, mittlere Saugkraft 3-3,5 cm hinter Spitze	3,4 „	3,2 „
<i>Ricinus com.</i> Hauptwurzel 11 cm lang, mittlere Saugkraft 2-2,5 cm hinter Spitze	2,1	>2,6 „
„ „ Hauptwurzel 7,5 cm lang, mittlere Saugkraft 3-3,5 cm hinter Spitze	4,7	4,5 „

Hiernach koinzidiert die basale Grenze der Absorptionszone bei *Vicia* und *Ricinus* tatsächlich im wesentlichen mit dem Absterben der Wurzelhaare, denn lebende, Plasmolyse und Deplasmolyse zeigende Wurzelhaare reichen bei *Vicia* und *Ricinus* ca. 2-2,5 cm hinter die Spitze.

Zusammenfassend können wir sagen, dass in den von uns geprüften Wurzeln die lebende Epidermis vom hintern Ende der behaarten Zone (das heisst der Zone, die unter geeigneten Aussenbedingungen Haare bildet) bis zum Vegetationspunkt Wasser zu absorbieren vermag. Dabei dient allerdings das von der unbehaarten Spitzenpartie aufgenommene Wasser, so weit bekannt nur lokalen Zwecken, während das von den Wurzelhaaren bzw. den Epidermiszellen der behaarten Zone absorbierte zur Versorgung der oberirdischen Teile, also in erster Linie zur Deckung des Transpirationsverlustes benützt wird. Wenn man nun unter der Absorptionszone, wie üblich, jene Wurzelregion verstehen will, welche unter normalen Verhältnissen das Transpirationswasser aufnimmt, so werden wir die behaarte Partie als die Absorptionszone zu bezeichnen haben. In ihr zeigten haarfreie und haartragende Zellen gleiche Saugkraft und gleiche Permeabilität für Wasser. Trotzdem wird die Bedeutung der Haare wegen ihres engen Kontaktes mit den Bodenteilchen und ihrer grossen Oberfläche mit steigender Wasserarmut zunehmen. Damit ergibt sich wieder jene Harmonie zwischen Bau und Funktion, unter deren Voraussetzung die physiologische Anatomie zu ihren Schlüssen gelangt war.

Nachschrift.

Kurz vor Absendung des Manuskriptes erhielten wir noch eine unser Thema berührende Arbeit von POPESCO¹. Um seine Angaben mit dem obigen besser vergleichen zu können, greifen wir vor allem seine Versuche mit *Vicia Faba* heraus. Er kommt zum Schlusse (p. 41), dass die Absorptionszone auf die haarfreie Strecke beschränkt ist, die zwischen dem Urmeristem und dem Beginn der Wurzelhaare liegt; er identifiziert also die Absorptionszone im wesentlichen mit der Streckungszone. Sehen wir uns die Beweise an.

In feuchter Luft gewachsene Wurzeln tauchte POPESCO in verdünnte Lösungen von Eosin, Neutralrot, Kaliumnitrat und Eisensulfat, und verfolgte deren Aufnahme in bekannter Weise. Diese Methode ist somit dieselbe wie bei K. Dort sahen wir, dass aus der Nichtnachweisbarkeit von Farbstoff oder Salz in einer Zelle nicht folgt, dass sie kein Wasser aufgenommen hat und dass umgekehrt der Nachweis von Farbstoff oder Salz noch kein Beweis ist für die Wasseraufnahme. Wie wenig aus solchen Versuchen geschlossen werden darf, hätte POPESCO aus seinen eigenen Angaben entnehmen können, sagt er doch (p. 30), dass die jungen Haare, welche noch stark in die Länge wachsen, keinen Farbstoff absorbieren. Da diese Haare aber unmöglich wachsen können, ohne Wasser aufzunehmen, so ergibt sich von selbst, dass man aus der Farbstoffabsorption nicht auf die Wasserabsorption schliessen darf. Es bliebe nur noch der Ausweg, die Wasserabsorption aus dem Innern des Wurzelkörpers heraus erfolgen zu lassen, was aber wegen der Saugkraftverteilung nicht möglich ist.

Ein zweiter Weg, den POPESCO zur Ermittlung der Absorptionszone einschlägt, ist der folgende (p. 35). In feuchter Luft erwachsene Wurzeln werden in Wasser getaucht; nach etwa einer halben Stunde ist die Streckungszone bei *Vicia Faba* und andern Leguminosen durchscheinend geworden, die behaarte Region aber nicht. Die Transparenz soll auf Infiltration der Interzellularen

¹ ST. POPESCO, Recherches sur la région absorbante de la racine. Bull. Agric. 1926, 4, Bucarest.

beruhen, woraus geschlossen wird, dass die betreffende Zone am stärksten Wasser absorbiere, und folglich die Absorptionszone sei. So einfach liegen die Dinge aber nicht. Beruht die Transparenz wirklich auf Infiltration der Interzellularen, so hat also eine Abgabe von Flüssigkeit stattgefunden, die doch nicht identisch mit stärkerer Aufnahme ist.

Eine dritte Methode liegt darin, dass POPESCO verschiedene Wurzelzonen mit Scheiden von Kakaobutter umgibt und die Absorption dieser in Wasser getauchten Wurzeln zu messen sucht. Leider ist nicht mitgeteilt, ob und wie beim Messen der Absorption die aus dem Wachstum sich ergebenden Störungen eliminiert wurden. Auf Grund der Saugkraftverteilung glauben wir übrigens gerne, dass in POPESCOS Versuchen mit jungen noch nicht transpirierenden Pflanzen, die fast nur zum Wurzelwachstum Wasser brauchen, die Streckungszone stärker absorbiert als die behaarte. Damit ist aber noch nicht bewiesen, dass das von der Streckungszone aufgenommene Wasser in die Gefäße gelangt, und über das Verhalten stark transpirierender Bodenkulturen ist nichts ausgesagt.

Endlich versucht POPESCO noch festzustellen, welche Wurzelregion die stärkste „force osmotique“ besitzt; hier soll die Absorptionszone liegen. Die osmotische Grösse, welche POPESCO sucht, ist die Saugkraft der Zelle im normalen Zustand. Die Methode die er anwendet, ist die Plasmolyse mit K N O 9, welche die gesuchte Saugkraft bekanntlich gar nicht zu messen erlaubt. Wer osmotische Messungen ausführen will, sollte sich über diese elementaren Dinge doch endlich einmal klar werden. Der plasmolytische Befund POPESCOS deckt sich übrigens im wesentlichen mit längst bekannten, aber nicht zitierten Erfahrungen¹.

Erwähnt sei noch kurz, dass auch versucht wird, den Prozentsatz der lebenden und toten Haare festzustellen. Dabei hätte berücksichtigt werden sollen, dass nach den alten Angaben von FRANK SCHWARZ die älteren Haare beim Uebertragen aus Luft in Wasser häufig absterben. Ferner hätte zur Unterscheidung zwischen lebenden und toten Haaren die Plasmaströmung nicht be-

¹ URSPRUNG und BLuTe, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. <Jahrh. f. wissensch. Bot. 1924, 63, p. 46.

nützt werden sollen, denn aus dem Vorhandensein von Strömung folgt wohl, dass die Zelle lebend ist, aber aus dem Fehlen folgt noch nicht das Gegenteil.

Wenn endlich auch noch das, seit FRANK SCHWARZ wohlbekannte Vorkommen haarloser Wurzeln als Stütze für die Bedeutungslosigkeit der Haare angeführt wird, so könnte man mit ungefähr derselben Logik aus der Existenz chlorophyllfreier Organismen auf die Bedeutungslosigkeit des Chlorophylls schliessen.

Die Arbeit von POPESCO zeigt aufs neue, mit welchen Schwierigkeiten der Nachweis der wasserabsorbierenden Wurzelzone verbunden ist. Sehen wir von der Verwendung von Farbstoffen ab, so schaffen wir mit dem Eintauchen und noch mehr mit dem partiellen Eintauchen einer Bodenwurzel in Wasser unnatürliche Verhältnisse, die auf den normalen Zustand nur mit grosser Vorsicht übertragbar sind. Wurde aber für eine Wurzelzone Wasseraufnahme auch nachgewiesen, so ist damit die Absorptionszone noch nicht ermittelt, denn es ist noch nicht gezeigt, ob dieses Wasser nur lokalen Zwecken dient oder zum Ersatz des Transpirationsverlustes benützt wird.
