

Die Bewegungen der Chromatophoren, die regelmäßig bei der Plasmolyse auftreten und wahrscheinlich durch Oberflächenspannungsänderungen hervorgerufen werden, wären einer speziellen eingehenden Untersuchung wert (charakteristische Anhäufungen der Chlorophyllsubstanz in den Menisci bei Hydrodictyon).

Die Versuche zeigen, daß nicht nur die *Utriculariablase*, sondern die ganze Pflanze eine semipermeable Hülle hat. Sie gestattet aber keine Schlüsse über die Nahrungsaufnahme durch die Blätter; es ist nicht notwendig, an starke Beeinflussungen der Hautkolloide durch Plasmolytika (HANSTEEN-CRANNER) einzugehen, verschiedene Permeabilität reiner und balanzierter Lösungen zu betonen, wenn wir schon davon absehen, daß starker Einfluß der Konzentration schon in den plasmolytischen Versuchen deutlich hervortritt.

Pflanzenphysiologisches Institut der böhmischen Universität  
in Prag.

### 37. F. C. von Faber: Zur Physiologie der Mangroven.

(Eingegangen am 21. April 1923. Vorgetragen in der Aprilsitzung)

In einer Mitteilung dieser Zeitschrift vom Jahre 1913 habe ich einiges über den osmotischen Druck und über die Transpiration der Mangroven mitgeteilt. Die Resultate dieser orientierenden Untersuchungen haben unsere Anschauung über die Wasserökonomie der Halophyten, die auf der bekannten SCHIMPERschen Halophyten-theorie basiert, zum mindesten sehr erschüttert und veranlaßten mich, die Untersuchung der indischen Mangrove, auf der diese Theorie aufgebaut wurde, in größerem Maßstabe und besonders am normalen Standorte fortzusetzen. Die ausführliche Arbeit wird im Zusammenhang mit anderen geographisch-physiologischen Untersuchungen verschiedener tropischer Assoziationen (Regenwald, Solfataren- und Vulkangipfflora u. a.) veröffentlicht werden. Ich begnüge mich, hier vorläufig einige Hauptergebnisse dieser Mangrovenstudien zu geben.

1. Die Untersuchungen begannen mit einer Analyse der natürlichen Standorte, die sich auszeichnen durch eigenartige edaphische und atmosphärische Bedingungen. Nicht die physikalische, sondern die chemische Beschaffenheit des Substrats (Salzwassermangrove)

spielt im Leben der Assoziation eine Hauptrolle. Sie zeichnet sich aus durch starke Schwankungen der Salzkonzentration bei Flut und Ebbe. Die Gezeiten und atmosphärischen Bedingungen (Sättigungsdefizit und Temperatur der Luft, Bestrahlung, Regen und Wind) und die Physik des Substrats greifen ineinander und rufen die eigenartigen Schwankungen in der chemischen Beschaffenheit des Substrats hervor, wie sie bei keiner anderen tropischen Strandassoziation (*Barringtonia* und *Pes Caprae*) beobachtet werden. Dieser komplizierte Faktorenkomplex führt, kurz resümiert, zu folgenden zwei Prozessen: Bei Ebbe ein allmähliches Steigen der Salzkonzentration der Bodenlösung über die des Meerwassers von tieferen nach oberflächlichen Schichten und bei Flut ein allmählicher Ausgleich dieser Konzentration der Bodenlösung mit der des Meerwassers. Die größten Schwankungen finden sich also in oberflächlichen Schichten, die für die Bewurzelung in Frage kommen. Bei atmosphärischen Bedingungen, die eine starke Verdunstung des Wassers bewirken, können in diesen Schichten am Ende der Ebbe mittlere Konzentrationen von NaCl bis zu 8—12 ‰ erreicht werden, während sie am Ende der Flut kaum mehr Kochsalz enthalten, als das darüber fließende Meerwasser. An Küsten mit einem trockeneren Klima sind die Konzentrationsschwankungen am stärksten. Zwischen Absorption und Verdunstung der Pflanze entsteht dort ein zu großes Mißverhältnis, die Assoziation tritt an diesen Küsten spärlicher auf und wird einförmiger.

Von den atmosphärischen Faktoren der natürlichen Standorte sind zu erwähnen: verhältnismäßig starke Schwankungen im Sättigungsdefizit der Luft, regelmäßig wiederkehrende starke Winde, die für die Wasserökonomie von großer Bedeutung sind, ebenso wie die strahlende und gespiegelte Wärme und das starke, an kurzwelligen Strahlen reiche Licht.

2. Die Mangrove ist weder geographisch, noch morphologisch eine scharf umgrenzte Assoziation. Ein Austausch von einigen Arten mit der *Barringtonia*-Assoziation kommt hier und da vor. Die „Eindringlinge“ in der Mangrove nehmen auf den typischen Substraten die physiologischen Eigenarten (Erhöhung des osmotischen Druckes, schnelle Regulationsfähigkeit) der Mangroven an. Die Mangroven sind fakultative Halophyten, sie gedeihen mehr oder weniger alle sowohl in hochkonzentrierten Salzlösungen, als in gewöhnlicher Erde.

Die allgemeine Physiognomie läßt keinen Schluß zu auf eine schwierige Wasserversorgung. Die verhältnismäßig großen, etwas lederartigen, zum Teil glänzenden Blätter der Mangroven sind

typisch für die tropischen Mesophytenbäume der feuchtesten Gebiete (Regenwald). Die Charakteristik der Physiognomie der Assoziation liegt vielmehr in der eigenartigen Bewurzelung, dem Auftreten verschiedener Arten in Beständen und in der Viviparie. Die anatomischen Untersuchungen haben gezeigt, daß die Mangroven keine „Xerophyten“ sind; ihre Blätter haben sämtliche Merkmale (etwas verdickte Cuticula, z. T. schwach eingesenkte Stomata, Hypoderm), die bei sehr vielen tropischen Mesophytenbäumen der Regenwälder noch weit stärker entwickelt sein können (*Ficus*-Arten, *Mangifera indica*, *Garcinia*-Arten, *Mimusops* u. v. a.) und auch bei den nahen Verwandten der Rhizophoren in den Regenwäldern (*Carallia*, *Gynotroches*) ebenfalls beobachtet werden. Das Vorkommen von sezernierenden Hautdrüsen bei verschiedenen (salzspeichernden) Mangroven ist sogar ein Hygrophyten-Merkmal. Im Vergleich zu den Vertretern der anderen Strandassoziationen der Tropen (*Barringtonia*, *Pes Caprae*) sind die Mangroven viel weniger xeromorph. Ihre schwach xeromorphen Merkmale sind nicht als direkte Anpassung (ontogenetische Induktion) an das Leben auf einem extremen Standort entstanden und nicht auf spezielle edaphische Faktoren (Salzgehalt) zurückzuführen, sondern sie müssen, wie die der nahen Verwandten der Regenwälder und der tropischen Mesophyten im allgemeinen, als eine alte Anpassung (phylogenetische Induktion) an das eigentümliche Klima der Tropen (plötzliche starke Schwankungen im Sättigungsdefizit der Luft, starke Insolation etc.) gelten. Diese Struktur wird auch bei den dauernd in süßem Wasser stehenden Mangroven wiedergefunden.

Die stärkere Ausbildung des Hypoderms der in Salzwasser stehenden Mangroven gegenüber der der Süßwassermangrove ist eine morphologische Veränderung, die nicht bei allen Arten gleich stark in die Augen springt. Die stärkere „Sukkulenz“, also die Zunahme des Hypoderms, die „halophile Paravariante“ DETTOS, stellt eine Erscheinung dar, die zu den „Osmomorphosen“ (KÜSTER) gerechnet werden kann. Die Laboratoriumsversuche haben gelehrt, daß die Erhöhung des osmotischen Druckes durch Kultur in konzentrierten Nährlösungen verschiedener Salze ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{MgSO}_4$ ) das Wachstum des Hypoderms anregt und dadurch eine Zunahme der Blattdicke bewirkt wird. Eine Tendenz zur Verlagerung der Spaltöffnungen etwas unterhalb der Blattoberfläche ist deutlich bemerkbar. Es gelang weiter, junge Rhizophoren- und *Sonneratiapflanzen* längere Zeit hindurch mit Wasser zu injizieren und die „Sukkulenz“ durch Wachstum des Hypoderms merklich zu steigern. Solche Blätter ähneln denen der am Standort ge-

wachsenen Pflanzen außerordentlich. Bei diesen Versuchen zeigte sich, wie am Standort, ein Unterschied der „Sukkulenz“ zwischen den jungen, ausgewachsenen Blättern und den älteren Speicherblättern. Die Beobachtungen in dieser Richtung machen es wahrscheinlich, daß die „Sukkulenz“ der in Salzwasser stehenden Mangroven eine, durch den hohen Turgordruck der Zellen bedingte, hypertrophische Wachstumserscheinung darstellt. Die jeweilige starke osmotische Leistung der Wurzeln bei Flut führt, besonders bei etwas gehemmter Transpiration, zu einer stets wiederkehrenden Überbilanz der Blätter und zur Bildung hyperhydrischer Gewebe. Die Anlage von lentizellenähnlichen Intumeszenzen an den Speicherblättern ist weiter ein Beweis für ihren Wasserreichtum. Bezeichnend ist es, daß die starke Bildung hyperhydrischer Gewebe, also stärkere „Sukkulenz“, nur bei den nicht sezernierenden Mangroven gefunden wird. Die Sekretion bei den salzspeichernden Arten verhindert den Wasserüberschuß und infolgedessen auch die stärkere Ausbildung des Hypoderms zu einem hyperhydrischen Gewebe. Bei starken Konzentrationsänderungen der Außenlösung infolge nicht genügend schnell eintretender Regulation der Wurzeln bei den nicht salzspeichernden Arten kann in den stark transpirierenden Assimilationsblättern zeitweilig eine geringe Unterbilanz eintreten, die durch die Lieferung von Wasser durch die Speicherblätter bald behoben wird. Diese Tatsache läßt uns das hyperhydrische Gewebe der Mangroven zwar als „kataplastische Hypertrophien“, aber gleichzeitig als eine zweckmäßige Variante der ursprünglichen, typischen Struktur betrachten.

3. Die Mangrove setzt sich zusammen aus salzspeichernden Arten, die das Vermögen besitzen, durch Sekretion von Salzlaugen ihre Blätter von den Salzmassen zu befreien (*Avicennia*, *Aegiceras*, *Acanthus ilicifolius*) und aus nicht salzspeichernden Arten, die keine Hydathoden besitzen und nicht sezernieren (*Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Sonneratia* und *Lumnitzera*). Die für verschiedene Arten beschriebenen „Lentizellhydathoden“ (ARESCHOUG) sezernieren nicht, sondern stellen Intumeszenzen dar, die durch ein subepidermoidales Korkgewebe unterhalb der Stomata entstehen. Die darüber gelegene Spaltöffnung ist unbeweglich, geöffnet, wird zuletzt abgeworfen, und Atmung und Transpiration finden durch die entstandenen lentizellenähnlichen Bildungen statt. Diese werden nur an den älteren Blättern, die die Funktion der Wasserspeicherung (Speicherblätter) übernommen haben, angetroffen. Man findet sie nur bei denjenigen Mangroven, die nicht sezernieren und sehr wasserreiche Blätter besitzen. Wir haben es hier zu tun mit

einer Reaktion der Pflanze auf Wasserüberschuß, ebenso wie die „Sukkulenz“ eine solche darstellt; sie ist mit der Theorie der „physiologischen Trockenheit“ der Mangrovestandorte nicht in Einklang zu bringen. Die sogenannten „Epithemhydathoden“ von *Lumnitzera* sind keine zur Sekretion befähigten Drüsen.

Die Sekretion von Salzlauge wird nicht allein bei feuchtem Wetter, sondern bei gut sezernierenden Pflanzen auch bei trockenem sonnigen Wetter wahrgenommen. Diese Tatsache deutet auf eine starke osmotische Tätigkeit der Wurzeln hin. Bei Ebbe und Steigerung der Konzentration der Bodenlösung wird die Drüsen-tätigkeit noch fortgesetzt. Wird die Wurzelsaugung durch Osmotica stark gehemmt, so hört die Sekretion auf. Die Versuche mit abgeschnittenen Blättern zeigen, daß die Drüsen die Salzlauge aktiv auspressen; Wurzelndruck ist dabei nicht beteiligt. Außer Kochsalz werden verschiedene andere Salze leicht ausgeschieden.

Die Salzlangensekretion hat im Leben der salzspeichernden Mangroven eine große Bedeutung. Sie verhütet eine zu große Salzanhäufung im Gewebe. Bei schlecht sezernierenden Pflanzen findet allmählich eine derartig schädliche Anhäufung statt, daß deren Blätter schließlich abfallen. Solche Pflanzen können sich auf die Dauer in der Assoziation nicht halten.

4. Die Untersuchungen über die Transpiration haben die früher mitgeteilte Tatsache, daß die Mangroven stark transpirierende Pflanzen sind, durchaus bestätigt. Diese Eigenschaft setzt eine starke Wurzeltätigkeit voraus, trotzdem Guttation oder Bluten nie beobachtet wurde. Trotz starker Schwankungen im Salzgehalt der Bodenlösung am Standort scheint kein großes Mißverhältnis zwischen Absorption und Transpiration einzutreten. Daß eine geringe Hemmung der Wurzelsaugung stattfinden kann, beweist das minimale „Sacken“ des Wasserspeichergewebes, wenn die Konzentration der Außenlösung stark steigt, was bei Ebbe, starker Insolation und großem Sättigungsdefizit der Luft an der Küste der weit im Meere liegenden Koralleninseln eintreten kann. Bilanzversuche mit verschiedenen Arten haben einen Einblick in die Verhältnisse von Absorption und Transpiration gegeben. Sie zeigten, daß nur starke Unterbilanz bei Konzentrationen eintritt, die bedeutend höher sind als am Standort. Bei Überführung aus Nährlösung mit 2—3 % NaCl-Zusatz in eine solche mit 8 % NaCl findet eine relative Hemmung der Wurzelsaugung statt, so daß ein geringes Defizit zwischen Absorption und Transpiration beobachtet wird und das Wassergewebe „sackt“, während die Assimilationsblätter völlig turgeszent bleiben. Die Transpiration wird bei

Konstanz der Außenbedingungen durch eine Schließbewegung der Stomata bald stark verringert. Die Regulation der Wurzeln setzt bald ein und nach einiger Zeit ist bei normaler Transpiration das Defizit ausgeglichen. Ein merkbarer Unterschied in der Zeitdauer der Wurzelhemmung ist zwischen salzspeichernden und nicht salzspeichernden Arten wahrzunehmen. Während bei diesen Versuchen die salzspeichernden Arten das Defizit innerhalb 1—2 Stunden beiseitigen, brauchen die nicht salzspeichernden dazu etwa 4—5 Stunden.

Diese Verhältnisse dürften denen am Standort zur Ebbezeit einigermaßen entsprechen, während nach Überführung von der stark salzhaltigen (8 %) Nährlösung in eine schwächere (3 %) eine Überbilanz der Blätter wahrgenommen wird; die Absorption überwiegt die Abgabe bedeutend, wobei das Speichergewebe nicht selten bis zur Infiltration gefüllt wird. Diese Erscheinung ist während der Flutzeit bei vielen nicht salzspeichernden Arten deutlich daran zu erkennen, daß die Speicherblätter glasig aussehen. Bei den salzspeichernden Arten verhütet die schnelle Regulation der Wurzeln und die Drüsentätigkeit eine derartige Überbilanz der Blätter.

Die Untersuchungen der Spaltöffnungsapparate am Standort mittels Infiltrations- und Kobaltpapiermethode beweisen die gute Regulationsfähigkeit der Schließzellen. Die Stomata der älteren Blätter (Speicherblätter) haben die Neigung, bewegungslos zu werden und sich dauernd zu schließen. An ihrer Stelle entstehen dann die bereits erwähnten lentizellenähnlichen Intumeszenzen.

Versuche mit abgeschnittenen Zweigen und Blättern geben oft falsche Auskünfte über die Regulation der Verdunstung, da bei solchen Versuchsobjekten die Stomata leicht starr werden und geöffnet bleiben.

Solche mit lentizellenähnlichen Intumeszenzen versehene Blätter zeigen eine sehr starke Wasserdampfabgabe und vertrocknen, wenn sie abgeschnitten sind, trotz großen Wasserreichtums in sehr kurzer Zeit, unter Einrollung der Unterseite des Blattes, also derjenigen, die lentizellenähnliche Intumeszenzen trägt.

Sämtliche Mangroven sind befähigt, mit den Blättern Wasser von außen aufzunehmen. Am Standort tritt dieser Fall bei den jungen Keimpflänzchen ein, wenn sie bei Flut unter Wasser stehen. Eine Wasserabsorption durch Blätter wird auch bei den nahen Verwandten des Inlandes und bei sehr vielen tropischen Mesophyten beobachtet.

5. Die Beobachtungen über Sekretion von Salzlaugen durch die Blätter verschiedener Mangroven, ihre starke Wasserdampf-

abgabe, trotzdem sie in konzentrierten Lösungen wachsen, setzt eine ausreichende osmotische Leistung der Pflanze voraus, die früher bereits nachgewiesen wurde. Die weiteren osmotischen Untersuchungen haben diese Frage wesentlich vertieft. Der hohe osmotische Druck der salzspeichernden Arten wird durch die Anhäufung von Kochsalz in den Blättern hervorgerufen. Bei den nicht salzspeichernden Arten wird dieser Druck durch andere osmotisch wirksame Stoffe hervorgerufen, vermutlich von den sehr reichlich in den Geweben vorhandenen „Gerbstoffen“. Es ist wahrscheinlich, daß diese „Gerbstoffe“ eine wichtige Rolle spielen bei der Erzeugung und Regulation der Turgordrucke.

Die Beobachtung, daß Blätter mit hohem osmotischen Druck in den Zellen auch eine intensive Gerbstoffreaktion geben, dürfte Interesse beanspruchen.

Abgesehen von den früher beschriebenen Studien gelang es weiter, die osmotischen Verhältnisse für Blatt und Wurzel von *Rhizophora*, *Avicennia* und *Acanthus ilicifolius* am Standort zu bestimmen. Dabei zeigte sich, daß der höchste Druck am Ende der Ebbezeit und der niedrigste am Ende der Flutzeit, sowohl im Blatte als in der Wurzel erreicht wird. Diese Tatsache steht im Einklang mit den Konzentrationsschwankungen der Bodenlösung während der Gezeiten. Wie auch früher bereits beobachtet und mitgeteilt wurde, liegen die Werte für die Wurzelepidermen bedeutend tiefer als für die Blattepidermen. So wurde an der Küste der Koralleninseln am Ende der Ebbezeit für *Rhizophora* im Blatte ein Druck von 148,4 Atm. und in der Wurzel ein solcher von 98,6 nachgewiesen, für *Avicennia officinalis* im Blatte 163,2 und in der Wurzel 96 Atm. Am Ende der Flutzeit war dieser Druck für *Rhizophora* im Blatte auf 77,8 und in der Wurzel auf 45,4 Atm. und für *Avicennia* im Blatte auf 82 und in der Wurzel auf 50,3 Atm. gefallen. Aus diesen Zahlen geht bereits die ungeheure Regulationsfähigkeit hervor. Sie gehen weit über die früher mitgeteilten hinaus, was dem Umstand zuzuschreiben ist, daß sie früher während der Flutzeit gewonnen wurden.

In künstlicher Kultur zeigen die salzspeichernden Arten die höchsten Drucke (für *Avicennia*-Kulturen in konzentrierten Lösungen bis zu 205 Atm.), wenn die Salzsekretion unterdrückt und die Transpiration ausgiebig ist.

Die osmotischen Untersuchungen an den sogenannten „Eindringlingen“ in den Mangroven ergaben übereinstimmend, daß diese Pflanzen alle befähigt sind, den osmotischen Druck zu erhöhen. Wie bereits erwähnt, sind sie hauptsächlich Vertreter

der den Mangroven nahegelegenen *Barringtonia*-Assoziation, die, entgegen der Annahme SCHIMPERs, keine echten Halophyten genannt werden dürfen, da an ihrem Standort Kochsalz im Substrat nicht oder in sehr geringen Mengen gefunden wird. Die Befähigung der Regulation des osmotischen Druckes ermöglicht es diesen „Eindringlingen“ (*Pemphis acidula*, *Excoecaria Agallocha*, *Sonneratia uliginosa*, *Heritiera littoralis*, *Dolichandrone spathacea*, *Cerbera manghas*), sich hier und da innerhalb der Mangrove anzusiedeln. Sie fehlen gänzlich im unverdünnten Meerwasser, weil sie den starken Konzentrationschwankungen der Bodenlösung nicht genügend angepaßt sind.

6. Das Studium der Wasserökonomie der Mangroven hat gezeigt, daß diese fakultativen Halophyten keine Xerophyten sind, infolgedessen auch eine starke Transpiration aufweisen, daß sie salzspeichernde und nicht salzspeichernde Arten enthalten, daß sie durch Salzspeicherung im Gewebe keine Schädigung erfahren, da Absalzung möglich ist, und daß sie durch einen besonders stark ausgeprägten molekularen Ökologismus auf dem extremen Standort gut gedeihen können.

Buitenzorg, Januar 1923.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Faber von Friedrich Carl

Artikel/Article: [Zur Physiologie der Mangroven. 227-234](#)