Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten.

Von

N. A. Maximow.

Die morphologischen und physiologischen Besonderheiten der Pflanzen trockener Standorte interessieren seit langem ebenso wie die Landwirte, die darin den Schlüssel zur Zucht dürreresistenter Sorten der Kulturpflanzen suchen, auch die Botaniker vom Fach, besonders solche, die sich mit Pflanzengeographie und Ökologie beschäftigen. Nach der einstimmigen Meinung der Fachleute muß das Wasser als der hauptsächlichste, die Physiognomie der Pflanzen einer Gegend bestimmende Faktor angesehen werden. Demnach sind auch Hydro-, Meso- und Xerophyten die wichtigsten ökologischen Typen der Pflanzenwelt, d. h. einerseits Wasser- und Halbwasserpflanzen, andererseits Wüsten- und Steppenpflanzen, und zwischen ihnen die Mittelgruppe der Mesophyten mit ziemlich unbestimmten Eigenschaften und Grenzen. Unsere Kulturpflanzen gehören fast alle dieser Mittelgruppe der Mesophyten an, und nur einige von ihnen, die am meisten trockenresistenten, können zu den Xerophyten gerechnet werden.

Welche sind nun die Besonderheiten, die den Xerophyten die trockenen und heißen Gegenden zu besiedeln erlauben, wo die Mesophyten des mäßig feuchten Klimas aus Wassermangel unvermeidlich zugrunde gehen? Die Antwort auf diese Frage suchte man seit langem in äußeren, ins Auge fallenden morphologischen und anatomischen Merkmalen dieser Pflanzen, wie Reduktion der Blattoberfläche, Ersatz der Blattspreiten durch Blattstiele oder sogar abgeflachte oder kantige Sprosse, Schutz der transpirierenden Fläche durch dicke Kutikula, Haare, Wachsüberzug usw. Daß die Aufmerksamkeit hauptsächlich auf äußere Merkmale gerichtet wurde,

war die natürliche Folge davon, daß die Forscher die Xerophytenflora nur auf ihren längeren oder kürzeren Reisen in die Wüsten kennen lernten, aber keine Gelegenheiten hatten, ihre physiologischen Eigenschaften genauer zu studieren. Nur durch die Gründung botanischer Versuchsstationen und Laboratorien in den Steppen und Wüsten wurde das Studium der Xerophyten an ihren natürlichen Standorten und ein tieferes Eindringen in die Eigentümlichkeiten ihrer Lebensweise ermöglicht. Die erste Stelle unter diesen Laboratorien gebührt dem botanischen Wüstenlaboratorium des Carnegie Instituts in Tucson (Staat Arizona der Vereinigten Staaten Nordamerikas). Da auch für Rußland, seiner geographischen Lage zufolge, das Studium der dürreresistenten Pflanzen von großer Bedeutung ist, wurden auch dort Laboratorien solcher Art begründet; im Jahre 1913 wurde ich nach Tiflis berufen, um das pflanzenphysiologische Laboratorium beim dortigen botanischen Garten zu begründen, das die Aufgabe haben sollte, die physiologischen Eigenschaften der Flora des Kaukasus zu erforschen. Während der ersten 6 Jahre bestand eine der wichtigsten Aufgaben dieses Laboratoriums unter meiner Leitung darin, auf das genaueste diejenigen physiologischen Eigentümlichkeiten der Xerophyten zu erforschen, die ihre hervorragende Dürreresistenz bedingen können. Obgleich die Untersuchungen noch nicht gänzlich abgeschlossen sind (sie werden nach meiner Abreise von meinem Mitarbeiter im Tifliser Laboratorium, jetzt dessen Vorsteher, W. G. Alexandrov in derselben Richtung weitergeführt), so erlauben sie doch, die auf ungenaue Vorstellungen gegründeten Ansichten über die Wasserbilanz der Xerophyten bedeutend zu ändern. In der folgenden Mitteilung sind die wichtigsten bisherigen Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammengestellt.

Schon die oberflächlichste Bekanntschaft mit der Xerophytenflora solcher Halbwüsten, wie die schon am Anfang des Sommers austrocknende Umgebung von Tiflis, berechtigt zu dem Schluß, daß die Mehrzahl der einheimischen Xerophyten, die ohne Schaden die Sommerdürre aushalten können, sich gar nicht so sehr in ihrem Habitus und ihrer Struktur von denjenigen Mesophyten unterscheiden, die zusammen mit ihnen während des regenreichen Frühjahrs sich entwickeln, später aber unter den sengenden Strahlen der Sonne zugrunde gehen. Ein einfacher Versuch lehrt uns auch, daß von einem besonders großen Schutz der Xerophyten gegen Wasserabgabe keine Rede sein kann: es genügt an einem heißen Tage,

den Sproß eines solchen Xerophyten, wie z. B. des bekannten *Peganum harmala,* zu pflücken, um ihn schon in den Händen des Beobachters welken zu sehen, noch ehe es gelingt, ihn ins Laboratorium zu bringen. Ähnliche Beobachtungen an den Xerophyten Ost-Javas hatten Kammerling (1) zur Überzeugung gebracht, daß solche Pflanzen, die in den trockensten Gegenden einheimisch sind, nach dem Abschneiden aber schnell welken, aus der Zahl der „echten" Xerophyten gestrichen und zu den Pseudo-Xerophyten gerechnet werden müssen, ein Vorschlag, der gewiß nicht angenommen werden kann, aber dafür bezeichnend ist, wie tief bei den Botanikern der Gedanke sich eingebürgert hat, daß die Xerophyten sich durchaus durch eine sehr geringe Transpiration auszeichnen müssen.

Beobachtungen solcher Art, wie auch die Angaben der Züchter, daß die dürreresistenten Kulturpflanzen durch keine besonders starke Entwicklung des Haarkleides, der Wachsüberzüge und anderer äußeren Schutzmittel gegen Wasserabgabe sich auszeichnen, veranlaßten mich schon zu Beginn der Arbeiten des Pflanzenphysiologischen Laboratoriums in Tiflis, die Transpiration der Pflanzen von xero- und mesophytem Typus vergleichend zu untersuchen. Die Bedingungen dafür waren besonders günstig, da das Laboratorium von den Xerophyten der trockenen Abhänge des botanischen Gartens unmittelbar umgeben ist, und daneben die schattigen, künstlich bewässerten Teile des Gartens eine genügende Auswahl ausgesprochener Mesophyten erlauben.

Wir haben uns in erster Linie mit der Intensität der Transpiration, d. h. mit der Bestimmung des Wassergewichtes, das die Flächeneinheit einer Pflanze in der Zeiteinheit verliert, befaßt, da ja die Intensität der Transpiration als ein unmittelbares Maß für den Schutz der Oberfläche der Pflanze gegen Wasserverlust angesehen werden kann. Für die Versuche, die ich zusammen mit Frl. L. G. Badriev und Frl. W. A. Simonov (2) angestellt habe, bedienten wir uns außer den wildwachsenden Xero- und Mesophyten des Botanischen Gartens auch der in der kaukasischen Abteilung des Gartens kultivierten typischen Xerophyten Armeniens. Die wichtigsten Ergebnisse sind in Tabelle I zusammengestellt, worin die Intensität der Transpiration in Milligramm auf 1 qcm Blattoberfläche pro Stunde und auf ein und dasselbe Sättigungsdefizit der Luft von 10 mm umgerechnet worden ist. Die Versuche wurden im Schatten mit abgeschnittenen und in Wasser gestellten Pflanzen durchgeführt.

Tabelle I.

Intensität der Transpiration bei Xero- und Mesophyten.

a) Mesophyten:		b) Xerophyten:	
Lamium album	3,6	*Sedum maximum*	2,8
Viola odorata	4,0	*Zygophyllum Fabago*	4,9
Papaver strigosum	4,1	*Verbascum ovalifolium*	8,8
Vinca major	4,5	*Alcea ficifolia*	9,8
Sonchus oleraceus	4,5	*Stachys Kotschyi*	12,7
Campanula rapunculoides	4,8	*Cladochaeta candidissima*	13,2
		Falcaria Rivini	13,7

Wie aus der Tabelle ersichtlich, haben die Xerophyten eine weit höhere Intensität der Transpiration als die Schatten-Mesophyten; nur das sukkulente *Sedum maximum* macht in dieser Hinsicht eine Ausnahme. Sogar die stark behaarte *Stachys*- und *Cladochaeta*-Art zeigt keine Tendenz zur Einschränkung der Transpiration. Diese hohe Intensität der Transpiration ist jedoch nicht ganz unerwartet: Schon ihrem Standorte nach sind die Xerophyten Sonnenpflanzen, und zahlreiche Versuche einer ganzen Reihe von Forschern, mit Geneau de Lamarlière (3) an der Spitze, bis zu den im Tifliser Laboratorium erhaltenen Versuchsresultaten von Frl. L. D. Frey (noch nicht veröffentlicht) und Frl. L. N. Kochanowsky (4) haben zweifellos festgestellt, daß die in direktem Sonnenlichte aufgewachsenen Pflanzen eine viel höhere Transpirationsintensität besitzen als die, die sich im Schatten entwickelt haben. Als Beispiel will ich hier nur die Bestimmungen der Transpirationsintensität bei *Helianthus annuus* und *Phaseolus vulgaris*-Pflanzen von L. D. Frey anführen, die in der Sonne und im Schatten in Töpfen aufgezogen waren und während des Versuches gleich beleuchtet (mit Sonnenlicht) wurden.

Tabelle II.

Die mittleren Tageswerte der Transpirationsintensität bei Sonnen- und Schattenpflanzen.

		Schattenpflanzen:	Sonnenpflanzen:
Helianthus annuus —	8./VI.	6,6	8,2
	9./VI.	7,6	8,7
	10./VI.	8,0	9,6
Phaseolus vulgaris —	27./VI.	5,5	9,1
	28./VI.	5,3	8,2

Wenn also die Xerophyten ihre Transpiration einschränken, so geschieht das nur durch allgemeine Reduktion ihrer Blattober-

flächen, keinesfalls aber (eine Ausnahme bilden vielleicht die Sukkulenten, die überhaupt einen besonderen physiologischen Typus darstellen) durch Herabsetzung der Transpirationsintensität auf die Flächeneinheit, und ein größerer Schutz ihrer Epidermis gegen Wasserverluste spielt dabei keine Rolle. Im Einklange mit dieser Schlußfolgerung stehen auch die bekannten anatomischen Befunde W. R. Zalenskys (5), der gezeigt hat, daß die Zahl der Spaltöffnungen auf die Flächeneinheit bei stärker xerophytisch gebauten Pflanzen größer ist als bei weniger xerophyten, und daß bei einer und derselben Pflanze die höher inserierten Blätter, die sich bei größerer Wasserabgabe und erschwerter Wasseraufnahme entwickelt hatten, viel mehr Spaltöffnungen besitzen als die niedriger am Stengel befestigten. Eine Bestätigung dieser Schlußfolgerung können wir auch in der im Tifliser Laboratorium durchgeführten und noch nicht veröffentlichten Untersuchung von W. G. Alexandrov finden, worin in sorgfältig ausgeführten Versuchen, mit Anwendung verschiedener Methoden zur Bestimmung der Transpiration, unzweifelhaft festgestellt worden ist, daß die Blätter höherer Insertionsstufen unter gleichen äußeren Bedingungen, auf die Flächeneinheit bezogen, beträchtlich mehr Wasser verlieren als die Blätter der niedrigeren Insertionsstufen. Ich führe hier einen von seinen Versuchen an, den er in einer, anderen Fragen gewidmeten Abhandlung veröffentlicht hat (6).

Tabelle III.

Die Transpiration der *Helianthus*-Blätter.

Insertionsstufe	10	18	24
Intensität der Transpiration .	1,89	2,45	3,39

Die Transpiration der Pflanzen ist eng verbunden mit der Kohlensäureassimilation. Dieser Zusammenhang besteht darin, daß die Kohlensäure in das Blatt durch dieselben Spaltöffnungen eintritt, durch die der Wasserdampf austritt. Daraus folgt, daß, wenn bei intensiver Assimilation die Spaltöffnungen weit geöffnet sind, die Pflanze viel Wasser verbrauchen muß, daß aber, wenn wegen Wassermangels die Spaltöffnungen sich schließen, auch die Assimilation eingestellt wird. Eine Pflanze, die wegen äußerster Luft- oder Bodentrockenheit in einen Zustand fortwährenden Welkens gerät, hungert unvermeidlich und entwickelt sich langsam; hiermit vor allem erklärt sich die kümmerliche Entwicklung der Pflanzen auf trockenen Standorten oder in trockenen Jahren. Dieser Zu-

sammenhang zwischen Transpiration und Assimilation findet seinen quantitativen Ausdruck in dem (in der landwirtschaftlichen Literatur schon seit langem angenommenen, oft aber ganz anders gefaßten) Begriff des Transpirationskoeffizienten, d. h. dem Verhältnisse zwischen dem Gewichte der in einer Vegetationsperiode produzierten Trockensubstanz und der Menge des in derselben Periode transpirierten Wassers. Bei ziemlich gleichen äußeren Bedingungen ist die Größe des Transpirationskoeffizienten für eine jede Pflanze ziemlich konstant, variiert aber bedeutend für verschiedene Pflanzen, und deswegen kann auch seine Größe bis zu gewissem Grade anzeigen, wie günstig für die Pflanze das Verhältnis zwischen seinen beiden Hauptprozessen, der Assimilation und der Transpiration, sich gestaltet hat.

Auf Grund der Bestimmungen des Transpirationskoeffizienten bei den Getreidepflanzen, aber mehr noch auf Grund rein theoretischer Betrachtungen hat sich bei den Agronomen schon seit langem die Ansicht fest eingebürgert, daß die Größe des Transpirationskoeffizienten unmittelbar auf den Grad der Dürreresistenz hinweisen muß: je niedriger der Koeffizient, d. h. je weniger Wasser bezogen auf die Gewichtseinheit der produzierten Trockensubstanz die Pflanze verbraucht hat, um so xerophiler ist sie und um so geeigneter für die Kultur in ausgeprägt trockenen Gegenden. Von demselben Standpunkt ausgehend haben die amerikanischen Forscher Briggs und Shantz (7, 8) in großem Maßstabe ausgeführte, umfangreiche Bestimmungen des Transpirationskoeffizienten (Water-requirement) bei vielen Sorten und Arten von Kulturpflanzen und wildwachsenden Gewächsen vorgenommen. Die Resultate ihrer Arbeit haben aber ihre Erwartungen nicht gerechtfertigt und haben sich überhaupt als wenig klar erwiesen: wenn auch für die Getreidepflanzen die früheren Beobachtungen bestätigt werden konnten, war doch für die anderen Pflanzen kein Zusammenhang zwischen Trockenresistenz und Transpirationskoeffizienten festzustellen.

Dieser negative Befund schien mir aber die Frage nicht ganz erschöpft zu haben, es schien mir also der Mühe wert, mich mit ihr näher zu befassen. Zu diesem Zwecke habe ich zusammen mit W. G. Alexandrov (9) im Laufe einiger Jahre die Wechselbeziehungen zwischen Transpiration und Assimilation wie bei den Kulturpflanzen, so auch besonders bei wildwachsenden Xerophyten untersucht; jedoch hielten wir es für besser, für diese Wechselbeziehung den Ausdruck „Produktivität der Transpiration“, der von

Prof. L. Iwanov (10) eingeführt wurde, zu verwenden. Wir verstehen darunter den reziproken Wert des „Transpirationskoeffizienten", d. h. die Menge (in Grammen) der während der Vegetationszeit angehäuften Trockensubstanz der Pflanze, bezogen auf 1 kg des verbrauchten Wassers. So erhält man Zahlen, die anschaulicher sind und mehr den Kern der Sache treffen.

Ich bin außerstande, hier alle von uns erhaltenen Resultate anzuführen; Tabelle IV enthält nur die Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Tabelle IV.

Produktivität der Transpiration nach den Versuchsergebnissen des Tifliser Pflanzenphysiologischen Laboratoriums.

Versuche des Jahres 1915	Transpirationskoeffizient	Produktivität der Transpiration	Versuche des Jahres 1916	Transpirationskoeffizient	Produktivität der Transpiration
Zygophyllum Fabago .	741	1,35	*Cladochaeta candidissima*	878	1,14
Artemisia scoparia . .	705	1,42	*Artemisia fasciculata* . .	800	1,25
Medicago sativa . . .	664	1,51	*Centaurea ovina* . . .	767	1,30
Cirsium acarna . . .	574	1,74	*Artemisia fragrans* . .	747	1,34
Helianthus annuus . .	569	1,76	*Euphorbia virgata* . .	696	1,44
Gossypium herbaceum (King.)	462	2,16	*Phaseolus vulgaris* . .	538	1,86
Triticum vulgare . .	435	2,30	*Helianthus annuus* . .	481	2,08
Salsola kali	273	3,66	*Amaranthus retroflexus* .	345	2,90
Zea Mays (Bessarabka)	260	3,85	*Kochia prostrata* . . .	331	3,02
			Portulaca oleracea . . .	308	3,25
			Panicum italicum . . .	302	3,31

Tabelle IV zeigt uns zuallererst, daß in ihrer oberen Hälfte, wo die Produktivität der Transpiration nicht größer ist als 1,5 g Trockensubstanz auf 1 l verbrauchten Wassers (Transpirationskoeffizient nicht kleiner als 650), Pflanzen zusammengestellt sind, die sich alle als typische Xerophyten erweisen, wie die *Artemisia*-Arten, *Medicago sativa*, die von Deckhaaren ganz graue *Centaurea ovina*, die weiße *Cladochaeta candidissima*. Die Mitte der Tabelle nehmen mehr oder weniger mesophile Pflanzen ein, wie die Bohne, der Weizen, die Sonnenblume, mit der Produktivität der Transpiration zwischen 1,5—2,5 g (Transpirationskoeffizient 650—400); und endlich am Ende der Tabelle finden wir wieder dürreresistente Pflanzen, wie die meistenteils einjährigen *Salsola*- und *Amaranthus*-Arten, und unter ihnen auch die Hirse und den Mais; die Produktivität der Transpiration dieser Gruppe ist höher als 2,5 g (Koeffizient weniger als 400).

Vergleichen wir diese Resultate mit den Bestimmungen der Transpirationsintensität der Pflanzen verschiedener ökologischer Typen, so sehen wir, daß die am intensivsten das Wasser abgebenden Pflanzen es am wenigsten produktiv verbrauchen: starker Wasserverbrauch deckt sich bei ihnen nicht mit entsprechender Erhöhung der Assimilation. Dabei ist zu bemerken, daß die meisten Xerophyten dieser Gruppe ein großes Wurzelsystem besitzen, das viele Male länger ist als die oberirdischen Teile; unwillkürlich bekommt man den Eindruck, als ob diese Pflanzen eine starke Saugpumpe nötig hätten, um das Wasser durch die stark entwickelten unterirdischen Teile zu befördern, und daß die stark transpirierenden Blätter als solche Saugpumpe funktionierten. Die das Wasser produktiver verbrauchenden Mesophyten zeichnen sich auch durch eine niedrigere Intensität der Transpiration aus, wie wir schon gesehen haben; und nur ein kleiner Teil infolge Einjährigkeit weniger typischer Xerophyten entspricht der auf Grund a priorer Betrachtungen gebildeten Vorstellung, daß die Xerophyten das Wasser produktiv verbrauchen müssen.

Alle bis jetzt besprochenen Versuche waren bei einer und derselben Bodenfeuchtigkeit durchgeführt worden, die 60 % der vollen Wasserkapazität des Bodens betrug; diesen Grad der Bodenfeuchtigkeit werden wir weiterhin als „optimal“ bezeichnen. Da das Wasser immer in genügender Menge vorhanden war, wäre es denkbar, daß die Xerophyten in unseren Versuchen ihren Wasserverbrauch nicht ganz ökonomisch gestaltet hätten, daß also erst bei höherer Bodentrockenheit ihre spezifischen Eigenschaften deutlicher hervortreten würden. Um Zweifel solcher Art zu beseitigen, haben wir parallel mit der oben angeführten eine zweite Serie von Versuchen angestellt, worin die Bodenfeuchtigkeit immer nur 40 % der Wasserkapazität betrug. Für die ziemlich schwere Tonerde, die wir zu unseren Versuchen gebrauchten, entsprach diese Verminderung des Wassergehaltes einer Verkleinerung der für die Pflanze zugänglichen Wassermenge um das Doppelte. Diesen Feuchtigkeitsgrad werde ich im weiteren als „minimal“ bezeichnen, eine Bezeichnung, die um so mehr der Wirklichkeit entspricht, als in dem heiß-trockenen Klima von Tiflis die Pflanzen dieser Serie oft wirklich minimale Dimensionen zeigten.

Das nächste Ziel dieser Versuchsserie war zu verfolgen, wie die Verminderung der Bodenfeuchtigkeit auf die Trockensubstanz bei Pflanzen verschiedener ökologischer Typen und auf die Pro-

duktivität der Transpiration einwirkt. Antwort darauf gibt uns Tabelle V, in der die Größe der Ernte in Gramm und in relativen Zahlen (die Ernte bei optimaler Bodenfeuchtigkeit für 1,00 angenommen), sowie auch die relativen und absoluten Werte der Produktivität der Transpiration angeführt sind.

Tabelle V.

Vergleichung der Erntegröße und der Produktivität der Transpiration bei Pflanzen, die bei verschiedener Bodenfeuchtigkeit aufgezogen wurden.

	Bodenfeuchtigkeit	Erntegewicht		Produktivität der Transpiration	
		absolut	relativ	absolut	relativ
Brassica sinapistrum	60	21,72	1,00	1,15	1,00
	40	5,87	0,21	1,24	1,08
Artemisia fasciculata	60	30,16	1,00	1,25	1,00
	40	16,74	0,56	1,05	0,84
Centaurea solstitialis	60	67,48	1,00	1,34	1,00
	40	32,32	0,48	1,44	1,07
Zygophyllum Fabago	60	68,98	1,00	1,47	1,00
	40	51,12	0,74	1,21	0,82
Phaseolus vulgaris	60	41,88	1,00	1,86	1,00
	40	20,23	0,48	1,98	1,06
Helianthus annuus	60	120,05	1,00	2,13	1,00
	40	52,0	0,43	2,01	0,94
Verbascum ovalifolium	60	86,24	1,00	2,03	1,00
	40	49,15	0,57	2,03	1,00
Atriplex hortensis	60	16,09	1,00	2,26	1,00
	40	4,28	0,27	2,02	0,89
Datura Stramonium	60	24,89	1,00	2,32	1,00
	40	4,57	0,18	2,70	1,16
Amaranthus retroflexus	60	96,52	1,00	2,90	1,00
	40	75,51	0,78	3,50	1,23
Panicum italicum	60	121,30	1,00	3,31	1,00
	40	85,31	0,70	3,66	1,11
Zea Mays	60	50,57	1,00	3,48	1,00
	40	26,06	0,52	4,55	1,35

Vergleichung der Erntegrößen zeigt uns, daß in den meisten Fällen die Verminderung der der Pflanze zugänglichen Wassermenge um das Doppelte auch eine ungefähr ebenso große Verkleinerung des Trockensubstanzgewichts zur Folge hat, wobei die Xerophyten keine besonderen Vorteile vor den Mesophyten zeigen. Daraus erhellt, daß die Xerophyten keine trockenheitliebenden

Pflanzen sind: Überfluß des Wassers im Boden befördert ihr Wachstum, Wassermangel drückt es sichtbar herab. Wenn wir also diese Pflanzen in der Natur ausschließlich auf trockenen Standorten antreffen, so müssen wir dies hauptsächlich ihrem langsamen Wachstum und ihrem Bedürfnis nach Sonnenlicht zuschreiben; die schnellwachsenden Mesophyten unterdrücken die Xerophyten dort, wo nur für sie genug Wasser vorhanden ist. Was aber die Gruppe der schnellwachsenden Xerophyten betrifft, wie die Arten von *Panicum*, *Salsola Kali*, *Amaranthus* und andere annuelle Gewächse (bei denen wir schon die hohe Produktivität der Transpiration hervorheben konnten), so können diese auch in der Natur erfolgreich mit den Mesophyten konkurrieren; dank dieser Fähigkeit erweisen sie sich oft als lästige Unkräuter.

Was weiter die Produktivität der Transpiration betrifft, so zeigt uns Tabelle V, daß bei den meisten Pflanzen die Verminderung der Bodenfeuchtigkeit keine merkliche und bestimmte Veränderung dieser Größe hervorruft. Nur bei den schnellwachsenden, einjährigen xerophilen Pflanzen, die schon eine höhere Produktivität der Transpiration besitzen, erhöht sich die letztere unter dem Einfluß des Wassermangels; doch ist auch diese Erhöhung keine so bebedeutende, daß man darauf irgendwelche Schlüsse basieren könnte.

Wichtiger und interessanter als die Erforschung des Einflusses der Bodenfeuchtigkeit auf die Produktivität der Transpiration wäre das Studium des Einflusses der Luftfeuchtigkeit. Es ist schon längst in zahlreichen Arbeiten, von welchen ich nur diejenigen von Briggs und Shantz (8) und Tulaikov (11) erwähnen will, festgestellt worden, daß eine Erhöhung der Lufttrockenheit unvermeidlich eine Vergrößerung der Transpirationskoeffizienten, oder, was dasselbe ist, eine Verminderung der Produktivität der Transpiration zur Folge hat. Vom physiologischen Standpunkte aus ist dies ganz verständlich, da die Trockenheit der Luft die Diffusion des Wasserdampfes aus den Spaltöffnungen beschleunigt, während der Eintritt der Kohlensäure in das Blatt keine Beschleunigung erfährt. Da aber die Transpiration namentlich dadurch sich von der Evaporation unterscheidet, daß die Pflanze einigermaßen ihre Wasserabgabe regulieren kann, so entsteht die Frage, ob wir nicht bei den Xerophyten die Fähigkeit finden werden, ihre Transpiration so einzuschränken, daß dadurch die Assimilation so wenig wie möglich vermindert wird, mit anderen Worten: ob wir nicht infolge Erhöhung der Lufttrockenheit bei den Xerophyten ein geringeres

Fallen der Produktivität der Transpiration finden werden, als bei den Mesophyten zu bemerken ist.

Bis jetzt gibt es keine bestimmte Antwort auf diese Frage, hauptsächlich vielleicht deshalb, weil wir einstweilen noch nicht imstande sind, in unseren Versuchen die Luftfeuchtigkeit so leicht und einfach zu regulieren, wie wir es mit der Bodenfeuchtigkeit tun können. Ein Versuch zur Lösung dieser Frage ist von W. G. Alexandrov (12) durchgeführt. Als er die Produktivität der Transpiration bei Pflanzen, die vom 1. April bis zum 15. September zu verschiedenen Zeiten ausgesät worden waren, verglich, hatte er Gelegenheit, den Einfluß der zuerst ständig zunehmenden, später wieder allmählich abnehmenden Lufttrockenheit zu verfolgen. Wegen der geringen Zahl verfügbarer Vegetationsgefäße und der Dimensionen des Vegetationshäuschens im Tifliser Pflanzenphysiologischen Laboratorium mußte er sich leider auf zwei Pflanzenarten, *Helianthus annuus* und *Atriplex hortensis*, beschränken, von welchen er die letztere für dürresistenter hält als die erste. Bei diesen Versuchen hat sich herausgestellt, daß die Produktivität der Transpiration bei beiden Pflanzen in der Mitte des Sommers bedeutend fällt, im Herbst aber schnell wieder zunimmt. Der resistentere *Atriplex* zeigt diese Schwankungen in kleinerem Maße als die Sonnenrose; jedoch scheint es mir voreilig, allgemeine Schlüsse daraus zu ziehen. Ich führe hier eine kurze Übersicht über die Ergebnisse Alexandrovs an.

Tabelle VI.

Produktivität der Transpiration der zu verschiedenen Zeiten ausgesäten Pflanzen.

Datum der Aussaat:		1./IV.	1./V.	15./VI.	14./VII.	16./VIII.	15./IX.
Helianthus annuus	absolut	3,5	2,9	1,7	1,5	2,5	3,2
	relativ	100	83	49	43	72	95
Atriplex hortensis	absolut	4,0	3,0	2,2	2,3	2,9	3,8
	relativ	100	75	55	58	73	95

Wenn sich aber auch herausstellen sollte, daß die Xerophyten ihre Transpiration besser regulieren können als die Mesophyten, so könnte man doch schwerlich erwarten, daß zwischen diesen beiden Gruppen ein sehr scharfer Unterschied bestände. Daß es sich in Wirklichkeit so verhält, davon überzeugen uns die Untersuchungen von Frau T. A. Krasnosselsky-Maximow (13) über die periodischen Tagesschwankungen des Wassergehaltes der Blätter

verschiedener Pflanzen. Sie haben gezeigt, daß sogar bei den extremen Xerophyten in den heißen Mittagsstunden der Sommertage eine ansehnliche Wasserverarmung eintritt, die zu völligem Welken führt. So konnte bei *Zygophyllum Fabago* ein Verlust von 25—27 % des in den Blättern enthaltenen Wassers festgestellt werden, bei *Artemisia fasciculata* bis 28 %, bei *Salsola Kali* bis 22 %. Ebenso zeigten auch meine Untersuchungen über den Gang der Transpiration an hellen Tagen (14), daß die Transpiration der Xerophyten genau so gehorsam dem Gange der meteorologischen Faktoren folgt, wie diejenige der Mesophyten, daß also in dieser Hinsicht kein Unterschied zwischen ihnen bemerkt wird.

Die Gesamtheit der Arbeiten des Tifliser Pflanzenphysiologischen Laboratoriums, die zur Ermittelung der physiologischen Eigentümlichkeiten der Xerophyten vorgenommen wurden, führt uns also zu der Schlußfolgerung, daß wir uns von der Vorstellung trennen müssen, die Xerophyten seien Pflanzen, die trotz Wassermangels in der Luft und im Boden unbekümmert ihre Entwicklung fortsetzen können, weil sie von einer ganzen Reihe von Anpassungen (dicke Kutikula, Haare, Wachsüberzug) vor zu großem Wasserverlust sicher geschützt sind. Diese Anschauung trifft nur für Kakteen, Agaven, Aloë und andere sukkulente Pflanzen zu, kann aber gar nicht für unsere Steppen- und Halbwüstenxerophyten gelten, die keine großen Wasservorräte besitzen. Letztere Pflanzen verbrauchen das mit Mühe bezogene Wasser ziemlich wieder oder sogar sehr intensiv, sie verarmen sichtbar an Wasser in den Mittagsstunden; und das Verhältnis zwischen Wasserverbrauch und Trockensubstanzgewinn erweist sich für sie als nicht besonders günstig. Wie die Beobachtungen in den trockenen Gegenden zeigen, stellen selbst die resistentesten Xerophyten ihr Wachstum während der Zeit der höchsten Hitze und Dürre ein, um es erst dann wieder aufzunehmen, wenn das herbstliche Sinken der Temperatur und die ersten Niederschläge die Möglichkeit dazu bieten. Ferner entwickeln sich alle diese Xerophyten weit besser bei erhöhter Bodenfeuchtigkeit und können deshalb ganz und gar nicht als trockenheitliebende Pflanzen bezeichnet werden, will man diese Bezeichnung buchstäblich verstehen.

Was unterscheidet sie gleichwohl von den Pflanzen des Mesophytentypus? Darauf kann man kurz antworten: nicht Trockenheitsliebe, sondern Dürreresistenz. Alle Pflanzen, die starker Dürre ausgesetzt sind (mit Ausnahme vielleicht der Kakteen und einiger

anderer Sukkulenten), verlieren einen ansehnlichen Teil des in ihnen enthaltenen Wassers, und mit ihm auch ihren Turgor, kurz gesagt, sie welken. Und wollen wir den Unterschied zwischen dürreresistenten und nicht resistenten Pflanzen begreifen, müssen wir uns näher mit dem Zustande des Welkens bekannt machen.

Gewöhnlich ist man geneigt, das Welken als etwas für die Pflanze Schädliches und Verderbliches zu betrachten, als einen pathologischen Prozeß, dem die Pflanze jedenfalls vorzubeugen trachten muß. Diese Ansicht entspricht aber nicht ganz der Wirklichkeit. Das Welken ist eine natürliche und in ihren Folgen wohltätige Reaktion der Pflanze auf den Wassermangel in ihren transpirierenden Teilen. Das äußerliche Merkmal des Welkens, der Turgorverlust der Zellen hat eine wichtige Folge, nämlich den völligen Verschluß der Spaltöffnungen, wodurch der Wasserverlust vielerorts verringert und bei stark entwickelter Kutikula sogar ganz sistiert werden kann.

Aber außer diesem nützlichen Effekt (der Verlangsamung des Wasserverlustes) kann das Welken bei genügender Dauer und Intensität für die Pflanze auch schädliche Folgen haben. In seiner interessanten Untersuchung über das Welken unterscheidet Caldwell (15) zwei Fälle: vorübergehendes Welken (temporary wilting) und dauerndes (permanent wilting). Das erste stellt sich in allen Fällen ein, wo zu schnelle Wasserabgabe von der Wasseraufnahme nicht eingeholt werden kann, und verschwindet von selbst ohne neue Bodenbefeuchtung, schon bei Beseitigung der Bedingungen, die die erhöhte Wasserabgabe hervorgerufen hatten, z. B. bei Eintritt des Abends oder trüben Wetters. Für die Pflanze vergeht es gewöhnlich ohne Schädigung und spurlos. Das zweite, dauernde Welken tritt ein, wenn im Boden das ganze für die Pflanze zugängliche Wasser verbraucht ist und jeder weitere, wenn auch sehr unbedeutende Wasserverlust der Pflanze von außen nicht mehr ersetzt werden kann. Dieses permanente Welken, das die ganze Pflanze von den Blättern bis zu den kleinsten Verzweigungen des Wurzelsystems umfaßt, läßt tiefe Spuren in der Pflanze zurück: die Wurzelhaare werden plasmolysiert und sterben ab; selbst völlige Durchfeuchtung des Bodens ist nicht imstande, sogleich die frühere Schnelligkeit der Wasseraufnahme wiederherzustellen; dazu müssen erst neue Wurzelhaare ausgebildet werden. Wenn aber solches permanente Welken zu lange andauert, also der Wassergehalt in den lebenden Zellen der Pflanze unter das für das Leben unentbehrliche Minimum

sinkt, dann beginnt der Untergang der Pflanze. In der welkenden Pflanze beginnt vor dem völligen Absterben der Kampf um das Wasser in den einzelnen Teilen: die oberen Blätter saugen für gewöhnlich den unteren das Wasser ab und rufen hiermit deren Austrocknung oder ihr Abwerfen hervor. Einer ebensolchen austrocknenden Wirkung von seiten der transpirierenden Blätter können auch die wachsenden Sproßenden, die sich entfaltenden Blüten oder die reifenden Früchte ausgesetzt sein, was Wachstumshemmung, taube Blüten oder unentwickeltes Korn zur Folge hat.

Bedenken wir also, daß das Welken und zwar permanentes Welken für die Pflanzen trockner Standorte ein unvermeidlicher Zustand ist, so müssen wir bei ihnen nach Eigentümlichkeiten suchen, die ihnen dazu helfen, dieses Welken ohne schädliche Wirkungen oder mit dem minimalsten Schaden während einer langen Periode auszuhalten. Solche Eigentümlichkeiten können äußere morphologische oder anatomische und auch innere, physiologische sein. Ich bin geneigt, vor allem hierher den Reichtum der Xerophyten an verholzten Elementen zu zählen, der ihnen die allgemeine bekannte „Rauhheit" verleiht und der den schädlichen mechanischen Folgen des Turgorverlustes vorbeugt, wodurch der Turgorverlust bei den Xerophyten bei oberflächlicher Bedeutung oft gar nicht bemerkbar ist. Ebenso müssen auch die Ausbildung einer verdickten Kutikula, eines Wachsüberzuges, vielleicht auch der Deckhaare, die, wie wir gesehen haben, keinen sichtbaren Einfluß auf die Herabsetzung der Transpirationsintensität bei Pflanzen mit offenen Spaltöffnungen haben, ohne Zweifel die Wasserabgabe durch die Kutikula einer welken Pflanze bedeutend herabsetzen und eben damit der Pflanze helfen, die anhaltende Dürre ohne zu starken Wasserverlust zu ertragen. Wichtig ist auch die Wasserspeicherung in den oberirdischen oder in den unterirdischen Teilen der Pflanze (fleischige Wurzeln, Knollen, Zwiebeln, die so häufig bei den Xerophyten vorkommen); diese Wasservorräte, zwischen welkenden Blättern und Wurzeln eingeschaltet, werden langsam und allmählich verbraucht, und schützen die zarten wasseraufnehmenden Teile des Wurzelsystems vor der Austrocknung.

Jedoch sind nicht nur die äußeren Merkmale für die Xerophyten bezeichnend, mehr noch, nicht sie bedingen in erster Linie ihre Dürreresistenz. Die wichtigsten Faktoren der Dürreresistenz müssen wir in den inneren physiologischen Eigenschaften suchen. Eine von diesen Eigenschaften ist schon längst von Fitting (16) hervor-

gehoben worden, später auch von Iljin (17, 18) und in den Arbeiten des Tifliser pflanzenphysiologischen Laboratoriums (19), dies ist der verhältnismäßig hohe osmotische Wert in den Zellen der Xerophyten. Er erlaubt es den welkenden Xerophyten, eine höhere Saugkraft zu entwickeln, und deshalb werden sie beim Eintreten der Dürre in dem Kampf ums Wasser die Oberhand über die Mesophyten behalten. Die hohe Konzentration des Zellsaftes erleichtert außerdem den Xerophyten die Wasseraufnahme aus dem immer salzreichen Boden der trockenen Standorte und nähert sie einigermaßen den Halophyten. Schließlich kann, worauf ich schon im Jahre 1916 hingewiesen habe (20), bei den Xerophyten die hohe Konzentration des Zellsaftes mit der Anhäufung besonderer Schutzstoffe in ihren Zellen verknüpft sein, die das Plasma vor der schädigenden Wirkung der Dürre auf ähnliche Art schützen, wie das Anhäufen des Zuckers es vor der schädigenden Wirkung des Wasserentzuges während des Gefrierens schützt.

Die letzte Deutung findet eine unerwartete Bestätigung in den neuesten Untersuchungen von W. R. Zalensky (21) über die physiologische Wirkung des Höhenrauches oder „trockenen Nebels" auf die Pflanzen. Der Einfluß des trockenen Nebels, wie es diesbezügliche Versuche zeigten, ist auf die Wirkung hoher Temperatur in Vereinigung mit hoher Lufttrockenheit zurückzuführen. Die hohe Temperatur wirkt aber sehr eigenartig auf die Schließzellen der Spaltöffnungen ein: sie ruft nämlich in den Schließzellen Hydrolyse der Stärke hervor, erhöht dadurch ungeheuer den osmotischen Wert in diesen Zellen und führt infolgedessen zu weitem Öffnen des Spaltes, sogar in solchen Fällen, wo die Spaltöffnungen infolge des Welkens der Blätter sich schon geschlossen hatten. Solches Öffnen der Spaltöffnungen in trockener und heißer Luft führt selbstverständlich sehr bald zu völligem Austrocknungstod, und der Schutz der Pflanze durch das Welken tritt vielleicht in keinem anderen Falle so deutlich hervor, wie gerade in solchen Versuchen mit gewaltsam geöffneten Spaltöffnungen.

Weitere Versuche haben gezeigt, daß bei Pflanzen verschiedener ökologischer Typen das Öffnen der Spaltöffnungen unter dem Einflusse hoher Temperatur mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich geht; bei den dürreresistenteren Pflanzen (wie bei dem Mais, der Hirse) ist dazu eine viel längere Zeit nötig, als bei weniger dürreresistenten Pflanzen (wie dem Hafer, dem Buchweizen): damit kann vielleicht die höhere Dürreresistenz der ersteren gegenüber den letzteren erklärt werden.

Ich will an dieser Stelle die Frage nach dem Verhalten der Pflanzen verschiedener ökologischer Typen gegenüber dem Welken nicht näher erörtern. Erst jetzt habe ich die Möglichkeit erhalten, diese Frage, die ich in Tiflis in den Jahren 1918/1919 angefangen hatte zu bearbeiten, im Laboratorium für experimentelle Morphologie und Ökologie im Petersburger botanischen Garten weiter zu verfolgen; ich hoffe, sie in einer späteren Abhandlung näher behandeln zu können. Ich will nur ein wichtiges Ergebnis dieser Untersuchungen erwähnen, nämlich daß die dürreresistenten Arten im Gegensatz zu den typischen Mesophyten viel größere Schwankungen ihres Wassergehaltes, ohne zu welken, aufweisen und noch größere in turgorlosem Zustande ertragen. Solche Ergebnisse erlauben mir, die feste Überzeugung auszusprechen, daß, wenn wir uns von der Vorstellung losgesagt haben, daß die Xerophyten trockenheitliebende Pflanzen sind, die beinahe kein Wasser zu ihrer Entwicklung nötig haben, und wenn wir größere Aufmerksamkeit auf das Studium derselben im Zustande des Welkens richten werden, auf das Studium des Zustandes also, in dem sie einen beträchtlichen Teil ihres Lebens während der Trockenperiode zu verbringen gezwungen sind, daß wir alsdann schneller und richtiger zur Lösung des Problems der Dürreresistenz kommen werden, als auf der Suche nach den Anpassungen, die sogar bei reichlichem Wassergehalt des Bodens und der Luft ihre Wasserabgabe herabsetzen sollen.

Petersburg, Botanischer Garten. August 1922.

Zitierte Literatur.

1. Kamerling, Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? Flora, N. F., Bd. 6, 1914.
2. N. A. Maximow, L. G. Badriev und W. A. Simonov, Intensität der Transpiration bei Pflanzen verschiedener ökologischen Typen. Travaux du Jardin Botanique de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 109 (russ.).
3. Geneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. VI. Transpiration. Revue génér. de Bot., t. IV, 1892.
4. N. A. Maximow und L. N. Kochanowsky, Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen in der subalpinen Zone. Tagebuch des 1. Kongresses russischer Botaniker zu Petrograd, 1921, S. 31 (russ.).
5. W. R. Zalensky, Materialien zur quantitativen Anatomie verschiedener Blätter einer und derselben Pflanze. Mitteil. d. Polytechn. Inst. Kiew, 1904, Buch I (russ).

6. W. Alexandrov, O. Alexandrov, A. Timofeev, Die Wasserversorgung der Blätter und ihre Struktur. Memoiren der wissensch.-techn. Abteil. d. Botan. Gartens Tiflis, Lief. 2, 1921, S. 85 (russ. mit deutschem Resümee).
7. L. J. Briggs and H. L. Shantz, The water requirement of plants. I. Investigations in the Great Plains in 1910 and 1911. II. A review of the literature. U. S. Dep. of Agr. Bureau of Plant Ind. Bul. N. 284—285. Washington 1913.
8. L. J. Briggs and H. L. Shantz, Relative water requirement of plants. Jour. of agric. Research, vol. 3, N. I, 1914.
9. N. A. Maximow und W. G. Alexandrov, Die Produktivität der Transpiration und Dürreresistenz. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 139 (russ.).
10. L. A. Iwanov, Pflanzenphysiologie. Petersburg 1913 (russ).
11. N. Tulaikov, Die Transpirationskoeffizienten der Kulturpflanzen. Russ. Jour. f. experimentelle Landwirtschaft, Bd. 16, 1915, S. 36 (russ).
12. W. Alexandrov, Über die Produktivität der Transpiration. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, Serie II, fasc. 2, 1920 (russ. mit deutschem Resümee).
13. T. Krasnosselsky-Maximow, Die täglichen Schwankungen des Wassergehaltes in den Blättern. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 1 (russ.).
14. N. A. Maximow, Zur Frage über den täglichen Gang und Regulierung der Transpiration. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 23 (russ.).
15. J. S. Caldwell, The relation of environmental conditions to the phenomenon of permanent wilting in plants. Physiol. Researches, vol. I, N. I, 1913.
16. H. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, 1911, S. 209.
17. W. Iljin, P. Nasarova, M. Ostrovskaja, Der osmotische Druck der Pflanzen im Zusammenhang mit der Bodenfeuchtigkeit des Standortes. Bull. de l'Académie des Sciences de Petrograde, 1915, p. 749 (russ.).
18. W. Iljin, M. Ostrovskaja et M. Becker, Les limites de la pression osmotique et le xerophytisme. Travaux de la Société des Naturalistes de Petrograde, vol. 46, 1916, p. 117 (russ. mit französischem Resümee).
19. N. Maximow et T. Lominadze, Contributions à l'étude de la pression osmotique chez les plantes. Journal de le Société Botan. de Russie, vol. 1, 1916, p. 116 (russ. mit französischem Resümee).
20. N. Maximow, Recherches sur la transpiration des plantes xérophytes comparées à celles des mesophytes. Jour. de la Soc. Botan. de Russie, vol. 1, 1916, p. 56 (russ. mit französischem Resümee).
21. W. Zalensky, Über die physiologische Wirkung des Höhenrauches auf die Pflanzen. I. Ber. d. Landw. Landes-Versuchsstation zu Saratow, Bd. III, Lief. 1—2, 1921, S. 1 (russ. mit deutschem Resümee).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 62

Autor(en)/Author(s): Maximow N.A.

Artikel/Article: Physiologisch -ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. 128-144