

LEWART
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Beiträge zu einer vergleichenden Ökologie der Moor- und Salzpflanzen.

Von

Camill Montfort.

Mit 8 Kurven im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	98
Erster Teil: Experimentelles	100
I. Bemerkungen zur Methodik und Vorversuche	100
1. Methodisches	100
a) Der Apparat und sein Gebrauch	100
b) Zur Diskussion der Fehlerquellen	101
2. Vorversuche. Die Frage der rhythmischen Änderung der Wasser- aufnahme und der Einfluß des einfachen Auswechslens der Ver- suchslösung	103
II. Vergleichende Untersuchung der Wasserbilanz in den ver- schiedenen Medien	105
1. Die Bilanz in Nährlösung	107
2. Die Bilanz in Salzlösung	111
a) Diskussion der Versuche von Ricôme	111
b) Eigene Versuche	114
α) schwache osmotische Hemmung	114
β) starke osmotische Hemmung	116
γ) Ausgleich der starken Unterbilanz nach Beseitigung der Hemmung	122
3. Die Bilanz im Hochmoorwasser	125
a) Die Wurzel­­tätigkeit	125
b) Die Bilanz­­verhältnisse	127
α) Übergang von Nährlösung in Hochmoorwasser	129
β) Bilanz nach kürzerer und längerer Einwirkung des Moorwassers	131
$\alpha\alpha$) der Wasserbedarf bleibt derselbe wie in Nährlösung	131
$\beta\beta$) der Wasserbedarf wird gesteigert durch Erhöhung der Tran- spiration	135
4. Die Bilanz bei starker Vergiftung und Abtötung der Wurzeln mittels Salzsäure	137

Zweiter Teil: Theoretisches nebst Beobachtungen auf Salzmooren	140
A. Die Wasserbilanz der Salzpflanzen und ihre Beziehungen zur Xeromorphie; allgemeine Kritik des Halophytenproblems	141
I. Woran die Halophytenliteratur krankt und worauf es eigentlich ankommt	141
1. »Salzpflanzen«, »Strandpflanzen« und »halophile Xerophyten« .	141
2. Die Bedeutung des osmotischen Wertes und ihre Grenzen . .	144
3. Die osmotische Leistung der Wurzeln	147
II. Zur Ökologie der Salz- und der Steinkohlenmoore; bestehen physiologische Beziehungen zwischen Torf- und Salzboden-Rhizosphäre?	150
1. Rezente Salzmoore	150
a) Allgemeines	150
β) Beobachtungen am Standort und im Laboratorium	152
aa) Guttation, Salzsekretion und Wurzeldruck	153
ββ) Transpirationsversuche und Rückschlüsse auf die Bilanz	156
γ) Erledigung eines Einwandes und Aufgaben künftiger Forschung	158
2. Steinkohlenmoore	159
B. Das Problem der Xerophyten auf nassem Substrat und die Hypothese einer »physiologischen Trockenheit« in früheren Zeiten	161
Kurzer Überblick der Arbeit und Zusammenfassung einiger Ergebnisse . . .	166
Angeführte Literatur	169

Einleitung.

Zwei mögliche Einwände, ein rein methodischer und ein physiologischer, erfordern die Ergänzung unserer früheren Versuche und Beobachtungen über Guttation und Blüten in sauren Moorwässern (vgl. Montfort 1921) und der aus ihnen abgeleiteten Schlüsse auf physiologische Nässe des Hochmoorbodens, nach der quantitativen Seite hin.

Zunächst könnte man geltend machen, die Guttationsmethode sei zu grob, um schon anfangs vorhandene, geringe Hemmungen der Wasseraufnahme erkennen zu lassen. Hier würde die Methode sogar bei einer technischen Verfeinerung durch genauere Bestimmung des Zeitpunktes der Tropfenabscheidung mit dem Horizontalmikroskop und der Messung der Ausflußmenge noch versagen. Die Gründe dafür habe ich schon früher (1920 p. 510) angegeben; sie beruhen auf unserer Unkenntnis der genaueren Proportionalität zwischen Aufnahme und Abscheidung des Wassers in sehr kurzen Zeiträumen. Weiterhin könnte man einwenden, die unter Ausschluß der Transpiration erfolgte Wasseraufnahme der Wurzeln sei auch bei starker Blutung

doch immerhin gering im Vergleich zu der Wassermenge, die einen ansehnlichen Transpirationsverlust zu decken habe. Die Wasseraufnahme müsse daher bei normalen oder gar gesteigerten Transpirationsbedingungen studiert werden. Erst wenn sie unter solchen Umständen, die ja auch den am Standort bei Besonnung eintretenden entsprächen, relativ ungehemmt gefunden würde, sei der Schluß auf die Bedeutungslosigkeit des sauren Moorwassers im fraglichen Sinne hinreichend begründet.

Es war also unsere Aufgabe: 1. Die Wasseraufnahme transpirierender Pflanzen nach Beeinflussung der Wurzeln durch Hochmoorwasser einige Stunden lang zu ermitteln. 2. Zu prüfen, ob sie bei Erhöhung der Transpiration, also des Bedarfs, in ausreichendem Maße ansteigt. Dies führte 3. zur Bestimmung des Verhältnisses zwischen Transpiration und Absorption und erforderte die gleichzeitige Kenntnis der Wasserabgabe. An Stelle der bisherigen einfachen Versuchsanordnung trat das Potometer.

Da das Ergebnis der Guttationsversuche mit Hochmoorpflanzen (insbesondere die Standortversuche) solche Fragen für diese normalen Verbraucher sauren Moorwassers weniger bedeutungsvoll erscheinen ließ, diese zudem infolge ihres rasigen Baus sich schwer zu Potometerversuchen eignen, durfte ich mich ganz auf geeignete Nicht-Moorpflanzen beschränken. Gerade hier, wo ja, wie wir sahen, im Gegensatz zu den Hochmoorpflanzen mehr oder minder rasch eine Giftwirkung die Geschwindigkeit des Wasserverkehrs beeinflußt, konnten quantitative Versuche von großem theoretischem Wert sein. Davon wird im theoretischen Teil noch die Rede sein. Hier sei aber im Anschluß an das früher über Potometer-Versuche Gesagte (vgl. 1920 p. 470) ausdrücklich hervorgehoben, daß ihre größere physiologische Exaktheit erkauft ist durch geringere ökologische Beweiskraft. Denn für solche Versuche gibt es keine Möglichkeit der Bestätigung bei natürlicher Konstellation der edaphischen Bedingungen, wie wir sie für die Guttationsversuche im Laboratorium mit Erfolg am Standort fanden. So, hoffe ich, wird man auch verstehen, weshalb ich mit der Veröffentlichung der folgenden, zumeist vor vielen Jahren angestellten Versuche solange zögerte, bis mir nach

Begründung der Guttationsmethode (1920) und ihrer Anwendung auf das Moorproblem (1921) die physiologischen und ökologischen Grundlagen ausreichend erschienen.

Bei der späteren Durcharbeitung der Versuchsergebnisse erweiterte sich das ursprünglich ökologische Thema über das Moorproblem hinaus nach zwei Seiten; 1. nach der allgemein-physiologischen Seite hin. Dies führte zu einer vergleichenden Untersuchung der Wasserbilanz unter verschiedenen Bedingungen. 2. nach dem Halophytenproblem hin. So wird der Versuch gemacht, das Problem der »physiologischen Trockenheit« nassen Substrates auf breiter physiologischer Basis mit Hilfe der vergleichenden Methode zu klären. Denn dies ist die einzige Möglichkeit, wichtige Probleme der Geobotanik auf induktiv-ökologischem Wege ihrer Lösung entgegenzuführen.

Der Plan zu solcher Behandlung pflanzengeographischer Probleme geht zurück auf Exkursionen während der Jahre 1911 und 1912 auf dem Kirchseeoner Moor bei München. In Bonn fand ich dann bei Herrn Prof. Dr. Fitting wachsende Anteilnahme an meinen Bestrebungen. Dafür, vor allem aber für die Förderung in rein physiologischen Fragen, fühle ich mich meinem verehrten Lehrer zu dauerndem Dank verpflichtet.

Erster Teil: Experimentelles.

I. Bemerkungen zur Methodik und Vorversuche.

Einige Vorversuche waren in erster Linie nötig, um die Leistungsfähigkeit des Potometers kennen zu lernen. Ferner mußte die Wasseraufnahme der Wurzeln in Nährlösung auf das Vorkommen periodischer Änderungen bei Konstanz der Außenfaktoren untersucht und der Einfluß des einfachen Auswechslens der Versuchslösung geprüft werden.

I. Methodisches.

a) Der Apparat und sein Gebrauch.

Benützt wurde ein verbessertes Pfeffer'sches Potometer, das mit der Eigenschaft, die einer eingesetzten Pflanze gebotene Versuchslösung auswechseln zu lassen, den Vorteil verband, daß es sich auf eine Wagschale stellen ließ. So konnte

gleichzeitig auch die Transpiration mit hinreichender Genauigkeit bestimmt werden.

Das Gefäß besaß einen 3—5 cm weiten Hals und verbreiterte sich nach unten wie ein Erlenmeyer-Kolben. Die in Nährlösung herangezogenen Versuchspflanzen (*Zea Mays*, *Impatiens parviflora*, *Phaseolus multiflorus* u. a.) wurden im mittleren Loch eines halbierten und dreifach durchlöchernten Gummistopfens befestigt und mit Watte und Kakaobutter über dem Wurzelhals abgeschlossen. Im zweiten Hals steckte ein Thermometer, während durch das dritte ein kurzes, mit Schlauch und Quetschhahn versehenes Glasrohr führte, das zum Auswechseln der Lösung diente. Seitlich war der Kolben etwa in der Mitte mit einem Tubus versehen. Dieser trug in doppelt durchbohrtem Gummistopfen eine graduierte Kapillare und ein mit Trichter versehenes Zuflußrohr. Wenig über der Bodenfläche war seitlich ein zweiter Tubus angeschlossen. Sein Stopfen führte ein kurzes, mit Schlauch und Quetschhahn versehenes (Ab- und Zufluß-)Rohr.

Die Kapillare muß horizontal liegen, da sonst ein hydrostatischer Druck zur Geltung kommt, der mit fortschreitender Wasseraufnahme abnimmt, um bei Füllung der Kapillare während des Versuches wieder anzusteigen. Die Bedeutung dieses Punktes erhellt schon aus einfachen physikalischen Überlegungen über die Beziehungen von hydrostatischem Druck, Dampfdruck und Diffusionsgeschwindigkeit. Zudem ist durch Vesque (1883) der Einfluß des Außendrucks auf die Wasseraufnahme der Wurzeln am Potometer direkt nachgewiesen worden.

Die Handhabung des Potometers ist folgende: Die vorsichtig in den Kolben eingeführte oder schon darin herangezogene Pflanze wird bei halber Füllung des Gefäßes eingesetzt, der Stopfen wird so tief eingedrückt, daß der Rand des Halses einige Millimeter übersteht. Diese Vertiefung wird mit flüssiger, aber fast erkalteter, also dem Erstarren naher Kakaobutter ausgegossen. Von ihr dringt ein wenig langsam in die Watte ein, mit der der Stengel im Stopfen befestigt ist. Erst nach dem Erstarren der Kakaobutter wird der Apparat ganz mit Wasser gefüllt, das im Versuchszimmer abgestanden ist.

Zu diesem Zweck wird an das Glasrohr des unteren Tubus ein in das Wasser eintauchendes Zuflußrohr angeschlossen und die Flüssigkeit durch Saugen an dem kurzen Glasrohr des Hauptstopfens bei (durch Quetschhahn bewirktem) Abschluß von Kapillare und Trichter emporgehoben. Durch seitliches Anbringen des Saugrohres im Hauptstopfen und bei Beachtung des Umstandes, daß dieses innen gerade mit der Stopfenfläche abschließen muß, gelingt es durch Neigung des Apparates nach der entgegengesetzten Seite mit einiger Übung leicht, den letzten Rest der Luft abzusaugen. Durch kräftiges Eindrücken einer im weiten Saugrohr über dem Apparat luftblasenfrei emporgehobenen Wassersäule bei geschlossenem Quetschhahn des unteren Tubus wird das Trichter-Zuflußrohr luftfrei mit Wasser angefüllt, ebenso die Kapillare. Ein Quetschhahn schließt das Reservoir des Trichters ab. Dieses selbst wird mit einer dünnen Schicht Olivenöl übergossen, um die Verdunstung des Wassers zu verhindern.

b) Zur Diskussion der Fehlerquellen.

Die Fehlerquellen können eingeteilt werden in solche, die die Transpirationsgröße allein oder zugleich mit der Absorptions-

größe beeinflussen, und in solche, die nur die Aufnahme des Wassers beeinflussen. Beiden ist größte Aufmerksamkeit zu widmen.

Bezüglich der ersten Gruppe sei nur bemerkt, daß luftdichter Abschluß nicht unbedingt auch wasserdampfdichter Abschluß ist! Versuche über die Bedeutung dieses Faktors zeigten, daß ältere, aber noch gute Gummistopfen, selbst wenn sie mit Gewalt in den Tubus eingedreht wurden, oft kapillares Wasser zwischen sich und Glaswand (vielleicht sogar durch sich selbst) hindurchließen. Dieses trat äußerlich kaum in die Erscheinung und wurde leicht übersehen. Als aber »blinde« Versuche mit gefülltem Potometer und Glasstäben an Stelle von Pflanzen einige Stunden lang durchgeführt wurden, war oft eine deutliche Gewichtsabnahme durch Transpiration des Apparates zu bemerken. Da hierdurch ähnlich wie beim Gipspilz eine Saugung ausgeübt wird, zeigt auch der Meniscus in der Kapillare eine geringe scheinbare »Wasseraufnahme« an. Es würden also im physiologischen Versuch beide Größen zu hoch gemessen werden. Einreiben der Gummistopfen mit Vaseline vor dem Verschließen der Öffnungen beseitigte den Fehler. Die äußerst geringe Gewichtsabnahme der Ölschicht des Trichters war nicht imstande, die Transpirationsgröße zu beeinflussen. Das Gewicht des vorsichtig gefüllten und gut verschlossenen »blinden« Apparates wurde danach auf einer Wage, die noch 0,01 g anzeigte, bei halbstündiger Wägung selbst nach 8 Stunden konstant befunden.

Meniscusschwankungen durch Temperaturänderungen würden sich nicht einmal im Zimmer mit konstanter Temperatur völlig vermeiden lassen. Denn durch die bei stundenlangem durchgeführtem Versuch immer wieder nötige Anwesenheit zwecks Wägen und Ablesen wird die Lufttemperatur in der Umgebung des Apparates stets merkbar erhöht. Zudem bedingte die in den meisten Versuchen zur Erhaltung konstanten Lichtes im Dunkelzimmer angebrachte 1000 Kerzen-Lampe gleichfalls eine Temperaturerhöhung. Sie betrug in 3 Stunden in der Luft, die die Kapillare umspülte, meist 1° C; im Innern des Apparates nur $0,25$ — $0,75^{\circ}$ C. »Blinde« Versuche zeigten hierbei, daß der Fehler durch langsamen Rückstoß des Meniscus die wahre Aufnahme der Wurzeln während einer halben Stunde um $0,005$ — $0,01$ cm verkleinerte.

Die Ausdehnung durch Temperaturerhöhung läßt sich aus mehreren Gründen nicht als konstante Größe fassen und in Rechnung ziehen, selbst dann nicht, wenn ihr Einfluß an einem unmittelbar neben dem physiologischen Versuch stehenden »blinden« Vergleichspotometer von gleicher Größe und Kapillarenweite abgelesen wird. Denn es kommt eine weitere Komplikation hinzu, die deswegen unangenehm ist, weil sie einen variablen und gänzlich unkontrollierbaren Faktor enthält: die Volumänderung des Wurzelsystems. Geringe Temperaturerhöhung kann bei reichlicher Interzellularenluft eine Ausdehnung bewirken, die in der engen Kapillare wohl zur Geltung kommt¹. Außerdem könnte bei erheblicher Transpiration als Folge des Kohäsionszuges eine geringe, aber fortschreitende Kompression der Gewebe den

¹) Auch Vesque (1878, S. 203) dachte an diesen Faktor und prüfte seinen Einfluß in sinnreicher Weise. Er konnte bei Efeu-wurzeln keinen Einfluß feststellen, bestreitet aber nicht seine Möglichkeit bei anderen Pflanzen.

Meniscus rascher wandern lassen und eine etwas zu große Wasseraufnahme vor-tauschen. Ich erinnere an das Phänomen des »Rückstoßes« in den Versuchen von Renner (1912) bei Aufhebung des Kohäsionszuges, woraus dieser Forscher auf entsprechende vorherige Kompression schließt. Doch kann dieser Faktor bei längerer Versuchsdauer nicht erheblich ins Gewicht fallen.

Eine weitere Fehlerquelle soll wenigstens kurz angedeutet werden, obgleich ihr keine erhebliche Bedeutung zukommt. Selbst wenn objektiv genau gleiche Wassermengen aufgenommen und abgegeben werden, muß das Potometer bei Zimmertemperatur geringe Unterschiede anzeigen. Die Aufnahme wird ja volumetrisch bestimmt, die Abgabe hingegen gravimetrisch. Hierbei ist zu bedenken, daß das Wasser bei der höheren Temperatur eine geringere Dichte besitzt; nur bei 4° C wiegt 1 ccm genau 1 g. Je wärmer das Wasser, um so größer der Raum, den es einnimmt. Sein Gewicht beträgt nicht mehr so viel Gramm, als das Volumen angibt. Auf diesen Punkt hat schon Eberdt (1889, S. 22) hingewiesen. Ob aber die Abweichung von der von Eberdt (S. 29) für eine Versuchsdauer von 12 Stunden mit abnehmendem Tageslicht geforderten Gleichheit beider Wassermengen hierauf allein zurückzuführen ist, möchte ich bezweifeln. Denn bei stark herabgesetzter Transpiration kann nach meinen Erfahrungen mit *Zea Mays* der nachwirkende Kohäsionszug bald von aktiver Wurzelsaugung abgelöst werden. Doch schaltet dieser Faktor für unsere folgenden Versuche aus, da die Pflanzen hier, von wenigen Ausnahmen zu bestimmten Zeiten abgesehen, mit dem »normalen« Defizit arbeiten.

Allgemein ist also bezüglich der Fehlerquellen zu sagen: Es bleibt nichts übrig, als nach Möglichkeit darauf zu achten, daß Licht, relative Luftfeuchtigkeit und Temperatur während der Versuchsdauer möglichst wenig oder doch möglichst gleichmäßig schwanken. Die Fehler gleichen sich dann dadurch einigermaßen aus, daß sie (wenigstens bezüglich der Temperatur) in einem Versuch, der mit zwei verschiedenen Wässern nacheinander in gleichen Zeiten durchgeführt wird, annähernd gleich groß sind. Tatsächlich stieg in dem nach Norden gelegenen Dunkelzimmer die Temperatur infolge der Einschaltung der starken Osramlampe stets gleichmäßig langsam an.

2. Vorversuche. Die Frage der periodischen Änderung der Wasseraufnahme und der Einfluß des einfachen Auswechslens der Versuchslösung.

In der ersten Frage mußte darum Klarheit geschaffen werden, weil schon die aktive Wurzelsaugung nicht zu allen Tageszeiten dieselbe ist. Das zeigt uns ja die Periodizität des Blutens. Zwar läßt der geringe Betrag solcher Änderungen und ihr Fehlen bei manchen Pflanzen diesen Faktor weniger wichtig erscheinen,

zumal da die Schwankungen sich im Gesamtbetrag der Wassermenge, die durch passive Wurzelsaugung aufgenommen wird, nur sehr unerheblich äußern können. Allein gerade dieser Gesamtbetrag könnte infolge seiner Abhängigkeit von der Transpirationsgröße ebenfalls periodischen Änderungen unterworfen sein, wenn nämlich die Transpiration selbst, wie manche Forscher glauben, eine Rhythmik besitzt, die auch bei Konstanz der Außenfaktoren noch eine Zeitlang (oder vielleicht dauernd?) wirksam sein könnte. (Bezüglich der Frage der inneren Periodizität der Transpiration vgl. z. B. Kohl [1886, S. 48].)

Um gleichzeitig den Einfluß des einfachen Auswechslens der Flüssigkeit kennen zu lernen, wurde von den beiden Hauptversuchspflanzen *Zea Mays* und *Impatiens parviflora* an mehreren Individuen die Wasseraufnahme bei gleichzeitiger Ermittlung der Transpiration drei Stunden lang während jeder halben Stunde bestimmt. Darauf ließ ich die Nährlösung (oder auch dest. Wasser) durch Öffnung der Quetschhähne ausfließen, füllte sie von neuem ein und beobachtete wieder drei oder vier Stunden lang. Denn auch die mögliche Wirkung des kurzen Aufenthalts der Wurzeln im feuchten Raum anstatt in flüssigem Medium, wie er sich bei den Versuchen mit Salz- und Moorwässern beim Auswechslern der Wässer nicht vermeiden ließ, mußte bekannt sein¹.

Die Versuche mit Mais wurden an einem Nordfenster bei zunächst einigermaßen konstanter, in der zweiten Hälfte jedoch stark abnehmender Helligkeit ausgeführt, dürften also eigentlich hier nicht angeführt werden; die mit *Impatiens* hingegen später bei konstanten Bedingungen. Um für die genauere Wiedergabe der entscheidenden Versuche Platz zu sparen, begnüge ich mich mit der Angabe der Ergebnisse:

Periodische Änderungen der Wasseraufnahme wurden nicht beobachtet. Im übrigen bestehen individuelle Verschiedenheiten. Eine starke Lichtabnahme am Nachmittag beeinflusste z. B. 2 Maispflanzen zur selben Zeit verschieden. Bei der einen ist mit erheblicher Hemmung der Transpiration (als Folge der Spaltenverengerung) auch die Aufnahme gegenüber vormittags stark herabgesetzt. Die andere zeigt bei nur geringer Hemmung der Transpiration völlig gleichbleibende Aufnahmegeschwindigkeit, wenn die Durchschnittswerte pro $\frac{1}{2}$ Stunde verglichen werden.

Die Versuche mit *Impatiens* bei konstantem Licht bestätigen das Ergebnis derer mit *Zea Mays*: Die vor und nach dem Aus-

¹) Wie berechtigt dieser Gedanke war, sah ich nachträglich aus Vesque (1878, S. 218/19), der den Einfluß des Aufenthaltes der Wurzeln in (feuchter) Luft prüfte und danach ein Ansteigen der Absorptionsgröße in Wasser beobachtete.

wechsellern der Flüssigkeit in gleicher Weise vorhandenen Schwankungen beeinflussen den Durchschnittswert für die $\frac{1}{2}$ Stunde nur sehr wenig und lassen keine Anzeichen einer Tagesrhythmik erkennen. Ihre Natur, insbesondere die Unregelmäßigkeiten in der Transpirationskurve (vgl. dazu die Kurven der späteren Versuche) scheinen vielmehr in einer durch die Erschütterung beim Wägen meist verursachten Beeinflussung der Spaltenweite ihre Erklärung zu finden. Denn auch Knight (1917) findet infolge der Wägung des Potometers (mit abgeschnittenen Sprossen von *Eupatorium adenophorum*) ein vorübergehendes Engerwerden der Spalten, das einige Minuten anhält. Diese Erscheinung bedarf einer vergleichenden Prüfung. Nachfolgend die Werte (in mg pro $\frac{1}{2}$ Stde.) aus einem Versuch mit *Impatiens* vom 3. Juli 1914. Absorption vor dem Auswechseln: 40, 45, 45, 52, 57, 57; nach dem Auswechseln: 57, 55, 55, 52, 52, 62. Transpiration: 90, 80, 90, 90, 100, 90 und 110, 80, 100, 80, 90, 80.

II. Vergleichende Untersuchung der Wasserbilanz in den verschiedenen Medien.

Es ist eine merkwürdige Tatsache, daß die Physiologie der Wasserversorgung den Beziehungen zwischen Transpiration und Absorption bislang in keiner Weise gerecht wird. Weder ist der Versuch gemacht, die quantitativen Angaben über die in einer bestimmten Zeit von der Pflanze aufgenommenen und abgegebenen Wassermengen und ihre Abhängigkeit von Außenfaktoren für die Frage der Wasserversorgung vergleichend zu verwerten, noch hat man sich, soweit ich sehe, bemüht, den Begriff der »Wasserbilanz« von physiologischen oder ökologischen Gesichtspunkten aus nach Umfang und Inhalt festzulegen.

Der Monograph der »Transpiration«, Burgerstein (1920), streift die Beziehungen lediglich aus Gründen der Methodik der Transpirationsmessung. Auch in der ausgezeichneten zusammenfassenden Darstellung von Renner (1915) im »Handwörterbuch der Naturwissenschaften« vermißt man eine Erörterung der quantitativen Beziehungen zwischen Transpiration und Absorption. Das ist angesichts der genauen Versuche von Vesque

(1878) um so mehr zu bedauern, als für eine solche Erörterung sowohl der Autor wie auch der Zusammenhang der von ihm behandelten Fragen kaum geeigneter gedacht werden können.

Die Bedeutung der Wasserbilanz für Fragen der induktiven Ökologie wird uns im theoretischen Teil noch näher beschäftigen bei der Prüfung des Problems der Entstehung einer Xeromorphie als Folge verschlechterter Wasserbilanz. Die Festlegung eines brauchbaren Begriffes der »Wasserbilanz« erforderte allerhand theoretische Vorarbeit. Da diese indes zum Teil ein Ergebnis der vergleichenden Betrachtung nachstehend angeführter und anderer Versuche ist, so mögen erst die Experimente selbst besprochen werden. Bezüglich der grundsätzlichen Beurteilung der Wasserbilanz und der Frage: »Quotient- oder Differenzbetrachtung?« muß ich auf eine später erscheinende theoretische Studie verweisen. Einiges Terminologische sei vorausgeschickt.

1. Unter dem »Bilanzquotienten« verstehe ich das Verhältnis der Transpirationsgröße des Sprosses zur Absorptionsgröße der Wurzel, also den Bruch $\frac{T}{A}$ ($= q$). Ist $q > 1$, herrscht »Unterbilanz«, $= 1$, »Herstellung der Bilanz«, < 1 , »Überbilanz«; diese braucht aus naheliegenden Gründen noch nicht ins Gebiet der aktiven Wurzel-saugung zu fallen.

Um für die Veränderung der Bilanz in zwei aufeinanderfolgenden Medien einen knappen Ausdruck zu bekommen, dividiere ich stets den zweiten Bilanzquotienten als »Versuchsquotienten« durch den ersten als »Vergleichsquotienten« und bekomme so durch 2. Division einen »Verhältnisquotienten« $\frac{q_2}{q_1}$ ($= v$). $v > 1$ gibt Verschlechterung, $v = 1$ Gleichbleiben, $v < 1$ Besserung der Bilanz an.

2. Eine solche Betrachtung der Zustandsänderungen der Wasserbilanz läßt die Differenz der beiden Wassermengen unberücksichtigt. Ihr als »Verhältnisbetrachtung« gesellt sich die »Differenzbetrachtung« bei. Die Werte $T-A$ (und ev. $A-T$) bedürfen als »Defizit« (d) und ev. »Gewinn« keiner Erläuterung. Beachtung beansprucht neben diesem »absoluten Defizit« auch das Verhältnis des Defizits zur Transpirationsgröße als »relatives Defizit« $\frac{T-A}{T}$ ($= r$). Man drückt es am besten

in Prozenten der Transpirationsgröße aus. Wie bei v gibt $\frac{r_2}{r_1}$ als »relativer Defizitquotient« die Veränderungen in aufeinanderfolgenden Medien oder Zeiten relativ an, während $\frac{d_2}{d_1}$ als »absoluter Defizitquotient« sich nur auf die absoluten Werte von $T-A$ bezieht.

Um einen besseren Maßstab zur Beurteilung der Veränderung im Hochmoorwasser zu bekommen, soll erst die Wasserbilanz in Nähr- und Salzlösung unter den verschiedensten Bedingungen studiert werden. Teils kann dies auf Grund älterer Arbeiten anderer Autoren geschehen, aus deren Tabellen die T- und A-Werte neu zusammengestellt und daraus die übrigen Werte nach dem unter 1. und 2. Gesagten berechnet wurden. Zum andern Teil dienen dazu eigene Versuche.

1. Die Bilanz in Nährlösung.

Die von einer Pflanze durch Transpiration verlorenen und gleichzeitig von den Wurzeln aufgenommenen Wassermengen wurden zum erstenmal experimentell verglichen von Vesque (1878). Er stellte zunächst den Hauptsatz auf »L'absorption n'est pas proportionnelle à la transpiration« (S. 101). Dieser Satz wurde aber später, wie die andauernde, berechtigte Kritik bei Burgerstein (1904, 1920) zeigt, nicht genügend beachtet, obwohl er sich auf sehr exakte Versuche stützt. Auch aus neueren Arbeiten, in denen gleichzeitig T und A bestimmt wurden (vgl. Roshardt, 1910 und Livingston, 1917), geht deutlich der Mangel einer Parallelität zwischen Transpiration und Absorption hervor. Ich kann diese Befunde nur bestätigen. Nach den Versuchen von Renner (1911) gelten sie auch für abgeschnittene Sprosse.

Die Beziehungen zwischen Transpiration und Absorption untersuchte Vesque unter folgenden Bedingungen.

- | | |
|--|--------------------------------------|
| 1. Bei mittleren atmosphärischen Bedingungen | } bei gleichbleibendem Wurzelmedium. |
| 2. In trockener Luft | |
| 3. In sehr feuchter Luft | |
| 4. Nach leichter Hemmung der Aufnahme durch Aufenthalt der Wurzeln in (feuchter) Luft. | |

Nach Vesque sind unter mittleren atmosphärischen Bedingungen, die er definiert als »diffuses Licht, relative Luftfeuchtigkeit 60—70%«, beide Wassermengen einander gleich, sofern die Blätter nicht vom direkten Sonnenlicht betroffen werden, oder die Luft stark erwärmt wird.

Bei *Vicia Faba* bekam Vesque sogar oft genau dieselben Werte; ebenso später, jedoch unabhängig von ihm, Eberdt (1889, S. 10) in ähnlichen Versuchen bei einer ganzen Reihe von Pflanzen. Offenbar hängt aber der Quotient $\frac{T}{A}$ von der Natur der Versuchspflanze ab; denn ich bekam unter »mittleren atmosphärischen Bedingungen«, d. h. bei diffusem Licht, Zimmertemperatur ca. 15° C und relativer Luftfeuchtigkeit von ca. 60% bei *Impatiens parviflora* und *Zea Mays* meist $\frac{T}{A} > 1$. Doch ist es wahrscheinlich, daß auch hier die Abweichungen vom Wert 1 geringer sein werden, wenn, wie bei Eberdt, 24 Stunden beobachtet wird.

Bei *Impatiens parviflora* bestimmte ich den Quotienten selbst noch bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 76–78% zu durchschnittlich 1,22. Dabei betrug das Defizit in % der (mäßigen) Transpirationsgröße ausgedrückt (»relatives Defizit«) durchschnittlich 5,55%. Die absoluten Werte bei vier Bestimmungen zeigten große Übereinstimmung: $\frac{T}{A} = 1,20; 1,23; 1,23; 1,24$. Defizit in % von T: 6,2; 5,5; 5,4; 5,1.

Das Überwiegen der Transpiration unter »normalen« Bedingungen kann sehr gering sein, braucht aber immerhin selbst bei sehr trübem Wetter noch nicht vollständig beseitigt zu sein; auch nicht bei einer nicht-hygomorphen Pflanze. Da der Wert für den einfachen Bilanzquotienten aber schon von den Änderungen des diffusen Tageslichtes erheblich beeinflußt wird, so ist es zur Beurteilung der Höhe des Wertes im Hochmoorwasser wichtig, die »Spannweite« des einfachen Quotienten in Nährlösung unter den in der Natur vorkommenden Schwankungen der Intensität des zerstreuten Tageslichtes kennen zu lernen. Ich führe einige Beispiele an.

1. Versuch¹; *Zea Mays*₂. 12. 3. 1914. Lufttemperatur 15,5 bis 16° C. Relative Luftfeuchtigkeit 61,5%.

¹) Die Versuchsprotokolle weisen hier wie in allen folgenden Versuchen halbstündige Bestimmungen auf.

Zeit	Meniscus ccm	Gewicht g	Aufnahme	Abgabe	Quotient	Defizit absolut	Defizit relativ	Ver- hältnis- quotient	Besserung der Bilanz nach dem relativen Defizit
a) dauernd heller Himmel									
10 ⁰⁰	0,015	770,65							
1 ⁰⁰	0,245	770,38	0,23	0,27	1,17	— 4	14,8%		
b) trüber Himmel; teilweise Regen									
3 ¹⁰	0,160	770,30							
6 ¹⁰	0,370	770,07	0,21	0,23	1,09	— 2	8,7%	$\frac{1,09}{1,17} = 0,93$	42%

2. Versuch; Zea Mays₁ bei trübem Wetter. 27. März 1914. Hygr. 60,5—62%. Lufttemperatur 18,76—18,25⁰ C. langsam abnehmend.

Zeit	Meniscus ccm	Gewicht g	Auf- nahme	Ab- gabe	Quotient	Defizit absolut	Defizit relativ
10 ⁰⁵	0,3125	885,34					
1 ⁰⁵	0,6325	884,95	0,32	0,39	1,22	— 7	17,4%

Im ersten Beispiel zeigt sich die Herabsetzung der Transpiration durch Bedeckung des Himmels als Folge der Spaltenverengung sehr schön. Auch bei Impatiens parviflora fand ich die Stomata so empfindlich, daß bei gewittertem Wetter gewisse Versuche überhaupt nicht ausgeführt werden konnten.

Weiterhin sieht man, daß keine Parallelität besteht zwischen Abgabe und Aufnahme, was schon bei den Versuchen von Vesque (1878), Eberdt (1889), Ricôme (1903) und Roshardt (1910) bemerkt wird. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, daß im ersten Versuch mit Zea Mays bei b durch Herabsetzung des Defizits bei bewölktem Himmel eine Besserung der Bilanz eintritt. Diese beträgt nach dem absoluten Defizit 50%, nach dem relativen immer noch 42%. Wir wollen also für die Versuche mit Hochmoorwässern im Auge behalten, daß so erhebliche Änderungen (im umgekehrten Fall also auch Verschlechterungen) der Wasserbilanz schon durch „normale“ Beleuchtungsänderungen bei gleichbleibenden und günstigen Aufnahmebedingungen möglich sind.

Das zweite Beispiel soll nur zeigen, daß selbst bei trübem Wetter noch relativ hohe Quotienten und starke relative Defizite

vorkommen. Inwieweit Vergangenheit der Individuen und ihre Vorbehandlung bezüglich Lichtgenuß u. a. von Bedeutung sind, bliebe noch zu untersuchen. Von der Wiedergabe anderer Versuche mit Nährlösung darf ich hier absehen, zumal da bei den Vergleichsversuchen mit Salzlösung und Moorwasser immer wieder darauf zurückzukommen ist.

In sehr trockener Luft (über H_2SO_4) bekam Vesque sehr hohe Quotienten: 1,5; 2,14; 6.

Bei $\frac{T}{A} = \frac{150}{70} = 2,14$ beträgt die Differenz 53,3% der Transpiration. Dabei waren die Blätter schon teilweise welk. Bei $\frac{T}{A} = \frac{180}{30} = 6$ fand Vesque bei *Vicia Faba* alle Blätter welk und auch den Sproß hängend. Das relative Defizit betrug 83,3%.

In sehr feuchter Luft ermittelte derselbe Forscher Quotienten von der Höhe 0,80 und 0,60. Der zweite und dritte Versuch auf S. 216/17 seiner Abhandlung hat für unsere Frage besondere Bedeutung. Beide Versuche folgen unmittelbar aufeinander unter Benutzung derselben Pflanze und liefern eine direkte Bestätigung des Ergebnisses unseres ersten Versuches über den Einfluß der Bewölkung auf die Wasserbilanz.

Versuch *Vicia Faba* in sehr feuchter Luft; nach Vesque zusammengestellt und aus seinen Werten berechnet.

Zeit	Aufnahme	Abgabe	Quotient	Differenz absolut	Differenz relativ	Verhältnisquotient	Besserung der (Über-)Bilanz nach dem relativen Gewinn
2 ⁰⁵ —3 ³⁵	0,150	0,120	0,80	+ 30	25 %	0,75	166,64 %
3 ³⁵ —5 ⁰⁰	0,100	0,060	0,60	+ 40	66,66 %		

Auch hier wird durch relativ stärkere Hemmung der Transpiration die Bilanz erheblich gebessert. Die Tatsache, daß in unserem Versuch (mit *Zea Mays*₂) die Differenz zwischen T und A als Verlust sich aus $T - A$, bei Vesque dagegen als Gewinn aus $A - T$ ergibt, bedingt natürlich das gegenteilige Verhalten der Änderung der prozentualen Differenz.

Um besonders kleine Quotienten zu erhalten, braucht man nur dafür zu sorgen, daß die von der Transpiration ausgehende Saugkraft sich als potentielle Energie in der Wurzel aufspeichert. »Si la succion produite par la transpiration n'est pas en même temps comblée par l'absorption, il est évident, que cet effet doit se conserver, s'accumuler dans la plante«

(Vesque, S. 218). Da aber die von Vesque mittels kurzem Aufenthalt der Wurzeln in Luft hergestellten Bedingungen in ihrer Wirkung mit denen übereinstimmen, die man nach Beseitigung eines vorher wirksamen Osmotikums findet, und da diese gleich besprochen werden, so begnüge ich mich mit der Angabe der Vesqueschen Quotienten: 0,24; 0,45; 0,55.

Die interessanten und exakten Versuche von Vesque weisen eine empfindliche Lücke auf: Es fehlt der Einfluß der Hemmung der Wasseraufnahme bei gleichbleibenden Transpirationsbedingungen, wie ja überhaupt dieser Forscher im wesentlichen die Änderung der Bilanz untersucht, die durch den Wechsel der Transpirationsgröße bedingt wird. So kommt es, daß er nicht auch umgekehrt den Einfluß der Wurzeltätigkeit auf die Abgabe des Wassers prüft.

Gerade diese Frage beansprucht aber ein besonderes physiologisches Interesse hinsichtlich der Wasserversorgung der Pflanzen. Abgesehen von ökologischen Problemen ist sie für die Frage der Proportionalität und gegenseitigen Abhängigkeit von Abgabe und Aufnahme bedeutungsvoll. Es ist also zu untersuchen, wie sich die (niedrige) Transpirationsgröße nach Beseitigung einer Hemmung der Wasseraufnahme unter gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen mit der rasch ansteigenden Absorptionsgröße ändert. Gegenüber Vesques Versuchen, dem es keineswegs auf eine vergleichende Prüfung von Bilanzänderungen ankam, erforderte unsere Fragestellung Vergleichsversuche *ceteris paribus* mit Änderung der Aufnahmebedingungen. Dabei war es wichtig, nicht wie bei Vesque bloß Gesamtergebnisse für einen mehr oder minder langen Zeitraum zu bekommen; vielmehr konnten nur wiederholte Bilanzbestimmungen in relativ kurzen Zeiträumen ein klares Bild vom Verlauf der Änderungen vermitteln. Von solchen Versuchen ist im folgenden zu berichten.

2. Die Bilanz in Salzlösung.

a) Diskussion der Versuche von Ricôme.

Der Einfluß einer osmotisch wirksamen Salzlösung auf die Wasserbilanz wurde von Ricôme (1903) bei *Vicia Faba* und

Ricinus studiert. Ihm verdanken wir vergleichende Versuche mit normaler Knopscher und gesalzener Nährlösung (Zusatz von 1% NaCl zu Knop), die nur dadurch an Wert einbüßen, daß die experimentellen Angaben und Daten etwas dürftig sind.

Die in 24 oder 36 Stunden erfolgte Wasseraufnahme aus Knop + 1% NaCl ist gegenüber reiner Nährlösung herabgesetzt; leider erfahren wir nicht, wie stark. Da auch von der Transpiration nur angegeben ist, sie sei »à peine influencée au début« (S. 141), so kann man sich kein quantitatives Bild von der Änderung der Bilanz machen. Doch die weiteren Angaben sind gerade ausreichend zur groben Beurteilung der Bilanzänderungen — vorausgesetzt, daß die Versuche methodisch einwandfrei sind, worüber wir in der kurzen Mitteilung nichts erfahren.

Das rascher anwachsende Mißverhältnis in der gesalzenen Nährlösung setzt die volle Turgeszenz des Sprosses leicht herab. Das weitere Ergebnis hängt dann davon ab, ob Licht oder Dunkelheit einwirken¹.

Nach Ricôme läßt die fortschreitende Transpiration bei gleichzeitiger Hemmung der Wurzeltätigkeit den Sproß im Licht »bald« welk werden, während der Aufenthalt im Dunkeln und nicht zu trockener Luft das Mißverhältnis offenbar langsam verkleinert. Dasselbe wird auch nach einer bestimmten Zeit unter normalen und gleichbleibenden Transpirationsbedingungen durch Herabsetzung der Abgabe erreicht. Die Frage, ob die Hemmung der Transpiration durch direkte Beeinflussung der Blätter hervorgerufen wird oder als mechanische Folge der ungenügenden Zufuhr, beantwortet Ricôme bei den Salzpflanzen *Malcomia maritima* und *Alyssum maritimum* dahin, daß das Salz, wenn es in den Geweben enthalten sei, die Transpirationsgröße nur unerheblich vermindere.

Für die von Salzboden in Nährlösung übergesetzten Halophyten verdanken wir Ricôme Angaben, die es erlauben, die Bilanz quantitativ zu bestimmen und zwar vergleichend für normale und gesalzene Nährlösung. Nach Ricôme berechnet

1. Knop

a) Tag; b) Nacht.

$$a) \frac{T}{A} = \frac{83}{66} = 1,26. \quad \text{Differenz } - 17; \text{ relatives Defizit } 20,5 \%$$

$$b) \frac{T}{A} = \frac{55}{58} = 0,95. \quad \text{Differenz } + 3; \text{ relativer Gewinn } 5,5 \%$$

¹) Dabei muß unentschieden bleiben, ob Tag und Nacht sich lediglich durch den Helligkeitsunterschied oder auch durch gleichsinnig wirkenden Unterschied der Temperaturerniedrigung und damit der relativen Luftfeuchtigkeit ausgezeichnet haben; wahrscheinlich ist auch das letztere der Fall gewesen.

2. Knop + 1 % NaCl.

a) Tag; b) Nacht.

a) $\frac{T}{A} = \frac{59}{35} = 1,69$. Differenz $- 24$; relatives Defizit 40,7 %.

b) $\frac{T}{A} = \frac{27}{30} = 0,90$. Differenz $+ 3$; relativer Gewinn 11,1 %.

Aus diesen Werten bekommt man die untenstehenden Bilanzquotienten v und r^1 und die prozentuale Besserung oder Verschlechterung der Bilanz.

a) Vergleich zwischen normaler und gesalzener Nährlösung am Tage:

$$v = \frac{1,69}{1,26} = 1,34; r = \frac{40,7}{20,5} = 1,99; \text{ Verschlechterung der Bilanz}$$

(nach r) 99 %.

b) Vergleich zwischen normaler und gesalzener Nährlösung bei Nacht:

$$v = \frac{0,90}{0,95} = 0,95; r = \frac{11,1}{5,5} = 2,02; \text{ Besserung der Bilanz}$$

(nach r) 102 %.

Während der Nacht ist zwar die absolute Höhe der Überbilanz auch in der gesalzene Lösung gleich geblieben. Durch Herabsetzung des gesamten Wasserverkehrs auf etwa die Hälfte des Betrags in Nährlösung ist aber der relative Gewinn auf das Doppelte gestiegen. Der Verschlechterung der Bilanz durch Salzzusatz am Tage steht also eine ebenso starke Besserung in der Nacht gegenüber.

Den Ricômeschen Versuchen haften zwei empfindliche Mängel an. 1. Es wurde nicht mit ein und derselben Pflanze gearbeitet, sondern mit verschiedenen Individuen. Diese zeigen, wie Ricôme selbst angibt, individuelle Verschiedenheiten. Die Größe des hierdurch möglichen Fehlers ist nicht abzuschätzen. 2. Das Experimentieren mit verschiedenen Individuen erfordert bei Ermittlung der Transpiration stets eine Reduktion der Ergebnisse auf eine Vergleichseinheit. Als solche werden gewöhnlich Oberflächen- oder Gewichtseinheit verwendet. Wählt man, wie Ricôme, die Gewichtseinheit, so erheben sich aber gegen die

¹⁾ v als Verhältnisquotienten; r als Quotienten der relativen Differenz (vgl. dazu S. 106).

Reduktion auf 1 g Frischgewicht¹ Bedenken. Denn bei gleichem Frischgewicht kann der Wassergehalt der Vergleichspflanze sehr verschieden gewesen sein. Das kann die Ergebnisse unter Umständen erheblich stören.

Weiterhin werden wir ganz im unklaren gelassen über den Verlauf der Verschlechterung unmittelbar nach Einsetzen der Hemmung, ebenso über Lage und Bilanzverhältnisse des kritischen Punktes des Welkwerdens² und über den allmählichen Ausgleich des Mißverhältnisses. Alle diese Fragen erfordern ein Arbeiten mit ein und derselben Pflanze, die nur kurze Zeit in Nährlösung auf ihre Bilanz geprüft und dann einige Stunden lang in der Salzlösung beobachtet wird. Solche Versuche habe ich ursprünglich nur zum Zweck der Kenntniss der Wasseraufnahme ausgeführt. Diese Seite der Frage kann rasch erledigt werden.

b) Eigene Versuche.

In ähnlicher Weise wie bei der Begründung der Guttationsmethode waren solche Versuche einmal nötig, um zu sehen, wie stark sich der Einfluß hemmender Agentien in der Aufnahmegeschwindigkeit äußerte. Sodann aber, um zu prüfen, in welchem Maß sich ihr Einfluß auch auf die Transpiration erstreckte.

Über den ersten Punkt sind wir durch die Versuche Renner's (1912) gut unterrichtet. Die Verbindung des Potometers mit der Transpirationsmessung war aber dort infolge der Konstruktion des Apparates nicht möglich und wurde gar nicht angestrebt. Hier war sie von erheblichem theoretischen Interesse.

a) Schwache osmotische Hemmung.

Aus Gründen, die mit Bilanzfragen nicht unmittelbar zusammenhängen, wurde Kalziumchlorid als Salz verwendet. Da die Ricômesche Dosis von 1% NaCl zu Knop schon relativ

¹) Anders kann ich die Angabe auf S. 141 nicht verstehen: »Les resultats ont été ramenés à l'unité de poids de la plante, d'après le poids initial.«

²) Über die Bilanzverhältnisse zur Zeit des »incipient drying« unter »normalen« Verhältnissen, d. h. in Nährlösung ohne osmotische Hemmung, belehrte uns neuerdings Livingston (1917).

stark ist, begann ich mit einem Zusatz von $0,1\%$ CaCl_2 . Die Ergebnisse zweier Versuche sind in gekürzter Form mit ihren Durchschnittswerten pro $\frac{1}{2}$ Stunde wiedergegeben. Die Versuchsprotokolle weisen halbstündige Angaben auf. Versuchspflanzen *Impatiens parviflora*.

Versuch *Impatiens* p. 5; 18. Juni 1914. Dunkelzimmer mit Deckenlicht, Osramlampe 1000 Kerzen, Hygr. 78—76%. Temperatur in Knop: $19,75-20,25^{\circ}\text{C}$; in Knop + 1% CaCl_2 : $21-21,5^{\circ}\text{C}$. Drei Stunden in Knop, dann ebensolange in CaCl_2 . Die T- und A-Werte in Milligrammen¹.

$$1. \frac{T}{A} = \frac{128,5}{104,6} = 1,23; \frac{T}{A} = \frac{128,3}{103,3} = 1,24; v = \frac{1,24}{1,23} = 1,01.$$

Def. — 23,9; relat. Def. 18,59%; Def. — 25,0; relat. Def. = 19,48%.

Ein weiterer Versuch mit einer zweiten Pflanze, der am selben Tage zur selben Zeit² und unter gleichen Bedingungen ausgeführt wurde, ergab folgende Werte:

$$2. \frac{T}{A} = \frac{130,0}{108,7} = 1,20; \frac{T}{A} = \frac{136,6}{111,2} = 1,23; v = \frac{1,23}{1,20} = 1,03$$

Def. — 21,3; relat. Def. 16,38%; Def. — 25,4; relat. Def. 18,52%.

In der schwach gesalzenen Nährlösung macht sich entweder gar keine Hemmung bemerkbar, oder es ist erst nach Einwirkung der Lösung über Nacht am folgenden Morgen eine Hemmung des gesamten Wasserverkehrs, also auch der Transpiration eingetreten. Ähnlich ist es bei einer schwachen Säuerung mit HCl . Doch braucht auch hier selbst nach 18 stündiger Einwirkung die Wasseraufnahme noch nicht gehemmt zu sein.

Nach längerer Einwirkung des Salzes finden wir im ersten Versuch die Bilanz am folgenden Tage kaum verändert, obwohl der gesamte Wasserverkehr erheblich gesunken ist. Während das relative Defizit in Nährlösung 18,59% der Transpiration, in Salzlösung nach 3 Stunden erst 19,48% beträgt, ist es am folgenden Tage wieder auf 17,39% gefallen.

Die $0,1\text{proz.} = 0,009\text{molige}$ Dosis des Salzes wirkt bei verschiedenen Individuen sehr verschieden. Daß individuelle Verschiedenheiten hier leicht störend wirken, ist um so verständ-

¹) Dies gilt für alle folgenden Versuche, wenn nichts anderes angegeben.

²) Halbstündige Messungen und Wägungen je 5 Minuten nach denen von Versuch 1.

licher, als ja die osmotische Hemmung nur sehr schwach ist. Durch stärkere osmotische Hemmung werden die individuellen Verschiedenheiten leichter ausgeglichen. Aus physikalischen Gründen wird sich eine starke Änderung des Saugkraftgefälles der Medien viel gleichmäßiger äußern. Das ist ja in Fragen der Wasserversorgung, wobei wir es vielfach mit Kräften zu tun haben, für die der Organismus „nur das Substrat für das Geschehen ist“ (Pfeffer) leicht anders als bei reizphysiologischen Experimenten, wo den Individuen physikalisch meist noch ein erheblicher Spielraum gelassen ist.

β) Starke osmotische Hemmung.

Sehr interessant ist der Verlauf der Bilanzänderung bei starker osmotischer Hemmung mit $1\% = 0,09 \text{ GM CaCl}_2$ in einem Versuch Impatiens p₇ vom 22. Juni 1914.

Da ich den Eintritt der Hemmung der Aufnahme bei den Guttationsversuchen (1920) unmittelbar nach Zugabe der Lösung fand, und Renner (1912) ihn bei transpirierenden Pflanzen schon wenige Minuten nach Einwirkung der Salzlösung feststellte, kam es hier nicht so sehr auf den Zeitpunkt als auf die genaue Ermittlung der Größe der Hemmung im Vergleich zur Transpirationsgröße an. Daher wurde die erste Ablesung erst $\frac{1}{2}$ Stunde nach Auswechslung der Lösungen vorgenommen, um Fehler zu vermeiden, die sich im Anfang, bei noch nicht ausgeglichener Temperatur, unmittelbar nach Füllung des Apparates ergeben haben würden.

In der folgenden Tabelle wird jeder Zustand auf den vorherigen bezogen.

$\frac{T}{\Delta}$	Defizit absolut	Defizit relativ	Absoluter Differenzquotient	Prozentuale Änderung der absoluten Differenz	Prozentuale Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit	Bemerkungen
$150,0 : 140,0 = 1,07$	- 10	6,6 %				mittlere Vergleichsbilanz in Nährlösung pro $\frac{1}{2}$ Std.
$90 : 30 = 3$	- 60	66,66 %	$60 : 10 = 6$	Vergrößerung um 500 %	Verschlechterung um 910 %	Bilanz in den ersten beid. halb. Std. nach Beginn d. Hemmung.
$70 : 22,5 = 3,11$	- 47,5	67,9 %	$47,5 : 60 = 0,79$	Verkleinerung um 21 %	Verschlechterung um 1,86 %	3. halbe Std.
$30 : 22,5 = 1,33$	- 7,5	25 %	$7,5 : 47,5 = 0,16$	Verkleinerung um 84 %	Verbesserung um 63,19 %	4. halbe Std.
$30 : 10 = 3$	- 20	66,66 %	$20 : 7,5 = 2,66$	Vergrößerung um 166,66 %	Verschlechterung um 166,66 %	5. halbe Std.
$30 : 7,5 = 4$	- 22,5	75 %	$22,5 : 20 = 1,12$	Vergrößerung um 12,5 %	Verschlechterung um 12,51 %	7. halbe Std.
$40 : 2,5 = 16$	- 37,5	93,8 %	$37,5 : 22,5 = 1,66$	Vergrößerung um 66,66 %	Verschlechterung um 25,06 %	35. halbe Std. am folg. Morgen

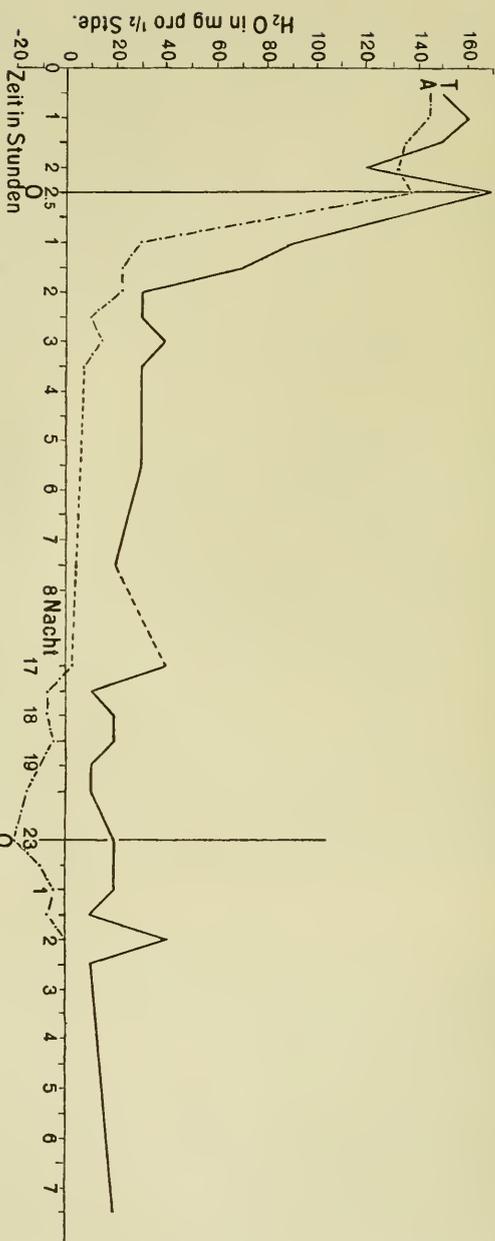
Was schon die Tabelle bei aufmerksamer Betrachtung zeigt, tritt in der Kurve 1 deutlicher hervor. Die Hemmung der Aufnahme eilt derjenigen der Abgabe voraus. Dieses raschere Fallen der Aufnahmekurve ist zu Beginn der Hemmung am stärksten, um nach etwa einer Stunde langsamer zu werden. Erst später tritt noch weiteres Fallen ein, wenn die Transpirationskurve schon auf einer konstanten (niedrigen) Höhe angelangt ist. Trotz dem »Nachhinken« ist aber das relativ rasche Fallen der Transpiration bei gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen, lediglich als Folge gehemmter Zufuhr, merkwürdig. Ich war jedenfalls trotz Bekanntschaft mit den alten Sachsschen Versuchen (1859) mit Topfpflanzen erstaunt zu sehen, wie eng die Transpiration an eine bestimmte Zustromgeschwindigkeit gebunden ist¹.

Es entsteht daraus der weiteren Transpirationsforschung die interessante Frage, ob dieser raschen Hemmung der Wasserabgabe bei Pflanzen mit schließfähigen Spaltöffnungen unter allen Umständen eine Schließbewegung der Stomata vorausgeht, oder ob die Hemmung allein infolge des abnehmenden Wassergehaltes der inneren transpirierenden Oberfläche möglich ist. Es wird wohl beides zusammenwirken.

Aus der Kurve ist zu sehen, daß die Herabsetzung der Wasserabgabe in der starken Salzlösung zunächst lediglich eine Folge der gehemmten Zufuhr ist, nicht einer direkten Beeinflussung der Stomata, wie man im Anschluß an die bekannten Stahlschen Versuche (1894, S. 134) vielleicht denken könnte.

Eine unmittelbare Folge des verschiedenen Verhaltens der Aufnahme und Abgabe ist die Veränderung des Defizits. Der erste Erfolg von großer physiologischer Bedeutung ist das außerordentliche Ansteigen des Defizits. Während es in Nährlösung durchschnittlich nur 6,6% betrug und sich damit auf einer Höhe hielt, die wir bei unserer Versuchspflanze für mittlere Bedingungen als »normal« kennen lernten, steigt es in der ersten Stunde, absolut genommen, um 500%, nämlich auf

¹) Vielleicht darf in dem raschen Fallen der Transpirationskurve bei Abtötung einer Stengelpartie in einem Versuch mit *Arum maculatum* bei Roshardt (1910, p. 352) ein Analogon zu unserem Befund erblickt werden.



Kurve I. *Impatiens parviflora*. Dunkelzimmer mit konstantem Licht. 2,5 Stunden Nährlösung, danach Zusatz von 1^o/₁₀ (= ca. 0,09 GM) CaCl₂. Nach 3,5 Stunden Dunkelheit bis zur 17. Stunde; hierauf während 13,5 Stunden Licht. Nach 23 stündigem Aufenthalt in der Salzlösung Erneuerung des Wurzelmediums.

— 60, was bei dem herabgesetzten Wasserverkehr $\frac{2}{3}$ der gesamten Transpirationsgröße ausmacht. Aus der Vergrößerung des relativen Defizits ergibt sich eine Verschlechterung der Bilanz um 910%. Dann äußert sich das relativ raschere Fallen der (nachhinkenden) Transpirationsgröße im raschen Ausgleich des Mißverhältnisses. Dies hat zur Folge, daß das Defizit in der vierten halben Stunde nach Beginn der osmotischen Hemmung sogar etwas geringer ist als in Nährlösung. Insofern könnte man also von der Salzlösung behaupten, sie habe die Bilanz der Pflanze zu dieser Zeit gegenüber Nährlösung um 25% gebessert. Allein es ist einmal wasserökonomisch wertlos, irgendeinen Zustand auf einen weit zurückliegenden zu beziehen, wenn zwischen beiden die schwerwiegendsten Veränderungen stattgefunden haben und weiterhin sich noch verstärken. Außerdem beträgt ja das (absolut genommen zwar geringere) Defizit im Gegensatz zur Nährlösung in der Salzlösung noch immer $\frac{1}{4}$ der Transpirationsgröße. Die Bilanz ist also immer noch fast viermal schlechter als in Nährlösung.

Davon ganz abgesehen, hat aber die kurze Dauer des gefährlich hohen Defizites genügt, um schon nach etwa einer Stunde Welken herbeizuführen. Das ist noch verständlicher, wenn man bedenkt, daß in der ersten halben Stunde, noch mehr in den ersten 10 Minuten, das Defizit natürlich wesentlich höher als — 60 gewesen sein muß. Denn aus der Tatsache, daß die Transpiration oft sogar noch nach einer Stunde nachhinkt, und in Anbetracht der anfangs stärksten Hemmung der Aufnahme darf auf ein sofortiges Defizit von mindestens — 100 geschlossen werden. Das würde bei noch nicht gehemmter Transpiration in den ersten Minuten ein relatives Defizit von 66,66% ergeben, wie wir es als Durchschnitt in der ersten Stunde bei schon erheblich herabgesetztem Wasserverkehr noch finden. Das absolute Defizit wird allerdings ziemlich rasch verringert; denn seine Schaffung ist ja zugleich die Ursache der möglichst raschen Beseitigung: es führt mit mechanischer Notwendigkeit zu einer Hemmung der Transpiration. Ich betone dies ausdrücklich, weil hier durchaus keine »zweckmäßige« Reaktion im Sinne der extremen Teleologen vorzuliegen

braucht. Womit natürlich durchaus nicht bezweifelt sei, daß diese Reaktion für den Organismus sehr vorteilhaft, »nutzmäßig« ist.

Daß die Pflanze nach 7,5 Stunden wieder turgeszent wird, braucht nicht unbedingt daran zu liegen, daß die Wurzeln wieder mehr Wasser bekamen. Wir kommen gleich darauf zurück.

Zwar deuten Beobachtungen im Dunkeln bei relativ konstanter und niedriger Transpiration darauf hin, daß auch der Gesamtwassergehalt gestiegen sei. Doch will ich hierüber keine näheren Angaben machen, da gerade in diesem Versuch das Ausdrehen der Lampe nach $3\frac{1}{2}$ Stunden die Temperatur in Zeit von 2 Stunden um $1,5^{\circ}$ C fallen ließ. Dies ist eine sehr starke Fehlerquelle und muß am Potometer eine zu große Wasseraufnahme vorgetäuscht haben.

Nach längerer Einwirkung wird der Quotient, wenn jegliche Wasseraufnahme unterbleibt, unendlich groß. Dabei hält sich die Transpiration gleichmäßig auf einer sehr geringen Höhe, die offenbar durch den Grad des Spaltenschlusses oder — bei unvollkommenem Spaltenschluß — durch die Abnahme des Wassergehaltes der inneren transpirierenden Fläche (vgl. Knight, 1917) und durch den selbst bei der Schattenpflanze *Impatiens parviflora* immer noch sehr wirksamen Schutz der Kutikula bedingt wird.

So ist am folgenden Tag bei völlig unterbundener Wasseraufnahme und geringer Exosmose¹ nicht einmal der Übergang von Dunkelheit in helles Licht imstande, die Transpiration zu steigern. Das ist um so merkwürdiger, als die Pflanze wieder turgeszent ist. Es scheint aber die vollständige Hemmung der Zufuhr auch das Maß der Abgabe mit oder ohne Spaltenschluß vermöge des »incipient drying« (Livingston) dauernd auf einer geringen Höhe konstant zu erhalten. Offenbar sind in solchem Zustand, der äußerlich von dem der Turgeszenz bei normalem Wasserverkehr kaum zu unterscheiden ist, die

¹) Es könnte erstaunlich sein, daß eine nur etwa 0,1 molige Lösung sogar Exosmose des Wassers bedingt. Allein diese Lösung ist nach Maßgabe des isotonischen Koeffizienten von Kalziumchlorid infolge anderer Dissoziation erheblich wirksamer als eine äquimolekulare Kaliumchloridlösung. Doch kann sie schon wasserentziehend wirken, ohne daß sie deshalb hypertonisch gewesen sein müßte. Darüber habe ich mich an anderer Stelle (Montfort, 1920, S. 503ff.) eingehend ausgesprochen. Leider ist eine Prüfung dieser Frage bei Ausführung der Versuche infolge Unkenntnis der Saugkraft- und Dampfdruckverhältnisse unterblieben.

Bewegungen der Schließzellen stark gehemmt, sei es nun, daß sie den Licht-»Reiz« nicht mehr perzipieren können, sei es, daß ganz allgemein die Mechanik gestört ist. Wie wirksam aber dann vollständiger Spaltenschluß gerade bei *Impatiens parviflora* trotz seines hygromorphen Blattcharakters ist, lehrt jeder einfache Versuch mit Kobaltpapier.

Die Tatsache der, wenn auch geringen, fortdauernden Wasserabgabe läßt die Wiederherstellung und Erhaltung der Turgeszenz nach anfänglichem Welken und noch völlig unterbundener Wurzeltätigkeit physiologisch zunächst unverstänlich erscheinen.

Für dieses Verhalten glaube ich eine Erklärung in der mir auch sonst von *Impatiens* bekannten Erscheinung des »Déplacements« des Wassers zu finden, also in der Wasserverschiebung von den Stellen geringerer zu denen stärkerer Saugkraft. (Vgl. Burgerstein 1904 und 1920 S. 217). Zwar sollte man meinen, es müßten dann in wasserentziehenden Lösungen die Wurzeln alles Wasser aus der Pflanze an sich reißen. Allein es dürfte doch möglich sein, daß gleichzeitig auch Wasser von den saftreichen unteren Stengelteilen zu den (unmerklich oder sichtlich) angewelkten Blättern transportiert wird, deren Saugkräfte sehr erheblich sein müssen. Es müßte dann im Sproß (oder in der Wurzel) irgendwo eine Stelle geben, an der die beiden entgegengesetzten Zugkräfte aneinanderstoßen.

Die Kurve 2 zeigt im wesentlichen denselben Verlauf der Bilanzänderung. Doch bringt ein unauffälliger Unterschied gegenüber der eben besprochenen ein wesentlich verschiedenes Verhalten der Pflanze zum Ausdruck. Obwohl zur selben Zeit denselben Bedingungen ausgesetzt, tritt bei *Impatiens 5* während des gesamten Hemmungsverlaufs kein Welken ein.

Ein Blick auf die Kurve zeigt, daß auch hier die Transpiration langsam »nachhinkt«. Allein die Absorptionskurve verläuft anders als im ersten Versuch. Das hat für die Bilanz eine sehr wichtige Folge, wie sich aus nachstehenden Werten ergibt.

$\frac{T}{A}$	Defizit absolut	Defizit relativ	Absoluter Differenzquotient	Prozentuale Änderung der absoluten Differenz	Prozentuale Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit	Bemerkungen
$136,0 : 122,5 = 1,11$	- 13,5	9,92 %				mittlere Vergleichsbilanz in Nährlösung pro $\frac{1}{2}$ Std.
$80 : 45 = 1,77$	- 35	43,75 %	2,59	Vergrößerung um 159 %	Verschlechterung um 341,03 %	Bilanz in den beiden erst. halb. Std. nach Beginn d. Hemmung 3. halbe Std.
$70 : 42,5 = 1,65$	- 27,5	39,29 %	0,786	Verringerung um 21,4 %	Besserung um 10,20 %	
$50 : 30 = 1,66$	- 20	40 %	0,727	Verringerung um 21,3 %	Verschlechterung um 1,81 %	4. halbe Std.
$50 : 10 = 5$	- 40	80 %	2	Vergrößerung um 100 %	Verschlechterung um 100 %	5. halbe Std.
$20 : 15 = 1,33$	- 5	25 %	0,125	Verringerung um 87,5 %	Besserung um 68,75 %	6. halbe Std.

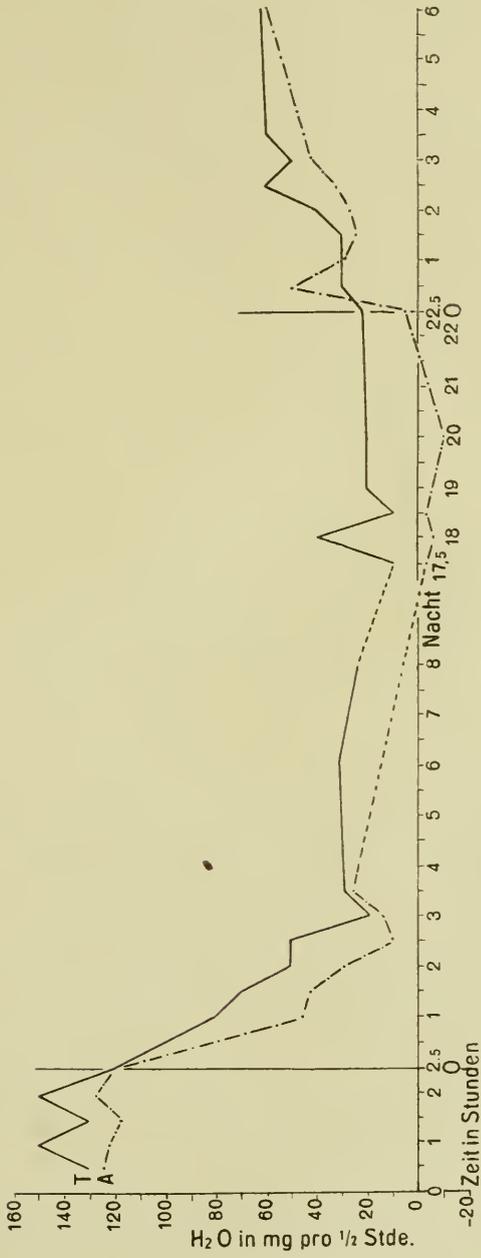
Die beiden Kurven zeigen also trotz ihrer Ähnlichkeit wesentliche physiologische Unterschiede an. Die maximale Vergrößerung des absoluten Defizites in der ersten Stunde nach Beginn der osmotischen Hemmung beträgt bei *Impatiens* 5 bloß 159 % (gegenüber 500 % beim ersten Versuch!) und die prozentuale Verschlechterung der Bilanz nach dem relativen Defizit bloß 341 % (gegenüber 910 %!). Das rührt daher, daß die Aufnahmekurve im Verhältnisse zur Abgabekurve weniger steil fällt als im vorigen Versuch. Es kann nicht mehr zur Schaffung eines starken Defizits kommen; dazu sind nur die ersten beiden halben Stunden günstig. Der Unterschied offenbart sich darin, daß die Pflanze dauernd turgeszent bleibt.

Übrigens würde auch ein leichtes Anwelken vermutlich schon nach 3 Stunden wieder ausgeglichen worden sein; denn wir sehen, daß die Aufnahme von der fünften halben Stunde an wieder etwas ansteigt. Das Defizit wird dann fast vollständig beseitigt. Ob danach »Überbilanz« eintrat, wage ich aus dem oben (bei Versuch S. 120) angeführten Grunde nicht zu entscheiden.

γ) Ausgleich der starken Unterbilanz nach Beseitigung der Hemmung.

Sehr interessant gestaltet sich der Bilanzausgleich nach Vertausch der Salzlösung durch Nährlösung in dem Versuch J_5 vom 23. 6. 14. (vgl. die Kuve 2).

Das Emporschnellen der Aufnahme greift anfangs erheblich über das Maß der Transpiration hinaus.



Kurve 2. *Impatiens parviflora*. Verhältnisse wie bei Kurve 1, doch nach 22,5 Stunden Ersatz der Salzlösung durch Nährlösung.

Dann folgt wieder ein leichter Abfall, der von einem allmählichen Anstieg abgelöst wird. Das Anwachsen der Aufnahmegeschwindigkeit ist zwar keine eigentlich »aktive« Wurzel-saugung; denn noch muß ja bei fortdauernder Transpiration und relativ geringem Wassergehalt der Blätter infolge der zuvor gehemmten Zufuhr auch in der Wurzel ein starkes hydrostatisches Potential herrschen. Allein dieses arbeitet jetzt bei Konstanz der Transpirationsbedingungen und seine eigene Wirkung ist zugleich die Ursache des Anstieges auch der Transpirationsgröße, während die atmosphärischen Bedingungen für diesen Anstieg keine Voraussetzungen bieten. Denn sie sind gleich geblieben und vermöchten für sich allein, wie der Versuch *Impatiens* p. 7 und die Kurve 1 zeigen, jenes Maß der Transpiration nicht einmal gegenüber der Dunkelheit zu vergrößern; vgl. S. 120.

Hier zeigt sich also mit genügender Deutlichkeit, wie stark die in größeren Zeitabschnitten so eng befundene Proportionalität zwischen Transpiration und Wasseraufnahme in kurzen Zeiträumen gestört und wie die gewöhnlich erkannte Abhängigkeit dieser von jener auch völlig umgekehrt sein kann.

Der Verlauf der Absorptionskurve kann schon aus den Rennerschen Versuchen (1912) abgeleitet werden. Da man aber bisher nicht wußte, wie sich zu gleicher Zeit die Transpiration verhält, will ich hierauf noch etwas näher eingehen.

Man sieht an der Kurve sehr schön, wie die vorher stundenlang auf der durchschnittlichen Höhe von 20 mg pro halbe Stunde niedergehaltene Transpirationsgröße von der jäh empor-schnellenden Aufnahme gleichsam emporgerissen wird. Da aber die unter bestimmten Bedingungen durch Transpiration abgegebene Wassermenge *ceteris paribus* vom Gefälle der Dampfspannung in Luft und Pflanze abhängt, so ist der Erfolg wohl nicht anders denkbar, als daß rasch ein höheres Dampfdruckgefälle in den Blättern, also letzten Endes zwischen Epidermis und Atmosphäre zustande kommt. Da dies in unserem Falle offenbar nur durch Öffnung der Stomata möglich ist — sofern das vorherige rasche Anwelken die Schließbewegungen nicht gehemmt hat —, so darf aus der direkten Transpirationsbestimmung vielleicht mit derselben relativen Sicherheit auf

Öffnung der Stomata geschlossen werden, wie aus entsprechenden Befunden mit Kobaltpapier; diese fehlen mir leider hier.

Zugleich wäre aber der interessante Nachweis erbracht, daß erhöhte Wasserzufuhr von den Wurzeln her trotz gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen die Schließzellen rascher zu Öffnungsbewegungen veranlaßt als eine (normal sehr wirksame) Verstärkung der Beleuchtung bei gleichbleibender Aufnahmehemmung.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die während der ersten halben Stunde ermittelte »Überbilanz« $\frac{T}{A} = \frac{30}{50}$ mit einem prozentualen Überschuß von 66,66 % (ausgedrückt in % der Transpiration) von der unmittelbar nach Vertausch der Medien herbeigeführten wahrscheinlich weit überboten wird. Bei dem hohen osmotischen Wert der Salzlösung muß man annehmen, daß die Wurzelzellen von ihrem maximalen Sättigungsgrad weit entfernt waren — falls sie nicht überhaupt zu einem geringen Teil plasmolysiert waren — was ich aus naheliegenden Gründen nicht entscheiden konnte. Jedenfalls müssen ihre Saugkräfte nach Beseitigung des Osmoticums in der schwach konzentrierten Nährlösung zunächst sehr erheblich gewesen sein. Daß ihre Leistung an geliefertem Wasser schon nach kurzer Zeit wieder nachläßt, hängt natürlich damit zusammen, daß mit der teilweisen Vernichtung der vorhandenen Potentiale nicht rasch genug neue geschaffen werden. So muß es notwendig zu einem Nachlassen der Diffusionsgeschwindigkeit kommen. Dieses wird erst dann wieder behoben, wenn die erhöhte Transpiration größere Zugkräfte liefert und ihrerseits wieder die Absorptionsgröße in die Höhe reißt.

3. Die Bilanz im Hochmoorwasser¹.

a) Die Wurzeltätigkeit.

Schon die qualitativen (Guttations)-Versuche haben gezeigt, daß die fragliche Hemmung der Wasseraufnahme durch saures Moorwasser selbst bei Nicht-Moorpflanzen außerordentlich langsam eintreten und selbst nach Wochen noch relativ geringfügig sein kann. Bei *Zea Mays* macht sich sogar erst eine deutliche Förderung der Wasserlieferung der Wurzeln bemerkbar, die längere Zeit anhält und von dem Grad der Giftigkeit des Moorwassers abhängt.

Ich finde in meinen Tabellen bei *Zea Mays* nur selten einen Anstieg der Wasseraufnahme nach Vertausch der Nährlösung mit saurem *Sphagnum*wasser. Das entspricht durchaus den

¹) Über Herkunft und physikalische Eigenschaften der Moorwässer vgl. das entsprechende Kapitel der vorausgegangenen Arbeit (1921, S. 188 u. 198).

theoretischen Vorstellungen, die früher (1920, S. 470) über den Unterschied zwischen der Beeinflussung der aktiven und der passiven Wurzelsaugung begründet wurden, und steht nur scheinbar im Widerspruch zu den gegenteiligen Erfahrungen mittels der Guttationsmethode.

Wichtiger ist aber das Fehlen eines Abfalles der Kurve der Wasseraufnahme. Denn es liefert den untrüglichen Beweis, daß die in einigen Stunden aus Moorwasser aufgenommene Wassermenge ebenso groß (gelegentlich größer) ist als zuvor während der gleichen Zeit in Nährlösung. Es tritt also tatsächlich selbst bei der Nicht-Moorpflanze keine Hemmung der Wasseraufnahme ein.

Diesen Befund bestätigten Versuche mit *Impatiens parviflora* (5 Pflanzen) und *Epipactis palustris* (4 Pflanzen), die bei konstantem Licht durchgeführt wurden¹. Dabei wurde an Stelle der Nährlösung Flachmoorwasser (»Hypnumwasser«, vgl. 1921, S. 205) verwendet, das einen noch stärkeren chemischen Gegensatz zu Sphagnumwasser darstellt als Nährlösung. Um für die Darstellung der Bilanzverhältnisse Platz zu gewinnen, sei die Wasseraufnahme nur kurz besprochen.

Nach 2½ Stunden war im Hochmoorwasser nirgends eine Hemmung der Wasseraufnahme festzustellen. Öfters ist eine leichte Förderung zu verzeichnen. Da diese aber zu gleicher Zeit auch bei den Pflanzen bemerkbar wird, denen gleichzeitig in umgekehrtem Versuch erst Sphagnumwasser und dann Flachmoorwasser geboten wurde, so braucht jene Förderung nicht als stimulierende Giftwirkung des sauren Moorwassers aufgefaßt zu werden. Aus dem gleichen Grunde muß es unentschieden bleiben, ob die am folgenden Tag unter denselben Bedingungen übereinstimmend zu beobachtende geringe Hemmung im Sphagnumwasser auf das Konto der im Sinne Schimpers wirkenden Agentien gesetzt werden darf.

Daß eine nach 21 stündiger Einwirkung des Sphagnumwassers beobachtete Hemmung bei *Epipactis* nichts mit der Humussäure zu tun hat, geht daraus hervor, daß auch im alkalisch reagierenden, kalkreichen Flachmoorwasser bei einer Kontrollpflanze des gleichzeitig in umgekehrter Richtung durchgeführten Versuches — wie auch bei einer vom Hochmoor stammenden *Betula pubescens*-Pflanze — eine ebenso deutliche Hemmung eingetreten ist.

Die Ergebnisse der beiden in verschiedener Richtung zur selben Zeit durchgeführten Versuche mit *Epipactis palustris* sind schwer zu verstehen. Erstens dürfen aber die indivi-

¹) Bei diesen Versuchen wurden — entgegen der sonstigen Gepflogenheit — keine halbstündigen Zwischenbestimmungen vorgenommen.

duellen Verschiedenheiten nicht vergessen werden. Zweitens ist daran zu erinnern, daß Sphagnumwasser offenbar weniger und andere Torfkolloide enthält als stark gebräuntes Torfwasser.

Im sekundären Torfwasser decken sich vielfach die Befunde der beiden Methoden: Auch das Potometer zeigt bei verschiedenen Versuchspflanzen (*Impatiens parviflora*, *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mays*) in den ersten Stunden oft (nicht immer) eine deutliche Förderung der Wasseraufnahme.

Die einzelnen Individuen verhalten sich nicht gleich, was ebenfalls schon in den Guttationsversuchen zur Geltung kam. Daß die Förderung der Wasseraufnahme nur im sekundären Hochmoorwasser mit Sicherheit erkannt wurde, dagegen nicht im Sphagnumwasser, mag mit der größeren Giftigkeit des ersten zusammenhängen. Tatsächlich äußerte sich ja auch die erste Phase der Giftwirkung in den Guttationsversuchen in der größten Förderung im stark gebräunten eigentlichen Torfwasser gegenüber den anderen Hochmoorwässern.

Die zweite Phase der physiologischen Giftwirkung des stark gebräunten Torfwassers, deren Verfolg mit der Guttationsmethode in vergleichenden Versuchen so schön gelang, kann bei *Zea Mays* die passive Wurzelsaugung schon nach 24 Stunden um 50% herabsetzen, ohne daß äußerliche Vergiftungserscheinungen an den Wurzeln wahrzunehmen wären — sofern von ihrem minimalen Wachstum abgesehen wird. Solchen Befunden gesellen sich aber andere bei, in denen eine Hemmung vermißt wird.

b) Die Bilanzverhältnisse.

Wäre nur die Wasseraufnahme im Hochmoorwasser untersucht und als ungehemmt befunden worden, so wären die Versuche bezüglich ihrer ökologischen Beweiskraft gegen einen wichtigen Einwand ungeschützt: wenn es sich lediglich um ein Mißverhältnis in der Wasserbilanz handelt, so könnte dieses auch durch Steigerung der Abgabe erreicht werden. Beobachtungen an *Impatiens parviflora* und *Tussilago farfara* im

Freien lassen an der Wirksamkeit¹ eines selbst bei optimalen Aufnahmebedingungen auf solchem Wege hergestellten Mißverhältnisses bei Hygrophyten und Nicht-Xerophyten keinen Zweifel.

In unserem Falle war also damit zu rechnen, daß die giftigen Substanzen des Hochmoorwassers ähnlich wie organische Säuren (vgl. Burgerstein, 1904 und Reed, 1910) die Transpiration steigerten. So wird ja auch das Problem gelegentlich von seiten der Physiologie beurteilt: »Jedenfalls aber kann man vermuten, daß Sumpf und Humusboden Stoffe enthalten, die entweder die Wasseraufnahme herabsetzen, oder die Transpiration steigern und deshalb Xerophytenstruktur bedingen.« (Jost in den »Vorlesungen« 1913, S. 63.)

Ein Blick auf die Kurven 3 und 4 der Versuche *Zea Mays* 2 vom 13.—14. März 1914 und vom 20.—21. März 1914, deren Ergebnisse mit denen der nicht veröffentlichten übrigen Versuche mit Hochmoorwasser übereinstimmt, zeigt, daß die Transpiration nicht gesteigert ist². Im übrigen müßte aber eine Steigerung, wenn die Wurzeltätigkeit nicht ihrerseits gehemmt ist, mit physikalischer Notwendigkeit auch die Aufnahme vergrößern. Die Vorstellung, Hochmoorwasser könne allein durch gesteigerte Transpiration unter gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen und ohne gleichzeitige Hemmung der Aufnahme ein Xeromorphie bedingendes Mißverhältnis schaffen, ist also physiologisch etwas unklar.

Wir wollen zunächst die Bilanz bestimmen beim Übergang aus Nährlösung in Hochmoorwasser, nach 1-, 2- und mehrtägigem Aufenthalt in diesem, und endlich bei absichtlich herbeigeführter Steigerung der Transpiration unter gleichbleibenden Aufnahmebedingungen im Moorwasser. Zum Vergleich sollen dann Versuche herangezogen werden, in denen die Wurzeltätigkeit durch ein stärkeres Gift als Hochmoorsubstanzen (starke Säuerung mit HCl) gehemmt ist.

¹) Unter »Wirksamkeit« ist hier nur der physiologische Effekt (das Welkwerden) gemeint, nicht dessen fragliche morphologische Folge (die Entstehung einer Xeromorphie).

²) Bezüglich der gegenteiligen Erfahrungen von Thatcher (1921) vgl. S. 137.

a) Übergang von Nährlösung in Hochmoorwasser.
(Vgl. die Kurven 3 und 4.)

Versuch Zea Mays 2, 13. März 1914; Kurve 3.

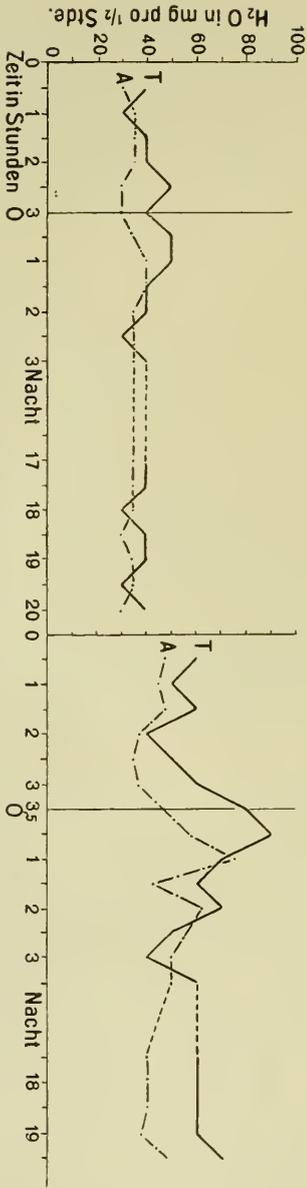
$\frac{T}{A}$	Defizit absolut	Defizit relativ	Absoluter Differenzquotient	Prozentuale Änderung der absoluten Differenz	Prozentuale Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit	Bemerkungen
$40 : 32,5 = 1,23$	— 7,5	18,75 ‰				durchschnittliche Vergleichsbilanz in Nährlösung pro $\frac{1}{2}$ Std.
$50 : 37,5 = 1,33$	— 12,5	25 ‰	1,6666	Vergrößerung um 66,66 ‰	Verschlechterung um 33,33 ‰	2. und 3. halbe Std. nach Einwirkung des Hochmoorwassers
$40 : 37,5 = 1,07$	— 2,5	6,25 ‰	0,2	Verringerung um 80 ‰	Besserung um 75 ‰	4. u. 5. halbe Std.
$36,6 : 35,0 = 1,05$	— 1,6	4,37 ‰	0,64	Verringerung um 36 ‰	Besserung um 30,08 ‰	6. u. 7. halbe Std.

Bei diesem Versuch ergaben sich folgende Durchschnittswerte pro $\frac{1}{2}$ Stunde für Beurteilung der Wasserbilanz nach etwa 20stündiger Einwirkung des Hochmoorwassers am folgenden Tag:

Durchschn. Defizit in Nährlösung absolut in ‰ d. Transp.		Durchschn. Defizit in Hochmoorwasser absolut in ‰ d. Transp.		Absoluter Defizitquotient	Änderung der absolut. Differenz	Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit
— 7,5	18,75 ‰	— 3,5	9,43 ‰	0,4066	Verringerung um 53,34 ‰	Besserung um 49,8 ‰

Der Gegensatz zur Wirkung der Salzlösung kann nicht stärker gedacht werden: wasserökonomisch hat der Vertausch der Lösungen keinen anderen Erfolg als ihn Ausgießen und Wiedereinfüllen der Nährlösung auch haben kann. Darum möchte ich auch der tatsächlichen Besserung der Bilanz nach längerem Aufenthalt im Hochmoorwasser um fast 50 ‰ keinen großen Wert beilegen. Wäre das Vergleichsdefizit in Nährlösung absolut genommen nicht zufällig so niedrig gewesen, so würde die geringe absolute Verkleinerung des Defizits im Moorwasser prozentual auch keinen so starken Ausschlag gegeben haben.

Der Versuch Zea Mays 2 vom 13. März 1914 hat den Nachteil, daß der gesamte Wasserverkehr aus mir nicht bekannten Gründen schon in Nährlösung auffällig niedrig ist. Man könnte



Kurven 3 und 4. Zea Mays. Nordenster, diffuses Tageslicht. 3 bzw. 3,5 Stunden Nährlösung, danach Hochmoorwasser («Sphagnumwasser»).

also möglicherweise geltend machen, auf dieser niedrigen Höhe der Werte für T und A könnten geringe Einflüsse auf die Transpirationsgröße vielleicht nicht mehr zur Geltung kommen. Daß der Wasserverkehr niedriger als gewöhnlich ist, sieht man schon daran, daß das (absolut genommen geringe) Defizit prozentual die sonst in Nährlösung ermittelten Werte (durchschnittlich 5—6% der Transpirationsgröße) etwa 3× übersteigt. Daß dieser Nachteil aber bezüglich der in Frage stehenden Wirkung des Hochmoorwassers im obigen Versuch kein falsches Bild lieferte, bestätigen mehrere andere Versuche mit Pflanzen derselben Art von höherem Wasserverkehr. Wie verschieden übrigens ein- und dieselbe Pflanze zu verschiedenen Zeiten (in verschiedenen Entwicklungsstadien) oder allein infolge anderer atmosphärischer Bedingungen (hellerer Himmel) reagieren kann, zeigt ein Versuch, der 7 Tage nach dem eben beschriebenen mit *Zea Mays* 2¹ angestellt wurde (Kurve 4).

Aus den nacheinander halbstündig ermittelten Werten für T: 60, 50, 60, 40 50, 60, 80, deren Ansteigen gegen Ende mit der Aufhellung des Himmels zusammenhängt, und A: 47,5, 45, 47,5, 37,5, 32,5, 35, 47,5 berechnet sich die durchschnittliche Bilanz in Nährlösung wie folgt: $\frac{T}{A} = 5,71 : 4,18 = 1,37$; absolutes Defizit — 15,3. In der letzten halben Stunde hat sich die Bilanz infolge der Reaktion der Stomata durch Ansteigen der Transpiration sehr verschlechtert: $\frac{T}{A} = 80 : 47,5 = 1,68$; Defizit — 32,5. Selbstverständlich wäre es aber zur Beurteilung der Bilanzänderung im Hochmoorwasser falsch, diesen Wert als Vergleichswert heranzuziehen. Relatives Defizit = 26,79%.

Die Werte der durchschnittlichen Bilanz im Sphagnumwasser während der gleichen Zeit (3 Stunden) sind folgende: $\frac{T}{A} = 62,8 : 56,0 = 1,12$; absolutes Defizit — 6,8; relatives Defizit = 10,83%. Die hieraus ersichtliche Besserung der Bilanz um fast ein Drittel darf allerdings nicht zu günstig beurteilt werden; denn in ihr kommt ja auch das außergewöhnlich hohe Defizit der letzten halben Stunde in Nährlösung zum Ausdruck, dem kein entsprechendes im neuen Medium gegenübersteht. Immerhin ist aber ein Ansteigen der Aufnahme im Hochmoorwasser unverkennbar.

β) Bilanz nach kürzerer und längerer Einwirkung des Moorwassers.

aa) der Wasserbedarf bleibt derselbe wie in Nährlösung.

Nach 18stündigem Aufenthalt im Moorwasser hat sich bei *Zea Mays* 2 am 20. März 1914 in weiteren 2¹/₂ Stunden die

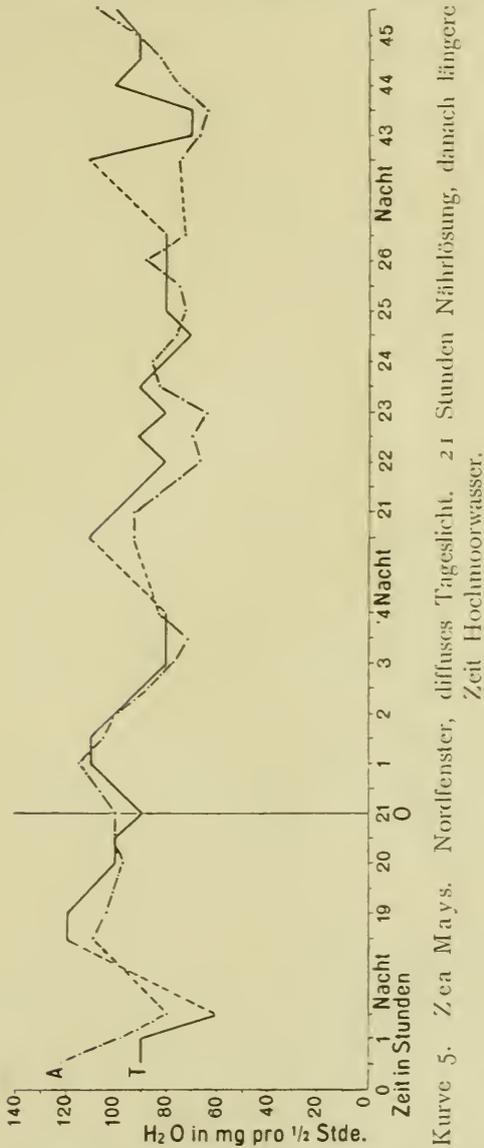
¹) Beide Versuche wurden in diffusem Tageslicht an einem Nordfenster angestellt.

Bilanz wie folgt verändert: $\frac{T}{A} = \frac{62}{41} = 1,51$; Defizit — 21. Relatives Defizit = 33,87%. Es ist also nicht nur die gesamte anfängliche Besserung der Bilanz im Hochmoorwasser beseitigt, sondern selbst gegenüber Nährlösung eine Verschlechterung der Bilanz um etwa $\frac{1}{4}$ eingetreten. Die absoluten Werte lassen erkennen, daß die Verschlechterung auf einer Hemmung der Aufnahme beruht. Die Befunde können also mit den bei den Guttationsversuchen ermittelten beiden Phasen der Giftwirkung direkt verglichen werden.

Die Änderung der Bilanz bei längerem Aufenthalt im Hochmoorwasser ist aus einem Versuch Zea Mays 3 vom 22. bis 25. Juli 1913 zu ersehen, dessen Gesamtverlauf ich nur graphisch darstelle. Absolutes und relatives Defizit sind zu jeder beliebigen Zeit durch die Verbindung der T- und A-Werte auf derselben Ordinate zu bekommen (vgl. die Kurve 5).

Zu Beginn des Versuches haben wir in Nährlösung infolge der Transpirationssenkung Überbilanz, wie sie schon von Eberdt (1889) als normale abendliche Erscheinung festgestellt wurde. Am folgenden Morgen zeigen die halbstündigen Ermittlungen die günstige Durchschnittsbilanz von $\frac{106,0}{102,5} = 1,03$; Defizit — 3,5; während der ersten 4 Stunden im Hochmoorwasser herrscht gleichfalls fast »hergestellte Bilanz«. Durchschnittswerte $\frac{92,9}{90,1} = 1,02$; Defizit — 2,8. Die relativen Defizite haben sich kaum geändert; Nährlösung: 3,30%; Hochmoorwasser: 3,01%. Nach 20stündiger Einwirkung des Moorwassers wird am 2. Tag in weiteren 12 halben Stunden folgende Durchschnittsbilanz ermittelt: $\frac{T}{A} = \frac{85,4}{8,3} = 1,09$. Absolutes Defizit — 7,1; Relatives Defizit = 8,31%. Bei der Beurteilung der Bilanzverschlechterung ist aber zu beachten, daß in den letzten 5 halben Stunden überhaupt kaum mehr Unterbilanz herrscht (vgl. die Kurve). Das hohe relative Defizit der ersten 3 Beobachtungsstunden des 2. Tages wird dadurch in den folgenden Stunden auf 0,42% herabgesetzt und ist somit günstiger als früher im Vergleichsmedium (Nährlösung).

Gerade dieses Beispiel ist sehr lehrreich; es zeigt nämlich, wie vorsichtig man in der Benutzung der Vergleichswerte sein



muß. Erst längere Beobachtung, die auch die (normalen) Schwankungen der Wasserbilanz mit in Rechnung zieht,

kann ein richtiges Bild von den Veränderungen gegenüber einem Vergleichsmedium liefern.

Daß die am 2. Tage beobachtete Herabsetzung des Wasserverkehrs nicht notwendig als gehemmte Absorption aufzufassen ist, zeigen die Ermittlungen am 3. Tage, wo schließlich für T und A wieder dieselben Werte erreicht sind wie zuvor in Nährlösung.

Es wäre interessant, den Einfluß des giftigen Moorwassers nach mehreren Tagen und Wochen kennen zu lernen. Entsprechende Versuche wurden im Sommer 1919 angestellt, insbesondere mit *Phaseolus*. Allein ihre richtige Beurteilung ist schwierig. Zunächst erheben sich Bedenken gegen eine längere Versuchszeit wegen der Veränderung der Bezugseinheit. Wir beziehen ja beim Arbeiten mit demselben Individuum immer auf das gleiche Absorptions- und Transpirationssystem. Dieses ändert sich aber bei längerem Verweilen der Wurzeln in Moorwasser gerade bei *Phaseolus* sehr stark. Infolge der baldigen Hemmung des Wurzelwachstums und der Vergiftung der Wurzeln einerseits, des fortschreitenden Wachstums der Blätter andererseits, wird eine Beziehung auf früher in Nährlösung ermittelte Werte, streng genommen, bald unstatthaft. Wird aber, um diesen Fehler zu umgehen, mit einer nachherigen Bilanz in Nährlösung verglichen, so bekommt man unter Umständen wieder eine ganz falsche Vorstellung. Denn bei erheblicher Vergiftung der Wurzeln im Moorwasser braucht sich die Beseitigung des hemmenden Faktors keineswegs in einer Förderung der Aufnahme äußern. Es würde daher bei annähernd gleich gebliebener (gleich schlechter) Bilanz eine vorher tatsächlich erreichte wesentliche Verschlechterung im Moorwasser gar nicht erkannt werden.

Wenn aber im Verlauf von 2—3 Wochen bei langsam fortschreitender Vergrößerung der Transpirationsfläche die Vergiftung des Absorptionssystems so erheblich geworden ist, daß ganze Saugwurzeln vollständig absterben, dann ist es nicht verwunderlich, daß mit einer Herabsetzung des gesamten Wasserverkehrs auch eine Vergrößerung des Defizits eintritt. Denn die Vergiftung hat offenbar eine Vergrößerung der Filtrationswiderstände zur Folge, wie wir sie auch aus den später zu be-

sprechenden Versuchen mit starker HCl-Säuerung ableiten müssen. Die morphologischen (und chemischen) Veränderungen in den Geweben der toten Wurzel scheinen nicht bloß die Aufnahme-, sondern auch die Zuleitgeschwindigkeit des Wassers herabzusetzen.

So konnte bei einem Versuch mit *Phaseolus multiflorus* im Sommer 1919 nach 15tägiger Einwirkung sekundären Torfwassers eine erhebliche Verschlechterung der Bilanz festgestellt werden. Zwar ist auch die Transpiration herabgesetzt, allein das Defizit ist zeitweise so groß, daß die obersten Blätter anwelken. Nach 17 Tagen vermag annähernd derselbe Helligkeitsgrad im Zimmer (stundenlang direkte Sonne auf herabgelassenem Fenstervorhang) nur noch die Hälfte der früheren Wassermenge durch die Pflanze hindurchzusaugen:

Durchschnittliche Bilanz pro $\frac{1}{2}$ Std.	
bei Beginn der Einwirkung des Torfwassers	nach 17 tägiger Einwirkung
$\frac{T}{A} = \frac{170}{150} = 1,13; d = -20;$ rel. Def. = 11,77 %	$\frac{T}{A} = \frac{100}{70} = 1,43; d = -30;$ rel. Def. = 30 %

Bei einer Hemmung der Wasseraufnahme um mehr als 50% ist die Bilanz nach dem relativen Defizit $2\frac{1}{2}$ mal schlechter als früher.

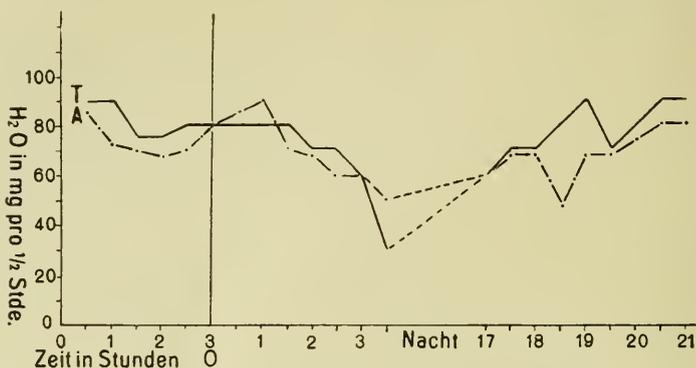
Dieser Versuch läßt die 2. Phase der Giftwirkung ebenso deutlich erkennen wie unsere früheren Guttationsversuche, wengleich die Hemmung quantitativ aus den früher erörterten Gründen hinter der der aktiven Wurzelsaugung weit zurücksteht.

ββ) Der Wasserbedarf wird gesteigert durch Erhöhung der Transpiration.

Zwei an einem Nordfenster bei diffusem Licht ausgeführte Versuche mit *Zea Mays* und ein Versuch mit *Phaseolus* zeigen den Einfluß der Transpirationssteigerung sehr deutlich. Ich bespreche nur kurz die Versuche mit Mais. Beim einen hielt zunächst ein trüber Abend die Transpiration in geringer Höhe, beim anderen sorgte ein starkes Gewitter mit erheblicher Verdunkelung für einen wirksamen Spaltenschluß. In allen drei

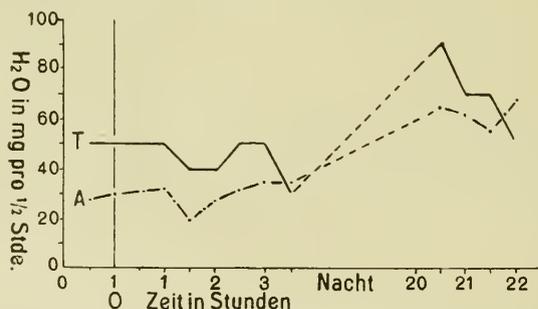
Fällen bedingte der folgende helle Morgen einen erheblichen Anstieg der Transpiration (vgl. die Kurven 6 und 7).

Im Stadium der 1. Phase der Giftwirkung des Moorwassers, mag sie sich nun deutlich als Förderung der Aufnahme äußern



Kurve 6. *Zea Mays*. Nordfenster, diffuses Tageslicht. 3 Stunden Nährlösung, danach Hochmoorwasser; darin während der 2. und 3. Stunde starkes Gewitter.

oder nur als Ausbleib einer Hemmung, sehen wir also, daß bei nicht allzu krassem Anwachsen der Abgabe sogar das



Kurve 7. *Zea Mays*. Nordfenster, diffuses Tageslicht. 1 Stunde Nährlösung, danach 22 Stunden lang Hochmoorwasser; heller Morgen nach trübem Abend.

absolute Defizit nach Erreichung eines gewissen Gleichgewichtszustandes unverändert (oder sogar geringer) sein kann. In beiden Fällen gibt das geringere relative Defizit eine Besserung der Bilanz an. Diese ist im Versuch Z. M. v.

26. Juni 1913 (vgl. d. Kurve 7) besonders stark, da schon von vornherein aus unbekanntem Gründen das Defizit in Nährlösung ungewöhnlich hoch war:

Bilanz im Hochmoorwasser bei trübem Himmel	Bilanz im Hochmoorwasser bei hellem Himmel
$\frac{T}{A} = \frac{43}{30} = 1,43; d = -13;$ <p>relat. Def. = 30,23 %</p>	$\frac{T}{A} = \frac{70}{63} = 1,11; d = -7;$ <p>relat. Def. = 10 %</p>

Bei einer Förderung der Wasseraufnahme um etwa 100% ist die Bilanz nach dem relativen Defizit etwa 3 mal so günstig als früher. Übrigens sei nicht übersehen, daß ebenso leicht eine Verschlechterung erreicht werden kann; sie wurde nur von uns nicht beobachtet. Der Zufall der Vergleichsbilanz kann entscheidend sein¹. Aber auch in solchem Fall darf nicht vergessen werden, daß wir die Spannweite der »normalen« Bilanz bei veränderten Transpirationsbedingungen (in den Versuchen mit *Impatiens*) schon in Nährlösung sehr hoch fanden. Sie dürfte im allgemeinen unterschätzt werden.

Dem schon aus theoretischen Gründen abgelehnten Einwand, der sich an die Guttationsversuche anheften könnte, weil in ihnen der Wasserbedarf der Pflanzen außerordentlich gering ist, wird also auch aus experimentellen Gründen eine Bedeutung versagt. Es bedarf offenbar einer sehr viel erheblicheren Vergiftung des Wurzelsystems, um die Wasseraufnahme trotz Schaffung günstigerer Transpirationsbedingungen auf gleichmäßig niedriger Höhe zu erhalten.

4. Die Bilanz bei starker Vergiftung und Abtötung der Wurzeln mittels Salzsäure.

Um zu zeigen, wie außerordentlich gering die wasserökonomische Wirkung des sauren Hochmoorwassers auch bei

¹) In der neuesten englischen Moorarbeit gibt Thatcher (1921) eine Steigerung der Transpiration in Torfextrakten an. Wie schon betont, wurde eine solche von uns nur selten beobachtet. Sie könnte aber gerade in diesem letzten, auffälligen Beispiel vorgelegen haben. Übrigens dürfte auch dann eine Transpirationssteigerung nicht in dem bei Jost (1913, p. 63) angegebenen Sinne für die Erklärung der Xeromorphie ausgebeutet werden; denn wir sehen ja, daß die Wurzeltätigkeit im selben Maß gefördert ist.

deutlicher Hemmung der Aufnahme gegenüber einer stärkeren Säure ist, wurden an 3 Pflanzen von *Impatiens parviflora* Versuche mit schwacher und starker HCl-Säuerung angestellt (mit Lakmuspapier schwache und sehr starke Rötung; leider wurde versäumt, die Azidität zu bestimmen). Mit schwacher Säuerung, deren Grad nach der Lakmusreaktion jedoch den des sauren Moorwassers überschritt, wurden keine sicheren Ergebnisse erzielt. In der stark gesäuerten Nährlösung trat übereinstimmend bei den 3 gleichzeitig durchgeführten Versuchen eine starke Veränderung der Bilanz ein.

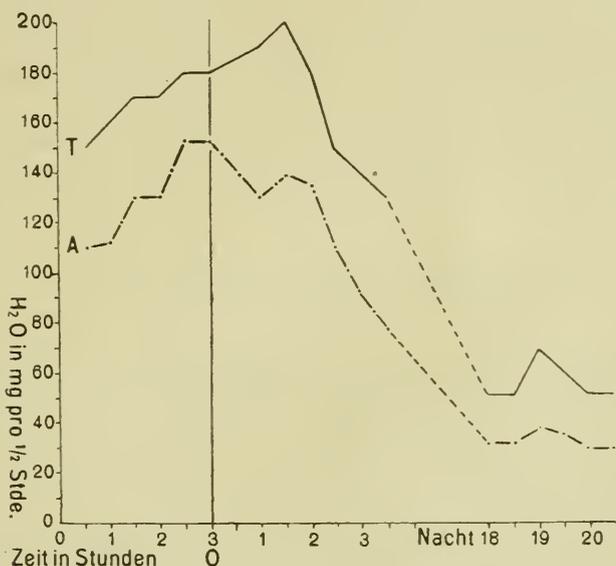
Wie die Kurve 8 zeigt, gestaltet sich das in Nährlösung relativ günstige Verhältnis von Abgabe und Aufnahme des Wassers nach Einwirkung der Salzsäure durch rasche Hemmung der Aufnahme und erst später eintretende und weniger steil erfolgende Herabsetzung der Transpiration immer ungünstiger und bleibt auch beim Eintritt eines Gleichgewichtszustandes am folgenden Morgen noch so groß, daß die Wasserabgabe des Sproßes die Aufnahme der Wurzeln fast um die Hälfte übersteigt. Es ist also nicht nur der gesamte Wasserverkehr stark herabgesetzt, sondern auch eine relativ stärkere Hemmung der Aufnahme erreicht.

Bilanz in Nährlösung	Bilanz nach 2½ stündiger Einwirkung von HCl	Bilanz nach 18—20 stündiger Einwirkung von HCl
$\frac{T}{A} = \frac{168}{131} = 1,27; d = -37;$ rel. Def. = 22,02 %	$\frac{T}{A} = \frac{140}{93} = 1,51; d = -47;$ rel. Def. = 33,56 %	$\frac{T}{A} = \frac{55}{33} = 1,66; d = -22;$ rel. Def. = 40 %

Nach längerer Einwirkung der Säure ist die Transpiration erst auf $\frac{1}{3}$, die Absorption aber auf $\frac{1}{4}$ herabgesetzt. Trotz absolut geringerem Defizit ist dabei die Bilanz nach dem relativen Defizit fast doppelt so schlecht als zuvor in Nährlösung.

Ein Vergleich der Kurven 8 und 1 zeigt den Gegensatz zwischen der Wirkung einer osmotischen und einer nicht osmotisch bedingten Aufhebung der Turgeszenz des Absorptionssystems. Das Welken der Wurzeln, das am folgenden Morgen, nach 18 stündiger Einwirkung der Säure wahrgenommen wird, aber schon lange vorher eingetreten ist, beruht auf der Abtötung der Zellen. Wie die Versuche mit 3 In-

dividuen übereinstimmend zeigen, durchströmt trotzdem noch eine erhebliche Wassermenge die Pflanze. Dies bestätigt auf der einen Seite die schon von Hansen (1888), Kosaroff (1897) und Romell (1918) gemachte und heute wieder im Anschluß an Sachs' Imbibitionstheorie (kohäsionstheoretisch) zu erklärende Erfahrung, daß die Saugkraft der Blätter auch bei Zerstörung der lebenden »Osmometer«



Kurve 8. *Impatiens parviflora*. Dunkelzimmer mit konstantem Licht. 3 Stunden sehr schwach angesäuerte Nährlösung, danach 20,5 Stunden stark HCl-saure Nährlösung. Darin nach 3,5 Stunden bis zur nächsten Beobachtung Dunkelheit.

der Wurzeln noch relativ viel Wasser einzusaugen vermag. Auch sehen wir, daß die Blätter trotz Abtötung der Wurzeln selbst am folgenden Morgen noch turgeszent sind.

Auf der anderen Seite setzt uns aber die gleichzeitige Bestimmung von T und A in stand, einen Fehler aufzudecken, der den Hansenschen Versuchen anhaftet.

Um die Richtigkeit der Sachsschen Imbibitionstheorie zu erweisen, studiert Hansen die Wasseraufnahme durch abgetötete Wurzeln teils an Topfpflanzen, teils an Wasserkulturen und findet, daß der Transpirationsverlust tagelang gedeckt wird.

In der Meinung, die T- und A-Werte seien gleich, ermittelt er die »transpirierte Wassermenge« in Nährlösung »volumetrisch«, bei Topfpflanzen dagegen gravimetrisch. In Wirklichkeit vergleicht er die Absorption der (durch Hitze) getöteten Wurzeln in der Nährlösung mit der Transpiration des Sprosses der Topfpflanzen. Für Hansens Fragestellung ist der Fehler bedeutungslos. Und er wäre auch in unserem Zusammenhang nicht so wichtig, wenn es sich um die Wasserbilanz bei herabgesetzter Transpiration und normalem Wurzelsystem handelte. Denn gerade dann nähern sich die sonst stark differierenden Werte bis zu völliger Gleichheit (vgl. S. 108). Wenn aber Hansen meint (1888, S. 308), eine Tabakpflanze, die bei getöteten Wurzeln in 2 Tagen 402 cm H₂O aufnahm und deren Wasseraufnahme am 12. Juli aufhörte, habe bis zum 13. Juli morgens »nur wenige Kubikzentimeter transpiriert«, so entsteht ein ganz falsches Bild von den wahren Bilanzverhältnissen. Findet er in Nährlösung nach Tötung der Wurzeln bei einer anderen Tabakpflanze in 31 Std. eine »transpirierte Wassermenge« von 94 cm, so dürfte nach unseren Erfahrungen zu diesem Wert der tatsächlich absorbierten Wassermenge ein Transpirationswert von annähernd 150—170 cm gehören. Auch bei dieser starken Unterbilanz (relatives Defizit ca. 40 %) dürfte das von Hansen beobachtete Frischbleiben möglich sein.

Zweiter Teil: Theoretisches nebst Beobachtungen auf Salzmooren.

Die Veränderungen der Wasserbilanz, die wir durch Beeinflussung der Wurzeln mittels verschiedener Lösungen bekamen, regen zu Überlegungen an über die Bedeutung der betreffenden Wasser als Bodenflüssigkeit für Bau und Leben der Pflanzen am Standort. Insbesondere zwei Substrate sind es, die durch die physiologischen Beziehungen zwischen Bodenwasser und morphologischem Charakter ihrer Besiedler in der Ökologie die Forscher seit langem beschäftigen: Salzboden und Hochmoor. Auf beiden finden wir trotz physikalischer Nässe Xerophyten. Es soll nun im folgenden ein vorläufiger Versuch gemacht werden, die besprochenen experimentellen Ergebnisse theoretisch für das Problem der Xeromorphie bei Salz- und Hochmoorpflanzen nutzbar zu machen.

Mit innerer Notwendigkeit führt uns der Weg vom Hochmoor zum Salzboden, zum Meeresstrand. Was liegt näher, als ihn über das Salzmoor zu nehmen? Doch diese markante Station lädt zu längerem Verweilen ein. Denn sie liegt hoch und frei genug, um einen ungetrübten Überblick zu gewähren über das gemeinsame Problem der Hochmoor- und Salzpflanzen.

A. Die Wasserbilanz der Salzpflanzen und ihre Beziehungen zur Xeromorphie; allgemeine Kritik des Halophyten-Problems.

Die neueren zusammenfassenden Darstellungen von Renner (1915 b) und Warming (1918) können den Eindruck nicht verwischen: die gelegentliche, aber nicht eingehende Kritik des Problems, die nach dem Erscheinen der »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« von verschiedenen Seiten geäußert wurde (Chermeson 1910, Delf 1911, Fitting 1911 a und b, Neger 1913, Ruhland 1915), hat wenig oder nichts genützt.

Dieser Stand der Dinge veranlaßt mich, das ökologische Problem der Halophyten in anderem Zusammenhang als dies bisher geschah, von neuen Gesichtspunkten aus und auf Grund neuer Beobachtungen am Standort einmal im Zusammenhang kritisch zu diskutieren. Es geschieht dies in der Hoffnung, bessere Grundlagen zu gewinnen für künftige Untersuchungen.

I. Woran die Halophytenliteratur krankt und worauf es eigentlich ankommt.

1. »Salzpflanzen«, »Strandpflanzen« und »Halophile Xerophyten« (xeromorphe Halophyten).

Das Grundübel glaube ich in der zu weiten Fassung des Begriffes »Salzpflanze« erblicken zu müssen. Es äußert sich geradezu verhängnisvoll in Warmings allgemeiner Erörterung der Halophyten-Struktur (1918 S. 413 ff.) Zwar wird die »halophytische Landvegetation« von den »Formationen der Salzsümpfe« abgetrennt, zu denen z. B. die Mangrove gehört; und die Besprechung der strukturellen Charaktere schliesst sich an die »Landvegetation« an. Allein die Beispiele entstammen den verschiedensten Assoziationen, deren Substrate hinsichtlich der edaphischen und atmosphärischen Faktoren, vor allem des Wassers und der Salzkonzentration, sich zwischen die weitesten Extreme verteilen. So finden wir Pflanzen vom Sandstrand neben solchen von Salzsteppen und Dünen, Charakterpflanzen der Wüsten-Salzassoziationen neben solchen unserer Marschwiesen und der Mangrove.

Die Vernachlässigung eines genaueren Studiums der Assoziationen und ihrer scharfen Scheidung innerhalb des Assoziations-Komplexes »Meeresstrand« mußte verhängnisvoll werden. Auch »Strandpflanzen« ist ein viel zu weiter Sammelbegriff. Er umfaßt häufig genug mindestens 3 verschiedene Bestände: 1. die Pflanzen des nassen Sandes der äußersten Küste, 2. der Salzsümpfe und Marschen, 3. des Strandwalles und der Dünen, die aber selbst wieder ziemlich scharf gegeneinander abgetrennt sind.

Klar unterscheidet Buchenau (1896, S. 14) innerhalb der »Salzpflanzen«: »Sand-Strand-Pflanzen« (kleineren Teil) und »Küstenflora«. Zu dieser zählt er die Pflanzen der Salzsümpfe und Marschen, während sich jenen bereits Dünen-Elemente beigesellen. Für unser Problem reicht aber auch diese Scheidung nicht aus. Denn sie verhindert nicht, daß charakteristische Pflanzen des höheren Strandwalles und der Dünen, die tatsächlich das Salzwasser scheuen, als »Salzpflanzen« bezeichnet und zur Erörterung der »ökologischen Eigenschaften« herangezogen werden.

Aber selbst wenn wir die »Strandpflanzen« im engeren Sinn als »Küstenpflanzen« von den »Dünenpflanzen« trennen, wie es neuerdings auch Gessner (1920) tut, wird das Übel nur gebessert, nicht beseitigt. Es kommt nämlich ein weiteres hinzu: Die Assoziationen des tropischen Strandes scheinen sich in vieler Hinsicht anders zu verhalten als die der gemäßigten Zonen.

Bei Flut dürften die edaphischen Faktoren an der javanischen Küste bezüglich der Salzkonzentration allerdings den Verhältnissen der Nordsee einigermaßen entsprechen. Schon die Ebbe bringt aber in den Tropen mit der wesentlich stärkeren Austrocknung des Sandstrandes und Schlickes (in der Mittagszeit oft bis zur Bildung von Salzkrusten; vgl. Holtermann, 1907, S. 88 und v. Faber, 1913, S. 280) einen schroffen Wechsel der edaphischen Bedingungen, wie er an unseren Küsten kaum möglich ist.

Wichtiger ist indessen wohl der Unterschied der atmosphärischen Bedingungen. Auch hierfür möge der Hinweis auf Holtermann (1902 u. 1907) genügen, der ausdrücklich den Anteil hervorhebt, den die regelmäßig eintretende, trockene Hitze der Mittagszeit an der Bedeutung des Wasserspeichers der Mangrovepflanzen hat.

Ich möchte aber noch einen Schritt weiter gehen. Mir scheint sogar, wir tuen gut daran, auch innerhalb der Strand-Assoziationen der gemäßigten Zonen die nordeuropäischen Küsten gesondert zu betrachten. Bei gewissen mediterranen Küsten ist nämlich der Anteil solcher Pflanzen größer, die möglicherweise den Kontinentalsteppen entstammen. Auf

die Bedeutung dieses Punktes kommen wir bei der Frage der Xeromorphie gleich zurück.

Welche Folge hatte nun die unglückselige Vermengung edaphisch und klimatisch sehr verschieden angepaßter Pflanzen und ihre vorwiegend physiognomische und anatomische Betrachtung für die Entwicklung des Halophytenproblems?

Sie führte zunächst zur Aufstellung eines Typus der »ausgesprochenen Salzpflanze«. Rein pflanzengeographisch ist mit dieser Abstraktion viel gewonnen. Wenn aber für die Erörterung der physiologischen Beziehungen zwischen Substrat und Besiedler der Typus als Paradigma herausgegriffen wird, muß man auf gefährliche Abwege geraten. Die neuere Geschichte der ökologischen Pflanzengeographie weist kaum ein schöneres Beispiel reiner deduktiver Arbeitsweise auf als dieses. Wohin es führte, zeigen die Bücher von Warming und Schimper.

Die Vorstellung einer anatomischen Übereinstimmung der Halophyten mit typischen Xerophyten, die Warming übrigens etwas modifizierte, gewann Schimper, wie er selbst angibt (1898, S. 99) durch »Kulturversuche und eingehende Untersuchungen der malayischen Strandflora«. Auf die physiologischen Versuche kommen wir später zurück. Bei der Besprechung der xerophytischen Merkmale der Halophyten zieht Schimper vorwiegend die tropischen Strand-Assoziationen heran; von denen an temperierten Meeren wird nur *Salicornia herbacea* erwähnt, »dessen ausgeprägt xerophile Struktur dem hohen Salzgehalt des Substrates entspricht.« (1898, S. 686.)

Diese Behauptung steht in schroffstem Gegensatz zu den Warming'schen Studien an dänischen Strandpflanzen, den Angaben Holtermanns (1907, S. 63 u. 67), Rosenbergs (1897) und Delfs (1911). Von anderen, etwas höher gelegenen Beständen wird nur hervorgehoben, »Die meisten Arten sind sukkulent«; von den nicht mehr überschwemmten tonigen »Strandwiesen« sagt Schimper (S. 682), sie seien von den benachbarten Wiesen des Binnenlandes »durch ihren floristischen Charakter und die mehr xerophile Struktur ihrer Gewächse unterschieden«. Sonst wird von einer Xeromorphie der Halophyten der nordeuropäischen Küsten nichts erwähnt.

Es ist ganz offensichtlich, daß Schimpers Theorie auch im Jahre 1898 noch ausschließlich auf der Untersuchung der indomalayischen Strandflora von 1891 aufgebaut ist. Spätere, genauere Studien von Holtermann (1907) zeigten nun aber, daß wir nicht einmal bei der Mangrove von einer »entschiedenen« Xeromorphie sprechen dürfen.

Leider besitzen wir keine Angaben über die Anatomie und Transpiration der Halophyten der von Willkomm (1852, S. 237) geschilderten Salzsümpfe der spanischen Südküste, die völlig der Mangrove entsprechen. Nach seinen floristischen und physiognomischen Angaben scheint eine Mischung extrem xeromorpher, südlicher, z. T. afrikanischer Halbsträucher mit nordeuropäischen Kräutern vorzuliegen.

Völlig scheint man bisher das historische Moment vernachlässigt zu haben. Auch hierin zeigen sich gemeinsame Züge in der Ökologie der Hochmoor- und Salzpflanzen. Und sie beziehen sich offenbar nicht bloß auf die Assoziationen selbst, auch in den Problemstellungen sind sie zu erkennen.

Wie auf dem Hochmoor, so braucht auch auf nassem Salzboden selbst bei extrem xeromorphen Halophyten kein innerer Zusammenhang zu bestehen zwischen Bau und heutigem Standort. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht vor allem die Assoziationen des südlichen Europa. Ich verweise nur auf Willkomm's (1852) Schilderung der Küsten- und Steppen-Halophyten-Vereine der iberischen Halbinsel. Manche von den extrem xeromorphen Formen, die beiden Vereinen gemeinsam sind, dürfte ursprünglich ein Steppenorganismus sein und sich mit den auf der trockenen, salzreichen Binnenlandsteppe erworbenen Charakteren auch an der Küste nur deshalb erhalten, weil 1. dort die edaphischen Bedingungen die Konkurrenz wesentlich einschränken, 2. die mitgebrachten und starr fixierten morphologischen Merkmale unter den mehr oder minder veränderten Bedingungen nicht schädlich sind.

Am nordeuropäischen Strand fehlt auf dauernd wassergetränktem Boden sowohl das Dünen- wie das Steppenelement. In den Salzsümpfen und -Mooren überwiegen daher tatsächlich die Hygrophyten. Das hat Holtermann schon 1907 Schimper entgegengehalten; es ist nicht beachtet worden. Wenn aber Renner noch 1915 (b, S. 679) trotz Holtermann und Delf zu dem allgemeinen Schluß kommt: »Bei den Salzpflanzen können wir demnach mit Fug und Recht von xerophilen Anpassungen sprechen«, so haben wir es auch hier offenbar mit einer unzulässigen Verallgemeinerung zu tun. Tatsächlich liegen ihr, wie Renner vorher angibt, extreme Ausnahmefälle (mit besonderen physiologischen Anpassungen) zugrunde. Sie berühren die Hygromorphie der nordeuropäischen Strandpflanzen auf dauernd salzwassergetränkter Rhizosphäre nicht.

2. Die Bedeutung des osmotischen Wertes und ihre Grenzen.

Ausgehend von der Überzeugung, osmotische Schwierigkeiten der Wasseraufnahme werden von den Pflanzen durch Er-

höhung der Zellsaftkonzentration überwunden, suchte man die osmotischen Werte der Zellen kennen zu lernen.

Als erster entdeckte Cavara (1905) an Halophyten der Umgebung von Neapel auf kryoskopischem Wege sehr hohe Werte und führte Unterschiede bei einzelnen Vertretern und zu verschiedenen Jahreszeiten auf den wechselnden Salzgehalt des Substrates zurück. Damit war die später genauer untersuchte osmotische »Regulationsfähigkeit« bereits im Kern erkannt. Es folgte die bekannte Arbeit Fittings (1911), in der die Wasserversorgung der Wüsten-Salzpflanzen auf breiterer theoretischer und experimenteller Basis plasmolytisch untersucht wurde, und der wir sehr wertvolle Angaben, insbesondere über die spezifische Salzspeicherung verdanken.

Fitting wollte die maximale potentielle Energie kennen lernen, die die lebenden Zellen gegen die osmotischen Gegenkräfte des Substrates ins Feld führen. Notgedrungen beschränkte er sich auf Blätter, da die Beschaffenheit des Bodens eine Prüfung der Wurzeln ausschloß. Er ist der Meinung — und sucht sie auch theoretisch zu begründen (1911, S. 223) —, die osmotischen Werte könnten bei Pflanzen mit erschwelter Wasserversorgung in den Wurzeln höchstens höher, nicht niedriger sein als in den Blättern. Gegenteilige Angaben amerikanischer Autoren hält er aus methodischen Gründen für nicht einwandfrei.

Nun fand aber später v. Faber (1913, S. 279), ebenfalls auf plasmolytischem Wege, in den Wurzeln der Mangrovepflanzen bedeutend geringere Werte; »bei vielen um die Hälfte geringer als in den Blättern«. Dieses erstaunlich hohe Potentialgefälle traf Ruhland (1915, S. 460—61 u. 477) auch bei Wasserkulturen von *Stative Gmelini*, die er von Salzsümpfen bei Odessa erhielt, gleichgültig, ob die Pflanzen ohne Salzzusatz oder in Nährlösung + 1% NaCl aufgezogen waren. In der Salzlösung wurde das Verhältnis von Blatt zu Wurzel in einem Fall als 3:1 ermittelt! Genauere Studien fehlen aber noch.

Diese wertvollen Erfahrungen sind leider in der neuesten Halophytenarbeit, die sich eng an die von Fitting anschließt, von Gessner (1920) nicht ausgenützt worden, obwohl die Möglichkeit, auch die Wurzeln zu prüfen, an unseren Küsten durchaus besteht. Davon habe ich mich am Standort und im Laboratorium überzeugt. Eine ökologische Auswertung des interessanten, von Gessner an Blättern gewonnenen Quotienten $\frac{P}{S}$ (osmotischer Wert der Zelle: o. W. des Substrates) hat für die Frage der Wasserversorgung schon darum nur bedingten Wert, weil jedenfalls erhebliche Unterschiede bestehen zwischen dauernd stark und niemals salzabscheidenden Formen (vgl. dazu Ruhland 1915, S. 466.).

Die hohen Werte in Blättern beweisen für die Tätigkeit der Wurzeln wenig. Sie sind bei ausgiebiger Transpiration und mangelnder Salzsekretion — solche Formen überwiegen bei weitem — bis zu einem gewissen Grade rein mechanische Er-

folge der Salzanreicherung. Das haben Ruhlands Versuche (S. 475—477) überzeugend dargetan. Welchen Einfluß verschieden hohe osmotische Werte der Blätter bei gegebener Transpirationsgröße und gegebenem Wert der Wurzelzellen auf die Wasserlieferung der Wurzeln in der Zeiteinheit ausüben, wissen wir nicht. Hier liegen Probleme, die zunächst einmal rein physikalisch mit einer Kombination von Gipspilz, Osmometer und Potometer zu bearbeiten wären.

Angaben über den osmotischen Wert in Wurzelzellen fließen spärlich. Abgesehen von denen v. Fabers und den mehrgelegentlichen bei Ruhland verdanken wir Hill (1908) Messungen an Wurzelhaaren. Sie sind von Delf (1912, S. 437—438) und von Warming (1918) berücksichtigt worden. Künftige osmotische Studien werden hier einzusetzen haben.

Wir dürfen annehmen, auch am Standort werden in der Wurzelepidermis ähnlich hohe Werte aufzufinden sein, wie sie Hill bei Kulturen in Salzlösungen fand. Damit wäre viel gewonnen, doch nicht alles. Es kommt nämlich nicht bloß darauf an, naheliegende hohe osmotische Werte möglichst exakt zu bestimmen, maßgebend für die Physiologie der Wasserversorgung sind außer dem Quotienten $\frac{P}{S}$ die Saugkraft der Wurzel und vor allem der Zeitfaktor. Das ist der springende Punkt. Es ist ein zweites Grundübel der neueren Halophytenforschung, daß sie ihn völlig übersieht.

Wenn verschiedentlich im Zusammenhang der Wasserversorgung von der »osmotischen Leistung der Zellen« gesprochen wird, muß eines doch scharf betont werden: Auch die genaueste Kenntnis der osmotischen Werte der Wurzelepidermis und des Quotienten $\frac{P}{S}$ liefert uns höchstens einen wertvollen Ausdruck für die maximale potentielle Energie; über die Arbeit, die wirkliche osmotische Leistung, nämlich die Wasserlieferung der Wurzel in einer bestimmten Zeit, verglichen mit der desselben Individuums (oder solcher mit annähernd gleichem osmotischen Wert) in anderem Medium, geben uns jene Werte keinen Aufschluß¹.

¹) Leider gilt dies selbst für den Ursprungschen Saugkraftwert, nur daß wir statt der maximalen potentiellen Energie die augenblicklich wirksame erfahren.

Hier liegen, wenn ich recht sehe, die Grenzen der Bedeutung des osmotischen Wertes. Untersuchungen der geschil- derten Art mit ihren an sich höchst wertvollen Bestimmungen werden also vorwiegend Beiträge »zur Ökologie des osmotischen Druckes« sein. Für die Probleme der Wasserversorgung, zumal am Standort, dürfte ihnen trotz der Rückschlüsse, die sie natürlich gestatten, nur bedingter Wert zukommen.

3. Die osmotische Leistung der Wurzeln.

Die Versuche mit Salzlösungen aus dem Jahre 1891, auf die Schimper 7 Jahre später seine Theorie der »physiologischen Trockenheit« gründete, geben schon gewisse Auf- schlüsse über die osmosische Leistung der Wurzeln. Sie haben ein höchst sonderbares Schicksal gehabt. Es ist für das ganze Problem entscheidend geworden und soll darum kurz verfolgt werden. Auch ist Grund zu der Annahme vorhanden, daß es selbst Halophytenforschern nicht allgemein bekannt ist.

Verschiedene experimentell ermittelte Tatsachen standen einander gegenüber. Während manche strenge Nicht-Halophyten beim Begießen mit 2 % NaCl-Lösung ihre Turgeszenz dauernd verloren und bald eingingen, erholten sich die anfangs schlaffen Blätter bei fakultativen und strengen Salzpflanzen, ja sogar bei manchen Nicht-Salzpflanzen bald wieder. Mikrochemische Prüfung zeigte, daß die Wieder- herstellung oder Aufrechterhaltung der Turgeszenz auf der Aufnahme von NaCl in die Zellen beruhte. Bei allmählicher Steigerung der Konzentration tritt kein Erschlaffen der Blätter ein, so daß Schimper (1891, S. 24) zu dem Schluß kommt: »Es wird also in der Regel durch entsprechende Anhäufung des Salzes im Zellsaft das osmotische Verhältnis zwischen Pflanze und ihrem Substrat wieder- hergestellt.« Das Merkwürdige ist nun aber, daß Schimper behauptet: »Praktisches Interesse für meine Frage (nämlich der Erklärung der Xeromorphie) boten diese Experimente nicht, mit Ausnahme des Umstandes, daß die Pflanze reichlich Kochsalz in ihren Blättern aufgespeichert hatte.«

Auf der einen Seite überzeugt sich also Schimper davon, daß die Pfeffersche Annahme einer durch Osmotica verur- sachten Hemmung der Wasseraufnahme, »welche ja, wie wir gesehen haben, bei entsprechender Versuchsanstellung wohl allgemein auf kurze Zeit¹ Gültigkeit hat« (Schimper 1891, S. 25), bei den meisten Pflanzen für die Dauer ungültig ist. Andererseits machen ihn aber Beobachtungen an *Kleinia fico- ides* und *Mesembryanthemum rubricaula* beim Begießen mit

¹) Von mir gesperrt!

3% NaCl-Lösung stutzig. Denn die Erschlaffung (bei übrigem Gesundbleiben) hielt an, schritt sogar einen ganzen Monat lang fort und wurde erst behoben, als die Pflanzen in gewöhnliche Erde verpflanzt wurden. Daraus zieht Schimper zum ersten Male den Schluß, Pflanzen, die nur wenig NaCl zu speichern vermögen, bedürften auf nassem Salzboden der Schutzmittel gegen Transpiration, »weil sie die Gefahr laufen, ihren Wasserverlust, wo derselbe groß ist, nicht hinreichend schnell zu decken«.

Unmittelbar anschließend folgt nun die interessanteste Beobachtung, die für das ganze Problem hätte entscheidend sein müssen, weil sie am Standort gewonnen wurde. Schimper meint nämlich, für die große Mehrzahl der Fälle sei aber schon nach seinen Laboratorium-Versuchen eine Gefahr solcher Art ausgeschlossen, »und ich habe in der Tat auch bei größter Hitze, in der Mittagssonne am Äquator, Symptome von Turgeszenzverlust nicht beobachtet, auch nicht bei fleischigen Arten, wo solcher Verlust äußerlich leicht kenntlich ist« (1891, S. 25). Der Grund wird gerade in den »enormen Salzmenngen« erblickt, die neben einer Einschränkung der Transpiration geradezu »eine rasche Wasserzufuhr ermöglichen«. Wenn trotzdem die Halophyten xeromorph seien, so müsse die Ursache, »für die große Mehrzahl der Fälle wenigstens, anderswo gesucht werden«.

Damit ist die schon halb angedeutete Hypothese einer »physiologischen Trockenheit« für die Pflanzen am Standort vorläufig zurückgewiesen, und Schimper sieht auf Grund neuer Versuche mit Nicht-Salzpflanzen (Mais) eine erhebliche Hemmung der Assimilation als den springenden Punkt an.

Es ist bekannt, daß diese Hypothese durch die Versuche von Stahl (1894) als unzulässig erwiesen wurde. Schimper gibt auch seinen Irrtum in der »Pflanzengeographie« (1898, S. 100) ausdrücklich zu, verläßt die Assimilationshypothese und sucht im wesentlichen seine Zuflucht bei der früher zurückgewiesenen Annahme einer osmotischen Hemmung der Wurzeltätigkeit. Dies scheint aber nicht allgemein bekannt zu sein; denn noch 1911 und 1912 zitieren Delf und Ruhland (1915, S. 478) ausschließlich »Die indomalayische Strandflora.« Auch sonst wird hier von der »Schimperschen Halophyten-theorie« stets nur im Sinne von 1891 gesprochen.

Durch Schimpers Anerkennung seines Irrtums ist aber eine ganz neue Sachlage von größter Tragweite geschaffen: er ist nämlich jetzt gezwungen, seine früheren Vorstellungen auch bezüglich der Wasserversorgung zu ändern. Und er sieht die Versuche von 1891 plötzlich mit ganz andern Augen an. Die Beobachtungen am Standort sind vergessen, und die

früher klar erkannte Bedeutung der Salzspeicherung für die Wurzeltätigkeit und für die Aufrechterhaltung einer günstigen Wasserbilanz ist auf einmal (1898, S. 96) »unter natürlichen Bedingungen geringer, als man es nach Laboratoriumversuchen annehmen könnte«. Als Grund werden starke Schwankungen der Salzkonzentration des Substrates »bei Sonne und Regen, Sturm und Windstille, Ebbe und Flut« angegeben.

Damit hat durch eines der auffälligsten Beispiele deduktiver Betrachtungsweise die Theorie der »physiologischen Trockenheit« nassen Salzbodens ihre endgültige Fassung und Begründung gefunden. Wir haben nur noch kurz zu prüfen, wie weit die Nachfolger und Kritiker Schimpers ihm hierin folgen, und wie die moderne Physiologie der Wasserversorgung sich zur Theorie stellt.

Der eingehendste Kritiker Holtermann (1902 u. 1907) studierte hauptsächlich die Mangrove. Er kam bei anatomischer und physiologischer Prüfung am Standort bezüglich Xeromorphie und Transpiration zu diametral entgegengesetzten Anschauungen. Trotz Betonung des auffälligen Unterschiedes im anatomischen Charakter zwischen den übrigen tropischen Strand-Assoziationen — von denen er eine, wohl mit Recht, unserer »Quellerformation« gleichsetzt — und denen des nordeuropäischen Meeresstrandes hält er an der Theorie der »physiologischen Trockenheit« fest (vgl. 1907, S. 65—66 u. 93).

Auch Fittings Kritik (1911) richtet sich im wesentlichen gegen die Annahme, die Salzpflanzen suchten sich durch Einschränkung der Transpiration vor zu großer Salzanreicherung zu schützen. Ihm gebührt das Verdienst, diesen Teil der Schimperschen Halophyten-theorie endgültig widerlegt zu haben. Die Frage der »physiologischen Trockenheit« berührt er nur kurz und verhält sich zurückhaltend.

In den Bahnen Holtermanns wandelt später v. Faber (1913). Seine Kritik auf Grund von Transpirationmessungen und Bestimmungen der osmotischen Werte bei Mangrovepflanzen schließt sich an die Fittings an. An der Annahme der »physiologischen Trockenheit« hält er fest.

Die exakteste neuere Arbeit über das Halophytenproblem ist unstrittig die Plumbaginaceen-Studie von Ruhland (1915). Da Ruhland aber Schimper nur nach der »Indomalayischen Strandflora« zitiert, ist seine Stellung zu unserem Problem schwer zu entscheiden. Dasselbe ist der Fall bei Delf (1911). Bezüglich der Frage der Xeromorphie kommt Ruhland auf Grund vergleichender Transpirations- und anatomischer Studien nebst vergleichenden Messungen der Sukkulenz zu Ergebnissen, die m. E. der Theorie der »physiologischen Trockenheit« nicht günstig sind.

Klarer ist die Stellungnahme Renners. Für die bei Mangrovepflanzen nachgewiesene Sackung des Wassergewebes macht er (1915b, S. 679) eine Erschwerung der Wasseraufnahme aus dem nassen salzigen Schlamm verantwortlich. Diese ist aber keineswegs bewiesen. Die Tatsache der nachgewiesenermaßen starken Trans-

spiration jener Pflanzen bei täglich mehrstündigem hohen Sättigungsdefizit der heißen Luft in Verbindung mit der alltäglichen Erfahrung, daß starktranspirierende Pflanzen wie *Impatiens parviflora* in der Sonne auch bei optimaler Wurzelsaugung ihre Turgeszenz verlieren, gestattet nur einen Schluß auf relativ gehemmten Wasserzustrom zu den Blättern. Über eine Hemmung der Wasseraufnahme der Wurzeln am Standort kann auch bei der Mangrove heute noch nichts ausgesagt werden. Da wir aber als sicher annehmen dürfen, auch die Wurzeln der Salzpflanzen werden aus dem Substrat höchstens eine sehr verdünnte Salzlösung aufnehmen, glaubt Renner, »müssen die Wurzeln gegen die osmotische Energie der Bodenlösung arbeiten, der Boden ist also trotz seinem Wasserreichtum ähnlich wie ein sehr kalter physiologisch trocken. Dem entspricht, daß die Salzpflanzen meistens sehr hohe osmotische Drucke haben.«

Man sieht also, die Annahme der »physiologischen Trockenheit« des nassen Salzbodens ist durchaus keine spezifisch Schimper'sche Theorie. Auch von der allgemeinen Physiologie der Wasserversorgung wird sie aufrecht erhalten. Daran konnten auch die wichtigen Delfschen Transpirationsversuche naturgemäß nichts ändern. Denn sie treffen den Kernpunkt des Problems noch nicht: die osmotische Leistung der Wurzeln.

Zusammenfassend können wir also sagen: Es handelt sich nicht etwa darum, einer irrigen Theorie den letzten Stoß zu versetzen, die schon durch die Kritik früherer Forscher schwer erschüttert worden wäre. Vielmehr haben wir es mit einer Theorie zu tun, die sich trotz der Kritik auf Grund der neuesten Experimente hartnäckig behauptet und sogar ein Bestandteil der modernen Stoffwechsel-Physiologie geworden ist. Gerade dieser (meist verkannte) Umstand zwingt mich zu eingehender Diskussion.

II. Zur Ökologie der Salz- und der Steinkohlenmoore; Bestehen physiologische Beziehungen zwischen der Torfboden- und der Salzboden-Rhizosphäre?

1. Rezente Salzmoore.

a) Allgemeines.

Warming (1918, S. 358) scheidet rein begrifflich Moor (Torf)- und Salzbodengesellschaften so stark, daß man nach ihm zweifeln könnte, ob auch eine Halophytenvegetation Torf liefern könne. Die Natur kehrt sich nicht an diese logischen Scheidungen. Wenn wir einen Halophytenverein moorbildend finden, so ist er eben als »Salzmoor« charakterisiert. Solche

Salzmoore sind in Küstengegenden verbreitet. In Pommern (vgl. Deecke, 1898 und 1907) kennt man sie teils als primäre »Salzmoore«, teils verdanken sie ihren Ursprung zeitweiligen Überschwemmungen gewöhnlicher Moore von der nahen Küste her.

An der holsteinischen Ostseeküste traf ich ausgesprochene Salzmoore mit einer Torf-Mächtigkeit bis zu 70 cm in verschiedenen Lagunen des Wagrischen Landes und auf dem »Warder«, einer kleinen Insel unmittelbar vor dem Bad Heiligenhafen gegenüber Fehmarn. (Über Salzmoore und damit nicht zu verwechselnden Salztorf aus angeschwemmtem Seegras und sogenannten »Untermeeres-Torf« vgl. Potonié II [1911] und Höhne [1910]).

Es ist kaum zweifelhaft, daß auch bei der Stagnierung des Salzwassers die Anhäufung und allmähliche Karbonisierung der Pflanzensubstanz unter Luftabschluß wesentlich gleich verläuft wie in Flach- und Hochmooren. Wir dürfen solche Salzmoore als besonderen Typus sehr »nährsalz«-reicher Flachmoore ansehen, deren Salzgehalt Hochmoorpflanzen von vornherein fernhält und gewöhnliche Flachmoorpflanzen schon aus osmotischen Gründen sehr bald verdrängt.

Beziehungen zur Ökologie der Hochmoore suchen wir vergebens. Zwar hätten wir in den holsteinischen Salzmooren ein direktes Analogon zu den hypothetischen Steinkohlen-Salzmooren Kubarts zu erblicken, auf die wir später zu sprechen kommen. Allein bei der physiologisch und ökologisch so scharfen und entgegengesetzten Reaktion der einzelnen Vereine auf die Salzanreicherung der Rhizosphäre und ihre osmotischen Folgen dürfen wir eins nicht vergessen: nur in einem bestimmten Übergangsstadium, das die geologischen und hydrographischen Verhältnisse nicht gerade leicht erhalten, kann eine Mischung von Moor- oder gar Hochmoorpflanzen mit Salzpflanzen auf Torfboden eintreten. Meist wird es soziologisch nicht schwer sein, zu entscheiden, ob wir (ökologisch-pflanzengeographisch, nicht rein edaphisch betrachtet) einen Moor- oder einen Halophytenverein vor uns haben. Diesseits und jenseits des Faktorenkomplexes einer solchen »intermediären« Rhizosphäre liegt das physiologisch nasse Wurzelmedium der Moorpflanzen und das (für die Moorpflanzen!) vielleicht physiologisch trockene der Salzpflanzen.

Die bei Hochmoorpflanzen angetroffene Xeromorphie auf der »zuständigen«, physiologisch nassen Rhizosphäre wird auch

in Küstengegenden mit Salzmooren keineswegs ökologisch erklärt durch die Annahme einer Anpassung an zeitweilig »intermediäre« oder gar ausgesprochen salzige Rhizosphäre. Wir sehen nämlich in allen solchen (und ähnlichen) Fällen einer Vermischung von Pflanzenvereinen mit verschiedenen Ansprüchen, gerade auch bei Flach- und Hochmoorpflanzen, zu beiden Seiten einer Zwischen- (Übergangs-) bildung, hier des »Zwischenmoores«, eine reinliche Scheidung statt einer »Anpassung des Benachteiligten«! Die außerordentliche Wirkung der Konkurrenz, die hier viel zu wenig beachtet wird (vgl. dazu die Versuche von Weber [1902, S. 150] mit Hochmoorpflanzen bei Kalkdüngung) läßt eine morphologische Anpassung an physiologische Trockenheit einer Salzhizosphäre pflanzengeographisch ganz bedeutungslos erscheinen. (Über Mischbestände von Flach- und Salzmoorpflanzen an der Nordsee, vgl. Potonié III [1912, S. 145] und II [1911, S. 122].)

Aber selbst wenn der Laboratoriumversuch mit der Zeit auch gleichsinnige molekulare Anpassungen an erschwerte Wasserversorgung erzielen sollte, was darf daraus für die Vermischung der Vereine und Anpassung des Benachteiligten in freier Natur geschlossen werden? Im Laboratorium hat der Organismus Zeit; der Experimentator hat ja auch meist Zeit. In der freien Natur wird erstens nicht mit solcher Liebe für das »Pflegekind« gesorgt; denn es soll ja kein bestimmter Erfolg »erzielt« werden. Zweitens hat die Natur selber als »neutralster« Experimentator gar keine Zeit; die (schon angepaßten) Konkurrenten der »Betroffenen« hindern sie daran.

β) Beobachtungen am Standort und im Laboratorium.

Der Standort ist ein Lagunen-Salzmoor auf der kleinen Ostseeinsel »Warder« bei Heiligenhafen. Das Substrat bildet kompakter, stark zersetzter Torf; die Rhizosphäre liegt teils im Niveau des Meereswassers, teils bis 50 cm höher. Auch dann findet man sie infolge der kapillaren Hubkraft des Torfes salzwassergetränkt. Das Rhizosphärenwasser ist von Torfkolloiden gebräunt und reagiert gegen Phenolphthaleïn schwach alkalisch.

Der edaphische Faktorenkomplex unterscheidet sich also nicht unwesentlich von dem auf mineralischem Salzboden (Schlick der Marschen und des Wattenmeeres der Nordsee oder Quarzsand der äußerten Küste).

Wir sahen früher (1921), daß stark gebräuntes Torfwasser trotz äußerst geringer Acidität giftig wirken kann; denn zwischen der Giftigkeit und dem Säuregrad bestehen nicht notwendig Beziehungen. Es mußte daher auf alkalischem Salzmoor der eigenartigen Kombination von Torf- und Salz-Faktoren besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Wenn auf irgend einem Substrat unserer Klimate, so durfte auf dem Salzmoor eine Wirkung der angeblichen „physiologischen Trockenheit“ erwartet werden.

Es handelt sich im wesentlichen um 4 Fragen:

1. Findet am Standort Guttation und Bluten statt?
2. Ist eine Sekretion der Salzdrüsen auch an heißen, trockenen Tagen wahrzunehmen?
3. Wie verhält sich zu solcher Zeit die Transpiration und die Öffnungsweite der Stomata?
4. Lassen sich vielleicht aus Transpirationsversuchen in Verbindung mit einer Prüfung des Verhaltens abgeschnittener Blätter Aufschlüsse gewinnen über die osmotische Leistung der Wurzel am Standort zur Zeit stärksten Wasserbedarfs?

aa) Guttation, Salzsekretion und Wurzeldruck.

Nachdem Guttation und Bluten sich am Standort der Hochmoorpflanzen als wertvolle Kriterien ungehemmter Wurzel-tätigkeit erwiesen hatten (vgl. Montfort 1921), glaubte ich mich ihrer auch bei den Salzpflanzen mit Vorteil bedienen zu können. Zu welcher Tageszeit ich aber Küste und Salzmoore abstreifte, — niemals verhielten sich die Salzpflanzen wie die Moorpflanzen! Ob ich spät in der Nacht oder früh um $1/25$ Uhr den nassen Salztorf absuchte, — nie traf der Schein der Taschenlampe an einer Blattspitze oder vorher angebrachten Schnittfläche guttiertes Wasser. Auch dann nicht, wenn besonders ausgesuchte Individuen, normal oder beschnitten, mehrere Stunden zuvor mit Einmachgläsern überdeckt wurden.

Versuchspflanzen: *Aster tripolium*, *Statice Limonium*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum*, *Lepidium latifolium*, *Salicornia herbacea*.

Um die Wirkung der reinen Salzhizosphäre (ohne Torf-Faktoren) zu prüfen, wurden bei Tagesanbruch Salzsümpfe (mit mineralischer Rhizosphäre: sandiger Kies) abgesucht. Während der Strandhafer (*Elymus arenarius*) am Rand der Sümpfe auf relativ trockener Süßwasserrhizosphäre (etwas erhöht) stark guttierte und an Schnittflächen rasch blutete, fand ich auf der Salzhizosphäre Guttation und Blutung weder bei *Plantago maritima*, *Aster tripolium* und *Salicornia*, noch bei *Scirpus mari-*

timus und Tabernaemontani. Nur üppige Exemplare von *Triglochin maritimum*, die in schwach salzigem Wasser standen, zeigten das vom Hochmoor bei der Verwandten *Scheuchzeria* wohlbekannte Bild der seitlich herabhängenden Tropfen; auch hier erneuerten sie sich langsam an der Schnittfläche.

Um eine längere Beobachtung unter möglichst natürlichen Bedingungen zu erreichen, wurden mehrere Stöcke von *Salicornia*, *Aster*, *Spergularia marginata*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Statice Limonium* und *Armeria maritima* mitsamt ihrer Salztorf-rhizosphäre ausgestochen, im Laboratorium in Einmachgläsern in braunes Torfwasser unmittelbar benachbarter Salztümpel eingestellt und mit Glocken überdeckt. Trotz deutlichem Wachstum (besonders stark bei *Triglochin* und *Spergularia*) konnte weder normal noch an Schnittflächen jemals Blutung wahrgenommen werden. Das änderte sich selbst nach mehreren Wochen nicht, als aus den Torfbällen an manchen Stellen lange Wurzeln herausgewachsen waren.

Ich muß gestehen, diese Beobachtungen an Salzpflanzen in ihrem ausgesprochenen Gegensatz zu denen an Moorpflanzen machten mir sehr zu schaffen. Schien es doch so, als sprächen sie geradezu für Schimper, d. h. wenigstens für eine tatsächliche „physiologische Trockenheit“ des nassen Salzbodens gegenüber dem Süßwasser-Moor.

Welche Vorsicht indessen solche Schlüsse erfordern, zeigen besonders die Beobachtungen auf dem kiesigen Sandstrand der Außenseite des Strandwalles (*Salsola*-Dünenembryonen). Die Rhizosphäre wird dort nur bei Sturmfluten salzig und schmeckt normal nicht salzig. Während nun die (nicht salzspeichernden) Dünenpflanzen *Ammophila arenaria* und *Elymus arenarius* an den Blattspitzen Tropfen ausscheiden und an Schnittflächen schwach bluten, fand ich bei *Salsola Kali* und *Cakile maritima* unmittelbar daneben weder Guttation noch Blutung.

Wir dürfen aber daraus unmöglich folgern, das normal nicht oder nur äußerst schwach salzige Rhizosphärenwasser bedinge bei jenen halophilen Sandstrandpflanzen »physiologische Trockenheit«, bei den Dünenpflanzen dagegen nicht. Danach scheint es eher, daß manchen Salzpflanzen überhaupt die Fähigkeit zu bluten abgeht. Auch auf dem Hochmoor und auf anderen Böden findet man Pflanzen, die keinen Wurzeldruck besitzen. Sollten sie deshalb allgemein in ihrer Wasseraufnahme gehemmt sein?

Ein Versuch mit *Triglochin maritimum* und *Spergularia marginata*, deren Salztorf-Wurzelballen mehrmals mit Leitungswasser ausgewaschen und schließlich damit getränkt wurden, verlief ohne Erfolg. Allerdings könnte hier der vielleicht zu rasche osmotische Wechsel die Wurzeln ungünstig beeinflusst haben. An diesem Punkt haben neue Versuche einzusetzen. Darüber hoffe ich bald berichten zu können.

Zusammenfassend sei nur gesagt: Ein aus dem Fehlen der Guttation am Standort abgeleiteter allgemeiner Schluß im Sinne Schimpers würde anderen Beobachtungen über die tatsächliche osmotische Leistung der Wurzeln widersprechen. Diese betreffen zunächst die Salzsekretion.

Absichtlich blieb bei den Guttationsbeobachtungen die Frage der Salzsekretion bisher unberücksichtigt. Die Versuche mit beschnittenen Blättern rechtfertigen dies. Denn wo Salzwasser secerniert wurde, geschah dies stets durch aktive Drüsensekretion auf der Blattfläche bei gleichzeitig fehlendem Wurzeldruck!

Entgegen der Annahme Czapeks (1920, S. 454) wurde eine Salzabscheidung am Standort nur bei den Plumbagineen *Statice Limonium* und *Armeria maritima*, und außerdem noch bei *Glaux maritima* gefunden. Bei *Statice* waren die Blätter (besonders unterseits) oft völlig mit einer Salzlauge bedeckt, wie sie Fitting (1911, S. 267) auch bei den Wüsten-Plumbagineen beobachtet hatte.

Fitting möchte die von ihm morgens angetroffene »Salzlauge« analog der Wilsonschen Hypothese der Nectarien-Sekretion durch osmotische Nachsaugung seitens fest ausgeschiedener Salzmassen erklären. Ruhlands (1915 S. 468) Versuche mit *Statice Gmelini* machten es aber sehr wahrscheinlich, daß solche Salzlaugen ihre Entstehung jedesmaligen nächtlichen Sekretionen wäßriger Lösungen verdanken. Da aber Ruhland nur im Laboratorium arbeitete und für den Standort auch an ein »Zerfließen der Salzkruste durch Ansaugung atmosphärischen Wasserdampfes bei feuchter Luft« denkt, waren neue Beobachtungen erforderlich. Ich gebe sie in aller Kürze wieder; sie beschränken sich vorläufig auf die Plumbagineen.

Bei *Statice Limonium* secerniert oft ausschließlich oder sehr überwiegend die Blatt-Unterseite. Zur selben Zeit findet man dort bei der einen Pflanze in der Sonne glitzernde Salzschrüppchen, bei einer anderen aber Tropfen von »Salz«-Wasser. Manchmal finden sich sogar auf ein und demselben Blatt kleine Tröpfchen zwischen den Krusten; und dies an sehr heißen und trockenen, dazu windigen Tagen in den frühen Nachmittagsstunden! An anderer Stelle wurden am 10. 9. 21, abends 5³⁰ Blätter von *Statice* auf beiden Seiten stark secernierend angetroffen; besonders große Tropfen waren auf der Unterseite ausgeschieden. Es war ein heißer Tag, und die Pflanzen standen im direkten Sonnenschein (die Unterseite allerdings meist beschattet). Rel. Luftfeuchtigkeit mangels Hygrometer leider unbekannt.

Auch bei *Armeria maritima* wurden tagsüber Tröpfchen auf den Blättern über den Drüsen beobachtet. Bei Pflanzen, die mehrere Wochen in natürlichem Wurzelmedium (Torf, salzwassergesättigt) gestanden hatten, konnte im Laboratorium nach Abwaschen der Salzkrüstchen beiderseits neue Tropfenabscheidung hervorgerufen werden. Ein abgeschnittenes daneben liegendes Blatt desselben Stockes zeigte im feuchten Raum nur schwache Sekretion auf der Oberseite.

Die Beobachtungen über das Verhalten von *Statice Limonium* am Standort werden durch Ruhlands Versuche an *Statice Gmelini*, die unter ähnlichen Bedingungen lebt und auch

anatomisch weitgehend übereinstimmt, in ein besonderes Licht gerückt. Rühländ (1915, S. 427) konnte nämlich mit Wasserkulturen zeigen, daß die Energie der Wasserabscheidung bei der Sekretion, obwohl diese nicht auf Wurzeldruck beruht, von der Geschwindigkeit des Zustroms abhängt. Sobald die Wurzeltätigkeit durch Osmotica gehemmt ist, hört die Sekretion sogleich auf! Schon vorhandene Salzkusten bleiben trocken, genau wie bei Wasserkulturen in trockener Zimmerluft, wo trotz ungehemmter Wurzeltätigkeit die Lösung offenbar schon im Porenkanal der Drüsen eintrocknet (vgl. Rühländ, S. 468).

Somit dürfen wir in den am Standort auch in den Mittagsstunden, selbst an heißen Tagen beobachteten Tropfen einer „Salzlauge“ vielleicht sogar ein Kriterium für starke osmotische Leistung der Wurzel, d. h. für ungehemmte Wasseraufnahme erblicken. Es versöhnt uns einigermaßen für die Unbrauchbarkeit des sonst so wichtigen Merkmals der Guttation und hat bloß den Nachteil, daß es für die meisten Salzpflanzen nicht anwendbar ist. Immerhin soll es im Laboratorium näher geprüft werden.

ββ) Transpirationsversuche und Rückschlüsse auf die Wasserbilanz.

Die bekannten Versuche von Delf (1911) lassen noch manche Frage offen. Da sie die Stomata von *Suaeda maritima* und *Atriplex portulacoides* stets geschlossen fand, bestand die Möglichkeit, auch andere Salzpflanzen verhielten sich so und damit anders als *Salicornia* und *Aster tripolium*. Allerdings war nicht zu vergessen, daß Delf im Laboratorium arbeitete. Ihre Ergebnisse sind zudem ausschließlich mit abgeschnittenen Zweigen und an losgetrennten Epidermen gewonnen. Unversehrte Blätter in Verbindung mit den Stöcken am Standort konnten sich anders verhalten. Die Entscheidung zwischen den entgegengesetzten Anschauungen von Stahl (1894) und Rosenberg (1897) erforderte 1. neue Versuche am Standort, 2. die Anwendung der Infiltrationsmethode¹ neben der von beiden Autoren verwendeten Kobaltpapiermethode. Nur so konnte das Verhalten des Stomata und ihr Anteil an der Transpirationsgröße genauer ermittelt werden.

¹) Diese war noch unbekannt, als Diels (1898) und Benecke (1901) die Angaben Rosenbergs am Standort nachprüften.

Versuchspflanzen: *Elymus arenarius*, *Aster tripolium*, *Artemisia maritima*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Statice Limonium*, *Lepidium latifolium*, *Cakile maritima*, *Honkenya peploides*, *Eryngium maritimum*.

Ich bringe nur kurz einige Ergebnisse. Protokolle folgen nach Fortsetzung der Versuche in einer ausführlichen Halophyten-Arbeit.

1. Die Angaben Rosenbergs werden bestätigt. Die Transpiration ist allgemein sehr stark, in vielen Fällen auf der Blattoberseite stärker als auf der Unterseite. Selbst die xeromorphe *Artemisia maritima* mit ihrem starken Haarüberzug (hier nur mit Stahls Methode geprüft) zeigt erstaunlich hohe Wasserabgabe, auch nach Erneuerung des Papiers; desgl. *Eryngium* trotz dem Wachsüberzug.

2. Die Stomata verengern sich bei starker Unterbilanz der Blätter (bei gestörtem Zustrom) relativ rasch.

3. Um je einen Vertreter der secernierenden und nicht secernierenden Salzpflanzen mit relativ breiter Transpirationsfläche zu vergleichen, wurden *Statice Limonium* und *Aster tripolium* in der Mittagshitze geprüft. Beide zeigen auf gleicher Rhizosphäre unmittelbar nebeneinander gleiches Verhalten: Stomata beiderseits offen, Transpiration sehr stark. Abgeschnittene Blätter zeigen in der Sonne bald starke Herabsetzung der Wasserabgabe. Diese tritt oberseits durch rascheren Spaltenschluß erheblich früher ein als unterseits.

Die Blätter von *Aster tripolium* welken abgeschnitten in der Sonne neben den Stöcken ziemlich rasch; Spaltenverengung und Welken bei gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen zeigen damit die Notwendigkeit des raschen Wasserzustroms bei den turgeszenten Blättern an. Damit wird aber das Verhalten der Stomata und die Turgeszenz der Blätter am Standort zu einem Kriterium der Wasserbilanz. Wenn ich auch vorläufig noch keine quantitativen Angaben machen kann, so erhellt doch aus den Beobachtungen, daß an heißen, trockenen Tagen sehr viel Wasser gebraucht wird zur Aufrechterhaltung der beobachteten Turgeszenz und offener Stomata. Es muß also geliefert werden. Mangels unterirdischer Wasserspeicher, auf die noch besonders zu achten wäre, dürften die Wurzeln wesentlich daran beteiligt sein. Jedenfalls sprechen die Beobachtungen an *Aster tripolium* sehr dagegen, daß die Wurzel gleichzeitig unter „physiologisch trockenen“ Verhältnissen arbeitet. Spätere Versuche mit künstlicher osmotischer Hemmung der Wurzel am Standort sollen die Frage entscheiden.

Die Prüfung der Transpiration führt also vorläufig zum selben Ergebnis wie die Beobachtung der Sekretion: Die osmotische Leistung der Wurzel muß zur Zeit des stärksten Bedarfs erheblich, jedenfalls aber physiologisch ausreichend sein.

7) Erledigung eines Einwandes und Aufgaben künftiger Forschung.

An die Folgerungen aus den Versuchen mit *Aster tripolium* könnte sich der Einwand heften: äußerliche Turgeszenz besagt für die Wasserbilanz selbst eines hygromorphen Blattes gar nichts; mit ihr kann ein weitgehendes »incipient drying« verbunden sein, mithin eine starke Unterbilanz.

Bezüglich unserer Folgerungen wäre der Einwand unbegründet. Bei Hygrophyten scheint nämlich äußerliche Turgeszenz trotz hohem »relativem Defizit« der Wasserbilanz (vgl. S. 106) nur bei stark herabgesetztem Gesamt-Wasserverkehr möglich zu sein. Das zeigen unsere Bilanzversuche mit *Impatiens parviflora* (vgl. S. 139) deutlich. Das »incipient drying« kann in solchen Fällen offenbar nur bei weitgehendem Spaltenschluß längere Zeit auf die Einzelbestandteile des (nur noch schwach transpirierenden) Organes beschränkt bleiben, ohne daß die Gesamt-turgeszenz des Blattes verändert erscheint. Wenn ich also am Standort bei einer hygromorphen Salzpflanze mittels Infiltrations- und Kobaltpapiermethode an außergewöhnlich heißen und trockenen Tagen weite Stomata und starke Transpiration finde, so ist die gleichzeitig beobachtete Turgeszenz des leicht welkenden Blattes, wie ich glaube, trotz zweifellos vorhandenem »incipient drying« ein Beweis für starken Gesamt-Wasserverkehr. Das bedeutet aber in unserem Fall ungehemmte Wurzeltätigkeit.

Die indirekte Natur der obigen Schlußfolgerung dürfte also ihrer physiologischen Beweiskraft für unser Problem, wenn ich nicht irre, wenig anhaben. Immerhin ist natürlich zuzugeben, daß sie durch Versuche im Laboratorium besser erhärtet werden muß. Wir kommen gleich darauf zurück.

Ich wage nicht einmal für die Beobachtungen am Standort über fehlende Guttation und die Verhältnisse der „Salzlaugen“ zu entscheiden, ob sie für die Salzhizosphäre überhaupt gelten, und hoffe diese Fragen im kommenden Sommer auf einer längeren Küstenreise an der Nord- und Ostsee eingehender und mit besseren Mitteln studieren zu können. Allgemeine Schlüsse aus den Beobachtungen auf Küsten-Salzmooren der Ostsee verbieten sich schon darum, weil hier Ebbe—Flut fehlt und damit ein edaphischer Faktor, der für die Wurzeln der Wattenmeer-Schlickpflanzen, insbesondere in der Nähe der Flußmündungen, periodisch extreme Bedingungen schafft (vgl. dazu Gessner, 1920).

Für die Laboratoriumsforschung wird die nächste Aufgabe die sein, mit dem Potometer die Wasserbilanz bei »absalzenden« und bei nicht secernierenden Halophyten in Salz- und Nährlösung vergleichend zu untersuchen. Insbesondere wäre zu prüfen, ob das von Ricôme beim Übergang von Salz-

in Nährlösung ermittelte starke »relative Defizit« der Wasserbilanz von 40% bei dauerndem Aufenthalt im Salzwasser überhaupt noch höher ist als bei den Vergleichspflanzen in Nährlösung. Auch ist den Verhältnissen der Salzsekretion gleichzeitig größte Aufmerksamkeit zu widmen.

Am Standort wird eine Prüfung des Salzgehaltes des Rhizosphärenwassers im Vergleich zum osmotischen Wert der Wurzelzellen nebst einer vergleichenden mikrochemischen Prüfung von Blatt und Wurzel auf den verschiedensten Substraten wichtige Aufschlüsse geben. Und endlich dürfte eine vergleichende Untersuchung der Permeabilität für Seesalz zwischen Blatt- und Wurzelzellen bei secernierenden und nicht »absalzenden« Halophyten manche Fragen fördern, die schon von Ruhland angeschnitten sind. Auch hier wäre besonderer Wert auf die Verschiedenheit oder Gleichheit der edaphischen Bedingungen zu legen.

Selbst das morphologische Problem könnte wesentlich gefördert werden, wenn man mehr als bisher nicht den großen Assoziations-Komplex der »Strand-« oder gar der »Salzpflanzen« untersuchen, vielmehr sich auf eine vergleichende Prüfung innerhalb einzelner Gattungen ausgesprochener Sumpf- (u. Moor-) Pflanzen beschränken würde. Ansätze zu solcher vergleichenden Betrachtung gewöhnlicher und halophiler Sumpfpflanzen (z. B. der Gattungen Triglochin, Armeria, Juncus, Scirpus, Plantago) findet man bei Lésage (1890), Chermezon (1910) und Ruhland (1915).

2. Steinkohlenmoore.

So wenig die Xeromorphie bei Hochmoor- und Salzpflanzen auch im Sinne Schimpers bezüglich der Art der »physiologischen Trockenheit« etwas Gemeinsames zu haben scheint, — man ist in der Phytopaläontologie nicht davor zurückgeschreckt, eine gewisse Ähnlichkeit im Habitus auf ein gemeinsames Agens zurückzuführen. Kubart (1912) denkt bezüglich der (übrigens zweifelhaften) Xeromorphie der Steinkohlenflora an den Salzgehalt des brackigen oder salzigen Meerwassers und vergleicht die Wachstumsbedingungen der Steinkohlen-Moorpflanzen mit denen der tropischen Mangrove.

Gothan (1914, S. 824) bezweifelt, wie mir scheint mit Recht, die Richtigkeit dieser Anschauung. Auf die Nähe des Meeres und zeitweilige Überschwemmungen deuten zwar bei den paralischen Steinkohlenbecken die ausgesprochen marinen Ein-

lagerungen¹. Allein die limnischen Becken zeichnen sich durch den gänzlichen Mangel mariner Horizonte aus. Hier kann das Agens also nicht wirksam gewesen sein. Meines Wissens ist aber nichts darüber bekannt geworden, daß etwa die Pflanzenreste aus den (paralischen) Ruhr-, Aachener und oberschlesischen Kohlenbecken gegenüber den (limnischen) Becken des franz. Centralplateaus, des Saarbeckens, der niederschlesischen und mittelböhmischen Becken sich durch besondere Xeromorphie auszeichneten. Im übrigen ist aber daran zu erinnern, daß die beobachtete »Xeromorphie« auf Grund der Untersuchung von Abdrücken, bei der seltenen Möglichkeit gute Querschnitte zu erhalten, sehr kritisch aufzufassen ist, — ganz abgesehen davon, daß bei den höheren Pteridophyten vielfach anatomische Charaktere vorliegen, die wohl mit mehr Recht phylogenetisch denn ökologisch zu beurteilen sind.

Was lernen wir aber aus dem Studium der Salzmoore für das physiologische Problem der Steinkohlemoore? Die ontologische Methode der Paläontologie (vgl. Walther, 1893, S. 9) ist die einzige, deren Schlüsse hier Beachtung verdienen. Die schon von Walther betonten Einschränkungen ihrer Beweiskraft bleiben natürlich auch für unseren Fall bestehen. Allein die Wahrscheinlichkeit, die karbonischen Flachmoorpflanzen hätten sich bei Herstellung einer Salzhizosphäre wesentlich anders verhalten, als wir es bei den heutigen Moorpflanzen beim Übergang vom Flach- zum Salzmoor beobachten, ist äußerst gering. Auch bei Steinkohlen-Mooren dürfte eine Transgression des Meeres, die schließlich zu den marinen Horizonten der paralischen Becken führte, physiologisch und pflanzengeographisch dieselbe Wirkung gehabt haben wie bei küstennahen Flachmooren der Gegenwart. Physiologische Beziehungen zwischen Süßwasser- und Salz-Torfrhizosphäre im Sinne Kubarts müssen also, wie ich glaube, für die Steinkohlenmoore abgelehnt werden.

So scheint mir also das Problem der »physiologischen Trockenheit« der Steinkohlen-Moore trotz der interessanten Bemühungen von Dachnowski (1911), Kubart (1912), Halle (1915) u. a. selbst anatomisch bezüglich der Xeromorphie noch viel zu wenig geklärt, als daß man es heute mit Erfolg unternehmen könnte, über die Frage einer »physiologischen Trockenheit« palaeozoischer Moore und damit über eine Sonderfrage ihrer Ökologie etwas auch nur annähernd brauchbares an den Tag zu fördern.

¹) Für das Vorkommen salzhaltiger Wässer im produktiven Karbon Nordfrankreichs macht Ochsenius (1901) das Eindringen von Meereswasser in die fossilen Wälder verantwortlich. Auch ein geringer Borgehalt in Steinkohlenlagern dürfte analog erklärt werden.

B. Das Problem der Xerophyten auf nassem Substrat und die Hypothese einer „physiologischen Trockenheit“ in früheren Zeiten.

Die Verknüpfung der Ricômeschen Bilanzversuche an Halophyten mit unseren Beobachtungen am Standort der Salzpflanzen und den Messungen des osmotischen Wertes von Gessner läßt für das Problem der Wasserversorgung vor allem 3 Schlüsse zu:

1. Bei Pflanzen, die dauernd mit hohen osmotischen Gegenkräften des Substrates und mit raschen Schwankungen des Außendruckes zu rechnen haben, wird eine Änderung der osmotischen Verhältnisse im Substrat bald wieder die normalen Energiepotentiale zwischen Wurzel und Außenmedium herbeiführen.
2. Der von Ricôme beim Übergang von Nähr- in Salzlösung gefundenen Bilanzverschlechterung muß eine ökologische Beweiskraft für die Frage der »physiologischen Trockenheit« am Standort der Salzpflanzen abgesprochen werden.
3. Die am Standort auf dauernd salzwassergetränktem Boden (Salztorf) wachsenden Pflanzen zeigen eine starke osmotische Leistung ihres Wurzelsystems.

Der Unterschied zwischen Halophyten und Nicht-Halophyten bestände also hinsichtlich der heutigen Wurzelsaugung nur darin, daß jene molekular an wesentlich konzentriertere Bodenflüssigkeit angepaßt sind als diese. Dadurch bekäme aber das Problem dasselbe Gesicht wie bei den Hochmoorpflanzen: Hygro- und Xerophyten verhalten sich gleich; die angebliche »physiologische Trockenheit« besteht lediglich heute nicht mehr.

Es scheint zunächst so, als ob auf diesem Wege die Frage der Xeromorphie auf nassem Substrat doch noch eine direkte ökologische Lösung fände. Sobald die Pflanzen nämlich nicht gezwungen sind, aus physikalischen Gründen dauernd in bestimmter Weise zu reagieren, sobald vitale Vorgänge Giftwirkung wie mechanischen Erfolg allmählich paralisieren können, kann man auf Grund der heute bei ihnen fehlenden Wirksamkeit angeblich hemmender Agentien nichts darüber aussagen, wie sich die Wasserbilanz gestaltete zu der Zeit, da ihre Verfahren zum erstenmal mit jenen Agentien in Berührung kamen.

Bezüglich der Hochmoorpflanzen, für die ich in Laboratorium — und Standortversuchen den Nachweis liefern konnte, daß ihre Wasseraufnahme aus saurem Moorwasser selbst nach Wochen und Monaten nicht gehemmt ist, bliebe also immer die Mög-

lichkeit zu überlegen, daß sie im Diluvium oder frühen Postglazial ebenso auf den Einfluß des sauren Moorwassers reagiert haben könnten, wie heute die meisten Nicht-Hochmoorpflanzen. Eine Hemmung der Wasseraufnahme und die Schaffung eines starken Mißverhältnisses zwischen Aufnahme und Abgabe könnte dann bei manchen Formen zur Ausbildung der Xeromorphie geführt haben. Diese könnte sich weiterhin in starrer Fixierung auch dann noch erhalten haben, als längst eine wasserökonomische Anpassung an das ursprünglich giftige Moorwasser erfolgt war. Daß in der Tat bei strukturellen Ökologismen eine solche starre Fixierung vorkommen kann, haben wir früher (1918) bei der Xeromorphie der immergrünen Ericaceen im Anschluß an Stenström hervorgehoben.

Für wirklich xeromorphe Salzpflanzen gälte *mutatis mutandis* dasselbe. Bleiben wir indes bei den Moorpflanzen. Zu dieser Möglichkeit wäre zweierlei zu sagen: erstens verlassen wir damit den Boden der von uns erstrebten induktiven Ökologie und hätten zu überlegen, ob nicht ein bescheidenes Schweigen jeder Spekulation vorzuziehen sei. Zweitens bliebe nach wie vor rätselhaft, weshalb nur ganz bestimmte Hochmoorpflanzen xeromorph sind, die meisten anderen aber, obwohl genau denselben Bedingungen ausgesetzt wie jene, weder zur Ausbildung einer Xeromorphie, noch, wie osmotische Studien zeigen, zu analog wirkenden molekularen Oekologismen gezwungen wurden. Man müßte auch hier wieder zu verzweifelten Hilfhypothesen greifen. Doch wollen wir hiervon ganz absehen.

Zunächst erhebt sich die Frage, ob denn die Störung der Wasserbilanz durch einen edaphischen Faktorenkomplex, der dem heutigen gleichzusetzen ist, so groß angenommen werden darf, daß xeromorphe Modifikationen den Besiedlern jener ersten Sphagneten wasserökonomisch bereits einen Vorteil und damit das Übergewicht verschafften über weniger glückliche Konkurrenten.

Wir können nur von Befunden an Nicht-Hochmoorpflanzen ausgehen; denn als solche hätten wir die ersten phanerogamen Besiedler der glazialen Sphagneten aufzufassen. Unsere früheren Versuche an solchen Pflanzen (vgl. 1921) zeigten aber einmal deutlich, daß die Hemmung der Wasseraufnahme nur

langsam einsetzt und auch nach längerer Zeit nicht erheblich ist oder wenigstens zu sein braucht. Außerdem fanden wir, daß die Hemmung durch Vergiftung der Wurzeln verursacht wird, und können uns angesichts des heute bei hygro- und xeromorphen Hochmoorpflanzen gleichermaßen angetroffenen gesunden Zustandes des wohlentwickelten Wurzelsystems schwer vorstellen, daß die Anpassung an diese Vergiftung auf dem Umwege der Xeromorphie stattgefunden haben soll. Erstens wäre damit die Vergiftung der Wurzeln nicht beseitigt, zweitens hat diese auch ohne Xeromorphie in der Tat stattgefunden; das lehren uns die Hochmoor-Hygrophyten. Drittens kann man schon aus dem verschiedenen Grad der heutigen Giftwirkung auf Nicht-Hochmoorpflanzen und aus dem Auftreten »akzessorischer« Hochmoorpflanzen (vgl. 1918, S. 303) schließen, eine Anpassung der Wurzeln, zu der kein morphologischer »Aufwand« nötig ist, habe leicht erfolgen können oder doch leichter als eine solche der Transpirationsorgane. Gerade die akzessorischen Hochmoorpflanzen sind in dieser Hinsicht besonders beweiskräftig. Der Mangel ausgeprägter Xeromorphosen in diesen von der Natur selbst durch unzählige Generationen hindurch angestellten »Kulturversuchen« muß weit höher bewertet werden als entsprechende Ergebnisse in Laboratoriumsversuchen. Aus demselben Grund verzichtete ich von vornherein auch auf »künstliche« Kulturversuche am Standort.

Wenn wir also heute die Hochmoorflora zusammengesetzt finden aus Hygrophyten und Xerophyten und bei den ersten auch auffällige molekulare Ökologismen zur Sicherung der Wasserbilanz vermissen, so sind wir auch bezüglich der Ökogenese bei den xeromorphen Formen durchaus nicht genötigt (ja vielleicht nicht einmal berechtigt), sie aus irgendwie entstandener starker Unterbilanz als Folge einer allgemeinen „physiologischen Trockenheit“ der Hochmoore in früheren Epochen abzuleiten.

Selbst die von mir früher (1918) herangezogene Erklärung als Folge des frühen Austreibens zu der Zeit, da das Moor noch mehr das Äquivalent der nordischen Tundra ist, als während der übrigen Vegetationsperiode — eine Meinung, die

sich auf die anatomischen Befunde und die Identität der meisten beweiskräftigen Hochmoor-Xerophyten mit Glazialrelikten stützt — bleibt durchaus eine unbewiesene und niemals beweisbare Annahme.

Allein sie unterscheidet sich, wie ich glaube, von allen übrigen Hypothesen zur Erklärung der Xeromorphie auf dem Hochmoor dadurch, daß sie nicht mit anderen Tatsachen im Widerspruch steht. Schon in meiner Dissertation (1918 S. 337) habe ich die Einschränkung gemacht, es dürfte sehr schwer sein, eine Entscheidung darüber herbeizuführen, welche Wirkung dem nach-eiszeitlichen und in manchen Gegenden heute noch bei uns vorhandenen nordischen Faktorenkomplex beim Austreiben der xeromorphen Wollgräser und *Scirpus caespitosus* zukommt gegenüber der jedenfalls viel tiefer greifenden Wirkung der Eiszeit und der frühen Postglazialzeit, in der ja die meisten Hochmoore als Ausfüllung glazialer Wannen entstanden sind. Trotz obiger Einschränkungen ist diese Hypothese ein letztes Refugium, zu dem man resigniert immer wieder seine Zuflucht nehmen möchte.

Mehrere Jahre durchgeführte Gewächshauskultur auf Mineralboden ließ bei *Eriophorum vaginatum* die Xeromorphie der Atemhöhle nur gering zurückgehen. Das Wesentliche der eigenartigen Struktur blieb bestehen. Es liegt also offenbar eine »alte« Anpassung vor, zu deren Ausbildung die ontogenetische¹⁾ Induktion gar nicht mehr nötig ist, eine Anpassung, die heute vielleicht schon »Organisations-Merkmal« ist. Der Befund spricht eher für die Hypothese der glazialen oder noch älteren Induktion der Xeromorphie.

Was aber die Xeromorphie der Halophyten, insbesondere der sukkulenten, anlangt, sollte angesichts der physiologischen Versuche von Delf und Kamerling eines doch nicht vergessen werden: Hat Salzanreicherung nun einmal bei

¹⁾ Wie bedeutungslos die ontogenetische Einwirkung für die Entstehung der Struktur ist, erhellt bei *Eriophorum vaginatum* auch aus folgender Tatsache. Die interkalaren Wachstumszonen der Halme zeigen die »Schutzzellen« der Atemhöhlen (vgl. 1918, p. 322) schon zu der Zeit, da die Epidermis noch von der eng anliegenden Blattscheide umgeben ist. Auf diesem Stadium kann die Atemhöhle bzw. die Spaltöffnung noch nicht einmal funktionieren.

vielen Pflanzen Sukkulenz zur Folge, wie Zink- und Serpentinboden gewisse ökologisch ganz unerklärliche Eigenschaften der Galmei- und Serpentin-Flora, so ist die Reduktion der Oberfläche der sukkulenten Salzpflanze, auf die so viel Wert gelegt wird, eine rein stereometrische Folgeerscheinung, über die wir Botaniker uns weder morphologisch noch physiologisch den Kopf zu zerbrechen brauchen.

Zum Schluß ein Wort über Schimper, von dem die nun abgeschlossenen jahrelangen Studien über das Problem der Hochmoorpflanzen ihren Ausgang nahmen. Ich habe die Grundlagen seiner Theorie eingehend studiert und bin bestrebt gewesen, ihre (allerdings nirgends genügend klargelegten) Gedankengänge, ursprünglich als ihr Anhänger, zu Ende zu denken. Denn das hat ihr Schöpfer auszuführen unterlassen.

Wenn schon hierin ein Fehler und zugleich in der Unzulänglichkeit der mit Notwendigkeit zu ziehenden Folgerungen — wie bei jeder Theorie, so auch hier — ein sicheres Kriterium für den Irrtum der Gedankengänge erblickt werden durfte, so will mir scheinen, als ob die zwar »sine ira«, doch keineswegs ohne »studio« durchgeführte positive Kritik der ökologischen und physiologischen Grundlagen eine entscheidende Verurteilung nach sich gezogen habe.

Es drängt mich aber, von dieser interessanten Theorie, die dem mehr deduktiv veranlagten Kopf eines genialen und große Zusammenhänge ahnenden Forschers entsprungen ist, nicht zu scheiden, ohne auf einen Punkt ausdrücklich hinzuweisen.

Möge es auch gelungen sein, eine besondere Theorie Schimpers als in ihren Voraussetzungen und Grundlagen irrig zu erweisen¹, — im weiten Rahmen der von ihm geschaffenen »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« ist dieser Nachweis von untergeordneter Bedeutung. In der

¹) Der Verf. ist sich durchaus darüber klar, daß es ihm nicht gelungen ist, die Frage der Xeromorphie, von der Schimper ausging, restlos zu lösen. Er machte es sich lediglich zur Aufgabe, die Theorie der »physiologischen Trockenheit« einer Prüfung zu unterziehen; nur diese Frage ist auf induktivem Wege zu entscheiden!

Geschichte der Pflanzengeographie wird jenes Werk trotz dieser und anderer noch in ihm steckender Irrtümer ein Markstein der vertieften Auffassung des Gegebenen sein. Es ist ein Wendepunkt, der im Verein mit Warmings fast gleichzeitig erschienener »Ökologischer Pflanzengeographie« die heutige Geobotanik als kausal forschende Wissenschaft von den Beziehungen zwischen Pflanzenwelt und Erde wesentlich mit hat schaffen helfen.

Kurzer Überblick der Arbeit und Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Experimentelles.

Im Anschluß an frühere qualitative Studien über den Einfluß des sauren Moorwassers auf die aktive Wurzelsaugung wird die passive Wurzelsaugung und die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und verschiedenen Hochmoorwässern vergleichend untersucht. Als Versuchspflanzen dienen *Zea Mays*, *Impatiens parviflora* und *Phaseolus multiflorus*.

1. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Vesque und Eberdt an anderen Pflanzen wird bei *Impatiens parviflora* und *Zea Mays* unter mittleren atmosphärischen Bedingungen der Bilanzquotient $\frac{T}{A}$ meist erheblich größer als 1 gefunden. Durchschnittswert des relativen Defizits (in % der Transpiration) bei *Impatiens*: 5,55%.

2. Verhältnisquotient und Defizitquotient hängen schon in diffusem Tageslicht sehr eng von der Helligkeit des Himmels ab.

3. Um Mängel der Vesqueschen und Ricômeschen Bilanzversuche auszugleichen, wird an ein und derselben Pflanze der Einfluß mäßig starker Salzlösungen (Zusatz von 1% CaCl_2 zu Knop) bei gleichbleibenden Transpirationsbedingungen studiert.

4. Die rasche und starke Hemmung der Aufnahme eilt derjenigen der Abgabe voraus. Dadurch kommt es oft zu solchen Defiziten, daß schon im Verlauf einer Stunde trotz erheblich herabgesetzter Transpiration Welken eintritt. Dabei kann das absolute Defizit um 500% steigen und $\frac{2}{3}$ der gesamten Transpirationsgröße ausmachen.

Wenn kein Welken eintritt, läßt sich zeigen, daß das Anfangsdefizit durch weniger steiles Fallen der Aufnahmekurve erheblich geringer ist (z. B. nur 159% höher als in Nährlösung).

5. Die Versuche mit Hochmoorwässern lassen in erwartetem Gegensatz zu den früheren Guttationsversuchen die wasserökonomische Wirkung der ersten Phase der Giftwirkung des Moorwassers als Förderung der Aufnahme meist vermissen. Das Fehlen einer Hemmung der Aufnahme im Sphagnumwasser während mehrerer Stunden bis zwei Tagen wiederlegt die Schimpersche Theorie der »physiologischen Trockenheit« auch quantitativ.

Im sekundären Torfwasser als stärkerem Moorextrakt decken sich vielfach die Befunde der Beeinflussung der aktiven und der passiven Wurzelsaugung. Eine deutliche Förderung der Aufnahme in den ersten Stunden ist aber auch hier nicht allgemein festzustellen. Die individuellen Unterschiede sind groß.

Die zweite Phase der Giftwirkung kann sich als Hemmung im sekundären Torfwasser schon nach 24 Stunden äußern, meist tritt sie erst viel später ein. Erhöhung des Wasserbedarfs durch Steigerung der Transpiration läßt auch nach 20stündiger Einwirkung des sauren Moorwassers die Wurzeltätigkeit entsprechend verstärken. Bei Phaseolus erwies sich die Wasseraufnahme aus sekundärem Torfwasser selbst nach 15 Tagen erst um 50% herabgesetzt.

6. Beim Übergang von Nährlösung in Hochmoorwasser ist weder die Aufnahme gehemmt noch die Abgabe gesteigert. Es kommt also nicht zur Schaffung einer ungewöhnlichen Unterbilanz. Auch nach 2 Tagen brauchen sich die Bilanzverhältnisse nicht geändert zu haben; Steigerung der Transpiration durch stärkere Beleuchtung verändert das Defizit im Hochmoorwasser nicht anders als in Nährlösung.

7. Zum Vergleich herangezogene Beeinflussung der Wurzel mit stark salzsaurer Nährlösung ergibt trotz völliger Aufhebung der Turgeszenz der Wurzeln ein wesentlich anderes Bilanzbild als die osmotische Hemmung. Der viel weniger sterile Abfall der Aufnahmekurve verhindert das Welkwerden der Blätter. Nach 18 Stunden ist bei stark herabgesetztem Wasserverkehr das absolute Defizit zwar geringer als in Nährlösung, doch

beträgt es fast ein Drittel der Transpiration. Diese selbst hält sich durch relativ reichliche Zufuhr selbst bei abgetötetem Wurzelsystem 2 bis $3 \times$ so hoch als bei unterbundener Zufuhr in starker Salzlösung.

2. Theoretisches nebst Beobachtungen auf Salzmooren.

Es wird versucht, die experimentellen Erfahrungen mit Salzlösung und Hochmoorwasser in Verbindung mit Beobachtungen am Standort wenigstens vorläufig für die Frage der Xeromorphie auf Salz- und Hochmoorboden zu verwerten. Das gemeinsame Problem der »physiologischen Trockenheit« führt zu einer vergleichenden Ökologie der Hochmoor- und Salzpflanzen.

1. Voraussetzung dazu ist eine Kritik der soziologischen, anatomischen und physiologischen Behandlung des Halophytenproblems seit 1890. Unter Ausschluß jeder Polemik sucht sie den heutigen Zustand zu verstehen als ein Übergangsstadium der »physiologischen Pflanzengeographie« von einer Laboratoriumswissenschaft zu einer induktiven Ökologie am Standort. Einige historisch verständliche Irrtümer wie auch das Einschlagen von experimentellen Wegen, die nicht zum Ziel führen, lassen sich symptomatisch erklären. Sie sind Ausdruck einer Arbeitsweise, der es noch nicht in Fleisch und Blut übergegangen ist, daß der Schritt vom Laboratorium zum Standort (und umgekehrt) bei der Behandlung pflanzengeographischer Fragen außer einer Änderung der Mittel vor allem eine geistige Umstellung erfordert.

2. Zu Beobachtungen am Standort auf dauernd salzwassergetränkter Rhizosphäre dienen Lagunen-Salzmoore der holsteinischen Ostseeküste.

3. Der Vergleich mit dem primären Hochmoor führt zu einem überraschenden, fast paradoxen Ergebnis:

Auf dem Hochmoor überwiegen physiognomisch die Xerophyten, doch beweist die überall vorhandene aktive Wurzelsaugung allgemein eine starke osmotische Leistung der Wurzeln.

Auf dem Salzmoor überwiegen die hygromorphen Halophyten, und das fast allgemeine Fehlen von Guttation und Blutung scheint (besonders in seinem Gegensatz zu Dünen-

pflanzen) eine geringe osmotische Leistung der Wurzeln anzuzeigen.

4. Wenn auch hier noch manche Frage ungelöst ist, führen doch Beobachtungen über das Auftreten von »Salzlaugen« auf den Blättern nebst Transpirationsversuchen zu Ergebnissen, die der Schimperschen Theorie nicht günstig sind. Das Verhalten der Stomata und die Turgeszenz bei stark transpirierenden Halophyten mit breiten Blättern zwingt zu dem Schluß: gerade bei stärkstem Wasserbedarf muß die osmotische Leistung der Wurzel auch in dauernd salzwassergetränkter Rhizosphäre physiologisch ausreichend sein. Weitere Versuche am Standort und im Laboratorium sollen diese Fragen vertiefen.

5. Für die aus Hygro- und Xerophyten zusammengesetzte Hochmoorflora sind wir nach Widerlegung der Schimperschen Theorie nicht berechtigt, bezüglich der Ökogenese der xeromorphen Typen auf eine entsprechende allgemeine »physiologische Trockenheit« der Hochmoore in früheren Epochen zurückzugreifen. Entweder müssen die edaphischen und klimatischen Faktoren damals wesentlich ungünstiger und ohne eigentliche »Gift«-wirkung wasserökonomisch wirksamer gewesen sein als heute, oder der »Standort« fand jene Xerophyten bei seiner Besiedlung bereits als solche vor. Eine Entscheidung ist auf induktivem Wege unmöglich.

Ob eine entsprechende Hypothese für extrem xeromorphe Halophyten berechtigt ist, kann erst entschieden werden, wenn die Beobachtungen über die heutige Einwirkung der edaphischen Faktoren von Salzmooren auf andere Substrate und andere Küsten ausgedehnt werden.

Bonn a. Rh., Botanisches Institut d. Universität, Okt. 1921.

Angeführte Literatur.

1901. Benecke, Über die Dielssche Lehre von der Entchlorung der Halophyten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1901. **36**.
1896. Buchenau, Flora der ostfriesischen Inseln. 3. Aufl. Leipzig. 1896.
1904. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena. 1904.
1920. —, Die Transpiration der Pflanzen. Ergänzungsband. Jena. 1920.
1905. Cavara, Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. *Contrib. Biol. veget.* 1905. **4**. Ref. im *Bot. Centralbl.* 1907. **104**.

1910. Chermezon, Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. des sc. nat. Bot. 9. Sér. 1910. **12**.
1920. Czapek, Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. 1920. II.
1911. Dachnowski, The problem of xeromorphy in the vegetation of Carboniferous Period. Amer. Journ. Sci. 4. 1911. **32**, 187. Nach dem Ref. von Berry im Bot. Centralbl. 1919. **33** und von Gothan und Hörig in Justs Jahresber. 1911. **39**₂.
1898. Deecke, Die Solquellen Pommerns, ein Beitrag zur Heimatskunde. Mitt. naturw. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen. Greifswald. 1898. Jahrg. **30**.
1907. —, Geologie von Pommern. Berlin. 1907.
1911. Delf, Transpiration and behaviour of stomata in Halophytes. Ann. of Bot. 1911. **25**.
1912. —, Transpiration in succulent plants. Ebenda. 1912. **26**.
1898. Diels, Stoffwechsel und Struktur der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. **32**.
1889. Eberdt, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg. 1889.
1913. Faber, v., Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **11**.
- 1911a. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3**.
- 1911b. —, Referat über Delf 1911. Ebenda.
1920. Geßner, Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Freiburger Dissertation.
1914. Gothan, Kohlen. Handwörterb. d. Naturw. 1914. **5**.
1915. Halle, Some xerophytic leafstructures in mesozoic plants. Geol. Fören. Förhandl. T. 12, 13. 1915. Nach d. Ref. v. Gothan in Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**.
1888. Hansen, Ein Beitrag zur Kenntnis des Transpirationsstromes. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. 2. Heft. 1885. **3**. Leipzig. 1888.
1908. Hill, Observations on the osmotic properties of the root-hairs of certain salt-marsh plants. New Phytologist. 1908. Zit. nach Delf 1912.
1910. Höhne, Salzquellen und Salzmoore in der Asse und am Hesseberge. Zeitschr. d. D. Geol. Ges. Monatsberichte. 1910. **62**.
1902. Holtermann, Anatomisch-physiologische Untersuchungen aus den Tropen. Sitzsber. k. Leop. Carol. Ak. d. Naturforsch. 1889. **54**. Nr. 2.
1907. —, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. 1907.
1913. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena. 1913.
1914. Kamerling, Welche Pflanzen sollen wir »Xerophyten« nennen? Flora. 1914. **106**.
1917. Knigth, The interrelations of stomatal aperture, leaf water-content, and transpiration. Ann. of Bot. 1917. **31**.
1886. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig. 1886.

1912. Kubart, Einiges aus der Biologie der Carbonpflanzen. Paläobot. Zeitschr. Heft 1. 1912.
1890. Lésage, Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Rev. gén. de Bot. 1890. 2.
1917. Livingston, Incipient drying and temporary and permanent wilting of plants as related to external and internal conditions. Johns Hopkins Univ. Circ. 293 1917. Nach Burgerstein 1920, S. 32.
1918. Montfort, Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore. Zeitschr. f. Bot. 1918. 10.
1919. —, Tatsachen und Probleme der Moorökologie. Sitzungsber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. Naturw. Abt. Sitzg. v. 2. Juni. Bonn. 1919.
1920. —, Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasseraufnahme. Jahrb. f. wiss. Bot. 1920, 59.
1921. —, Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Eine induktive ökolog. Untersuchung. Ebenda 1921, 60.
1913. Neger, Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart. 1913.
1901. Ochsenius, Salzwasser im Carbon. Zeitschr. f. prakt. Geologie. 1901.
1911. Potonié, Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Bd. II: Die Humusbildungen. Abh. d. k. Pr. Geol. Landesanst. N. F. Heft 55, II.
1912. —, Dasselbe. Bd. III: Die Humusbildungen (2. Teil) und die Liptobiolithe. Ebenda. Heft 55, III.
1910. Reed, The effect of certain chemical agents upon the transpiration and growth of wheat seedlings. Bot. Gazette. 1910, 49.
1911. Renner, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora. 1911, 103.
1912. —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 2. Über Wurzeltätigkeit. Ber. d. Bot. Ges. 1912. 30.
- 1915a. —, Wasserversorgung der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw. X, 1915.
- 1915b. —, Xerophyten. Handwörterbuch. d. Naturw. X, 1915.
1903. Ricôme, Influence du chlorure de sodium sur la transpiration et l'absorption de l'eau chez les végétaux. Compt. rend. de l'Acad. d. sc. Paris 1903. 137.
1918. Romell, Zur Frage einer Reizbarkeit blutender Zellen durch hydrostatischen Druck. Svensk Bot. Tidskr. 1918. 12.
1897. Rosenberg, Über die Transpiration der Halophyten. Öfers. af k. Vet.-Akad. Förh. Årg. 1897. 54, Nr. 9.
1910. Roshard, Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. Beih. Bot. Centralbl. 1910. 251.
1915. Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 55.
1859. Sachs, Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Landw. Vers.-Stat. I. 1859.
1890. Schimper, Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Javas. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 1890. 7.

1891. Schimper, Die indomalayische Strandflora. Jena 1891.
1898. —, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
1894. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 1894. 52.
1921. Thatcher, The effect of peat on the transpiration and growth of certain plants. Journ. of Ecology. 1921. 9, Nr. 1.
1878. Vesque, L'absorption comparée directement à la transpiration. Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. 1878. tom. 6.
1883. —, De l'influence de la pression extérieure sur l'absorption de l'eau par les racines. Compt. rend. de l'acad. des sc. Paris. 1883. 97.
1893. Walther, Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. I. Teil: Bionomie des Meeres. Jena. 1893.
1918. Warming-Graebner, E. Warmings Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin. 1918.
1902. Weber, Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Angstumal im Memeldelta. Berlin. 1902.
1852. Willkomm, Die Strand- und Steppengebiete der Iberischen Halbinsel und deren Vegetation. Leipzig. 1852.
- 

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Montfort Camill

Artikel/Article: [Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Beiträge zu einer vergleichenden Ökologie der Moor- und Salzpflanzen. 97-172](#)