LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort.

Von

Otto Stocker.

Mit 6 Kurven und 2 Abbildungen im Text.

1. Methodik.

Schimper hat die immergrünen Ericaceen, die physiognomisch die Heide- und Moorvegetation beherrschen, als Xerophyten aufgefaßt. Er schließt dies aus ihrem anscheinend xeromorphen Blattbau und erklärt es aus der von ihm angenommenen physikalischen Trockenheit des Heidesandbodens und der physiologischen des Moorbodens. Da mir schon vor Jahren Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahmen entstanden und die inzwischen erschienenen Arbeiten Montforts[1] durch die Widerlegung der physiologischen Trockenheit des Moorbodens die ganze Theorie erschütterten, habe ich versucht, die angedeuteten Fragen durch exakte Transpirationsmessungen einer Lösung entgegenzuführen.

Die Versuchspflanzen, deren Liste in Tabelle 2 auf S. 18 aufgezeichnet ist, wurden am natürlichen Standort ausgegraben, in Blumentöpfe gepflanzt und 2—3 Wochen lang auf normales Vegetieren beobachtet. Für die Transpirationsversuche wurden die Blumentöpfe in paraffinierte Zinkdosen von 14 cm Durchmesser und 13 cm Höhe auf Glasuntersätze, um jede Berührung mit Metall zu vermeiden, gestellt. Der mit einem zum Durchtritt des Stengels dienenden Einschnitt versehene Deckel wurde mit Zinkblechstreifen, Watte und einer erwärmten Mischung von Paraffin mit Paraffinöl wasserdampfdicht (täglicher Verlust höchstens 0,02 g) aufgesetzt. Der Luftvorrat der Dose

[1]) Diese enthalten eine ausführliche Diskussion der umfangreichen Literatur.

FEB 19 1923

genügte auch bei zehn- und mehrtägiger Versuchsdauer für die Atmung der Wurzeln und zufällig mit eingeschlossener Würmer und Insekten. Die Versuche selbst fanden bei Bremerhaven unter natürlichem Heideklima statt. Die Zinkdosen waren dabei in eine Rinne im Erdboden versenkt und nach oben mit Ölpapier, Zinkblechstreifen und angefeuchteten Torfplatten belegt. Dadurch wurde einmal eine Erwärmung der Dosen durch Insolation verhindert und andererseits die transpirierenden Teile in dieselbe Luftschicht dicht über dem Boden gebracht, in der sie unter natürlichen Umständen leben. Durch eine Abendwägung wurde die 24stündige Transpirationsrate bestimmt. Da die Wägungen der jeweils 13 Pflanzen einschließlich ihres Wiedereinbaues in die Versuchsrinne etwa drei Stunden beanspruchten, entstehen bei täglich wechselnden Witterungsverhältnissen beim Vergleich der Transpirationsraten der einzelnen Pflanzen kleine Fehler, die ich dadurch ziemlich ausschaltete, daß ich von zwei Exemplaren derselben Art das eine an den Anfang, das andere an das Ende der Wägungsreihe nahm, die nur in einem Stück vorhandenen Arten aber in die Mitte. Bei dieser »symmetrischen« Anordnung wurden bei der Bildung der Mittelwerte alle Transpirationsraten auf annähernd denselben mittleren Zeitpunkt korrigiert. Nach Beendigung der Versuche wurde die Fläche der transpirierenden Organe, das Frisch- und Trockengewicht (bei 100°) der ober- und unterirdischen Pflanzenteile und der Topferde bestimmt.

Um einwandfreie Transpirationswerte zu erhalten, wurden bei Erica jeweils drei Exemplare, bei einer Reihe von anderen Arten jeweils zwei untersucht und die aus den Einzelwerten gebildeten Mittelwerte durch Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers kontrolliert (Methode bei Pfeiffer und Rippel).

Die Evaporation wurde an freien Wasserflächen in Kristallisierschalen bestimmt, die neben den Pflanzen standen und etwa 13,5 cm Durchmesser und 3,5 cm Höhe hatten[1]. Auch die übrigen meteorologischen Daten, Temperatur mit Schleuderthermometer, Maximal- und Minimaltemperatur, Insolations-

[1]) Bezüglich der Schwierigkeiten, für die Evaporationsgröße und die relative Transpiration ein brauchbares Einheitsmaß zu schaffen, verweise ich auf Briggs und Shantz und Sierp-Noack.

maximum, relative Luftfeuchtigkeit und Windstärke wurden in Höhe der transpirierenden Pflanzenteile, 5—15 cm über dem Erdboden gemessen, die Windstärke auch in 1,8 m Höhe und die Bodentemperatur in 10 cm Tiefe. Zur Berechnung der Tagesmittel aus den täglichen Ablesungen um 7 a, 2 p und 8 p (im April und September 7 p, im Januar 6 p) waren die in der Meteorologie üblichen Formeln nicht geeignet, da diese für das Intervall Mitternacht bis Mitternacht gelten, während meine Versuche von Abend zu Abend liefen. Ich habe deshalb für das letztere Intervall aus den 25jährigen Monatsmitteln des Bremer meteorologischen Jahrbuchs 1915 die nachstehenden Formeln abgeleitet und an zahlreichen Daten des Jahrbuches 1911 nachgeprüft:

$$\text{Mittlere Lufttemperatur} = \frac{8\,p + \text{Min.} + 7\,a + 2\,p + 8\,p}{5}$$

(Fehler $< 1^0$)

$$\text{Mittlere Bodentemperatur} = \frac{8\,p + 7\,a + 2\,p + 8\,p}{4}$$ (nach Homén)

$$\text{Mittlere relat. Feuchtigkeit} = \frac{8\,p + 2 \times 7\,a + 2\,p + 8\,p}{5}$$

(Fehler etwa $\pm$ 2 %)

$$\text{Mittlere Windstärke} = \frac{8\,p + 7\,a + 2\,p + 8\,p}{4}$$

(Fehler etwa $\pm$ 0,3 m/sek.)

Die jeweils zweimal vorkommenden Abendablesungen sind die zu Beginn und Ende des Versuchsintervalls. Aus Lufttemperatur und relativer Feuchtigkeit wurde für jeden Ablesungstermin das Sättigungsdefizit der Luft, $Sd = f - F$, berechnet (f = Sättigungsdruck, F = absolute Feuchtigkeit), und aus den Terminwerten das Tagesmittel gebildet nach der Formel:

$$\text{Mittleres Sättigungsdefizit} = \frac{8\,p + 2 \times 7\,a + 2\,p + 8\,p}{5}$$

2. Bestimmung der transpirierenden Fläche.

Als transpirierende Blattfläche setze ich die Summe der Blattunterseite plus Blattoberseite. Bei flächenförmigen Blättern

wurde die Fläche mittels eines Planimeters mit einem Fehler unter 0,1% ausgemessen. Bei den kleinblättrigen Ericaceen und einigen anderen Pflanzen mußten neue Methoden ausgearbeitet werden, die ich nun kurz schildere unter Hinweis auf die Abb. 7 und 8.

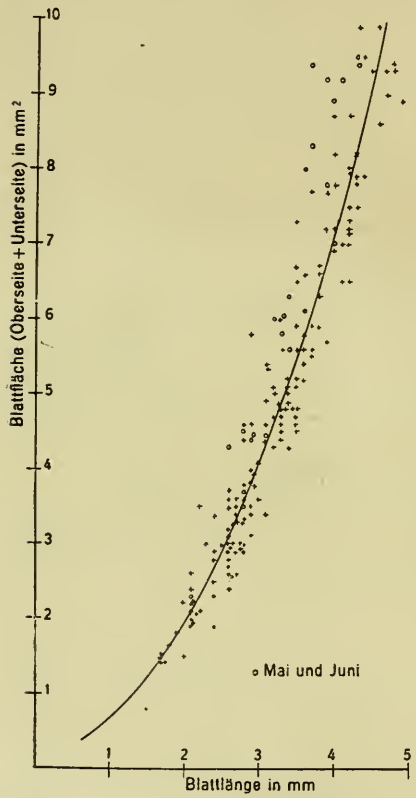

Abb. 1. Erica tetralix. Messungen aller Versuchspflanzen zu allen Jahreszeiten.

Sempervivum tectorum.

Die Dicke der Blätter darf nicht wie sonst vernachlässigt werden. Die Oberseite der Blätter ist eben, die Unterseite stark gewölbt. An Zeichnungen wurde ausgemessen, daß die Fläche der gewölbten Seite etwa 20% größer ist, als die der ebenen. Da bei der Zeichnung die ebene Fläche gezeichnet wurde, wäre zur Ermittlung des Gesamtflächenwertes diese zu verdoppeln und mit 10% Zuschlag zu versehen. Nun liegen aber die Blätter am Grunde mit etwa 20% ihrer Fläche dicht aufeinander. Die sich überdeckenden Teile sind weiß, führen noch keine ausgebildeten Spaltöffnungen und haben eine zarte Epidermis. In Würdigung aller dieser Umstände habe ich angenommen, daß diese Teile nur mit halber Transpiration anzusetzen sind. Das würde einen Abschlag von 10% der Gesamtblattfläche bedingen, der sich mit dem oben errechneten Zuschlag von 10% ausgleicht, so daß die Wölbung praktisch unberücksichtigt bleiben kann. Die innersten sich sehr stark überdeckenden Blättchen wurden nur mit 50% ihrer Fläche eingesetzt.

Erica tetralix und Genista anglica.

Bei den mit einer Unzahl kleiner Blätter versehenen Ericaceen und bei Empetrum, Genista anglica und Sedum album ist ein Ausmessen sämtlicher einzelner Blätter unmöglich. Hatte doch eine Calluna 74500 Blätter und sind auch bei Erica Zahlen von 7000 häufig. Der Grundgedanke der hier angewandten Methode ist folgender: Teilt man die Blätter nach ihrer Länge in Gruppen ein und bestimmt die durchschnittliche Fläche f und die Anzahl z der Blättchen jeder Gruppe, so ist die Gesamtblattfläche der Pflanze $F = \Sigma f \cdot z$. Diese Berechnungsweise ist möglich, weil zwischen Länge und Blattfläche eine konstante Beziehung besteht.

Zuerst wurde an der Pflanze die Länge einzelner Blätter auf $^1/_{10}$ mm mit einem kleinen Maßstab aus Millimeterpapier bestimmt und dann die Fläche dieser Blätter mit Mikroskop und Zeichenapparat auf Millimeterpapier gezeichnet und ausgemessen. An der Zeichnung ließ sich auch die wahre Länge des Blattes bestimmen und durch Vergleich mit der an der Pflanze gemessenen Länge der dabei gemachte Beobachtungsfehler zu durchschnittlich nur 0,07 mm feststellen. Aus Länge und Fläche einer genügenden Anzahl Blätter aller Längen wurde die Kurve, Abb. 1, gezeichnet. Nach der Blattlänge werden nun die Gruppen 1,5 mm, 2 mm, 2,5 mm, 3 mm usw. gebildet und aus der Kurve unter Berücksichtigung des durchschnittlichen Längenmessungsfehlers an der Pflanze (— 0,07 mm) ihre durchschnittlichen Flächenwerte bestimmt. Jetzt muß die Zahl der Blätter nach Gruppen an der Pflanze ausgezählt werden. Das geht in Wirklichkeit besser, als man nach den obigen Zahlen vermuten sollte. Man kann z. B., da die Ericablätter kreuzgegenständig sind, immer 4 auf einmal zählen, und in der Schätzung der Längen erlangt man bald Übung. Trägt man die Anzahl der Blätter der einzelnen Gruppen als Ordinaten, die Blattlängen als Abszissen ein, so erhält man eine Frequenzkurve (Abb. 2), die einen weiteren Beweis für die Zulässigkeit des Verfahrens bildet. Im Mai und Juni fallen die Flächenwerte etwas höher aus, namentlich für die Gruppen 3 bis 5 mm. Dies ist wahrscheinlich durch schwächere Einrollung der Blattränder in den Sommermonaten verursacht. Zum Ausgleich erhielten die Flächenwerte von Gruppe 3 mm ab im Maiversuch einen Zuschlag von 1,0 qmm, im Juniversuch von 0,5 qmm. Die frisch ausgetriebenen Blätter im Mai und Juni sind relativ schmäler und bedurften der Auswertung in einer besonderen Kurve.

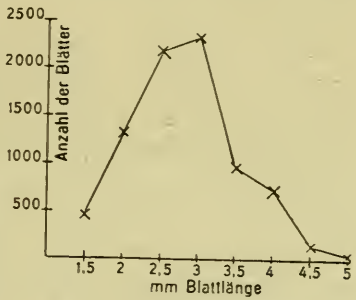

Abb. 2. Erica tetralix.

Calluna vulgaris.

Die Blättchen haben annähernd dreikantigen Querschnitt. Ihre Fläche wurde gemessen als Summe der 3 Seitenflächen; die Innenfläche der Spaltöffnungsrinne wurde nicht mitgerechnet (vgl. Empetrum). Durch vorsichtige Quetschung zwischen 2 Glasplatten kann man die Blättchen in eine Ebene pressen. Die so bestimmte Oberfläche stimmt mit der nach der ersten Methode gefundenen überein. Die weitere Bestimmung verläuft wie bei Erica.

Empetrum nigrum.

Die Rollblätter von etwa elliptischem Querschnitt lassen sich, ohne zu zerplatzen, zwischen 2 Objektträgern flach quetschen. Da sich mit Mikroskop und Zeichenapparat feststellen läßt, daß der doppelte Querdurchmesser des gequetschten Blattes bis auf etwa 1% mit dem größten Querumfang des unversehrten Blattes übereinstimmt, ergibt die doppelte einfache Fläche des gequetschten Blattes die äußere Oberfläche des unversehrten Blattes. Es wird hier also nur die Oberseite in Rech-

nung gesetzt, weil man bei einem Rollblatt die morphologische Unterseite physiologisch nicht als freie transpirierende Oberfläche ansehen kann. Dasselbe gilt für die durch Haare ganz versperrten Spaltöffnungsrinnen von Calluna und Erica.

Sedum album.

Die walzenförmigen Blätter sind sehr angenähert Rotationsellipsoide, deren Oberfläche aus Längs- und Querdurchmesser leicht zu berechnen ist. Weiteres Verfahren wie bei Erica.

Sarothamnussprosse, Eriophorum und Cereus.

Die Sprosse von Sarothamnus und Cereus und die Blätter von Eriophorum wurden in 2 cm lange Abschnitte zerlegt. Von jedem wurde mit Mikroskop und Zeichenapparat der Umfang gezeichnet und mit dem auf 5 mm gestellten Stechzirkel ausgemessen (Fehler $< 3\,\%$). Die Umfänge werden addiert, auf natürliche Länge umgerechnet und mit der Anzahl der Abschnitte multipliziert. Die so errechnete Größe ist die Oberfläche.

Die Oberfläche der Blattstiele, Blütenblätter und Sprosse, die nach denselben Methoden bestimmt wurde, muß bei genauer Berechnung der Transpiration pro qdm Blattfläche berücksichtigt werden, darf aber, da diese Teile schwächer als die Blätter transpirieren, nur zu einem Teil in Rechnung gesetzt werden. Diese Prozentsätze sind nun schwer exakt zu bestimmen, da durch das Abschneiden einzelner Teile sowohl die Transpiration des Stumpfes als auch die der abgeschnittenen Teile wesentlich geändert wird (Unger). Nach den Angaben Haberlandts und Burgersteins (dort nähere Literaturangaben) und meinen eigenen morphologischen Untersuchungen wurden die Blattflächen, grünen Sarothamnus und Eriophorumsprosse mit 100 %, Blattstiele und unverholzte Sprosse mit 40 %, verholzte Sprosse mit 10 %, Blüten und Früchte mit 50—80 % eingesetzt. Die so errechnete Oberfläche ist übrigens in den meisten Fällen nicht wesentlich größer als die Blattfläche allein.

3. Abhängigkeit der Transpiration von klimatischen Faktoren.

a) Transpiration und Klima bei Erica.

Da die in den Abb. 3—5 graphisch dargestellten Kurven der Transpiration pro qdm Oberfläche[1] bei allen untersuchten

[1]) Die ausführlichen Versuchsprotokolle sind bei der Redaktion der Zeitschrift deponiert.

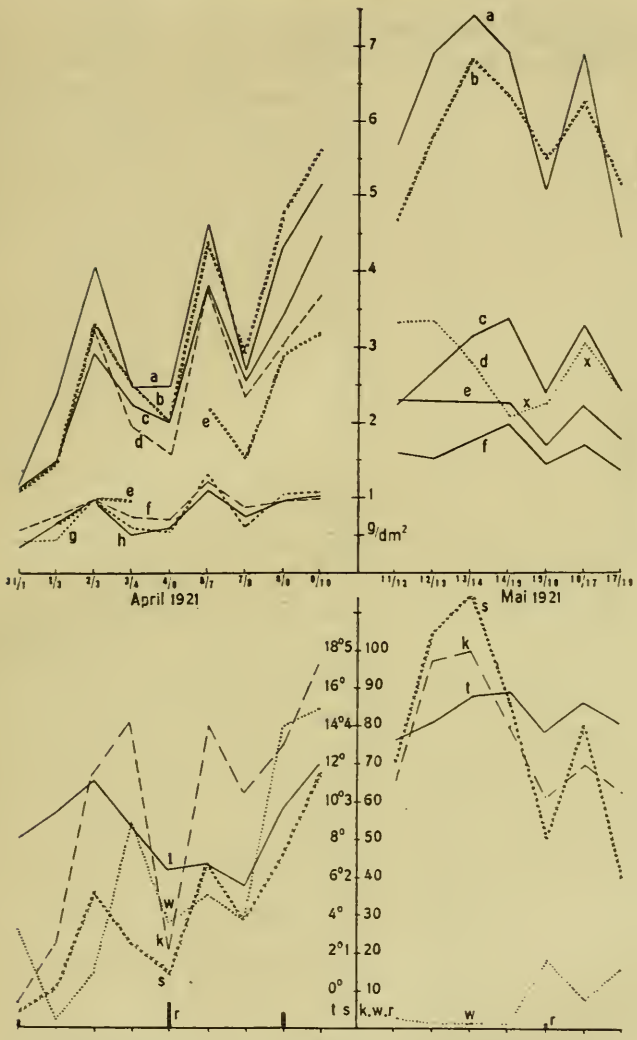

Abb. 3. Versuche im April und Mai. Oben: Transpiration in g pro qdm Fläche und 24 Stunden. April: a) Anemone nemorosa (2 Pfl.); b) Evaporation, auf $^1/_{10}$ verkleinert gezeichnet; c) Anemone nemorosa (1 Pfl.) im Schatten; d) Eriophorum vaginatum (2 Pfl.); e) $^1/_{10}$ Evaporation im Schatten; f) Sarothamnus scoparius (2 Pfl.); g) Andromeda polifolia (3 Pfl.); h) Erica tetralix (3 Pfl.). Mai: a) Viola palustris (1 Pfl.); b) $^1/_{10}$ Evaporation; c) Erica tetralix (3 Pfl.); d) Viola odorata (1 Pfl.) im Zustand der Transpirationseinschränkung, bei x Wasserzugabe zur Topferde; e) Empetrum nigrum (3 Pfl.); f) Calluna vulgaris (2 Pfl.). Unten: Meteorologische Angaben; t = Lufttemperatur; s = Sättigungsdefizit der Luft; k = Unbewölkter blauer Prozentteil des Himmels; w = Windstärke 5 cm über dem Erdboden in Meter pro Minute; r = Tägliche Regenmenge in mm Höhe.

Arten einen sehr ähnlichen Verlauf haben, greife ich zunächst Erica als die am besten untersuchte heraus und stelle in Abb. 6 den Jahresverlauf ihrer Transpiration neben den der Evaporation, der Lufttemperatur, des Sättigungsdefizits und der Windstärke. Der besseren Vergleichbarkeit wegen sind überall die täglichen Mittelwerte in Prozenten des Jahresmaximums dargestellt. Ein Vergleich der Kurven ergibt eine gute Übereinstimmung der Transpiration mit der Evaporation und dem Sättigungsdefizit der Luft, während Temperatur und Windstärke vielfach abweichend verlaufen. Das besagt, daß der physiologische Transpirations- und der physikalische Evaporationsprozeß beide in erster Linie von dem Sättigungsdefizit der Luft abhängen. Für die Evaporation wird dies bestätigt durch meteorologische Untersuchungen. Die Geschwindigkeit der Evaporation $\frac{dv}{dt}$ ist:

$$\frac{dv}{dt} = (k + k'w)(f - F) \text{ nach Stelling,}$$

$$\frac{dv}{dt} = k(f - F)\sqrt{w} \text{ nach Trabert.}$$

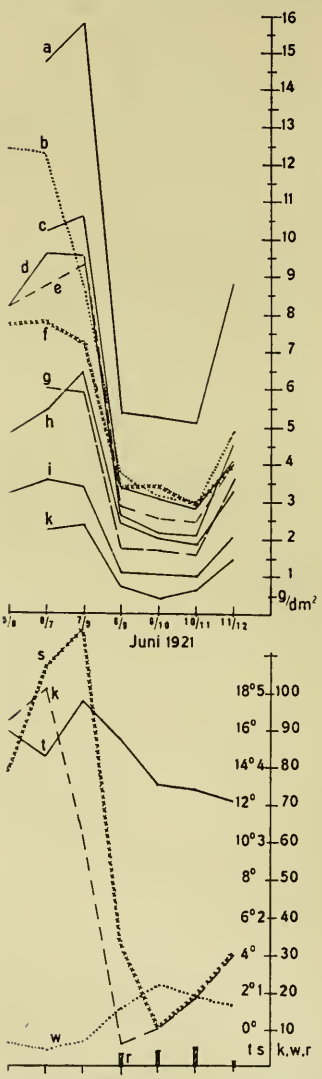

Abb. 4. Versuche im Juni. Oben: Transpiration in g pro qdm und 24 Stunden (in halbem Maßstab der Abb. 3 und 5). a) Caltha palustris (1 Pfl.); b) Potentilla palustris (1 Pfl.), Transp. am 9. 10. und 10. 11. geschätzt; c) Epilobium angustifolium (1 Pfl.); d) Arnica montana (2 Pfl.); e) Potentilla silvestris (2 Pfl.); f) $^1/_{10}$ Evaporation; g) Molinia coerulea (1 Pfl.); h) Aegopodium podagraria (1 Pfl.): i) Erica tetralix (3 Pfl.); k) Asperula odorata (1 Pfl.) im Schatten. Unten: Meteorologische Angaben, Erklärung bei Abb. 3.

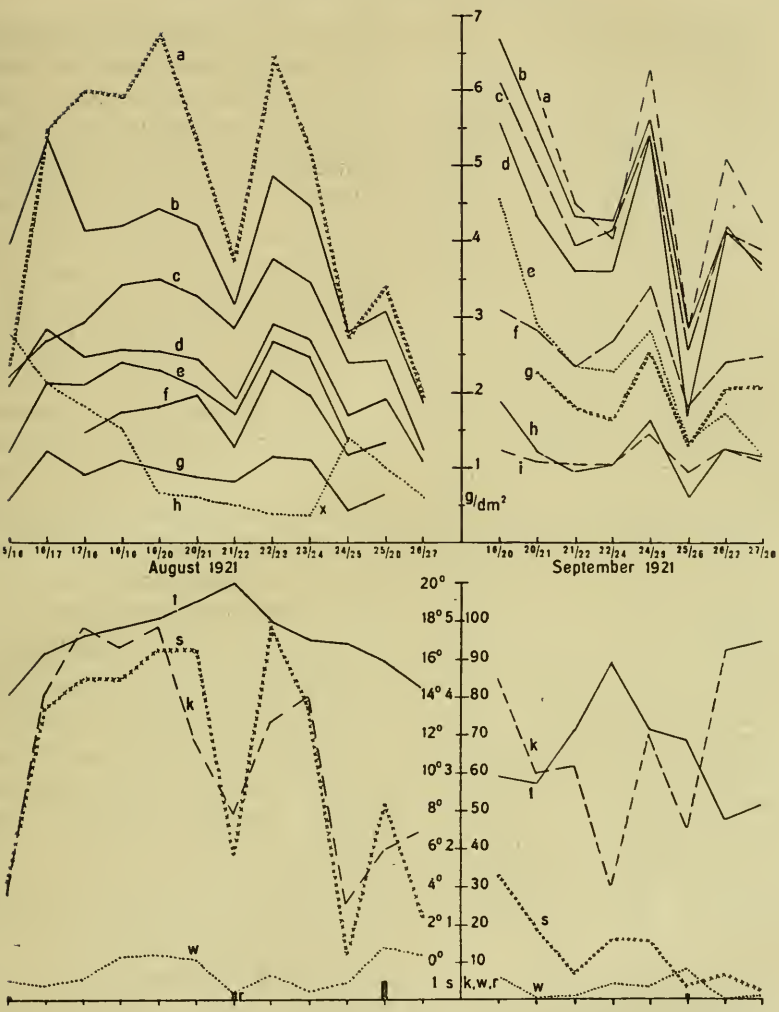

Abb. 5. Versuche im August und September. Oben: Transpiration in g pro qdm und 24 Stunden. August: a) $^1/_{10}$ Evaporation; b) Andromeda polifolia (2 Pfl.); c) Ilex aquifolium (1 Pfl.); d) Erica tetralix (3 Pfl.); e) Oxalis acetosella (2 Pfl.) in Sonne; f) desgl. (1 Pfl.) im Schatten; g) Cereus sp. (1 Pfl.); h) Sedum album (1 Pfl.) mit Transpirationseinschränkung, bei *x* Wasserzugabe zur Topferde. September: a) Sarothamnus scoparius, belaubt (1 Pfl.); b) Genista anglica (2 Pfl.); c) Hieracium umbellatum (1 Pfl.); d) Campanula rotundifolia (1 Pfl.); e) Fragaria vesca (2 Pfl.) mit Transpirationseinschränkung; f) Potentilla silvestris (1 Pfl.); g) $^1/_{10}$ Evaporation; h) Erica tetralix (2 Pfl.); i) Sarothamnus scoparius, unbelaubt (1 Pfl.). Unten: Meteorologische Angaben, Erklärung bei Abb. 3.

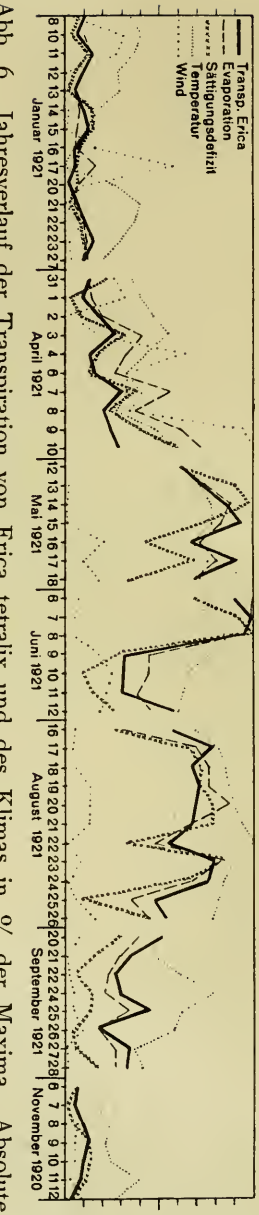

Abb. 6. Jahresverlauf der Transpiration von Erica tetralix und des Klimas in % der Maxima. Absolute Größe der Maxima: Transpiration von Erica 3,6 g pro qdm und 24 Stunden; Evaporation 77,5 g pro qdm und 24 Stunden; Sättigungsdefizit 5,8; Temperatur 19,9° (Minimum — 0,4°); Windstärke 84,5 m/min. Die Daten geben die Schlußtage der von Abend zu Abend laufenden Intervalle an.

Darin sind f der Sättigungsdruck bei der Temperatur der verdunstenden Wasserfläche, F die absolute Luftfeuchtigkeit, w die Windstärke, k und k′ Konstanten. Solange die Wassertemperatur mit der Lufttemperatur übereinstimmt, ist f — F nichts anderes als das Sättigungsdefizit der Luft. Der Einfluß des Windes ist noch nicht genügend geklärt. Dieser muß sich übrigens bei der meteorologischen Aufstellung der Instrumente in etwa 2 m Höhe viel stärker bemerkbar machen als bei meiner Aufstellung des Evaporimeters dicht über dem Erdboden. Im übrigen wird der Weg zur formelmäßigen Festlegung der Abhängigkeit der Transpiration wie auch der Evaporation von physikalischen Faktoren über exakte Laboratoriumsversuche führen müssen (Sierp und Noack).

Wenn wir so die Transpiration in enger Parallelität mit der Evaporation verlaufen sehen, drängt sich die Frage nach der Bedeutung der Spaltöffnungsbewegungen auf. Vor allem Lloyd vertritt die Meinung, daß die Spaltöffnungen keinen regulierenden Einfluß auf die Transpiration ausüben. Ich will auf die umfangreiche Literatur (vgl. Renner und Burgerstein) hier nur insoweit eingehen, als sie engere Beziehungen zu meinen Versuchen aufweist. Es sind 2 Fälle denkbar, in welchen ein tatsächlich vorhandener Einfluß der Spalten bei meiner Versuchsanordnung nicht in Erscheinung treten würde. Die erste Möglichkeit wäre, daß die Bewegung der Spaltöffnungen genau parallel mit den Veränderungen des Sättigungsdefizits und der übrigen die

Transpiration beeinflussenden klimatischen Faktoren verläuft; die zweite, daß das tägliche Intervall zu groß ist und die regulierende Wirkung der Spalten nur in kleineren Zeiträumen in Erscheinung tritt.

Der erste Fall ist u. a. von Gates an nordamerikanischen Moorpflanzen (Vaccinium microcarpum, Andromeda glaucophylla, Chamaedaphne calyculata, Potentilla palustris, Sagittaria latifolia usw.) untersucht worden. Bezüglich der Transpirationsgröße kommt auch er zu dem Resultat: »The graphs of evaporating power of the air and those of transpiration of potted plants are very similar.« Die Bewegung der Spaltöffnungen hat er im Gelände mittels der Infiltrationsmethode untersucht. Die Moorpflanzen öffnen die Spalten im direkten Sonnenlicht, wie auch an trüben aber warmen Tagen während des Vormittags und beginnen schon um die Mittagszeit sie wieder zu schließen, ohne daß in der Regel der Verschluß vor Abend ein vollkommener wäre. Das Maximum der Spaltöffnungsweite fällt also zeitlich nicht mit dem Transpirations- und Evaporationsmaximum zusammen und Gates kommt zu dem Schluß, »that stomatal movements and variations of the rate of transpiration are to a high degree independent of each other. Light is the fundamental cause for change in the first and the evaporating power of the air in the latter«. Zu demselben Resultat war auch Livingston gekommen, der neben der Bedeutung des Sättigungsdefizits die Größe der absorbierten Sonnenstrahlung als Hauptursache der Transpirationsänderungen betont.

Die zweite Möglichkeit, daß die regulierende Wirkung der Spalten nur in kurzen Zeiträumen erkennbar ist, wird verneint durch die mit einer vortrefflichen Apparatur vorgenommenen Transpirationsversuche von Briggs und Shantz, welche mit selbst registrierenden Apparaten den täglichen Transpirations- und Klimagang an sonnigen Tagen für Getreidearten, Medicago sativa und Amaranthus bestimmt und nach genauen mathematischen Methoden ausgewertet haben. Auch bei diesen fortlaufenden Messungen verläuft die tägliche Transpirationskurve beinahe übereinstimmend mit den Kurven der Evaporation, der Einstrahlung, der Temperatur und des Sättigungsdefizits, während die Windgeschwindigkeit eine nur geringe Beziehung zeigt. Die Abhängigkeit der Transpiration von der Einstrahlung und dem Sättigungsdefizit konnten die Autoren sogar formelmäßig festlegen. Der Regulation der Transpiration durch Spaltöffnungsbewegung messen deshalb auch Briggs und Shantz höchstens einen untergeordneten Einfluß zu.

Daß auch meine Transpirationskurven mit der Insolation eng zusammenhängen, ergibt sich aus ihrer Parallelität mit der prozentualen Klarheit des Himmels (Abb. 3—5). Übrigens erhöht jede Steigerung der Insolation auch das Sättigungsdefizit in nächster Nähe des Erdbodens.

Die atmosphärischen Einflüsse während der Nacht müssen natürlich Transpiration und Evaporation gegenüber der Tagesrate stark herabdrücken. In den Briggschen Versuchen betrugen die Nachtraten nur 3—6 % der täglichen Gesamtverdunstung. Ich fand bei meinen Versuchen am 14./15. Mai während der Zeit von 6p bis 7a, die noch einige Tagesstunden einschließt, eine Transpiration und Evaporation von etwa 13 %

der täglichen Gesamtproduktion. In der kälteren Jahreszeit, wo sich die klimatischen Tag- und Nachtdifferenzen mehr ausgleichen, wird der nächtliche Anteil größer und kann im Winter an feuchten Nebeltagen 50% und mehr der Gesamtverdunstung betragen.

b) Verhalten der übrigen Pflanzenarten gegenüber klimatischen Faktoren.

Nach den Kurven der Abb. 3—5 verhalten sich alle untersuchten Arten gegenüber Änderungen der atmosphärischen Bedingungen geradeso wie Erica. Das läßt sich auch rechnerisch zeigen, wenn man die täglichen Transpirationsraten für jede Art in Prozente der maximalen Rate umrechnet. Die so erhaltenen Größen sind in allen Fällen innerhalb eines Tages für alle Arten annähernd gleich. Eine Ausnahme macht an den beiden letzten Versuchstagen des April Anemone nemorosa mit gegenüber den anderen Versuchspflanzen gesteigerter Transpiration (Abb. 3). Es liegt hier offenbar eine Wirkung des Windes vor, der an diesen Tagen den höchsten Wert aller Versuchstage mit 1,4 m/sek. im Erdboden und 4,7 m/sek. in 1,8 m Höhe erreichte und auf die weichen großen Anemoneblätter biegend einwirken konnte, während die übrigen Versuchspflanzen, Erica, Andromeda, Sarothamnus und Eriophorum infolge der mechanischen Versteifung Widerstand leisteten (Näheres S. 34). Die Folgen des übermäßigen Wasserverlustes machten sich bei Anemone in der Folge durch Bräunung und Absterben der Blätter vom Rande her bemerkbar. Auf die durch Wassermangel des Erdbodens verursachten Unregelmäßigkeiten im Transpirationsverlauf von Viola odorata, Sedum album und Fragaria vesca (Abb. 3—5) muß ich nun etwas genauer eingehen.

c) Einfluß der Bodenfeuchtigkeit.

Bei hoher Bodenfeuchtigkeit ist ein mehr oder weniger an Wasser ohne merkbaren Einfluß auf die Transpiration. Z. B. transpirierte im Mai Viola palustris 1 bei 384% Wassergehalt der Topferde (hier wie im folgenden ist der Wassergehalt auf das lufttrockene Gewicht des Bodens berechnet) gleich stark

wie ein zweites Exemplar mit 720 % Wassergehalt, oder im August transpirierte eine Erica mit 198 % Wassergehalt etwas stärker als eine zweite mit 255 % und diese wieder stärker als eine dritte mit 395 %. Zu demselben Resultat sind Cribbs (Tilia americana) und Rippel (Tropaeolum) gekommen. Dagegen erfolgt eine merkbare Einschränkung der Transpiration, wenn der Wassergehalt unter ein bestimmtes Maß fällt. Diesen Grenzwert der Bodenfeuchtigkeit erkennt man am besten, wenn man die täglichen Transpirationsraten in Prozenten der Maxima ausdrückt. So z. B. transpiriert Calluna Nr. 2, deren Transpirationsraten in der 1. Spalte der Tabelle 1 aufgezeichnet

Tabelle 1. Transpiration in Prozenten des Maximums.

Versuchstag	Calluna		
	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 3
11.—12. Mai	78	85 (78)	— (—)
12.—13. „	75	78 (72)	92 (75)
13.—14. „	88	91 (83)	78 (63)
14.—15. „	100	100 (92)	66 (53)
15.—16. „	74	75 (69)	37 (30)
			Wasserzugabe
16.—17. „	92	80 (74)	92 (75)
17.—18. „	71	67 (61)	53 (44)

sind, bei etwa 330 % Bodenfeuchtigkeit (Torfboden) dauernd normal, wie der Vergleich mit anderen Pflanzenarten zeigt (Abb. 3). Gegenüber der Transpiration dieses Exemplars fällt diejenige von Calluna Nr. 1 (2. Spalte) dauernd und erreicht am 16./17. ein Defizit von 12 %. An diesem Tag ist der Bodenwassergehalt von 17 % bei Versuchsbeginn auf 12 % gefallen (Sandboden). Ohne daß sichtbare Welkungserscheinungen eintreten, beginnt also bei etwa 12 % Bodenfeuchtigkeit auf Sandboden eine starke Transpirationseinschränkung. Wahrscheinlich liegen die ersten Anfänge dieser Einschränkung schon früher, denn wenn man die Transpirationsrate von Calluna Nr. 1 am ersten Versuchstag bei 17 % Bodenfeuchtigkeit als normal annimmt und gleich der von Calluna Nr. 2 setzt (Zahlen in Klammern), erhält man schon am nächsten Tag ein Transpirationsdefizit. Bei Calluna Nr. 3 wurde die Transpirationseinschränkung, die auch hier bei etwa 13 % Wassergehalt des

Sandbodens begann und am 15./16. bei 5 % Bodenfeuchtigkeit ohne sichtbare Welkerscheinungen die Transpiration auf etwa 45 % der normalen herabdrückte, durch Wasserzufuhr am 16. aufgehoben. Auch hier läßt sich die Berechnung in verschiedener Weise durchführen, je nachdem man die Transpiration am 16./17. oder am 12./13. gleich der normalen von Calluna Nr. 2 setzt. Der Wassergehalt, bei dem sichtbares Welken eintritt, wurde nicht bestimmt; er dürfte etwa 1,5 % betragen (Warming S. 87). Dauerndes Welken wird bei etwa 1 % erfolgen. Auch bei Sedum album[1], Sempervivum tectorum, Viola odorata, Fragaria vesca und Oxalis acetosella begann in sandigen wie in tonigen Böden die Transpirationseinschränkung bei 12—16 % Bodenfeuchtigkeit, so daß auch in dieser Beziehung Calluna keine Ausnahmestellung einnimmt. In reinem Torfboden dagegen wurde schon bei etwa 70 % Wassergehalt bei Erica und Epilobium angustifolium Einschränkung der Transpiration beobachtet. Sichtbares Welken soll hier nach Heinrich (Warming S. 87) bei etwa 47 % beginnen.

Diese Befunde erlauben nun in Verbindung mit den am Standort fortlaufend gemessenen Bodenfeuchtigkeiten eine Beantwortung der ökologisch wichtigen Frage, inwieweit in Heide und Moor im Sommer eine Transpirationseinschränkung infolge physikalischer Trockenheit des Bodens eintritt. Die Bodenfeuchtigkeit der natürlichen Standorte wurde an 10 cm langen Bohrkernen bestimmt, die mit einem weiten Korkbohrer den obersten Erdschichten entnommen wurden. Da der Sommer 1921 außergewöhnlich trocken war, stellen die im folgenden mitzuteilenden Verhältnisse die so ziemlich ungünstigste Möglichkeit dar. In den reinen Torfmooren, und zwar nicht nur in den Sphagneten, sondern auch an den schon weitgehend entwässerten, mit Calluna, Erica, Epilobium usw. bewachsenen Stellen bleibt die Bodenfeuchtigkeit dauernd über 100 %, so daß diese Standorte niemals physikalisch trocken sein werden. Wo

[1]) Die niederste untersuchte Bodenfeuchtigkeit war bei Sedum album 2 %, wobei die Transpiration nur etwa 15 % der normalen betrug. Die Turgeszenz der Pflanze zeigte noch kein Nachlassen, obwohl der ganze Wasservorrat der Topferde nur noch 10 g betrug; es fingen aber die unteren Blätter an zu vertrocknen und abzufallen, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen Pringsheims, Delfs und Oettlis.

aber an verhältnismäßig trocken liegenden Stellen der Torf stark mit Sand durchmischt ist, kann der Bodenwassergehalt bis auf 10 % fallen und dabei zu einer Einschränkung der Transpiration Anlaß geben, die aber in der Regel nicht sehr bedeutend und nicht von langer Dauer sein wird. In den humösen Sandböden der Heidewälder habe ich als niederste Feuchtigkeiten etwa 20 % gefunden, die noch über dem Grenzwert der physikalischen Trockenheit liegen. Die eigentlichen Heide-Sandböden enthalten in den oberen Schichten meist mehr oder weniger Rohhumus und zeigen dadurch alle Übergänge zu den sandigen Torfböden. An Stellen mit sehr wenig Rohhumus betrug im Sommer 1921 der Bodenwassergehalt monatelang, vom Mai bis in den Herbst hinein, nur 4—6 % und war nur während der längeren Regenperiode im Juni höher. Solcher Boden kann also in trockenen Sommern in beträchtlichem Maße physikalisch trocken werden und muß dann eine bedeutende Verminderung der Transpiration von Calluna bis auf und unter die Hälfte der normalen verursachen. In den die Regel bildenden nassen Heidesommern wird man allerdings auch hier den Grad der physikalischen Trockenheit nicht besonders hoch annehmen dürfen, wie ja auch Calluna nach den S. 13 mitgeteilten Befunden keine besonderen Anpassungen an Bodentrockenheit zeigt. Dies dürfte eher bei Sarothamnus der Fall sein, der in anderen Gegenden an recht trockenen Standorten vorkommt und der in den Septemberversuchen bei nur 3—4 % Bodenfeuchtigkeit noch keine Transpirationseinschränkung zeigte. Ob dabei die außerordentliche Tiefe seines Wurzelwerks (vgl. dazu Graebner, 1901, S. 207) oder Besonderheiten seiner Wurzeltätigkeit (vgl. Stahl S. 79) eine Rolle spielen, ist ohne weitere Untersuchungen nicht zu entscheiden.

Daß die physikalische Trockenheit des Heidebodens nicht allzu hoch einzuschätzen ist, lehrt auch der Vergleich mit einem typischen Xerophytenboden, wie z. B. dem Würzburger Wellenkalk, über welchen Kraus genaue Angaben macht. Dort zeigte z. B. schon am 7. März nach nur 14 Tagen Trockenheit ein Seslerea coerulea-Standort nur noch 4 % Bodenfeuchtigkeit und am 28. September nach starker Trockenheit wurden bei Seslerea 1,2 %, bei Helianthemum canum gar nur 0,8 % gefunden, während am selben Tag im Waldboden noch 12 %, im Wiesenboden 15 % gemessen wurden. Weiterhin zeigen die Wellenkalkböden einen außerordentlichen

Wechsel der Feuchtigkeit in oft nur wenigen Zentimetern Entfernung. Die Ursache dafür ist die verschieden weit fortgeschrittene Verwitterung, da Wassergehalt und Wasserkapazität mit dem Gehalt an Feinerde rasch wächst. Dadurch bietet der Wellenkalkboden auf kleinstem Raum äußerst verschiedenartige Standorte, welche die verschiedenartigsten Pflanzentypen tragen, während der aus gleichmäßigen schwer verwitterbaren Quarzkörnern bestehende Heidesandboden einen äußerst gleichmäßigen Standort mit äußerst gleichförmiger Vegetation bildet. So finden sich im Wellenkalk neben Stellen mit 30 % Wasserkapazität solche mit nur 9 %, die nur noch eine ausgesprochene Xerophytenflora tragen können. Solche Trockenheitsgrade bietet die Heide nicht und sie kann deswegen nur in beschränktem Maße als Trockenboden bezeichnet werden. Es ist auch sehr bezeichnend, daß ihre Charakterpflanze Calluna vulgaris ebenso wie das in der Heide häufige Hieracium pilosella im Würzburger Gebiet von Kraus zu den Mesophyten gerechnet werden.

Bezüglich der von Schimper angenommenen physiologischen Trockenheit des Moorbodens will ich hier nur bemerken, daß meine Transpirationsversuche zu demselben Ergebnis wie die Montfortschen führten. Weder zeigten Exemplare von Calluna und Erica in Moorboden eine geringere Transpiration als solche in Sandboden, noch ergab sich ein Transpirationsunterschied beim Begießen mit Moorwasser einerseits und gewöhnlichem Wasser andrerseits.

4. Relative Transpiration und Blattbau.

Da sich die gemessenen Transpirationsgrößen auf 7 Versuchsreihen zu verschiedenen Jahreszeiten verteilen, müssen wir für einen Gesamtvergleich der untersuchten Arten die Ergebnisse aller Versuche auf einheitlichen Maßstab bringen, was möglich ist, weil alle Pflanzenarten sich gegenüber dem Wechsel der äußeren klimatischen Faktoren gleich verhalten. Als Maß können wir entweder die relative Transpiration $= \frac{\text{Transpiration pro qdm}}{\text{Evaporation pro qdm}}$ wählen (Tabelle 2, Spalte II), oder wir können das Transpirationsverhältnis jeder Art zu Erica bilden, deren Transpiration für jede Versuchsreihe als Mittel von drei Exemplaren besonders genau ermittelt wurde (Tabelle 2, Spalte I).

Um möglichst viele Beobachtungsresultate zu verwerten, habe ich alle Tage mit weniger als 50 % Bewölkung berücksichtigt und daraus für jede Art in jeder Versuchsreihe einen Tagesdurchschnittswert bestimmt. Die bewölkten und Regentage habe ich weggelassen, weil sich bei ihren verhältnismäßig kleinen Transpirationswerten Beobachtungsfehler stärker geltend machen müssen. Die Division der durchschnitt-

lichen täglichen Transpirationsrate einer Art durch diejenige von Erica ergibt das Transpirationsverhältnis der betreffenden Art zu Erica. Für die Schattenpflanzen bezieht sich dieses auf besonnte Ericapflanzen, während für die relative Transpiration der Schattenpflanzen die Werte eines im Schatten stehenden Evaporimeters benutzt wurden. Bei den Pflanzen mit Transpirationseinschränkung wurde die Berechnung auf die Tage mit normaler Transpiration beschränkt. Die relative Transpiration ist bei Erica in allen Monaten annähernd konstant. Sie beträgt im Januar 0,044, April 0,022, Mai 0,048, Juni 0,047, August 0,045, September 0,057, November 0,045, im Durchschnitt 0,044. Der Wert 0,022 im April scheint durch einen Fehler in der Evaporationsbestimmung verursacht zu sein. Deswegen sind für den Aprilversuch die relativen Transpirationswerte aller Pflanzenarten in der Tabelle verdoppelt. Die Werte der einzelnen Pflanzen sind von sehr verschiedener Sicherheit je nach der Anzahl der Versuche und Pflanzen, aus denen sie berechnet sind. Die Anzahl der untersuchten Exemplare ist deswegen in der Tabelle dem Namen in Klammer beigefügt.

Cereus eröffnet die nach dem Transpirationsverhältnis zu Erica geordnete Tabelle mit einer Verdunstung, die noch nicht halb so groß als die von Erica ist. Ihm folgen Sempervivum und die im Schatten wachsenden Mesophyten, ausgenommen Anemone, die als Frühjahrspflanze bezüglich der Beschattung eine Ausnahmestelle einnimmt. Mit einer Verdunstung von 0,7 relativ zu Erica beginnt Calluna die Reihe der kleinblättrigen Ericoiden: Empetrum und Erica, der blattlose Sarothamnus schließen sich an und merkwürdigerweise Oxalis acetosella in voller Besonnung. Eine 3. Gruppe mit Verdunstungsgrößen von etwa $^5/_4$ von Erica bilden Ilex und Andromeda mit größeren, xeromorphen und die Sedumarten mit sukkulenten Blättern[1]. Von der 1½fachen Ericaverdunstung ab folgen Meso- und Hygromorphe bis zum höchsten Wert von 4,6. Zwischen diese Mesophyten schieben sich als mehr oder weniger xeromorph gebaute Pflanzen Molinia, Genista anglica, der belaubte Sarothamnus und Eriophorum ein. Auch die beschattete Frühjahrsanemone zeigt den hohen Wert von 3,7. Stellt man die Reihenfolge nach der relativen Transpiration auf, so stimmt diese, wie zu erwarten, mit der eben geschilderten nahezu überein.

[1]) Die in die Literatur übergegangene Angabe Delfs, die relative Transpiration der Sukkulenten, unter denen auch Sedumarten waren, sei größer als die der typischen Mesophyten, wie Vicia faba und Saponaria, beruht auf Versuchen mit abgeschnittenen Pflanzen, die wegen des verschieden raschen Welkens keine vergleichbaren Ergebnisse geben können.

Tabelle 2.

A	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Cereus sp. (1)	0,4	1,8	5,5[1]	13[2]	26	0,06	0,01	52,0	0,08	0,5
Sempervivum tect. (1)	0,6	2,6	7,5	21	22	0,5	0,1	9,2	0,3	1,2
Oxalis ac. (Schatten) (1)	0,7	3,7	1,5	32	13	3,9	0,6	1,6	0,2	0,8
Asperula od. (Schatten) (1)	0,7	3,1	3	39	18	3,0	0,7	1,4	1,3	5,0
Calluna vulg. (7)	0,7	3,2	5	—	—	1,1	1,2	1,0	1,4	4,3
Empetrum nigr. (3)	0,8	3,6	8	18	12	0,7	0,8	1,3	1,0	3,5
Erica tetr. (20)	1,0	4,4	9	—	3	1,0	1,0	1,5	1,0	2,2
Sarothamnus unbelaubt (3)	1,0	5,2	10	—	20	0,5	0,4	3,1	0,4	0,7
Oxalis ac. (4)	1,0	4,4	1,5	32	13	4,0	0,7	1,6	0,4	0,8
Ilex aqu. (1)	1,2	5,6	6	82	9	0,7	0,6	3,0	0,3	0,5
Sedum purpureum (1)	1,2	4,9	2	48	20	1,9	0,2	7,9	0,4	0,7
„ album (1)	1,3	?	2,5	37	20	1,9	0,3	4,6	1,3	3,1
Andromeda pol. (5)	1,4	6,2	6	310	13	1,0	0,8	2,3	0,6	0,9
Viola odorata (2)	1,5	7,1	2,5	69	19	4,2	1,1	1,7	0,7	1,3
Aegopodium pod. (1)	1,7	8,0	2	70	15	6,0	1,1	2,4	0,5	0,8
Molinia coer. (1)	1,7	8,0	3,5	147	10	3,3	0,8	3,3	0,3	0,4
Hieracium pilos. (1)*	1,9	8,3	2,3	198	12	2,5	1,0	2,7	0,6	0,7
Viola palustris (2)	2,2	10,7	1	57	22	6,8	1,4	2,3	0,7	0,8
Potentilla silv. (3)	2,4	12,4	4,5	173	12	7,9	1,7	2,0	0,8	0,8
Fragaria vesca (2)	2,4	13,0	5	240	10	4,0	1,4	2,1	0,7	0,6
Arnica mont. (2)	2,8	13,0	1,3	62	21	7,2	1,0	4,4	0,3	0,3
Genista anglica (2)	3,2	18,5	6	173	13	6,9	1,1	5,9	0,4	0,2
Senecio vulg. (1)*	3,3	14,4	4	78	21	6,3	2,0	2,7	2,9	2,0
Eriophorum vag. (2)	3,4	15,2	10	200	15	2,2	0,9	6,1	0,4	0,2
Campanula rot. (1)	3,4	19,7	5	120	19	9,1	1,7	2,4	1,2	0,7
Hieracium umb. (1)	3,6	20,9	3	103	19	11,2	0,8	6,1	0,3	0,1
Potentilla pal. (1)	3,6	16,8	1,7	165	17	7,0	2,5	1,7	1,2	1,1
Epilobium angust. (2)	3,7	18,9	1	205	9	9,6	2,1	3,0	1,4	0,7
Anemone nem. (Schatten) (1)	3,7	16,4	2	26	38	12,0	1,5	3,4	0,6	0,3
Sarothamnus belaubt (1)	4,2	24,4	3	186	20	2,7	1,2	4,1	0,6	0,3
Caltha pal. (1)	4,3	20,3	1,5	48	28	13,0	1,0	6,5	0,3	0,2
Anemone nem. (2)	4,5	19,8	2	26	38	14,5	2,0	3,4	0,8	0,3
Veronica agrestis (1)*	4,6	20,1	1,3	65	18	10,6	4,5	1,6	3,7	1,8

Absolute Werte von Erica im		VI	VII	VIII	IX
		g	%	g	g
	Januar	0,6	20	1,4	0,7
	April	1,5	65	1,3	1,8
	Mai	5,1	200	1,4	6,8
	Juni	6,0	240	1,6	9,7
	August	6,6	190	1,4	6,3
	September	1,8	100	1,5	2,3
	November	0,3	10	1,7	0,4

A. Heide- und Moorpflanzen in Fettdruck. In Klammer die Anzahl der Versuchspflanzen. * = nur Winterversuche.

I. Transpiration der Flächeneinheit, bezogen auf Erica als Einheit.

II. Hundertfache relative Transpiration.

III. Dicke der oberseitigen Epidermisaußenwand in μ. [1] = plus 15 μ Wände des Hypoderms.

IV. Anzahl der Spaltöffnungen pro qmm im Durchschnitt der Ober- und Unterseite. [2] = Spaltöffnungen eingesenkt.

V. Länge des Spaltes in μ.

VI. Transpiration auf 1 g Blatttrockengewicht, bezogen auf diejenige von Erica als Einheit.
VII. Transpiration in % des Gesamtwassergehaltes, bezogen auf die von Erica als Einheit.
VIII. Gesamtwassergehalt in g auf 1 qdm Blattfläche.
IX. Transpiration auf 1 g Wurzelfrischgewicht, bezogen auf Erica als Einheit.
X. Transpirierende Oberfläche in qdm auf 1 g Wurzelfrischgewicht.

Wenn wir nun versuchen, die Verschiedenheiten der Transpiration auf Verschiedenheiten im Blattbau zurückzuführen, so müssen wir uns von vornherein darüber klar sein, daß dabei außerordentlich viele und schwer übersehbare Faktoren mitspielen. Von strukturellen Eigentümlichkeiten kommen Zahl, Größe und Beschaffenheit der Spaltöffnungen, die Fläche und Beschaffenheit der transpirierenden Interzellularräume, die Dicke und Kutinisierung der Epidermisaußenwand, die Verschleimung der Epidermiszellen, das Vorhandensein von Wachsüberzügen und Haaren, Einrollvorrichtungen der Blätter usw. in Betracht. Besteht schon über die Wirksamkeit dieser einzelnen Faktoren trotz einer sehr umfangreichen, wenn auch großenteils rein spekulativen Literatur (Burgerstein) sehr wenig Klarheit, so wissen wir noch weniger darüber, inwieweit die chemische Beschaffenheit der Zellwände und des Zellinhalts von Einfluß ist. Ich habe nur einige leicht bestimmbare Merkmale näher untersucht, nämlich: 1. die Dicke der Epidermisaußenwand der Blattoberseite, 2. die Anzahl der Spaltöffnungen im Durchschnitt der Blattober- und -unterseite, 3. die Länge der Spalten, und gebe dafür in Tabelle 2 Zahlen, die aber auf nur wenigen Messungen beruhen und nur als grobe Näherungswerte zu betrachten sind (vgl. Yapp und Rippel). Über weitere Merkmale geben die für eine Anzahl Pflanzen beigefügten Zeichnungen Aufschluß (Abb. 7 und 8).

Die Dicke der Epidermisaußenwand nimmt nach Tabelle 2 mit wachsender Transpiration ab. Daß die Schattenpflanzen aus der Reihe fallen, ist verständlich, weil sie mit den Sonnenpflanzen nicht direkt vergleichbar sind. Außerordentlich auffallend aber ist das Verhalten von Oxalis acetosella, welches selbst in praller Sonne nicht stärker verdunstet als Erica. Da dieses Resultat an 4 Pflanzen in 2 Versuchsreihen gewonnen ist, ist an seiner Richtigkeit nicht zu zweifeln. Der Blattbau ist mit Ausnahme der etwas eingesenkten Spaltöffnungen in

jeder Beziehung als hygromorph zu bezeichnen. Ich vermag daher keinen Grund für die äußerst geringe Transpiration anzugeben. Ähnliches gilt von den Sukkulenten Sedum purpureum

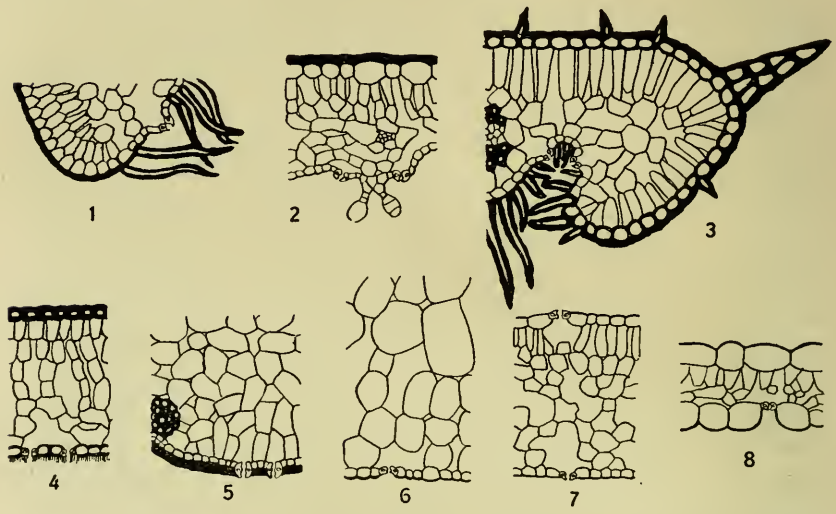

Abb. 7. Blattquerschnitte in gleichem Maßstab. 1. Calluna vulgaris. 2. Empetrum nigrum (Innenseite mit Drüsen). 3. Erica tetralix. 4. Andromeda polifolia (Unterseite mit Wachsschicht). 5. Sarothamnus scoparius, Sproß. 6. Sedum album. 7. Arnica montana. 8. Oxalis acetosella.

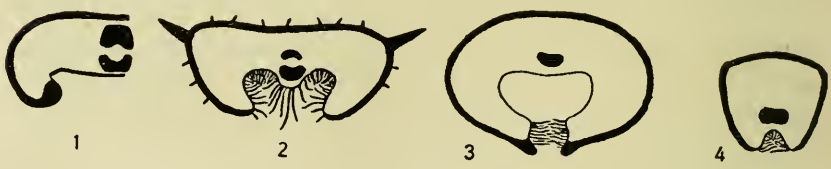

Abb. 8. Schema der Anordnung der Festigungsgewebe (schwarz) in den Blättern von: 1. Andromeda, 2. Erica, 3. Empetrum, 4. Calluna.

und Sedum album; vielleicht darf man mit aller Vorsicht als Parallelerscheinung zwischen Oxalis und den Sukkulenten das Wassergewebe, bei Oxalis durch die stark vergrößerten Epidermiszellen gebildet, welche bei ausländischen Arten als Wasserspeicher angesprochen werden (Burgerstein II, S. 211, Solereder) und den Säuregehalt, der nach Aubert die Transpiration der Sukku-

lenten beeinflußt, betrachten. Verhältnismäßig dicke Epidermisaußenwände finden sich trotz starker Transpiration bei Potentilla silvestris, Fragaria vesca, Genista anglica, Eriophorum vaginatum[1] (hier 10 μ) und Campanula rotundifolia. Daß hier die Dicke der Außenwand kein Hindernis für die starke Transpiration ist, mag aus der gerade bei diesen Pflanzen außergewöhnlich großen Anzahl der Spaltöffnungen, bei Eriophorum 200 pro qmm erklärt werden. Während also die Dicke der Epidermisaußenwand mit zunehmender Transpiration im allgemeinen abnimmt, nimmt die Anzahl der Spaltöffnungen zu. Wo diese Regel durchbrochen ist, ist meist ein Ausgleich durch die Größe der Spaltöffnungen geschaffen. Ich nenne als Beispiele Anemone nemorosa, Caltha palustris und Arnica montana mit zwar weniger, aber außergewöhnlich großen Spaltöffnungen. Sehr große Spaltöffnungen finden sich auch bei den Sukkulenten. Ein Zusammenhang zwischen Transpirationsgröße und Blattbau besteht also unzweifelhaft, aber infolge des In- und Gegeneinanderwirkens sehr vieler und vorläufig schwer oder gar nicht übersehbarer Einflüsse sind wir noch weit davon entfernt, in jedem Einzelfalle rein spekulativ aus dem Blattbau Rückschlüsse auf die Transpiration machen zu können. Wie sehr man dabei irren kann, zeigen z. B. die folgenden Fälle, in denen man aus dem Blattbau schwerlich auf gleich starke Transpiration schließen würde: Erica = Oxalis, Ilex und Andromeda = Sedum purpureum und album, Aegopodium = Molinia, Eriophorum vaginatum = Campanula rotundifolia.

Ob die Verschleimung der Epidermisinnenseite für die Transpiration von Einfluß ist, wage ich nicht zu entscheiden (vgl. Renner 1915, Solereder II, S. 316). Sie findet sich zwar hauptsächlich bei Arten mit geringer Transpiration (Ericaceen, Empetrum), daneben aber auch bei stark transpirierenden (Genista anglica, Potentilla silvestris und palustris).

Interessant ist es, die Wirksamkeit der Blatteinrollung bei Ericoiden (Abb. 7 und 8) zu verfolgen. Das Andromedablatt ist nur am Rande schwach eingerollt. Die Oberseite

[1]) Eriophorum vaginatum zeigt auch sonst stark xeromorphen Bau (Montfort 1918). Meine Transpirationswerte sind nicht ganz zuverlässig, weil sie im April an 2 Pflanzen in schlechter Verfassung gewonnen sind.

trägt eine dicke Außenschicht, die wie bei den immergrünen Ericaceen überhaupt sehr viel Kutin enthält (Wiegand). Die Spaltöffnungen kommen nur auf der durch eine dicke Wachsschicht bedeckten Unterseite vor. Das Wachs springt über die Spalten etwas vor und vertieft den äußeren Vorhof, was nach unseren theoretischen Vorstellungen (Renner 1910) die Transpiration stark beeinflussen muß. Die transpirationseinschränkende Wirkung aller dieser Einrichtungen muß aber zu einem guten Teil wieder aufgehoben werden durch die außergewöhnlich große Anzahl der Spaltöffnungen, 620 pro qmm der Blattunterseite. Solche gegeneinander wirkende Einrichtungen werden uns auch im folgenden begegnen, eine Erklärung soll am Schluß der Arbeit versucht werden. Bei Erica tetralix sind die Blattränder so weit eingerollt, daß zwischen ihnen und der nach unten empor gewölbten Mittelrippe 2 Rinnen von etwa quadratischem Querschnitt entstehen. Die kurzen, sehr starkwandigen Haare, die sich vereinzelt auch auf der Oberseite befinden, stehen an den Rändern und in den Rinnen so dicht, daß sie dieselben vollständig ausfüllen. Die kleinen Spaltöffnungen finden sich nur innerhalb der Rinnen, ganz überwuchert von den dicht verfilzten Haaren, merkwürdigerweise aber etwas emporgewölbt. Die Summe der Wirkungen dieser, teilweise auch wieder entgegengesetzt wirkenden Einrichtungen, zeigt sich in einer Verminderung der Transpiration um etwa 30 % gegenüber Andromeda. Empetrum besitzt richtige Rollblätter. Der Schlitz zwischen den Blatträndern ist durch Haare dicht verschlossen. Während die äußere Epidermiswand sehr dick ist, ist die innere äußerst zart und trägt große mehrzellige Drüsen. Spaltöffnungen finden sich nur auf der morphologischen Unterseite innerhalb des Hohlraumes und sind auch hier etwas vorgewölbt. Da das Schwammgewebe sehr locker ist, wird die Transpiration in den Hohlraum des Blattes hinein offenbar erleichtert, aus diesem heraus aber erschwert. Im ganzen ist die Empetrum-Transpiration um 25 % gegenüber Erica vermindert. Noch geringer ist die Transpiration von Calluna, obwohl hier die Einrollung nur etwa den Grad von Erica erreicht. Die starke Transpirationshemmung wird wohl dadurch erzielt, daß nur eine Grube von geringer Fläche vorhanden ist. Diese ist

auch hier wieder durch einzellige Haare dicht versperrt, während die Spaltöffnungen stark emporgewölbt sind. Auf der Abbildung in Graebner 1909 (S. 298) ist dies nicht richtig dargestellt.

Bewegliche Rollblätter mit den bei Gräsern bekannten Gelenkzellen wurden bei Molinia coerulea untersucht, Die Transpiration ihrer Flächeneinheit ist unerwartet hoch, etwa doppelt so groß wie die von Empetrum. Der geringe Wirkungsgrad des Moliniarollblattes — man beachte, daß Molinia gerade so stark transpiriert wie das typisch mesomorph gebaute Aegopodium podagraria und stärker als Viola odorata — mag darin begründet sein, daß die Einrollung nur zeitweise vorhanden ist und daß sich die Spaltöffnungen vom typischen Gramineenbau nicht nur auf der morphologischen Oberseite, die bei der Einrollung nach innen kommt, sondern auch auf der nach außen liegenden Unterseite befinden (210 pro qmm auf der Oberseite, 150 pro qmm auf der Unterseite). Man sieht auch hier wieder, wie unsicher Schlüsse vom Blattbau auf die Transpirationsleistung sind, und eine experimentelle vergleichende Analyse der Transpirationsökologie des Grasblattes wäre sehr erwünscht. Von bisherigen experimentellen Befunden ist mir nur eine Angabe Goebels, daß Leersia orizoides in eingerolltem Zustand etwa halb so stark transpiriert wie in ausgebreitetem, bekannt.

Die grünen Sprosse von Sarothamnus (Abb. 7) zeigen hinter einer Epidermis mit außergewöhnlich dicker Außenwand (10 μ und mehr) schwammgewebeartiges Parenchym mit mäßigen Interzellularräumen. Die Spaltöffnungen sind im Querschnitt außergewöhnlich hoch und schmal. Die Transpiration der unbelaubten Sarothamnussprosse ist gleich der der Ericablätter, während ein belaubter Sproß im September viermal so stark verdunstete. Der Bau der Blätter mit ihrer nur 2 bis 3 μ dicken Epidermisaußenwand, dem lockeren Schwammgewebe und den zahlreichen großen Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten macht das erklärlich. Ökologisch ist diese sehr verschiedene Transpiration von Sproß und Blatt deswegen interessant, weil die Blätter zu einem großen Teil schon im Hochsommer, wenn der Sandboden stark austrocknet, abgeworfen werden. Man vergleiche damit das gleiche Verhalten vieler Wüstenpflanzen, das z. B. bei Burgerstein I, S. 203, zusammengestellt ist. Den

prozentualen Anteil der Blätter und des Sprosses an der Gesamttranspiration zu berechnen, reicht mein Versuchsmaterial nicht aus. Guttenberg gibt den Anteil der Blätter auf 64 % an. Für Spartium junceum, wo ebenfalls nur der Sproß xeromorph gebaut ist, beträgt der Transpirationsanteil der Blätter 86 % nach Guttenberg, 72 % nach Bergen (vgl. dazu Burgerstein II, S. 443).

5. Die Transpiration der Heide- und Moorpflanzen im Vergleich zu Pflanzen anderer Standorte.

a) Die Transpiration der Flächeneinheit.

Tabelle 2, Spalte I, gibt uns einen Vergleich zwischen der Transpiration der Flächeneinheit der Moor- und Heidepflanzen und Pflanzen anderer Standorte. Da die Moor- und Heidepflanzen sich über die ganze Tabelle 2 mit Ausschluß ihres Anfangs, der die am schwächsten transpirierenden Pflanzen enthält, verteilen, ergibt sich also, daß weder die Heide- noch die Moorpflanzen bezüglich der Flächeneinheit irgendwelche spezifischen Eigentümlichkeiten gegenüber Pflanzen anderer Standorte zeigen. Von schwach transpirierenden Arten (Calluna, relative Transpiration = 0,032) finden wir alle Übergänge zu den stark transpirierenden Epilobium angustifolium (relative Transpiration = 0,19) und Caltha palustris (relative Transpiration = 0,20)[1]. Dementsprechend haben wir auch bei den Heide- und Moorpflanzen im Bau der Blätter alle Stufen vom erikoiden Rollblatt bis zur mesomorphen und hygromorphen Struktur, was Montfort 1918 an verschiedenen Beispielen ausführlich gezeigt hat. Das alles spricht durchaus gegen die Schimpersche physiologische Trockenheit der Moorböden, um so mehr, als Calluna mit ihrer relativen Transpiration von 0,03 bedeutend über einem sicheren Xerophyten wie Cereus mit 0,018 steht.

Die Flächeneinheitstranspiration der Schattenpflanzen ist nach Tabelle 2 im Sommer sehr gering gegenüber den Sonnenpflanzen; sie ist bei Oxalis acetosella und Asperula odorata nur $^7/_{10}$ von Erica oder $^1/_6$ von Caltha palustris. Dabei sind

[1]) Der Wert 0,24 für den belaubten Sarothamnus ist nicht sicher.

meine Versuche in einem nur etwa 30 qm großen Gehölz angestellt; in einem feuchten Hochwald dürften sich die Waldpflanzen noch ungünstiger stellen. So ergab sich bei einem improvisierten, nicht ganz exakten Versuch in einem feuchten Walddobel bei Freiburg i. Br. an einem heißem Augusttag die Transpiration der Flächeneinheit von Impatiens parviflora gleich $^1/_{10}$, die von Oxalis acetosella gleich $^1/_{45}$ derjenigen einer in voller Sonne stehenden Calluna. Ähnliche Zahlen hat Hesselmann bei seinen Transpirationsversuchen auf schwedischen Schäreninseln gefunden. Anders dagegen verhält sich Anemone nemorosa im April, die zu einer Zeit, als die Gehölze noch nicht belaubt waren, auch im »Schatten« eine $3^1/_2$mal so starke Transpiration als Erica in der Sonne zeigte.

Tabelle 3.

Januar	+ 3,9°	+ 1%
April	+ 1,6°	— 4%
Mai	+ 4,7°	— 11%
Juni	— 0,4°	— 4%
August	+ 1,8°	— 10%
September	— 0,6°	— 5%
November	+ 3,6°	± 0%

Da der Sommer 1921 mit Ausnahme des Juni außerordentlich warm und trocken war — die Differenzen der mittleren Temperatur und relativen Feuchtigkeit während meiner Versuche gegenüber den normalen Mitteln der letzten Dezennien sind in Tabelle 3 verzeichnet —, liegen die von mir gemessenen Transpirationswerte etwas über der normalen Heidetranspiration. In den nordamerikanischen Mooren von Michigan ist entsprechend dem dort mehr kontinentalen Klima die Transpiration der Moorpflanzen im Sommer höher, im Winter niederer als in der nordwestdeutschen Heide. Gates bestimmte dort an heißen Sommertagen die tägliche Transpiration von Andromeda glaucophylla zu etwa 12 g/qdm, von Potentilla palustris zu 17, die Evaporation zu 130, während ich an entsprechenden Tagen für Andromeda polifolia 5, für Potentilla palustris 12 und für die Evaporation 55 fand. Gegenüber der Transpiration von Laub- und Nadelbäumen bei Wien (Hoehnel) ist die meiner Heidepflanzen erstaunlich hoch: Erica erreicht und übertrifft im Sommer die Buche, Arnica die Birke. Die Transpiration

schwedischer Laubwiesenpflanzen betrug in der Sonne am 2./3. Juli bei 14° und 72 % mittlerer Temperatur und Feuchtigkeit für Actaea spicata, Trientalis europaea und Maianthemum bifolium etwa 4 g/qdm, für Spiraea ulmaria und Veronica chamaedrys etwa 7,5; ich maß am 7./8. Juni bei 17° und 71 % für Erica 3,4, Potentilla silvestris und Arnica 9,5 und Caltha palustris 15,7. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß man ihrer Transpiration nach die Heide- und Moorpflanzen in ihrer Gesamtheit als meso- bis hygrophytisch bezeichnen muß und auch die Ericaceen nicht als Xerophyten betrachten kann. Die letzte Behauptung erfährt eine Bestätigung durch die Wüsten-Untersuchungen McDougals in Tucson und Holtermanns auf Ceylon. In Tucson steigt die tägliche Transpiration von Echinocactus Wisliceni auch im Sommer bei nur 6 % Luftfeuchtigkeit und gegen 30° Temperatur nur auf 1—2 g/qdm, in Ceylon erreicht Cereus triqueter bei 24° und 70% sogar nur 0,01, während Erica im sommerlichen Heideklima bei 15° und 64 % 3,6 g/qdm transpiriert.

b) Die Transpiration, bezogen auf das Blatttrockengewicht und den Wassergehalt.

Die Werte sind in Spalte VI und VII der Tabelle 2 zu finden. Zu ihrer Berechnung wurde zunächst für jeden Versuch und jede Pflanzenart die tägliche mittlere Transpiration auf 1 g Blatttrockengewicht ermittelt. Für Erica schwanken diese Werte zwischen 0,3 g im November und 6,6 g im August. Dann wurde für jede Versuchsreihe der Wert von Erica als Einheit genommen und darauf die Werte der übrigen Pflanzen bezogen. Würde also z. B. im August, in welchem Erica 6,6 g transpiriert, eine andere Art absolut 3,3 g pro Gramm Blatttrockengewicht verdunsten, so erhielte in der Tabelle Erica den Wert 1, die andere Art den zu Erica relativen Wert 0,5. Schließlich wurden für die in mehreren Versuchsreihen untersuchten Arten die Mittelwerte gebildet und so die Tabelle zusammengestellt[1].

[1]) Mittels der in der Tabelle gegebenen absoluten Werte von Erica für jeden Monat lassen sich auch für die anderen Arten die absoluten Werte leicht aus den in der Tabelle verzeichneten relativen zurückrechnen.

In der Transpiration auf 1 g Blatttrockengewicht tritt das Gewicht der bei den einzelnen Arten verschieden starken mechanischen Gewebe in Erscheinung. Ich kann daher dieser Größe nicht die Bedeutung beimessen, die ihr v. Hoehnel und Hesselmann gegeben haben.

Die relative Transpiration in Prozenten des Gesamtwassergehalts (Gesamtwassergehalt = Differenz des Frisch- und Trockengewichtes der ober- und unterirdischen Teile) schwankt, abgesehen von den Sukkulenten, in nur geringen Grenzen. Auch in dieser Beziehung zeigen die Heide- und Moorpflanzen keine Ausnahmestellung gegenüber Pflanzen anderer Standorte. Absolut berechnet kann die Wasserdurchströmung bei Heidepflanzen eine sehr bedeutende Größe erreichen. So transpirierte im Juni Erica täglich das $2^1/_2$fache seines Wasservorrats, Potentilla silvestris das $5^1/_2$fache und Potentilla palustris das 6fache, während Cereus täglich nur $^2/_{100}$ seines gewaltigen Wasservorrates, der nach McDougal bei den Riesenkakteen Arizonas bis 3000 l beträgt und während der Trockenperiode nur etwa zur Hälfte aufgebraucht wird, in Anspruch nimmt.

Auch in bezug auf den »Grad der Sukkulenz« (Delf, Spalte VIII der Tabelle 2) zeigen die Heide- und Moorpflanzen keine spezifischen Eigentümlichkeiten.

c) Die Transpiration, bezogen auf das Wurzelfrischgewicht.

Die bisher erörterten Bezugssysteme der täglichen Transpiration geben, so wertvoll sie für die Entscheidung anderer Fragen sind, keinen Anhalt für die Beurteilung der Gesamtwasserökologie einer Pflanze. Darüber kann die Größe des Quotienten $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Leistungsfähigkeit der wasseraufnehmenden Organe}}$ Auskunft geben. Denn es wird sich eine Pflanze, die infolge physikalischer oder physiologischer Trockenheit des Bodens in Schwierigkeiten bezüglich ihrer Wasserversorgung gerät, entweder durch Verminderung der Transpiration bei gleichbleibender Leistungsfähigkeit des Wurzelwerks oder durch Vergrößerung des letzteren bei gleichbleibender Transpiration helfen können. In welcher Weise aber soll man die Leistungsfähigkeit des Wurzelwerks in Rechnung setzen? Das nächstliegendste

wäre wohl, seine absorbierende Oberfläche zu nehmen; aber das ist unmöglich, weil man namentlich aus Torfboden die feinsten Verzweigungen, die einen wesentlichen Teil der absorbierenden Fläche ausmachen, einigermaßen unversehrt nicht herauspräparieren kann. Eine zweite Möglichkeit ist, das Gewicht des Wurzelwerks als Bezugssystem zu wählen; denn man darf wohl annehmen, daß ein Wurzelwerk im allgemeinen um so leistungsfähiger sein wird, je ausgedehnter und damit je schwerer es ist. Dabei bleiben allerdings viele Feinheiten, wie z. B. die Oberflächenvergrößerung durch Wurzelhaare, die Unterstützung durch Wurzelpilze, die Höhe des osmotischen Druckes usw. unberücksichtigt, so daß es sich um eine recht rohe Methode handelt, die aber wenigstens den Vorzug hat, praktisch ausführbar zu sein. Das Frischgewicht der Wurzeln ist geeigneter als das Trockengewicht, weil bei letzterem die starken Holzelemente der Ericaceen den Vergleich mit krautigen Pflanzen etwas stören. Übrigens führt auch die Berechnung auf das Trockengewicht zu grundsätzlich denselben Ergebnissen wie diejenige auf das Frischgewicht.

Ich habe nun für alle Versuche den Quotienten $\frac{\text{g tägl. Transpiration}}{\text{g Wurzelfrischgewicht}}$ berechnet, für die einzelnen Arten die Mittelwerte gebildet und die einzelnen Versuchsreihen in der S. 26 bereits erwähnten Weise vereinigt, indem ich die Werte jeder Versuchsreihe auf den jeweiligen Wert von Erica als Einheit bezog. Die Schlußergebnisse findet man in Spalte IX der Tabelle 2. Als Wurzel sind dabei die ganzen unterirdischen Teile, also auch die Rhizome gewogen, da sich ja auch die letzteren durch die Bildung von Adventivwurzeln an der Wasseraufnahme beteiligen. Das dabei erhaltene Resultat ist außerordentlich überraschend und interessant, weil jetzt die xeromorphen Ericoideen mit Calluna an der Spitze die größten Transpirationswerte aufweisen. Wenn wir die Werte von Senecio vulgaris und Veronica agrestis von der Betrachtung ausschließen, weil sie an nur je einem Exemplar und nur im Winter ermittelt wurden, so haben nur Asperula odorata, Sedum album, Campanula rotundifolia, Potentilla palustris und Epilobium angustifolium Werte, die denjenigen von Erica

übertreffen, wobei aber bei den zwei letztgenannten Arten die Quotienten wahrscheinlich zu hoch sind, weil ihr ausgedehntes Wurzelwerk beim Eintopfen stark eingekürzt wurde, während der Wert von Campanula rotundifolia unsicher ist, weil er an einer nur kleinen Pflanze gewonnen wurde. Alle übrigen Arten transpirieren, auf die Einheit ihres Wurzelwerkes bezogen, ganz bedeutend schwächer als die Ericoiden, wobei ich als Beispiele hinweise auf Sarothamnus = 0,4, Aegopodium = 0,5, Viola palustris = 0,7, Arnica = 0,3. Mit geringen Werten erscheinen die Sukkulenten, von denen Cereus mit 0,08 das Minimum der ganzen Tabelle erreicht. Als Ergebnis läßt sich feststellen, daß die sommergrünen Moor- und Heidepflanzen nebst Ilex und Sarothamnus, auf gleiches Wurzelwerk bezogen, durchschnittlich gleich stark transpirieren wie die Pflanzen anderer Standorte, ausgenommen die sehr schwach transpirierenden Sukkulenten, während Erica, Empetrum und noch mehr Calluna eine etwa doppelt bis 3mal so große Transpiration aufweisen. Damit sind wir zu dem zunächst auffallend erscheinenden Ergebnis gekommen, daß die zweifellos xeromorph gebauten kleinblättrigen Ericoiden zwar auf die Flächeneinheit berechnet schwach transpirieren, daß ihre Transpiration in Hinsicht auf ihre gesamte Wasserökologie dagegen eine außerordentlich lebhafte ist. Das ist kein Widerspruch, wenn man bedenkt, daß die Aufteilung der Blattfläche in viele kleine Einzelblättchen eine außerordentliche Vergrößerung der Gesamtoberfläche der Pflanze bedeutet. Um dies zahlenmäßig zum Ausdruck zu bringen, habe ich in Spalte X, Tabelle 2 berechnet, wieviel qdm transpirierende Oberfläche bei den einzelnen Arten auf je 1 g Wurzelfrischgewicht kommen. Dabei ergibt sich, daß z. B. die Oberfläche von Calluna auf das 14fache derjenigen von Arnica montana gesteigert ist und daß schon Andromeda mit einer Steigerung auf das 3fache von Arnica den Unterschied zwischen wenigen großen Blättern einerseits und vielen kleinen Blättchen andererseits erkennen läßt. In Wirklichkeit wird die Vergrößerung der Oberfläche und die Steigerung der Transpiration bei den kleinblättrigen Ericoiden noch bedeutender sein, weil die Leistungsfähigkeit

ihres Wurzelwerkes durch das Frischgewicht verhältnismäßig zu groß wiedergegeben wird, sowohl wegen der starken Verholzung, als auch wegen des Fehlens von Wurzelhaaren (Montfort 1921) und des geringen osmotischen Druckes (Montfort 1921, S. 186). Der Wurzelverpilzung wird man keinen allzu großen Wert beilegen dürfen, weil sie oft sehr gering ist oder ganz fehlt (Gates). Übrigens ist die Kleinheit des schwach verzweigten und in geringer Ausdehnung flach unter der Oberfläche streichenden Wurzelwerks der Moorericaceen gegenüber dem tiefgehenden, reich verzweigten und die ganze Topferde durchwuchernden Wurzelballen etwa einer Erdbeere ohne weiteres in die Augen fallend. Es kommen bei Moorpflanzen aber auch verhältnismäßig große Wurzelwerke vor, wie die niederen Zahlen der Spalte X von Tabelle 2 für Eriophorum und Molinia zeigen. Damit stimmt überein, daß beim Ausgraben von Pflanzen im Moor die dicken, weißen Wurzeln von Molinia dadurch auffallen, daß sie im Gegensatz zu den flach streichenden dünnen Ericaceenwurzeln den Torf nach allen Richtungen, auch in die Tiefe, weithin durchwuchern.

Daß die Vergrößerung der Blattfläche durch Bildung zahlreicher kleiner Einzelblätter auch bei Pflanzen anderer Standorte eine Vergrößerung der Transpiration der Wurzeleinheit bewirkt, zeigt das Verhalten von Sedum album gegenüber Sedum purpureum.

6. Die endgültige Ablehnung der physiologischen Trockenheit des Moorbodens.

Es zeigt sich also, daß bei Betrachtung der auf die Wurzeleinheit entfallenden Transpiration die Moorpflanzen keine Einschränkung ihres Wasserhaushaltes gegenüber den Pflanzen anderer Standorte zeigen. Da diese Betrachtungsweise ein Maß für die Wasserökologie einer Pflanze gibt, so liegt keinerlei Veranlassung vor, eine physiologische Trockenheit irgendwelcher Art im Moorboden anzunehmen. Wir kommen damit zu einer endgültigen Ablehnung der Schimperschen Hypothese für alle Moorpflanzen, sowohl sommer- als wintergrüne. Für die letzteren müssen wir sogar annehmen, daß die kleinblättrigen Ericoiden:

Calluna, Empetrum und Erica mit einem schwachen Wurzelwerk eine außergewöhnlich große Transpiration leisten. Diese Transpirationssteigerung ist verursacht durch die außerordentliche Oberflächenvergrößerung, die durch die außerordentlich große Anzahl, wenn auch kleiner, Einzelblättchen entsteht. Die Transpirationssteigerung wäre noch größer, wenn sie nicht wieder eingeschränkt würde durch den xeromorphen Bau des Blattes. Die Xeromorphie dieser Pflanzen ist nicht verursacht durch eine Erschwerung der Wasseraufnahme und auch nicht durch stark transpirationsfördernde atmosphärische Einflüsse, sondern ist eine Folge der Vergrößerung der Blattfläche. Groom ist bezüglich der Koniferen zu ähnlichen Ergebnissen gekommen. Die Koniferen transpirieren nach den Höhnelschen Versuchen, bezogen auf das Blatttrockengewicht, nur $^1/_{20}$ bis $^2/_5$ so stark wie Laubhölzer und stehen diesen auch in der Flächeneinheitstranspiration gewaltig nach. Vergleicht man aber nach Groom die Höhnelschen Transpirationswerte gleichalter Bäumchen, so sind diese bei Koniferen etwa gleichgroß wie bei Laubhölzern. Groom definiert: »Such a type of xerophytism, as is not evoked by edaphic or climatic agencies, but is dependend upon the organisation of the plant itself, may be termed 'architectural xerophytism'.«

Die eben vorgetragene Ansicht scheint mir mit den Tatsachen in jeder Hinsicht vielmehr in Übereinstimmung zu stehen, als die vielen Hilfstheorien, die zur Rettung der Schimperschen physiologischen Trockenheit aufgestellt worden sind. Zunächst sprechen die atmosphärischen Bedingungen des Heide- und Moorklimas unbedingt gegen die Notwendigkeit einer Transpirationseinschränkung. Aus Tabelle 4 ergibt sich, daß das die Transpiration in erster Linie beeinflussende Sättigungsdefizit der Luft in Bremen zu jeder Jahreszeit bedeutend niedriger ist als in Berlin und Frankfurt a. M.[1]. Über die angebliche Trockenheit der Heideböden und ihre Wirkungen habe ich

[1]) Einzelheiten der Temperatur- und Feuchtigkeitsverteilung in Deutschland geben die schönen Karten des neuen Klimaatlasses, die in den Karten Graebners in Graebner 1904 und Warming S. 623 eine pflanzengeographische Ergänzung finden.

Tabelle 4. Vergleich des Klimas von Bremen, Berlin und Frankfurt am Main nach langjährigen Mittelwerten (nach Grosse).

	Windstärke m/sek.			Sturmtage pro Monat			Temperatur			Sättigungs-defizit		
	Bremen	Berlin	Frankfurt	Bremen	Berlin	Frankfurt	Bremen	Berlin	Frankfurt	Bremen	Berlin	Frankfurt
Winter	6,1	4,9	2,2	8,1	2,5	3,9	1,0	0,2	1,1	0,6	0,7	0,9
Frühling	5,6	4,6	2,4	5,2	1,8	2,9	7,9	8,5	9,6	1,9	2,5	2,9
Sommer	4,9	4,2	2,3	2,5	0,6	3,3	16,7	18,1	18,5	3,3	5,1	4,8
Herbst	5,4	4,2	2,1	4,3	0,9	2,7	9,1	9,3	9,6	1,3	1,8	1,7

	Anzahl der Eistage			Anzahl der Sommertage			Bewölkung			Sonnenscheindauer in Stunden pro Vierteljahr		
	Bremen	Berlin	Frankfurt	Bremen	Berlin	Frankfurt	Bremen	Berlin	Frankfurt	Bremen	Berlin	Frankfurt
Winter	5,7	7,5	6,5	—	—	—	7,5	7,4	6,8	152	143	—
Frühling	1,6	1,3	0,6	0,4	1,3	1,8	6,5	5,9	5,0	513	504	—
Sommer	—	—	—	4,2	9,9	12,5	6,5	5,7	5,1	647	714	—
Herbst	0,8	1,7	0,9	0,2	0,8	1,3	6,9	6,5	6,2	312	306	—

Sturmtage: Windstärke 8 (14 m/sek.) erreicht. Eistage: Maximum beibt unter 0°. Sommertage: Maximum 25° und mehr.

mich S. 15 ausführlich ausgesprochen und ihre Bedeutung auf das richtige Maß zurückgeschraubt. Auch der Kälte des Moorbodens, namentlich im Winter, kann ich nicht den Einfluß zuerkennen, der ihr oft beigemessen wird. Im Winter zeigt das Bremer Klima noch weniger Eistage als das Frankfurter (Tabelle 4); im Frühjahr tritt zwar öfter und später Frost ein, und das Moor taut infolgedessen oft nur langsam in seiner Tiefe auf, aber man darf dabei nicht übersehen, daß das Wurzelwerk der Moorpflanzen, namentlich der Ericaceen, dicht unter der Oberfläche liegt, die sehr rasch auftaut und sich infolge ihrer dunkeln Farbe rasch erwärmt.

So fand ich am 13. März 1921 bei 11° Lufttemperatur die Bodentemperatur in 10 cm Tiefe auf der Sandheide und im Heidewald zu 4,4°, im Moor zu 3,0°. 8 Tage später hatte sich das Moor auf 7° erwärmt, während der Waldboden erst 6° erreicht hatte. Im Sommer besteht nach Homéns sorgfältigen Messungen überhaupt keine oder höchstens eine ganz unbedeutende Temperaturdifferenz zwischen Moor-, Sand- und Lehmböden.

Daß endlich in dem außergewöhnlich strengen Winter 1921/22 die Callunaheide auf Moorboden nicht mehr, sondern eher weniger geschädigt wurde als auf Sandboden, und daß Calluna überhaupt im Winter sehr leicht erfriert, beziehungsweise vertrocknet (vgl. auch Graebner 1901) — so z. B. 1921/22 auf weite Heidestrecken fast vollständig, während die krautigen Blattrosetten von Hieracium pilosella unbeschädigt blieben —, ist ebenfalls mit der Annahme einer besonderen Anpassung der Ericaceen an strenge Winterverhältnisse schwer zu vereinbaren.

Auch die pflanzengeographische Verbreitung der Heide- und Moorpflanzen spricht gegen die Varianten der Schimperschen Theorie. Da diese das Vorhandensein extremer Vegetationsbedingungen voraussetzen, müßten sie eine pflanzengeographisch einheitliche und geschlossene Pflanzenwelt erwarten lassen. Statt dessen zeigt aber die nordwestdeutsche Heide, worauf übrigens Schimper selbst hinweist, einen Mischcharakter, wie er für Bezirke mit ozeanischem Klima charakteristisch ist. Neben arktischen (Empetrum), subarktisch montanen (Andromeda, Eriophorum vaginatum) und zahlreichen atlantischen Arten (Erica, Genista anglica, Myrica gale, Ilex, Sarothamnus), die teilweise, wie Ilex und Sarothamnus, eine stark südliche Verbreitung haben, finden sich andere mit weitester Verbreitung über Europa und Asien (Calluna, Arnica). In Südwestdeutschland finden wir bezeichnenderweise Arten aller dieser Gruppen in der Vertikalgliederung in den Höhenlagen, die durch ein ozeanisches Klima ausgezeichnet sind (Eichler, Gradmann und Meigen).

Schließlich weise ich noch auf die Beobachtungen Wangerins hin, der in Pommern als erste Besiedler von Dünentälern Mesophyten wie Linaria odora, Hieracium umbellatum usw. feststellte, denen Calluna, Erica und Empetrum folgten, ohne daß die Wasserverhältnisse sich geändert hätten. Diese Entstehung einer Heide scheint mir geradeso wie die Möglichkeit ihrer Überführung in Kulturland durch starke künstliche Düngung ein schlagender Beweis für die Richtigkeit der Graebnerschen Ansicht zu sein, daß nicht die Anpassung an die Wasserarmut, sondern diejenige an die Nährsalzarmut des Bodens den Ericaceen da ein Übergewicht gibt, wo sie das ihnen zusagende feuchte, ozeanische Klima vorfinden.

7. Das Problem der Oberflächenvergrößerung und des architektonischen Xerophytismus bei den immergrünen Ericaceen.

Meine »Klimamessungen auf kleinstem Raum«, über die ich an anderer Stelle ausführlich berichten werde, ergaben, daß die relative Luftfeuchtigkeit innerhalb der Callunabestände an den auf Waldlichtungen und an Waldrändern gelegenen Standorten Mittel- und Süddeutschlands an sonnigen Tagen um durchschnittlich 10—20 % höher ist als die der freien Atmosphäre, während in den Heidebeständen Nordwestdeutschlands und der höchsten Mittelgebirgskämme die Differenz nicht über 1—2 % zu gehen pflegt. Als Grund dieser Unterschiede wies ich die windgeschützte Lage der erstgenannten Standorte nach, die eine Ansammlung des transpirierten Wasserdampfes um die Pflanzen herum ermöglicht. Wenn dies in der norddeutschen Heide und auf den Gebirgskämmen durch die starke Durchlüftung der Bestände verhindert wird, so ist daran nicht nur das Fehlen des Waldschutzes, sondern auch die an und für sich hohe Windstärke dieser Standorte schuld. Aus der Tabelle 4 ergibt sich erstens, daß vor allem der Winter für das Heidegebiet eine außergewöhnlich stürmische Zeit ist, und zweitens, daß hier die Windverteilung auf die Jahreszeiten viel größere Verschiedenheiten zeigt als in Mittel- und Süddeutschland. Dieser auffallende Windreichtum der Heide im Winter bietet vielleicht eine Aussicht, der Erklärung der Oberflächenvergrößerung und des architektonischen Xerophytismus der immergrünen Ericaceen näher zu kommen. Denn da sich diese Strukturen nur bei den immergrünen Heide- und Moorpflanzen finden, ist zu vermuten, daß sie ihre Wirksamkeit nur oder wenigstens vorwiegend im Winter entfalten werden. Es liegt daher nahe, einen Zusammenhang zwischen Wintersturm und erikoidem Habitus zu vermuten.

Über den Einfluß des Windes auf die Pflanzen sind wir durch die Arbeiten Bernbecks unterrichtet. Bernbeck unterscheidet zwischen schwachem Wind bis zu etwa 3 m/sek., welcher nur durch Erneuerung der die Pflanze umgebenden Luftschichten wirkt, und solchem über 3 m/sek., welcher auch

mechanisch auf die Blätter selbst einwirkt. Der erstere ruft eine anfängliche Steigerung der Transpiration auf das $1^1/_2$- bis 3fache hervor, die aber bei längerer Dauer durch Spaltenverschluß und Sättigungsdefizit der Blattgewebe meist wieder aufgehoben wird. Für die Pflanze katastrophal wird erst Wind von über 2—3 m/sek., und zwar dadurch, daß er die Blätter zu biegen vermag, dabei die Interzellularluft bei jedem Windstoß trotz Spaltenverschluß nach außen preßt und so eine außerordentliche Steigerung der Transpiration bewirkt, die sich bei weiterer Verstärkung des Windes durch Wasserauspressung aus den Gefäßen, durch Risse in der Epidermisaußenwand, Quetschung der Stengel und das beginnende Schlaffwerden der Blätter noch vermehrt. Diese Wirkung tritt um so eher ein, je weniger mechanische Elemente das Blatt enthält, oder was damit meist verbunden ist, je hygromorpher es gebaut ist. Nun ist es klar, daß ein Blatt um so leichter biegungsfest zu versteifen ist, je kleiner es ist. Nach den Prinzipien der Mechanik wächst der Materialaufwand zur Erzielung einer gleichen Festigkeit viel rascher als die Größe und das Gewicht des Gegenstandes. Wenn es sich daher um die Erreichung einer gewissen Festigkeit, die in unserem Falle der normalen Maximalstärke der Winterstürme widerstehen muß, handelt, so wird sich diese beim Vorhandensein vieler kleiner Einzelblättchen mit viel geringerem Materialaufwand erreichen lassen, als bei wenigen großen Blättern. Bei Ilex aquifolium, der den Windschutz des Waldes genießt, sind noch verhältnismäßig große Blätter versteift, bei Calluna, die infolge ihrer Höhe von allen Heidepflanzen bei weitem am meisten der Wirkung des Sturmes ausgesetzt ist, ist die Reduktion der Blattgröße am weitesten getrieben.

Es fragt sich nun, ob in der Natur an den Heidestandorten tatsächlich winterliche Windstärken erreicht werden, die diese Anwendung der Bernbeckschen Ergebnisse rechtfertigen. Nach meinen Messungen vom 11. Januar 1921 standen an diesem Sturmtag die obersten Callunazweige unter einem Wind von 1,4—3,7 m/sek., die unteren unter etwa 1,0 m/sek. Es wurden also für die meisten Callunazweige Windstärken von über 2—3 m/sek. erreicht, bei denen nach Bernbeck große, weiche

Blätter anfangen, durch mechanische Biegungen katastrophale Wasserverluste zu erleiden. Solche Sturmtage sind im hiesigen Heidegebiet im Winter nicht selten. So verzeichnet das Bremer meteorologische Jahrbuch im Januar 1921 für 15 Tage des Monats und oft mehrere Tage fortdauernd Stürme von ähnlicher Stärke wie an dem genannten 11. Januar 1921, wo der Sturm in der Höhe des Bremer Beobachtungsturmes eine Windstärke von 10—20 m/sek. erreichte. Bedenkt man, daß im Winter namentlich bei Frost die Wasserzufuhr aus dem Boden erschwert ist, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Gefahr des Vertrocknens durch mechanische Windknitterung im Winter für die Heidepflanzen sehr oft drohend wird. Daß in dem außerordentlich strengen Winter 1921/22 in den langen Frostperioden alle oberen Teile von Calluna verdorrten und nur die unteren, windgeschützten lebend blieben, habe ich schon erwähnt. Hier füge ich noch hinzu, daß die niedriger bleibende und zwischen den höheren Büschen von Calluna mehr windgeschützt stehende Erica kaum Schäden zeigte und daß dasselbe für die krautigen, aber dicht dem Erdboden anliegenden Blätter von Hieracium pilosella zu beobachten war[1].

Es erscheint also vorbehaltlich genauerer experimenteller Nachprüfung durchaus berechtigt, anzunehmen, daß die Verkleinerung des Einzelblattes bei den Ericoiden eine ökonomischere mechanische Versteifung gegenüber den Winterstürmen bezweckt. Bezüglich der Art der Festigung bei den verschiedenen Arten verweise ich auf die Abb. 8. Für unsere Problemstellung wichtig ist dabei, daß nach den Prinzipien der Mechanik die Verstärkung der Epidermisaußenwand eine besonders wirkungsvolle Versteifung bedeutet. Dadurch wird aber eine Verminderung der Transpiration verursacht, welche die Pflanze durch eine Vermehrung der Blattzahl wieder wettzumachen sucht. Die so erreichte Vergrößerung der Oberfläche ist vermutlich auch zur

[1]) Einen interessanten Fall sommerlicher Windwirkung erlebten wir in Bremerhaven am 23. Juni 1918, als ein zweitägiger feuchter NW-Sturm von der Windstärke 7—8 trotz starker Regenschauer die Blätter von exponierten Holunderhecken und Ulmenbäumen, aber auch ganzer Felder von Buschbohnen zum Welken und Absterben brachte.

Aufrechterhaltung der assimilatorischen Leistung unbedingt notwendig, da bei Calluna, um nur ein Beispiel zu nennen, die dreikantige Form der Blätter, ihre Anpressung an den Sproß und ihre dachziegelartige Übereinanderlagerung an den zum großen Teil senkrechtstehenden Zweigen eine außerordentliche Verminderung der durchschnittlich von der Flächeneinheit aufgefangenen Strahlungsenergie verursachen muß. Daraus mag es sich erklären, daß die durch die Verkleinerung des Einzelblattes notwendig gewordene Erhöhung der Blattzahl nicht bei der Erreichung der normalen Blattfläche, bezogen auf die Einheit des Wurzelwerks, stehen bleibt, sondern weit darüber hinausschießt, um so mehr, je kleiner die Blätter werden. So ist die Blattfläche in Quadratdezimeter auf 1 g Wurzelfrischgewicht bei Caltha palustris 0,2, bei Ilex 0,5, bei Andromeda 0,9, bei Erica 2,2, Empetrum 3,5 und Calluna 4,3 (Tabelle 2, Spalte X). Für die Transpiration wird diese außerordentliche Flächenvergrößerung teilweise wieder ausgeglichen durch die ursprünglich wohl nur zur mechanischen Versteifung geschaffene Epidermisaußenwandverdickung, durch die Wirkung der Blatteinrollung, die man vielleicht ebenso wie das Rollblatt von Empetrum primär auch als Versteifung gegenüber den Winterstürmen aufzufassen hat und durch die Versperrung der Spaltöffnungsrillen durch Haare bei Erica und Calluna, durch den Wachsüberzug der Unterseite bei Andromeda. Auch die letzteren Einrichtungen wird man nur mit Vorbehalt als primär zur Transpirationshemmung geschaffen betrachten dürfen, wenn man daran denkt, daß die Spaltöffnungen selbst emporgewölbt und die Epidermiswände innerhalb der Einrollung sehr zart sind (Abb. 7). Vielleicht wird man bezüglich des Wachsüberzugs und der Haare doch wieder zu der alten Kernerschen Auffassung als Schutz gegen Benetzung oder einer anderen ökologischen Deutung übergehen[1]. So würde nach dieser Ansicht die sogenannte Xeromorphie der Ericaceen, und Eriophorum und Sarothamnus schlies-

[1]) Für die Annahme einer Aufnahme von Wasserdampf, Regen oder Tau durch die Haare oder sonstige Blatteile, wie sie Gates in übrigens geringem Ausmaß gefunden haben will, gibt weder der anatomische Bau, noch das Ergebnis meiner Freilandversuche Anlaß.

sen sich ihnen zwanglos an, primär gar keine Herabsetzung der Transpiration bezwecken, sondern die »ungewollte« Folge der mechanischen Versteifung der Blätter gegen die Winterstürme sein.

Damit taucht als neues Problem dieses auf: Warum spielen die Immergrünen auf Heide und Moor eine so überwiegende Rolle, oder phylogenetisch ausgedrückt, warum sind die herrschenden Arten zum immergrünen Habitus übergegangen? Um eine Möglichkeit zur Lösung dieses Problems anzudeuten, greife ich wieder auf die klimatische Eigenart der Heide zurück. Die mittleren Temperaturenwerte der Tabelle 4 beweisen die bekannte Tatsache der warmen Winter und kühlen Sommer des ozeanischen Heideklimas gegenüber dem kälteren Winter und wärmeren Sommer des mehr kontinentalen Berliner Klimas. Die Zahl der Eis- und Sommertage zeigt dasselbe, im besonderen auch den späten Eintritt der wärmeren Frühjahrstage. Von besonderer Wichtigkeit für die Lösung des uns beschäftigenden Problems erscheint mir weiterhin das Verhältnis der Sonnenscheindauer und der Bewölkung in den verschiedenen Jahreszeiten und an den drei Beobachtungsstationen Bremen, Berlin und Frankfurt a. M. Während sich der Sommer in Bremen gegenüber Berlin durch bedeutend höhere Bewölkung (6,5 : 5,7) und geringere Sonnenscheindauer (647 : 714) auszeichnet, ist im Winter die Bewölkung fast gleich (7,5 : 7,4), die Sonnenscheindauer in Bremen sogar noch etwas höher als in Berlin (152 : 143). Die Sonnenscheindauer in Verbindung mit der milden Temperatur muß aber in den Heidegebieten in der Herbst-, Winter- und Frühjahrszeit Vegetationsbedingungen schaffen, die im Vergleich zur Sommerzeit günstiger sind als in anderen Gegenden Deutschlands. Dieselben sowohl zur CO_2- als auch zur Salzaufnahme auszunutzen, ist vermutlich der Sinn des immergrünen Habitus der nordwestdeutschen Heide- und Moorpflanzen. Die dadurch erlangten Vorteile sind um so höher einzuschätzen, als die Sommerzeit verhältnismäßig ungünstig und der Boden, Torf sowohl wie Sand, außerordentlich arm an

Nährsalz ist. Vielleicht läßt sich diese Ansicht auch auf andere Formationen der Immergrünen ausdehnen, die sich nach Warming (S. 214) im allgemeinen da finden, »wo die ökologischen Verhältnisse das ganze Jahr hindurch annäherungsweise gleich sind«. Alle diese zuletzt gestreiften Fragen bedürfen zu ihrer Lösung dringend ausgedehnter experimenteller Untersuchungen an den einzelnen Standorten.

Zusammenfassung.

Die Transpiration einer Anzahl Arten (S. 18) wurde unter den Bedingungen des nordwestdeutschen Heideklimas bestimmt. Sie erwies sich abhängig vor allem vom Sättigungsdefizit der Luft (Abb. 6). Gegenüber einem Wechsel der atmosphärischen Bedingungen verhielten sich alle untersuchten Arten im wesentlichen gleich (Abb. 3—5). Der Wassergehalt des Bodens hemmt die Transpiration, wenn er bei Sand- und Tonböden unter 15—20%, bei Torfböden unter etwa 70% des Trockengewichtes fällt. Moorwasser hemmt die Transpiration nicht, eine physiologische Trockenheit des Moorbodens ist nicht anzunehmen. Dagegen wird der Heidesandboden in trockenen Sommern in beschränktem Maße physikalisch trocken.

Die Transpiration der Flächeneinheit läßt Beziehungen zum Blattbau erkennen, die aber im einzelnen vorsichtig zu deuten sind. Sie ist bei den Heide- und Moorpflanzen stets größer als bei typischen Xerophyten (Tab. 2).

Für die Beurteilung der Gesamtwasserökologie einer Pflanzenart wurde der Quotient $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Leistungsfähigkeit des Wurzelwerks}}$ benützt. Nach dieser Berechnung transpirieren die kleinblättrigen Ericaceen 2—3 mal so stark als die sommergrünen Arten des Moores, der Heide und anderer Standorte (Tab. 2). Die Ursache dafür ist die starke Vergrößerung der Gesamtblattfläche durch Vermehrung der Blattzahl trotz gleichzeitiger Verkleinerung des Einzelblattes, die wahrscheinlich als Anpassung an die Winterstürme zu deuten ist. Die anscheinende Xeromorphie des Ericaceenblattes wäre dann nur die notwendige Folge einer primär bezweckten mechanischen Versteifung.

Der Wetterhanstiftung in Freiburg, die mir durch Gewährung von Geldmitteln die Durchführung der Versuche ermöglichte, und Herrn Geh. Hofrat Professor Dr. Oltmanns und den anderen Herren, die durch Überlassung von Literatur und Instrumenten meine Arbeit sehr förderten, spreche ich meinen wärmsten Dank aus.

Bremerhaven, Mai 1922.

Erwähnte Literatur.

Bergen, The transp. of Spartium junceum etc. Bot. Gazette. 1903. **36**, 464.
Briggs and Shantz, Hourly transp. rate etc. Journ. of Agricultural Research. 1916. **5**, 583.
Burgerstein, D. Transp. d. Pflanzen I u. II. Jena. 1904 u. 1920.
Cribbs, Ecology of Tilia americana I. Bot. Gazette. 1919. **68**, 262.
Delf, Transp. in succulent plants. Ann. of Bot. 1912. **26**, 409.
Eichler, Gradmann u. Meigen, Ergebnisse der pflanzengeogr. Durchforschg. von Württemberg, Baden u. Hohenzollern I—VI. Stuttgart. 1905—1914.
Gates, Winter as a factor in the xerophily of certain evergreen ericads. Bot. Gazette. 1914. **57**, 445.
Graebner, Die Heide Norddeutschlands. Leipzig. 1901.
—, Handb. d. Heidekultur. Leipzig. 1904.
—, Die Pflanzenwelt Deutschlands. Leipzig. 1909.
Groom, Remarks on the oecology of Coniferae. Ann. of Bot. 1910. **24**, 241.
Grosse, Beiträge zur Klimabeurteilung Bremens. Bremen. 1911.
Guttenberg, Anatomisch-physiolog. Untersuchungen üb. d. immergrünen Laubblätter der Mediterranflora. Bot. Jahrb. (Engl.) 1907. **38**, 383.
Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Leipzig. 1918.
Hellmann, Klimaatlas von Deutschland. Berlin. 1921.
Hesselmann, Zur Kenntnis d. Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. bot. Zentralbl. 1904. **17**, 311.
Hoehnel, v., Üb. d. Wasserverbrauchsmengen unserer Forstbäume. Wollny, Forschg. aus d. Gebiete d. Agrikulturphysik. 1879. **2**, 398.
—, Üb. d. Wasserverbrauch d. Holzgewächse. Ebenda. 1881. **4**, 435.
Holtermann, Anatomisch-physiolog. Untersuchg. i. d. Tropen. Sitzgsber. Ak. Wiss. Berlin. 1902. **30**, 656.
Homén, Bodenphysikalische u. meteorolog. Beobachtungen. Berlin. 1894.
Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben. Leipzig. 1887.
Kraus, Boden u. Klima auf kleinstem Raum. Jena. 1911.
Livingston, Light intensity a. transp. Bot. Gazette. 1911. **52**, 417.
— and Brown, Relation of the daily march of transp. to variations in the water content of foliage leaves. Ebenda. 1912. **53**, 309.
Mc Dougal, The water balance of desert plants. Ann. of Bot. 1912. **26**, 71.
Meteorologisches Jahrbuch, Deutsches, Freie Hansestadt Bremen.

Mitscherlich, Bodenkunde. 1913.
Montfort, D. Xeromorphie d. Hochmoorpflanzen usw. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10**, 257.
—, D. aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. **60**, 184.
—, D. Wasserbilanz in Nährlösg., Salzlösg. u. Hochmoorwasser. Zeitschr. f. Bot. 1922. **14**, 97.
Oettli, Beiträge zur Ökologie d. Felsflora. Diss. Zürich. 1903.
Pfeiffer, D. Vegetationsversuch. Berlin. 1918.
Pringsheim, Turgorregulation u. Wasserbewegung i. welkend. Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. **43**, 89.
Renner, Beiträge z. Physik d. Transp. Flora. 1910. **100**, 451.
—, Xerophyten und Wasserversorgung d. Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw. Jena. 1913.
—, Theoret. u. Experiment zur Kohäsionstheorie usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. **56**, 617.
Rippel, D. Einfluß d. Bodentrockenheit usw. Beih. bot. Centralbl. I. **36**, 187.
Schimper, Pflanzengeographie. Jena. 1898.
Sierp u. Noack, Studien üb. d. Physik d. Transp. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. **60**, 459.
Solereder, Systemat. Anatomie d. Dicotyledonen I u. II. Stuttgart. 1899 u. 1908.
Stahl, Zur Physiologie u. Biologie d. Exkrete. Flora. 1919. **9**, 1.
Stelling, Üb. d. Abhängigkeit d. Verdunstung d. Wassers von sein. Temp. usw. Repert f. Meteorologie. 1882. **7**.
Unger, Neue Untersuchg. üb. d. Transp. d. Pflanzen. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. 1862. **44**.
Wangerin, Beobachtg. üb. d. Entwicklg. d. Vegetat. in Dünentälern. Ber. d. d. bot. Ges. 1921. **39**, 371.
Warming-Graebner, Lehrb. d. ökolog. Pflanzengeographie. Berlin. 1918.
Yapp, On stratification in the vegetation of a marsh etc. Ann. of Bot. 1909. **23**, 275.
—, Spiraea Ulmaria etc. Ebenda. 1912. **26**, 815.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Stocker Otto

Artikel/Article: Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. 1-41