LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Beiträge zum Halophytenproblem.
Ökologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen des Darß (Vorpommern).

Von
Otto Stocker.

Mit 5 Abbildungen im Text.

1. Problemstellung.

Das Halophytenproblem der ökologischen Pflanzengeographie setzt sich aus 2 Fragekomplexen zusammen: der eine ist physikalisch-chemischer Natur und erforscht die Beschaffenheit der Salzböden, der andere geht von Anatomie und Physiologie aus und untersucht Bau und Leben der Salzpflanzen[1]. Seit 3 Jahrzehnten dreht sich die Diskussion dieser Probleme um die Theorie, die Schimper aufgestellt hat. Nach ihr sind die Salzböden als »physiologisch trocken«, die Salzpflanzen dementsprechend als xerophytisch aufzufassen[2]. Die Theorie kann aber nicht als exakt bewiesen gelten. Zwar haben die anatomischen Untersuchungen an Salzpflanzen einiges ergeben, was zugunsten Schimpers gedeutet wird — die Sukkulenz spielt dabei die Hauptrolle — aber anderes spricht gegen ihn, vor allem das Fehlen ausgesprochen xeromorpher Strukturen und die anscheinend kräftige Transpiration[3]. Wenn die allgemeine Lehrmeinung[4] trotzdem auch heute noch an der Theorie Schimpers festhält, so scheint mir dabei die als selbstverständlich hingenommene Annahme, daß die Bodenflüssigkeit der Halophytenstandorte eine starke Salzlösung sei, eine Hauptrolle

[1]) Bezüglich des Xerophytenproblems hat dies Fitting genauer ausgeführt.

[2]) Über die Entstehung der Theorie und ihre Geschichte bis heutzutage hat sich 1922 Montfort in dieser Zeitschrift ausführlich geäußert.

[3]) Stahl, Rosenberg, Holtermann, v. Faber, Delf, Montfort.

[4]) Z. B. Warming und Renner.

zu spielen. Wenn man diese Voraussetzung macht, so liegt es allerdings nach unseren physiologischen Grundanschauungen nahe, bei den Halophyten xerophile Eigentümlichkeiten zu vermuten. Nun ist aber in Wirklichkeit die genannte Voraussetzung durchaus hypothetisch. Denn wir wissen weder etwas Genaueres über die Größe des Salzgehalts in der Rhizosphäre der einzelnen Halophytenstandorte, noch über die Bedeutung der Kapillar- und Oberflächenkräfte, die sich auch in »salzfreien« Böden der Wassersaugung der Wurzeln entgegenstemmen. Darum sind wir vorläufig nicht imstande, ökologisch brauchbare allgemeine Vergleiche etwa zwischen nassen Salzböden und trockenen salzfreien Böden zu ziehen. Ob solche allgemeinen Vergleiche zwischen salz- und salzfreien Böden überhaupt möglich sind, wird sich erst nach Untersuchung einer größeren Anzahl verschiedener Salzböden beurteilen lassen; vorläufig scheint es mir wahrscheinlich, daß sich innerhalb der »Salzböden«, etwa zwischen den Salzschotts der Sahara, der Gezeitenzone des indischen Ozeans und dem Strand der nordischen Meere, so große Verschiedenheiten ergeben werden, daß man das Halophytenproblem kaum allgemein wird entscheiden können.

Darum ist das Ziel der vorliegenden Arbeit dieses: für einen engbegrenzten und deshalb gut charakterisierten Standort unbefangen von jeder Theorie die floristische Zusammensetzung, den anatomischen Bau und das physiologische Verhalten der Pflanzenwelt zu ermitteln und in Beziehung zu setzen zu den Bedingungen des Bodens. Der untersuchte Standort liegt auf dem Darß an der vorpommerschen Küste. Er stellt bei einem Salzgehalt des Ostseewassers an dieser Stelle von nur etwa 1% einen gemäßigten Salzboden dar. Das ist insofern ein Nachteil, als eine eventuelle Widerlegung der Schimperschen Theorie keine Verallgemeinerung auf salzreichere Standorte erlaubt. Aber diesem möglichen Verzicht auf eine allgemeine Lösung des Schimperschen Problems steht als Vorteil die Aussicht auf eine weitgehende Klärung des speziellen Ostseehalophytenproblems gegenüber, weil infolge des Fehlens von Ebbe und Flut — die Gezeitenhöhe ist nur 2 cm — sehr gleichmäßige edaphische Bedingungen zu erwarten sind.

2. Die floristische Zusammensetzung der Darßvegetation.

Der Darß ist eine flache, sandige Halbinsel Vorpommerns[1]. An seiner Nordspitze, dem Darßer Ort, und an der Ostküste vom Darßer Ort bis zum Dorfe Prerow wird reichlich Sand angelagert und dadurch auch heute noch viel Neuland gebildet, das als breites flaches Dünengelände mit Lagunen und Sumpfstellen dem Wald, der den Hauptteil des Darß bedeckt, vorgelagert ist. Da dieses Neuland und sein Strand von menschlichen Eingriffen unberührt bleibt, bietet es dem Botaniker ein lockendes Arbeitsfeld. So hat schon 1911 Reinke eine ausführliche Vegetationsschilderung des Darßes mit charakteristischen Abbildungen gegeben, auf die ich verweisen kann. Genauer eingehen will ich nur auf die Vegetationsverhältnisse des Anlagerungsstrandes und der ihn begleitenden niederen Vordüne vom Dorf Prerow bis zum Darßer Ort, weil diese für unsere Fragestellung von Wichtigkeit sind.

Dabei soll von vornherein scharf unterschieden werden zwischen »Strand« und »Düne«, eine Unterscheidung, die auch in neueren Schriften vielfach nicht genügend durchgeführt wird, die aber für eine richtige Beurteilung des Halophytenproblems unbedingt notwendig ist. Als »Strand« bezeichne ich die Zone von der Wasserlinie bis zum Fuß der Vordüne. Der Darßstrand ist ein reiner Sandstrand. Unter »Düne« (im engeren Sinne) verstehe ich die aus beweglichem Flugsand bestehenden Sandhügel, die am Darß im wesentlichen eine dem Strand parallel laufende niedere Vordüne bilden. Reinke nennt diese Art Dünen »Sekundärdünen«, Warming »weiße Dünen«. Zwischen Vordüne und Sandstrand besteht keine scharfe Grenze, da, wie Reinke gezeigt hat, die sekundäre Vordüne aus »Primärdünen« entsteht, die sich als kleine Sandanhäufungen namentlich um Triticum junceum herum auf dem Sandstrand bilden. Wird der bewegliche Sand der Sekundärdünen durch zunehmenden Pflanzenwuchs festgelegt, so entstehen die »Tertiärdünen« Reinkes (»graue Dünen« War-

[1]) Über die geographischen und geologischen Verhältnisse des Darß hat Otto eine ausgedehnte Untersuchung veröffentlicht.

mings), die am Darß landeinwärts in mehreren Zügen der Vordüne parallel laufen. Ihre Vegetationsverhältnisse, sowie die der ausgedehnten Sandflächen im tertiären Dünengelände, werde ich im folgenden nur vergleichsweise heranziehen, da diese Böden sicher keine Salzböden mehr sind.

Die Vordüne trägt am Darß denselben eintönigen Pflanzenwuchs von Ammophila arenaria Link bzw. baltica Link und Elymus arenarius L., der überall für die sekundären Flugsanddünen charakteristisch ist; als drittes Gras gesellt sich auf dem Darß Calamogrostis epigeios Roth hinzu. Akzessorische Arten, die nur stellenweise und spärlich auftreten, berücksichtige ich nicht, da sie für unsere Problemstellung ohne Bedeutung sind.

An der Vegetation des Sandstrandes haben folgende Familien und Arten wesentlichen Anteil:

Gramineae: Ammophila arenaria Link und baltica Link, Calamogrostis epigeios Roth, Elymus arenarius L., Triticum junceum L., Phragmites communis Trin.

Cyperaceae: Scirpus maritimus L.

Chenopodiaceae: Atriplex litorale L. und hastatum L., Suaeda maritima Dum., Salsola Kali L.

Caryophyllaceae: Honckenya peploides Ehrh.

Cruciferae: Cakile maritima Scop.

Primulaceae: Glaux maritima L. (nicht am eigentlichen Strand, sondern auf Sandflächen zwischen und hinter den Vordünen).

Die gesperrt gedruckten Arten werden von Buchenau (S. 14 und 18), dem ausgezeichneten Kenner der deutschen Nordseeküste als typisch auch für den Sandstrand der ostfriesischen Inseln angegeben. Es bestehen danach keine wesentlichen Unterschiede zwischen der Sandstrandflora des Darßes und derjenigen der deutschen Nordseeküste, so daß zu vermuten ist, daß auch die ökologischen Verhältnisse des Nordseestrandes im wesentlichen dieselben sind wie die des Darßstrandes. Man wird mir dabei vielleicht einwenden, daß der größte Teil unserer Nordseeküste nicht aus Sand, sondern aus Schlick und Ton besteht und daß diese Teile eine Flora von wesentlich anderem Gepräge tragen. Von diesem Gesichtspunkt aus versucht Buchenau, die Salzpflanzen in 2 Gruppen

einzuteilen, die er »Sandstrandflora« und »Küstenflora« nennt. Der letztere Ausdruck ist wenig glücklich gewählt und soll im folgenden in Anlehnung an Warming (S. 360) durch »Tonstrand«[1] ersetzt werden. Besieht man nun die von Buchenau (S. 14 und 15) gegebenen Pflanzenlisten für Sand- und Tonstrand, so ist bei der ersten Gruppe zu beanstanden, daß sie die Dünenpflanzen mit enthält. Scheidet man diese aus, so enthält der Rest einige Arten, die nur auf Sand vorkommen und nie am Tonstrand gefunden werden. Es sind das, abgesehen von den mehr oder weniger auch auf den Strand übergreifenden Dünenpflanzen, Triticum junceum, Honckenya peploides, Cakile maritima und wohl auch Salsola Kali, das Buchenau irrtümlich in der Tonstrandliste führt.

Diese Arten fehlen also stets dem Tonstrand und dafür treten andere Arten hervor wie Festuca thalassica, Triglochin maritimum, Spergularia salina, Obione, Suaeda maritima, Salicornia herbacea, Plantago maritima, Glaux maritima, Statice limonium, Aster tripolium usw. (ausführliche Liste bei Buchenau S. 15). Die Gruppe der Tonstrandpflanzen ist nun aber insofern derjenigen der Sandstrandpflanzen nicht gleichwertig, als sie keine einzige Art enthält, die nur auf Ton und Schlick vorkommt. Alle die genannten Arten gehen auch auf Sand über, wenn dieser dauernd feucht genug ist. Es würde zu weit führen, dies hier im einzelnen zu belegen; ich verweise als Beispiel nur auf die Abbildung eines Salicornietums mit Festuca thalassica auf Sandboden in Warmings ökologischer Pflanzengeographie S. 339 (vgl. auch S. 396) und darauf, daß Suaeda am Darß als typische Sandstrandpflanze auftritt, ebenso wie dort auch Glaux und Aster tripolium auf Sand reichlich zu finden sind. Die Strandpflanzen lassen sich also nicht in 2 scharf getrennte Gruppen von Sandstrand- und von Tonstrandpflanzen einordnen, wie das Buchenau will. Vielmehr ist die Sachlage die, daß sich die Sandstrandflora zusammensetzt aus der Tonstrandflora plus einer Anzahl dem Sandstrand eigentümlicher Arten. Physiognomisch freilich sind die Sandstrand-

[1]) Der Begriff Tonstrand vereinigt in sich sowohl den aus festem Ton bestehenden eigentlichen Strand, als auch das ihm oft vorgelagerte, aus Schlick bestehende, bei jeder Flut überschwemmte Watt.

und Tonstrandassoziationen meist sehr gut unterschieden, weil in ersterer die dem Sandstrand eigenen Arten der Menge nach stark überwiegen und die gemeinsamen Ton- und Sandstrandarten sehr zurücktreten; oft aber findet man auch alle Übergänge, namentlich da, wo gemischte Sand-Tonböden vorliegen.

Ich bin auf das Verhältnis der Dünen-, der Sandstrand- und der Tonstrandflora zueinander deshalb genauer eingegangen, weil das scharfe Auseinanderhalten dieser Dinge zu einer richtigen Deutung der im folgenden zu schildernden anatomischen und physiologischen Tatsachen notwendig ist. Unsere Untersuchung wird sich dabei auf eine Anzahl Vertreter der Dünen- und der Sandstrandflora erstrecken. Da sich unter den letzteren Suaeda befindet, die auch typische Schlick- und Tonstrandpflanze ist, wird aber auch ein gewisser Ausblick auf das Verhalten der Tonstrandpflanzen möglich sein.

Noch in einer anderen Beziehung erscheint mir eine Klärung der Begriffe notwendig. Buchenau bezeichnet die Sandstrand- (einschließlich der Dünen-) und die Tonstrandpflanzen als »Halophyten«[1]. Die Einreihung unter die Halophyten gründet sich dabei lediglich auf die räumliche Nachbarschaft des Pflanzenstandortes mit dem Salzwasser des Meeres. Nach dieser Methode findet man meist die Halophytennatur einer Art festgestellt. Andererseits meint man mit Halophyt eine Pflanze, bei der physiologische Beziehungen zu einem salzigen Substrat bestehen. Dieser Doppelsinn des Wortes Halophyt hat das Halophytenproblem vielfach verwirrt. Ich werde deshalb, insoweit die räumliche Beziehung zum Salzwasser des Meeres gemeint ist, nur von »Strandpflanzen« sprechen und das Wort »Halophyt« als Ausdruck für die physiologische Anpassung einer Art an ein salzreiches Substrat vorbehalten.

Bei dieser scharfen Fassung des Begriffs Halophyt ist es natürlich unmöglich, die halophytischen Arten durch rein floristisch-pflanzengeographische Untersuchungen herauszufinden. Solche Untersuchungen können nur gewisse Fingerzeige dafür geben, welche Pflanzen wahrscheinlich Halophyten sind. Es werden dies die Arten sein, die ihrer Gesamtverbreitung

[1]) Buchenau selbst gebraucht den Ausdruck »Salzpflanzen«.

nach ausschließlich oder wenigstens vorwiegend am Strand vorkommen. In dieser Hinsicht verteilen sich die Darßpflanzen auf folgende Gruppen (Arten, die nur auf Sand vorkommen, gesperrt):

A. Obligate Strandpflanzen, nur am Strand und an Salzstellen vorkommend.

Triticum junceum.
Atriplex litorale (selten verschleppt).
Suaeda maritima.
Honkenya peploides.
Cakile maritima (selten verschleppt).
Glaux maritima.

B. Fakultative Strandpflanzen, auch an anderen Standorten vorkommend.

1. Dünenpflanzen:
Elymus arenarius.
Ammophila arenaria und baltica.
2. Hauptverbreitung am Meeresstrand:
Scirpus maritimus.
Salsola Kali (als Unkraut z. B. in der Pfalz und in den Vereinigten Staaten).
3. Hauptverbreitung nicht am Strand:
Phragmites communis.
Calamogrostis epigeios.
Atriplex hastatum.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die Sandstrandvegetation des Darß zahlreiche akzessorische Arten enthält. Um ein genaueres Urteil über die Bedeutung dieser Arten innerhalb der Strandassoziation zu gewinnen, habe ich an einer Reihe von Strandquerschnitten quantitative Bestimmungen des »Deckungsgrades« (Rübel) vorgenommen. Dabei sollte gleichzeitig untersucht werden, ob vielleicht eine zonenweise Anordnung der einzelnen Arten parallel der Wasserlinie erkennbar wäre, aus der sich Schlüsse auf ihre Halophytennatur ziehen ließen.

Die Methode dieser Auszählungen war folgende: Entlang einer Geraden wurden senkrecht zur Strandlinie hintereinander Quadrate von je 1 qm Fläche abgesteckt. In jedem Quadrat wurde der »Deckungsgrad« (Rübel) der einzelnen Pflanzenarten,

d. h. die von den oberirdischen Pflanzenteilen überdeckte und in Anspruch genommene Bodenfläche in Prozenten (von 10 zu 10%) der Gesamtfläche geschätzt. Eine Auswahl der Querschnitte ist in Tabelle 1 wiedergegeben; dabei sind jeweils mehrere hintereinanderliegende Zählquadrate zu Durchschnittswerten zusammengefaßt und die Pflanzenarten weggelassen, die nur in vereinzelten Quadraten und dort nur mit geringem Deckungsgrad auftraten. Es besagt also z. B. der Querschnitt I, daß der Strand bis zu einer Entfernung von 10 m von der Wasserlinie ab ganz pflanzenleer ist, daß er in der nächsten 5 m breiten Zone zu 1% mit Triticum junceum und zu 4% mit Calamogrostis epigeios bewachsen ist usw.

Wenn ich bei Beginn dieser Auszählungen die Hoffnung hatte, daß sich nur bestimmte Arten als die Nähe der Wasserlinie bevorzugend und damit als besonders salzliebend erweisen würden, so hat sich diese Erwartung nur teilweise bestätigt. Wir ersehen aus der Tab. 1, die vier typische Strandassoziationen des Darßes wiedergibt, daß, abgesehen von Glaux und Ammophila[1], sämtliche in die Tabelle aufgenommenen Arten an der einen oder anderen Stelle in die vorderste Front gegen das Salzwasser vorrücken, und zwar nicht in vereinzelten Exemplaren, sondern mit bedeutenden Deckungsgraden. Unter diesen »Salzpflanzen« finden sich nun nicht nur die obligaten Strandpflanzen, die wir als »Charakterpflanzen« (Rübel) des Strandes, d. h. Arten, die nur in der Strandassoziation vorkommen, zu bezeichnen haben, sondern auch die Arten, die wir in ganz anderen Assoziationen anzutreffen gewohnt sind. Dahin gehören: Atriplex hastatum[2], als Schutt- und Unkrautpflanze bekannt; Calamogrostis epigeios, weit verbreitet an feuchten Stellen und auf Dünen des Binnenlandes; Phragmites communis und Scirpus maritimus, stehendes Wasser liebend, der letztere mit Bevorzugung von Salzwasser. Diese Arten sind zweifellos von benachbarten Standorten her auf den Strand eingewandert. So ist Calamogrostis epigeios überall in den feuchten Senkungen des Sandgeländes hinter den Vordünen heimisch und Phrag-

[1]) Glaux maritima habe ich auf dem Darß nicht am Strande, sondern auf den flachen Flugsandfeldern hinter den Vordünen beobachtet; ich scheide ihn deshalb bei den folgenden Untersuchungen aus. Ammophila arenaria und baltica treten auf der Ostseite des Darß wenig hervor. Nach Reinke meidet dieses Gras an der Nordsee und der westlichen Ostsee die vorderen Strandzonen, weil es gegen Salz empfindlich ist. Erst von der Küste Hinterpommerns ab rückt es an der östlichen Ostsee auf den Strand und ersetzt dort Triticum junceum als Primärdünenbildner.

[2]) Diese Art ist auf dem Darß viel zahlreicher vorhanden als das mit ihr zusammen wachsende Atriplex litorale.

Tabelle 1. Deckungsgrade der häufigen Strand- und Dünenpflanzen zwischen Prerow und Darßer Ort. Die Querschnitte sind senkrecht zum Strand geführt.

	Querschnitt I					Querschnitt II						Querschnitt III					Querschnitt IV				
	Strand				Vordüne	Flacher Strand					Flache Vordüne	Sehr flacher Strand			Strandsee	Flache Düne	Strand			Düne	Dünenabfall nach der Lagune
Entfernung von der Wasserlinie in m	0 bis 10	10 bis 15	15 bis 25	25 bis 35	35 bis 50	0 bis 20	20 bis 25	25 bis 35	35 bis 50	50 bis 65	65 bis 72	0 bis 10	10 bis 40	40 bis 70	70 bis 100	100 bis 135	0 bis 32	32 bis 36	36 bis 48	48 bis 76	76 bis 100
Atriplex hastatum	—	—	4	1	—	—	6	13	6	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salsola Kali	—	—	8	2	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Suaeda maritima	—	—	1	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cakile maritima	—	—	—	3	—	—	—	9	39	4	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—
Glaux maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
Triticum junceum	—	1	5	8	—	—	—	1	7	15	3	—	—	—	—	4	—	—	20	19	12
Ammophila aren. u. balt.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Elymus arenarius	—	—	2	1	36	—	—	6	6	1	56	—	—	2	—	5	—	—	—	16	—
Calamogrostis epigeios	—	4	8	11	15	—	—	2	11	21	30	—	—	—	—	39	—	—	—	32	—
Phragmites communis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	60	20	3	12
Scirpus maritimus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	10	4	—	20

mites communis und Scirpus maritimus, welche in Querschnitt IV zusammen mit Triticum junceum eine merkwürdige Strandassoziation[1] bilden, stammen vom Ufer der unmittelbar hinter der Vordüne liegenden großen Lagune. Die Liste solcher Eindringlinge, die sich auch in der vordersten Strandzone des besten Wohlbefindens erfreuen, könnte leicht vergrößert werden. Am Darßstrand habe ich mir z. B. als gelegentliche Vorkommen noch notiert: Senecio vulgaris, Cirsium arvense, Sonchus arvensis und Matricaria inodora, var. maritima. Es ergibt sich also, daß Pflanzenarten der verschiedensten Standorte auf den Strand einwandern und dort heimisch werden können. Diese Beobachtung spricht nicht für das Vorhandensein extremer edaphischer Bedingungen am Strand, wie sie die Schimpersche Halophytentheorie fordert.

Als Eindringlinge an den Strand sind auch Elymus arenarius und die beiden Ammophilaarten aufzufassen. Der eigentliche Heimatstandort dieser Arten ist, wie aus den Deckungsgraden der Tab. 1 klar hervorgeht, die Vordüne. Der Helm (Ammophila), der in der Bewachsung der Sekundärdünen anderwärts neben dem Strandhafer (Elymus) die erste Rolle spielt, tritt auf den Darßdünen stark zurück zugunsten des ihm nahe verwandten Calamogrostis epigeios, welches aus den Senken hinter den Vordünen auf diese hinaufsteigt (Tab. 1). Es ist dabei zu beachten, daß die Vordünen des Darß sehr niedrig sind und sich kaum 2 bis 3 Meter über den Meeresspiegel erheben[2]. Die Zahlen der Tab. 1 beweisen, daß die Vordünen eine sehr einheitliche Vegetation charakteristischer Gräser tragen im Gegensatz zum Strand, wo wir ein Gemisch von Arten der verschiedensten Herkunft vorfinden. Es rechtfertigt sich die schon oben aufgestellte Forderung, stets die Assoziation der

[1]) Besonders in die Augen fallen die viele Meter langen Ausläufer, die Phragmites über den Sand hinwegsendet. Die Photographie eines Scirpus maritimus-Bestandes, in welchem sich eine primäre Düne bildet, findet man bei Reinke 1911.

[2]) Übrigens sah ich Calamogrostis epigeios auf der gepflegten Strandstrecke zwischen Prerow und Zingst zur Bepflanzung der dort höheren Vordünen verwendet und sie gedieh dort anscheinend gut. Wie mir das Wasserbauamt Stralsund-West freundlichst mitteilte, erfolgte die Verwendung von Calamogrostis epigeios ausnahmsweise wegen Mangel an Dünengräsern; besondere Erfahrungen über seine Bewährung liegen noch nicht vor.

sekundären Vordüne scharf zu trennen von der Assoziation des Sandstrandes.

Die breite Sandfläche, die sich von einzelnen niederen Dünen, von Senken und Sumpfstellen unterbrochen zwischen der Vordüne und dem Wald ausbreitet, besteht bis auf kleine Flächen aus festgelegtem Sand und gehört daher zu den tertiären Dünen Reinkes. Ihre Vegetation ist entsprechend dem Wechsel der Bodenbeschaffenheit an den einzelnen Stellen verschieden. Für unsere Salzpflanzenstudien wird sie als Vergleichsobjekt herangezogen werden, da ihr Boden sicher »salzfrei« ist. Als häufigste Arten erwähne ich u. a. Helichrysum arenarium, Hieracium umbellatum, Cirsium arvense, Sonchus arvensis, Iasione montana, Galium Mollugo, Linaria vulgaris, Carex arenaria und Corynephorus canescens. Dazu treten einige Strand- und Dünenpflanzen: An offenen ebenen Sandstellen findet sich überall reichlich Honckenya peploides und Elymus arenarius, während Ammophila arenaria und baltica gerne kleine Sandhügel bewächst.

Als Ergebnis der floristischen Untersuchung fasse ich zusammen: Strandassoziation und Sekundärdünenassoziation sind scharf zu unterscheiden. Die Pflanzen der letzteren zeigen nach ihrer Verbreitung keine Spur von Salzbedürfnis, eher das Gegenteil. Die Strandassoziation besteht zu einem großen Teil aus Arten, die an salzfreien Orten heimisch sind. Ob der Rest spezielle Anpassungen an den Salzgehalt des Bodens zeigt, bleibt floristisch unentschieden und soll im folgenden mit anatomisch-physiologischen Methoden weiter untersucht werden.

3. Sind die Strand- und Dünenpflanzen xeromorph gebaut?

Die Behauptung, daß die Halophyten xeromorph gebaut seien, zieht sich als Dogma durch die ältere und neuere Halophytenliteratur hindurch und ist eine Hauptstütze der Schimperschen Theorie vom Xerophytismus der Salzpflanzen. Diese angebliche Xeromorphie wird allgemein auch für die Strandpflanzen angenommen und z. B. von Warming eingehend behandelt; m. W. ist sie bisher von keiner Seite ernstlich angezweifelt worden, auch nicht von den Autoren, die eine starke Transpiration einzelner Arten feststellten und damit in Wider-

spruch zu den anatomischen Ansichten gerieten. Es schien mir daher notwendig, diese Frage von neuem aufzurollen.

Bei der anatomischen Untersuchung der Strand- und Dünenpflanzen des Darß ergeben sich sofort 2 Gruppen, nämlich 1. die saftarmen Gräser, Elymus, Ammophila, Calamogrostis epigeios und Triticum junceum und 2. die saftreichen Strandpflanzen, Salsola, Suaeda, Atriplex, Honckenya und Cakile. Die erste Gruppe zeigt im Bau des Blattes eine Anzahl ausgeprägter xeromorpher Merkmale wie stark verdickte Epidermiswände, Mehrschichtigkeit der Epidermis, Einrollbarkeit der Blätter, Einsenkung der Spaltöffnungen in Rillen, starkes mechanisches Gewebe usw. Abb. 2, S. 301 zeigt der Bau des Elymusblattes, ein Bild des Amophilablattes findet man bei Kirchner S. 62, die Blätter von Calamogrostis epigeios und Triticum junceum sind ähnlich denen von Ammophila gebaut. Daß die erwähnten xeromorphen Merkmale nach den von Bernbeck und Gradmann entwickelten Ansichten hauptsächlich Schutzeinrichtungen gegen übermäßigen Wasserverlust durch Windwirkung sind, kann uns bei Flugsanddünenpflanzen nicht in Erstaunen setzen. Denn die eben genannten Arten sind nach den floristischen Feststellungen des vorigen Kapitels Dünen- und keine charakteristischen Strandpflanzen mit Ausnahme von Triticum junceum, welches aber ebenfalls hoch auf die Dünen hinaufgeht. Die Xeromorphie dieser Gruppe kann daher für das Halophytenproblem, das sich vor allem an den echten Strandpflanzen auswirken wird, nicht entscheidend sein, zumal da der Dünensand kaum Salz enthält, wie Massart[1] schon 1893 zeigte.

Wenden wir uns also zur zweiten Gruppe, die aus Salsola Kali, Suaeda maritima, Atriplex hastatum, Cakile maritima und Honckenya peploides besteht und die Charakterpflanzen des Sandstrandes, in Suaeda auch des Tonstrandes enthält. Auch diese Gruppe wird, wie eben erwähnt, als xeromorph aufgefaßt (vgl. z. B. Warming), wobei man sich in erster Linie auf ihre Sukkulenz stützt. Wir haben uns also zunächst mit der Frage zu beschäftigen, inwieweit die genannten Arten zu den Sukkulenten zu rechnen sind und welche Schlüsse bezüglich ihrer

[1]) Bull. Soc. Roy. Belg. 32. I. Zitiert nach Kearney.

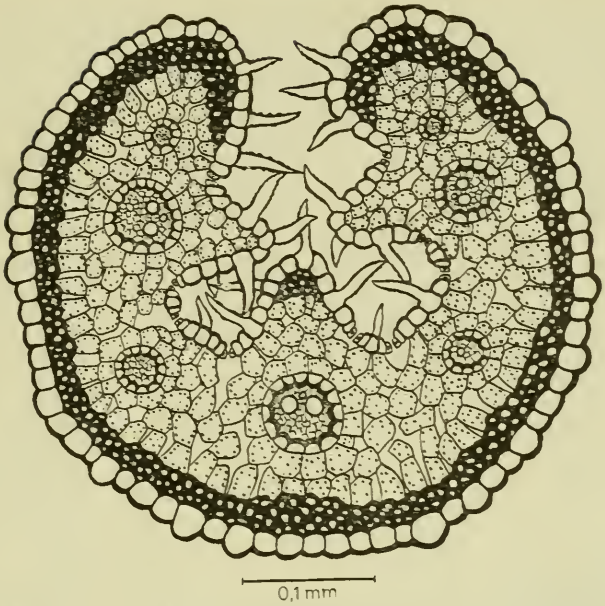


Abb. 1. Corynephorus canescens, Blattquerschnitt.

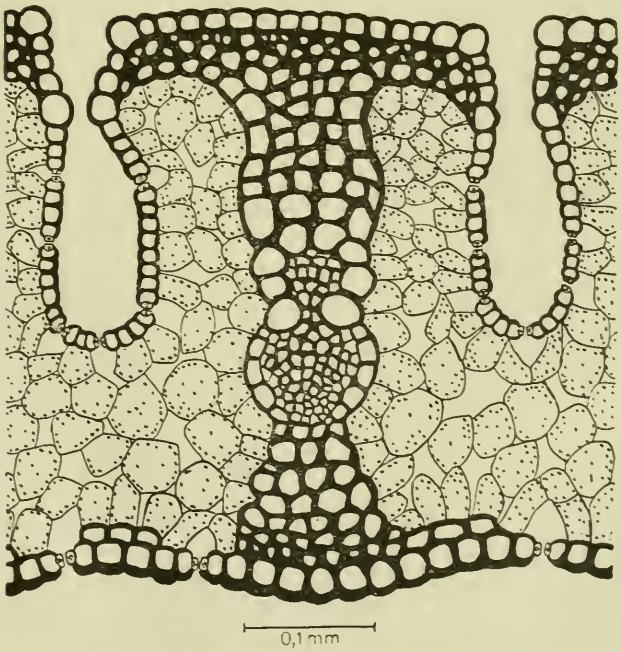


Abb. 2. Elymus arenarius, Blattquerschnitt.

Xeromorphie daraus gezogen werden können. Denn die Gruppe der Sukkulenten umfaßt Pflanzen, die im übrigen recht verschieden gebaut sein können. So bestehen z. B. zwischen einer Kaktee mit zweischichtiger dickwandiger Epidermis und tief eingesenkten Spaltöffnungen und einer Sedumart mit dünnwandiger einfacher Epidermis und flachliegenden Schließzellen große anatomische Unterschiede und dementsprechend ist auch die Transpirationsrate, auf die Flächeneinheit bezogen, sehr verschieden und beträgt z. B. bei Sedum purpureum und album das Dreifache von der einer kleinen Cereusart (Stocker, S. 18). Während Cereus als entschiedener Xerophyt anzusprechen ist, nähern sich die genannten Sedumarten stark den Mesophyten[1]. Wenn

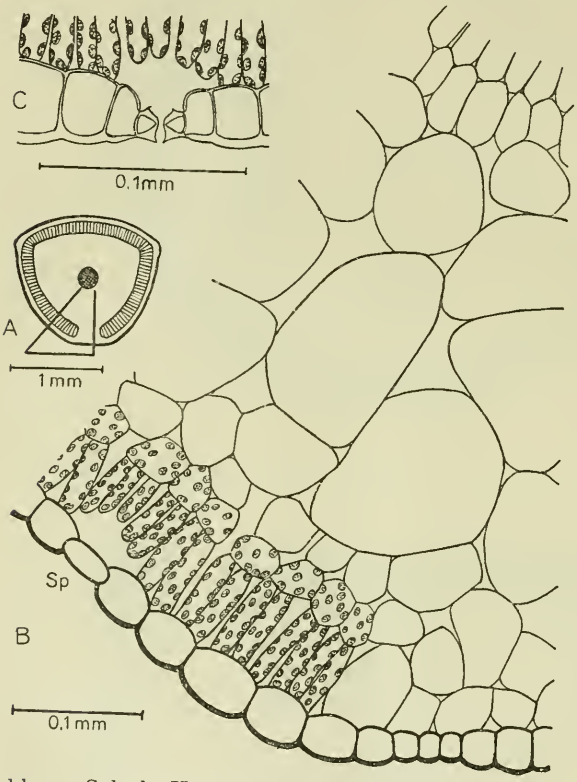
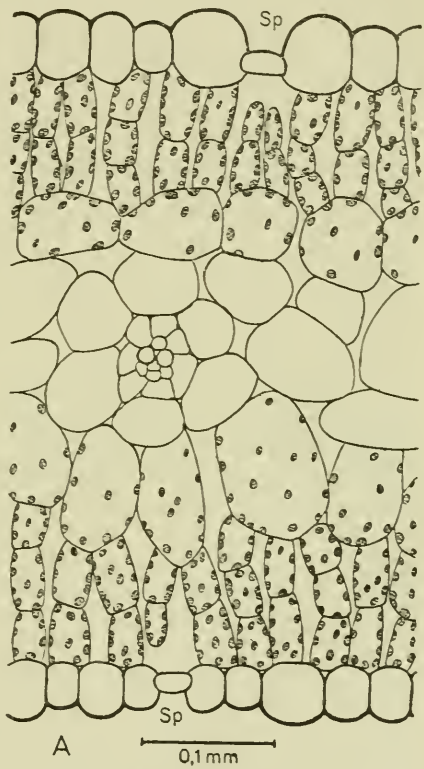


Abb. 3. Salsola Kali. A. Blattquerschnitt, Assimilationsgewebe schraffiert. B. Der in A bezeichnete Sektor stärker vergrößert. Bei Sp eine Spaltöffnung; alle Spaltöffnungen sind quer zur Längsachse des Blattes orientiert. C. Eine Spaltöffnung im Blattlängsschnitt.

[1]) Auf eine Gruppe von Sukkulenten der algerischen Wüste, die durch sehr hohe osmotische Drucke und das Fehlen von xeromorphen Merkmalen ausgezeichnet ist, macht Fitting aufmerksam. Die anatomisch definierten Sukkulenten zerfallen physiologisch offenbar in ganz verschieden sich verhaltende Gruppen.

daher Warming (S. 254) definiert: »Pflanzen mit Wassergewebe und reichlich Schleim führendem Parenchym sind dick und fleischig (und) werden Saftpflanzen genannt«, so sind diese Merkmale an und für sich noch keine xeromorphen, sondern werden dazu erst bei Hinzutritt von Einrichtungen zum Transpirationsschutz. Dieser Gedankengang ist bei Warming nur sehr unklar durch das Wörtchen »meist« angedeutet, wenn er bei obigem Zitat fortfährt: »und sind meist Xerophyten.« Die Gefährlichkeit dieses unklaren Zusatzes liegt darin, daß die Einschränkung »meist« bei der Bewertung der Sukkulenz der Halophyten »meist« vergessen wird.



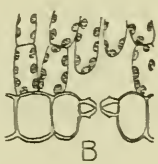


Abb. 4. Suaeda maritima. A. Blattquerschnitt, bei Sp Spaltöffnungen, die alle quer zur Längsachse des Blattes liegen. B. Spalte im Blattlängsschnitt.

Um nach dieser Klarlegung des Begriffs ein Urteil über Vorhandensein und Grad der Sukkulenz bei den Strandpflanzen des Darß zu erhalten, wäre zunächst nach Wassergeweben zu suchen. Solche sind leicht zu finden bei Salicornia herbacea, die in der Literatur meist als Musterbeispiel dient und die wir deshalb zum Vergleich mit heranziehen wollen, und Salsola Kali (Abb. 3), in weniger gut abgesetzter Weise auch bei Suaeda maritima (Abb. 4). Bei Honckenya peploides, Cakile maritima und Atriplex hastatum (Abb. 5) dagegen sind keine typischen

Wassergewebe mehr nachweisbar, wenn auch der vielschichtige Bau der Blätter auf einen bedeutenden Wassergehalt hinweist. Um die Größe des Wassergehaltes zahlenmäßig zu erfassen, teile ich in Tab. 2 den Wassergehalt der ober- und unterirdischen Teile in % des Frischgewichts mit unter Hinzufügung einiger Vergleichspflanzen anderer Assoziationen. Es ergibt sich, daß die Strandpflanzen einerseits die typischen Sukkulenten aus den Familien der Cactaceen und Crassulaceen im Wasserreichtum nicht ganz erreichen[1], und daß ihnen anderseits manche Sumpfpflanzen, wie Caltha palustris und Viola palustris, recht nahe kommen. Wenn es demnach auch berechtigt ist, einen Teil der Strandpflanzen als sukkulent zu bezeichnen, so darf doch die Größe der Sukkulenz nicht überschätzt werden. Ist nun die Sukkulenz der Strandpflanzen als xeromorphes Merkmal zu bewerten? Einen gewissen Anhaltspunkt zur Beantwortung dieser Frage gibt der von Delf vorgeschlagene »Grad der Sukkulenz«, das ist der Wassergehalt in g auf 1 qdm transpirierende Oberfläche der Pflanze. Diese Grade der Sukkulenz findet man ebenfalls in Tab. 2 verzeichnet. Ich habe bei der Berechnung als Wassergehalt den Gesamtwassergehalt der ober- und unterirdischen Teile und als transpirierende Oberfläche die beiderseitigen Blattflächen plus 40% der Stengelflächen (Stocker, S. 6) eingesetzt[2]. Der Grad der Sukkulenz zeigt noch viel deutlicher als der Wassergehalt in % des Frischgewichts, wie

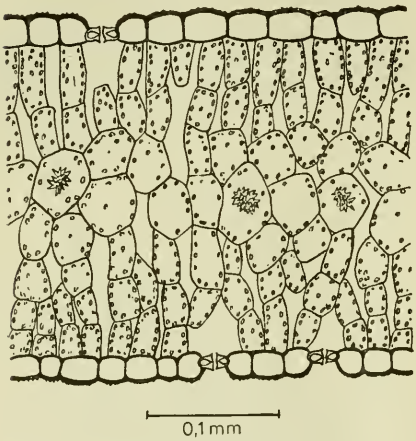


Abb. 5. Atriplex hastatum, Blattquerschnitt.

[1]) Es ist zu beachten, daß die Strandpflanzen bei dieser Berechnung dadurch zu günstig abschneiden, daß sie als einjährige Kräuter — Ausnahme: Honckenya — nur wenig Holz- und Zelluloseteile haben.

[2]) Die so erhaltenen Werte sind etwas höher als die von Delf berechneten, da Delf nur den Wassergehalt der oberirdischen Teile berücksichtigt.

Tabelle 2.

	Wassergehalt in % des Frischgewichts		Grad der Sukkulenz	Gewichtsquotient oberirdische Teile / unterirdische Teile	
	ober-irdische Teile	unter-irdische Teile		Frisch-gewicht	Trocken-gewicht
Sukkulenten.					
Cereus sp.	94	80	52,0	20	6
Sempervivum tectorum	94	76	9,2	10	2
Sedum purpureum	94	75	7,9	5	2
Sedum album	92	67	4,6	15	4
Strandpflanzen.					
Salicornia herbacea	86	59	6,5 [1]	44	15
Cakile maritima	90	75	2,8 [1]	17	12
Honckenya peploides	85	68	6,6	4	2
Salsola Kali	88	73	6,2	36	15
Suaeda maritima	91	63	3,4	24	10
Atriplex hastatum	83	53	3,6	11	4
Dünengräser.					
Elymus arenarius	74	50	3,3	3	2
Ammophila arenaria	72	59	5,0	2	2
Calamogrostis epigeios	70	44	2,6	3	2
Pflanzen der Sandflächen.					
Hieracium umbellatum	79	64	5,1	3	2
Galium Mollugo	78	45	3,6	2	2
Helichrysum arenarium	67	55	2,4	3	2
Corynephorus canescens	56	34	0,7	7	5
Sumpf- und Waldpflanzen.					
Caltha palustris	86	80	6,5	0,4	0,2
Viola palustris	86	79	2,3	1	1
Potentilla palustris	77	70	1,7	2	1
Anemone nemorosa	80	77	3,4	0,4	0,4
Mesophyten.					
Senecio vulgaris	88	84	2,7	5	4
Arnica montana	87	79	4,4	0,5	0,3
Molinia coerulea	72	66	3,3	0,8	0,7
Aegopodium podagraria	83	77	2,4	1	1
Viola odorata	81	77	1,7	2	2
Ericaceen.					
Calluna vulgaris	55	52	1,0	6	6
Erica tetralix	55	56	1,5	5	5

[1]) Nach Delf

weit die Kakteen — Mc Dougal gibt für Echinocactus Wislizeni sogar den Sukkulenzgrad 300 an — über den Strandsukkulenten stehen. Wie bei gleichbleibendem Wassergehalt der Grad der Sukkulenz von der Größe der Gesamtblattfläche abhängt, zeigt sich sowohl bei der Sukkulentenreihe Cereus — Sempervivum — Sedum, als auch bei den Strandpflanzen [1], unter denen Suaeda durch starke Vermehrung der Blattzahl trotz Verkleinerung des einzelnen Blattes eine bedeutende Vergrößerung der Gesamtblattfläche und damit eine Herabdrückung des Sukkulenzgrades z. B. gegenüber Salicornia erreicht. Ein allgemeiner Vergleich der in Tab. 2 gegebenen Grade der Sukkulenz — man betrachte z. B. die für Sumpf- und Waldpflanzen gemessenen Werte — gibt jedenfalls keinerlei Berechtigung, die Sukkulenz der Strandpflanzen als xeromorphes Merkmal aufzufassen.

Zu demselben Ergebnis führt die anatomische Untersuchung des Blattbaues dieser Strandpflanzen. Die Dicke der Epidermisaußenwände ist gering, bei Suaeda und Cakile nur 2 μ, bei Atriplex und Salsola 4—5 μ, bei Honckenya 6 μ (Tab. 3, S. 310 Spalte III; zum Vergleich mit anderen Arten vergleiche man die Tabelle S. 18 meiner früheren Arbeit, diese Zeitschr., 1923, 15). Zahl und Größe der Spaltöffnungen (Tab. 3, Spalte IV und V) halten sich in den normalen Grenzen der Mesophyten. Nirgends findet sich eine Einsenkung der Spalten in Rillen oder Verdeckung derselben durch Haare, wie das bei den Dünengräsern und vielen Ericaceen der Fall ist (Abb. 1—5). Wenn bisweilen, bei Suaeda und Atriplex, die Schließzellen im unteren Niveau der Epidermis liegen (Abb. 4 und 5), so wird man der dadurch bewirkten Einsenkung um einige μ keine Bedeutung beimessen können, zumal da die ganze Form der äußeren Atemhöhle anders ist als bei den typischen Windschutzversenkungen (Gradmann). Ebensowenig lassen sich andere xeromorphe Eigentümlichkeiten auffinden.

[1]) Den Delf entnommenen Wert 2,8 für Cakile halte ich zu niedrig; ich selbst habe den vermutlich zu hohen Wert 15 an einem stark verblühten Exemplar bestimmt. Für Suaeda gibt Delf den sicher zu hohen Wert 10,0 an. Die Differenz gegenüber meinem vielleicht etwas zu niederem Wert 3,4 dürfte in der verschiedenen Methode der Blattflächenbestimmung begründet sein.

Auch damit, daß Warming die Kleinblättrigkeit vieler Strandpflanzen, z. B. von Salsola und Suaeda, auf »dasselbe Bestreben nach Oberflächenverminderung wie bei den Xerophyten« zurückführt, ist der angeblich xeromorphe Bau der Halophyten nicht zu beweisen. Denn ich habe schon früher für die Heideericaceen gezeigt, daß für die transpiratorische Leistung nicht die Fläche des einzelnen Blattes, sondern die Gesamtfläche aller Blätter in Frage kommt, und ich habe als Vergleichsmaß für diese Gesamtfläche die transpirierende Fläche auf 1 g Wurzelfrischgewicht vorgeschlagen (Stocker, S. 37). Führe ich diese Berechnung für die Darß-Strandpflanzen durch (Tab. 3, Spalte X) und vergleiche die erhaltenen Werte mit den von mir früher mitgeteilten (Stocker, S. 18), so erhalte ich für die Strandpflanzen erstaunlich hohe Werte[1], die gerade bei den »kleinblättrigen« Formen Suaeda und Salsola mit 6,7 bzw. 5,1 die höchsten Beträge erreichen, die ich bisher überhaupt gemessen habe; denn der mittlere Wert von Mesophyten liegt bei etwa 0,7, der höchste Wert der Heideericaceen (Calluna) bei 4,3. Also gerade das Gegenteil von »Oberflächenverminderung« wird bei den Strandpflanzen durch die Kleinblättrigkeit erreicht. Wenn Honckenya mit einem Wert von nur 0,6 eine Sonderstellung unter den Strandpflanzen einnimmt, so erinnere ich daran, daß diese Art auch auf den Sandfeldern hinter der Vordüne konstant vorkommt, deren Arten ähnlich niedere Werte aufweisen[2].

Die morphologische Analyse der Darß-Strandpflanzen ergibt also in keinem Punkte das Vorhandensein xeromorpher Merkmale und die Ansicht Warmings (S. 417): »Es besteht also eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen Halophyten und Xerophyten« ist nicht aufrecht zu erhalten. Damit wird auch die weitere Behauptung Warmings: »in der Tat trocknen beide langsam ein, wenn sie starker Verdunstung und Trocken-

[1]) Der Wert von Cakile ist sicher zu niedrig, weil sich die untersuchte Pflanze schon stark auf dem absteigenden Ast der Vegetationskurve befand. Auf die Verhältnisse bei Corynephorus werde ich weiter unten näher eingehen.

[2]) Diese Sonderstellung der ausdauernden Honckenya gegenüber den einjährigen Strandpflanzen Salsola, Suaeda, Atriplex und Cakile wird sich im folgenden immer schärfer ausprägen.

heit ausgesetzt werden« recht fraglich, zumal, da schon Delf 1911 für Suaeda und Sedum darauf hingewiesen hat, daß der Vorgang des Eintrocknens in wichtigen Punkten verschieden verläuft. Aufgabe des nächsten Abschnittes soll es sein, diese physiologischen Fragen experimentell zu klären; dies ist schon deshalb unbedingt notwendig, weil sich aus dem Fehlen xeromorpher Merkmale noch kein sicherer Schluß auf eine lebhafte Transpiration ziehen läßt, wie Senns Versuche mit Alchemilla vulgaris und die meinigen mit Oxalis acetosella gezeigt haben.

4. Die Transpirationsgröße der Strand- und Dünenpflanzen am Standort.

Qualitative Untersuchungen über die Transpiration der Halophyten wurden schon bald nach Aufstellung der Schimperschen Theorie durch die Behauptung Stahls, daß die Halophyten ihre Spaltöffnungen nicht schließen könnten, angeregt. Alle Untersucher (Rosenberg, Delf, Montfort) fanden am natürlichen Standort ein normales Funktionieren der Spaltöffnungen und glaubten, aus der raschen Rötung von Kobaltpapier auf eine lebhafte Transpiration schließen zu müssen. Quantitative Messungen hat an den europäischen Küsten bisher nur Delf gemacht. Dabei ergab sich als hundertfache relative Transpiration für Salsola Kali 64, für Salicornia herbacea 32 und für Suaeda etwa 50[1]. Das sind im Vergleich zu Mesophyten außerordentlich hohe Werte, wahrscheinlich fehlerhaft hohe. Denn die Delfsche Methodik ist sehr anfechtbar: Die Zahl der untersuchten Arten war sehr klein, es wurde mit abgeschnittenen Pflanzenteilen, teilweise sogar mit einzelnen Blättern gearbeitet und die Versuche fanden unter unnatürlichen Bedingungen, meistens im geschlossenen Zimmer statt. Daher schien es mir notwendig, eine größere Zahl von Strand- und Dünenpflanzen und zum Vergleich Pflanzen der Sandflächen hinter den Dünen an ihrem natürlichen Standort auf ihre Transpirationsgröße wägend zu untersuchen. Leider war es mir nicht möglich, die Versuche ganz exakt mit eingetopften, bewurzelten Pflanzen durchzuführen. Ich mußte mich auf die

[1]) Der Wert von Suaeda ist von mir nach den lückenhaften Daten des ersten Versuchs von Delf geschätzt.

Untersuchung von unmittelbar vor Versuchsbeginn abgeschnittenen größeren Exemplaren beschränken und erhielt dabei vermutlich zu kleine absolute Transpirationswerte, weil nach den Erfahrungen von Rosenberg und Delf während der $1\frac{1}{2}$ Stunden Versuchsdauer wahrscheinlich Schluß der Spaltöffnungen eintrat. Aber relativ untereinander, und darauf kommt es bei unserer Fragestellung hauptsächlich an, dürften nach meinen früheren Erfahrungen die Werte ohne großen Fehler vergleichbar sein, da alle Arten unter denselben Bedingungen exponiert waren und die Expositionszeit so kurz bemessen war, daß bei keinem Exemplar sichtbares Welken eintrat. Die gleichzeitige Transpirationsmessung an 2 Callunapflanzen gab die Möglichkeit, die relativen Transpirationsgrößen der Strand- und Dünenpflanzen an diejenige der von mir früher untersuchten 31 Arten von Heide-, Moorpflanzen, Mesophyten usw. anzuschließen und damit eine breite Vergleichsbasis zu schaffen.

Der Versuch (Tab. 3) fand am Strand des Darß am 7. August 1923 statt. Die Versuchspflanzen befanden sich infolge einer vorhergegangenen längeren Regenperiode in frischem, turgeszentem Zustand. Am Versuchstag selbst war klares sonniges Wetter; um 11^{15} a. notierte ich: Lufttemperatur 21^{0}, relat. Feuchtigkeit 87%, schwacher Ostwind von 2,2 m./sek. in 2 m Höhe über dem Erdboden und von 0,5 m./sek. in 10 cm Höhe über dem Boden. Versuchsdauer: 10^{00} a. bis 12^{30} p. Die atmosphärischen Bedingungen blieben während der ganzen Versuchsdauer im wesentlichen unverändert, was auch daraus hervorgeht, daß die beiden Callunaexemplare, welche absichtlich als erste und letzte Versuchspflanze exponiert wurden, denselben Transpirationswert ergaben. Als Versuchspflanzen wurden gewählt: aus der Sandstrandassoziation Suaeda maritima Dum., Atriplex hastatum L., Salsola Kali L., Honckenya peploides Ehrh. und Cakile maritima Scop., aus der Vordünenassoziation Elymus arenarius L., Ammophila arenaria Link. und Calamogrostis epigeios Roth., aus der Assoziation der Sandfelder und tertiären Dünen Calluna vulgaris Salisb., Corynephorus canescens P. B., Helichrysum arenarium DC., Galium Mollugo L. und Hieracium umbellatum L. Die Pflanzen wurden in einem oder mehreren guten Exemplaren dicht über dem Boden abgetrennt, sofort auf 0,01 g genau gewogen und an einer offenen Stelle des Sandfeldes in natürlicher Stellung $1\frac{1}{2}$ Stunden exponiert. Nach Ablauf dieser Zeit erfolgte die zweite Wägung zur Feststellung des Transpirationsverlustes. Zu Hause wurde dann die transpirierende Fläche nach den in meiner früheren Arbeit geschilderten Methoden bestimmt. An Einzelheiten erwähne ich: Die Blattflächen von Corynephorus wurden als Zylinderflächen berechnet, die von Calluna und Salsola nach der von mir früher (Stocker, S. 5) für Calluna beschriebenen Methode, die von Suaeda als Zylinderfläche, wobei als Durchmesser nach der früher (Stocker, S. 6) für Sedum angegebenen Methode

das Mittel des unter dem Mikroskop gemessenen größten und kleinsten Durchmessers genommen wurde, und die von Galium und Honckenya endlich nach dem früher für Erica angegebenen Verfahren (Stocker, S. 4). Überall ist unter Blattfläche die Summe der Flächen der Blattober- und Unterseite verstanden, auch bei den Rollblättern von Ammophila. Dagegen sind bei Calluna, Corynephorus, Elymus, Ammophila und Calamogrostis die Rinnen, in welche die Spaltöffnungen versenkt liegen, nicht mitgerechnet. Die Oberflächen der nicht verholzten Stengel und Blattscheiden wurden ebenfalls bestimmt und wie in meiner früheren Arbeit mit 40% ihres Betrages den Blattflächen zugeschlagen, um die »transpirierende Fläche« zu erhalten, die allen folgenden Berechnungen zugrunde gelegt ist.

Tabelle 3. Transpirationsversuch am Darßstrand, 7. 8. 23, 10^{00} a. bis 12^{30} p. Nähere Erklärung im Text.

A.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
Corynephorus canescens	0,2	0,07	20*	—	—	0,3	0,7	11	0,7	6,4
Calluna vulgaris I	0,7	0,22	5	—	—	1,1	1,2	21	1,4	4,3
„ „ II	0,7	0,22	5	—	—	1,1	1,1	18	1,4	4,3
Elymus arenarius	0,8	0,24	7	—	—	0,7	0,4	7	0,3	0,7
Calamogrostis epigeios	0,8	0,26	7	—	—	0,9	0,6	10	0,5	1,2
Ammophila arenaria	0,9	0,29	10	—	—	0,8	0,4	6	0,2	0,4
Helichrysum arenarium	1,1	0,36	—	—	—	1,5	0,9	15	0,6	1,0
Suaeda maritima	1,3	0,40	2	68	12	3,2	0,7	12	4,1	6,7
Galium Mollugo	1,8	0,58	2	78	22	2,7	1,0	16	0,5	0,6
Atriplex hastatum	1,9	0,59	4	168	9	2,5	1,0	16	2,3	2,6
Salsola Kali	2,1	0,65	5	61	23	1,8	0,6	10	4,9	5,1
Honkenya peploides	2,4	0,76	6	108	16	1,9	0,7	11	0,7	0,6
Hieracium umbellatum	2,7	0,81	3	103	19	3,3	1,0	16	0,6	0,5
Cakile maritima	9,2	2,89	2	108	15	6,5	1,2	19	4,6	1,1

A. Sandstrandpflanzen in Fettdruck.
I. Transpiration der Flächeneinheit, bezogen auf Erica als Einheit.
II. Stündliche Transpiration auf 1 qdm transpirierende Oberfläche in g.
III. Dicke der Epidermisaußenwand in μ. * einschließlich des Sklerenchymmantels.
IV. Anzahl der Spaltöffnungen pro qmm im Durchschnitt der Ober- und Unterseite.
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 diejenige von Erica als Einheit.
VIII. Stündliche Transpiration in % des Gesamtwassergehaltes.
IX. Transpiration auf 1 g Wurzelfrischgewicht, bezogen auf Erica als Einheit.
X. Transpirierende Oberfläche in qdm auf 1 g Wurzelfrischgewicht.

Die stündlichen Transpirationsraten auf 1 qdm transpirierende Fläche während der Versuchszeit am Mittag des 7. August 1923 sind in Tab. 3, Spalte II mitgeteilt. Um diese Daten mit den Transpirationsgrößen der zahlreichen von mir früher unter-

suchten Arten vergleichen zu können, sind sie in Spalte I auf Erica als Einheit umgerechnet, entsprechend der Spalte I der Tab. 2 auf S. 18 meiner früheren Arbeit in dieser Zeitschr., 1923, **15**; das für diese Umrechnung notwendige Verhältnis (0.22 : 0,7) lieferten die beiden mituntersuchten Callunapflanzen. Ein Vergleich der beiden Tabellen gibt für die Transpiration der Flächeneinheit folgendes Bild: Wir haben in Corynephorus canescens mit dem Transpirationswert 0,2 eine ausgesprochen schwach transpirierende Pflanze vor uns, die sogar noch Cereus (0.4) unterbietet; ein Blick auf die Abb. 1, S. 301 erklärt dieses Ergebnis. Dann folgen die Dünengräser mit Werten von 0,8—0,9, die etwa denen von Calluna, Erica und Empetrum entsprechen und in welchen die xeromorphen Eigentümlichkeiten ihres Blattbaus (Abb. 2) deutlich zum Ausdruck kommen. Dagegen erweisen sich die Arten der Sandfelder, Gallium Mollugo 1.8, Hieracium umbellatum 2,7 als typische Mesophyten entsprechend ihrem Blattbau; nur Helichrysum arenarium zeigt mit 1,1 eine etwas eingeschränkte Transpiration. Die charakteristischen Strandpflanzen endlich reihen sich mit Werten von durchschnittlich 1.9—2.4[1] ebenfalls den Mesophyten ein. Es ergibt sich also, daß die Darß-Strandpflanzen entsprechend ihrem Blattbau (Abb. 3—5) keinerlei Einschränkung ihrer Transpiration vornehmen und daß sie auch gemäß ihrem physiologischen Verhalten nicht als Xerophyten betrachtet werden können[2].

Auch die Transpiration auf 1 g Blatttrockengewicht (Spalte VI, der Inhalt der Spalten geht mit der Tab. 2 meiner früheren Arbeit mit Ausnahmen der Spalten II und VIII parallel) läßt keine Eigentümlichkeit der Strandpflanzen hervortreten, die auf Xerophytismus hinweist. Von besonderem Interesse sind die Zahlen der Spalten VII und VIII, die die Transpiration zur

[1]) Der Wert 1,3 für Suaeda ist wahrscheinlich etwas zu klein, weil die bei dieser Pflanze sehr schwer zu bestimmende Blattfläche zu groß gefunden wurde, während der Wert 9,2 für Cakile aus dem früher erwähnten Grund (Fußnote S. 307) anormal hoch sein dürfte.

[2]) Dabei ist zu beachten, daß die Werte der vorliegenden Arbeit vermutlich etwas zu klein sind im Verhältnis zu denen der früheren, da hier mit abgeschnittenen, dort mit bewurzelten Pflanzen gearbeitet wurde.

Sukkulenz in Beziehung bringen. Die Spalte VII gibt die Transpiration in $^0/_0$ des Gesamtwassergehalts der ober- und unterirdischen Teile, umgerechnet auf Erica als Einheit. Die typischen Sukkulenten treten hierbei mit Werten von 0,01 (Cereus) bis 0,1—0,3 (Sempervivum und Sedumarten) auf, die Strandpflanzen dagegen mit solchen von 0,6—1,2 (Suaeda 0,7, Atriplex hastatum 1,0, Salsola 0,6, Honckenya 0,7, Cakile 1,2). Das besagt, daß die Strandpflanzen von ihrer Sukkulenz einen ganz anderen Gebrauch machen als die Kakteen und, weniger ausgeprägt, auch als die Sempervivum- und Sedumarten. Die letzteren benützen das gespeicherte Wasser als Vorrat für lange Trockenzeiten und gehen deshalb mit ihm sparsam um, die Strandpflanzen dagegen gebrauchen es gewissermaßen nur als Tagesration und betreiben damit während der warmen Tageszeit eine äußerst lebhafte Transpiration. Aus Spalte VIII ergibt sich, daß an dem keineswegs besonders warmen oder trockenen Versuchstag während 1 Mittagstunde von den untersuchten »sukkulenten« Halophyten 10—19 $^0/_0$ ihres Gesamtwasservorrates durch Transpiration abgegeben wurde. Bedenkt man, daß der in Rechnung gesetzte Gesamtwasservorrat die Differenz zwischen Frisch- und Trockengewicht ist und daher nur teilweise für Transpirationszwecke zur Verfügung steht, berücksichtigt man weiterhin, daß bei dem Versuch mit abgeschnittenen Pflanzen die absolute Transpirationsgröße zu klein gefunden wurde und rechnet man nur mit einem »Achtstundentag« lebhafter Transpiration, so kommt man bei vorsichtiger Schätzung zu dem Ergebnis, daß die Strandpflanzen ihren »sukkulenten« Wasservorrat an heiteren Tagen wenigstens 1- bis 2 mal täglich durch Transpiration umsetzen, während der von mir in Bremerhaven untersuchte Cereus täglich nur $^2/_{100}$ seines Vorrates aufzehrte und die großen Kakteen Arizonas nach McDougal während der ganzen Trockenperiode nur die Hälfte ihres Wasservorrats aufbrauchen.

Wir kommen also auch vom physiologischen Standpunkt aus in jeder Beziehung zu der Ansicht, daß die Sukkulenz der Darß-Strandpflanzen in keiner Beziehung zu einer Xerophilie steht, daß im Gegenteil diese Strandpflanzen Pflanzen mit sehr lebhafter Transpiration sind.

5. Der Wasserhaushalt der Strand- und Dünenpflanzen.

Die starke Transpiration der Strandpflanzen des Darß führt mit Notwendigkeit zu der Frage: Wie beschaffen die Strandpflanzen diese großen Wassermengen? Wir stoßen dabei mit dem Ausgangspunkt der Schimperschen Halophytentheorie zusammen, nämlich mit der Annahme, daß das salzreiche Bodenwasser infolge seines osmotischen Druckes der Aufnahme durch die Wurzeln bedeutenden Widerstand entgegensetzt. Ist diese Annahme richtig, so ist zur Erklärung der starken Transpiration entweder eine große Ausdehnung des Wurzelwerks oder irgendeine physikalische Eigentümlichkeit der Wurzelzellen zur Überwindung des Gegendrucks zu erwarten. Um zunächst die letztere Möglichkeit zu erörtern, so wäre dabei an einen gesteigerten osmotischen Druck der Wurzelzellen zu denken, eine Möglichkeit, die besonders nahe lag, seit Fitting an Wüstenpflanzen Drucke von 100 und mehr Atmosphären nachwies. Es scheint aber nicht, daß diese Möglichkeit bei unseren Strandpflanzen verwirklicht ist. Über die osmotischen Drucke in ihren Wurzelhaaren liegen zwar, wie übrigens auch für die Wüsten- und Alpenpflanzen, noch keine Messungen vor; aber für die Blattzellen von Strandpflanzen hat Geßner bei Cuxhaven Werte ermittelt, die nicht von denen salzfrei wachsender Mesophyten (Hannig, Gante) verschieden sind. Geßner verzeichnet folgende, in Volumnormalitäten einer Rohrzuckerlösung ausgedrückte osmotische Werte der Blattepidermis:

Auf trockener Wiese:		Am Sandstrand:	
Euphrasia Odontites	0,60—0,69	Elymus arenarius	0,40—0,50
Ononis spinosa	0,49	Cakile maritima	0,38—0,43
Armeria maritima	0,53—0,54	Salsola Kali	0,42—0,44
		Honckenya peploides	0,42—0,45
In der Nähe des Strandes:		**Regelmäßig überflutet.**	
Jasione montana	0,36—0,45	Scirpus maritimus	0,59—0,65
Gentiana pneumonanthe	0,48—0,51	Salicornia herbacea	0,84—0,86[1]
Chrysanthemum segetum	0,38—0,40	Triglochin maritima	0,95—1,03

[1]) In einem Salzsumpf der Sahara dagegen bestimmte Fitting bei Salicornia herbacea osmotische Drucke zwischen 40 und 70 Atmosphären.

Man sieht, daß die Sandstrandpflanzen wie Cakile, Salsola und Honckenya in ihren Werten sich durchaus wie Mesophyten verhalten, ja eher hinter diesen zurückbleiben. Erst die »Gezeitenpflanzen«, die auf dem Watt bei Flut regelmäßig mit dem bei Cuxhaven 2,2—2,7 % Salz enthaltenden Meerwasser in Berührung kommen, weisen höhere Druckwerte auf, die aber 1,03 v. n.-Rohrzucker, also etwa 23 Atmosphären nicht überschreiten und damit weit unter Fittings Wüstenpflanzen bleiben. Wenn auch die sehr wünschenswerte Untersuchung der osmotischen Verhältnisse in den Wurzeln noch aussteht, so liegt doch nach den bisherigen Erfahrungen Ruhlands an Statice Gmelini und denen anderer Beobachter (Hannig) kein Grund vor, in den Wurzeln höhere Werte anzunehmen als in den Blattzellen. Mit der Annahme eines erhöhten osmotischen Drucks in den Wurzelzellen läßt sich also die starke Wassersaugung der Strandpflanzen nicht erklären.

Wir wenden uns daher zu der anderen Möglichkeit, welche die Schimpersche Annahme einer erschwerten Wasseraufnahme stützen könnte, nämlich dem Vorhandensein eines außergewöhnlich ausgedehnten Wurzelwerkes. Aber auch diese Möglichkeit trifft in Wirklichkeit für einen großen Teil der Strandpflanzen nicht zu. Im Gegenteil, das Wurzelwerk von Cakile, Salsola, Suaeda und Atriplex ist außergewöhnlich klein und außergewöhnlich wenig in die Tiefe und Breite gehend. Die genannten Arten treten damit in scharfen Gegensatz zu den fast unergründlichen Grundachsen und Wurzelsystemen von Elymus, Ammophila, Calamogrostis epigeios, Triticum junceum und Honckenya peploides, alles Pflanzen, die für den Strand nicht eigentlich Charakterpflanzen sind, sondern mehr oder weniger auch den Flugsanddünen und Sandflächen hinter den Dünen angehören. Um einige Vergleichszahlen zu nennen, so waren die längsten Wurzeln von 3 Salsola Kali-Pflanzen von 20—25 cm Höhe nur 20—30 cm lang. Ähnliche Zahlen maß ich bei Cakile, Suaeda und Atriplex hastatum, während für Ammophila Buchenau Längen bis zu 5 m angibt. Will man die Gewichte der Wurzelwerke vergleichen, so bildet man am einfachsten den Quotienten $\frac{\text{Gewicht der oberirdischen Teile}}{\text{Gewicht der unterirdischen Teile}}$.

Diese Quotienten habe ich in Tab. 2, S. 305 zusammengestellt und sie beweisen wiederum die relative Kleinheit des Wurzelwerks vieler Strandpflanzen, auch wenn man den Einfluß der Sukkulenz durch Wahl des Trockengewichtes ausschaltet. Da der Vergleich dieser Quotienten, namentlich, wo es sich um ein- und mehrjährige Arten handelt, eine nur rohe Methode darstellt und meine Berechnungen teilweise auf einem wenig umfangreichen Material fußen, will ich die in Tab. 2 mitgeteilten Zahlen nicht im einzelnen diskutieren. Ich mache nur darauf aufmerksam, daß bei den »typischen« Sukkulenten wie den Kakteen und Crassulaceen das Wurzelwerk relativ viel schwerer ist als bei den sukkulenten Strandpflanzen, daß unter den letzteren das nur schwach sukkulente Atriplex hastatum ein verhältnismäßig größeres Wurzelwerk aufweist und daß Honckenya peploides auch bei dieser Berechnungsweise sich zu den Dünengräsern gesellt. Zur Vervollständigung der Tabelle erwähne ich noch, daß Riede als Frischgewichtsquotienten angibt: für krautige Leguminosen 3, für Ranunculus aquatilis 4, für Elodea crispa 37 und für Potamogeton lucens 40.

Einen besseren Maßstab als die Gewichtsquotienten liefert der Quotient $\frac{\text{transpirierende Oberfläche,}}{\text{Wurzelfrischgewicht}}$ den man in Spalte X der Tab. 3 (S. 310) berechnet findet. Bei dieser Betrachtungsweise verstärkt sich noch der bisherige Eindruck von der Kleinheit des Wurzelwerkes der Strandpflanzen. Denn Suaeda und Salsola übertreffen mit den Werten 6,7 und 5,1 sogar die Heidericaceen[1] (Calluna 4,3, Empetrum 3,5, Erica 2,2), von denen ich früher nachwies, daß sie ein verhältnismäßig kleines Wurzelwerk haben, während die Werte der Mesophyten fast ohne Ausnahme unter 1,0[2] liegen.

Daß das Wurzelwerk von Suaeda, Salsola, Atriplex hastatum und Cakile — es sind dies alles einjährige Arten im Gegensatz zu den ausdauernden Gräsern und Honckenya — trotz seiner außergewöhnlichen Kleinheit eine außerordentlich große Wassersaugfähigkeit besitzt, ergibt sich außer aus dem

[1]) Vgl. Tab. 2, Sp. X meiner früheren Arbeit, diese Zeitschr. 1923, S. 18.

[2]) Der erstaunlich hohe Wert von Corynephorus erklärt sich offenbar aus seinem außergewöhnlichen Transpirationsschutz.

schon im vorigen Kapitel Gesagten auch aus dem Quotienten $\frac{\text{tägliche Transpiration}}{\text{Wurzelfrischgewicht}}$ (Tab. 3, Spalte IX der vorliegenden und Tab. 2, Spalte IX meiner früheren Arbeit). Dieser Quotient gibt trotz der ihm anhaftenden Schwächen zur Zeit den besten Wertmesser für die Wasserökologie einer Pflanze[1]. Nach Ausweis dieses Quotienten überragen die einjährigen sukkulenten Strandpflanzen in der Leichtigkeit ihrer Wasserbeschaffung alle von mir untersuchten Arten anderer Assoziationen in erstaunlichem Ausmaß: Den Strandpflanzen Salsola, Cakile und Suaeda mit Werten von 4,9—4,1 und Atriplex hastatum mit 2,3 folgen erst in weitem Abstand Calluna, Empetrum und Erica mit 1,4—1,0, die Mesophyten mit durchschnittlich etwa 0,7, Sempervivum mit 0,3 und Cereus mit nur 0,08. Honckenya geht auch hier mit 0,7 abseits der einjährigen Strandpflanzen und Elymus und Ammophila verraten mit Werten von 0,3 bzw. 0,2 deutlich ihre xerophilen Neigungen.

Fassen wir die physiologischen Ergebnisse zusammen und setzen wir sie in Beziehung zu den floristischen Anschauungen, die wir uns früher gebildet haben, so ergibt sich folgendes Bild: Die Strandpflanzen zerfallen in 2 Gruppen: Die erste setzt sich aus einjährigen, zur Sukkulenz neigenden Arten zusammen, welche trotz eines außerordentlich kleinen Wurzelwerkes äußerst lebhaft transpirieren. In diese Gruppe gehören sowohl Strandpflanzen, die ausschließlich auf Sand vorkommen (Cakile, Salsola), als auch solche, die auf Sand und Ton vorkommen (Suaeda, Atriplex). Dabei sind keine wesentlichen Unterschiede in der Transpirationsgröße und dem Wasserhaushalt zwischen den exklusiven Sandpflanzen und den auch auf Tonboden gedeihenden Arten wie Suaeda vorhanden. Eine Voraussetzung[2] für das Vorkommen dieser Gruppe ist offenbar eine gewisse dauernde Feuchtigkeit des Bodens, und in der Tat entwickeln sich die ihr angehörigen Arten — man vergleiche die Tab. 1 — auf den flachen und dem Wasser benachbarten Teilen, während

[1]) Wegen der Begründung des Quotienten muß ich auf meine frühere Arbeit S. 27 verweisen.

[2]) Ich berücksichtige hier nur die Wasserversorgung. Ein vollständiges Bild der Lebensbedingungen wird später gegeben werden.

sie auf den höheren Strandteilen meist nur noch in verkümmerten Exemplaren angetroffen werden. Die zweite Gruppe der Strandpflanzen bilden Triticum junceum und Honckenya. Es sind dies ausdauernde Arten mit tiefgehendem Wurzelwerk, die infolgedessen auch an den höheren, trockeneren Strandteilen genügend Wasser finden und selbst auf die unteren Teile der Dünen hinaufsteigen. Da trockener Sand leicht zu Flugsand wird, sind diese Arten auch auf das Verschüttetwerden angepaßt (bez. Honckenya vgl. Warming, S. 440). Die Transpiration entspricht bei Honckenya, auf die Flächeneinheit bezogen, derjenigen der ersten Gruppe, ist also recht bedeutend, auf das Wurzelgewicht bezogen, ist sie aber gering und nähert sich derjenigen der Dünenpflanzen. Für Triticum junceum besitze ich keine Daten, vermutlich nähert sich bei dieser Pflanze auch der Transpirationswert der Flächeneinheit dem der Dünenpflanzen. Die Dünengräser selbst, Ammophila und Elymus, sind deutliche Xerophyten, die trotz riesigem Wurzelwerk ihre Transpiration stark einschränken. Die Pflanzen der Sandflächen und tertiären Dünen, die wir nur zum Vergleich herangezogen haben, zeigen ein verschiedenes Verhalten: teils beobachtet man lebhafte Transpiration mit großem Wurzelwerk (Hieracium umbellatum, Galium Mollugo), teils mäßigere Transpiration (Helichrysum arenarium), teils äußerst eingeschränkte Transpiration mit sehr kleinem Wurzelwerk (Corynephorus canescens).

Für die Dünengräser und für einen Teil der Strandpflanzen, nämlich Triticum junceum und Honckenya, bestätigen also meine Untersuchungen die Ansichten, die man sich bisher über diese Arten gemacht hat: Sie sind ausgesprochene Sandpflanzen, angepaßt an Flugsand und Trockenheit der oberen Sandschichten; wenigstens die Dünengräser sind als Xerophyten anzusprechen. Für den anderen Teil der Strandpflanzen[1] dagegen (Suaeda, Atriplex, Salsola, Cakile) widerlegen meine Ergebnisse die bis-

[1]) Der tiefgehende Unterschied zwischen den Dünenpflanzen und den Strandpflanzen vom Chenopodiaceentyp kommt auch in dem von Montfort untersuchten Guttations- und Blutungsvermögen zum Ausdruck. Während erstere (Elymus, Ammophila) guttieren und schwach bluten, war bei den letzteren (Salsola, Cakile) keine dieser Tätigkeiten nachzuweisen, obgleich die Pflanzen unmittelbar nebeneinander wuchsen. Montfort betont richtig, daß diese Verhältnisse nicht zugunsten der Schimperschen Theorie ausgelegt werden können.

herige Auffassung dieser Arten als Xerophyten und weisen sie im Gegenteil in die Gruppen der Mesophyten, ja vielleicht sogar der Hygrophyten, und ich bin nach meinen Beobachtungen an der Nordseeküste davon überzeugt, daß dasselbe auch für Salicornia herbacea, Spergularia salina, Triglochin, Aster tripolium usw. gilt. Das sind aber gerade die Strandpflanzen, in welchen man nach ihrem Standort am ehesten »Halophyten« vermuten möchte. Hier scheint, wenn man die Leichtigkeit bedenkt, mit der diese Arten trotz ihres kleinen Wurzelwerkes das Wasser aus dem Boden aufnehmen, ein Mißverhältnis und Widerspruch vorzuliegen zwischen den Bedingungen des vermeintlichen Salzbodens und der Transpirationsleistung der Pflanze. Eine Klärung dieser Sachlage ist von einer Analyse der Bodenverhältnisse zu erwarten, der wir uns nun zuwenden.

6. Der Wasser- und Salzgehalt des Strand- und Dünenbodens und das Problem seiner »physiologischen Trockenheit«.

Bei allen drei von mir am Darß untersuchten Assoziationen, derjenigen des Sandstrandes, derjenigen der Vordünen und derjenigen der Sandfelder und Tertiärdünen, handelt es sich um Sandböden. Für die ebenen Sandfelder zwischen Vordüne und Wald werden die Wasserverhältnisse ähnliche sein wie für die von mir früher (a. a. O. S. 15) untersuchten reinen Sandböden der nordwestdeutschen Heidebezirke: der Boden kann in Trockenperioden einen gewissen, wenn auch nicht sehr bedeutenden Grad von Trockenheit erreichen, wenigstens in seinen oberen Schichten. In den tieferen Schichten dagegen wird stets genügend Feuchtigkeit vorhanden sein, einmal weil das Klima Pommerns keine langen Trockenperioden kennt, und dann vor allem auch, weil die geringe Höhe der Sandfelder — nach Ottos Profilen etwa 1 m und weniger über dem Meeresspiegel — einen in geringer Höhe unter der Erdoberfläche liegenden Grundwasserspiegel vermuten läßt. Da nach Ramann (S. 342) feinkörnige Sande eine kapillare Hebung des Wassers um etwa $^1/_2$ m über den Grundwasserspiegel bewirken, wird es den Pflanzen der Sandfelder (Helichrysum, Galium, Hieracium,

Honckenya), die sämtlich ein tiefgehendes Wurzelwerk haben, nicht schwer fallen, sich jederzeit genügend Wasser zu verschaffen.

Tabelle 4. Darß-Bodenanalysen der obersten 15 cm-Schicht. Anfang August 1923 [1].

Nr.	Standort	Wassergehalt in % des Trockengewichts	Salzgehalt in 100 g lufttrockener Erde	Salzgehalt der Bodenlösung in %
1	Flacher, feuchter Sandstrand	8,6	0,018 g	0,21
2	Flache Vordüne	1,2	0,004 ,,	0,33
3	Kamm einer 1,5 m hohen Vordüne	0,95	0,003 ,,	0,32
4	Salzsumpf an der Lagune	32,3	0,109 ,,	0,34
5	Wiese am Hochwasserdeich in Prerow	12,8	0,020 ,,	0,16

Erläuterungen zu den einzelnen Nummern:

Nr. 1. 11 m von der Wasserlinie neben Cakile (vgl. Tab. 1, Querschnitt III). Reiner Sand.

Nr. 2. 110 m von der Wasserlinie in demselben Querschnitt, Phragmites, Elymus, Calamogrostis epigeios usw. Flugsand.

Nr. 3. Elymus, Flugsand.

Nr. 4. Odontites litoralis, Erythraea linariifolia, Aster tripolium usw. Sand mit Spuren von Humus.

Nr. 5. Höchstens bei Sturmfluten von Seewasser berührt; Armeria maritima. Sand mit wenig Humus.

Sehr viel ungünstiger sind die Wasserverhältnisse auf den Kämmen der Vordünen, wo der Wassergehalt in den oberen Bodenschichten leicht auf 1 % und weniger herabsinkt (Tab. 4, Nr. 2 und 3). Damit in Einklang steht das Verhalten der Dünengräser Ammophila, Elymus und auch Calamogrostis epigeios, die einerseits mit ihrem Wurzelwerk — Buchenau gibt für Ammophila Längen von 3—5 m an! — weit in die tiefen, dem Grundwasser naheliegenden und infolge der Schutzwirkung des oberflächlichen trockenen Sandes stets noch feuchten Schichten hinabgehen, und die anderseits durch die xeromorphe Ausbildung ihrer Blätter die Wasserabgabe einschränken. Die tiefgehenden Grundachsen und Wurzelsysteme sind aber nicht nur für die Wasserbeschaffung wichtig, sondern auch für das Leben im Flugsand der Dünen mit seinen stets wechselnden

[1]) Die Bodenproben wurden an heiteren Vormittagen der sonst regenreichen ersten Augusttage entnommen.

Aufschüttungen und Auswehungen unentbehrlich[1]. Demgegenüber ist es interessant zu sehen, wie auf den offenen Stellen der tertiären Dünen, wo namentlich in der Randzone des Waldes eine stärkere Flugsandbewegung fehlt[2], uns in Corynephorus canescens ein Grastyp entgegentritt, der auf tiefe Verankerung verzichten kann, sich mit einem sehr kleinen Wurzelwerk auf die obersten trockenen Schichten beschränkt, dafür aber durch außerordentlich wirksame xeromorphe Einrichtungen seinen Wasserbedarf auf ein Minimum herabsetzt (vgl. Abb. 1).

Für die Strandpflanzen der flachen Strandteile steht bei der hohen Lage des Grundwasserspiegels auch bei einem nur 20—30 cm tiefgehenden Wurzelwerk dauernd Wasser reichlich zur Verfügung (Tab. 4, Nr. 1); die Austrocknung des Sandes erstreckt sich stets nur auf die obersten Schichten. Aber hier behauptet ja die Schimpersche Theorie der »physiologischen Trockenheit«, daß dieses Wasser trotz seiner reichlichen Menge infolge seines Salzgehaltes den Pflanzenwurzeln nur schwer zugänglich sei. Nun findet man über die Höhe des Salzgehaltes im Strandboden meist nur ganz allgemeine Annahmen wie etwa, daß sie im allgemeinen rund 3 % betrage. Es ist klar, daß man mit einer solchen Annahme ökologisch wenig anfangen kann. Zutreffen wird sie bei entsprechendem Salzgehalt des Meerwassers vielleicht bei einer Überflutung des Strandes. Sobald aber der Strand trocken liegt, wird sich die Salzkonzentration rasch ändern: Sie kann verringert werden durch Auswaschung durch Regen und Grundwasserströme, vergrößert durch Austrocknung des Bodens. Aber auch andere Faktoren, wie z. B. Verdampfung und Kondensation von Wasser innerhalb des Bodens infolge von Temperaturdifferenzen zwischen den einzelnen Bodenschichten können den Salzgehalt beeinflussen,

[1]) Buchenau und Reinke (1909, z. B. S. 23) geben dafür schlagende Beispiele und Abbildungen. Nach letzterem Autor sind die beiden Ammophilaarten so sehr an die zeitweise Verschüttung durch Flugsand angepaßt, daß sie auf ruhenden Sandflächen nicht zur vollen Entwicklung gelangen können. Ob auch manche Eigentümlichkeiten des Blattbaus als Schutzeinrichtungen gegen die schleifende Wirkung des Flugsandes gedeutet werden können, wie Buchenau meint, wage ich nicht zu entscheiden.

[2]) Ein typisches Bild dieser Dünen gibt Reinke 1911 in seiner Fig. 9.

so daß man zu brauchbaren Feststellungen nur auf Grund tatsächlicher Bodenanalysen kommen kann.

Systematische Untersuchungen dieser Art liegen von Kearney vor, der an einigen Punkten der Ost- und Westküste der Vereinigten Staaten den Gehalt des Bodens an leichtlöslichen Salzen, bezogen auf das Trockengewicht des Bodens, mittels der elektrischen Widerstandsmethode maß. Der Gehalt an Salzen betrug auf je 100 g trockenen Boden innerhalb der obersten 30 bzw. 60 cm von »salt marsh« Böden der Küsten von Massachusetts und Virginia im Juli 1,5—2,6 g, im Dezember nur 0,3 g bei einem Salzgehalt des Meerwassers von 3,2 %. Es handelte sich dabei um Standorte von Salicornia, Statice und teilweise auch Fucus, um Stellen, die regelmäßig durch das Hochwasser der Gezeitenströmung überflutet wurden. Auf dem Sandstrand oberhalb der normalen Flutgrenze, also einer unserem Darßstrand entsprechenden Zone, wurden an denselben Küsten in einer Assoziation von Honckenya peploides Atriplex arenaria, Salsola Kali, Cakile americana, Ammophila arenaria usw. nur 0,003—0,03 g Salz gefunden, an der kalifornischen Küste dagegen etwa 0,13 g innerhalb einer Vegetation[1], die Kearney als viel ausgeprägter halophytisch-xerophytisch bezeichnet als die eben genannte der Ostküste. Die sekundären Dünen endlich, die an der Ostküste untersucht wurden, zeigten nur 0,003—0,004 g Salz. Da gute Kulturböden im Osten der Vereinigten Staaten 0,02—0,2 g leicht lösliche Salze enthalten und da als salzempfindlich geltende Kulturpflanzen wie Luzerne, Gerste und Baumwolle noch auf Böden mit 1,0 g Salz fortkommen, lehnt Kearney es ab, die von ihm untersuchten Strand- und Dünenböden als »Salzböden« zu bezeichnen, im Gegenteil, er reiht sie teilweise in die »salzarmen« Böden ein[2]. Ähnliche Zahlen wie Kearney für Nordamerika gibt Geßner für die Nordseeküste bei Cuxhaven (Salzgehalt des Meeres 2,2—2,7 %). Dort enthielten im August Schlick und Sandschlick im Wattenmeer 0,3—0,4 g, der Sandstrand 0,009—0,016 g, die Dünen 0,004—0,009 g Salz auf 100 g trockene Erde.

Ich habe anfangs August am Darß in einigen Bodenproben den Salzgehalt nach der Gewichtsmethode (Rübel, S. 118) bestimmt (Tab. 4) und erhielt in je 100 g lufttrockener Erde: an einem flachen, feuchten Sandstrand, der bei hohem Wasserstand oft überflutet ist, neben Cakile maritima 0,018 g, auf den Vordünen 0,003—0,004 g, in einem »Salzsumpf« mit Aster tripolium usw. 0,109 g und auf einer »salzfreien« Wiese 0,020 g leichtlösliche Salze. Das ist dasselbe Ergebnis, wie es Kearney und Gessner fanden.

[1]) Zusammensetzung: Abronia maritima, Franseria bipinnatifida, Distichlis spicata, Heliotropium Currassavicum, Suaeda Torreyana, Atriplex leucophylla.

[2]) Typische echte Salzböden mit bis zu 3 g Salz finden sich an den Salzstellen des Binnenlandes in Südarizona. Dort wächst eine Gesellschaft charakteristischer Halophyten, wie Suaeda Torreyana, Sarcobatus vermicularis, Alleurolfea occidentalis, Atriplex lentiformis und das »salt gras« Distichlis spicata.

Nun besagt aber der Salzgehalt in g auf 100 g Boden in physiologischer Hinsicht recht wenig. Denn für die osmotische Wassersaugung der Pflanze spielt nicht das absolute Gewicht des Salzes, sondern die Salzkonzentration des Bodenwassers die entscheidende Rolle, und diese ist außer von der Salzmenge auch vom Wassergehalt des Bodens abhängig. Leider sind weder Kearney noch Gessner auf diesen Punkt aufmerksam geworden und geben den Wassergehalt ihrer Bodenproben nicht an, so daß es nicht möglich ist, die Salzkonzentration in den von ihnen untersuchten Böden zu berechnen. Kearneys weitgehende Folgerungen über die »Salzarmut« vieler Strandböden bedürfen daher einer Nachprüfung. Für die Bodenproben des Darß ließ sich die Salzkonzentration der Bodenlösung leicht aus Wasser- und Salzgehalt berechnen (Tab. 4). Das Ergebnis ist auf den ersten Blick überraschend: Der Strandboden enthält eine weniger konzentrierte (0,21 %) Salzlösung als die Vordünen (0,32—0,33 %). Bei näherer Überlegung freilich wird das Ergebnis sofort verständlich aus den sehr verschiedenen Wassergehalten der beiden Böden. Ähnliches gilt für einen Vergleich des Dünensandes Nr. 3 mit dem Sand des Salzsumpfes Nr. 4: Während der letztere der Menge nach 36mal soviel Salz enthält als der Dünensand, sind die Salzkonzentrationen beinahe gleich[1]. Vergleichen wir endlich den Strandboden mit dem »salzfreien« Wiesenboden Nr. 5, so ist die Salzkonzentration des ersteren mit 0,21 % nur unwesentlich höher als die des letzteren mit 0,16 %. Auch absolut genommen ist die Salzkonzentration von 0,21 % im Strandboden

[1]) »Daß sehr salzreicher feuchter Boden weit weniger ‚physiologisch trocken' ist als trockener Boden«, schloß schon Fitting aus der Beobachtung, daß bei Biskra gewisse Pflanzenarten in der salzarmen, aber sehr trockenen Geröll- und Felswüste einen bis zu dreimal so hohen osmotischen Druck aufwiesen als in einem Salzsumpf. Geßner machte bei Cuxhaven ähnliche Beobachtungen bei Armeria maritima, Plantago maritima und Aster tripolium. So zeigte Plantago maritima auf trockener Wiese einen osmotischen Druck von 0,61 v. n.-Rohrzucker, im Salzschlick der Oste dagegen nur einen solchen von 0,53; für Aster tripolium waren die entsprechenden Zahlen 0,72 gegen 0,61—0,64. Die Abnahme der Salzkonzentration mit zunehmendem Wassergehalt bei gleichbleibender Salzmenge im Boden erklärt auch, warum in Wüstenbezirken Kulturpflanzen an gut bewässerten Stellen noch auf sehr salzreichen Böden gedeihen.

recht gering; ich brauche nur daran zu erinnern, daß die gebräuchliche Knopsche Nährlösung etwa dieselbe Konzentration aufweist und daß der osmotische Druck einer Kochsalzlösung von 0,2% nur etwa 2 Atmosphären beträgt[1].

Es liegt daher keinerlei Anlaß vor, für den Sandstrand des Darßes eine physikalische oder physiologische Trockenheit anzunehmen. Durch Analysen belegt ist diese Feststellung zunächst nur für den Sommer. Wie die Verhältnisse im Herbst, Winter und Frühjahr liegen, wo eine öftere Überflutung stattfindet, müßte noch durch weitere Beobachtungen festgestellt werden. Ich glaube allerdings nicht, daß sich dabei ein wesentlich anderes Bild als im Sommer ergeben würde.

Eine Frage, die den Pflanzenökologen unmittelbar nicht angeht, ist die, warum die Salzkonzentration des Bodenwassers im Sandstrand in wenigen Metern Entfernung vom Meer soviel geringer ist als die Konzentration des Meerwassers. Kearney meint ,daß die Ursache dafür hauptsächlich darin zu suchen sei, daß das bei Überflutungen in den Strandboden gelangte Salz durch den Regen in die Tiefe gespült und von da durch Grundwasserströme, welche aus dem Binnenland seewärts fließen, mitgenommen wird. Durch dieselben Aussüßungsvorgänge kann man sich auch die geringe Konzentration im Salzsumpf Nr. 4 erklären, da die große Lagune, an welcher der Sumpf liegt, nur durch eine schmale seichte Rinne mit dem Meer in Verbindung steht. Die Menge und Verteilung der Niederschläge muß bei der Entsalzung des Strandbodens naturgemäß eine wichtige Rolle spielen; sie erklärt z. B. den viel höheren Salzgehalt des kalifornischen Sandstrandes gegenüber dem der amerikanischen Ostküste und des Darßstrandes. Nach Kearney bzw. Hellmann beträgt die durchschnittliche Regenmenge in:

Los Angeles Cal.	39,3 cm	jährlich,	0,5 cm	vom 1. Juni bis	30. September
Norfolk Virg.	130,2 „	„	52,0 „		„
Darß	56 „	„	24 „		„

So fällt also für den Ostseestrand des Darßes mit dem Nachweis, daß während der Vegetationszeit der Strandboden reichlich Wasser von niederer, »normaler« Salzkonzentration führt, auch das Fundament des Schimperschen Theoriengebäudes, nachdem wir schon vorher Schritt für Schritt seine anatomischen und physiologischen Konsequenzen verneinen mußten. Auch bezüglich der Wasser- und Salzverhältnisse ist der Strand scharf von der Düne zu trennen. Was wir für ersteren in Abrede stellen, nämlich die physikalische und physiologische Trockenheit, das trifft für die letztere wenigstens

[1]) Eine 0,5proz. Kochsalzlösung hat 3,9 Atmosphären osmotischen Druck, eine 1proz. 7,5 Atmosphären, eine 3proz. 21,7 Atmosphären.

in gewissem Grade zu und daraus erklärt sich, warum die charakteristischen Strandpflanzen mesomorph bis hygromorph, die charakteristischen Dünenpflanzen aber xeromorph gebaut sind und dementsprechend transpirieren.

7. Zusammenfassung der beobachteten Tatsachen; Versuch einer neuen Deutung derselben.

1[1]. Die Schimpersche Halophytentheorie basiert auf der Voraussetzung, daß Salzböden »physiologisch trocken« sind und nimmt als Folge davon einen xeromorphen Bau und eine eingeschränkte Transpiration der Salzpflanzen an. Ihre Richtigkeit ist bisher weder für Voraussetzung noch für Folgerung erwiesen. Ein klares Urteil läßt sich nur von Fall zu Fall gewinnen. In der vorliegenden Arbeit werden die Dünen und Strandstandorte des Darß an der pommerschen Küste untersucht.

2. Die Analyse der floristischen Zusammensetzung nötigt zu einer klaren Unterscheidung zwischen der Sandstrandassoziation und der (sekundären) Dünenassoziation. Die letztere ist durch die »Dünengräser« Ammophila und Elymus gut charakterisiert. Die Sandstrandassoziation dagegen enthält neben Charakterarten (Salsola, Suaeda, Cakile, Triticum junceum, Honckenya) in starker Beimischung auch Eindringlinge aus anderen Assoziationen (Dünengräser, Phragmites, Scirpus maritimus, Atriplex hastatum), was nicht für extreme edaphische Bedingungen im Sinne der Schimperschen Theorie spricht.

3. Die Dünengräser zeigen unverkennbare xeromorphe Merkmale. Bei den saftreichen Strandpflanzen (Salsola, Suaeda, Atriplex, Honckenya, Cakile) dagegen sind keine xeromorphen Kennzeichen aufzufinden. Alles, was in der Literatur als xeromorphe Merkmale angegeben wird, ist unrichtig oder anders zu deuten. Eine Neigung zur Sukkulenz ist zwar vorhanden, aber der »Grad der Sukkulenz« und die Größe der transpirierenden Oberfläche auf 1 g Wurzelfrischgewicht zeigt, daß die Sukkulenz der Strandpflanzen anderer Natur als die typischer Xerophyten, z. B. der Kakteen, ist. Auch die »Kleinblättrigkeit« mancher Formen hat mit Xeromorphie nichts zu tun.

[1]) Die Nummern sind die der entsprechenden Kapitel des vorhergehenden Textes.

4. Die Messung der Transpirationsgröße der Flächeneinheit ergibt in Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden, daß die Dünenpflanzen nach den Xerophyten hinneigen, die saftreichen Strandpflanzen aber entgegen der bisherigen Lehrmeinung eine sehr lebhafte Transpiration besitzen. Dabei wird der Wasservorrat der sukkulenten Arten an warmen Tagen täglich 1—2 mal umgesetzt.

5. Das Grundachsen- und Wurzelwerk der Dünengräser ist sehr tiefgehend und ausgedehnt. Diese Pflanzen sind an Flugsand angepaßt, und als Xerophyten zu betrachten. Von den Strandpflanzen nähern sich Triticum junceum, in geringerem Maße auch Honckenya peploides den Dünenpflanzen in Lebensweise und Standort. Die einjährigen Strandpflanzen Salsola, Suaeda, Atriplex und Cakile dagegen haben ein außergewöhnlich kleines und flaches Wurzelwerk und da auch kein gesteigerter osmotischer Druck der Wurzelzellen anzunehmen ist, macht ihnen die Wasseraufnahme offenbar keinerlei Schwierigkeiten; diese Strandpflanzen sind als Meso- bis Hygrophyten zu bezeichnen.

6. Die Salzmenge im Sandstrandboden ist viel geringer, als man anzunehmen geneigt ist. Infolge seiner guten Durchfeuchtung ist die Konzentration der Boden-Salzlösung nur etwa so groß wie die einer gewöhnlichen Knopschen Nährlösung; »physiologische Trockenheit« liegt also nicht vor. Auf den Dünen ist die Salzmenge zwar klein, aber bei »physikalischer Trockenheit« kann hier eine höhere Salzkonzentration der Bodenlösung entstehen als im Strandboden.

Diese eben noch einmal ganz kurz zusammengefaßten Tatsachen zeigen in m. E. zwingender Weise, daß die Strandpflanzen des Darß keine xerophilen Halophyten im Sinne der Schimperschen Theorie sind[1]. Wir können sie aber als Grundlage für eine neue Deutung des »Sinns des Lebens« der Strandpflanzen benützen, die ich nun zum Schluß noch kurz skizzieren will. Ich ziehe dabei zum

[1]) Sie sprechen auch gegen die Dielssche Lehre von der Entchlorung der Halophyten, welche das Vorhandensein xeromorpher Merkmale zur Herabsetzung des Gaswechsels fordert.

Vergleich die Dünenpflanzen heran, deren Lebensbedingungen schon seit längerer Zeit richtig erkannt sind.

Die Dünenpflanzen der Vordüne wachsen auf Sandboden, der zeitweise trocken, sehr nährstoffarm und sehr stark beweglich ist. Alle drei Umstände erklären die Ausbildung der riesigen unterirdischen Sproß- und Wurzelsysteme. Die Nährstoffarmut des Bodens erlaubt ein nur langsames Wachstum, die Dünengräser sind deshalb perennierend und mehr oder weniger »immergrün«, um die Assimilationsperiode möglichst auszudehnen. Da dadurch die Blätter in den sturmreichen Herbst-, Winter- und Frühjahrszeiten, zumal bei gefrorenem Boden, der Gefahr übermäßiger Transpiration ausgesetzt sind, da dieselbe Gefahr unter Umständen auch im Sommer bei Austrocknung des Bodens droht, werden an den Blättern xeromorphe Schutzeinrichtungen notwendig, welche aber durch die Herabsetzung der Transpiration wiederum die Wachstumsgeschwindigkeit beeinträchtigen. So entsteht in Ammophila und Elymus der Typ des Dünengrases: In nährstoff- und oft auch wasserarmem Sand langsam, aber stetig wachsend, durch xeromorphe Einrichtungen gegen starke Transpiration geschützt und mit weitausgedehntem Grundachsensystem den Kampf mit dem wehenden Sand erfolgreich bestehend.

Den Vegetationsbedingungen der Dünen sind diejenigen vieler, namentlich höher gelegener Strandteile ähnlich. Wir sehen daher einerseits Elymus und Ammophila vielfach auf den Strand hinabsteigen, und wir sehen anderseits unter den eigentlichen Strandpflanzen in Triticum junceum und Honckenya peploides ausdauernde Typen entstehen, die mit denen der Dünengräser viel Gemeinsames haben und darum vom Strand aus auch in die Dünen und Sandfelder eindringen können.

Daneben tritt uns in Salsola, Suaeda, Atriplex und Cakile ein zweiter Typ von einjährigen Strandpflanzen entgegen, der in jeder Beziehung das Gegenteil des Dünentyps ist: In kurzer, sommerlicher Vegetationsperiode sehr rasch wachsend, ohne xeromorphen Bau und darum sehr stark transpirierend, mit auffallend kleinem Wurzelwerk große Mengen von Wasser und Nährstoffen aufsaugend. Wir fragen uns: Woher stammen

hier die Wasser- und Nährstoffmengen, die die Voraussetzung für diese Lebensweise bilden? Da ist zunächst zu betonen, daß es die niederen flachen Strandteile sind, auf denen die Arten dieses Typus zur Entwicklung kommen, und daß man auf den höheren Strandteilen des Darß im Juli und August zwischen gut entwickeltem Triticum junceum, Honckenya und Dünengräsern nur winzige verkümmerte und meist schon vertrocknete Exemplare von Salsola Kali und Cakile maritima antrifft. Damit ist die Wasserbeschaffung ohne weiteres erklärt, da die niederen Teile des Sandstrandes nach dem im vorigen Abschnitt Gesagten stets reichlich Wasser enthalten. Daß die Transpiration auch in den heißen Tagesstunden, wo sie die Wasseraufnahme durch die Wurzeln bedeutend übertreffen mag, unvermindert weitergeführt werden kann, das ist vermutlich der Sinn und Zweck der »Sukkulenz« dieser Strandpflanzengruppe. Die mit Hilfe dieses täglichen Ausgleichwasserbehälters mit außerordentlicher Stärke durchgeführte Transpiration muß natürlich den Nährsalzgewinn sehr fördern. Aber die verstärkte Transpiration würde allein vermutlich nicht genügen, den bei dem überaus raschen Wachstum — man muß z. B. einmal das betäubend duftende Blütenmeer der üppigen Cakile-Bestände am Darßstrand gesehen haben! — sehr großen Nährsalzbedarf heranzuschaffen, wenn die Arten dieses einjährigen Strandpflanzentyps auf demselben reinen Sandboden wie die Pflanzen des Dünentyps und des diesem nahestehenden ausdauernden Strandpflanzentyps (Triticum junceum und Honckenya) wachsen würden. In Wirklichkeit wachsen sie in stark »gedüngtem« Sand, denn überall, wo man Cakile, Atriplex, Salsola oder Suaeda ausgräbt, stößt der Spaten auf Schichten von verfaulender Zostera, von Muschelresten, Quallen usw. Diese Düngerstoffe des Meeres werden zu allen Jahreszeiten, vornehmlich durch die Sturmfluten des Winters, in großen Massen (vgl. das Bild bei Warming, S. 435) auf die flachen Teile des Darßstrandes geworfen und von Sand in Wechsellagerung überschüttet. Gerade diese flachen Strandteile sind es, auf denen Atriplex hastatum da wächst, wo er hingehört, nämlich auf dem »Schuttabladeplatz« — des Meeres. Triticum junceum, Honckenya peploides und die Dünengräser dagegen

finden als ausdauernde, langsam wachsende Arten auch an den höheren Stellen des Strandes ihr Auskommen, wo wenig oder keine organische Masse angespült wird, wo auch die Wasserverhältnisse in den oberen Schichten ungünstiger werden, und wo man Salsola, Cakile usw. nur noch in frühzeitig vertrockneten Zwergformen antrifft[1].

Keine befriedigende Antwort kann ich auf die Frage geben, warum der Strand von nur wenigen Arten, die zum großen Teil an binnenländischen »salzfreien« Stellen überhaupt nicht vorkommen, besiedelt wird, und weshalb nicht mehr der zahlreichen binnenländischen Schuttpflanzen die »Schuttplätze des Meeres« mit bevölkern. Man wird da doch zu der Vermutung gedrängt, daß am Strand spezifische Lebensbedingungen vorhanden sein müssen, an die nur eine beschränkte Zahl von Arten dauernd angepaßt ist. Welcher Art diese spezifischen Faktoren sind, das ist freilich noch ganz unklar. Da viele Strandpflanzen im Binnenland nur an Salzstellen vorkommen, wird man in erster Linie einen Einfluß des Salzes zu vermuten geneigt sein, der allerdings anderer Art sein müßte, als ihn die Schimpersche Halophytentheorie annimmt. Man könnte dabei an eine Giftwirkung des Kochsalzes denken, wie sie Ruhland bei den Blättern einiger binnenländischer Arten (Laburnum, Armeria vulgaris) nachweisen konnte, während sich Halophyten wie Armeria maritima und noch mehr Statice Gmelini viel widerstandsfähiger zeigten. Es könnten aber auch andere Salze des Strandbodens eine solche Giftwirkung auf nicht besonders angepaßte Arten ausüben, denn wenn der Salzgehalt des Strandes auch quantitativ nicht viel denjenigen binnenländischer »salzfreier« Böden übertrifft, so ist er doch qualitativ sicher von letzterem verschieden. Denkbar wäre aber auch z. B., daß der Strand an die ruhenden oder keimenden Samen im Winter und Frühjahr besondere Anforderungen stellt, die nur die Strandpflanzen erfüllen können. All das sind Fragen, die weiterer Untersuchung wert sind und die zeigen, daß das »Halophytenproblem« auch für den engen Bezirk der Darßküste

[1]) Aus Tab. 1, S. 297 geht auch zahlenmäßig diese Verteilung auf die niederen und höheren Strandzonen hervor; dabei ist zu beachten, daß die Querschnitte II und III flache Strandabschnitte darstellen.

noch nicht gelöst ist, geschweige denn in seinem ganzen Umfang, der so verschiedenartige Salzböden umfaßt. Denn das muß ich zum Schluß noch einmal ausdrücklich betonen: Die Ablehnung der Schimperschen Halophytentheorie, zu der ich in der vorliegenden Arbeit komme, bezieht sich zunächst nur auf die Sandstrandassoziation des Darß oder allgemeiner der mittleren Ostseeküste und wahrscheinlich auch auf die Assoziationen der Nordseeküste. Ein allgemeines Urteil über die geistreiche Theorie Schimpers, die für die Entwicklung der ökologischen Pflanzengeographie so ungemein befruchtend gewirkt hat, wird erst möglich sein, wenn eine größere Anzahl von Salzböden und Salzpflanzen physikalisch und physiologisch genau erforscht sein wird.

Bremerhaven, Februar 1924.

---

8. Zitierte Literatur.

Bernbeck, Die Wasserversorgung der Pflanze im Winde. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1920. **18.**

Buchenau, Flora der ostfriesischen Inseln. Norden u. Norderney. 1881.

—, Über die Vegetationsverhältnisse des »Helms« und der verwandten Dünengräser. Abhandl. naturw. Verein Bremen. 1889. **10.**

Delf, Transpiration and behaviour of stomata in Halophytes. Ann. of Bot. 1911. **25.**

—, Transpiration in succulent plants. Ebenda. 1912. **26.**

Diels, Stoffwechsel und Struktur der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. **32.**

Faber, v., Über Transpiration und den osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **11.**

Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3.**

Gante, Über den osmotischen Druck einiger einheimischer Xerophyten. Diss. Jena. 1916.

Geßner, Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Diss. Freiburg. 1920.

Gradmann, Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923. **62.**

Hannig, Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Druckes in den Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30.**

Hellmann, Klimaatlas von Deutschland. Berlin. 1921.

Holtermann, Anatomisch-physiologische Untersuchungen aus den Tropen. Sitzgsber. Ak. Wiss. Berlin. 1902. **30.**

Kearney, Are plants of sea beaches and dunes true Halophytes? Bot. Gazette. 1904. **37.**

Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. I, 2. Abt. Stuttgart. 1908.

Mc Dougal, The water balance of desert plants. Ann. of Bot. 1912. **26.**

Montfort, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeitschr. f. Bot. 1922. **14.**

Otto, Darß und Zingst. Jahresber. Geograph. Ges. Greifswald. 1911/12. **13.**

Ramann, Bodenkunde. 3. Aufl. Berlin. 1920.

Reinke, Die ostfriesischen Inseln. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Abt. Kiel. 1909. N. F. **10.** Ergänzungsband.

—, Studien über die Dünen unserer Ostseeküste. I. Die neuvorpommersche Nehrung. Ebenda. 1911. **12.**

—, Desgl. V. Hinterpommern. 2. Hälfte. Ebenda. **18.**

Renner, Xerophyten. Handwörterbuch d. Naturw. X. 1915.

Riede, Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora. 1920. **14.**

Rosenberg, Über die Transpiration der Halophyten. Meddelanden Stockholms Högskola Nr. 168 und Öfers. af k. Vet.-Akad. Förh. 1897. **54.** Nr. 9.

Rübel, Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin. 1922.

Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. **55.**

Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena. 1898.

Senn, Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verhandlg. Schweizer naturf. Ges. Bern. 1922. II. Teil.

Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitg. 1894. **52.**

Stocker, Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zeitschr. f. Bot. 1923. **15.**

Warming-Graebner, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin. 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 16

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

Artikel/Article: Beiträge zum Halophytenproblem. Ökologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen des Darß (Vorpommern). 289-330