Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen.

Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie.

Von

Hans Fitting.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Abschnitt I.

Theoretische Ausgangspunkte der Untersuchung.

Nachdem ich bei der Rückkehr aus den Tropen im Jahre 1908 während eines 14tägigen Aufenthaltes in Kairo Gelegenheit gehabt, einen flüchtigen Blick in die Wüste zu werfen, verschaffte mir ein Reisestipendium in willkommener Weise die Möglichkeit, im Frühjahr 1910 die Vegetationsverhältnisse der Wüste, und zwar der algerischen Sahara in der Umgebung Biskras, etwas eingehender kennen zu lernen. Ich möchte auch an dieser Stelle der Wissenschaftlichen Gesellschaft in Straßburg i. E. für die Gewährung dieser Reiseunterstützung aus der Engelmannstiftung meinen wärmsten Dank aussprechen.

Wenn man als Pflanzenphysiologe die Wüste betritt, so sieht man sich schon nach wenigen Wochen orientierender Arbeit bei dem Versuche, in ein Verständnis ihrer ökologisch-pflanzengeographischen Verhältnisse einzudringen, vor eine Überfülle ungelöster physiologischer Probleme gestellt, deren Bearbeitung bis zu einem gewissen Grade schon ohne großen Apparat möglich ist. Dann kommt es einem so recht zum Bewußtsein, wie außerordentlich wenig wir noch immer von dem Leben dieser in so extremer Weise an ganz eigenartige Bedingungen angepaßten Gewächse wissen und wie verbesserungsbedürftig viele in die Lehrbücher aus früheren grundlegenden Arbeiten übergegangene Ansichten über das Leben der Wüstenpflanzen sind.

Von allen diesen ungelösten Fragen wird das anziehendste wohl für jeden das Problem der Wasserversorgung der

Wüstenpflanzen sein. Es ist zugleich eines der wenigen, die von verschiedenen Gesichtspunkten aus Bearbeitung gefunden haben. Weitgehendste Einschränkung der Wasserabgabe durch xerophytischen Bau gilt bekanntlich als das wichtigste Mittel der perennierenden Wüstenpflanzen, sich trotz der Trockenheit des Bodens und der Luft dauernd zu behaupten. Da aber gleichwohl ein gewisser Wasserverlust durch Transpiration, abgesehen von wenigen Ausnahmefällen, ganz unvermeidlich ist, so müssen diese Wüstenpflanzen auch über die Mittel verfügen, den Transpirationsverlust dauernd oder, wie die Sukkulenten und andere Gewächse mit wohl ausgebildeten Wasserspeichern, doch periodisch während der Regenzeiten zu decken. Ja, diese Mittel müssen sogar bei vielen Wüstenpflanzen sehr wirksam sein. Denn erstens welken manche dieser Gewächse verhältnismäßig sehr schnell und stark, nachdem man sie, selbst an windstillen Tagen, aus dem Boden herausgerissen hat, und zweitens ist man überrascht zu sehen, daß es neben ausdauernden Gewächsen mit hochgradigem xerophytischem, äußerem und innerem, Baue doch nicht wenige in der Wüste gibt, die man nach ihrer Anatomie nicht gerade als extreme Xerophyten ansprechen kann. Für dauernden Ersatz des Transpirationswassers muß bei vielen Gewächsen wenigstens in der nördlichen Sahara um so mehr Sorge getragen werden, weil hier Pflanzen mit größeren Wasserspeichern bekanntlich seltsamerweise gegenüber solchen ohne Wasserreservoire weit zurücktreten. In dieser Hinsicht werden selbst an extreme Xerophyten ohne Wasserspeicher an sonnendurchglühten und stürmischen Tagen, wie sie in der Sahara so sehr häufig sind[1], nicht geringe Anforderungen gestellt werden.

[1]) Während meines 40tägigen Aufenthaltes in Biskra gab es nur wenige Tage ohne heftigen Wind, so daß es mir fast unmöglich war, photographische Zeitaufnahmen in der Wüste zu machen. Ähnlich ist es früheren Biskrabesuchern gegangen. Außerdem habe ich in Biskra 3—4 Perioden orkanartiger Stürme von unerhörter Heftigkeit erlebt. Die eine dauerte 3 Tage und 3 Nächte, die übrigen je etwa 48 Stunden. Während dieser Orkane war es einfach unmöglich, in der Wüste zu exkursionieren: An sandreichen Stellen wurde einem der Sand in die Augen gepeitscht; auch konnte man gegen den Sturm kaum ankommen.

Die Expedition Foureau verzeichnete während 380 Beobachtungstagen in der Sahara 97 Tage mit Sturm. Durchschnittlich war also jeder vierte Tag stürmisch (Foureau 1905. S. 85).

Woher und wie beziehen aber die ausdauernden Wüstenpflanzen das notwendige Wasser? Die ökologische Pflanzengeographie gibt zwei Hauptwege an: manche Gewächse beziehen es aus dem Tau, der angeblich in der Wüste morgens sehr reichlich falle; andere Wüstenpflanzen haben sehr umfangreiche Wurzelsysteme, die in sehr große Tiefen durch die trockenen Bodenschichten bis zum Grundwasser eindringen. Beobachtung der Pflanzenwelt und ihrer Lebensbedingungen, zum mindesten in der Umgebung Biskras, doch auch in der ägyptisch-arabischen Felsenwüste östlich von Kairo, zeigt aber bald, daß hiermit das Problem der Wasserversorgung der Wüstenpflanzen keineswegs befriedigend gelöst ist.

Was zunächst den Tau betrifft, so ist er mir im März und April 1910 bei Biskra niemals, selbst in geringem Grade, begegnet. Taubildung ist überhaupt in der Wüste, wenigstens in der Sahara, eine so ungeheuer seltene Erscheinung, daß man sie noch weit mehr denn Regen als ein Ereignis ersten Ranges bezeichnen muß! Ich brauche mich nicht auf meine kurze Beobachtungszeit zu berufen. Massart, der fast während eines Vierteljahres die algerische Sahara südlich von Biskra (zwischen Biskra, Touggourt, Ouargla, Ghardaïa und Laghouat) bereist hat, äußert sich folgendermaßen (1898. S. 290): »On serait certes au-dessus de la vérité en admettant que le Grand Désert reçoit 15 centim. de pluie par an. La rosée est encore moins abondante. Pour notre part, du 1r avril au 15 juin, nous l'avons observée une ou deux fois«. Die Expedition Foureau verzeichnete während 380 Beobachtungstagen in der nördlichen und südlichen Sahara in ihren meteorologischen Notizen nur dreimal Tau! (Foureau 1905. S. 87.) Ganz ähnliche Beobachtungen machten Duveyrier, Vogel und Nachtigal, Dournaux-Dupéré und Rohlfs (vgl. Schirmer 1893. S. 66). Wie also werden Volkens (1887. S. 12 usw.) gegenteilige Angaben[1] verständlich, die als maßgebend in die pflanzen-

[1]) S. 12: Taufall ist »vom November bis zum April fast ausnahmslos jeden Morgen zu beobachten. Auch im Mai und Juni, und so auch wohl während der ganzen heißen Zeit, kommt er nach meinen Beobachtungen gar nicht so selten vor, verflüchtigt sich aber in den Sommermonaten schnell nach Aufgang der Sonne. Mir ist es unverständlich geblieben, wie viele Reisende von dem Fehlen des Thaus in der Wüste sprechen können. Ich habe ihn gelegentlich in einer Massenhaftigkeit auf-

geographischen Lehrbücher übergegangen sind? Einfach dadurch, daß er nicht in der Wüste, sondern im Niltale, ca. 3 km östlich des Flusses in Heluan, am Rande der Wüste beobachtet hat. Sickenberger fand nämlich am Rande des Niltales Taufall bis 6 km weit, und an den libyschen Oasen 4 km weit von den vegetationsreichen Gebieten (vgl. Johannes Walther. 1900. S. 53)! Auch Nebel sind im Gegensatze zu Volkens' Angabe in der Sahara so gut wie unbekannt (vgl. z. B. Schirmer. 1893. S. 66). Unmöglich ist es natürlich nicht, daß es andere, namentlich kleine Wüsten mit reichlicher Taubildung gibt. In vielen Wüsten werden jedenfalls »Einrichtungen« zur Aufnahme von Tau ganz unwirksam sein[1].

Weiter sollen die Wüstenpflanzen durch sehr lange und außerordentlich tiefgehende Wurzeln die Grundwasserzone anzapfen. Auch diese Ansicht geht, scheint's, hauptsächlich auf Volkens zurück (1887. z. B. S. 25: »Nicht anders ist es bei der ganz überwiegenden Zahl aller Stauden und Sträucher, welche den Sommer überdauern; alle wissen sie, indem das Längenwachstum der Wurzeln gleichmäßig fortwährt, . . . jene tief im Boden verborgenen Schichten zu erreichen, wo jahraus jahrein ein größeres oder geringeres Quantum von Feuchtigkeit erhalten bleibt. Einige finden sich wohl nur an Stellen, wo reichlicher gespeiste Wasserzüge vorhanden sind, so die weit

treten sehen, wie nie in unserem Klima. Dach und Balkone meines von Wüstenluft umwehten Hauses in Heluan fand ich oft noch um 8 Uhr früh von Thau so triefend, als wenn ein ausgiebiger Regen gefallen und selbst im Juni zeigte sich im Freien lagerndes Fließpapier mehr als einmal Morgens völlig durchweicht«.

[1]) Marloth berichtet in seinem ausgezeichneten »Kapland« (1908. S. 303 ff) über mancherlei Einrichtungen südafrikanischer (besonders Wüsten-) Pflanzen zur Aufnahme von Regen und Tau. Er zeigt dort durch Wägungen, daß eine ganze Anzahl von Pflanzen mit ihren oberirdischen Organen Tau aufnehmen kann. Ich finde aber in dem Werke weder Angaben darüber, ob an den Wüstenstandorten dieser Gewächse überhaupt Taubildung in nennenswertem Maße vorkommt, noch ob die Betauungsversuche überhaupt an den natürlichen (Wüsten-) Standorten oder in Kapstadt ausgeführt worden sind. Selbst wenn aber solche »Einrichtungen« zur Aufnahme von Tau ausgebildet und wirksam sein sollten, scheint mir die Frage berechtigt, ob sie als besonders zweckmäßige Anpassungen zur Wassergewinnung betrachtet werden können: Wenn die Pflanzen mit oberirdischen Teilen das Wasser leicht aufnehmen, so werden sie es wohl auch leicht wieder abgeben. Kann hiermit der Pflanze geholfen sein?

verbreitete Coloquinthe«. Die Vegetationsverhältnisse bei Biskra und ebenso die in der ägyptisch-arabischen Wüste östlich von Kairo lassen aber sehr schwere Zweifel darüber aufkommen, ob selbst sehr tiefgehende Wurzeln, falls sie auch bei manchen Pflanzen wirklich vorhanden sein sollten, an vielen Standorten die Gewächse in Berührung mit »feuchtem Boden« bringen können, ja ob überhaupt viele Wüstenpflanzen sehr tiefgehende Wurzeln auszubilden vermögen. Tief wurzelnde Gewächse werden zweifellos in lockeren Sand- und Lehmböden möglich sein und auf solchen Standorten die »tief im Boden verborgenen Schichten« erreichen können. In trockenen Wüstengebirgen aber, wie sie westlich und nordwestlich von Biskra in der Chaîne de Sfa bis zu 300 m in gewachsenem Fels aus der Ebene aufragen, und in ebenem oder welligem Gelände aus anstehendem Gestein, z. B. auf Konglomeraten in der Umgebung Biskras, oder auf Sand- und Kalksteinen in den großen Sahara-Hammadas und in der ägyptisch-arabischen Wüste östlich von Kairo werden die Wurzeln der Gewächse nicht oder nur schwierig in große Tiefen und noch weniger bis zum Grundwasser vordringen können. Zu dem gleichen Ergebnis kam für Perenne auch Rohlfs (1881. S. 159 ff). Und doch ist man überrascht zu sehen, wie verhältnismäßig viele und verschiedenartige Pflanzen sich, wenn auch natürlich nur ganz vereinzelt, z. B. auf den Bergen in der Chaîne de Sfa bis auf die höchsten Gipfel hinauf selbst an den der Sonne exponierten Südhängen finden. Viele der hier wachsenden perennierenden Pflanzen scheinen denn auch nicht sehr tiefgehende Wurzeln auszubilden.

Je länger ich den Wasserversorgungsverhältnissen der Wüstenpflanzen nachgegangen bin, um so mehr hat sich mir die Überzeugung aufgedrängt, daß es der Hauptsache nach weder der Tau noch die »tief im Boden« verborgenen wasserreichen Schichten sind, die von den perennierenden Pflanzen selbst extrem trockener Wüsten ausgebeutet werden, sondern daß es die meisten dieser Gewächse verstehen, die spärliche Feuchtigkeit der obersten, höchstens 1—3 m mächtigen, scheinbar oder angeblich sehr trockenen Bodenschichten sich zugänglich zu machen. Diese Ansicht drängt sich einem schon durch die Beobachtung auf, daß in so trockenen Jahren wie 1910 auch die

meist nicht ausgesprochen xerophytisch gebauten Annuellen wenigstens zeitweilig mit wenig entwickelten, faserigen Wurzelsystemen ihr Wasser aus den obersten, ausgetrockneten Bodenschichten in genügender Menge noch müssen beziehen können. Niemals recht verständlich ist es mir ferner geworden, wie bei der Annahme, daß das Grundwasser durch sehr tiefgehende Wurzeln angezapft wird, die Keimpflanzen der Perennen sich das nötige Wasser verschaffen, bis ihre Wurzeln die Grundwasserzone erreicht haben. Auch sie müssen dann doch wenigstens vorübergehend längere Zeit ihren Wasserbedarf aus dem geringen Feuchtigkeitsbestand der oberen, trockenen Bodenschichten decken!

Die Ansicht, daß die obern Bodenschichten in der Wüste noch genügend Feuchtigkeit für die Wüstenvegetation hergeben können und daß sie also die eigentliche Wasserquelle der Wüstenpflanzen sind, wird in neuerer Zeit auch durch Spalding (1904. S. 131) und besonders durch Livingston (1906 und 1910) vertreten. Letzterer Forscher hat in der Wüste Arizonas durch Bestimmungen des Feuchtigkeitsgehaltes der Wüstenböden und durch Topfversuche mit Wüstenpflanzen gezeigt, daß dort der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens schon in 30—40 cm unter der Bodenoberfläche selbst in den trockensten Teilen des Jahres hoch genug ist (=15% des »wet volume«, S. 10), um Pflanzen wie Fouquieria splendens, Euphorbia capitellata, Tribulus brachystylis und vielleicht auch Allionia incarnata und Boerhavia spec. hinreichend mit Wasser zu versorgen (1906. S. 68). Ob sich, wie ich glaube, diese wichtigen Ergebnisse auf andere, trocknere Wüsten übertragen lassen, kann man zunächst nicht übersehen. Tucson in Arizona besitzt nämlich zwei Regenzeiten, eine im Sommer und eine im Winter, mit insgesamt 30 cm Regen (Mittel von 15 Jahren, vergl. Livingston 1906. S. 22; Biskra im Mittel dagegen nur 17 cm; andere Wüstengegenden 10 cm und noch viel weniger); demzufolge ist der Charakter der Vegetation nach den Abbildungen bei Coville und Mac-Dougal (1903) und bei Mac-Dougal (1908) mehr der einer Halbwüste als einer extrem trockenen Wüste.

Daß tatsächlich noch recht trocken erscheinende Böden leicht auf Wasser ausgebeutet werden können, um dies zu

sehen, braucht man bekanntlich nicht erst in die Wüste zu reisen. Es genügt, an die alten Versuche mit Kulturpflanzen von Sachs (1859) zu erinnern, an die Sachs die Bemerkung knüpfte: »Es ist überraschend zu sehen, daß eine Pflanze in wenigen Stunden 30—40 g Wasser aus einem halben Kilogramm Erde zieht, welche sich in einem Zustande so hoher Trockenheit befindet, daß man sie zu Staub zerreiben kann«. In der regenarmen Wüste freilich müssen die Verhältnisse viel extremer liegen[1]. Das sieht man schon aus einer Beobachtung, die sich Schimper in der Karroo bei Betrachtung der Annuellen aufgedrängt hat. Unter seinen Aufzeichnungen aus der Karroo finden sich folgende Sätze: (Marloth. 1908. S. 277): »der Sand, welcher die Hauptmasse des Bodens bildete, erschien staubtrocken, und doch ernährte er eine allerdings spärliche Vegetation zarter Ephemeren, welche, entwurzelt nach Hause mitgenommen, in der trockenen Luft ganz verwelkten. Nirgends zeigte sich mir die Fähigkeit einer Pflanze, aus anscheinend gänzlich wasserlosem Boden in trockenster Luft eine keineswegs geringe Transpiration zu decken, in so frappanter Weise wie hier, wo eine kleine Komposite auf dem heißen Sande ihre Rosette krautiger Blätter ausbreitete, aus deren Mitte auf kurzem Stiele ein Blütenköpfchen von der Größe und dem Aussehen von Bellis perennis sich erhob. Das Wurzelsystem des Pflänzchens ist faserig und keineswegs stark entwickelt. Ganz Ähnliches gilt von verschiedenen winzigen Gramineen, die bei nicht stärkerer Bewurzelung nicht minder frisch erscheinen«. Wäre die Bodentrockenheit der Wüstenböden nicht besonders groß, so würde auch die Vegetation nicht so überaus spärlich und mit ihren Formen nicht so vollkommen von der Vegetation in den Oasen verschieden sein. Schon diese Tatsachen weisen darauf hin, daß es viel-

[1]) Sicherlich sind aber auch hier selbst ganz oberflächliche Schichten nicht völlig trocken: So rötete sich in der vegetationsarmen Geröllwüste zwischen Biskra und Hammam es Salahin Kobaltchlorürpapier nach kurzer Zeit, wenn ich es auf den Boden einer nur 10 cm tief in den Geröllboden gegrabenen Grube legte. Ich kann mich also der vielfach herrschenden Meinung nicht anschließen, die wohl am prägnantesten in den Worten des Geologen Walther (1900. S. 15) zum Ausdrucke kommt: »Wenn dieses letztere [H_2O] nun auch gegen direkte Verdunstung geschützt ist, so saugt doch der trockene Wind, der alle Wüsten bestreicht, überall jede Spur von Feuchtigkeit aus dem Erdboden heraus«.

leicht noch neuer Gesichtspunkte bedarf, um uns einen tieferen Einblick in die Wasserversorgungsverhältnisse der Wüstenpflanzen zu verschaffen und um zugleich seltsame Beobachtungen verständlich zu machen, die man z. B. bei Biskra in der Wüste anstellen kann. Auf zwei solche sei hier die Aufmerksamkeit gelenkt, da sie den Ausgangspunkt für meine Untersuchungen ganz wesentlich bildeten.

Am N.-O.-rande der westlich von Biskra gelegenen kleinen Oase Beni Mora stehen auf trockenem Kulturboden einige Exemplare einer großen Opuntia, zu einer der Arten gehörig, die im Mediterrangebiete als Heckenpflanze und ihrer Früchte wegen soviel angepflanzt werden, von den Zweigen einer strauchigen Acacia spärlich beschattet. Der Transpirationsschutz, die xerophytische Anpassung im Bau dieser Pflanzen, ist bekanntlich so vollkommen wie möglich. Auch sind Wasserspeicher reichlich vorhanden. Man sollte meinen, diese Gewächse müßten an das extremste Wüstenklima angepaßt sein! Eines der Exemplare, das am weitesten südlich wachsende, sieht aber im März 1910, nach einer Reihe trockener Jahre, jämmerlich aus: die flachen Zweigglieder sind eingeschrumpft, teilweise vertrocknet. 12 m nördlich davon entfernt steht ein zweites Exemplar in wesentlich besserer Verfassung; noch frischer sieht ein drittes, 17 m vom ersten entferntes aus. Verschiedenheiten im Salzgehalte des Bodens können nicht die Ursache dieser Differenzen sein. Auch wächst die Pflanze in den bewässerten Gärten der Oase, deren Boden nicht weniger salzreich sein kann, bei völliger Prallheit der Stengelglieder prächtig. Offenbar hat sie einen im Gegensatz zu anderen Wüstenpflanzen ziemlich wasserreichen Boden nötig. Mein arabischer Diener, der wie alle Nomaden ein sehr scharfes Auge für die Natur hat, bestätigte diese Vermutung, indem er mich darauf aufmerksam machte, daß bis zu jenen weniger mitgenommenen Exemplaren gelegentlich das zur Bewässerung der Oase dienende Wasser vordringt, nicht mehr aber zu der dritten weiter südlich wachsenden Pflanze.

Haben wir hier also einen dem Bau nach extremen Xerophyten mit weitgehender Transpirationseinschränkung, der ziemlich wasserreichen Boden braucht, so findet man umgekehrt überall in der Umgebung Biskras eine Pflanze, der fast alle den Xerophyten als typisch zugeschriebenen Eigenschaften mangeln und die trotz lebhafter Transpiration auf sehr trockenen Lehmböden trefflich, ja sogar auf Felsen am Fortberg im S.-W. von Biskra und auf den Maouyabergen gedeiht, ohne selbst im Sonnenbrande und bei stürmischem Wetter zu welken: die Zygophyllacee Peganum Harmala, der Harmel der Araber. Ihr fehlen die Wasserspeicher[1]; die großen Blätter sind, fast wie bei Wasserpflanzen, unregelmäßig vielspaltig (vgl. die Abbildung Engler-Prantl, Pflanzenfamilien III 4, S. 90), unbehaart, isolateral mit ziemlich dicken Epidermisaußenwänden, aber dünner Kutikula, beiderseits ziemlich reichlich mit mittelgroßen, nicht eingesenkten Stomata ausgestattet. Daß die Blätter für Wüstenverhältnisse ziemlich lebhaft transpirieren, sieht man schon aus dem schnellen Welken abgeschnittener Sprosse. Noch deutlicher geht dies aus einigen Transpirationsversuchen

[1]) Man könnte höchstens an unterirdische Wasserspeicher denken. Ich habe solche niemals gesehen, auch in der Literatur nichts darüber gefunden.

hervor, von denen ich nur einen hier mitteile, da die übrigen in ähnlicher Weise verliefen.

Versuch. Peganum Harmala. 26. März 1910.

Zweig, 10 cm lang mit 7 ausgewachsenen Blättern und 5 nicht ausgewachsenen, unter Wasser abgeschnitten und mit der Schnittfläche in ein wasserhaltiges Gläschen gestellt. Das Wasser mit Öl überschichtet. Der Versuch fand auf dem Balkon des Hotels statt. Schattentemperatur 22°; kein Wind.

	h h		
Sonne	1^{30}—2^{00}	0,7 g	H_2O-verlust
Schatten	2^{00}—2^{30}	0,7 g	,,
	2^{30}—3^{00}	0,6 g	,,
	3^{00}—3^{30}	0,5 g	,,

Bedenkt man, daß die Zweige bis zu 25 cm lang werden und daß selbst an trockenen Standorten deren mehrere beisammen stehen, so wird man die Wasserverluste ziemlich hoch einschätzen müssen.

Noch seltsamer aber mutet einen im Vergleich zu den Opuntien das kräftige Wachstum und das Wohlbefinden des interessanten Rhus oxyacantha an den Felsenhängen der Chaîne de Sfa an, eines bis zu 1—1,50 cm hoch werdenden Strauches mit dünnen, kahlen, glänzenden, ganz schwach lederigen, saftlosen und dunkelgrünen Laubblättern ohne alle Wasserspeicher, der dort nicht nur in den wasserlosen Oueds (Erosionstälern), sondern auch auf den Südhängen in direktem Sonnenbrande vereinzelt trefflich gedieh, reichlich blühte und fruchtete. Ähnliches gilt für andere Gewächse, die auf diesen Felsenbergen ohne extremen xerophytischen Bau ihrer Blätter gut fortkommen und nicht unter Wassermangel leiden.

Worauf beruhen die Unterschiede im Verhalten der Opuntien und vieler einheimischer Wüstenpflanzen? Daß Rhus oxyacantha oder Peganum Harmala auf felsigem Boden durch tiefgehende Wurzeln »wasserreiche Bodenschichten« anzapfen, ist gänzlich ausgeschlossen[1]. Was liegt aber näher als der Gedanke, daß die typischen, an ganz extreme Wüstenverhältnisse angepaßten perennierenden Gewächse (oder wenigstens viele von ihnen) ihr Transpirationswasser nur dann aus sehr trockenen Böden zu ersetzen vermögen, wenn sie über besondere Anpassungen und Einrichtungen verfügen, die spärliche Bodenfeuchtigkeit aus solchen »extrem trockenen« Böden herauszuziehen? Vielleicht sind Verschiedenheiten in der Vollkommenheit dieser Einrichtungen an den von mir beobachteten auffälligen Unterschieden im Gedeihen der Opuntia und der einheimischen Wüstenpflanzen schuld? Welcher Art diese Einrichtungen sein

[1]) Unterirdische Wasserläufe übrigens, wie sie an manchen Stellen der Sahara vorkommen, scheinen bei Biskra zu fehlen.

müßten, darüber geben folgende, jedem Pflanzenphysiologen geläufige Erwägungen Aufschluß. Je geringer der Wassergehalt eines Bodens wird, um so dünner werden die Wasserhüllen um die Bodenpartikelchen und um so größer infolgedessen die Adsorptionskräfte[1], die von der Pflanze überwunden werden müssen, um das spärliche Bodenwasser nutzbar zu machen. Wissen wir doch schon durch die Studien von Sachs (1859) und vieler anderer Forscher, daß die Pflanze nicht die letzten Spuren des Bodenwassers sich anzueignen vermag. Je dünner aber die Wasserhüllen werden, um so konzentrierter wird zu gleicher Zeit darin die Menge der Salze, die im Bodenwasser gelöst sind, und um so höher auch der osmotische Druck der Wasserhüllen, der zusammen mit den Adsorptionskräften der Wasseraufnahme durch die Pflanze entgegenwirkt. Mag die Zunahme der Wasserhüllenkonzentration an Salzen vielleicht in unseren Böden fast bedeutungslos sein (auch wegen der Adsorption vieler Salze durch die Bodenpartikelchen), in den fast stets relativ salzreichen Wüstenböden darf sie nicht außer Acht gelassen werden. Pflanzen, die darauf angewiesen sind, in trockenen Wüstenböden ohne tiefgehende Wurzeln und ohne Wasserspeicher zu gedeihen, werden also nur dann existieren können, wenn sie es verstehen, Saugkräfte solcher Größe ins Feld zu führen, daß sie die osmotischen und Adsorptionskräfte des Bodens zum mindesten ein wenig übertreffen: solange die Saugkräfte der Pflanze größer sind, kann die Pflanze aus dem Boden Wasser entreißen, da das aus einer Wasserhülle durch ein Wurzelhaar aufgenommene Wasser dauernd, solange überhaupt noch Wasserspuren im Boden vorhanden, durch Nachschub von benachbarten Wasserhüllen bis zur Herstellung des Gleichgewichts, wenn vielleicht auch nur langsam, ersetzt wird. Sowie die Bodenkräfte größer werden als die Saugkräfte der Pflanze, wird umgekehrt der Pflanze vom Boden Wasser entzogen. Aus diesen Überlegungen ergeben sich die folgenden, einer experimentellen Behandlung zugänglichen Fragestellungen:

1. Welche Saugkräfte werden von den Wüstenpflanzen entwickelt? Sind sie, wenigstens bei vielen, nicht vielleicht wesentlich größer als bei unseren Pflanzen?

[1]) Kapillare Kräfte sind in sehr trockenen Böden vielleicht ohne Bedeutung?

2. Welche Gegenkräfte stellen sich seitens der verschiedenartigen, trockenen Wüstenböden einem Wasserentzuge entgegen? Diese Frage ist mit physikalisch-chemischen Untersuchungsmethoden lösbar[1].

Durch die Untersuchung beider Fragen wird erst eine exakte Grundlage gewonnen werden können, auf der ein Einblick in die Vegetationsbedingungen in der Wüste möglich ist. Höchstwahrscheinlich wird es von der (ebenfalls exakt bestimmbaren) Intensität der Transpiration, von dem Verhältnis der Saugkräfte der Pflanze zu den Bodenkräften, von der Schnelligkeit der Wasserbewegung im Boden und von noch mancherlei anderen Faktoren, so vielleicht auch von einer spezifischen (»Gift-«) Wirkung sehr trockener Böden auf die Wurzeln mancher Gewächse abhängen, welche Pflanzen auf bestimmten trockenen Wüstenböden ihr Gedeihen finden.

Fassen wir zunächst die der Wasserabsorption entgegenwirkenden Kräfte des trockenen Bodens ins Auge, so ist natürlich ihre Bestimmung ohne besondere Apparatur nicht möglich. Eine solche fehlte mir, da ich erst innerhalb der Wüste auf die hier entwickelten Probleme gelenkt wurde. Ansätze zu solchen Bestimmungen sind in Amerika, wiederum im Wüstenlaboratorium zu Tucson, von Livingston (1906. S. 19 ff) gemacht worden. Dieser Autor senkte Osmometer, die mit Rohrzuckerlösungen gefüllt waren, in die Wüstenböden ein. Dabei ergab sich (S. 21), daß die Kraft, mit der eine 20% (des »wet volume« vgl. S. 10) Wasser enthaltende Bodenprobe dem Wasserentzug widersteht, ungefähr 54 Atmosphären entspricht. Livingston bemerkt dazu (S. 21): »This pressure is surprisingly high, much higher than the osmotic pressure of most plant cells, and suggests that either the osmometers here used do not form as good contact with the soil grains as do the root hairs, or else that osmotic pressure does not indeed play the important part in water absorption which has hitherto been assigned to it«. Nur der ersteren Vermutung, daß die Untersuchungsmethode unvollkommen war, wird man zuzustimmen gerne geneigt sein. Sie hätte auf Grund unserer

[1]) Der Prozentgehalt eines Bodens an Wasser gibt über diese Kräfte natürlich keinerlei Aufschlüsse!

physikalisch-chemischen Kenntnisse und Untersuchungsmethoden wohl unschwer durch eine vollkommenere ersetzt werden können. Die Frage nach den das Wasser festhaltenden Kräften der relativ trockenen Böden muß ich also zunächst beiseite lassen.

Welche Saugkräfte werden nun aber von den Wüstenpflanzen entwickelt? Diese Frage läßt sich ohne besondere Apparate durch plasmolytische Methoden lösen. Ihre Beantwortung wird um so wichtiger sein, weil die Kenntnis dieser Saugkräfte auch Rückschlüsse darauf erlaubt, ob die Wüstenpflanzen noch aus ungewöhnlich trockenen Böden das spärliche Naß herauszuziehen vermögen. Hohe osmotische Druckkräfte im Innern der Pflanzengewebe würden, falls sie vorhanden, zweifellos den Wüstenpflanzen den Kampf um das Bodenwasser wesentlich erleichtern müssen. So scheint die Kenntnis der Verhältnisse des osmotischen Druckes bei den Wüstenpflanzen von fundamentaler Wichtigkeit für das Verständnis ihrer Existenzbedingungen[1]. Seltsamerweise wissen wir darüber so gut wie gar nichts, wie ja überhaupt die Ökologie des osmotischen Druckes im wesentlichen noch unbearbeitet ist. Soweit ich sehe, liegen nur vereinzelte Bestimmungen der osmotischen Drucke für ganz wenige Wüstenpflanzen vor: Spalding (1904. S. 136 ff.) fand für trockenen Boden den osmotischen Druck in jüngeren Wurzelhaaren des Creosotstrauches Covillea tridentata gleich 3—5 % KNO_3, in älteren, soweit sie noch tätig sind, gleich 10 % KNO_3[2]. Livingston (1906. S. 70ff.) bestimmte den Druck durch kryoskopische Methoden und durch die Gewebeverkürzung in plasmolysierenden Lösungen für das Stammgewebe einiger sukkulenter Cacteen. Er ermittelte den Druck für Cereus zu 5,5 Atm., für Echinocactus zu 3,9—7 Atm., im Mittel zu 5,4 Atm., und für Opuntia Engelmanni zu 5,9 Atm.; fand ihn also bemerkenswerter Weise nicht höher, eher niedriger als bei vielen Hygrophyten.

So schien es mir also zur Vertiefung unserer Einsicht in die Ökologie der Wüstenvegetation im Hinblick auf die Fragen,

[1]) Quellungsenergie dürfte bei den wasseranziehenden Kräften wohl kaum beteiligt sein (vergl. dazu auch Pantanelli 1904, S. 312ff.).

[2]) Die Mehrzahl von ihnen wurde freilich durch 10 % KNo_3-Lösung oder durch höhere Konzentrationen nicht beeinflußt.

die sich mir über die Wasserversorgung der Wüstenpflanzen aufdrängten, notwendig, die osmotischen Drucke für eine größere Anzahl möglichst verschiedenartiger solcher Gewächse zu bestimmen. Ich glaube dabei manche nicht unwichtige Ergebnisse gefunden zu haben. Die Umgebung von Biskra ist nämlich für solche Studien ganz besonders geeignet, weil hier sehr verschiedenartige Wüstenböden nebeneinander vorkommen. Bei diesen Untersuchungen, auf die ich die mir zur Verfügung stehende Zeit ziemlich vollständig verwendet habe, leiteten mich folgende Gesichtspunkte. Vor allem schien es mir zur Erzielung brauchbarer Ergebnisse notwendig, bei den Bestimmungen der Drucke von einer Flora auszugehen, die auf einem extrem, möglichst gleichmäßig trockenen Boden wächst. Ich wählte dazu die Flora der Felsenwüste in der Chaîne de Sfa, die bei weitem am meisten den Charakter einer extrem trockenen Wüste in der Umgebung Biskras zeigt. Bevorzugt wurden hier die Pflanzen der Felsenhänge, von denen der sehr spärliche Regen zum größten Teile abfließt oder verdunstet, ohne eindringen zu können. Um eine annähernde Vorstellung von den Niederschlägen zu geben, die überhaupt in Biskra in den letzten Jahren niedergingen, teile ich hier die entsprechenden Daten, die ich der meteorologischen Station in Alger verdanke, für die letzten Jahre mit. In den Bergen der Chaîne de Sfa, die sich, wie schon erwähnt, 300 m aus der Ebene erheben, werden die Werte wohl sicher ganz ähnlich gewesen sein.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Sa. in mm
Mittel von 1875—1893	17,0	17,3	17,5	21,1	18,6	7,7	2,9	3,4	20,4	19,1	10,8	19,1	170,9
1903	14,2	0	0	4,2	0	0	0	0	27,0	1,0	1,4	28,0	75,8
1904	24,2	49,8	17,6	5,0	0	22,0	0	0	4,0	19,8	0	0	142,4
1905	10,2	0	10,4	6,2	4,0	0	0	0	0	91,4	12,8	27,8	162,8
1906	46,0	0	23,6	18,0	3,2	0	0	0	0	0	18,2	9,2	118,2
1907	0	8,6	2,9	0	0	0	0	0	0	2,4	23,4	1,8	39,1
1908	6,4	26,8	30,2	2,4	1,2	0	0	0	0	57,2	11,2	8,2	143,6
1909							11,7	0	7,8	24,0	7,1	0	
1910	0,7	24,4	10,7										

Von Januar—Juni 1909 konnte in der Station leider nicht beobachtet werden. Daß aber auch das Jahr 1909 ebenso wie die vorhergehenden ungewöhnlich trocken war, das sieht man im Frühjahr 1910 an der allgemeinen Dürre. Da die Hauptmenge der Niederschläge in den Wintermonaten niedergeht, so erlaubt ein Urteil

über den Wassermangel im Frühjahr 1910 auch ein Vergleich der Niederschlagssummen von Juli bis inkl. März für die einzelnen Jahre und das Mittel:

Summe der Niederschläge von Juli bis inkl. März:

Mittel v. 1875—1893	1903/04	1904/05	1905/06	1906/07	1907/08	1908/09	1909/10
in mm 127,5	149,0	44,4	201,6	38,9	91,0	?	86,4

Nach Bestimmung der osmotischen Druckwerte in der Felsenwüste habe ich vergleichende Messungen an möglichst den gleichen Arten auch auf anderen Böden gemacht: zunächst in der Lehm- und Geröllwüste, deren Vegetationscharakter und deren Trockenheit außerhalb der übrigens wasserlosen Oueds jener Felsenwüste sehr nahe kommt, dann auf feuchten und trockenen Kulturböden, auf salzhaltigen Stellen, auf Dünen usw., dabei auch die für diese Bodenarten charakteristischen, auf anderen Böden fehlenden Arten in den Kreis der Untersuchung gezogen.

Die Messung der osmotischen Druckkräfte führte ich in der üblichen Weise durch Plasmolyse mit Kalisalpeter-, seltener mit Kochsalzlösungen aus. Verwendet wurden ausschließlich in der bekannten Weise Normallösungen in verschiedener Verdünnung. In Ermangelung von destilliertem Wasser benutzte ich das gewöhnliche Biskraner Wasserleitungswasser, das etwas salzig schmeckt[1]. Die Lösungen haben also sämtlich etwas höhere osmotische Drucke, als die gelöste Menge Salpeter angibt. Relativ vergleichbar sind aber alle Werte; denn für alle Bestimmungen dienten die gleichen Lösungen.

Natürlich war es ganz unmöglich, die Wurzeln aus dem Felsen- oder Lehmboden herauszugraben und an ihnen die Bestimmungen der osmotischen Drucke vorzunehmen. Ich habe mich zunächst einmal darauf beschränken müssen, die osmotischen Werte für die oberirdischen Organe zu ermitteln. Ich verwendete dazu die ausgewachsenen Blätter, vor allem deren Epidermis, doch oft auch das Mesophyll[2]. Durch gelegentliche Untersuchungen der Stengel oder Blüten habe ich gesehen, daß von kleineren Unterschieden abgesehen durchschnittlich die an den ausgewachsenen Blättern gefundenen Werte in der verhältnismäßig geringen Genauigkeit, mit der sie bestimmt wurden, den osmotischen Druck des Zellsaftes der oberirdischen Teile ziemlich richtig angeben. Aus den osmotischen Druckkräften der oberirdischen Teile sind aber gewisse Rückschlüsse auf die Druckwerte der unterirdischen sicherlich zulässig. Wenn man auch vielleicht bei vielen Wüstenpflanzen ein ähnliches Gefälle des osmotischen Druckes von der Stengelspitze bis zur Basis wird annehmen dürfen, wie es Pringsheim (1906. S. 105 ff) bei vielen Pflanzen festgestellt hat, so wird doch, ebenfalls entsprechend Pringsheims Beobachtungen, der Druck der ausgewachsenen Blätter von dem der Stengelbasis und der Druck dieser von dem in den Wurzeln nur wenig verschieden sein dürfen; sonst müßten ja die Wurzeln,

[1]) Die Quellen von Biskra, aus denen wohl das Leitungswasser stammt, enthalten 2,16 g Salze pro Liter (vgl. Rolland. 1894, S. 124).

[2]) Im Mesophyll war der Druck oft bedeutend höher als in der Epidermis.

genötigt ihr Wasser an die oberirdischen Teile abzugeben, verwelken und schließlich vertrocknen. Bei spärlichem und schwierigem Wasserersatz verlangt, glaube ich, die Einheit des Pflanzenorganismus annähernde Einheitlichkeit der Zellsaftkonzentration in unter- und oberirdischen Teilen oder erlaubt höchstens höhere osmotische Drucke in den Wurzeln. Stange (1892) gibt für Wurzel und Stengel gleiche Drucke an[1]. Im übrigen scheinen genauere vergleichende Untersuchungen über den osmotischen Druck in Wurzeln und oberirdischen Teilen nicht angestellt zu sein. Ob bei manchen Xerophyten der osmotische Druck in den Wurzeln nicht vielleicht wesentlich höher ist als in den oberirdischen Organen, bleibt noch zu untersuchen. Wahrscheinlich ist mir das indessen nicht.

Zu jeder Druckbestimmung verwendete ich die Blätter mehrerer an dem gleichen Standort wachsender Pflanzen. Die mit dem Rasiermesser stets an möglichst den gleichen Stellen entnommenen Schnitte wurden in der üblichen Weise in die Lösungen übertragen. Bei stark behaarten Blättern, wie sie in der Wüste so häufig vorkommen, hatte ich zunächst Sorge, ob ich den Beginn der Plasmolyse würde feststellen können. Alles ging aber meist besser als ich gedacht. Teils habe ich die Haare abgeschnitten, teils die Luft vertrieben, indem ich die betreffenden Blätter mit Wasser befeuchtete und solange mit dem Finger rieb, bis die Luft zwischen den Haaren verschwunden war. Nur bei ganz wenigen Pflanzen scheiterten die Messungen wegen Beobachtungsschwierigkeiten vollkommen. Ganz besonders habe ich natürlich darauf geachtet, ob die verwendeten Salzlösungen nicht sofort oder nach längerer Zeit eindringen und ob nicht Turgorregulationen ähnlicher Art den Wert der Messungen trüben, wie sie Tröndle (1910) kürzlich eingehender beschrieben hat. Selbst bei stark besonnten Blättern habe ich aber nichts dergleichen Auffälliges beobachtet. Ich habe keinerlei Gründe, anzunehmen, daß durch teilweises Eindringen der verwendeten Salzlösungen ungewöhnliche osmotische Druckwerte bloß vorgetäuscht werden. In keinem einzigen Falle habe ich bei kurzer oder stundenlanger Beobachtungsdauer eine begonnene Plasmolyse zurückgehen sehen. Stets erhielt ich für die Drucke gleiche Werte, mochte ich nun von hypo- oder von hyperosmotischen Salzlösungen bei der Messung ausgehen und die Schnitte darauf in höhere oder in niedere Salzkonzentrationen übertragen. Auch habe ich keine Pflanze beobachtet, bei der, Anwendung genügend konzentrierter Lösungen vorausgesetzt, Plasmolyse nicht eingetreten wäre.

In vielen Fällen habe ich die Messung der osmotischen Werte mehrere Male an neu gesammelten Pflanzen wiederholt, ohne wesentliche Korrekturen meiner

[1]) Zu abweichenden Ergebnissen sind freilich neuerdings Dixon und Atkins durch kryoskopische Untersuchung von Zellsäften gelangt (1910). Sie ermittelten mit dieser Methode den osmotischen Druck des Zellsaftes in den belichteten Blättern von Syringa zu 14—24 Atmosphären, in den Wurzeln zu 4—6 Atmosphären. Diese und alle ähnlichen ausschließlich an ausgepreßten Zellsäften gewonnenen Resultate dürften aber nur selten Rückschlüsse auf die osmotischen Drucke in den unverletzten Zellen erlauben: Autolytische und andere Prozesse sind ja während und nach der Zertrümmerung der Zellen ganz unvermeidlich. Geben doch die Verf. selbst an, daß die Zellsäfte häufig braun wurden (S. 285). Es ist zu bedauern, daß in zahlreichen neueren ausländischen Arbeiten die kryoskopische Methode zur Ermittlung osmotischer Drucke ohne Grund so sehr bevorzugt wird.

Notizen ausführen zu müssen. Die Blätter wurden stets am Vormittage gesammelt und am gleichen Tage noch untersucht. In der Chaîne de Sfa habe ich nur die Südostabhänge berücksichtigt.

Je nach der Höhe der osmotischen Druckwerte wurden die Unterschiede zwischen den Konzentrationen der verwendeten Salzlösungen verschieden groß genommen. Dies erwies sich schon deshalb als nötig, weil sich zeigte, daß je höher die Drucke, um so größer meist auch die Unterschiede in den osmotischen Drucken der benachbarten Zellen sind. Als Maß des osmotischen Druckes diente im übrigen wie üblich der Druck derjenigen Salzlösung, in der die Abhebung des Plasmakörpers von der Zellwand gerade eben begann. Gelegentlich habe ich durch Messungen mit dem Okularmikrometer festgestellt, daß die der Plasmolyse vorausgehende Verkleinerung der Zellgröße durch Entspannung der Zellwände meist minimal war. Bei allen ermittelten Zahlenwerten bitte ich im Auge zu behalten, daß es mir nicht auf möglichst genaue Messung der Drucke, sondern zunächst einmal auf eine Orientierung über die Größe der vorhandenen osmotischen Druckkräfte ankam.

Zur richtigen Beurteilung des Sachverhaltes schien es mir weiterhin unumgänglich nötig, nicht einzelne Formen zur Untersuchung herauszugreifen, sondern möglichst zahlreiche und möglichst verschiedenartige Vertreter der ganzen Flora eines Standortes zu messen. Bei einer jeden geprüften Form habe ich mich im Anschlusse an die Bestimmung des osmotischen Druckes über den anatomischen Blattbau orientiert und durch Geschmacksproben wenigstens Anhaltspunkte über die osmotisch wirksamen Körper zu gewinnen gesucht.

Abschnitt II.

Der osmotische Druck in den Pflanzen der Felsenwüste.

Zum Verständnis alles weiteren wird eine kurze Skizzierung der geographischen Verhältnisse der untersuchten Gegenden und des Vegetationscharakters der Felsenwüste auf den Bergen der Chaîne de Sfa zweckmäßig sein.

Die Chaîne de Sfa bildet eine viele Kilometer lange von NNO nach SSW streichende vielzackige Bergkette, die als letzter schmaler Ausläufer des südlichsten Atlas südwestlich von Biskra in der flachen Sahara endet. Sie bildet die Scheidewand zwischen zwei kleinen Nordbuchten der Sahara, deren östliche u. a. die Oase von Biskra inmitten einer ausgedehnten Lehm- und Geröllwüste umgeben von hügeligem Gelände aus tertiären Konglomeraten trägt, deren westliche, »El-Outaya« genannt, wenigstens in regenreichen Jahren viel Kulturland enthält. Beide Buchten werden vom Oued-Biskra durchflossen, dessen Lauf nordöstlich des zur Chaîne de Sfa gehörigen Djebel-el-Mlaga (397 m) in einer breiten Pforte (Col des Chiens) durch unsere Kette hindurchbricht.

An das südlichste Ende der Chaîne de Sfa, und zwar an den Djebel Matraf, findet rechtwinklig zu ihr nach Osten verlaufend eine kleine Bergkette Anschluß, die etwa eine Wegstunde südwestlich von Biskra unweit der kleinen Oase Beni Mora endet: der Djebel Maouya Gorah. Ihr Südhang taucht am östlichen Ende der Kette in bewässertes Kulturland ein, das noch zur Oase Biskra gehört. Am Nordhang dieser Berge ziehen sich schwache Sanddünen hin. Bedeutendere solche Dünen findet

man weiter nördlich in der sonst nur schwach gewellten Geröllwüste, die zwischen dem Djebel Maouya und der Chaîne de Sfa sehr salzreich ist. Nicht fern der letzteren, am Fuße des Djebel Bou Rezel (403 m), entspringt nämlich eine heiße, schwefel- und salzreiche Quelle[1] dicht neben spärlichen Anzeichen früherer vulkanischer Tätigkeit: Hammam es Salahin (135 m), die zu Heilzwecken verwendet wird. Das Wasser dieser Quelle, das zunächst einen kleinen Salzsumpf bildet, verläuft sich in der Geröllwüste in Richtung auf den Djebel Maouya. Sanddünenbildungen in viel großartigerem Maßstabe liegen übrigens etwas südlich der Biskrabucht und der Oase von Biskra, die sog. Dünen von Oumache.

Das Massiv der extrem trockenen, quellenlosen Chaîne de Sfa, die sich mit ihren höchsten Berggipfeln auf über 300 m aus der Ebene erhebt, und des Djebel Maouya besteht an der Basis aus oberem Cenoman, im übrigen aus den Kalken des Turon (vgl. Rolland. 1890. S. 20). Die Felsmassen türmen sich namentlich in der Chaîne de Sfa in steilen Abhängen auf, über die gelegentlich nahezu horizontal verlaufende Schichtenbände hervorragen. Senkrecht zum Verlauf der Kette in die hell- bis braungelben Felsenberge sind viele sehr steile Erosionstäler eingerissen, die an der Basis in steile Schuttkegel auslaufen. Die ganzen Hänge innerhalb und außerhalb dieser Oueds, sofern sie nicht aus unverwittertem Felsen gebildet werden, sind von kleineren und größeren Steinblöcken und klingenden Scherben bedeckt. Flechtenanflüge und Moosvegetation fehlt so gut wie ganz.

Meine Kenntnis dieser Berge erstreckt sich allein vom Col de Sfa nach Süd-Westen bis südlich Hammam es Salahin und auf den Djebel Maouya. Mit Vorliebe besuchte ich die Berggipfel bei dem Bade Hammam Salahin: den Djebel Bou Rezel, weil von Biskra (112 m) nach diesem Bade eine kleine Pferdebahn fährt, die es ermöglicht, diese von Biskra etwa 15 km entfernten Gipfel in kürzerer Zeit zu erreichen.

Die Vegetation all dieser Berge trägt durchaus den Charakter extremer Wüsten. Nur vereinzelt stehen zwischen den Felsen in den mit Verwitterungsboden ausgefüllten Spalten Pflanzen. Besonders reich ist der Bestand in den Erosionstälern. Doch ist man erstaunt zu sehen, wie viele zu recht verschiedenen Arten gehörige Pflanzenindividuen auch auf den gegen SO sich hinziehenden Steilhängen bis auf die Berggipfel hinauf, wenn auch durch weite Zwischenräume voneinander getrennt, vorkommen. Diese Gewächse heben sich freilich meist nur wenig von den Felsen ab; teils ist ihre graue oder graugelbe Farbe der der Felsen zu ähnlich, teils ist das Laubwerk zu klein, um sich dem Auge aus der Ferne besonders bemerkbar zu machen. Freudig berührt es, wenn man hie und da größere, dunkelgrüne Büsche von Rhus oxyacantha Cav., von Periploca laevigata Aïton, von Zizyphus Lotus L. oder von Capparis spinosa L.[2] sieht.

[1]) Sie enthält nach Rolland (1894. S. 125 ff) 9,23 g Salz im Liter und zwar 6,7 g NaCl; 2,17 Na_2SO_4 sowie Sulfate des Magnesiums und Kalziums.

[2]) Die Pflanzen habe ich nach der schönen Flora von Battandier u. Trabut (1888) bestimmt. In einigen Fällen, wo ich aus Mangel an Blüten oder aus sonstigen Gründen im Zweifel war, hatte Herr Prof. Battandier die Güte, mir zu helfen. Dafür möchte ich ihm auch hier ebenso wie für die so überaus liebenswürdige Führung bei Alger verbindlichst danken.

Besonders treten in der Vegetations»decke« folgende Formen hervor: von höheren Sträuchern zunächst Rhus oxyacantha, die bis zu $1^1/_2$ m hoch vereinzelt auch sich auf die Steilhänge wagt, die stark milchende Periploca laevigata, meist auf die Oueds beschränkt, Zizyphus Lotus ebenfalls in den Oueds und, wie es scheint, auf ihre unteren Teile beschränkt, Capparis spinosa in einigen großen Exemplaren an geschützten Stellen der Steilhänge; von kleineren Sträuchern sind besonders häufig Thymelaea microphylla Coss. et Dur. und Th. hirsuta Endl., Haloxylon scoparium Pomel, Anabasis articulata Moq., Gymnocarpon fruticosum Persoon, Traganum nudatum Delile, Zygophyllum cornutum Cosson diese Form aus der Geröllwüste in den Erosionstälern ziemlich hoch hinaufdringend, Limoniastrum Guyonianum Coss. et Durieu, L. Feei Batt. et Trabut beide wie vorige verbreitet, Reaumuria vermiculata L., Herniaria Fontanesi J. Gay *β.* pubescens, Linaria fruticosa Desf., Helianthemum sessiliflorum Pers., Farsetia Aegyptiaca Turra, Antirrhinum ramosissimum Coss. et. Dur., Lavandula multifida L., Artemisia Herba alba Asso, Acanthyllis tragacanthoides Desf., Zollikoferia spinosa Boissier, Teucrium Polium L., von ausdauernden Kräutern: Deverra scoparia Coss. et DR., Moricandia suffruticosa DC., Centaurea omphalotricha Coss. et DR., Echium humile Desf., Fagonia glutinosa Delile, Frankenia thymifolia Desf., Ferula vesceritensis Coss. et DR., auf den Berghängen des Djebel Maouya auch Peganum Harmala L.; von Annuellen: Asteriscus pygmaeus Coss. et Kralick bis zu den höchsten Berggipfeln hinaufsteigend und an besonders trockenen Standorten, ebenso übrigens Aizoon hispanicum L., Pteranthus echinatus Desf.; ferner Plantago ovata Forskall, Asphodelus pendulinus Coss. et Durieu, Amberboa Lippii DC., Statice Thouini Viv., Picridium vulgare Desf. u. P. tingitanum Desf., Chrysanthemum fuscatum Desf., Chr. trifurcatum Desf., Medicago laciniata Ailioni, Trigonella spec., Erodium pulverulentum Desf., Cleome arabica L. und auf der Sohle der Erosionstäler kleine Exemplare von Anagallis coerulea L. hie und da.

Sonst habe ich noch vereinzelt gefunden, z. B.: Wenige, sehr kleine Gräser, Globularia Alypum L., Retama Retam Webb., Scorzonera Alexandrina Boiss., Malva Aegyptiaca L., Scabiosa monspeliensis L., Hippocrepis ciliata Willd., Andryala spec., Plantago amplexicaulis Cav. und an ganz schattigen Stellen in den Oueds die niedliche Bellis microcephala Lange; auf dem Djebel Maouya ferner Thesium humile Vahl., Hedysarum spinosissimum Sibth., Herniaria cinerea DC., Paronychia longiseta Webb. u. a.

Aus einem Vergleiche dieser Liste mit den Pflanzenverzeichnissen aus anderen Teilen der Sahara und aus der ägyptisch-arabischen Wüste glaube ich entnehmen zu dürfen, daß die Vegetation unserer Berge den Typus der Vegetation in den nordafrikanischen, trockenen Felsenwüsten gut wiedergibt[1]. Dies möchte ich ausdrücklich hervorheben, weil hiermit auch die osmotischen Drucke den Charakter des Typischen für die Wüstenvegetation Nordafrikas annehmen dürften. Ich habe

[1]) Freilich finden sich vereinzelte Formen darunter, die in den noch viel trockeneren Felsenwüsten der zentralen Sahara vielleicht fehlen.

die Mittelwerte, die ich bei meinen Messungen gefunden, in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Es ist darin, wie üblich, angegeben, bei welchen Konzentrationen Kalisalpeter in Gramm-Molekülen oder Bruchteilen solcher zum Liter gelöst der Beginn der Plasmolyse im Mittel eben in mehr als der Hälfte der Zellen durchschnittlich eintrat. Alle mitgeteilten Werte beziehen sich stets auf die Epidermis. Im Mesophyll sind die Druckwerte fast immer etwas oder wesentlich höher!

	Im Liter Flüssigkeit sind enthalten in GM KNO_3	Geschmack der Blätter: (»salzig« = nach Na Cl) (»bitter« = wie Gerbstoff)
I. Größere Sträucher.		
1. Rhus oxyacantha	höher als 3 [1]	sehr bitter, sehr reich an Gerbstoff
2. Periploca laevigata	0,6—0,8 [1]	indifferent, nicht salzig
3. Zizyphus Lotus	1—1,2 [1]	indifferent, nicht salzig
4. Capparis spinosa	1,5—2 [1]	wenig bitter-säuerlich, nicht salzig
II. Kleinere Sträucher.		
5. Traganum nudatum	3 u. höher [2]	sehr salzig, säuerlich
6. Zygophyllum cornutum	1,5—2 [1] / höher als 3 [3]	bitter u. säuerlich, ein wenig salzig
7. Limoniastrum Guyonianum	2 [1]	salzig. Die Blätter scheiden mit viel Kalk auch Salz aus
8. L. Feei	1,2—2 [1 2 3]	sehr bitter und etwas salzig. Die Blätter scheiden massenhaft Kalk aus
9. Reaumuria vermiculata	bei und über 3 [1]	sehr salzig und etwas bitter. Die Blätter scheiden Salz aus
10. Anabasis articulata	höher als 3 [1]	äußerst salzig
11. Haloxylon scoparium	bei und über 3 [1]	säuerlich u. sehr bitter, aber nicht salzig
12. Thymelaea microphylla	gegen 1,2—1,5 [1 2]	etwas bitter, nicht salzig
13. Th. hirsuta	0,8—1 [1]	indifferent, etwas süßlich
14. Gymnocarpon fruticosum	1,2—1,5 [1]	wenig säuerlich bitter, nicht salzig
15. Herniaria Fontanesi	zwischen 0,8 u. 1 [1]	säuerlich, nicht salzig
16. Linaria fruticosa	0,5—0,7 [1]	sehr bitter, aber nicht salzig
17. Helianthemum sessiliflorum	1,2—3 [1 2]	indifferent
18. Farsetia Aegyptiaca	zwischen 1 u. 1,2 [2]	nicht salzig
19. Antirrhinum ramosissimum	0,6—1 [2]	nicht salzig
20. Lavandula multifida	0,5—0,6 [1 2] / 0,8 [2]	
21. Artemisia Herba alba	1,5—2 u. höher [1]	sehr bitter
22. Acanthyllis tragacanthoides	0,8 [1 2]	
23. Zollikoferia spinosa	0,7—0,8 [2]	etwas säuerlich

[1]) Djebel Bou Rezel und andere Berge der Chaîne de Sfa.

[2]) Djebel Maouya.

[3]) Sehr trockene und sehr salzreiche Stelle oberhalb Hammam es Salahin.

	Im Liter Flüssigkeit sind enthalten in Gm KNO_3	Geschmack der Blätter: (»salzig« = nach Na Cl) (»bitter« = wie Gerbstoff)
III. Ausdauernde Pflanzen.		
24. Deverra scoparia	0,8—1 [1]	nicht salzig
25. Moricandia suffruticosa	1 [1]	sauer, sehr bitter; nicht salzig
26. Centaurea omphalotricha	0,7—1 [1]	sehr bitter, aber nicht salzig
27. Echium humile	1—1,5 [1]	nicht salzig
28. Fagonia glutinosa	1,2—1,5 [2] 2—3 u. höher [1]	bitter und sauer, nicht salzig
29. Frankenia thymifolia	Mittel über 3 [1]	sehr salzig. Die Blätter scheiden Kalk und Salz aus
30. Peganum Harmala	1,2—2 [2]	säuerlich, nicht bitter u. nicht salzig
31. Ferula vesceritensis	0,4—0,5 [1]	bitter
IV. Annuelle Pflanzen.		
32. Asteriscus pygmaeus	1—1,5 [1] 0,8—0,9 [2]	säuerlich, schwach salzig
33. Aizoon hispanicum	2—3 u. höher [1]	sehr salzig
34. Pteranthus echinatus	1—1,5 [1]	sauer, nicht salzig
35. Asphodelus pendulinus	0,4—0,5 [1 2]	indifferent
36. Amberboa Lippii	0,7—0,8 [2]	ekelhaft bitter
37. Plantago ovata	1—1,2 [1 2]	indifferent, nicht salzig
38. Statice Thouini	1,5 u. etwas höher [1]	etwas salzig. Die Blätter scheiden Kalk u. etwas Salz aus
39. Picridium vulgare	0,6 [2]	bitter
40. Chrysanthemum fuscatum	0,6—0,7 [2]	säuerlich salzig
41. Chr. trifurcatum	0,7 [2]	
42. Medicago laciniata	0,6—0,8 [1 2]	
43. Trigonella	unter 0,6 (nicht genauer geprüft [2])	nicht salzig
44. Erodium pulverulentum	0,4—0,6 [1]	bitter u. säuerlich
45. Cleome arabica	0,8—1 [1]	bitter
46. Anagallis coerulea	0,3—0,5 [1]	bitter

Zu einzelnen der Messungen möchte ich hier noch folgendes bemerken:

Rhus oxyacantha. 1. Exemplar vom Djebel Bou Rezel. Obere Epidermis: 2 GM KNO_3 nur ganz vereinzelte Zellen plasmolysiert; konz. Lösung von KNO_3 22° (= ca. 3 GM[3]) desgl.

[1]) Djebel Bou Rezel und andere Berge der Chaîne de Sfa.

[2]) Djebel Maouya.

[3]) In vielen Fällen mußte ich konzentrierte Salzlösungen anwenden, um überhaupt Plasmolyse zu erzielen. Herr Prof. R. Weinland in Tübingen hat die sehr große Liebenswürdigkeit gehabt, mir zu berechnen, wie viele Mole in diesen Fällen in einem Liter Flüssigkeit vorhanden waren. Ich möchte Herrn Kollegen Weinland auch an dieser Stelle herzlich danken für die Mühe, die er sich damit gegeben hat. Die nötigen Daten sind nach den freundlichen Aufzeichnungen des Herrn Weinland folgende:

2. Andere Exemplare an einer anderen Stelle des Djebel Bou Rezel gesammelt. Obere Epidermis: 2 GM KNO_3 in Mehrzahl der Blätter noch keine Plasmolyse, ebenso in H_2O konz. KNO_3 = 3,0 GM. In einem Blatte Beginn der Plasmolyse bei 1,5 GM KNO_3.

3. Blätter vom höchsten beobachteten Baume an den Südhängen des Col de Sfa (Höhe ca. 1,50 M). Obere Epidermis 1,5 GM KNO_2 nur in wenigen Blättern vereinzelte Zellen plasmolys. 2 GM vielleicht als Mittelwert zu bezeichnen, jedenfalls aber in H_2O konz. KNO_3 noch in vielen Blättern Plasmolyse nicht in Mehrzahl der Zellen. Palissaden bei H_2O konz. KNO_3 22° nur vereinzelte plasmolys.

Traganum nudatum. Djebel Maouya. 2 GM KNO_3 nur vereinzelte Zellen plasmolysiert. (22°) H_2O konz. KNO_3 etwas über die Hälfte aller Zellen plasmolysiert, aber in manchen Blättern noch keine Zelle! Nach 24 Stunden ist die Plasmolyse noch nicht zurückgegangen.

Mittelwert wohl H_2O konz. KNO_3 bis höher.

Zygophyllum cornutum. 1. Berghänge am Djebel Bou Rezel. Obere Epidermis: 1,5—2 GM KNO_3.

2. Sehr salzreiche und sehr trockene Stelle oberhalb Hammam es Salahin.

In KNO_3 konz. H_2O 22° noch keine Zelle plasmolysiert, in Na Cl konz. (vom Salzgebirge) alle plasmolysiert.

Limoniastrum Guyonianum. Djebel Bou Rezel. Die Pflanze steigt hier von der Basis der Erosionstäler etwas in diesen empor. So hoch wie möglich gesammelt, möglichst außerhalb des Tales.

Kalisalpeter.

Bei 20°	lösen	100 g H_2o	31,59 g KNO_3;	also sind in 100 g Lösung	0,237 GM.
22°	„	„	34,14 g „ ;	„ „ „ „ „	0,252 GM.
25°	„	„	38,26 g „ ;	„ „ „ „ „	0,273 GM.

(Nach Andreae. Journal f. prakt. Chemie. [2] **29**, 1884. S. 468).

Um berechnen zu können, wie viel GM im Liter dieser Lösungen enthalten sind, muß man ihr spezifisches Gewicht kennen. »Ich finde im Gmelin-Kraut und im Abegg nur wenige Angaben über die spezif. Gewichte derartiger gesättigter No_3K-Lösungen. Eine lautet: Lösung von 25,54% hat ein spez. Gewicht von 1,78. Die bei 22° gesättigte Lösung enthält 25,46% No_3K. Für diese Lösung ist daher das Gewicht von 1 Liter berechenbar, denn der Unterschied von 25,46 und 25,54 ist sehr klein«. (Weinland). Danach sind in dem Liter dieser Lösung enthalten 2,96 GM KNO_3 oder rund 3 GM KNO_3. Die Temperatur meiner Lösungen betrug aber bei allen meinen Versuchen 22—23°. (Die bei 20° gesättigte Lösung würde nach Weinlands Berechnungen 2,77 GM, die bei 25° gesättigte 3,26 GM KNO_3 im Liter enthalten).

Kochsalz.

In einer gesättigten Lösung sind bei 20—25° pro 100 g Lösung 0,451 GM Na Cl. Denn die Löslichkeit ist in diesen Temperaturen kaum verschieden. Das spez. Gewicht einer Lösung von 26,4% (=0,451 GM) beträgt nach Kohlrausch 1,201 bei 18°, bezogen auf H_2O von 4°. Danach ergibt sich, daß in einem Liter der gesättigten Lösungen 5,42 GM Na Cl enthalten sind.

Epidermis obere: Mittel 2 GM KNO_3, noch nicht bei 1,5 GM KNO_3. Blütenblätter: Die Zellen in der Kronröhre noch nicht bei 1,5 GM KNO_3. Die Zellen an der Spitze der Kronblätter schon bei 1 GM KNO_3 plasmolysiert. Auch sonst habe ich beobachtet, daß die plasmolyt. Grenzwerte an den Spitzen der Kronblätter viel tiefer liegen als an ihrer Basis.

Limoniastrum Feei. Die Bestimmung ist nicht schwer, wenn man von den Blättern zunächst die Kalkkruste mit einem Skalpell abkratzt.

1. Djebel Maouya. Obere Epidermis: Mittel 1,5 GM KNO_3. Einige Blätter Anfang bei 1,2 GM, andere kaum bei 2 GM.

2. Djebel Bou Rezel. So hoch wie möglich gesammelt. Obere Epidermis: Mittel 1,2—1,5 GM KNO_3. Einige Blätter Anfang bei 1,2 GM, andere kaum bei 2 GM.

3. Sehr trockne und sehr salzreiche Stelle oberhalb Hammam Salahin 1,5—2 GM.

Reaumuria vermiculata: 1. Col de Sfa.

Obere Epidermis: In H_2O konz. KNO_3 (22^0) hat bei der Hälfte aller Blätter die Plasmolyse begonnen, bei den übrigen noch nicht. Bei 2 GM KNO_3 noch keine Plasmolyse.

2. Höchste, steile Berghänge des Djebel Bou Rezel H_2O konz KNO_3 (22^0): nur vereinzelte Zellen plasmolysiert. Grenzwert liegt also höher!

Anabasis articulata. Ziemlich schwierig für die Epidermis, leichter für das »Wassergewebe« zu bestimmen.

Djebel Bou Rezel: 2 GM KNO_3 keine Plasmolyse.

22^0 H_2O konz. KNO_3: Plasmolyse nur in ganz vereinzelten Epidermis- und »Wasser«gewebszellen. Mittelwert also über H_2O konz. KNO_3.

Die Plasmolyse geht nach 3—4 Stunden nicht zurück.

Haloxylon scoparium. Djebel Bou Rezel.

2 GM KNO_3 keine Plasmolyse in Epidermis und Wassergewebe der Triebe.

22^0 H_2O konz. KNO_3: bei jüngeren Trieben über die Hälfte aller Zellen ganz wenig plasmolysiert, bei älteren nur vereinzelte.

22^0 H_2O konz. Na Cl = ca. 5,4 GM. Plasmolyse in allen Zellen.

Mikrometrische Messungen an den Epidermiszellen zeigten, daß die Plasmolyse von keiner nennenswerten Verkürzung der Zellwände begleitet wird. Die Plasmolyse geht übrigens weder in KNO_3 noch in Na Cl in kürzerer Zeit (2—3 Stunden) zurück.

Osmotischer Druck Mittelwert: H_2O konz. KNO_3 — höher. Legt man die jungen Zweige in Wasser, so werden sie glasartig spröde.

Thymelaea microphylla. Schwer zu bestimmen. Ausgesprochen plasmolysierbar nur die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Die verschleimte Beschaffenheit der übrigen Epidermiszellen macht bei ihnen den Beginn der Plasmolyse undeutlich.

1. Djebel Bou Rezel. Beginn der Plasmolyse sehr ungleichmäßig in verschiedenen Blättern. Bei manchen Anfang im Mittel bei 0,8 GM KNO_3, bei anderen erst oberhalb 1,2 GM, etwa bei 1,5 GM. In 2 GM KNO_3 starke Plasmolyse allgemein.

2. Maouyaberge. Grenzlösung 1,0—1,5 GM KNO_3; Mittel etwa 1,2 GM.

3. Von einer anderen Stelle der Maouyaberge. 1,0 GM KNO_3: so gut wie nirgends Plasmolyse. 1,5 GM KNO_3: bei etwa der Hälfte aller Blätter Mehrzahl plasmolysiert.

Osmotischer Druck also wohl im Mittel gegen 1,2—1,5 GM KNO_3.

Thymelaea hirsuta. Schwer zu bestimmen. Infolge der erwähnten Verschleimung der Epidermiswände ist der Beginn schwierig zu sehen. Auch scheinen die osmotischen Druckwerte in verschiedenen Blättern stark zu variieren.

Djebel Bou Rezel: Unterseitige Epidermis Mittelwert, wie es scheint, 0,8—1 GM KNO_3.

Helianthemum sessiliflorum. Sehr schwer wegen der dichten Behaarung zu bestimmen. Nur die an den Rändern liegenden Zellen lassen ein Urteil zu. Infolgedessen ist es schwierig, genaue Mittelwerte anzugeben.

1. Djebel Maouya. 22° H_2O KNO_3 in Mehrzahl der Epidermiszellen keine Plasmolyse, ebenso Palissaden.

2. Exemplar vom Djebel Bou Rezel, Erosionstal. 1,0—1,5 GM KNO_3 Mittelwert für obere Epidermis. Vereinzelte Zellen auch schon bei 0,8 GM KNO_3 plasmolysiert.

3. Exemplare von Berghängen am Djebel Bou Rezel.

Mittelwert 1 GM KNO_3 bis H_2O konz. KNO_3. In H_2O konz. KNO_3 noch längst nicht alle Epidermiszellen plasmolysiert.

Mittelwert für trockene Standorte also wohl 1 GM—H_2O konz. KNO_3.

Echium humile. In Wasser nehmen die Blätter eine blechartig starre Konsistenz an, die Stacheln starren nach allen Seiten.

1. Djebel Bou Rezel.

Obere Epidermis: Mittel zwischen 1 GM KNO_3 und 1,5 GM KNO_3. Es gibt Blätter, die schon bei 1 GM beginnen, und andere, bei denen 1,5 GM KNO_3 die Grenze ist.

Fagonia glutinosa. 1. Djebel Maouya.

Obere Epidermis: Mittelwert bei den Blättern des einen Exemplars im Mittel zwischen 1,2 GM und 1,5 GM KNO_3. Bei vier anderen Exemplaren lag die Grenze bei 2 GM KNO_3; ja bei einer Anzahl untersuchter Blätter war nicht einmal mit H_2O konz. KNO_3, abgesehen von vereinzelten Zellen, Plasmolyse zu erzielen.

2. Sehr trockene, steile Felslehnen am Col de Sfa.

2 GM KNO_3 keine Plasmolyse.

H_2O konz. KNO_3 (18°) nur bei einem Blatte in einzelnen Zellen Anfänge der Plasmolyse.

3. Djebel Maouya am Fuße der Felsen.

Mittel zwischen 1,2 GM und 1,5 GM KNO_3.

Frankenia thymifolia. Exemplare von den Hängen eines Erosionstales am Fuß des Djebel Bou Rezel.

Obere Epidermis: in 2 GM KNO_3 und in KNO_3 H_2O konz. 21° sind nur ganz vereinzelte Zellen plasmolysiert.

Peganum Harmala. 1. Djebel Maouya.

Obere Epidermis: Grenzwert zwischen 1,2 und 1,5 GM KNO_3. Bei 1,2 GM KNO_3 nur vereinzelte Zellen plasmolys. Bei 2 GM KNO_3 alle Epidermiszellen, aber nur vereinzelte Palissadenzellen plasmolysiert.

[1]) Vergleichsexemplare von dieser Form und von Fr. pulverulenta verdanke ich der Güte des Herrn H. Grafen zu Solms-Laubach.

2. Fortberg bei Hotel Victoria.

Grenzwert im Mittel zwischen 1,5 GM KNO_3 und 2 GM KNO_3. Einzelne Zellen auch schon bei 1,2 GM KNO_3 plasmolysiert.

Asteriscus pygmaeus. 1. Col de Sfa. Nanine Exemplare von sehr trockenem Standorte.

Obere Epidermis: Mittelwert 1,0—1,2 GM KNO_3. Bei einzelnen Blättern höher als 1,2 GM KNO_3.

2. Djebel Bou Rezel. Nanine Exemplare vom Gipfel.

Mittelwert ziemlich genau 1,5 GM KNO_3.

3. Djebel Maouya.

Mittelwert sehr zahlreicher Exemplare 0,8—0,9 GM KNO_3. In Wasser werden die Blätter blechartig.

Aizoon hispanicum. Djebel Bou Rezel. Nanine Exemplare von steilsten Berghängen. Die Blätter schmecken außerordentlich salzig.

Obere Epidermis: Mittelwert 2 GM KNO_3 — H_2O konz. (22°) KNO_3. Bei letzterer Konzentration sind noch viele Zellen unplasmolysiert!

Eine Durchsicht der Tabelle lehrt, daß die gemessenen osmotischen Drucke verglichen mit denen unserer Pflanzen (normal durchschnittlich etwa gleich 0,15—0,3 GM KNO_3 Pfeffer, Physiologie 2. Aufl. I, S. 121) in sehr vielen Fällen ganz ungeheuerlich hoch sind. Es wird sich empfehlen, die gefundenen Werte übersichtlicher als in der Tabelle zusammenzustellen. Die osmotischen Drucke entsprechen ungefähr:

3 GM KNO_3 und noch konzentriert. Lösungen bei Rhus oxyacantha ♄, Traganum nudatum ♄, Reaumuria vermiculata ♄, Anabasis articulata ♄, Haloxylon scoparium ♄, Frankenia thymifolia ♃, Aizoon hispanicum ☉, in einigen Exemplaren (an sehr trockenen Standorten) von Zygophyllum cornutum ♄, Helianthemum sessiliflorum ♄ und von Fagonia glutinosa ♃.

Zwischen 2,0 und 3 GM KNO_3: bei Helianthemum sessiliflorum ♄, Fagonia glutinosa ♃, Aizoon hispanicum ☉.

Zwischen 1,5 und 2 GM KNO_3: bei Capparis spinosa ♄, Zygophyllum cornutum ♄, Limoniastrum Guyonianum ♄, L. Feei ♄, Helianthemum sessiliflorum ♄, Artemisia Herba alba ♄, Peganum Harmala ♃, Statice Thouini ☉.

Zwischen 1,2 und 1,5 GM KNO_3: bei Thymelaea microphylla ♄, Limoniastrum Feei ♄, Gymnocarpon fruticosum ♄, Helianthemum sessiliflorum ♄, Echium humile ♃, Fagonia glutinosa ♃, Peganum Harmala ♃, Asteriscus pygmaeus ☉, Pteranthus echinatus ☉.

Zwischen 1 und 1,2 GM KNO_3: bei Zizyphus Lotus ♄, Farsetia Aegyptiaca ♄, Echium humile ♃, Asteriscus pygmaeus ☉, Pteranthus echinatus ☉, Plantago ovata ☉.

Zwischen 0,8 und 1 GM KNO_3: bei Thymelaea hirsuta ♄, Herniaria Fontanesi ♄, Antirrhinum ramosissimum ♄, Deverra scoparia ♃, Centaurea omphalotricha ♃, Asteriscus pygmaeus ⊙, Cleome arabica ⊙.

Zwischen 0,6 und 0,8 GM KNO_3: bei Periploca laevigata ♄, Linaria fruticosa ♄, Antirrhinum ramosissimum ♄, Lavandula multifida ♄, Acanthyllis tragacanthoides ♄ (0,8 GM), Zollikoferia spinosa ♄, Amberboa Lippii ⊙, Chrysanthemum fuscatum ⊙, Chr. trifurcatum ⊙, Medicago laciniata ⊙, Picridium vulgare ⊙.

Zwischen 0,4 und 0,6 GM KNO_3: bei Ferula vesceritensis ♃, Asphodelus pendulinus ⊙, Trigonella spec. ⊙, Erodium pulverulentum ⊙.

Zwischen 0,3 und 0,5 GM KNO_3: bei Anagallis coerulea ⊙.

Aus dieser Zusammenstellung sind folgende wichtige Tatsachen ersichtlich:

1. Die osmotischen Drucke in den Vertretern der untersuchten Flora einer extrem trockenen Felsenwüste sind nicht annähernd gleich, sondern sehr verschieden voneinander; aber sämtlich recht hoch.

2. Unter 46 untersuchten Formen wurde bei 10, d. h. bei 21%, ein Druck von 3 GM KNO_3 und noch höher, bei 16 = 35% ein Druck höher als 1,5 GM, bei 24 = 52% ein Druck höher als 1 GM KNO_3 gefunden. Nur 5 Formen = 11% entwickeln einen Druck gleich 0,3—0,6 GM.

3. Die niedrigsten Werte kommen durchschnittlich bei den annuellen Gewächsen, die höchsten bei Sträuchern vor.

4. Unter den Formen mit den höchsten osmotischen Drucken finden sich besonders viele, die Kochsalz in reichlichem Maße speichern. Ich habe alle NaCl enthaltenden Arten gesperrt. So sind von den 10 Arten mit Drucken von 3 GM KNO_3 6 reich an Kochsalz. Die 4 übrigen erreichen die hohen Drucke ohne Kochsalzspeicherung. Dazu gehören ein höherer Strauch Rhus oxyacantha, zwei kleine Sträucher Haloxylon scoparium und Helianthemum sessiliflorum sowie eine Perenne Fagonia.

5. Interessanterweise sind die beiden einzigen Annuellen, die osmotische Drucke von mehr als 1,5 GM KNO_3 entwickeln, nämlich Aizoon hispanicum und Statice Thouini, solche, die Kochsalz speichern.

6. Von sehr großer Wichtigkeit ist die Tatsache, daß die schnell welkende, gar nicht xerophytisch gebaute Anagallis coerulea,

die nur ein kleines Wurzelsystem besitzt, mit einem osmotischen Drucke von nur 0,3—0,5 GM KNO_3 wenn auch nur in sehr kleinen Exemplaren auf der Sohle der tieferen Erosionstäler und zwar bloß hier zu gedeihen vermag. Es geht daraus mit Sicherheit hervor, daß selbst in den oberflächlichen, von der Sonne bestrahlten Bodenschichten dieser Talsohlen in den Frühjahrsmonaten selbst eines so trockenen Jahres wie 1910 noch ziemlich viel Feuchtigkeit enthalten sein muß: Denn eine geringe Saugkraft, entsprechend 0,3—0,5 GM KNO_3, vermag ihnen schon das nötige Transpirationswasser zu entziehen.

7. So kann man es verstehen, daß der ebenfalls ausschließlich auf die Talsohlen beschränkte, wohl immergrüne, blatt- und milchsaftreiche hohe Strauch Periploca laevigata mit einer Saugkraft von »nur« 0,6—0,8 GM KNO_3 bestehen kann.

Aber auch an den Felsenhängen ist in den oberen Bodenschichten noch so viel Feuchtigkeit vorhanden, daß nanine, gegen stärkere Transpiration geschützte Annuelle in den Frühjahrsmonaten mit einem osmotischen Drucke von 0,4—0,6 GM KNO_3 fortkommen können (Asphodelus pendulinus, Trigonella spec., Erodium pulverulentum), während die ebenfalls annuellen Chrysanthemum fuscatum, Chr. trifurcatum, Picridium vulgare hier mit 0,6—0,8 GM Druck ganz gut zu gedeihen scheinen.

9. Die mächtige Ferula vesceritensis mit ihren großen Blättern und mit ebenfalls nur 0,4—0,6 GM osmot. Drucke, die auch aus den Erosionstälern auf die Felsenhänge steigt, scheint in so trockenen Jahren wie 1910 doch schon rechte Schwierigkeiten mit der Wasserversorgung zu haben: Die meisten Büsche sind verdorrt, bei den übrigen sind die älteren Blätter vertrocknet. Auf diese Tatsache wird später zurückzukommen sein.

10. Je höher der osmotische Druck bei den Annuellen entwickelt werden kann, um so höher steigen sie auf die steilsten Hänge bis auf die Gipfel der Berge: so findet man Aizoon hispanicum, Statice Thouini, Asteriscus pygmaeus und Pteranthus echinatus sämtlich mit über 1,2 GM Druck in freilich naninen Exemplaren an den sonnigsten, trockenen Standorten; offenbar vermögen sie sich hier dank ihrer hohen Saugkräfte noch genügend mit Wasser zu versorgen.

11. Kleineren Sträuchern, wie Linaria fruticosa, Antirrhinum

ramosissimum, Lavandula multifida, Acanthyllis tragacanthoides und Zollikoferia, genügt noch ein Druck gleich 0,6—0,8 GM KNO_3, um auf den sonnigen Felshängen zu vegetieren. Man wird aus dieser Tatsache schließen müssen, daß auch hier in oberflächlichen Bodenschichten noch ziemlich viel, verhältnismäßig leicht entziehbares Bodenwasser vorhanden sein muß. Freilich sind alle diese Gewächse mit Ausnahme der Zollikoferia ihrem Baue nach ausgesprochene, wenig transpirierende Xerophyten. Die Blätter der Zollikoferia sind kaum xerophytisch gebaut. Sie sind lang lineallanzettlich, buchtig gezähnt, blaugrün, kahl, dicklich. Die Außenwände der Epidermis und die Cuticula sind dünn, die Stomata beiderseits zahlreich und nicht eingesenkt. Ich glaube nicht, daß die Blätter auch im Sommer frisch bleiben.

12. Daß Gewächse mit so wenig xerophytisch gebauten und so zahlreichen Blättern wie die Perenne Peganum Harmala (Druck = 1,2—2 GM KNO_3) und wie der Strauch Capparis spinosa[1] (Druck 1,5—2 GM KNO_3) so hohe Druckkräfte entwickeln, scheint durchaus begreiflich. Je höher der Druck, um so leichter werden sie ja das nötige Transpirationswasser ersetzen können. Hohe osmotische Druckkräfte sind auch für den, wohl nicht immergrünen, Strauch Zizyphus Lotus mit seinen saftlosen, dünnen und ganz kahlen, kaum xerophytisch gebauten Blättern wohl sehr zweckmäßig.

13. Ob durchgängig ein Parallelismus der Art besteht, daß die Formen mit den höheren Druckkräften auch die trockensten Standorte besiedeln, das läßt sich aus meinen Untersuchungen noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Nicht unmöglich ist es, daß an einem und demselben Standorte mit bestimmtem Feuchtigkeitsgehalte des Bodens zwei Formen nur dann nebeneinander bestehen können, wenn die eine einen sehr viel höheren osmotischen Druck entwickelt als die andere: z. B. werden Unterschiede in der Ausbildung des Wurzelsystems, in der Transpira-

[1]) Über den äußeren Bau der Blätter von Peganum Harmala habe ich schon S. 216 berichtet. Mikroskopische Untersuchung zeigt isolateralen Blattbau, Epidermisaußenwände dick, Cuticula dünn, Stomata beiderseits zahlreich, nicht eingesenkt. Die Blätter der Capparis sind groß, oval, kahl, etwas fleischig-lederig, isolateral gebaut; Epidermisaußenwände und Cuticula mitteldick, Stomata beiderseits zahlreich, in mittlerer Höhe der Epidermiszellen, also etwas eingesenkt.

tionsgröße usw. solche Differenzen in den osmotischen Druckkräften notwendig machen. Im allgemeinen habe ich aber doch beobachtet, daß Formen mit so ungeheuer hohen osmotischen Drucken wie Anabasis articulata, Haloxylon scoparium, Traganum nudatum, Frankenia thymifolia, Aizoon hispanicum, Fagonia glutinosa, Helianthemum sessiliflorum u. a. noch auf ganz besonders exponierten, wasserarmen Standorten im stärksten Sonnenbrande fortzukommen vermögen.

14. So verspricht also tatsächlich die Bestimmung der osmotischen Druckkräfte ein überaus wertvolles Hilfsmittel bei der Analyse der Vegetationsbedingungen von Wüstenpflanzen zu werden.

15. Bei weitem am meisten Interesse beansprucht hinsichtlich der Höhe des osmotischen Druckes der Strauch Rhus oxyacantha. Daß er bis zu 1,50 m hoch hie und da auch ganz steile Felshänge besiedelt, wurde früher schon gesagt. Über den Bau dieser Pflanze sei hier noch folgendes erwähnt. Der Strauch ist dicht mit dunkelgrünen Blättern bedeckt. Die Blätter sind glänzend, kahl, dünn, saftlos, ausgesprochen dorsiventral, in ihrer Form ähnlich denen von Crataegus oxyacantha. Die Fiederblättchen sind je ca. 1,5 : 0,7 cm groß. Abgepflückte Blätter halten sich ziemlich lange frisch, werden alsdann runzelig, ohne ausgesprochen zu welken. Innerer Bau des Blattes dorsiventral; Epidermisaußenwände beiderseits enorm dick, auch Kutikula dick; Stomata nur unterseits, nicht eingesenkt, klein; Mesophyll reich an Interzellularen.

16. Sehr beachtenswert ist ferner die Tatsache, daß diejenigen Wüstenpflanzen, die auch in der heißen Zeit sich nicht ihrer Transpirationsflächen entledigen können, wie Rhus oxyacantha (Battandier u. Trabut 1888, S. 192 »folioles persistantes«), Traganum nudatum, Reaumuria, Anabasis, Haloxylon, Frankenia thymifolia, Zygophyllum cornutum, Helianthemum sessiliflorum, Capparis spinosa, Limoniastrum Guyonianum, L. Feei, Artemisia Herba alba, Thymelaea microphylla so besonders hohe osmotische Drucke entfalten.

17. Eine Beziehung zwichen der Ausbildung von »Wasser«-speichern und osmotischem Druck, der Art, daß Gewächse mit Wasserspeichern besonders niedrige Drucke entfalten, findet

sich in dieser Flora nicht. Im Gegenteil haben die vorhandenen Sukkulenten (Traganum, Anabasis, Aizoon, Zygophyllum, Limoniastrum Guyonianum, Gymnocarpon futicosum) sämtlich so hohe osmotische Drucke, daß man die mit sehr konzentrierten Zellsäften erfüllten Speichergewebe kaum noch als »Wasser«-gewebe bezeichnen kann.

Die bei vielen der untersuchten Wüstenpflanzen gefundenen osmotischen Drucke liegen infolge ihrer ungeheueren Größe so außerhalb alles dessen, was wir bisher bei Pflanzen zu sehen gewohnt waren, daß sich doch eine Umrechnung in Atmosphären empfiehlt, um eine Anschauung davon zu gewinnen, was für Saugkräfte diese Gewächse an relativ sehr trockene Böden anzusetzen vermögen. Ganz genau sind die Drucke so konzentrierter Salzlösungen wie 3 GM KNO_3 im Liter Flüssigkeit nicht bekannt. Man kann aber eine Lösung von 3 GM KNO_3 zu ungefähr 100 Atmosphären einschätzen[1]. 100 Atmosphären entsprechen aber einer Quecksilbersäule von nicht weniger als 76 m Länge! Die übrigen osmotischen Drucke lassen sich nach der in der Anmerkung mitgeteilten Tabelle ebenfalls leicht ungefähr berechnen (2 GM = ungefähr $34{,}7 \times 2$ oder 69,4 Atm., 1 GM = ungefähr 36,9 Atm. usw.). Man sieht daraus, wie vortrefflich angepaßt viele typische Wüstenpflanzen an Wasserausnutzung sehr trockener Böden sind.

Da sie die hohen Saugkräfte nicht allein (wenigstens teilweise) durch Kochsalzspeicherung gewinnen, sondern auch auf andere noch unbekannte Weise, so erscheint schon hier die

[1]) Herr Prof. Weinland war so freundlich, auch diese Berechnung für mich durchzuführen. Ich teile aus seinen mir zur Verfügung gestellten Notizen hier das Folgende mit:

Die Dissoziationsgrade α von KNO_3-Lösungen betragen bei 18° (vgl. Abegg, Handbuch der anorganischen Chemie II 1, S. 389)

Konzentration (GM im Liter)	0,0001	0,001	0,01	0,1	1	2	3
α	99,2	97,8	93,4	82,8	63,6	54,9	48,5
Osmot. Druck (in Atm.) von 1 GM im Liter	44,6	44,3	43,3	40,9	36,9	34,7	33,3

1 Liter gesättigte KNO_3-Lösung enthält bei 22° 2,96 GM. Der Fehler wird nicht groß, wenn wir, wie in meiner Arbeit schon geschehen, annehmen, daß 1 Liter gerade 3 GM enthält. Eine solche Lösung entwickelt aber nach obiger Tabelle bei 18° $3 \times 33{,}3 = 99{,}9$, rund 100 Atmosphären.

Frage berechtigt, ob die Salzspeicherung nicht vielleicht eines der Mittel ist, so hohe Saugkräfte auszubilden.

Und endlich springt noch ein Resultat von großer Wichtigkeit für das Verständnis der Ökologie der Wüstenpflanzen aus meiner Tabelle in die Augen: Es ist die Tatsache, daß offenbar die Befähigung, ungewöhnlich hohe osmotische Druckkräfte zu entwickeln, nur gewissen Pflanzen zukommt. Während Anagallis, selbst an den trockensten Standorten nicht über 0,5 GM sich zu erheben vermag, verzwergte Exemplare von Erodium pulverulentum nicht über 0,6 Gm KNO_3 hinaufkommen (wenigstens habe ich niemals höhere Werte gefunden) sind andere Formen befähigt, ihre Saugkräfte zu ungeheurer Höhe auszubilden. Die sind es augenscheinlich, die in dem Kampfe mit der Ungunst der Verhältnisse am meisten Aussicht haben, Sieger zu bleiben, und die am meisten zur Besiedlung von Wüsten geeignet sind. Die folgenden Abschnitte werden dieses Ergebnis noch viel deutlicher hervortreten lassen.

Abschnitt III.

Der osmotische Druck in den Pflanzen der extrem trockenen Geröllwüste.

Am nächsten dem Vegetationscharakter der Felsenwüste kommt die Flora der trockenen Geröllwüste. Eine solche dehnt sich zwischen Biskra und Hammam es Salahin über viele Kilometer aus. Das hügelige Plateau, von mehreren ausgetrockneten Flußbetten (Oueds) durchschnitten, besteht in seinen Niederungen im wesentlichen aus Geröll, das durch Lehm zusammengehalten wird; die Hügel werden aus kompakten Konglomeraten gebildet, die auch die Bodenoberfläche zusammensetzen. In den Oueds kommen auch kleine Sandfelder vor. Die Trockenheit entspricht wohl ganz der in der Felsenwüste. Denn das meiste Regenwasser fließt infolge des hohen Benetzungswiderstands des trockenen Bodens ab, ohne einzudringen.

Die Flora wird der Hauptsache nach aus denselben Formen zusammengesetzt wie in der Felsenwüste. Doch fehlen: Rhus oxyacantha, Periploca laevigata, Capparis spinosa, Reaumuria vermiculata, Zollikoferia spinosa, wie es scheint, vollständig. Dagegen treten als neu häufig hinzu von höheren Sträuchern z. B. Nitraria tridentata Desf., von kleineren: Suaeda vermiculata Forskall, S. pruinosa Lge., Salsola tetragona

Del., Daemia cordata Rob. Brown; von Perennen: Citrullus Colocynthis Schrad., Erodium guttatum Desf.; von Annuellen: Mesembryanthemum nodiflorum L., Sclerocephalus arabicus Boiss., Adonis microcarpa DC. und Neurada procumbens L.[1] u. a. Namentlich in den Oueds kommen dazu noch Nerium Oleander L., Forskohlea tenacissima L., Hedysarum carnosum Desf., Reseda spec., Rumex vesicarius L., Echinopsilon muricatus Moquin, Euphorbia glebulosa Coss. et Dur., Callipeltis Cucullaria DC., Chlamydophora pubescens Coss. et DR., Catananche arenaria Coss. et DR., Koelpinia linearis Pall., Anacyclus clavatus Pers., Statice pruinosa L., Dipcadi serotinum Médick u. a.

Ich teile meine Messungen wieder in Tabellenform mit. Zum Vergleiche wiederhole ich die Werte aus der Felsenwüste.

	GM KNO_3 im Liter Flüssigkeit		Geschmack der Blätter: (salzig = nach Na Cl) (bitter = wie Gerbstoff)
	Geröllwüste	Felsenwüste	
I. Höhere Sträucher.			
Zizyphus Lotus	0,6—0,7 (Oued!)	1—1,2	
II. Kleinere Sträucher.			
Zygophyllum cornutum	1,5—2	1,5—2 höher als 3	
Limoniastrum Guyonianum	1—1,5	2	
Haloxylon scoparium	bei u. über 3	bei u. über 3	
Thymelaea microphylla	1,2—1,5 0,6—0,8	1,2—1,5	
Th. hirsuta	0,6—1	0,8—1	
Gymnocarpon fruticosum	1,0	1,2—1,5	
Acanthyllis tragacanthoides	0,8	0,8	
III. Ausdauernde Pflanzen.			
Echium humile	1—1,5	1—1,5	
Fagonia glutinosa	0,9—1,2	1,2—1,5 2—3 u. höher	
Peganum Harmala	1,5—2	1,2—2	
IV. Annuelle Pflanzen.			
Asteriscus pygmaeus	1,2—1,5	1—1,5 0,8—0,9	
Aizoon hispanicum	0,9 (Oued)	2—3 u. höher	
Pteranthus echinatus	zwisch. 1 u. 1,2	1—1,5	
Cleome arabica	0,4—0,5	0,8—1	
Anagallis coerulea	0,4 u. etwas niedriger	0,3—0,5	

[1]) Ich kann natürlich nicht auf Grund meiner kurzen Beobachtungszeit behaupten, daß diese Formen in der Felsenwüste gänzlich fehlen. Jedenfalls aber treten sie hier sehr stark zurück!

	GM KNO_3 im Liter Flüssigkeit	Geschmack
In der Felsenwüste nicht beobachtete Pflanzen.		
I. Höhere Sträucher.		
47. Nitraria tridentata	1,2	sehr salzig
II. Kleinere Sträucher.		
48. Suaeda vermiculata	höher als 3	sehr salzig
49. S. pruinosa	3	sehr salzig
50. Salsola tetragona	höher als 3	sehr salzig
51. Daemia cordata	0,5—0,7	bitter, nicht salzig
III. Ausdauernde Pflanzen.		
52. Citrullus Colocynthis	0,3	bitter
53. Erodium guttatum	0,4—0,5	bitter, nicht salzig
IV. Annuelle Pflanzen.		
54. Mesembryanthemum nodiflorum	3 u. höher	salzig
55. Sclerocephalus arabicus	0,8	etwas bitter, nicht salzig
56. Adonis microcarpa	1—1,2	bitter
57. Neurada procumbens	0,4	indifferent

Für einige der neuen Pflanzen füge ich genauere Daten hier bei.

Nitraria tridentata. Lehmige Geröllwüste östlich von Biskra.

Obere Epidermis: 1,0—1,5 GM KNO_3. Mittel etwa bei 1,2 GM. Einzelne Blätter sind bei 1,5 GM noch nicht plasmolysiert.

Palisaden: noch nicht bei 1,5 GM plasmolysiert. Bei 2 GM KNO_3 einzelne, bei H_2O konz. (22°) KNO_3 viele plasmolysiert.

Suaeda vermiculata. 1. Geröllwüste zwischen Biskra und Hammam Salahin.

KNo_3 konz. H_2O 22°: Nur in ganz wenigen Epidermiszellen tritt ein wenig Plasmolyse ein. Die Palisaden und »Wassergewebs«-Zellen konnte ich mit KNO_3 meist überhaupt nicht plasmolysieren. Man könnte meinen, die Plasmolyse werde durch die schnelle Aufnahme des Salzes verhindert. Das ist aber ganz offenbar nicht so: bringt man die Schnitte in KNO_3 und beobachtet man sofort, so sieht man die Plasmolyse bei ganz wenigen Epidermiszellen eintreten. Die Plasmolyse bleibt alsdann lange Zeit unverändert bestehen. Auch gibt es vereinzelte Blätter, wo auch einige der Palisaden in gleicher Weise plasmolysieren. Der osmotische Druck des Zellsaftes ist offenbar ungeheuer hoch. Ein Zellsafttropfen gibt beim Eintrocknen auf dem Objektträger sofort massenhafte (Sphaero-) Kristalle. Mit Na Cl konz. H_2O 22° = ca. 5,4 GM tritt in allen Zellen der Epidermis nicht rückgängig werdende Plasmolyse ein.

2. Aus gleicher Gegend von einem sehr trockenen Berghang.

Wie bei 1.

Suaeda pruinosa Lge. (vgl. Graf zu Solms-Laubach. 1901, S. 165).

Aus ziemlich trockener Lehmwüste zwischen Biskra und Hammam Salahin. Der plasmolytische Grenzwert liegt bei dieser Art etwas tiefer. In H_2O konz. KNO_3

plasmolysierten sich die Hälfte bis drei Viertel aller Zellen. Die Plasmolyse ging nicht zurück. Bei 2 GM KNO_3, sowie bei 1,5 GM gab es ganz vereinzelte plasmolysierte Zellen. Palisaden werden bloß zum Teil bei H_2O konz. KNO_3, die »Wasser«-gewebszellen gar nicht plasmolysiert.

Schnitte in H_2O konz. Kochsalz (Salz von Salzgebirge): Starke Plasmolyse. In allen Zellen kristallisieren große dendritisch gestaltete Aggregate von Sphaerokristallen aus. Die Plasmolyse geht selbst nach 24 Stunden nicht zurück.

Salsola tetragona. Mit KNO_3 H_2O konz. sieht man bloß in verschwindend wenigen Zellen der Epidermis und des Wassergewebes Anfänge der Plasmolyse. In konz. H_2O Steinsalz sind alle Zellen stark plasmolysiert. Die Plasmolyse geht nicht zurück.

Citrullus Colocynthis. 1. Oueds in der Geröllwüste westlich von Biskra.

Obere Epidermis: 0,3 GM KNO_3 ziemlich genau Grenze. Für das saft- und stärkereiche dünnwandige Wurzelgewebe scheint der Mittelwert 0,3—0,4 GM KNO_3 zu sein.

2. Geröllwüste.

Grenze 0,3 GM.

Faßt man in dieser Tabelle zunächst einmal die Formen ins Auge, die sowohl in der Felsenwüste wie in der Geröllwüste vorkommen, so sieht man, daß auf beiden Standorten annähernd die gleichen osmotischen Druckhöhen entwickelt werden. In manchen Fällen ist der Druck in der Geröllwüste etwas niedriger, besonders auffallend bei Pflanzen, die in den Flußbetten gesammelt worden waren, wie bei Zizyphus Lotus und Aizoon hispanicum. Schon diese Tatsache läßt die sehr wichtige Folgerung zu, daß offenbar die Wüstenpflanzen es verstehen, ihre Druck- (resp. Saug-) kräfte nach der Feuchtigkeit des Standortes zu regulieren.

Für die in der Geröllwüste neu untersuchten Arten will ich die Drucke noch einmal übersichtlich zusammenstellen. Der Druck war:

Höher als 3 GM KNO_3: bei Suaeda vermiculata ♄, Salsola tetragona ♄, Mesembryanthemum nodiflorum ☉.

3 GM KNO_3: Suaeda pruinosa ♄, Mesembryanthemum nodiflorum ☉.

1—1,2 GM KNO_3: Nitraria tridentata ♄, Adonis microcarpa ☉.

0,8—1 GM KNO_3: Sclerocephalus arabicus ☉.

0,5—0,7 GM KNO_3: Daemia cordata ♄.

0,4—0,5 GM KNO_3: Erodium guttatum ♃.

0,4 GM KNO_3: Neurada procumbens ☉.

0,3 GM KNO_3: Citrullus Colocynthis ♃.

Man könnte hier ganz ähnliche Betrachtungen wie im vorigen Abschnitte anstellen. Hohe Drucke zeichnen also hauptsächlich die Sträucher aus (es sind lauter Kochsalz speichernde), niedere die Annuellen. Von besonderem Interesse sind wieder die Pflanzen mit den für Wüstenverhältnisse außerordentlich niedrigen Drucken. Auffallenderweise finden sich darunter zwei perennierende Gewächse: Citrullus Colocynthis mit dem niedrigsten osmotischen Drucke, den ich bisher in der Wüste beobachtet habe. Diese Pflanze hat bekanntlich ziemlich große, nicht xerophytisch gebaute Blätter. Volkens vermutet (vgl. das Citat auf S. 212 ff.), daß diese stark transpirierende Pflanze mit sehr tiefgehenden Wurzeln unterirdische Wasserschichten anzapfe. Ich beobachtete sie aber an Stellen in der Konglomeratwüste, wo es so gut wie ganz ausgeschlossen ist, daß sie solche Schichten erreichen kann. Die niederen Drucke erklären sich wohl viel einfacher daraus, daß Citrullus in ihren rübenförmigen, sehr langen und saftreichen Wurzeln reichliche Wasservorräte besitzt. Bei Biskra scheint Citrullus übrigens nicht das ganze Jahr über zu vegetieren.

Der niedrige Druck bei Erodium guttatum, einer Pflanze, die übrigens die Oueds bevorzugt, wird wohl ebenfalls damit verständlich, daß die Pflanze in knollenförmigen Wurzeln unterirdische Wasserspeicher zu besitzen scheint.

Die Annuelle Neurada procumbens mit 0,4 GM Druck, die ich an den Hügeln auf Konglomerat fand, hatte offenbar mit großen Schwierigkeiten in der Wasserversorgung zu kämpfen: die Pflänzchen waren stets ungeheuer verzwergt und halb vertrocknet. Sie scheinen ihren Druck eben in keiner Weise auf solchen Standorten über 0,4 GM KNO_3 hinaus verstärken zu können.

Als Gesamtergebnis kann man sagen, daß die Existenzbedingungen in der Geröllwüste offenbar ganz ähnliche sind wie in der Felsenwüste.

Abschnitt IV.

Der osmotische Druck in diesen Wüstenpflanzen, wenn sie auf feuchtem Boden wachsen.

Wieweit vermögen nun die typischen Gewächse extrem trockener Wüsten ihren Druck zu regulieren je nach der Feuchtig-

keit des Standortes? Und falls eine solche Regulation besteht, ergeben sich daraus besonders charakteristische Eigentümlich-

	GM KNO_3 in 1 Liter Flüssigkeit		
	Felsen- oder Geröllwüste	Bewässertes Kulturland oder Oued Biskra nahe dem Wasser	Trockenes, wüstenähnliches Kulturland
Rhus oxyacantha	höher als 3	1,5—2[4]	
Zizyphus Lotus	1—1,2	0,5—0,6[3]	
Suaeda vermiculata	höher als 3		2[5]
S. pruinosa	3	1,5[4]	nur u. höher als 3[6]
Echium humile	1—1,5	0,4[1]	
Peganum Harmala	1,2—2	0,7—0,9[2]	1,5[6]
Frankenia thymifolia	Mittel über 3	0,8[2]	1,5—2[7] höher als 3[6]
Mesembryanthemum nodiflorum	3 u. höher	1—1,2[1]	
Asteriscus pygmaeus	0,8—1,5	0,4—0,5[1]	
Aizoon hispanicum	2—3 u. höher	0,6—1,2[1]	
Pteranthus echinatus	1—1,5	(1—1,1[5])	
Amberboa Lippii	0,7—0,8	zwisch. 0,3 u. 0,4[1]	
Cleome arabica	0,8—1	0,4—0,5[1]	
Adonis microcarpa	1—1,2	0,5—0,8[1]	0,8—1,2[6]
Chrysanthemum fuscatum	0,6—0,7	0,3—0,4[1]	
Moricandia suffruticosa	1		
M. arvensis DC.†		0,5[1]	
Medicago laciniata	0,6—0,8		
M. truncatula Gaertn.†		0,4—0,5[1]	
Anagallis coerulea	0,3—0,5	zwisch. 0,3 u. 0,4[1]	
Bisher nicht geprüfte Pflanzen:			
58. Phoenix dactylifera (Geschmack indifferent)		0,8—1,2[4]	
59. Opuntia (nicht salzig)			0,4—0,5[6]
60. Atriplex Halimus L. (salzig)		1—1,2[4]	1,5[6]
61. A. parvifolia Lowe. (salzig)		0,9—1,2[4]	höher als 3[6] 1,5—2[7]
62. Weizen (nicht salzig)		0,6—0,8[1]	
63. Gerste (nicht salzig)		0,6[2]	

[1]) Felder beim Djebel Maouya.

[2]) Wassergräben und Felder südwestl. von Biskra.

[3]) Feuchte Standorte im Oued Biskra nahe der Stadt.

[4]) Oase Beni Mora, feuchtes Kulturland und Wassergräben.

[5]) Lehm beim Friedhof Biskra, Bahndamm.

[6]) Trocknes wüstenähnl. Kulturland um Beni Mora.

[7]) In Felsen am Forthügel bei Hotel Viktoria.

†) Da ich Moricandia suffruticosa ebenso wie Medicago laciniata nicht auf feuchten Standorten finden konnte, so habe ich an ihrer Stelle die auf solchen Plätzen häufigen, ihnen sehr ähnlichen Formen Moricandia arvensis und Medicago laciniata untersucht.

keiten dieser Wüstenpflanzen? Es machte gar keine Schwierigkeiten, auch diese Frage zu lösen, da eine Reihe der Formen gelegentlich auch auf feuchten Standorten gefunden wurde. Ich sehe da zunächst ganz ab von besonders salzreichen feuchten Stellen, die ja als physiologisch trocken gelten, sondern ziehe nur feuchte Kulturböden in Betracht, deren Salzgehalt so niedrig ist, daß die Oasenpflanzen darauf gut gedeihen können. Ich teile meine Messungen wieder in Tabellenform mit. Ich habe darin auch die osmotischen Drucke für solche Pflanzen mitgeteilt, die ich auf feuchtem und sonst nur auf ausgedörrtem, wüstenähnlichem Kulturland gesammelt habe. Dieses trockene Kulturland wird in regenreichen Jahren bebaut, wie sie indes in Biskra schon seit längerer Zeit nicht mehr vorgekommen sind.

Betrachtet man zunächst die osmotischen Drucke bei den Pflanzen aus feuchtem Kulturlande, so fällt auf, daß sie allgemein viel niedriger sind als bei den Pflanzen der Felsen- und der Geröllwüste. Folgende Zusammenstellung dürfte die Übersicht über die Drucke erleichtern:

A. Salzspeichernde Pflanzen (beurteilt nach dem salzigen Geschmack der Blätter). 1,5 GM: Suaeda pruinosa; 1—1,2 GM: Mesembryanthemum nodiflorum, Aizoon hispanicum, Atriplex Halimus, A. parvifolia; 0,6—1 GM: Frankenia thymifolia, Aizoon hispanicum; 0,4—0,5 GM: Asteriscus pygmaeus, 0,3—0,4 GM: Chrysanthemum fuscatum (die beiden letzten schmecken schwach salzig).

B. Pflanzen, die nicht Salz speichern: 1,5—2 GM: Rhus oxyacantha ♄, 1—1,2 GM: Pteranthus echinatus ☉, Phoenix dactylifera; 0,7—1 GM: Peganum Harmala ♃, Phoenix dactylifera; 0,6—0,8 GM: Adonis microcarpa ☉, Weizen; 0,5—0,6 GM: Zizyphus Lotus ♄, Moricandia arvensis ☉, Gerste; 0,4—0,5 GM: Echium humile ♃, Cleome arabica ☉, Medicago truncatula ☉; 0,3—0,4 GM: Amberboa Lippii, Anagallis coerulea.

Im Durchschnitt ist bei allen diesen Pflanzen der osmotische Druck etwas höher als bei unseren Land- oder Wasserpflanzen (0,15—0,3 GM KNO_3). Bedenkt man aber, daß der Boden in der Wüste, selbst der feuchte Kulturboden, der ja dauernd ausschließlich mit etwas salzhaltigem Wasser gespeist wird, sehr viel salzreicher ist als unsere normalen Böden, so verlieren die Unterschiede in den Drucken alles Auffällige. Konnte doch Stange zeigen (1892. S. 292 ff.), daß Pflanzen, wie Phaseolus vulgaris, Cucurbita pepo, Lupinus albus, Pisum sativum, Triticum vulgare ihren normalen Druck von etwa 0,25 GM KNO_3 in Nährlösungen mit 0,2 GM KNO_3 oder mit NaCl oder in salz-

haltigen Böden bis zu einer maximalen Höhe von etwa 0,6 GM KNO_3 hinaufzutreiben, Salzpflanzen wie Plantago maritima, Salsola Kali und Cochlearia officinalis den normalen Druck von 0,24 GM Na Cl (für salzarmen Boden) in Nährlösungen mit Kochsalz bis zu 0,76 GM Na Cl, Cochlearia sogar bis zu 0,9 GM Na Cl zu steigern vermögen. Die von mir in der Oase gemessenen Druckwerte für Weizen und Gerste, 0,6—0,8 GM KNO_3 und 0,6 GM KNO_3, stimmen auffallend gut mit diesen Maximalwerten Stanges überein. Setzen wir also für den feuchten Kulturboden der Wüste den »Normaldruck« nicht wie bei unseren Pflanzen zu 0,25 GM KNO_3 (Stange. 1892), sondern zu 0,6—0,8 GM KNO_3 fest, so sehen wir, daß von den 22 auf feuchtem Boden untersuchten Pflanzen 14 = 64% diese Druckhöhe nicht überschreiten, ja 9 = 41% noch ziemlich weit hinter diesem Werte zurückbleiben (0,3—0,5 GM). Auffälligerweise sind unter diesen Pflanzen mit niedrigen Drucken auch solche, die Salz zu speichern vermögen, wie Asteriscus pygmaeus und Chrysanthemum fuscatum. Die über 0,6—0,8 GM hinausgehenden Drucke der übrigen 7 kochsalzspeichernden Pflanzen sind nach den mitgeteilten Beobachtungen Stanges nicht überraschend.

Von Interesse sind dagegen die vier nicht zur Kochsalzspeicherung befähigten Pflanzen mit wesentlich höheren Drucken als 0,6—0,8 GM. Allen überlegen ist Rhus oxyacantha (1,5—2 GM). Bedenkt man aber, daß diese Pflanze in der Oase die Höhe eines respektabeln Baumes annimmt und ein sehr reiches Laubwerk entwickelt, so erscheint die Druckhöhe nicht unzweckmäßig. Übrigens wuchs das untersuchte Exemplar, zwar dicht am fließenden Wasser, aber immerhin doch hart am Rande der Oase. Auch für die Dattelpalme mit großer Laubkrone erscheint ein höherer Druck (0,8—1,2 GM) vorteilhaft. Das gleiche gilt für Peganum Harmala (0,7—0,9 GM), von der ich früher zeigte, daß sie ziemlich lebhaft transpiriert. Auffällig erscheint nur der hohe Druck (1—1,1 GM) bei der Annuellen Pteranthus echinatus. Doch muß ich darauf hinweisen, daß ich diese Pflanze nicht von sehr feuchtem Kulturland, sondern zwar in luxurianten Exemplaren, aber nur von nicht extrem trockenem Lehmboden (mit Wüstenvegetation) untersuchen konnte.

Vergleichen wir nun die Drucke, welche die untersuchten Pflanzen auf feuchtem Kulturboden und auf sehr trockenen Wüstenböden entwickeln, miteinander, so springt sofort das ungeheure Regulationsvermögen vieler dieser Gewächse in die Augen. Auch hier dürfte die folgende Zusammenstellung die Einsicht ganz bedeutend erleichtern. Die eingeklammerten Zahlen geben den Druck für feuchtes Kulturland an.

I. Sträucher.

a) Nicht salzspeichernde: Rhus oxyacantha (1,5—2) höher als 3; Zizyphus Lotus (0,5—0,6) 1—1,2.

b) Salzspeichernde: Suaeda pruinosa (1,5) 3: Atriplex Halimus (1—1,2) 1,5; A. parvifolia (0,9—1,2) höher als 3.

II. Perenne.

a) Nicht salzspeichernde: Peganum Harmala (0,7—0,9) 1,2—2; Echium humile (0,4) 1—1,5.

b) Salzspeichernde: Frankenia thymifolia (0,8) Mittel über 3.

III. Annuelle.

a) Nicht salzspeichernde: Pteranthus echinatus [1—1,1?] 1—1,5; Amberboa Lippii (0,3—0,4) 0,7—0,8; Cleome arabica (0,4—0,5) 0,8—1; Adonis microcarpa (0,5—0,8) 1—1,2; Anagallis coerulea (zwischen 0,3—0,4) 0,3—0,5; Medicago laciniata (truncatula 0,4—0,5) 0,6—0,8; Moricandia suffruticosa (arvensis 0,5) 1.

b) Salzspeichernde: Mesembryanthemum nodiflorum (1—1,2) 3 und höher; Asteriscus pygmaeus (0,4—0,5) 0,8—1,5; Aizoon hispanicum (0,6—1,2) 2—3 und höher; Chrysanthemum fuscatum (0,3—0,4) 0,6—0,7.

Daraus geht hervor:

1. Während viele unserer Gewächse ihren Druck nur von 0,2 GM bis zu 0,7 GM (Stange. 1892. S. 292 ff.) auch in trockenem Boden, wie es nach Pringsheims Beobachtungen (1906. S. 117 u. 125 ff) scheint, zu steigern vermögen; falls sie Salz speichern, auch bis zu 1 GM KNO_3 (Stange), gibt es unter den Pflanzen der extrem trockenen Wüste und zwar sowohl unter den Kochsalz speichernden wie auch unter den an Kochsalz armen viele, die ihren Druck ungeheuer viel höher treiben können. Man wird diese Befähigung als äußerst zweckmäßig betrachten müssen, um auf sehr trockenem Boden gedeihen zu können.

2. Unter den Annuellen zeichnen sich einige derjenigen, die Salz speichern, durch sehr viel größeres Regulationsvermögen aus als die übrigen, bei denen dieses Vermögen verhältnismäßig gering ist.

3. Eine Ausnahmestellung nimmt unter allen untersuchten Pflanzen die Annuelle Anagallis coerulea ein. Sie vermag nämlich ihren Druck auf trockenem Boden entweder überhaupt nicht oder doch nur in äußerst engen Grenzen zu erhöhen: (0,3—0,4) 0,3—0,5.

Übrigens scheint auf ausgedörrtem, trockenem Kulturland der Druck ganz ebenso in die Höhe getrieben zu werden wie in der trockenen Fels- und Geröllwüste.

Ganz besonders muß ich nun noch die Aufmerksamkeit auf die Drucke lenken, die ich bei den eingangs meiner Arbeit besprochenen Opuntien auf dem ausgetrockneten Kulturland beobachtet habe[1]: Sie sind nämlich für eine perennierende Wüstenpflanze, die auf trockenem Boden wächst, außerordentlich gering: nur 0,4—0,5 GM entsprechend. Mit diesem Druck gehören die Opuntien zu den Pflanzen mit den niedrigsten Druckwerten, die ich in der Wüste überhaupt beobachtet habe. Das waren von Perennen: Ferula vesceritensis mit 0,4—0,5 GM, Erodium guttatum 0,4—0,5 GM, Citrullus Colocynthis mit 0,3 GM; von Annuellen Asphodelus pendulinus 0,4—0,5 GM, Erodium pulverulentum 0,4—0,6 GM, Neurada procumbens 0,4 GM, Trigonella spec. unter 0,6 GM und Anagallis coerulea 0,3—0,5 GM. Wie schlecht es der Ferula und der Neurada mit ihren niedrigen Drucken in der trockenen Wüste schon im Frühjahr 1910 ging, darauf habe ich bereits hingewiesen, ebenso darauf, daß Erodium pulverulentum und Trigonella nur in naninen Exemplaren zu gedeihen vermochten. Der niedere Druck bei Citrullus und Erodium guttatum wird wohl nur durch die gegen Austrocknung gut geschützten, unterirdischen Wasserspeicher dieser Gewächse verständlich. Der einzige Strauch, der nicht einziehen kann mit zwar reichen, aber der trockenen Luft und der Sonnenglut ganz exponierten Wasserspeichern, mit gleich niedrigem Druck, ist die Opuntia. Ich zweifle nicht daran, daß einer der Gründe, vielleicht sogar der wichtigste, weshalb die Opuntia viel mehr unter der Dürre trockener Jahre leidet als andere Wüstenpflanzen, eben in diesem niedrigen Druck des Zell-

[1]) Der Druck wurde für die am meisten ausgetrockneten Exemplare bestimmt.

saftes besteht[1]. Erinnern wir uns, daß Livingston (1906. S. 70 ff) für sukkulente Cacteen der Arizonawüste, wie Cereus, Echinocactus und Opuntia Engelmanni, ebenso überraschend kleine, ja noch niedrigere Drucke (0,12—0,5 GM KNO_3) fand, so drängt sich die Frage auf, ob derartige Gewächse nicht vielleicht bloß deshalb in der Wüste zu gedeihen vermögen, weil sie sehr gut gegen Transpirationsverluste geschützt sind und weil sie so ungeheuer große Wasservorräte speichern, daß sie in der trockenen Jahreszeit die Wasseraufnahme aus dem Boden ganz einstellen können. Auch sieht man nun ganz deutlich: es gibt offenbar zwei Gruppen physiologisch völlig ungleichwertiger Sukkulenten mit reichlichen Flüssigkeitsspeichern. Die einen mit sehr niedrigen osmotischen Drucken sind durch anatomische und morphologische Einrichtungen so vollkommen wie möglich gegen Wasserverlust geschützt, die anderen mit ungeheuer hohen osmotischen Drucken, durch Salzspeicherung zumeist begünstigt, entbehren wenigstens im anatomischen Baue vielfach aller xerophytischer Merkmale, die zum Schutze gegen Wasserverlust ausgebildet zu werden pflegen[2].

Auch hier zeigt sich, glaube ich, wiederum, von welcher großen Bedeutung die Analyse der osmotischen Drucke für das Verständnis der Ökologie der Wüstenpflanzen werden wird.

Abschnitt V.

Der osmotische Druck auf sehr salzreichem, feuchtem Boden.

Manche Pflanzen der trocknen Felsen- oder Geröllwüste finden sich auch auf sehr salzreichem Sumpfboden. Wie hoch ist nun hier der osmotische Druck? Welcher Faktor ist es, der die Höhe des Druckes bestimmt?

Leider ist es mir nicht möglich geworden, die Flora eines der großen Salzschotts der nördlichen Sahara kennen zu lernen und deren Druckverhältnisse zu bestimmen. An kleineren

[1]) Vorausgesetzt, daß die Wurzeln entsprechend niedrige osmotische Druckkräfte besitzen. Vortrefflich stimmt mit diesen Messungen von Wüstensukkulenten die Beobachtung von Pringsheim (1906. S. 119, 130ff.) überein, daß Sukkulenten in der Kultur ihren osmotischen Druck nicht zu erhöhen verstehen, wenn der Boden austrocknet oder wenn man sie welken läßt.

[2]) Übrigens teilte schon Grisebach (1872. I, S. 442. II, S. 89) die Sukkulenten ein in salzspeichernde und nicht salzspeichernde mit dicker Oberhaut.

Salzsümpfen aber ist auch in der Nähe von Biskra kein Mangel. So findet sich am Fuße des Djebel Bou Rezel eine, scheints, ganz typische Salzstelle, um die heiße und salzreiche Quelle Hammam es Salahin. Streckenweise ist dies ein richtiger Salzsumpf, an dessen Rändern der Boden weithin mit Salzen getränkt und von einer weißen Salzkruste überzogen ist.

Hier wachsen in großer Menge krautige und strauchige Salicornien: S. fruticosa L. und S. herbacea L., Suaeda vermiculata, Zygophyllum cornutum, Nitraria tridentata, Tamarix sp., ferner Mesembryanthemum nodiflorum, Reaumuria vermiculata, Frankenia thymifolia, die niederliegende Fr. pulverulenta, Limoniastrum Guyonianum, Statice pruinosa und St. delicatula De Girard, ganz vereinzelte Gräser (wegen Mangel an Infloreszenzen unbestimmbar) mit kriechenden Rhizomen, Medicago spec., Trigonella spec., sofern der Boden nicht jeglicher Vegetion bar ist.

Eine zweite kleinere Salzstelle mit ähnlicher Flora liegt im Oued Biskra oberhalb des Stauwerkes für die Oase.

In der Tabelle habe ich die ermittelten Drucke zusammen mit denen für feuchtes Kulturland und für trockene, salzarme Felsenwüsten verzeichnet.

Von besonderem Interesse sind in dieser Tabelle die durchwegs Kochsalz speichernden Formen: Nitraria tridentata, Reaumuria vermiculata, Frankenia thymifolia und Mesembryanthemum nodiflorum. Denn sie zeigen, daß nicht der Salzgehalt im Boden, sondern die Trockenheit die Höhe der osmotischen Drucke bestimmt. Während sie in dem Salzsumpf nur Drucke von etwa 0,8—1,5 GM entwickeln, steigt der Druck auf sehr trockenem, aber sehr viel salzärmerem Boden bei der ersten bis auf 1,5 GM, bei den übrigen gar bis auf und über 3 GM. Nicht dort also steigt der Druck am höchsten, wo am leichtesten Salz gespeichert werden kann, sondern an den trockensten Standorten, wo das Salz viel weniger leicht erreichbar ist. Daraus schon wird man entnehmen können, daß sehr salzreicher feuchter Boden weit weniger »physiologisch trocken« ist als trockener Boden. Die außerordentlich wichtige und interessante Frage, ob der höhere Druck auf trockenem, aber salzärmerem Boden durch stärkere Kochsalzspeicherung als auf feuchtem, salzreichem Boden regulatorisch gewonnen wird, lassen meine Versuche leider noch ganz unentschieden. Ich möchte aber ausdrücklich hervorheben, daß Bodenproben aus der Felswüste in der Chaîne de Sfa gar

	Salzsumpf	feuchtes Kulturland	Felsen- oder Geröllwüste	Geschmack
I. Bäume.				
Phoenix dactylifera	1,2—1,5[1] (manche 1—1,5)	0,8—1,2[8]		nicht salzig
II. Sträucher.				
Nitraria tridentata	0,8—1,2[1]		1,2 (einzeln üb. 1,5)	
Suaeda vermiculata	höher als 3[1]		höher als 3[4]	
Zygophyllum cornutum	1,2—2[1]		1,2—2[3]	
Reaumuria vermiculata	1,2[1]		bei u. über 3[3]	
Limoniastrum Guyonianum	1,5—2[1]		2[3]	
Thymelaea hirsuta	0,8—1[1]		0,8—1[3]	
III. Perenne.				
Frankenia thymifolia	0,8—1,5[1]	0,8[7]	über 3[3 5]	
IV. Annuelle.				
Mesembryanth. nodiflorum	1—1,2[1]	1—1,2[6]	3 u. höher[4]	
Bisher nicht untersuchte Pflanzen.				
64. Salicornia fruticosa ♄	höher als 3[1 2]			sehr salzig
65. Statice delicatula ♃	1,2—1,5[1] 0,9—1,1[2]			sehr bitter und ganz wenig salz.
66. Unbestimmbar. Gras ♃	2[1]			süßl., nicht salz.
67. Salicornia herbacea ⊙	zwisch. 1 u. 2[1]			sehr salzig
68. Frankenia pulverulenta ⊙	0,6—0,9[1 2]			sehr salzig

nicht salzig schmecken, dagegen aus dem Salzsumpf stark salzig sind.

Ein zweites Ergebnis von großer Wichtigkeit scheint mir das, daß in den Salzsümpfen nicht bloß solche Pflanzen gedeihen, die z. T. durch Salzaufnahme ihren Druck auf die notwendige Höhe zu bringen vermögen, sondern auch solche, die kein Salz speichern: Dies ist der Fall bei Phoenix dactylifera, Thymelaea hirsuta und bei dem leider unbestimmbaren Gras. Während das Gewebe aller der anderen Gewächse sehr stark

[1]) Sehr feuchte, sehr salzreiche Stelle bei Hammam Salahin (Fontaine chaude).

[2]) Feuchte, salzreiche Stelle im Oued Biskra oberhalb der Stadt.

[3]) Djebel Bou Rezel.

[4]) Geröll- und Lehmwüste.

[5]) Sehr trockenes Kulturland (wüstenähnlich).

[6]) Felder beim Djebel Maouya.

[7]) Wassergräben und Felder südwestlich von Biskra.

[8]) Beni Mora.

salzig schmeckt, vermißt man den Geschmack nach Salz bei ihnen (ebenso wie übrigens scheints bei Medicago spec. und Trigonella spec.) völlig. Jene Pflanzen, die ihren Druck auf andere Weise schaffen, vermögen mit Druckhöhen von 0,8—2 GM unter den Salzpflanzen zu gedeihen, weil auf sie das Salz nicht giftig zu wirken scheint. Wahrscheinlich ermöglicht der hohe osmotische Druck ihnen das Fortkommen auf den »physiologisch trockenen« Salzböden!

Abschnitt VI.

Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünenpflanzen.

Am meisten Besonderheiten zeigt gegenüber den übrigen Wüstenböden die Vegetation der Dünen. Hier findet sich eine ganze Reihe von Gewächsen, die an anderen Standorten zu fehlen scheinen: so z. B. die schöne Euphorbia Guyoniana Boiss. et Reut., Haplophyllum tuberculatum Forsk., Echiochilon fruticosum Desf., Astragalus Gombo Coss. et Dur., Ononis angustissima Lam., ferner Cyperus conglomeratus Rottb. u. a.

Dazu kommen dann von den anderen Standorten noch: Nitraria tridentata, Salicornia fruticosa, Zygophyllum cornutum, Tamarix spec., Limoniastrum Guyonianum, Suaeda vermiculata, Anabasis articulata, Traganum nudatum, Thymelaea microphylla, Farsetia Aegyptiaca, Erodium guttatum, Fagonia glutinosa, Citrullus Colocynthis, Cleome arabica, Neurada procumbens, Trigonella spec. — Nitraria, Salicornia, Zygophyllum und die schöne Statice delicatula scheinen anf salzreiche Stellen beschränkt.

Bei einigen dieser letzten Pflanzen habe ich die osmotischen Drucke, die sie in der Felsen- oder Geröllwüste und auf den Dünen entwickeln, miteinander verglichen.

Es fällt sofort auf, daß bei einer Reihe der untersuchten Formen der osmotische Druck auf Dünenboden geringer ist als auf trockenem Fels- oder Geröllboden; so z. B. bei Anabasis articulata (höher als 3) 1—1,2; bei Traganum nudatum (3 und höher) 1—1,2; Farsetia Aegyptiaca (zwisch. 1 u. 1,2) 0,6—0,8; Fagonia glutinosa (0,9—3 u. höher) 0,5—0,7: Peganum Harmala (1,2—2) 1—1,2; Erodium guttatum (0,4—0,5) 0,2—0,3; Cleome arabica (0,8—1) 0,4—0,6. Dies ist der Fall bei 7 von 15 verglichenen Arten. Zufall können diese Unterschiede wohl nicht sein. Die niedrigeren Drucke auf dem Sandboden scheinen darauf hinzudeuten, daß die Wasser-

	GM KNO_3 im Liter Flüssigkeit		Geschmack
	Dünen	trockene Felsen- oder Geröllwüste	
I. Höhere Sträucher.			
Nitraria tridentata	1,2	1,2	
II. Kleinere Sträucher.			
Anabasis articulata	1—1,2	höher als 3	
Traganum nudatum	1—1,2	3 u. höher	
Zygophyllum cornutum	1,5—3	1,5—2 höher als 3	
Suaeda vermiculata	3 u. höher	höher als 3	
Limoniastrum Guyonianum	1—1,5	2 1—1,5	
Thymelaea microphylla	0,6—0,8	gegen 1,2—1,5 0,6—0,8	
Farsetia Aegyptiaca	0,6—0,8	zwisch. 1—1,2	
III. Ausdauernde Pflanzen.			
Fagonia glutinosa	0,5—0,7	0,9—1,2 1,2—1,5 2—3 u. höher	
Peganum Harmala	1—1,2	1,2—2	
Citrullus Colocynthis	0,2—0,3	0,3	
Erodium guttatum	0,2—0,3	0,4—0,5	
Statice delicatula	0,9—1,1		
IV. Annuelle.			
Cleome arabica	0,4—0,6	0,8—1	
Adonis microcarpa	1—1,2	1—1,2	
Neurada procumbens	0,4	0,4	
Bisher nicht geprüfte Pflanzen.			
69. Echiochilon fruticosum ♄	0,6—0,8		schwach bitter
70. Euphorbia Guyoniana ♃	0,3—0,6		indifferent
71. Haplophyllum tuberculatum ♃	0,7		indifferent
72. Astragalus Gombo ♃	0,4—0,5		etwas bitter u. säuerlich

versorgung auf dem Sandboden geringeren Schwierigkeiten begegnet als auf anderen trockenen Wüstenböden. Auffällig ist ja auch, daß die auf die Dünen beschränkten Formen Echiochilon, Euphorbia Guyoniana, Haplophyllum tuberculatum und Astragalus Gombo für ausdauernde Wüstenpflanzen verhältnismäßig niedrige osmotische Drucke entwickeln. Der aus meinen Zahlen sich aufdrängende Schluß, daß die lockeren Sandböden der Dünen, wenigstens der von mir beobachteten (Dünen von Oumache, Dünen nördlich der

Maouyaberge), leichter Wasser abgeben als andere Wüstenböden, könnte zunächst paradox erscheinen. Denn die oberflächlichen Sandschichten pflegen ganz ungewöhnlich trocken zu sein. Erinnert man sich indessen an die Verhältnisse bei den deutschen Flugsanddünen, wo die oberflächlichen Schichten ebenfalls staubtrocken, die tieferen aber (eben wohl infolge der Bedeckung mit den trockenen, gegen Verdunstung schützenden Oberflächenschichten) um so feuchter sind (vgl. Warming. 1902. S. 70) und denkt man daran, daß das Adsorptionsvermögen des Sandes für Wasser gering ist, daß alles Regenwasser ohne abzulaufen, sofort völlig in den Sand einsinkt und daß auf Sandboden auch leicht tiefgehende Wurzeln entwickelt werden können, so verliert mein Ergebnis wohl alles Auffällige. Verständlich wird durch die leichte Ausbeutbarkeit des Wassers aus den Dünen auch die Tatsache, daß viele Wüstendünen eine besonders üppige und reiche Vegetation zu tragen scheinen. Auf den Wasserreichtum der Wüstendünen weist auch Schirmer (1893 S. 173ff) hin.

Abschnitt VII.

Die osmotischen Druckverhältnisse einiger Pflanzen aus dem Oued Biskra.

Eine eingehende Untersuchung der zahlreichen Pflanzen, die in dem breiten Flußbett des Biskrabaches wachsen, habe ich Zeitmangels halber nicht angestrebt. Von Interesse schien es mir nur, den osmotischen Druck für einige der vielen Formen zu bestimmen, die auf den trockenen Standorten der Wüste fehlen und auf das Flußbett mehr oder weniger beschränkt sind. Die Zusammensetzung der Flora im Oued Biskra ist keineswegs einförmig. Denn die physikalische und chemische Beschaffenheit des Untergrundes ist äußerst mannigfaltig. Sandflächen wechseln mit Kies und Geröllflächen ab in den verschiedensten Graden der Trockenheit; dazu kommen hie und da salzreiche Stellen. Zu vielen der Formen, die man in der Geröll- und Felsenwüste findet, gesellen sich in buntem Wechsel Gewächse, die wohl aus dem Atlas durch das Flußwasser verbreitet worden sind. Der Oued Biskra bietet infolgedessen die

lohnendsten und interessantesten Exkursionen in der Umgebung der Oase[1].

	GM KNO_3 in 1 Liter Flüssigkeit	
I. Höhere Sträucher.		
Nerium Oleander L.	0,6—0,7 GM	trockner Standort
II. Niedere Sträucher.		
Limoniastrum Guyonianum	1—1,2 GM	salzreicher Standort
III. Ausdauernde Gewächse.		
Moricandia suffruticosa	0,8—1 GM	
Erodium guttatum	0,3 GM	
Heliotropium undulatum Vahl.	0,3—0,4 GM	[2]
Marrubium spec.	0,5—0,6 GM	[2]
IV. Zweijährige.		
Celsia Ballii Batt. et Trab.	0,4—0,5 GM	
V. Annuelle.		
Asteriscus pygmaeus	0,8—0,9 GM	[2]
Mesembryanthemum nodiflorum	2 GM	[2]
Statice Bonduelli Lestib.	0,4—0,6 GM	
Hedysarum carnosum Desf.	0,4—0,5 GM	

[1]) Bloß um einen annähernden Begriff von der Zusammensetzung der Flora zu geben, erwähne ich, daß ich hier u. a. z. B. fand: Heliotropium undulatum, Celsia Ballii, Statice Bonduelli, Hedysarum carnosum, Nerium Oleander, Marrubium Alysson, Ranunculus muricatus, Sisymbrium runcinatum, S. Irio, Filago exigua, Micropus bombycinus, M. supinus, Moricandia teretifolia, Reseda sp., Spergularia diandra, Koelpinia linearis, Pteranthus echinatus, Paronychia longiseta, Cleome arabica, Plantago Coronopus, P. Psyllium, P. ciliata, Zollikoferia resedifolia, Forskohlea tenacissima, Tamarix Bounopoea, Limoniastrum Guyonianum, L. Feei, Daemia cordata, Lycium afrum, Statice Thouini, Phelippaea violacea, Ph. lutea, Ononis serrata, Centaurea omphalotricha, Scorpiurus subvillosa, Lonchophora Capiomontana, Medicago laciniata, M. truncatula, Catananche arenaria, Silene muscipula, Echinopsilon muricatus, Trigonella monspeliaca, T. anguina, Calendula platycarpa, Hyoseris radiata, Fumaria densiflora, Polygonum aviculare, Moricandia cinerea, Notoceras canariense, Malva parviflora, Chenopodium murale, Melilotus indica, Euphorbia glebulosa, Picridium discolor, Picris Saharae, Hedypnois polymorpha, Anacyclus clavatus, Salvia lanigera, Carrichtera Vellae, Eruca spec., Iffloga spicata, Rumex bucephalophorus, Astragalus pseudo-stella, Euphorbia granulata f. glaberrima, Chrysanthemum coronarium, Nolletia chrysocomoides, Trigonella polycerata, Callipeltis cucullaria, Diplotaxis pendula, Frankenia pulverulenta, Zygophyllum cornutum, Peganum Harmala, Aizoon hispanicum, Mesembryanthemum nodiflorum, Amberboa Lippii, Erodium guttatum, E. glaucophyllum. (Siehe auch L. Chevallier 1892, S. 71 ff.)

[2]) Diese 4 Pflanzen wuchsen zusammen an einem Standorte im Oued Biskra nahe der Villa Benevent!

Wie zu erwarten war, sind die Drucke bei solchen Pflanzen, wie Heliotropium undulatum, Marrubium spec., Celsia Ballii, die in der trockenen Wüste mehr oder weniger fehlen, recht niedrig.

Abschnitt VIII.
Theoretische Folgerungen.

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, daß die perennierenden Pflanzen extrem trockener Wüstenstandorte durchschnittlich äußerst hohe, ja z. T. ganz ungeheure osmotische Druck- oder Saugkräfte entwickeln und daß viele von ihnen auch eine für höhere Organismen ganz ungewöhnlich weitgehende Regulationsfähigkeit ihres Druckes je nach der Trockenheit der Standorte besitzen. Beide Eigenschaften wird man nicht anstehen, als ganz außerordentlich zweckmäßige Anpassungen der Wüstenpflanzen für den Kampf um das notwendige Wasser zu betrachten. Daß die sehr hohen, von mir gemessenen Druckwerte bis zu 100 und über 100 Atmosphären nicht durch die Unvollkommenheiten der Untersuchungsmethodik bloß vorgetäuscht werden, sondern tatsächlich vorkommen, dafür spricht auch, daß bei Konservierung der Pflanzen in Alkohol oft massenhaft kristallische oder kristallinische Ausfällungen in den Geweben auftreten. Die ungewöhnlich hohen Druckkräfte, die namentlich von den ausdauernden, nicht mit umfangreichen Wasserspeichern ausgerüsteten Gewächsen entwickelt werden, unterstützen, glaube ich, sehr die Ansicht, die sich schon aus der Betrachtung der Wüstenstandorte mit Notwendigkeit ergab, daß nämlich die meisten Wüstenpflanzen auch auf extrem trockenen Standorten die spärliche Bodenfeuchtigkeit der oberen Bodenschichten auszunutzen verstehen. Diese Schichten sind ja niemals völlig trocken. Es kommt zunächst und vor allem auf die Kräfte an, mit denen sie das Wasser festhalten, ob die Wüstenpflanzen Feuchtigkeit an sich zu reißen vermögen. Daß diese Kräfte selbst in den obersten, scheinbar staubtrockenen Schichten wenigstens im Frühjahr geringer sind als man vielleicht vermuten könnte, geht aus der dauernden Turgeszenz lebhaft transpirierender Annuellen mit einem osmotischen Drucke von nur 0,6—0,8 GM KNO_3 hervor.

Eine exakte Behandlung des Problems der Wasserversorgung bei den Wüstenpflanzen würde freilich, wie ich in der Einleitung zu dieser Arbeit ausgeführt habe, zur Voraussetzung haben, daß in Verbindung mit der Messung der osmotischen Saugkräfte in den Pflanzen nun auch die der Wasserentziehung entgegenwirkenden Bodenkräfte in den verschiedenen Bodenschichten bestimmt würden. Solche Bestimmungen nach brauchbaren physikalisch-chemischen Methoden werden eine der wichtigsten Ziele weiterer Arbeiten über die Existenzbedingungen der Wüstenpflanzen sein müssen. Diese Messungen wären auch auf die gänzlich vegetationslosen Teile der Wüste auszudehnen, um ein Urteil darüber zu gewinnen, ob diese Stellen wegen des allzu geringen, mit zu großen Kräften festgehaltenen Feuchtigkeitsgehaltes der Böden oder aus anderen Gründen jeglichen Pflanzenwuchses bar sind. Denkbar wäre es ja, daß zwar auch hier vielfach lokal in den oberen Bodenschichten genügendes Naß wenigstens für die extremsten Wüstenpflanzen vorhanden ist, daß aber die Ansiedlungs-, d. h. Keimungsbedingungen wegen allzugroßer dauernder Trockenheit der Oberfläche und der direkt an sie angrenzenden Bodenschichten fehlen. Die Schwierigkeiten, in der trockenen Wüste auf dem im trockenen Zustande steinharten Boden überhaupt aufzukommen, sind offenbar ganz besonders groß. Wenigstens ist es überaus auffallend, wie wenige Keimpflanzen von perennierenden Gewächsen man in der Felsen- und Geröllwüste findet. Vielleicht sind also besonders feuchte Jahre oder besonders günstige andere Umstände dazu nötig, um den nötigen Nachwuchs su sichern, und vielleicht halten sich die Perennen während einer Folge trockener Jahre alsdann nur dort, wo die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens lokal ausreichend bleiben. Man findet ja in der Wüste stets dort am meisten Pflanzen, wo die Feuchtigkeit am größten ist. Denn die Pflanzen gehen stets dem Wasser nach.

Auch wenn man die in ihrer Allgemeinheit sicherlich ganz unhaltbare Ansicht aufgibt, daß die Gewächse trockener Wüstenstandorte mit ungeheuer langen Wurzeln bis zu dem tief im Boden verborgenen Grundwasser vordringen, bleibt die Länge des Wurzelsystems bei den meisten perennierenden Wüsten-

pflanzen verständlich. Ja sie gewinnt alsdann erst recht hohe Bedeutung. Wenn diese Pflanzen auf die verhältnismäßig geringen Wasservorräte der oberen (1—2 m mächtigen) Bodenschichten an vielen Standorten angewiesen sind, so wird eine genügende Ausbreitung des Wurzelsystems im Boden geradezu eine Vorbedingung ihres Gedeihens sein. Kenntnis der von den Pflanzen entwickelten Saugkräfte und Kenntnis der der Wasserentziehung widerstehenden Bodenkräfte genügen ja noch keineswegs, um die Wasserversorgung einer Pflanze restlos zu begreifen. Die Größe des Wasserbedarfs der Pflanze, die Schnelligkeit der Feuchtigkeitsbewegung innerhalb des trockenen Bodens[1] nach den aufsaugenden Organen der Pflanze sind weitere sehr wichtige, nicht außer acht zu lassende Faktoren. Je ausgebreiteter das Wurzelsystem ist, an um so mehr Stellen können die absorbierenden Organe der Pflanze angesetzt werden und an um so mehr Orten werden innerhalb des Bodens ausgleichbare Gefälle des Feuchtigkeitsgehaltes geschaffen. Je länger die Wurzeln, in um so größere Tiefe haben sie hier und da auch Gelegenheit einzudringen und um so günstiger werden, wie Livingstons Untersuchungen (1906 und 1910) wahrscheinlich machen, die Feuchtigkeitsverhältnisse des verhältnismäßig trockenen Bodens. Auch der vereinzelte Wuchs der Wüstenpflanzen wird durch die geringen Wasservorräte des ausgenutzten Bodens und durch die Schwierigkeiten der Ansiedlung auf den trockenen Standorten gut verständlich.

Für nicht ganz unmöglich halte ich es übrigens, daß manchen Wüstenpflanzen und zwar gerade solchen ohne Wasserspeicher außer der Bodenfeuchtigkeit noch andere Wasserquellen zur Verfügung stehen, wenigstens vorübergehend in Zeiten besonders großer Dürre, wo das Wachstum auf ein Minimum beschränkt ist: Ich meine in größeren Mengen gespeicherter Reservestoffe,

[1]) Von sehr großer Bedeutung sind für Wüstenböden höchstwahrscheinlich Kondensationsvorgänge des Wassers, wie sie die notwendige Folge der verschiedenen Erwärmung der übereinander liegenden Bodenschichten sind: Wenn die Sonne die obersten Bodenschichten erwärmt, so wird Wasserdampf gebildet, der sich z. T. in den kälteren unteren Bodenschichten wieder kondensiert. Erkaltet in der Nacht die obere Erdschicht, so wird sich umgekehrt eventuell Wasserdampf aus den unteren, nun wärmeren Bodenschichten in ihr niederschlagen. Diese Wasserbewegung kann viel schneller erfolgen als jede andere! (Vgl. Mitscherlich. 1905. S. 213.)

wie namentlich Kohlehydrate. Bekanntlich entsteht durch Veratmung dieser Stoffe sehr viel Wasser. Vielleicht gewinnen dadurch die stärkereichen Rübenwurzeln der Koloquinte und die unterirdischen Speicherorgane mancher anderer Wüstenpflanzen eine ganz besondere Bedeutung.

Die ungeheuren osmotischen Druckkräfte, die ich bei vielen Wüstenpflanzen gefunden habe, sind zwar, wie ich glaube, ein brauchbares Maß für die Größe der von diesen Pflanzen entwickelten Saugkräfte, lassen aber kein Urteil zu über die Größe des in der Turgeszenz der Gewebe zum Ausdrucke kommenden Überdruckes, mit anderen Worten des sog. Turgordruckes. Von großem Interesse ist in dieser Hinsicht meine Beobachtung, daß bei vielen der Gewächse mit besonders hohen osmotischen Druckkräften, wie z. B. bei Asteriscus pygmaeus, Echium humile, Aizoon hispanicum, Haloxylon scoparium u. a., auf trockenen Standorten längst nicht die volle Turgeszenz erreicht wird, ein Beweis dafür, wie schwierig diesen Pflanzen trotz der hohen Saugkräfte die Wasserversorgung gleichwohl noch wird, und gleichzeitig ein Anzeichen für den sehr spärlichen Feuchtigkeitsgehalt der Böden, aus dem sie ihren, bei Haloxylon sehr kleinen, Wasserbedarf decken. Stellt man solche Gewächse in Wasser, so werden ihre Organe nach kurzer Zeit blechartig und glasartig spröde. Man könnte meinen, daß unter solchen Bedingungen die hohen osmotischen Druckkräfte des Zellsaftes vielleicht in kürzester Zeit ganz erheblich vermindert würden: bei Asteriscuspflanzen habe ich aber nach 48 Stunden Aufenthalt in Wasser keine solche Verminderung des Druckes wahrnehmen können. Ob die auf besonders trockenen Standorten gedeihenden Wüstenperennen in sehr regenreichen, feuchten Jahren den osmotischen Druck ihrer Zellsäfte vorübergehend regulatorisch vermindern, diese Frage muß besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

So hat sich mir die Überzeugung aufgedrängt, daß die Verhältnisse des osmotischen Druckes bei den Wüstenpflanzen in mehr als einer Hinsicht von fundamentalster Bedeutung sind zum Verständnis der allgemeinen und speziellen Ökologie dieser Gewächse. Daß vergleichende Messungen der entwickelten osmotischen Drucke auch wichtige Einblicke in die Feuchtigkeits-

verhältnisse der verschiedenen Böden und die Leichtigkeit des Wasserentzuges aus ihnen liefern können, dürfte aus meinen Beobachtungen an den Pflanzen der Dünen (Abschn. VI) wohl ersichtlich werden. Auffällige Unterschiede im Gedeihen mancher Formen scheinen wenigstens zum Teil auf Verschiedenheiten der Drucke zu beruhen. Selbst Differenzen im Bau dürften in der verschiedenen spezifischen Befähigung, den Druck in die Höhe zu treiben, wohl ungezwungen ihre Erklärung finden. Von besonderem Interesse scheint mir der Nachweis, daß Opuntia, die auf trockenem Kulturboden bei Biskra so sehr kümmerlich gedeiht und die trotz ihres extrem xerophytischen Baues überraschender Weise nicht aus der Oase in die Wüste verwildert sich ausgebreitet hat, im Vergleich mit anderen Wüstenpflanzen nur einen sehr niedrigen osmotischen Druck (gleich 0,4—0,5 GM KNO_3) zu entwickeln vermag[1]. Ein Vergleich mit den Druckwerten anderer Sukkulenten zeigte, daß die Sukkulenten physiologisch offenbar nicht sämtlich gleich beurteilt werden dürfen. An die Opuntie schließen sich mit ebenfalls ungewöhnlich niedrigen Drucken andere Wüsten-Cactaceen mit extrem xerophytischem Baue an (0,12—0,5 GM KNO_3 nach Livingston. 1906. S. 70 ff.), aber wie es scheint auch Formen wie Aloe arborescens, die nach Cavara (1905) gar nur einen Druck von $1^1/_2$ Atmosphären entwickelt. Alle diese Formen haben (abgesehen von den sehr umfangreichen Wasserspeichern) sehr wirksame Schutzeinrichtungen gegen Transpiration: sehr dicke Cuticulae, dicke Epidermisaußenwände, tief eingesenkte oder sonst geschützte Stomata. Sie haben diesen Schutz auch, wie Opuntia beweist, sehr nötig. Ob sie aber nicht durch die Wurzeln Wasser an sehr trockene Böden verlieren, diese Frage erscheint berechtigt[2]. Ihnen gegenüber stehen sukkulente

[1]) Es sei hier übrigens ausdrücklich darauf hingewiesen, daß hohe osmotische Druckkräfte nicht immer schon einer Pflanze das Wachstum auf sehr trockenen Böden zu ermöglichen scheinen. Suaeda pruinosa z. B. mit sehr hohen Druckwerten findet sich hauptsächlich auf feuchtem Boden. Von ihm aus besiedelt sie auch trockene Kulturflächen. In der Geröll- und Felswüste, wo S. vermiculata vorkommt, fand ich sie indessen nie! (vergl. auch H. Graf zu Solms-Laubach. 1901. S. 165). Ob hier die Trockenheit des Bodens eine »spezifische» Wirkung hat?

[2]) Freilich wäre bei diesen Sukkulenten genauer zu untersuchen, ob die Wurzeln nicht vielleicht wesentlich höhere osmotische Druckkräfte entfalten als die oberirdischen Organe!

Formen, die in der Wüste von Biskra selbst auf sehr trockenen Standorten trefflich gedeihen, wie Suaeda vermiculata, Aizoon hispanicum, Reaumuria vermiculata, Traganum nudatum u. a., ohne so vollkommene Schutzeinrichtungen gegen Wasserverlust zu besitzen. Sie sind offenbar durch ihre ungewöhnlich konzentrierten Zellsäfte vor jenen ausgezeichnet. Sicherlich wird es Gewächse geben, die zwischen beiden Extremen vermitteln. Eine eingehendere Untersuchung der zu jener ersten Gruppe gehörigen Formen mit niedrigen Zellsaftkonzentrationen wird notwendig sein, um klar beurteilen zu können, ob ihre Existenzbedingungen, wie das Verhalten der Opuntia bei Biskra vermuten läßt, nicht vielleicht ganz andere sind wie bei der zweiten. Vielleicht beruht es auf solchen Differenzen, daß Sukkulente ohne Salzspeicherung in der nördlichen Sahara so völlig fehlen. Historische Gründe lassen sich dafür kaum ins Feld führen! Die Sukkulenten mit den niedrigen Zellsaftdrucken sind übrigens deshalb auch von Interesse, weil sie zeigen, daß Xerophyten nicht unbedingt hohe osmotische Drucke entfalten müssen und weil sie demonstrieren, daß die Konzentration des Zellsaftes nicht, wie man vielfach ohne Grund annimmt, entwicklungsphysiologisch Vorbedingung zur Ausbildung der Sukkulenz sein kann. Bei denjenigen Wüstenpflanzen, bei denen die Drucke besonders hoch, konzentrierten Salzlösungen entsprechend sind, haben diese Drucke natürlich auch in anderer Hinsicht wie für die Wasserversorgung größte ökologische Bedeutung. Zweifellos wird in derartig konzentrierten Zellsäften die Transpiration infolge der großen Dampfdruckerniedrigung sehr bedeutend vermindert. Namentlich die sog. innere Transpiration dürfte auf einen sehr niedrigen Betrag dadurch herabgedrückt sein. Darin besteht auch ein weiterer Vorteil der Sukkulenten mit konzentriertem Zellsafte gegenüber denen mit wässerigem Safte: Mit der Vergrößerung der Saugkräfte haben sie durch die Zellsaftkonzentration gleichzeitig ein wirksames Mittel zur Beschränkung der Transpiration gewonnen.

Der hohe osmotische Druck sehr vieler Wüstenpflanzen legt die Frage nahe, wie sich in dieser Hinsicht die Tiere verhalten, die sich von solchen Pflanzen ernähren, z. B. Insekten und

Schnecken. Vielleicht würden auch bei diesen Organismen eigenartige Verhältnisse sich nachweisen lassen.

Nachdem sich gezeigt hat, daß manche Wüstengewächse so ungewöhnlich hohe osmotische Druckkräfte entfalten, erhebt sich die Frage, durch Speicherung welcher Substanzen sie diese Kräfte entwickeln. Von großem Interesse ist namentlich die Beobachtung, daß der Druck offenbar nicht bei allen Pflanzen auf die gleiche Weise gewonnen wird. Manche Pflanzen speichern große Mengen von Kochsalz und zwar bemerkenswerter Weise auch auf recht kochsalzarmen Böden, so daß man beinahe den Eindruck gewinnt, als ob die Salzspeicherung eines der Mittel, daran beteiligt sei, hohe osmotische Druckkräfte zu schaffen. Andere Gewächse dagegen, mit nicht geringeren Drucken, wie z. B. Rhus oxyacantha, Capparis spinosa, Haloxylon scoparium, Gymnocarpon fruticosum, Helianthemum sessiliflorum u. a., deren Zellsäfte nicht salzig schmecken, müssen andere osmotisch wirksame Substanzen in genügender Menge aufsammeln. Säuren scheinen (dem Geschmacke nach zu urteilen) wenigstens nicht in allen Fällen in größerer Menge vorhanden zu sein. Ich muß es dahingestellt sein lassen, wie hier der hohe Druck zustande kommt. Einen ersten Beitrag habe ich nur insofern zur Lösung dieser Frage zu liefern gesucht, als ich an Alkoholmaterial eine größere Anzahl Wüstenpflanzen auf das Stärkeproduktions- und speicherungsvermögen der Blätter mit Chloraljod untersucht habe. Die Blätter wurden stets an Nachmittagen sonniger Tage gesammelt und sofort in Alkohol konserviert. Irgendwelche Gesetzmäßigkeiten haben sich bei der Untersuchung nicht ergeben, die übrigens nur den Charakter einer vorläufigen Orientierung trägt[1]. Soviel geht aber aus meinen Beobachtungen hervor, daß reich-

[1]) Alles Material stammt von relativ kochsalzarmen, trockenen Wüstenböden. Viel oder ziemlich viel Stärke fand ich in den Blättern von: Nerium Oleander, Rhus oxyacantha, Periploca laevigata, Nitraria tridentata, Traganum nudatum, Salsola tetragona, Suaeda vermiculata, S. pruinosa, Atriplex Halimus, A. parvifolius, Limoniastrum Feei, L. Guyonianum, Gymnocarpon fruticosum, Helianthemum sessiliflorum, Linaria suffruticosa, Echiochilon fruticosum, Thymelaea hirsuta, Lavandula multifida, Acanthyllis tragacanthoides, Artemisia Herba alba, Daemia cordata, Moricandia suffruticosa, Frankenia thymifolia, F. pulverulenta,

liche Speicherung von Stärke auch bei vielen solchen Pflanzen vorkommt, die ungewöhnlich hohe osmotische Drucke entwickeln oder die reichlich Kochsalz speichern (in der Anm. gesperrt). Es bliebe also zu untersuchen, ob nicht gleichwohl auch diese Gewächse sehr reichlich lösliche Kohlehydrate in ihren Zellsäften enthalten. Ob und wie die hohe Konzentration der Zellsäfte und des Plasmas, auf welche die großen osmotischen Druckwerte hinweisen, bei vielen dieser Pflanzen den gesamten Stoffwechsel modifizierend beeinflußt, wäre ebenfalls einer genaueren Erforschung wert.

Extreme Existenzbedingungen versprechen ja stets dem Physiologen besonders reichliche Ausbeute. Denn die Organismen, die in ihnen gedeihen, zeigen meist Eigenschaften der lebenden Substanz ganz besonders auffällig, die für die Einsicht in das allgemeine Lebensgetriebe von Bedeutung sind. Einige solche Eigenschaften treten nun auch bei den Bewohnern der trockenen Wüstenstandorte viel auffälliger als bei unseren Gewächsen hervor. Darauf möchte ich die Aufmerksamkeit hier noch lenken. Denn sie nötigen uns, glaube ich, einige Probleme der ökologisch-pflanzengeographischen Forschung anders aufzufassen, als es bisher geschehen ist. Großes Interesse beansprucht zunächst die Tatsache, daß manche Gewächse der trockenen, relativ kochsalzarmen Wüstenstandorte ganz ungewöhnlich große Mengen von Kochsalz an sich raffen und in ihren Zellsäften speichern. Dies ist z. B. der Fall bei Traga-

Peganum Harmala, Deverra scoparia, Fagonia glutinosa, Statice Thouini, Heliotropium undulatum, Erodium guttatum, Citrullus Colocynthis, Astragalus Gombo, Neurada procumbens, Asteriscus pygmaeus, Aizoon hispanicum, Mesembryanthemum nodiflorum, Adonis microcarpa, Cleome arabica, Hedysarum carnosum, Medicago laciniata. Außerordentlich wenig Stärke bei: Capparis spinosa, Anabasis articulata, Haloxylon scoparium, Zizyphus Lotus, Zygophyllum cornutum, Thymelaea microphylla, Herniaria Fontanesi, Farsetia Aegyptiaca, Zollikoferia spinosa, Statice pruinosa, Pteranthus echinatus, Plantago ovata, Chrysanthemum fuscatum, Amberboa Lippii. Gar keine Stärke endlich bei Phoenix dactylifera, Euphorbia Guyoniana, Echium humile, Ferula vesceritensis, Asphodelus pendulinus, Picridium vulgare. Sehr auffallend ist bei vielen Wüstenpflanzen das Fehlen der Stärke oder die mangelhafte Speicherung in den ausgewachsenen Blättern, während Stärke in den nicht ausgewachsenen manchmal sehr reichlich vorhanden ist. Es ist wohl möglich, daß dies auch für die Pflanzen gilt, bei denen ich keine Stärke gefunden habe.

num nudatum, Limoniastrum Guyonianum, Reaumuria vermiculata, Anabasis articulata und vielen anderen. Wo man diese Gewächse auch untersuchen mag, stets speichern sie und zwar auch im Zellsafte sehr viel Kochsalz, während andere perennierende Pflanzen, und zwar sowohl wenig transpirierende als auch stark transpirierende, die dicht neben ihnen wachsen, wie Thymelaea hirsuta, Th. microphylla, Helianthemum sessiliflorum, Peganum Harmala u. a., fast gar kein Kochsalz enthalten. Das noch völlig ungelöste Problem, wie eine Salzspeicherung in sehr viel größeren Konzentrationen zustande kommt, als das Salz im Boden vorhanden ist, tritt einem hier mit aller Schärfe entgegen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß es bei solchen Formen mit großer Aussicht auf Erfolg bearbeitet werden kann. Daß die Salzspeicherung vielleicht eines der Mittel ist, besonders hohe osmotische Druckkräfte zu entwickeln, diesen Gedanken habe ich schon vorhin ausgesprochen. Interessanter Weise werden die beiden Gruppen der salzspeichernden und der salzarmen Pflanzen durch zahlreiche Mittelglieder verbunden, durch Formen, die zwar etwas (mit dem Geschmacke bemerkbares), aber wenig Salz speichern. Das ist z. B. der Fall in verschiedener Abstufung bei Zygophyllum cornutum, Limoniastrum Feei, Asteriscus pygmaeus, Statice Thouini und Chrysanthemum fuscatum. Die Gesamtheit dieser Tatsachen zwingt zu dem Schlusse, daß die Befähigung der Salzspeicherung bei den Wüstenpflanzen spezifisch verschieden ist und daß dementsprechend das Salz bei jeder Form nur bis zu einer maximalen, spezifisch verschiedenen Grenzkonzentration aufgenommen und gespeichert wird[1]. Ohne diese Annahme bleibt es gänzlich unverständlich, warum z. B. die Perenne Anabasis ungeheuer viel, die Perenne Limoniastrum Feei relativ wenig Kochsalz in sich aufnimmt. Mit noch

[1]) Stange (1892, S. 377) hat übrigens durch Bestimmungen des Salzgehaltes bei verschiedenen höheren Pflanzen unserer Breiten gezeigt, daß von ihnen nur ein bestimmter, bei den einzelnen Formen verschiedener Teil der im Substrat gebotenen Salzmengen aufgenommen wird. Bekannt ist ja auch für die Schimmelpilze, daß die Zunahme der osmotischen Leistung in konzentrierten Salzlösungen nicht wesentlich durch die Aufnahme der konzentrierten Außenstoffe erreicht wird (vgl. z. B. von Mayenburg 1901, S. 390ff.).

zwingenderer Gewalt drängt sich dieser Schluß auf, wenn man die Flora äußerst salzreicher Sümpfe auf ihren Salzgehalt untersucht. Hier findet man selbst auf sehr salzreichem Boden einige wenige Gewächse, die sich des Salzes ganz erwehren können: wie z. B. Phoenix dactylifera, Thymelaea hirsuta, ein leider unbestimmbar gebliebenes Gras, (vielleicht auch Medicago spec. und Trigonella spec.), andere, die nur sehr wenig Kochsalz speichern (Statice delicatula). Diejenigen Formen aber, welche große Mengen Kochsalz aufnehmen können, speichern nicht in dem Maße mehr Salz, wie es ihnen im Substrate leichter zur Verfügung steht. Sonst müßte der osmotische Druck ihrer Säfte ja im Salzsumpfe wesentlich höher werden als in der salzarmen Felsenwüste. Gerade das Gegenteil ist aber in sehr auffälliger Weise z. B. bei Nitraria tridentata, Reaumuria vermiculata, Frankenia thymifolia und Mesembryanthemum nodiflorum der Fall! Höchstwahrscheinlich würde eine genauere Untersuchung des Salzgehaltes der Zellsäfte bei den in der trockenen Felswüste und bei den im Salzsumpfe wachsenden Exemplaren ergeben, daß der Salzgehalt auf beiden Standorten nur wenig verschieden ist. Daß stets nur bis zu einer bestimmten, maximalen Salzkonzentration gespeichert werden kann, für diese Annahme lassen sich vielleicht auch Beobachtungen anführen, die ich mit salzspeichernden Pflanzen in hyperosmotischen Kochsalzlösungen gemacht habe. Man sollte eben wegen der sehr großen Menge gespeicherten Kochsalzes meinen, daß die Plasmahäute dieser Gewächse sehr leicht für Kochsalz durchlässig sein müßten. Bringt man aber Gewebeschnitte von Suaeda pruinosa, Traganum nudatum, Zygophyllum cornutum, Salsola tetragona und Salicornia fruticosa in schwach oder stark plasmolysierende Kochsalzlösungen, so geht die Plasmolyse selbst nach 24 Stunden gar nicht zurück. Diese Beobachtungen erklären sich aber vielleicht so, daß die Plasmahaut semipermeabel für Kochsalz wird, nachdem eine gewisse Menge Salz gespeichert ist. Wie dem auch sein mag, jedenfalls zeigen alle meine Beobachtungen, daß auf relativ salzarmen Standorten Pflanzen sehr reichlich Salz zu speichern vermögen und daß andererseits auf sehr salzreichem Boden von den gleichen Pflanzen nicht entsprechend viel mehr Salz aufgenommen wird,

ja sogar manche Gewächse sich auch hier das Salz so gut wie ganz fernhalten können. Diese Beobachtungen nötigen uns, glaube ich, die Ansicht Schimpers (1891. S. 9ff.) völlig aufzugeben, daß der xerophytische Bau der Salzpflanzen weniger in der physiologischen Trockenheit der Salzböden als in der Notwendigkeit seine Erklärung finde, übermäßigen Salzanhäufungen im Zellsaft entgegenzuwirken. Schimper und ihm folgend viele andere ökologische Pflanzengeographen meinen nämlich, die Salzanhäufung sei eine notwendige Folge der Transpiration, so, daß mit der Vergrößerung der Transpiration auch die Salzkonzentration des Zellsaftes steigen müsse. Meine Beobachtungen zeigen indessen, daß die Salzspeicherung und ihr Grad auf spezifischen Befähigungen der Pflanzen beruhen, aber von der Transpirationsintensität ganz unabhängig sind: Über die Aufnahme des Kochsalzes entscheiden eben die Permeabilitätsverhältnisse der Plasmahäute, über seine Anhäufung und Speicherung entsprechende Befähigungen der Pflanze, aber nicht die Transpiration; anders wird die Salzarmut lebhaft transpirierender Pflanzen von trockenen Wüstenstandorten und mancher Pflanzen aus den Salzsümpfen nicht verständlich. Daß auch die Strandflora Javas zu einer ähnlichen Auffassung zwingt, geht daraus hervor, daß Schimper bemerkenswerter Weise bei der mikrochemischen Prüfung auf Chlornatrium »für die große Mehrzahl der Strandgewächse Javas, allerdings nicht für alle, intensive Reaktionen« erhielt (vgl. Schimper. 1898. S. 99). Sonach läßt sich der xerophytische Bau der Halophyten auf dem von Schimper beschrittenen Wege nicht verstehen[1]. Ob er, ebenso übrigens bei den xerophytisch gebauten Sumpfpflanzen, durch die Annahme besser verständlich wird, daß der Salzboden und der an »Humussäuren« reiche Boden »physiologisch trocken« sind, scheint mir zum mindesten so lange sehr zweifelhaft, als diese hauptsächlich auch auf Schimper zurückgehende Lehrmeinung durch so wenig exakte Versuchsergebnisse wie gegenwärtig gestützt wird. Von rein physikalischen Gesichtspunkten scheinen alle Schwierigkeiten der Wasserversorgung in einem salzhaltigen Boden überwunden,

[1]) Holtermann (1907, S. 56 u. 61) bezweifelt übrigens vielleicht mit Recht, ob bei Mangrovepflanzen ausgeprägtere Schutzmittel gegen Transpiration vorkommen!

wenn die darin wachsenden Pflanzen durch Erhöhung der Zellsaftkonzentration ein entsprechendes Konzentrationsgefälle wie im salzfreien Boden unterhalten. Ob die Bodensalze in den Konzentrationen, in denen sie im Boden vorkommen, und ob die »Humussäuren« irgendwie außerdem physiologisch die Wasseraufnahme bedeutend erschweren und zwar gerade bei den Pflanzen, die auf salzhaltigen oder »sauren« Böden zu wachsen gewohnt sind, darüber fehlen in der Literatur, wie mir scheint, die nötigen exakten Unterlagen, wenn diese Annahme gewiß auch plausibel klingt.

Speichern nun aber die Salz- und Wüstenpflanzen das Salz bloß ihrer spezifischen Befähigung entsprechend bis zu einem spezifisch verschiedenen Maximum und nicht in Abhängigkeit von der Transpirationsintensität in ganz unbestimmten, eventuell deletären Quantitäten, so wird man in der physiologisch bedingten Begrenzung der Speicherung ein hinreichend wirksames Mittel erkennen müssen, schädlich wirkende Konzentrationen fern zu halten. Dann wird man sich also nicht nach besonderen Einrichtungen umzusehen brauchen, die im »Überschusse« aufgenommenes Salz zu entfernen bestimmt sind. Als solche Einrichtungen sieht man bei Mangrove- und anderen Salz- und Wüstenpflanzen salzausscheidende Drüsen an. Man meint vielfach, daß diese Drüsen den »Zweck« haben, dem Zuviel an Salz durch Salzausscheidung zu steuern. Dagegen ist erstens, wie mir scheint, geltend zu machen, daß nur außerordentlich wenige der salzspeichernden Salz- und Wüstenpflanzen salzausscheidende Drüsen besitzen. Es sind von den bei Biskra vorkommenden: Tamarix sp., Reaumuria, Statice sp., Limoniastrum sp., Frankenia sp., und Cressa cretica. Ferner ist darauf hinzuweisen, daß diese Ausscheidung z. B. bei Reaumuria, Statice, Limoniastrum Feei so minimale Werte beträgt, daß dadurch wohl kaum der Zunahme der Salzkonzentration wesentlich gesteuert werden könnte. Ob diesen Drüsen überhaupt eine besondere ökologische Funktion zukommt, scheint mir recht zweifelhaft. Beachtenswert ist jedenfalls die Tatsache, daß bei allen diesen Gewächsen außer dem Kochsalz auch Calciumkarbonat, und zwar bei manchen in besonders großer Menge (Limoniastrum Feei, L. Guyonianum, Frankenia thymifolia, Statice spec.), aus-

geschieden wird. Gleiches ist bekanntlich bei vielen unserer Gewächse der Fall, ohne daß man die ökologische Bedeutung dieser Erscheinung erkannt hätte. Daß bei den Wüstenpflanzen mit Hydathoden zu dem Kalk noch das Kochsalz als Sekret hinzutritt, kann eigentlich nicht wundernehmen. Sind doch die Zellsäfte aller dieser Pflanzen, wie ich gefunden habe, reich an Kochsalz! Vielleicht ist es der Pflanze gar nicht anders möglich, als mit dem Kalk auch das Kochsalz auszuscheiden. Von Interesse ist in dieser Hinsicht eine blaublühende, leider von mir nicht bestimmte Wüstenpflanze aus den Wadis bei Kairo, die mit Köpfchenhaaren ein klebriges Sekret ausscheidet. Dieses Sekret schmeckte stark salzig: vielleicht auch bloß deshalb, weil die Drüse nicht über die Einrichtung verfügt, bei Sekretion bestimmter Stoffe das Kochsalz in der Zelle zurückzuhalten. Der große Salzreichtum der Zellsäfte dieser Gewächse macht im übrigen die Salzausscheidung physiologisch verhältnismäßig leicht verständlich. Er läßt vermuten, daß die Sekretion von Salz ohne Arbeitsleistung gegen das vorhandene Konzentrationsgefälle erfolgt[1].

Alle die Überlegungen, die ich in der Einleitung und in diesem Abschnitte meiner Arbeit angestellt habe, zeigen, hoffe

[1]) Die Physiologie der Salzausscheidung bei diesen Wüstenpflanzen ist wie fast alles andere noch gänzlich unbearbeitet. Ich hatte mir dieses Thema eigentlich für meinen Wüstenaufenthalt vorgenommen, es aber wieder fallen lassen, als ich sah, daß die Erforschung der osmotischen Verhältnisse Vorbedingung auch zur Bearbeitung dieser Frage ist. So viel habe ich aber gesehen, daß die Intensität der Salzausscheidung jedenfalls bedeutend überschätzt wird. Auf trockenen Standorten, wo Frankenia thymifolia, Reaumuria vermiculata, Statice Thouini, Limoniastrum Guyonianum, L. Feei auch große Mengen von Salz speichern, scheinen die Drüsen viele Monate lang überhaupt nicht zu funktionieren. Die Blätter sind täglich mit denselben, kleinen, weißen und trockenen Salz- und Kalkschüppchen bedeckt. Offenbar gehört wie bei unseren Pflanzen mit Hydathoden eine gewisse Wasserfülle dazu, um Sekret hervorzutreiben. Wenn einige der salzausscheidenden Wüstenpflanzen, wie z. B. Limoniastrum Guyonianum, Tamarix spec. und andere auf manchen Standorten morgens mit einer Salzlauge bedeckt sind, so beweist diese natürlich noch keineswegs, daß während der Nacht Salzsekretion stattgefunden hat oder daß Feuchtigkeit aus der Luft aufgenommen worden ist. Die tagsüber vorhandene Salzkruste saugt natürlich durch die Drüsen entsprechend ihren hohen osmotischen Kräften Wasser nach. Dieses Wasser wird die Kruste verflüssigen, sobald die Verdunstungsgröße, sei es durch Temperaturabnahme, sei es durch Feuchtigkeitszunahme der Luft, unter einen gewissen Betrag sinkt.

ich, zur Genüge, auf wie unsicheren physiologischen Grundlagen fast alle unsere ökologisch-pflanzengeographischen Vorstellungen über die Wüstenvegetation noch beruhen und wie reichen Gewinn jede von physiologisch richtigen Gesichtspunkten geleitete Untersuchung, für die Pflanzengeographie zu liefern verspricht. Für sehr wünschenswert würde ich es halten, wenn die jüngeren Physiologen mehr, als dies zurzeit üblich ist, ihre Kräfte auch in den Dienst der ökologischen Pflanzengeographie stellten. Ich bin überzeugt davon, daß dadurch auch manche physiologische Probleme durch Entdeckung günstigen Versuchsmaterials und durch neue Gesichtspunkte wesentliche Förderung erfahren könnten. Jede solche Untersuchung erfordert Raum und entsprechende Versuchsbedingungen. Bei den zahllosen Problemen, die einem in der Wüste aufstoßen, vermißt man ein kleines Laboratorium schmerzlich. Biskra wäre aus den verschiedensten Gründen der gegebene Ort, ein solches zu schaffen. Darauf hat schon Massart (1898. S. 331) hingewiesen. Vielleicht dürfen wir hoffen, daß dieser wohl von vielen europäischen Botanikern heimlich gehegte Wunsch von den maßgebenden französischen Persönlichkeiten einmal erfüllt wird, damit auch in der alten Welt die Erforschung der Physiologie der Wüstenpflanzen so möglich wird, wie es in der neuen durch die Schaffung des Wüstenlaboratoriums in Arizona schon längst der Fall ist.

Was speziell die Ökologie des osmotischen Druckes betrifft, zu der ich mit dieser Arbeit einen Beitrag zu liefern versucht habe, so braucht wohl kaum gesagt zu werden, wie notwendig für sie umfassende Untersuchungen auch in unseren Gegenden wären. Von großem Interesse dürften namentlich Messungen der Drucke bei unseren Fels-, Dünen-, Salz-, Moor- und Kalkpflanzen sein, unter den letzteren besonders den naninen, die mit Schwierigkeiten der Wasserversorgung zu kämpfen haben (Kraus. 1906). Ansätze zu solchen Untersuchungen liegen nur vereinzelt vor (vgl. z. B. Cavara. 1905, Drabble. 1907). Auch in der Wüste wären solche Studien fortzusetzen. Bei tropischen Hygrophyten scheint der osmotische Druck, nach einigen wenigen Messungen von mir, niedrig zu sein (0,2—0,2,5 GM KNO_3), bemerkenswerterweise auch bei xerophytisch gebauten Epiphyten,

wie Knollenorchideen. Doch werden auch hier erst genauere Untersuchungen uns eine Einsicht erschließen.

Abschnitt IX.
Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse.

Die annuellen und perennierenden Wüstenpflanzen können in der Sahara ihre Wasserverluste nicht aus dem Tau decken. Denn Tau fällt in dieser Wüste nicht. Das gleiche dürfte für viele andere Wüsten gelten.

Ebensowenig wird den meisten perennierenden Wüstengewächsen das tief im Boden verborgene Grundwasser zugänglich. Denn an sehr vielen Standorten machen die Bodenverhältnisse (anstehendes festes Gestein!) die Ausbildung sehr tief gehender Wurzeln unmöglich.

Sorgfältiges Studium der Vegetationsverhältnisse drängt zu der Ansicht hin, daß auch in so trockenen Wüsten wie der Sahara der Wasserbedarf der Perennen ohne Wasserspeicher aus den obersten, trockenen Bodenschichten gedeckt werden kann. Sieht man doch, daß in sehr trockenen Jahren die nicht xerophytisch gebauten Annuellen ihren nicht geringen Wasserbedarf sogar aus den allerobersten, ausgetrockneten Bodenschichten entnehmen! Zugunsten dieser Ansicht sprechen auch die Ergebnisse der Bodenuntersuchungen von Livingston (1906, 1910) in der amerikanischen Wüste Arizonas: Der Feuchtigkeitsgehalt ist hier schon wenige Zentimeter unter der Oberfläche groß genug, um manche Wüstenpflanzen dauernd genügend mit Wasser zu versorgen.

Immerhin muß die Trockenheit der Wüstenböden besonders groß sein. Sonst würde die Vegetation nicht ihr so ganz eigentümliches Gepräge haben. Gewisse Beobachtungen von mir bei Biskra, die ich im ersten Abschnitte dieser Arbeit mitgeteilt habe, drängten mich dazu, die Frage aufzuwerfen, ob die an extreme Wüstenverhältnisse angepaßten perennierenden Gewächse nicht vielleicht über besondere Anpassungen und Einrichtungen verfügen, um die Feuchtigkeit auch noch aus sehr trockenen Böden herauszureißen. Solche Einrichtungen würden in der Entwicklung hoher osmotischer Druck- (Saug-) Kräfte bestehen können. Dieser Gesichtspunkt gab mir die

Veranlassung, die noch unbekannten osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen zu studieren. Aus der Höhe der ausgebildeten Druckkräfte sind zugleich wertvolle Rückschlüsse auf die Trockenheit der Böden möglich.

Es schien zweckmäßig, die Untersuchung in der trockensten Wüste, der Felsenwüste, zu beginnen und zwar alle charakteristischen Elemente der Flora auf ihre osmotischen Drucke zu untersuchen. Da die Vegetation dieser Felsenwüste dem Typus extrem trockener Wüsten zu entsprechen scheint, so dürften auch die gemessenen osmotischen Druckverhältnisse typisch sein. Die Ergebnisse sind folgende:

Die osmotischen Drucke sind zwar bei den einzelnen Formen sehr verschieden, aber sämtlich recht hoch, zum Teil geradezu ungeheuerlich hoch.

Unter 46 untersuchten Formen wurde bei 21 % ein Druck von 3 GM KNO_3 (= 100 Atmosph.) und noch höher, bei 35 % ein Druck höher als 1,5 GM (= ca. 53 Atmosph.), bei 52 % ein solcher höher als 1 GM (= ca. 37 Atmosph.) gefunden. Nur 11 % begnügen sich mit einem Drucke von 0,3—0,6 GM.

Die niedrigsten Druckwerte finden sich bemerkenswerterweise durchschnittlich bei Annuellen, die höchsten bei Sträuchern. Von den 10 Arten mit Drucken von 3 GM KNO_3 speichern 6 reichlich Kochsalz, die 4 übrigen dagegen nicht.

In den oberflächlichen Bodenschichten ist trotz der Regenarmut der Frühlingsmonate des Jahres 1910 noch genügend Feuchtigkeit vorhanden, um Annuellen mit Drucken von 0,4—0,6 GM KNO_3 ein, wenn auch kümmerliches, Fortkommen zu gestatten. Annuelle mit Drucken von 0,6—0,8 GM scheinen auf den gleichen Standorten schon weit besser gedeihen zu können.

Dagegen ist die perennierende, großblättrige Ferula vesceritensis mit nur 0,4—0,6 GM KNO_3 Druck offenbar in so trockenen Jahren wie 1910 sehr übel daran.

Je höher der osmotische Druck in den Annuellen getrieben werden kann, um so mehr findet man sie auch auf extrem trockenen Standorten.

Kleinere, wenig transpirierende Sträucher finden mit einem Drucke gleich 0,6—0,8 GM KNO_3 auf den sonnigen Felshängen

ihr Auskommen. Diese Beobachtung spricht dafür, daß in dem Felsenboden Feuchtigkeit vorhanden ist, die ohne allzugroße Schwierigkeit entzogen werden kann.

Die lebhaft transpirierende Perenne Peganum Harmala entwickelt schon Drucke von 1,2—2 GM, die an großen Blättern sehr reiche Kaper: Capparis spinosa Drucke von 1,5—2 GM. Dies scheint mit Rücksicht auf die Wasserversorgung begreiflich.

Die höchsten Drucke aber entwickeln Perenne auf besonders exponierten, wasserarmen Standorten, namentlich wenn sie auch die trockene und heiße Jahreszeit mit ihren Transpirationsflächen überdauern.

Eine Beziehung zwischen der Ausbildung von Wasserspeichern und dem osmotischem Drucke besteht in der Felsenwüste nicht.

Die Höhe der gemessenen Saugkräfte und ihre Beziehung zu den Wasserbedürfnissen der untersuchten Pflanzen ist eine sehr wertvolle Stütze für die Ansicht, daß auch in extrem trockenen Wüsten die oberen, relativ trockenen Bodenschichten das nötige Wasser liefern. Es sind ja ungeheure Kräfte: bis zu und über 100 Atmosphären (= 3 GM KNO_3), einer Quecksilbersäule von 76 m entsprechend, die an die Böden angesetzt werden können.

Ähnliche Druckverhältnisse wie in der Felsenwüste findet man in der trockenen Geröll- und Lehmwüste. Offenbar sind in beiden die Existenzbedingungen sehr ähnlich. Auf fallend niedrige Drucke wurden hier bei zwei lebhaft wachsenden Perennen festgestellt: bei Citrullus Colocynthis (0,5 GM KNO und bei Erodium guttatum (0,4—0,5 GM KNO_3). Wahrscheinlich erklären sich diese aus dem Vorhandensein unterirdischer Wasserspeicher bei beiden. Die Annuelle Neurada procumbens mit 0,4 GM Druck leidet unter dem Wassermangel auf Geröllboden.

Auf feuchtem Kulturboden sind ganz allgemein die osmotischen Drucke wesentlich niedriger als in der trockenen Wüste und zwar auch bei solchen Formen, die beide Standorte besiedeln. Im Durchschnitt entspricht der Druck den Werten, die man bei unseren Pflanzen in salzreichem Boden beobachtet (0,6—0,8 GM KNO_3). Höhere Pflanzen, wie der baumartige

Strauch Rhus oxyacantha (1,5—2 GM) und die Dattelpalme (0,8—1,2 GM), überschreiten diesen Druckwert.

Von ganz besonderem Interesse ist ein Vergleich der Drucke, welche typische Wüstenpflanzen auf trockenem und auf feuchtem Boden entwickeln. Da zeigt sich ein ungeheures Regulationsvermögen des Druckes bei diesen Gewächsen als eine charakteristische und sehr zweckmäßige Eigenschaft. Und zwar ist diese Befähigung bei Perennen, scheint's, weit vollkommener ausgebildet als meist bei Annuellen; im übrigen bei salzspeichernden Formen vollkommener als bei den übrigen.

Einen ganz auffällig niedrigen Druck entwickelt selbst auf sehr trockenen Kulturböden die typische Xerophyte Opuntia: nämlich nur 0,4—0,5 GM KNO_3. Dieser Druck gehört zu den niedrigsten, die ich in der Wüste beobachtet habe. Ich glaube in diesem auffallend niedrigen osmotischen Drucke einen der Hauptgründe für das Kümmern dieser Cactee auf trockenem Boden erblicken zu dürfen. Es erhob sich die Frage, ob die Existenzbedingungen dieser und anderer Sukkulenten mit so niedrigen osmotischen Drucken nicht vielleicht andere sind, wie bei den Wüstenpflanzen der Sahara.

Untersuchung der Vegetation in den Salzsümpfen, also auf feuchtem, aber sehr salzreichem Boden, zeigte namentlich, daß der Druck bei Formen, die sowohl im Sumpf wie auf der trockenen Wüste gedeihen, nicht dort am höchsten steigt, wo am leichtesten Salz gespeichert werden kann, sondern auf trockenem Wüstenboden. Außerdem fand ich in den Salzsümpfen auch einige Formen, die kein Salz aufnehmen. Sie gedeihen, indem sie in anderer Weise für die nötige osmotische Potentialdifferenz zwischen Umgebung und Zellsaft sorgen.

Die Untersuchung der Vegetation auf den Dünen ergab, daß bei Pflanzen, die sowohl in der Felsenwüste wie auf Sandboden vorkommen, der osmotische Druck auf Sand wesentlich geringer ist als in der Felsenwüste. Auch die auf die Sandwüste beschränkten Sträucher oder ausdauernden Pflanzen entwickeln durchschnittlich ziemlich geringe Drucke. Diese Tatsachen scheinen darauf hinzudeuten, daß die Wasserversorgung auf dem Sandboden leichter ist als auf anderen trockenen Böden.

Bei einigen Pflanzen, die im Oued Biskra, also nahe dem Wasser vorkommen und nicht auf die trockene Wüste übergehen, sind die osmotischen Drucke sehr niedrig.

Als Hauptergebnis meiner Untersuchung betrachte ich 1. den Nachweis, daß die perennierenden Pflanzen extrem trockener Wüstenstandorte durchschnittlich äußerst hohe, ja z. T. ganz ungeheure osmotische Saugkräfte entwickeln und 2. daß viele von ihnen auch eine für höhere Organismen ganz ungewöhnlich weitgehende Regulationsfähigkeit ihrer Drucke je nach der Trockenheit der Standorte besitzen. Beide Eigenschaften darf man als ganz außerordentlich zweckmäßige Anpassungen der Wüstenpflanzen betrachten, um den Wasserbedarf aus sehr trockenen Böden zu decken.

Ungewöhnlich hohe Drucke werden bei den Wüstenpflanzen teils unter Beteiligung von Kochsalzspeicherung, teils ganz ohne solche erreicht.

Übrigens findet man Pflanzen, die ungeheure Mengen Kochsalz speichern, nicht bloß in den Salzsümpfen, sondern auch auf sehr trockenen, relativ kochsalzarmen Wüstenböden (Felsenwüste). Diese Formen erwecken den Anschein, als ob sie das Salz geradezu an sich zu raffen vermöchten. Vielleicht ist es für sie eines der Mittel, den hohen osmotischen Druck zu entwickeln. Jedenfalls zeigen sie in extremstem Maße die merkwürdige Befähigung, Salz in ungeheuer viel größerer Konzentration in ihren Säften zu speichern, als es im Boden zur Verfügung steht. Vergleicht man die Drucke dieser Formen auf salzreichen und auf salzarmen Böden und vergleicht man diese Gewächse mit anderen nicht oder wenig salzspeichernden, so kommt man zu dem Ergebnis, daß die Befähigung der Salzspeicherung offenbar spezifisch verschieden ist und daß das Salz bei jeder Form, auch bei den salzspeichernden, nur bis zu einer maximalen, spezifisch verschiedenen Grenzkonzentration aufgenommen und gespeichert wird. Über dieses Maximum hinaus vermag auch die Transpiration die Salzanhäufung in dem Gewebe nicht zu steigern. Dies sieht man am besten an der Salzarmut einiger in den Salzsümpfen wachsenden Pflanzen. Diese Tatsache zwingt, wie ich im Schlußabschnitt meiner Arbeit ausgeführt habe, manche ökologisch-pflanzengeographische

Probleme, welche die Salz- und Wüstenpflanzen bieten, anders anzufassen, wie es bisher meist geschehen ist.

Halle a. S., Botanisches Institut.

Zitierte Literatur.

1888. Battandier et Trabut, Flora de l'Algérie. Alger.

1905. Cavara, F., Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. Contrib. Biol. veget. 1905. **4**, 41—81. Ref. im Bot. Centralbl. 1907. **104**, 547 ff.

1892. Chevallier, L., Rapport sur l'exploration de l'oued Biskra. Bull. soc. bot. France. 1892. **39**, LXXI ff.

1903. Coville, F. V. u. Mac Dougal, D. T., Desert botanical laboratory of the Carnegie Institution. Washington. Carnegie Institution Publ. No. 6.

1910. Dixon, H. H. u. Atkins, W. R., On osmotic pressures in plants; and on a thermo-electric method of determining freezing-points. Scientif. proceed. of the roy. Dublin society. 1910. N. S. **12**, 275 ff.

1907. Drabble, E. u. H., The relation between the osmotic strength of cell sap in plants and their physical environment. Biochem. journal. 1907. **2**, 117 ff.

1905. Foureau, F., Documents scientifiques de la mission saharienne. Publication de la société de Géographie. 1905. **1**.

1872. Grisebach, A., Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.

1907. Holtermann, Carl, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.

1906. Kraus, Gregor, Über den Nanismus unserer Wellenkalkpflanzen. Verhandlgn. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. **38**, 193 ff.

1906. Livingston, B. E., The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. Carnegie Instit. Publ. No. 50.

1910. —, Relation of soil moisture to desert vegetation. Bot. Gaz. 1910. **50**, 241—256.

1908. Mac Dougal, D. T., Botanical features of north american deserts. Washington. Carnegie Instit. Publ. No. 99.

1908. Marloth, R., Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo, pflanzengeographich dargestellt. Wiss. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Expedition »Valdivia«. **2**, Teil 3. Jena 1908.

1898. Massart, J., Un voyage botanique au Sahara. Bull. soc. royale de bot. de Belgique. 1898. **37**, 202 ff.

1901. Mayenburg, O. H. von, Lösungskonzentration und Turgorregulation bei den Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **36**, 381 ff.

1905. Mitscherlich, E. A., Bodenkunde für Land- und Forstwirte. Berlin 1905.

1904. Pantanelli, E., Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904. **40**, 303 ff.

1906. Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **43**, 89 ff.

1881. Rohlfs, G., Kufra. Leipzig 1881.

1890. Rolland, G., Géologie du Sahara algérien. Paris 1890.
1894. —, Hydrologie du Sahara algérien. Paris 1894.
1859. Sachs, Jul., Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Landwirtschaftl. Versuchsstationen. 1859. **1**, 203 ff.
1890. Schimper, A. F. W., Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin. 1890. 1045 ff.
1891. —, Die indo-malayische Strandflora. Bot. Mitt. aus den Tropen. Heft 3. Jena.
1898. —, Pflanzengeographie. Jena 1898.
1893. Schirmer, H., Le sahara. Paris 1893.
1910. Schtscherback, Joh., Über die Salzausscheidung durch die Blätter von Statice Gmelini. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. **28**, 30 ff.
1901. Solms-Laubach, H. Graf zu, Über die in der Oase Biscra und in deren nächster Umgebung wachsenden spiroloben Chenopodeen. Bot. Ztg. 1901. **59**, 159 ff.
1904. Spalding, V. M., The creosote bush (Covillea tridentata) in its relation to water supply. Bot. Gaz. 1904. **38**, 122 ff.
1892. Stange, B., Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Ztg. 1892. **50**, 253 ff.
1910. Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **48**, 171 ff.
1887. Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.
1900. Walther, Johannes, Das Gesetz der Wüstenbildung in Gegenwart und Vorzeit. Berlin 1900.
1902. Warming, Eug., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. I. Aufl. Übersetzt von P. Graebner. Berlin 1902.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Fitting Hans Theodor Gustav Ernst [Johannes]

Artikel/Article: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie 209-275