

UNTERSUCHUNGEN ÜBER  
DIE ANATOMIE UND WASSERÖKOLOGIE EINIGER  
OSTSEESTRANDPFLANZEN.

WILLI HÜSER

 Springer

ISBN 978-3-662-40744-8

ISBN 978-3-662-41226-8 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-662-41226-8

Die Zeitschrift

# Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Wichtige Abhandlungen können auch dann, wenn sie den sonst üblichen Umfang überschreiten, aufgenommen werden.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung“ tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen zugänglich.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16seitigen Druckbogen; „Kurze Mitteilungen“ werden nicht honoriert.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Stücke zu bestellen. Über die Freizahl hinaus bestellte Sonderdrucke werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Verfasser werden ferner gebeten, ihre Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, Leipzig, Linnéstr. 1, Botanisches Institut  
oder an

Professor Dr. Hans Winkler, Hamburg 36, Jungiusstr. 6, Institut für allgemeine Botanik

Die Herausgeber Ruhland. Winkler.

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nrn. Kurfürst 6050 u. 6326. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin  
Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C

11. Band.

## Inhaltsverzeichnis.

3. Heft

	Seite
Tschesnokov, V. und Bazyrina, K., Die begrenzenden Faktoren bei der Photosynthese . . . . .	457
Bazyrina, K. N., und Tschesnokov, V., Der Einfluß der Luftdüngung auf die Pflanzen. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	463
Tschesnokov, V., und Bazyrina, K., Die Ableitung der Assimilate aus dem Blatt. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	473
Hüser, Willi, Untersuchungen über die Anatomie und Wasserökologie einiger Ostseestrandpflanzen. Mit 6 Textabbildungen. . . . .	485
Koch, Hanns, Stratigraphische und pollenfloristische Studien an drei nordwestdeutschen Mooren. Mit 3 Textabbildungen. . . . .	509
Pringsheim, E. G., Untersuchungen über Samenquellung. I. Mitteilung. Die Abhängigkeit der Quellung von der Beschaffenheit der Samen und vom Medium. Mit 14 Textabbildungen . . . . .	528
Czaja, A. Th., Untersuchungen über metachromatische Färbungen von Pflanzengeweben. I. Substantive Farbstoffe. Mit 1 Textabbildung .	582
v. Hahn, F.-V., und Bosian, Georg, Die Änderung der Oberflächenspannung beim Keimungsverlauf. (Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen an Weizen und Erbsen.) Mit 3 Textabbildungen . . . . .	627

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER  
DIE ANATOMIE UND WASSERÖKOLOGIE EINIGER  
OSTSEESTRANDPFLANZEN.

Von

WILLI HÜSER.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. April 1930.)

Bei einem Besuch der dänischen Insel Bornholm im Jahre 1926 fand Herr Professor v. GUTTENBERG auf den Küstenfelsen Exemplare von *Matricaria inodora*, die gegenüber der gewöhnlichen Ackerform dieser Art auffallende morphologische und habituelle Unterschiede zeigten. Es handelte sich um die von den Systematikern als var. oder subsp. *maritima*<sup>1</sup> beschriebene Form, die sonst meist auf Sand gedeiht. Der Standort ist schon von WARMING<sup>2</sup> angegeben worden. Es erschien lohnend, die so auffällig verschiedenen Formen von *Matricaria inodora* einer genauen vergleichenden anatomisch-zytologischen und wasserökologischen Untersuchung zu unterziehen. Die Ergebnisse dieser Arbeit, die dann auch auf die Strandform von *Senecio vulgaris* und einige Halophyten ausgedehnt wurde, sollen in folgendem kurz beschrieben werden.

**1. *Matricaria inodora*.**

**a) Standortsökologie und Morphologie.**

Die erste Form, die im folgenden als Felsenform bezeichnet werden soll, wächst an der äußersten Nordwestküste der Insel Bornholm. Besonders reichlich wurde sie bei Hamershus und Johns Kapell angetroffen. Sie gedeiht hier, manchmal als einzige Pflanze neben Flechten, zwischen Granitblöcken und in den Spalten der Felswände in mindestens 2—5 m Höhe über dem Wasserspiegel der Ostsee. Eine Überflutung durch Seewasser ist selbst bei sehr starker Brandung nicht möglich, doch liegen die tiefsten Exemplare noch in der Spritzzone.

Diese Felsenform ist durch ausgesprochene Sukkulenz gekennzeichnet und erreicht eine Höhe von 20—50 cm (Abb. 1). Der eigenartige Habitus der Pflanze wird dadurch bedingt, daß die Hauptachse eine schwache

<sup>1</sup> Vgl. HEGI, *Illustr. Flora* **6**, H. 2, 589.

<sup>2</sup> WARMING u. GRÄBNER, *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*.

Entwicklung zeigt und sich knapp über dem Boden oder auch darunter mehrfach verzweigt. Die so gebildeten Seitenachsen kriechen zunächst am Boden, klemmen sich zwischen die Spalten des Gesteins und befestigen sich mit Adventivwurzeln. Von ihnen gehen weitere Seitenachsen aus, die sich ebenso verhalten. Auf diese Weise entsteht ein rhizomartiges, vielfach verzweigtes Gebilde, jeder Ast trägt am Ende einen mächtigen Blattschopf. Die Pflanzen stellen also große Büsche dar, aus denen eine ganze Anzahl Infloreszenzachsen entspringt. Diese Achsen erheben sich senkrecht aus den Blattschöpfen, werden nur 20—30 cm hoch (ebenso



Abb. 1. *Matricaria inodora*, Felsenform. junge Pflanze in einer Felsspalte. Bornholm. Etwa  $\frac{1}{2}$  nat. Größe.

die Hauptachse) und tragen nur wenige, aber sehr große Blütenkörbchen. In diesen ist die Anzahl der Strahlenblüten gegenüber der Ackerform vermehrt, ihr Durchmesser ist erheblich vergrößert. Die Blattfiedern sind kurz und dick, fleischig und stark glänzend. Die Infloreszenzachsen sind nuschwach beblättert. Die Pflanzen sind mindestens zweijährig. Es hat aber den Anschein, als ob sich Seitenachsen nach dem Zugrundegehen der Hauptachse selbständig machten und weiterwachsen, wozu sie durch die Adventivwurzeln befähigt sind. Die Ackerform von *Matricaria inodora* wächst am Saum von Getreidefeldern und findet sich in der Umgebung von Rostock überall. Im

Gegensatz zur Felsenform ist sie nur einjährig, sie entwickelt eine, bis zu 70 cm hohe, aufrechte Achse, die sich oben mehrfach verzweigt, unten in die kurze Pfahlwurzel übergeht.

Neben beiden genannten Formen fand ich noch eine dritte Form der Pflanze, die morphologisch eine Mittelstellung zwischen der Felsen- und Ackerform einnimmt. Diese Form wächst fast überall an der mecklenburgischen Ostseeküste auf Seesand und soll daher als Sandform bezeichnet werden. Es ist die typische *M. inodora* var. *maritima* WAHLBG. Da der Strand sehr flach ist und die Pflanze in sehr geringer Entfernung (2—4 m) vom Wasserspiegel auftritt, wird sie bei starkem Wellengang vom Seewasser überflutet. Begleitpflanzen, die auf dem durchschnittlich 4 m breiten Sandstrand wachsen, sind *Cakile maritima*, *Artemisia maritima*, *Salsola Kali*, *Honkenya peploides* und mehrere andere Halophyten.

Die Sandform wächst meistens in Gruppen zusammen, ihre Sukkulenz ist nicht so stark wie bei der Felsenform. In Bezug auf den Blattbau nimmt sie eine Mittelstellung zwischen Ackerform und Felsenform ein (Abb. 2). Die Hauptachsen lagern oft in ihrem unteren Teil am Boden, sind verkümmert und reich verzweigt. Dadurch wird diese Form noch buschiger als die Felsenform und erreicht eine Höhe von 40—50 cm. Schließlich sollen noch Pflanzen beschrieben werden, die im Rostocker Botanischen Garten aus Früchten der Felsenform gezogen wurden. Sie sollen zur besseren Übersicht als Zwischenform bezeichnet werden. Die Kultur



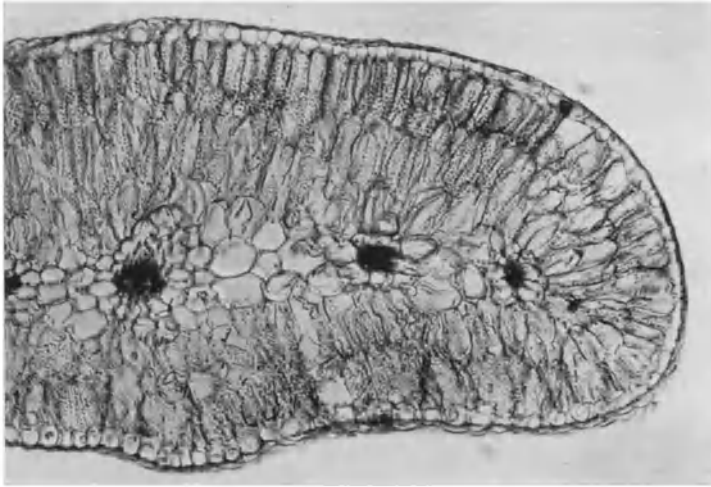
Abb. 2. *Matricaria inodora*, Sandform am Kieler Ort.

erfolgte seit 1926 in Töpfen auf Gartenerde, um festzustellen, welche Einwirkung die veränderten ökologischen Bedingungen auf die Pflanze haben. Bei meiner Untersuchung der zweiten Generation im Jahre 1929 ließ sich folgendes feststellen.

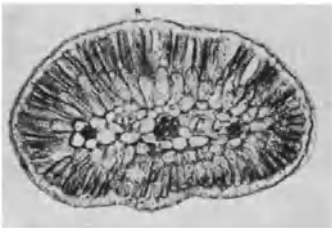
Die Sukkulenz der oberen Blätter der Infloreszenz war zurückgegangen oder ganz verschwunden. Dies ist zweifellos auf die veränderten ökologischen Bedingungen zurückzuführen. Die sonstigen charakteristischen morphologischen Merkmale der Felsenform waren aber erhalten geblieben. Die im Frühjahr entwickelten großen unteren Blätter waren stets sukkulent, der niedrige buschige Wuchs, die basale Verzweigung, die Größe der Körbchen blieben erhalten.

## b) Anatomie.

Meine anatomischen Untersuchungen von *Matricaria inodora* beschränken sich auf die beiden extremen Formen der Pflanze, die Felsenform und die Ackerform. Ein Querschnitt durch das fast isolaterale Blatt der Felsenform zeigt auf der Ober- wie Unterseite eine einschichtige Epidermis (Abb. 3 a). Das Palisadengewebe der Blattoberseite ist dreischichtig, während sich auf der Unterseite nur eine doppelte Palisaden-



a



b

Abb. 3. Blattquerschnitte von *Matricaria inodora*. a Felsenform, b Ackerform bei gleicher Vergrößerung photographiert.

schicht befindet. Diese stark chlorophyllhaltigen Zellen umschließen ein parenchymatisches Gewebe, das von einem Hauptnerv und 6—8 Nebennerven durchzogen wird. Die Dicke der Epidermisaußenwand beträgt auf der Ober- wie Unterseite  $6,75 \mu$ . Die Spaltöffnungen befinden sich auf beiden Blattseiten, aber auf der Oberseite in größerer Anzahl. Sie sind meist etwas eingesenkt oder befinden sich in gleicher Höhe mit der Epidermisaußenwand. Die Messungen der Größenverhältnisse des Spaltöffnungsapparates ergaben folgende Durchschnittswerte: Länge der Schließzellen  $36 \mu$ , Breite der Schließzellen  $9 \mu$  und Länge des Spaltes  $23 \mu$ . Die Stengelquerschnitte zeigen in 5 cm Höhe über dem Boden Ge-

fäßbündel, die bereits durch interfaszikuläres Kambium verbunden sind und sekundäres Dickenwachstum aufweisen. Von den Tracheen und Siebröhren wurden bei beiden Formen die größten herausgezeichnet. Sie stehen im Flächenverhältnis 3 : 1 zueinander. Die größeren Tracheen und Siebröhren hat die Felsenform. Der Bastbelag ist bei dieser doppelt so dick wie bei der Ackerform. Der Querschnitt durch das Blatt der Ackerform, der zehnmal kleiner als jener der Felsenform ist, zeigt auch hier beiderseits eine einschichtige Epidermis (Abb. 3). Die Palisadenzellschicht ist an der Blattoberseite doppelt und an der Blattunterseite einfach. Sie umschließt auch hier ein parenchymatisches Gewebe, das von einem Hauptnerv und nur zwei Nebennerven durchzogen wird. Die Dicke der Epidermisaußenwand beträgt beiderseits nur  $4 \mu$ ; sie ist also erheblich dünner als bei der Felsenform. Auch bei der Ackerform befinden sich auf der Blattoberseite mehr Spaltöffnungen als unterseits. Das Verhältnis der Anzahl der Spaltöffnungen für beide Formen ist 3 : 1 pro Flächeneinheit, wobei der Ackerform die größere Anzahl zukommt. Die Größenverhältnisse des Spaltöffnungsapparats, der bei der Ackerform oft nach außen vorgewölbt ist, sind: Länge der Schließzellen  $31,5 \mu$ , Breite der Schließzellen  $10,5 \mu$  und Länge des Spaltes  $18 \mu$ ; dieser ist hier also kleiner. Stengelquerschnitte, die in gleicher Höhe wie bei der Felsenform geführt wurden, zeigten, daß hier die Gefäßbündel noch deutlich abgegrenzt waren und nur Anfänge zu einem Dickenwachstum zu erkennen sind. Schließlich sei noch auf die Größenunterschiede der Palisadenzellen hingewiesen. Das Volumenverhältnis einer Palisadenzelle der Felsenform zur Ackerform beträgt 5 : 1. In Anzahl und Größe der Chlorophyllkörner steht die Ackerform hinter der Felsenform ebenfalls stark zurück.

### c) Zytologie.

Diese habituellen und anatomischen Unterschiede zwischen der Felsenform und Ackerform gaben Anlaß zu der Frage, ob mit den anatomischen Unterschieden auch Unterschiede im Chromosomensatz der beiden Formen verbunden wären, und ob sich diese beiden Formen in ihrem Chromosomensatz wieder von der Sandform unterscheiden. Für diese Untersuchungen wurden Blütenknospen der drei Formen am Standort in BOUIN-ALLANScher Lösung fixiert. Die Mikrotomschnitte von  $20 \mu$  Dicke wurden mit Eisenalaun und Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Untersucht und verglichen wurden die Metaphasen der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzellen. Die haploide Anzahl der Chromosomen beträgt bei allen drei Formen 9. Die Chromosomensätze der drei verschiedenen Formen zeigten klare Größenunterschiede, und zwar derart, daß die Felsenform die größten Chromosomen hatte, die Sandform etwas kleinere, während die Chromosomen der Ackerform wesentlich kleiner als die der beiden genannten Formen waren. Die Chromosomen



jeder Form zeigten untereinander gleichfalls klare Größenunterschiede. Von sämtlichen drei Formen wurden je 10 Kernplatten untersucht und gezeichnet.

Bei der Bornholmform ließ sich in Bezug auf Größe, Form und Lagerung der Chromosomen folgende Regelmäßigkeit feststellen (Abb. 4): Acht Chromosomen bilden einen Ring um ein zentral gelagertes. In dem Ring fallen zwei Dreiergruppen auf, eine mit drei großen, eine mit drei kleinen Chromosomen. Diese beiden Gruppen werden beiderseits durch ein Chromosom getrennt. Die beiden letztgenannten liegen einander mehr oder minder deutlich gegenüber. Das mit 1 bezeichnete Chromosom ist in jeder Kernplatte durch seine bedeutende Größe und seine langgestreckte, kantige Form gekennzeichnet. Die Chromosomen 2 und 3 sind, parallel liegend, gleich groß und liegen immer bei 1. Sie sind langgestreckt, kleiner als 1 und ihre Ecken abgerundet. Das Chromosom 8, das kleinste der Platten, ist kugelig und liegt stets neben 1. Das gegenüberliegende Chromosom 4 ist größer und manchmal etwas gebogen.

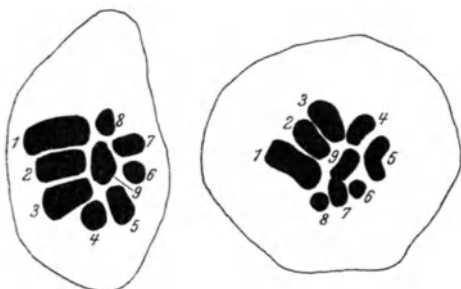


Abb. 4. *M. inodora*. Felsenform, Kernplatten der Pollenmutterzellen.

Vonderzweiten Dreiergruppe sind die Chromosomen 6 und 7 dem 8. ähnlich. 8 und 6 sind gleich groß, während 7 etwas größer und nicht ganz kugelig ist. Eine weitere Regelmäßigkeit läßt sich für das Chromosom 5 feststellen. Es zeigt unklare, gelappte Form, liegt nicht in einer Ebene mit den anderen. Das zentrale Chromosom ist meist etwas gebogen.

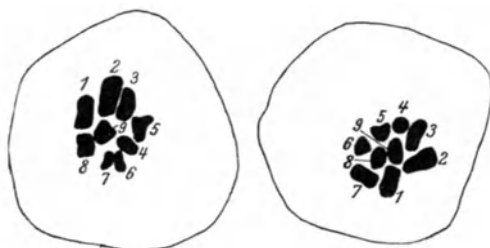


Abb. 5. *M. inodora*. Ackerform, Kernplatten der Pollenmutterzellen. Gleiche Vergrößerung wie Abb. 4.

Bei den kleineren Chromosomen der Ackerform läßt sich nicht in allen untersuchten Platten eine solche Regelmäßigkeit erkennen (Abb. 5). Deutlich ist auch hier wieder die große Dreiergruppe, doch ist jetzt eines der parallelen Chromosomen das größte des Satzes. Das dritte ist oft auch noch parallel dazu, aber etwas entfernt. Auch die zweite kleinere Dreiergruppe ist in manchen Platten zu erkennen, sowie die gegenüberliegenden Chromosomen 4 und 8. Das zentrale Chromosom 9 wurde auch hier meist gebogen gefunden. Die Ringanordnung ist aber oft ge-

stört und dann die Deutung nicht mehr sicher. Das Chromosom 5 ist bei der Ackerform auch gelappt, liegt aber nicht immer an der gleichen Stelle.

Bei der Sandform fiel in allen Kernplatten besonders deutlich die Gruppierung von acht Chromosomen um das zentral gelagerte Chromosom 9 auf (Abb. 6). Deutlich tritt die kleinere Dreiergruppe hervor, sowie das kugelige Chromosom 8 und die mit ihm wieder eine Dreiergruppe bildenden Chromosomen 9 (zentral) und 4. Die große Dreiergruppe weicht erheblich ab, indem stets das mittlere dieser drei Chromosomen viel kleiner ist und mit dem Chromosom 1 verbunden bleibt. Letzteres ist an seiner Größe und an seiner Stellung neben 8 erkennbar. In zwei Platten war allerdings das neben 1 liegende Chromosom 8 etwas gestreckt, das nunmehr folgende (7) dagegen kugelig. Das Chromosom 5 war manchmal etwas gebogen. Die Chromosomen der Sandform zeigten im Vergleich zu denen der Felsenform unregelmäßige, lappige Formen.

Aus den vorstehenden Angaben ergibt sich also, daß die Chromosomensätze der drei Formen verschiedene Größen aufweisen, insbesondere die Felsenform die Ackerform weit übertrifft. Das Flächenverhältnis dieser beiden Chromosomentypen ist ungefähr 1 : 2,5. Daneben traten aber auch in Form und Lagerung bei jedem der dreierlei Sätze Besonderheiten auf. Man ersieht daraus, daß den phänotypischen Verschiedenheiten auch chromosomale Unterschiede entsprechen. Damit stimmt überein, daß sich für die Felsenform ein erhebliches Festhalten gewisser Charaktere auch bei völlig veränderten Außenbedingungen feststellen ließ.

Beim Durchsehen der Literatur zeigte sich, daß CHERMEZON (1910) bereits Angaben über die Blattanatomie von „*Matricaria maritima*“ gemacht hat. Es kann nicht genau gesagt werden, ob es sich um Pflanzen handelte, die unserer Sandform oder um solche, die der Felsenform entsprachen, da keine Vergleichswerte mit der Ackerform angegeben werden. Jedenfalls entsprechen seine Angaben im wesentlichen den von mir gemachten Untersuchungen an den Blättern der Felsenform.

WARMING und GRÄBNER (1918) berichten über die Standorte der „*Matricaria maritima*“. Sie geben an, daß die Standorte der Pflanzen salzhaltig seien, da bei der Brandung genug Salzwasser durch den Wind zu der Pflanze gelangte. Das trifft nur für die Sandform zu, nicht aber für die Bornholmer Felsenform. Diese findet sich oft in mindestens 50 m Höhe über dem Wasserspiegel der Ostsee und geht auf den Felsen ziemlich weit landeinwärts. Auch kann sich in den Spalten der Granit-

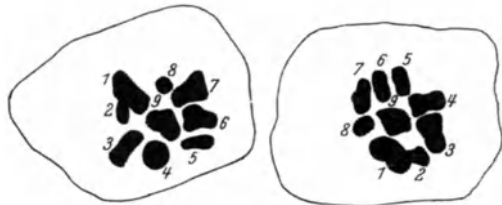


Abb. 6. *M. inodora*. Sandform, Kernplatten der Pollenmutterzellen. Gleiche Vergrößerung wie Abb. 4 u. 5.

felsen kaum Salz ansammeln, da diese stets durch Regenwasser ausgewaschen werden.

Über die Veränderungen einer Pflanzenart durch die Einwirkung der Umweltfaktoren und die Erbllichkeit dieser Merkmale sind wir durch die Studien von TURESSON (1922) unterrichtet. Er unterschied an einer Reihe von Pflanzenarten, die an ökologisch verschiedenen Standorten wachsen, verschiedene Typen, die er Ökotypen nannte. Da er insbesondere Inlands- und Küstenformen unterschied und auch *M. inodora* behandelte, ist seine Arbeit für uns wichtig. Im allgemeinen konnte er für Inlandstypen einen mehr aufrechten Wuchs feststellen, während die Küstentypen zumeist kleiner, buschiger und nicht selten sukkulent waren; außerdem konnte er beim Inlandstyp meist Einjährigkeit feststellen, während die Küstentypen mehrjährig waren. Anatomische Untersuchungen an den Blättern verschiedener Pflanzenarten zeigten beim Inlandstyp stets eine geringere Blattdicke als beim ausgesprochenen Küstentyp. Dieser Unterschied beruhte hauptsächlich auf Vergrößerung der Zellen des Blattgewebes, insbesondere der Palisadenzellen, seltener auf Anlage von weiteren Palisadenzellschichten. Daß die Verschiedenheiten der Ökotypen einer Pflanzenart erblich sind, beweist er durch Kultur- und Kreuzungsversuche. Er sammelte Pflanzen der verschiedenen Ökotypen einer Art und kultivierte sie im Versuchsgarten unter gleichen ökologischen Bedingungen. Dabei konnte er mehrere Jahre hindurch das Bestehenbleiben der morphologischen und anatomischen Merkmale der Ökotypen feststellen.

Insbesondere sei an dieser Stelle auf die Angaben TURESSONS über *Matricaria inodora* verwiesen. Bei dieser Pflanze unterscheidet er drei Ökotypen, die von verschiedenen Standorten der Halbinsel Schonen gesammelt wurden. Er bezeichnet sie je nach ihrem Standort als Inland-, Ostküsten- und Westküstentyp. Der Inlandstyp wird von ihm nicht näher beschrieben, es handelt sich um die nicht sukkulente Ackerform, die sich auffällig von dem sukkulenten Typ, der die Ost- und Westküstentypen umfaßt, unterscheidet. Die Unterschiede der beiden Küstentypen bestehen darin, daß der Westküstentyp vom Inlandstyp noch stärker abweicht als der Ostküstentyp. Beim Westküstentyp fand er bei der Mehrzahl der Pflanzen niedrigeren Wuchs, kürzere und dickere Blattsegmente als bei der Pflanze der Ostküsten. Die Grenze zwischen beiden Typen war aber nicht scharf zu ziehen, da die einzelnen Individuen an Größe und Sukkulenz variierten.

Kreuzungen des Westküstentyps mit dem Inlandstyp gaben in der  $F_1$ -Generation intermediäre Bastarde. Die Nachkommen der  $F_1$ -Generation zeigten die MENDELSche Aufspaltung. Diese drei von TURESSON aufgestellten Ökotypen von *Matricaria inodora* sind im wesentlichen den von mir bezeichneten drei Formen (ohne die Zwischenform) gleichzusetzen.

Bei der Ackerform unterliegt es keinem Zweifel, daß sie mit dem Inlandstyp identisch ist. Der Ostküstentyp würde dann ungefähr der Sandform und der Westküstentyp der Felsenform entsprechen. Feste Schlüsse lassen sich nicht ziehen, da TURESSON keine genaue Standortsökologie für die beiden letztgenannten Typen angibt. TURESSONS und meine Kulturversuche, die Kreuzungsexperimente des Genannten und die Verschiedenheit der Chromosomensätze beweisen, daß die verschiedenen Ökotypen als besondere erbliche Variationen von *Matricaria inodora* aufzufassen sind.

#### d) Die osmotischen Verhältnisse.

Weitere Untersuchungen an *Matricaria inodora* wurden darüber gemacht, wie sich bei den verschiedenen Formen an ihren natürlichen, ökologisch grundverschiedenen Standorten die osmotischen Verhältnisse gestalten.

Über die osmotischen Zustandsgrößen sind für Mesophyten in der Literatur eine Menge von Angaben zu finden, während über xerophile, sukkulente und halophile Pflanzen nur wenige Untersuchungen vorliegen. GESSNER (1920) beschränkt sich in seinen Studien darauf, den grenzplasmolytischen Wert in den Epidermiszellen des Blattes bei Strand- und Dünenpflanzen festzustellen. Er fand, daß Pflanzen, die direkt am Strand wuchsen, sehr viel höhere osmotische Werte hatten, als solche, die weiter landeinwärts gedeihen. Er führt die Erhöhung des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse auf die Einwirkung des salzhaltigen Seewassers zurück. Diese Annahme fand er im wesentlichen dadurch bestätigt, daß er bei verschiedenen Pflanzen durch künstliche Erhöhung des Salzgehaltes der Bodenlösung meist eine Erhöhung des osmotischen Wertes in den Blattepidermiszellen erreichte. v. FABER (1913, 1923) stellte Untersuchungen über den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse an den Blättern und Wurzeln von Mangrovepflanzen an und konnte feststellen, daß der osmotische Wert in den Blättern der Pflanzen sich bei Ebbezeit gegenüber der Flutzeit verdoppelte. Damit parallel ging eine Erhöhung der Konzentration der Bodenlösung von 3% auf 8—12%. Zu diesen Arbeiten ist zu bemerken, daß sich aus der bloßen Bestimmung des grenzplasmolytischen Wertes noch keine bestimmten Angaben über die tatsächliche Zellsaugkraft ableiten lassen. Diese allein ist aber für die Wasserversorgung maßgebend. Auch bei hohem grenzplasmolytischem Wert kann, wie später näher ausgeführt werden wird, infolge großer Dehnbarkeit der Zellen sich der Zellsaft verdünnen und so eine Erhöhung der Inhaltskonzentration wieder ausgeglichen werden. Auch ein hoher Wanddruck wirkt auf die Saugkraft mindernd. Da bei den Versuchen v. FABERS aber der Wassergehalt der Blätter zur Zeit der Konzentrationserhöhung abnahm und diese sehr hoch war, ist in diesem besonderen Fall an einer starken Erhöhung der Zellsaugkraft gar nicht zu zweifeln.

Zur Feststellung der osmotischen Verhältnisse wurden bei allen vier Typen die Palisadenzellen der Blätter, die bei den sukkulenten Formen der Wasserspeicherung dienen, auf ihren grenzplasmolytischen Wert, Turgor, Saugkraft im Normalzustand, Elastizität der Zellmembranen und Wasserspeicherung untersucht. Die Messungen an der Felsenform wurden am Standort der Pflanze in Bornholm ausgeführt. Als Plasmolytikum wurde eine 1 Mol.  $KNO_3$ -Lösung angesetzt und für die Messungen Lösungen in Abständen von je 0,02 Mol. von 0,18 Mol. bis 1 Mol. verdünnt. Bei allen Messungen wurde zur Kontrolle mit einer entsprechenden Rohrzuckerlösung gearbeitet. Zur Bestimmung wurde die Methode von URSPRUNG und BLUM (1924) verwendet. Nach URSPRUNG und BLUM ist  $Sig : Sin = Vn : Vg$ , das heißt: Das Volumen einer Zelle im Normalzustand verhält sich zu dem Volumen bei Grenzplasmolyse umgekehrt wie die Inhaltssaugkraft der beiden Volumina. Die Volumina der Zelle bei Grenzplasmolyse und im Normalzustand konnten durch die Mittelflächen der beiden Volumina ersetzt werden, da bei den Palisadenzellen eine Verkürzung nur in der Längsrichtung auftrat. Die Formel konnte deshalb, da die dritte Dimension fortfiel, auch  $Sin : Sig = Fg : Fn$  geschrieben werden. Zur Bestimmung von  $Fg$  und  $Fn$  wurden die mit dem Rasiermesser ausgeführten Blattquerschnitte zunächst in Paraffinöl gebracht und unter dem Mikroskop mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Dann wurde ein Plasmolytikum, das etwas stärker war als das Plasmolytikum, das die Grenzplasmolyse herbeiführte, hinzugesetzt, und die Zellen nach 10 Minuten Einwirkung gezeichnet. Diese Messungen wurden an 25—30 Zellen von verschiedenen Schnitten ausgeführt. Die gezeichneten Stellen wurden aus dem Zeichenpapier herausgeschnitten und dann gewogen. Das Verhältnis  $Fg : Fn = Vg : Vn$  der einzelnen Zelle ist gleich dem Gewichtsquotienten der ausgeschnittenen Zeichnungen der Zelle. Dieser Gewichtsquotient, der in den späteren Messungen durch  $Vg : Vn$  bezeichnet werden soll, ist jeweilig der Ausdruck für die Wasserspeicherung der betreffenden Zelle. Aus der Formel:  $Sig : Sin = Vn : Vg$  ist dann  $Sin$  zu bestimmen, da die übrigen drei Werte bekannt sind. Die Bestimmung der Saugkraft einer Palisadenzelle im Normalzustand erfolgte nach der Zellmeßmethode von URSPRUNG und BLUM. Danach ist die Saugkraft einer Zelle dem Plasmolytikum gleich, bei dessen Einwirkung keine Volumveränderung der Zelle hervorgerufen wird. Auch diese Saugkraftmessungen wurden mit Hilfe des Zeichenapparates mikroskopisch ausgeführt. Da nun nach URSPRUNG und BLUM  $Wn = Sin - Sz n$  ist, worin  $Wn$  der Wanddruck der Zelle im Normalzustand und  $Sz n$  die Saugkraft der Zelle im Normalzustand ist, kann der Wanddruck nach den vorausgegangenen Messungen ermittelt werden. Die Elastizität der Zellmembran wurde durch den Quotienten  $Vg : Vs$  bestimmt.  $Vg$  ist das Zellvolumen bei völliger Entspannung und  $Vs$  das Volumen bei Sättigung

der Zelle durch Wasser. Die Messung erfolgte so, daß die Zelle zuerst plasmolysiert und bei Grenzplasmolyse gezeichnet wurde. Das Plasmolytikum wurde abgesaugt und destilliertes Wasser zugegeben. Die Zelle wurde bei Sättigung ebenfalls herausgezeichnet und aus den herausgeschnittenen Zellen der Gewichtsquotient und somit  $Vg : Vs$  bestimmt. Da  $Vg : Vs = Siss : Sig$  ist, worin  $Siss$  die Inhaltssaugkraft bei Sättigung ist, läßt sich auch dieser Wert berechnen. Da nun  $Szn$  bei Wassersättigung gleich 0 ist, so ist  $Sis = Ws =$  Wanddruck bei Wassersättigung.

Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse in den Palisadenzellen der Felsenform erwies sich bei verschiedenen untersuchten Pflanzen als konstant. Er betrug 0,37 Mol. Die Bestimmung von  $Vg : Vn$  ergab 0,905 als größten und 0,853 als kleinsten Wert; ersterer für die weniger, und letzterer für die stark wasserspeichernden Zellen. Die übrigen, an verschiedenen Schnitten und Pflanzen ausgeführten Messungen ergaben mit den beiden genannten Werten einen Durchschnittswert von 0,884.  $Sin$  wurde aus den angeführten Werten mit 0,327 Mol. ermittelt. Für  $Szn$  wurde der Wert von 0,26 Mol. gefunden. Bei Hinzugabe eines Plasmolytikums von 0,24 Mol. vergrößerten sich die Zellen, und bei 0,28 Mol. fand eine Verkleinerung statt. Aus der Formel  $Wn = Sin - Szn$  ergab sich für den Wanddruck der Wert von 0,067 Mol. Die durch destilliertes Wasser erzielte Sättigung der vorher plasmolysierten Zellen ergab für  $Vg : Vs$  den Wert 0,781. Wanddruck und Inhaltssaugkraft der Zelle, die im Sättigungsfalle gleich groß sind, wurden mit 0,289 Mol. ermittelt.  $Ws = Sis = 0,289$  Mol.

Die aus Früchten der Felsenform seit 1926 gezogene Zwischenform wurde im Sommer 1929 untersucht. Die Pflanzen bilden zunächst grundständige Blätter aus, die ebenso stark sukkulent sind wie die der Bornholmform. Bei den späteren kleineren Blättern der Infloreszenzachsen verzichtete die Pflanze auf Sukkulenz; die Blätter wurden hier denen der Ackerform ähnlich. Schließlich, zur Blütezeit der Pflanze, waren die unteren Blätter gewelkt und zum Teil abgefallen, während die oberen erhalten blieben. Die folgenden Messungen wurden zuerst an den unteren sukkulenten Blättern ausgeführt; später wurden dann die nicht mehr sukkulenten oberen Blätter untersucht. Der grenzplasmolytische Wert betrug für die unteren Blätter 0,36 Mol.  $Vg : Vn$  hatte mit 0,853 den kleinsten, mit 0,930 den größten gefundenen Wert. Die Zellen hatten also viel Wasser gespeichert. Aus den weiteren, zwischen 0,853 und 0,93 liegenden Werten ergab sich ein Durchschnittswert von 0,898. Aus  $Sig$  und  $Vg : Vn$  ergab sich  $Sin$  mit 0,323 Mol. Leider konnte die Saugkraft der Zelle im Normalzustand bei den unteren Blättern nicht genau ermittelt werden, da während meiner Versuche das eben beschriebene Welken der unteren Blätter eintrat. Bekannt ist nur, daß der Wert unter 0,3 Mol. liegen mußte, da bei einem Plasmolytikum von 0,3 Mol. bereits

eine Verkleinerung der Zelle eintrat. Hiernach müssen also  $Sz n < 0,3$  Mol. und  $Wn > 0,023$  Mol. angenommen werden. Aus demselben Grunde konnte der Wert von  $Vg : Vs$ ,  $Ws$  und  $Sis$  hier nicht ermittelt werden. Der Wert von  $Vg : Vn$  vergrößert sich allmählich von den unteren zu den oberen Blättern. Er erreichte schließlich in den oberen, nicht mehr sukkulenten Blättern den Wert 1. Ob dieser Wert ganz genau erreicht wurde, läßt sich mit Bestimmtheit nicht sagen. Jedenfalls fand in der Zeichnung keine Volumänderung der bei Grenzplasmolyse gezeichneten Zellen gegenüber der Größe im Normalzustand statt. Bemerkenswert ist noch, daß der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse in den oberen Blättern nur 0,34 betrug. Die Bestimmung von  $Szn$  ergab bei einem Wert von 0,32 Mol. konstantes Volumen. Bei 0,3 Mol. dehnten sich die Zellen bereits aus; da  $Vg : Vs$  etwa = 1 war, so war  $Sig = Sin$  und somit  $W = 0,02$  Mol. Für die oberen Blätter konnte der Sättigungsquotient  $Vg : Vs$  mit 0,856 und hieraus und aus  $Sig$ ,  $Sis = Ws$  mit 0,291 Mol. ermittelt werden.

Die Pflanzen der Ackerform wurden am Standort ausgegraben, dort eingetopft und zum Institut gebracht. Dort wurden sie bis zur Untersuchung 2 Tage stehen gelassen, um etwaige Welkungserscheinungen während der Messungen zu vermeiden. Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse ergab sich mit 0,26 Mol.  $Vg : Vn$  hatte für alle Messungen den Wert 1. Bei keiner Zelle zeigte sich bei der Plasmolyse eine Volumänderung gegenüber dem Normalzustand.  $Sin$  ist, da  $Vg : Vn = 1$ , ebenfalls 0,26 Mol. Daß die Zellen aber doch etwas gedehnt sind, und daher eine, wenn auch sehr geringe, Saugkraft besitzen, ergibt sich daraus, daß  $Szn$  bei direkter Bestimmung = 0,24 Mol. war. Der Wanddruck berechnet sich daraus mit 0,02 Mol. Viel Wasser vermögen die Zellen nicht zu speichern, das beweist der Elastizitätsquotient  $Vg : Vs = 0,915$ .  $Ws$  und  $Sis$  wurden dann mit 0,238 Mol. berechnet.

Die vierte Form, die Sandform, wurde an der mecklenburgischen Ostseeküste, auf dem Kieler Ort an der Wismarschen Bucht, am Standort untersucht. Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse erreicht hier den größten Wert unter den vier Formen. Er betrug 0,47 Mol. Diese Ostseeform zeigte, wie die Zwischenform, keine einheitliche Sukkulenz in allen Blättern. Während  $Sig$  stets 0,47 Mol. betrug, war  $Vg : Vn$  in den unteren Blättern gleich 0,961, mit 0,973 als größtem und 0,955 als kleinstem Wert. In den oberen Blättern war  $Vg : Vn = 1$ . Die oberen Blätter hatten die höhere normale Zellsaugkraft von 0,45 Mol. gegenüber den unteren von 0,42 Mol. Der Elastizitätsquotient  $\frac{Vg}{Vs}$  war in den unteren Blättern mit 0,808 etwas kleiner als der in den oberen Blättern mit 0,812. Als Werte für  $Ws$  und  $Sis$  ergaben sich entsprechend für die unteren Blätter 0,38 und für die oberen Blätter 0,382 Mol. Die Zusam-

menstellung der gefundenen Werte für alle verschiedenen Formen zeigt uns die folgende Tabelle.

Tabelle 1. *Matricaria inodora*. Osmotische Werte.  
a) In Mol.  $KNO_3$ .

	<i>Si g</i>	<i>Szn</i>	<i>Sin</i>	<i>W</i>	<i>Vg:Vn</i>	<i>Sis</i>	<i>Ws</i>	<i>Vg:Vs</i>
1. Felsenform	0,37	0,26	0,327	0,067	0,884	0,289	0,289	0,781
2. Zwischenform	a 0,36	0,3	0,323	0,023	0,898	—	—	—
	b 0,34	0,32	0,34	0,02	bis 1,0	0,291	0,291	0,856
3. Ackerform	0,26	0,24	0,26	0,02	1,0	0,238	0,238	0,915
4. Sandform	a 0,47	0,42	0,452	0,032	0,961	0,38	0,38	0,808
	b 0,47	0,45	0,47	0,02	1,0	0,382	0,382	0,812

a untere, b obere Blätter.

b) In Atmosphären.

	<i>Si g</i>	<i>Szn</i>	<i>Sin</i>	<i>W</i>	<i>Vg:Vn</i>	<i>Sis</i>	<i>Ws</i>	<i>Vg:Vs</i>
1. Felsenform	12,95	9,10	11,45	2,35	—	10,12	10,12	—
2. Zwischenform	a 12,60	10,50	11,31	0,81	—	—	—	—
	b 11,90	11,20	11,90	0,70	—	10,19	10,19	—
3. Ackerform	9,10	8,40	9,10	0,70	—	8,33	8,33	—
4. Sandform	a 16,45	14,70	15,82	1,12	—	13,30	13,30	—
	b 16,45	15,75	16,45	0,70	—	13,37	13,37	—

a untere, b obere Blätter.

## 2. *Senecio vulgaris*.

Ähnlich wie *Matricaria inodora* bildet *Senecio vulgaris* zwei verschiedene Formen aus, je nachdem die Pflanze am Ostseestrand auf Sandboden oder auf dem Acker wächst. Das äußerlich auffallendste Merkmal der Sandform ist eine stark ausgebildete Sukkulenz, die der Ackerform fehlt. Die Wuchshöhen der beiden Formen zeigen keine Unterschiede. Beide Formen kommen am Kieler Ort an der Ostsee fast nebeneinander vor. Die Ostsee hat an der Küste der Halbinsel Wustrow eine Steilküste ausgebildet. Dieser Steilküste ist ein 3—5 m breiter Strandwall vorgelagert. Auf diesem Strandwall wächst die Sandform und auf dem 3 m darüber gelegenen Acker, der mit der Steilküste seewärts abschneidet, die Ackerform. Die Sandform wächst an der ganzen Küste nur an dieser einen Stelle, wo der Acker bis an die Küste herantritt. An andern Orten, wo landeinwärts Dünengebiete sind, kommt sie nirgends vor. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß die Sandform sich aus Früchten der dort wachsenden Ackerform gebildet hat. Die osmotischen Untersuchungen der beiden Formen wurde am Standort ausgeführt.

Die anatomischen Untersuchungen erstreckten sich auf Feststellung der Hauptunterschiede beider Formen. Im wesentlichen ließen sich die-



selben Unterschiede wie bei *Matricaria inodora* finden. Die Blattdicke der Sandform betrug das Fünffache der Ackerform. Der Blattquerschnitt — bei *Senecio vulgaris* wurden Mikrotomschnitte gemacht — zeigte bei der Sandform eine dreischichtige Palisadenzellreihe; diese war bei der Ackerform nur doppelt. Ferner ließ sich eine Vergrößerung der Palisadenzellen an sich gegenüber der Ackerform feststellen. Die Anzahl der Spaltöffnungen war bei beiden Formen an der Blattoberseite größer als an der Blattunterseite. Auch hier besitzt die Ackerform dreimal so viel Stomata als die Sandform pro qmm. Bei beiden Formen schlossen nach außen die Spaltöffnungen mit der Epidermisaußenwand ab. Unterschiede in Bezug auf die Lage ließen sich also nicht feststellen. Stengelquerschnitte, die bei beiden Formen in gleicher Höhe von der Erdoberfläche geführt wurden, zeigten bei der Sandform eine stärkere Verholzung und größeren Durchmesser. Siebröhren und Tracheen standen im Verhältnis 1 : 3, die größeren hatten die Sandform. Die Bastbelege waren bei dieser doppelt so dick.

Die osmotischen Messungen zeigten erhebliche Unterschiede. Im einzelnen sind die Werte folgende. Bei der Ackerform wurde der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse mit 0,3 Mol. bestimmt. Da bei der Plasmolyse keine Volumenänderung der Zelle gegenüber dem Normalzustand erfolgte, mußte  $Vg : Vn = 1$  und  $Si n = 0,3$  Mol. gesetzt werden. Die Saugkraft der Zelle im Normalzustand  $Szn$  war 0,28 Mol. Eine Elastizität der Zellmembranen ließ sich auch bei der Ackerform feststellen.  $Vg : Vs$  war 0,869 und  $Si s = Ws = 0,261$  Mol. Für die Sandform sind der hohe osmotische Wert bei Grenzplasmolyse mit 0,55 Mol. und die trotz der starken Wasserspeicherung —  $Vg : Vn = 0,899$  — noch hohe Saugkraft im Normalzustand zu beachten. Die übrigen Einzelwerte für beide Formen lassen sich aus der folgenden Tabelle ersehen.

Tabelle 2. *Senecio vulgaris*. Osmotische Werte. a) In Mol.  $KNO_3$ .

	$Si g$	$Szn$	$Si n$	$W$	$Vg : Vn$	$Si s$	$Ws$	$Vg : Vs$
1. Ackerform	0,3	0,28	0,3	0,02	1,0	0,261	0,261	0,869
2. Sandform	0,55	0,44	0,494	0,054	0,899	0,375	0,375	0,682

b) In Atmosphären.

	$Si g$	$Szn$	$Si n$	$W$	$Vg : Vn$	$Si s$	$Ws$	$Vg : Vs$
1. Ackerform	10,50	9,84	10,50	0,7	—	9,135	9,135	—
2. Sandform	19,25	15,40	17,29	1,89	—	15,05	15,05	—

### 3. Sukkulente Halophyten.

Zum Schluß wurden noch einige Halophyten vom Kieler Ort, die neben den Sandformen von *Matricaria inodora* und *Senecio vulgaris* auf dem Strandwall der Küste wuchsen, auf ihre osmotischen Zustands-

größen untersucht. Die Untersuchungen wurden gemacht, um festzustellen, inwiefern die Sandformen der beiden Pflanzen in ihren osmotischen Zuständen und ihrem Wasserhaushalt mit den reinen Halophyten in Beziehung zu setzen sind. Für die Untersuchungen wurden *Cakile maritima*, *Honkenya peploides* und *Artemisia maritima* gewählt. Die beiden erstgenannten Pflanzen sind als typische Vertreter der sukku- lenten Halophyten bekannt. Sie sind in Bezug auf ihre osmotischen Zu- standsgrößen der Sandform von *Senecio* und der Bornholmform von *Matricaria* durchaus ähnlich. Bei *Artemisia maritima* erscheint die Tat- sache bemerkenswert, daß die jungen Pflanzen ihre Blätter sukkulent ausbilden, während ältere Pflanzen nicht mehr sukkulente, sondern dünne Blätter mit starkem Haarfilz anlegen. Bei vollständig ausgebildeten Pflanzen sind die unteren sukkulenten Blätter abgestorben und die Pflanze sieht dann einer nicht halophilen Form ähnlich. Diese Tatsache ist deshalb bemerkenswert, weil sich dieselbe Entwicklung bei der Zwischenform von *Matricaria* feststellen ließ. Die für die Messungen an den drei Halophyten gefundenen Werte lassen sich aus folgender Ta- belle ersehen.

Tabelle 3. Sukkulente Halophyten.  
Osmotische Werte. a) In Mol.  $KNO_3$ .

	<i>Si g</i>	<i>Sz n</i>	<i>Si n</i>	<i>W</i>	<i>Vg:Vn</i>	<i>Si s</i>	<i>Ws</i>	<i>Vg:Vs</i>
1. <i>Cakile maritima</i>	0,48	0,31	0,406	0,096	0,846	0,329	0,329	0,686
2. <i>Honkenya peploides</i>	0,59	0,46	0,526	0,066	0,891	0,408	0,408	0,692
3. <i>Artem. maritima</i> a	0,68	0,52	0,601	0,081	0,807	0,54	0,54	0,794
b	0,68	0,64	0,68	0,04	1,0	0,60	0,60	0,882

a untere, b obere Blätter.

b) In Atmosphären.

	<i>Si g</i>	<i>Sz n</i>	<i>Si n</i>	<i>W</i>	<i>Vg:Vn</i>	<i>Si s</i>	<i>Ws</i>	<i>Vg:Vs</i>
1. <i>Cakile maritima</i>	16,8	10,85	14,21	3,36		11,515	11,515	
2. <i>Honkenya peploides</i>	20,65	16,10	17,92	2,81		14,28	14,28	
3. <i>Artem. maritima</i> a	23,80	18,20	21,04	2,84		18,90	18,90	
b	23,80	22,40	23,80	1,40		21,0	21,0	

a untere, b obere Blätter.

#### 4. Schlußfolgerungen.

##### a) Die Abhängigkeit der osmotischen Verhältnisse von den Standortsbedingungen.

Aus der Tabelle 1 läßt sich für die verschiedenen Formen von *Matri- caria inodora* eine besondere Anpassung der osmotischen Zustandsgrößen je nach den verschiedenen Standorten erkennen. Die Felsenform hat einen grenzplasmolytischen Wert von 0,37 Mol.; dieser reicht vollkommen

aus, da der Pflanze bei der Wasseraufnahme kein hoher osmotischer Wert der Bodenlösung entgegensteht. Die stark ausgeprägte Sukkulenz ist bei der Felsenform durch das rasche Austrocknen ihrer Unterlage und die damit verbundene unregelmäßige Wasserzufuhr bedingt. Die Pflanze hat infolge der hohen Dehnsamkeit ihrer Zellen die Möglichkeit, diese bei starkem Niederschlag mit reichlichem Wasser aufzufüllen, so lange, bis die Saugkraft der Zellen den Wert 0 erreicht. Der von mir gefundene Saugkraftwert von 0,26 Mol. entsprach den damals herrschenden klimatischen Verhältnissen; es fehlten während längerer Zeit Niederschläge. Bei langer Trockenheit muß sich der Saugkraftwert erhöhen, bei Regen vermindern. Die Grenzen sind durch den grenzplasmolytischen Wert und den Wert 0 gegeben. Mit der Wasserabgabe der „sukkulenten“ Zellen bei Trockenheit ist also automatisch eine Erhöhung ihrer Saugkraft verbunden. Infolgedessen vermag die Pflanze dem Boden weiteres Wasser zu entziehen.

Bei der Zwischenform verschwindet die Sukkulenz in den oberen jüngeren Blättern. Diese Erscheinung ist als Folge der regelmäßigen Wasserversorgung der Pflanze verständlich. Es werden keine Wasserspeicher mehr benötigt und damit mag auch das frühe Zugrundegehen der unteren Blätter zusammenhängen. Die osmotischen Größen der letzteren sind, soweit sie ermittelt werden konnten, denen der Felsenform fast gleich. Mit dem Aufhören der Sukkulenz ist bei den oberen Blättern starke Verminderung der Zelldehnsamkeit verbunden. Die Zellen speichern wenig Wasser ( $\frac{Vg}{Vn} = 1$ ), sind wenig gespannt und besitzen daher eine höhere Zellsaugkraft, obwohl der grenzplasmolytische Wert auf 0,34 Mol. (Felsenform 0,37 Mol.) gesunken ist. Die geringere Speicherfähigkeit der Zellen hängt wieder mit der regelmäßigen Wasserversorgung zusammen. Daß der grenzplasmolytische Wert der Felsenform höher ist, läßt sich auch leicht verstehen. Da die Zellen dieser Form sich bei Wasseraufnahme infolge ihrer Dehnsamkeit stark vergrößern, findet dabei eine Verdünnung der osmotischen Substanz statt. Soll trotzdem die Saugkraft des Inhalts und damit auch der Zelle im Normalzustand, also bei teilweiser Wassersättigung, ausreichen, so muß die Inhaltssaugkraft bei Grenzplasmolyse ziemlich hoch sein. Andernfalls müßte die Pflanze die Menge der osmotischen Substanz vermehren, um bei der Zellvergrößerung ihre Saugkraft nicht zu sehr einzubüßen. Die Felsenform ist für Wasserspeicherung eingerichtet und auf diese wegen der unregelmäßigen Wasserversorgung angewiesen; sie braucht daher, um eine volle Füllung der Zellen zu erreichen, einen höheren grenzplasmolytischen Wert, der noch eine starke Verdünnung verträgt, ohne unter das wirksame Maß zu sinken. Die Zwischenform ist auf die Wasserspeicherung nicht mehr angewiesen, läßt somit den Wert sinken.

Noch deutlicher wird dies bei der Betrachtung der Ackerform, bei welcher der Grenzplasmolytische Wert auf 0,26 Mol. (gegenüber 0,36 Mol. der Felsenform) sinkt. Diese Pflanze ist der regelmäßigen Wasserversorgung völlig angepaßt, Wasserspeicherung findet nicht mehr statt, ist auch wegen der minimalen Dehnsamkeit der Zellen nicht möglich. Die normale Zellsaugkraft ist der der Felsenform fast gleich und dem Grenzplasmolytischen Wert sehr ähnlich; letzteres wegen der fast fehlenden Zelldehnung. Daß die Zellsaugkraft nicht sinken darf, ist klar; es würde sonst die Wasserversorgung der Pflanze gefährdet, besonders wenn man bedenkt, daß der Leitungsweg bei der Ackerform ein größerer ist als bei der Felsenform. Die Zellen sind im Normalzustand fast entspannt ( $\frac{Vg}{Vn} = 1$ ). Daß  $Szn$ ,  $Sig$  und  $Sin$  nicht auf einen Wert zusammenfallen, liegt daran, daß die Zellen noch eine geringe Dehnsamkeit besitzen, was sich auch durch den Elastizitätsquotienten ( $\frac{Vg}{Vs} = 0,915$ ) feststellen ließ.

Bei der Sandform fällt gegenüber den erwähnten drei Formen der hohe osmotische Wert bei Grenzplasmolyse und damit verbunden die hohe Saugkraft der oberen wie unteren Blätter auf. Diese hohen Zellsaugkräfte von 0,45 Mol. in den oberen und 0,42 Mol. in den unteren sukkulenten Blättern sind durch den vom Meerwasser erhöhten Salzgehalt der Bodenlösung bedingt. Die Saugkraft der Zellen im Normalzustand muß den hohen osmotischen Wert der Bodenlösung überwinden. Für die Beurteilung sukkulent-xerophytischer Formen genügen die Angaben über die osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse keinesfalls, denn eine Pflanze kann einen sehr hohen osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse haben und es kann trotzdem die allein ausschlaggebende Normalsaugkraft der Zellen niedrig sein, wenn die Zellen infolge großer Dehnsamkeit der Wände viel Wasser speichern. Und letzteres ist bei allen sukkulenten Pflanzen der Fall. Infolge der starken Dehnsamkeit der Zellen ( $\frac{Vg}{Vs} = 0,808-0,812$ ) sinkt die Normalsaugkraft deutlich unter den Grenzplasmolytischen Wert, behält aber trotzdem einen viel höheren Wert als bei der Felsenform. Bei reinen Halophyten wird dieses Absinken, wie wir gleich hören werden, noch viel stärker. Wegen der gleichmäßigen Wasserversorgung im Sandboden des Ostseestrandes gegenüber den Granitfesspalten auf Bornholm ist die Sandform weniger auf Wasserspeicherung in den Blättern angewiesen als die Felsenform, daher sind die Blätter weniger sukkulent und ist die Zelldehnsamkeit geringer. Daß sie überhaupt sukkulent sind, steht sicher mit der geringen Wasserkapazität des Sandbodens zusammen. Bei unbewegtem Wasser und starker Besonnung trocknet dieser sehr schnell aus, so daß die Halophyten vorübergehend der Trockenheit ausgesetzt sind und Wasserspeicher brauchen.

Noch mehr gilt dies für jene Meere, die Ebbe und Flut aufweisen. Die Verschiebung der osmotischen Zustandsgrößen bei der Sand- und der Ackerform von *Senecio vulgaris* verlaufen im gleichen Sinne wie bei *Matricaria*. Die Zellen der sukkulenten Blätter sind noch dehnsamer ( $\frac{Vg}{Vs} = 0,682!$ ), daher ist die Wasserspeicherung groß, und dies bewirkt zusammen mit dem Salzgehalt des Bodens den hohen grenzplasmolytischen Wert. Es wird dadurch ermöglicht, daß die Zellsaugkraft im Normalzustande noch 0,44 Mol. beträgt. Die Unterschiede gegenüber der Ackerform sind hier noch größer. Bei dieser finden wir entsprechend der Ackerform von *Matricaria inodora* verhältnismäßig geringe osmotische Werte. Infolge der fehlenden Wasserspeicherung der Zellen liegen die Werte von  $Szn$ ,  $Sig$  und  $Sin$  ziemlich nahe beieinander. Daß die Zellen auch hier noch etwas dehnsam sind, ist dadurch bewiesen, daß  $Szn$  nicht mit  $Sig$  zusammenfällt, und daß sich die Zellen bei Wassersättigung noch etwas vergrößern. Bei den sukkulenten Halophyten *Cakile maritima* und *Honkenya peploides*, die mit der Sandform von *Senecio vulgaris* unter gleichen ökologischen Bedingungen wachsen, finden sich im wesentlichen auch dieselben osmotischen Verhältnisse. Die beiden erstgenannten Pflanzen sind auch hier durch hohe Zellsaugkraft, einen hohen grenzplasmolytischen Wert und durch eine starke Wasserspeicherung gekennzeichnet, die durch besonders starke Dehnsamkeit der Wände ermöglicht wird. Bei *Artemisia maritima* schwindet in den jüngsten oberen Blättern die Sukkulenz. Ob das mit der im Laufe der Entwicklung eintretenden Verstärkung des Wurzelsystems in Zusammenhang zu bringen ist, oder ob der Haarfilz der Blätter die Pflanze vor der starken Transpiration schützt, der kahle Halophyten ausgesetzt sind, ist nicht untersucht worden. Bemerkenswert ist, daß, trotzdem äußerlich von Sukkulenz kaum mehr etwas zu bemerken ist, die oberen Blätter doch noch sehr dehnsame Zellen besitzen. Der Mangel an Wasserspeichern steht aber offensichtlich im Zusammenhang mit den sehr erhöhten Werten für  $Szn$ ,  $Sgn$  und  $Sin$ . Die Pflanze ist durch ihre höhere Saugkraft befähigt, auch relativ trockenem Boden Wasser zu entziehen, infolgedessen braucht sie keine besonderen Wasserspeicher. Die sukkulenten Halophyten dagegen, mit geringerer Saugkraft, haben solche nötig.

#### b) Sind die Halophyten Xerophyten?

Die Frage, ob die Halophyten als xerophytische Pflanzen aufzufassen sind, ist sehr verschieden beantwortet worden. SCHIMPER bezeichnete sie als Xerophyten schlechthin, indem er bei ihnen mehr oder weniger alle diejenigen Einrichtungen zu finden glaubte, die anderen typischen Xerophyten zukommen. Sie wären wie diese „mit Vorrichtungen zum Schutz der Transpiration“ versehen. Als Ursache des Xerophytismus

betrachtet er bei Halophyten und Mangrovepflanzen den hohen Salzgehalt des Bodens. Bezüglich der Mangrove ist v. FABER der Auffassung SCHIMPERs entgegengetreten, indem er zeigte, daß die von SCHIMPER als „xerophil“ betrachteten anatomischen Merkmale auch vielen Bäumen des Regenwaldes zukommen, wie z. B. Wassergewebe, eingesenkte Stomata, starke Cutinisierung usw., und daß die Transpiration der Mangrovepflanzen eine ausgiebige sei.

Über die Halophyten liegen ausführliche Untersuchungen besonders von STOCKER vor. Dieser hat die Blattanatomie zahlreicher Strandhalophyten untersucht und konnte bei diesen keine Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration feststellen. Die meist dünnwandige Epidermis mit nicht eingesenkten Spaltöffnungen lasse vielmehr auf eine sehr lebhafte Transpiration schließen. Eine solche hat STOCKER auch durch Transpirationsversuche an einer Reihe von Halophyten nachgewiesen.

Ich selbst habe mit den untersuchten Pflanzen keine Transpirationsversuche gemacht. Gerade bei *Matricaria* wäre es sehr schwierig, die bei solchen Versuchen erhaltenen Werte auf eine Einheit zu beziehen. Es wird kaum möglich sein, die Oberfläche des fein zerschnitzten Blattes auch nur annähernd richtig zu bestimmen, und das Frischgewicht ist bei den sukkulenten Formen je nach dem Wasservorrat sehr großen Schwankungen unterworfen.

Die Größe der Wasserdampfabgabe allein ist überdies kein Maßstab dafür, ob eine Pflanze als Xerophyt zu bezeichnen ist oder nicht. Schon 1907 hat v. GUTTENBERG den Nachweis geliefert, daß die Hartlaubblätter der Mediterranflora sehr stark transpirieren, wenn ihnen reichlich Wasser zur Verfügung steht, daß sie sogar stärker transpirieren können als Mesophytenbäume. Solche Beobachtungen sind in den letzten Jahren an verschiedenen Xerophyten gemacht worden.

SCHIMPER hat diese zweifellos zu eng als jene Pflanzen definiert, „die mit Mitteln zur Förderung der Absorption und zur Verzögerung der Transpiration“ ausgestattet sind<sup>1</sup>, um so mehr, als er die Transpirationsherabsetzung in den Vordergrund schiebt. Diese Fassung läßt es freilich selbst heute noch zu, die Mangrovepflanzen unter die Xerophyten einzureihen, denn sie besitzen in ihrer weiten osmotischen Regulationsfähigkeit zweifellos ein der Mehrzahl der Pflanzen fehlendes „Mittel zur Förderung der Absorption“. Mittel zur Herabsetzung der Transpiration fehlen ihnen aber nach v. FABER. Die vorläufigen Mitteilungen des Genannten sagen nichts darüber aus, inwieweit die Blätter der Mangrovepflanzen bei sistierter Wasserzufuhr, also bei geschlossenen Spaltöffnungen, ihre Transpiration herabsetzen können. Das ist aber gerade das

<sup>1</sup> So wenigstens verstehe ich den nicht ganz eindeutigen Schlußsatz des zweiten Absatzes S. 4 bei SCHIMPER.

Entscheidende; die Mediterransklerophyten z. B. transpirieren unter diesen Umständen nach v. GUTTENBERG minimal. Letzteres scheint für Mangrovepflanzen allerdings nicht zuzutreffen, da sie nach v. FABER und v. GUTTENBERG (mündliche Mitteilung) abgeschnitten rasch welken; von Wichtigkeit ist aber, daß sie häufig mächtige Wassergewebe besitzen, daher das Welken zunächst nur in einer Schrumpfung dieses Gewebes besteht, was die Pflanze ohne Schädigung überstehen kann. Es ist anzunehmen, daß die xeromorphen anatomischen Einrichtungen bei Mangrove- und bei Urwaldpflanzen darauf hinzielen, die Blätter *während kurzer Zeit* vor stärkerem Welken zu bewahren. Im allgemeinen ist die Wasserversorgung besonders im Regenwald sehr günstig. An sonnigen Tagen findet aber nach v. GUTTENBERG mittags eine sehr starke Erhitzung der Blätter statt. In diesem Augenblick treten die xeromorphen Schutzeinrichtungen in Funktion, beginnt vor allem die Ausnützung des Wassergewebes. So wie die „Xerophilie“ der Mediterranhartlaubblätter nur für eine Jahreszeit, den Sommer, berechnet ist, so ist die der lederigen Blätter des Regenwaldes für die kurzen Zeiten stärkster Erhitzung erforderlich, besonders natürlich in Gebieten, wo es auch ausgesprochene Trockenzeiten gibt.

Auch die Halophyten dürfen nicht einseitig nach ihren Transpirationswerten betrachtet werden, vor allem hat es keinen Zweck, sie, wie dies STOCKER tut, darin und in ihren anatomischen Einrichtungen mit Kakteen zu vergleichen. Diese stellen die extremste Gruppe der Xerophyten dar, die gleicherweise für Wasserspeicherung und Herabsetzung der Transpiration eingerichtet sind. Gegenüber den benachbarten Landpflanzen erscheinen die Halophyten relativ xerophytisch, was am besten aus dem Vergleich der Land- und Strandformen gleicher oder nächststehender Arten hervorgeht. Ein xerophytisches Merkmal ist zweifellos die Sukkulenz, verbunden mit der starken Dehnbarkeit der Membranen. Die gesamten Parenchyme werden wassergewebsartig und bilden so ein erhebliches Wasserreservoir für Stunden der Trockenheit. Daß es sich um die Trockenheit handelt und nicht um den Salzgehalt des Substrates, beweist deutlich die Felsenform von *Matricaria*, die stärkere Sukkulenz aufweist als die Strandform. Die geringe Teilung der Blätter und die Sukkulenz ihrer Segmente verringert die Oberfläche; die Spaltöffnungszahl ist auf ein Drittel reduziert, die Außenwand um mehr als 30% dicker. Im Vergleich zur Landform ist die Strand- und Felsenform also xerophytisch, und ebenso sind es andere Halophyten im Vergleich zu benachbarten Landformen, besonders durch ihre Sukkulenz, teils auch durch beträchtliche Erhöhung der Saugkraft, letzteres z. B. bei *Artemisia maritima*.

Die Annahme SCHIMPERS, daß der Salzgehalt des Bodens ursächlich die Ausbildung transpirationshemmender Einrichtungen bedingt, muß

fallen gelassen werden, seit man weiß, daß diese Erschwerung der Absorption durch Erhöhung der Zellsaugkraft kompensiert wird. Die Erhöhung der Salzkonzentration im Boden verursacht vielmehr nur diese Saugkraftherhöhung, die aber „ein Mittel zur Förderung der Absorption“ darstellt, wie es SCHIMPER gefordert hatte. Da nur bestimmt angepaßte Pflanzen zu einer solchen Regulation befähigt sind, haben diese im Vergleich zu den anderen eine „xerophile“, richtiger xerophytische Eigenschaft. Ebenso haben halophile Pflanzen xerophytische Eigenschaften schon durch ihre Sukkulenz und ihre osmotische Regulationsfähigkeit. An seinem Standort (Darß, Ostsee) hat STOCKER freilich geringe Salzwerte im Boden angetroffen. Es ist aber gar nicht daran zu zweifeln, daß diese am Strande anderer Meere, die salzreicher, bewegter sind und Ebbe und Flut zeigen, viel höher werden können.

Den Wassergehalt der Pflanzen in g auf 1 qdm transpirierende Oberfläche als Kriterium ihrer Sukkulenz zu betrachten, wie dies DELF und STOCKER tun, halte ich nicht für richtig. Eine Pflanze kann sehr viel Wasser pro Flächeneinheit enthalten und nicht sukkulent sein, wofür ja STOCKER selbst Beispiele angibt. Zur Sukkulenz gehört die Dehnbarkeit der Zellen, die eine weitgehende Regulation des Wassergehaltes ermöglicht und bei ausreichender Wasserzufuhr zu einer starken Spannung der Zellen führt; dies allein verleiht ihnen das „saftstrotzende“ Aussehen. Infolgedessen haben sie einen erhöhten Wanddruck und Turgor. Dies geht aus meinen Messungen klar hervor. Die Landformen von *Matricaria* und *Senecio* haben normal die Turgorwerte 0,7 und 0,7 Atm., die Felsenform von *Matricaria* 2,35 Atm., die Strandform von *Senecio* 1,89 Atm. Bei völliger Wassersättigung erreichen die Strandformen die Turgorwerte von 13,3 und 15 Atm., die Ackerformen nur 8,33 und 9,13 Atm. Der Wanddruck der reinen Halophyten beträgt im Normalzustand 1,40 bis 3,36 Atm. Bei Wassersättigung 11,5—21 Atm. Für die Sukkulenz ist also nicht allein der Wassergehalt entscheidend, sondern ein hoher Wanddruck und hohe Dehnbarkeit der wasserspeichernden Gewebe. Diese wird durch die Quotienten  $Vg : Vn$  und  $Vg : Vs$  dargestellt. Bei den nichtsukkulenten Formen sind diese Quotienten dem Wert 1 nahe oder gleich, bei sukkulenten Formen sinken sie erheblich tiefer. Somit ist besonders der Quotient  $Vg : Vs$  ein sehr gutes Maß für die Sukkulenz einer Pflanze oder eines Gewebes, jedenfalls ein besseres, als das von DELF vorgeschlagene. Diese Kontraktilität der Zellen ist eine ausgezeichnete Anpassung, da sie nicht nur dem Welken entgegenarbeitet, sondern auch mit einer starken Erhöhung der Inhalts- und Zellsaugkraft verbunden ist, ohne daß die Pflanze gezwungen ist, neue osmotische Substanz zu bilden. Gerade bei Halophyten, bei welchen die Austrocknung des Substrates mit einer Erhöhung der Salzkonzentration im Boden verbunden ist, ist dies von großer Bedeutung.



Die Beschränkung der Begriffe Xerophilie und Xerophytismus auf Pflanzen geringer Transpiration und von xeromorphem Bau hat Verwirrung hervorgerufen. Den verschiedenen Pflanzen stehen die verschiedensten Mittel zu Gebote, um sich bei extremen oder stark schwankenden Bedingungen ihre Wasserbilanz zu erhalten. Diese Mittel sind naturgemäß auch verschieden, je nachdem die extremen Bedingungen nur während einiger Stunden oder Tage, während einiger Monate oder fast während des ganzen Jahres dauern. Die Halophyten gehören zu der ersten Gruppe. Sie wachsen entweder im Sand, oder, was in der letzten Zeit zu wenig berücksichtigt wurde, an Küstenfelsen. Beide Unterlagen haben eine sehr geringe Wasserkapazität, so daß es vorübergehend zu Wassermangel im Substrat kommen muß. Bei den Sandformen ist dabei an die Rolle von Ebbe und Flut und die rasche Austrocknung des Sandbodens bei fehlender Wasserbewegung zu denken. Die von STOCKER (1924) gegebenen Wassergehaltswerte des Sandstrandes am Darß sind freilich recht hoch. Er sagt aber in einer Anmerkung selbst, daß „die Bodenproben an heiteren Vormittagen der sonst regenreichen<sup>1</sup> ersten Augusttage entnommen“ wurden. Der Xerophytismus der Halophyten ist natürlich im Vergleich zu den extremer, dauernder Trockenheit angepaßten Kakteen usw. minimal, er ist aber deutlich gegenüber benachbarten Landformen; gerade weil die Strandpflanzen stark transpirieren, brauchen sie Wasserreserven, die den Landformen fehlen. Auch STOCKER gibt ja schließlich zu, daß „Sinn und Zweck der Sukkulenz dieser Strandpflanzengruppe“ vermutlich darin liege, daß in den heißen Tagesstunden die Transpiration „die Wasseraufnahme durch die Wurzeln bedeutend übertreffen mag“. Die von mir gefundenen Tatsachen zeigen auf das klarste, daß die Verhältnisse wirklich so liegen. Man darf nun nicht vergessen, daß gerade diese heißesten Tagesstunden die Zeiten der stärksten Insolation sind, daher die ausgiebigste Assimilation ermöglichen. Es ist für die Pflanzen von größter Wichtigkeit, die Assimilationsgewebe in diesen Stunden wasserreich zu erhalten, so daß sie nicht geschädigt werden und Assimilation möglichst lange stattfinden kann. Aus diesem Bedürfnis erklären sich zwanglos alle jene Einrichtungen der Halophyten, Mangrovepflanzen und auch an Bäumen des an sich feuchten Urwaldes, die darauf hinzielen, während kurzer Zeit den Blättern Schutz gegen Wassermangel zu gewähren.

Wir müssen also als Xerophyten in Erweiterung der SCHIMPERSchen Definition nicht nur diejenigen Pflanzen bezeichnen, die Mittel zur Förderung der Absorption und solche zur Herabsetzung der Transpiration besitzen, sondern auch solche mit Wasserspeichervermögen, da ein solches auch bei Pflanzen auftritt, die keine Einrichtungen besitzen, die die Transpiration stark herabsetzen. Xerophytismus läßt sich deutlich

<sup>1</sup> Von mir ausgezeichnet.

definieren als die Summe aller Eigenschaften, die es ermöglichen, daß gewisse Pflanzen während kürzerer oder längerer Dauer auch dann eine ausreichende Wasserbilanz, besonders in den Laubblättern erhalten, wenn extreme Bedingungen die Wasserversorgung erschweren. Diese Pflanzen sind dann im weitesten Sinne Xerophyten, wobei der Grad des Xerophytismus natürlich ein sehr wechselnder ist.

Diese Tatsache läßt es vorteilhaft erscheinen, die Xerophyten in weitere Gruppen zu teilen. Man könnte die extremen Xerophyten, die Xerophyten im engeren Sinne des Wortes, als Holoxerophyten bezeichnen. Dazu gehören jene Pflanzen, die fast ohne Unterbrechung gegen Wasserknappheit anzukämpfen haben, also die perennierenden Wüstenbewohner. Sie schützen sich teils durch Wasserspeicherung (Sukkulenz), teils durch sehr hohe Saugkräfte, teils durch xeromorphen Bau, teils durch mächtige Entwicklung des Wurzelsystems, teils schließlich dadurch, daß sie weitgehende Austrocknung vertragen. Sie allein verdienen den Namen „xerophil“, denn wenn sie die trockenen Standorte vielleicht auch nicht geradezu bevorzugen, so finden sie sich wenigstens ausschließlich auf solchen. Eine zweite Gruppe könnte man als Saisonxerophyten bezeichnen, da für sie charakteristisch ist, daß sie während eines Teiles des Jahres starker Trockenheit ausgesetzt sind, während ihnen in der restlichen Zeit reichlich Wasser zur Verfügung steht. Hierher gehören zum Beispiel die perennierenden Mediterranpflanzen, besonders die Sklerophyllen, ferner die filzigen Stauden, Rutensträucher usw. Die hierher gehörigen Pflanzen zeigen bei guter Wasserversorgung und offenen Spalten oft eine sehr ausgiebige Transpiration, im Gegenfalle können sie ihre Transpiration stark herabsetzen. Die Pflanzen der dritten Gruppe schließlich könnte man mit dem Namen ephemere Xerophyten bezeichnen, da sie nur gegen kurze Trockenzeiten, die sich auf Stunden oder Tage beschränken, anzukämpfen haben. Sie transpirieren stark und schützen sich besonders durch Sukkulenz oder Wassergewebe lokal und vorübergehend gegen das Welken. Soweit sie Halophyten oder Mangrovepflanzen sind, besitzen sie eine weitgehende osmotische Regulationsfähigkeit. Es dürften aber noch weitere sukkulente Pflanzen, z. B. manche Crassulaceen, hierher gehören, ferner eine große Anzahl von Epiphyten und manche Bäume des feuchten tropischen Urwaldes.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. v. GUTTENBERG für die Anregung zum Thema und seine liebenswürdige Unterstützung während der Arbeit meinen ergebenen Dank auszusprechen. Ebenfalls möchte ich Herrn Privatdozent Dr. BAUCH für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, danken.

### Literaturverzeichnis.

**Chermezon, H.:** Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. des Sci. natur. Bot., 9. sér. (1910). — **Delf, E. M.:** Transpiration and behaviour of stomata in Halophytes. Ann. of Bot. **26** (1921). — **v. Faber, F. C.:** 1. Über Transpiration und osmotischen Druck bei Mangroven. Ber. dtsch. bot. Ges. **31** (1913). — 2. Zur Physiologie der Mangroven. Ebenda **41** (1923). — **Geßner:** Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Diss. Freiburg 1920. — **v. Guttenberg, H.:** Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta **4** (1927). — **Schimper, A. F.:** Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898. — **Stocker, O.:** 1. Beiträge zum Halophytenproblem. Ökologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen des Darß (Vorpommern). Z. Bot. **16** (1924). — 2. Beiträge zum Halophytenproblem, Standort und Transpiration der Nordseehalophyten. Ebenda **17** (1925). — 3. Das Halophytenproblem. Erg. Biol. **3**. Berlin 1928. — **Turesson, G.:** The genotypical response of the plant species to the habit. Hereditas **3** (1922). — **Ursprung u. Blum:** Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordrucks der Zellen, nebst Anwendungen. Jb. f. wiss. Bot. **23** (1924). — **Warming-Gräbner:** Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1918.