

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 8.

---

ÜBER DEN KOHLENSTOFF-  
HAUSHALT DER TERRESTRISCHEN  
HALOPHYTEN

VON

E. K. GABRIELSEN UND POUL LARSEN



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1935

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser. **XI**, 8.

---

ÜBER DEN KOHLENSTOFF-  
HAUSHALT DER TERRESTRISCHEN  
HALOPHYTEN

VON

E. K. GABRIELSEN UND POUL LARSEN



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD  
1935

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

### Einleitung.

Die kausale Pflanzengeographie hat ihren Ursprung in den Versuchen von v. HUMBOLDT und GRISEBACH um einen Zusammenhang zwischen den klimatischen Bedingungen und der Pflanzenverteilung auf der Erde zu finden (1806 und 1872). Sie entwickelte sich weiter durch die Arbeiten von SCHIMPER und WARMING, welche die Form und Anatomie der Pflanzen als Anpassungserscheinungen an ein Leben unter bestimmten äusseren Bedingungen auffassten. In der jüngsten Zeit hat dann eine neue Forschungsrichtung, die experimentelle Ökologie, ihren Einzug in die Pflanzengeographie gehalten.

Die Aufgaben, welche dieser Forschungsrichtung gestellt werden, sind von LUNDEGÅRDH (1930) klar formuliert worden. Sie bestehen erstens in einer Analyse und Messung der ökologischen Faktoren, die an den Standorten der Pflanzen auftreten, und zweitens in einer Untersuchung der physiologischen Wirkung dieser verschiedenen Faktoren auf die Pflanzen. Der Fortschritt dieser Richtung besteht darin, dass man die Abhängigkeit der Lebensfunktionen von den ökologischen Faktoren quantitativ untersucht. Nur auf diese Weise ist es möglich, zu einem kausalen Verständnis des Einflusses der Umwelt auf das Leben der Pflanzen und der

Einwirkung der äusseren Bedingungen auf die Verteilung derselben zu gelangen.

Dass die Einführung der physiologischen Betrachtungsweise in die Pflanzengeographie einen grossen Fortschritt bedeutet, zeigt klar die Entwicklung, welche die Auffassungen über die Ökologie der Halophyten seit der Jahrhundertwende durchgemacht haben.

Nach SCHIMPERS Auffassung waren die Salzbodenpflanzen Xerophyten, d. h. einem Leben an trockenen Standorten angepasst. Als Stütze für diese Auffassung betrachtete er die Sukkulenz, die für viele Halophyten charakteristisch ist. Die Sukkulenz, die in einer Verminderung der Oberfläche im Verhältnis zum Volumen besteht, war nach SCHIMPERS Meinung ein Mittel zur Herabsetzung der Transpiration der Pflanze und damit Ausdruck einer xerischen Anpassung. Um diesen Xerophytencharakter bei Salzbodenpflanzen zu erklären, stellte SCHIMPER kurz nacheinander zwei Hypothesen auf (1891 und 1898). Nach der ersten sollte die Verminderung der Transpiration eine zu starke Salzanhäufung in den Blättern der Pflanze verhindern, weil diese sonst einen schädlichen Einfluss auf ihre Assimilationstätigkeit haben könnte. Nach der anderen Hypothese war der Salzboden »physiologisch trocken«, d. h. infolge des Salzgehaltes wurde das Wasser mit solcher Kraft festgehalten, dass die Wasseraufnahme der Pflanzen erschwert wurde, weshalb eine Transpirationsherabsetzung notwendig war.

SCHIMPERS Theorien von der physiologischen Trockenheit des Bodens und der Xerophytennatur der Halophyten wurden im grossen und ganzen von WARMING angenommen und fanden Aufnahme in seinen grundlegenden ökologischen Arbeiten. Sonderbarerweise hielten sie sich bis in die Mitte des vorigen Jahrzehntes, obwohl viele physiologische Unter-

suchungen, u. a. von ROSENBERG (1897), DELF (1911) und v. FABER (1913), und anatomische Studien von CHERMEZON (1910) in keiner Weise mit denselben in Einklang gebracht werden konnten. Die entscheidende Wendung trat erst 1925 ein, als STOCKER bei Transpirationsversuchen unter möglichst natürlichen Bedingungen zeigte, dass die Strandhalophyten eine Wasserverdunstung haben, die an Intensität nicht hinter jener der Glykyphyten<sup>1</sup> zurücksteht. Damit waren die Halophyten-theorien SCHIMPERS endgültig widerlegt.

Mit der Einführung der physiologischen Arbeitsmethoden ist das Studium der Ökologie der Halophyten in ein neues und fruchtbares Stadium getreten. Es liegt schon jetzt eine umfassende Literatur vor, die eine ausführliche Besprechung in STOCKERS vorzüglicher Monographie über »Das Halophytenproblem« gefunden hat (STOCKER 1928). Begreiflicherweise ist das Hauptinteresse der Untersuchung des Wasserhaushaltes der Salzpflanzen gewidmet. Dagegen ist nur wenig von der Kohlensäureassimilation und Respiration der Halophyten, sowie von der Abhängigkeit dieser Prozesse von den verschiedenen ökologischen Faktoren bekannt, obwohl das Studium des Kohlenstoffhaushaltes vom ökologischen Standpunkt aus von der allergrössten Wichtigkeit ist. STOCKER hat in seiner obenerwähnten Monographie die Vermutung ausgesprochen, dass die Assimilationsleistung der Landhalophyten von jener der Glykyphyten nicht wesentlich abweicht. Diese Vermutung ist ausschliesslich auf Beobachtungen über »die normale Art und Weise des Zuwachses« gegründet. So viel uns bekannt ist, hat nur GRIFFON (1898) experimentelle Untersuchungen über den Luftstoffwechsel der Landhalophyten angestellt. Mit Hilfe der Methode von BONNIER und MANGIN vergleicht GRIFFON die Assimilations-

<sup>1</sup> Glykyphyten = Nicht-Halophyten.

intensität bei Formen gleicher Arten, teils an Standorten nahe der Küste, teils an salzärmeren Standorten weit von der Küste. Unter anderen wurden Formen von *Atriplex hastatum*, *Beta maritima* und *Plantago major* untersucht. Aus seinen Resultaten geht hervor, dass die Assimilationsintensität bei Salzbodenformen immer geringer ist als bei Binnenlandsformen. In der zitierten Arbeit fehlen sowohl eine genaue Beschreibung des gebrauchten Verfahrens als auch experimentelle Daten. Diese sind uns auch sonst nicht zugänglich gewesen. Die Versuchsbedingungen dürften jedoch kaum derartig gewesen sein, dass die Resultate wirklich ein Bild von der Assimilationsleistung der Pflanzen an den Standorten gaben.

Unsere Untersuchungen wurden im Laufe des Monats Juli 1932 in der wissenschaftlichen Station auf der Halbinsel Skallingen ausgeführt. Wegen der verhältnismässig kurzen Zeit, die uns zur Verfügung stand, mussten wir uns im Anfang damit begnügen, die Bedeutung des Lichtfaktors für den Kohlenstoffhaushalt der Halophyten zu untersuchen. Zu diesem Zwecke bestimmten wir die Grösse der Kohlen-säureassimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten an Blättern zweier ausgeprägter Halophyten, *Statice limonium* und *Aster tripolium*. Ausserdem stellten wir ähnliche Assimilationsuntersuchungen mit *Aster tripolium* an weniger salzreichen Standorten an. Die auf diese Weise erhaltenen Licht-Assimilationskurven dienten u. a. zum Vergleich mit Beobachtungen über die Licht-Assimilationskurven der Glykyphyten. Ferner bestimmten wir die Respirationsintensität bei den erwähnten Pflanzen, sowohl an oberirdischen wie an unterirdischen Organen. Durch Zusammenstellung der Ergebnisse war es möglich, eine Analyse des Kohlenstoffhaushaltes der Versuchspflanzen durchzuführen.

## I. Methodik.

Der grösste Teil der Methoden, deren wir uns bei unseren Untersuchungen bedienten, ist anderswo ausführlich beschrieben worden; wir können uns daher mit einer kurzen Besprechung begnügen.

1. Lichtmessung. Die Messung der Lichtintensität wurde mittels einem Handinsolator nach BOYSEN-JENSEN (1932, S.21) vorgenommen. Bei der Messung werden nur die Strahlen berücksichtigt, die besondere Bedeutung für die Kohlensäureassimilation haben. Die Lichtstärke wird in »Lux« angegeben: d. h. die Beleuchtung in einem Abstände von 1 m von einer Hefnerkerze, deren Licht durch ein rot-gelbes Filterglas (Schott & Gen., Jena F. 21707 EK 50; 1 mm) filtriert wird.

2. Bestimmung der CO<sub>2</sub>-Assimilation. Unter den zahlreichen Verfahren, die zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation vorgeschlagen wurden, ist die Methode von BOYSEN-JENSEN für unsere Zwecke am besten geeignet. (BOYSEN-JENSEN 1928 und 1932). Diese Methode gestattet nämlich, dass man mit verhältnismässig einfacher Apparatur und Analysengang zahlreiche, unmittelbar aufeinander folgende Bestimmungen mit demselben Blatt ausführen kann.

a. Die Vorbereitung des Versuchsmateriales. Besondere Verhältnisse an den Standorten der Pflanzen (Gezeiten, Mangel an Abkühlungswasser und Schatten), verursachten, dass die Untersuchungen an der wissenschaftlichen Station vorgenommen werden mussten. Der Transport der von den Versuchspflanzen abgeschnittenen Blätter wurde in folgender Weise vorgenommen. Sobald die Blätter am Standort von den Pflanzen abgeschnitten waren, wurden die Blattstiele in kleine mit Süsswasser gefüllte Glaskolben eingetaucht. Dann wurden sie in einen Glasbehälter mit etwas feuchtem Filtrierpapier gelegt und dieser während des Transportes mit einer Hülle von Filtrierpapier umgeben, das beständig feucht gehalten wurde. Zu Hause angelangt, wurde der Behälter ohne Hülle in den Schatten des Laboratoriumgebäudes gestellt. Bei einem solchen Verfahren blieben die Spaltöffnungen mindestens 3–4 Stunden offen. In den meisten Fällen wurden die Blätter aber gleich nach der Heimkehr benutzt.

b. Der Gang der Assimilationsbestimmung. Bei Anwendung atmosphärischer Luft verlangt die Methode von BOYSEN-JENSEN, dass die Kohlensäurespannung während der Dauer einer Versuchsserie konstant ist. Dieses Verfahren ist daher nicht brauchbar, wenn in der Nähe des Apparates Schwankungen in der Kohlensäuremenge auftreten, z. B. infolge stark assimilierender Bewachsungen, kräftiger Bodenatmung u. dgl. Wir hatten jedoch wegen des am Ort dominierenden Meerwindes kein Bedenken die atmosphärische Luft zu verwenden, da zahlreiche Kontrollversuche uns belehrten, dass wir uns auf die Konstanz der Kohlensäurespannung verlassen konnten. Die Einsaugung der Luft geschah, wenn die Lichtverhältnisse die Aufstellung der Apparatur auf der Windschattenseite des Gebäudes erforderten, durch eine lange Zelluloidleitung, deren Mündung 2—3 m über der Erdoberfläche an der Windseite lag.

Ehe die Blätter für Assimilationsbestimmungen gebraucht wurden, wurde der Zustand der Spaltöffnungen (vergl. S. 9) an einem oder mehreren der fraglichen Blätter untersucht, und nur wenn die Spaltenweite zufriedenstellend war, wurden die übrigen in Arbeit genommen. Diese Kontrolle erwies sich jedoch bei *Statice* nicht immer als effektiv genug, weshalb die Spaltenweite in diesem Falle an der abgeschnittenen Spitze der Versuchsblätter untersucht wurde. Während die Assimilationsbestimmungen waren die Blätter — die Stiele blieben in den kleinen Kolben — in Rezipienten angebracht, deren Grösse je nach dem Blattareal variiert wurde. Die Rezipienten waren so eingerichtet, dass die Temperatur des Luftstromes an einem Thermometer, dessen Quecksilberbehälter gerade unter dem Versuchsblatte lag, kontrolliert werden konnte. Die Bestimmung wurde bei  $20^{\circ}\text{C} \pm \frac{1}{2}^{\circ}$  ausgeführt.

Die Lichtintensität bei den Versuchsserien wurde variiert, indem die Bestimmungen entweder in direktem Sonnenlicht oder im Schatten des Laboratoriums vorgenommen wurden. Die feinere Abstufung der Lichtstärke erreichte man durch Beschattung mit matten oder speziell geschwärzten Glasplatten von verschiedener Lichtabsorptionsfähigkeit (BOYSEN-JENSEN 1932, S. 11). Soweit möglich wurde die Lichtstärke 3mal gemessen, am Anfang, in der Mitte und am Schluss des Versuches, der ca. 10—12 Min. dauerte. Der Mittelwert ergab dann den Ausdruck für die Lichtstärke während der ganzen Periode. Natürlich wurden keine Assimilationsbestimmungen vorgenommen, wenn die Lichtstärke infolge Wolkenverschiebungen grossen und raschen Schwankungen unter-

worfen war. Bei Abschluss des Assimilationsversuches wurden Frischgewicht, Spaltöffnungsweite und Areal der Versuchsblätter in der hier angegebenen Reihenfolge bestimmt.

3. Bestimmung der Atmungsintensität. Es empfiehlt sich, diese über einen längeren Zeitraum als die Assimilationsbestimmungen auszudehnen. Es wurde ein Apparat benutzt, der von BOYSEN-JENSEN (1932, S. 17) konstruiert ist. Der Apparat besteht aus einem Präparatglas ( $40 \times 100$  mm), welches mit einem paraffinierten Kork verschlossen wird. Das Versuchsmaterial wird an einer kleinen Metalldrahtklammer befestigt. Die Kohlensäure wird von 2 ccm n/20 Barytwasser absorbiert. Während der Bestimmung bleibt der Apparat im Dunkeln im Wasserbad bei  $20^\circ \text{C} \pm 1/2^\circ$ . Die Atmungskohlensäure wurde durch Titrierung mit ca. n/100 Salzsäure bestimmt; sie ergibt sich als Differenz der Salzsäuremenge, die verbraucht wird, wenn der Apparat mit und ohne Pflanzenmaterial gestanden hat. Erwies sich das Versuchsmaterial als zu umfangreich für diesen Apparat, so wurden Pulvergläser (Volumen ca. 300 ccm) mit einem dichtschiessenden Glasstopfen benutzt, an welchem eine Metallklammer mit etwas Lack befestigt war. Die Absorption ging hier in 5 ccm Barytwasser vor sich; die Bestimmungen wurden sonst wie oben vorgenommen.

Bei einigen Atmungsversuchen mit Wurzeln unter Wasser wurde die verbrauchte Sauerstoffmenge an Stelle der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge bestimmt. Hierzu wurden die obigen Pulvergläser verwendet, die mit frischem Meer- oder Leitungswasser von  $20^\circ \text{C}$  gefüllt wurden. Das Versuchsmaterial wurde in der Metallklammer aufgehängt. Während des Versuchs standen die Gläser unter Wasser, das auf  $20^\circ \text{C} \pm 1/2^\circ$  gehalten wurde. Die Sauerstofftitrierung wurde nach WINKLER (TREADWELL, 1927, S. 667) vorgenommen und die verbrauchte Sauerstoffmenge als Differenz zwischen der Sauerstoffmenge in Gläsern, die mit und ohne Pflanzenmaterial unter gleichen Bedingungen gehalten waren, berechnet.

4. Kontrolle der Spaltöffnungsweite. Beim Einsammeln des Versuchsmaterials wurde die Spaltenweite durch Infiltration mit Xylol kontrolliert. An der Arbeitsstelle benutzten wir BOYSEN-JENSENS Stomatometer (B.-J., 1932, S. 18), mit welchem der Druck, der nötig ist, um Wasser in evakuierte Blätter zu pressen,

gemessen wird. Die Methode ist nur brauchbar, wenn die Blätter zum heterobaren Typ (NEGER 1918) gehören, d. h. dass die Interzellulare in kleine, nicht kommunizierende Räume aufgeteilt sind. Die Blätter unserer Versuchspflanzen gehörten diesem Typ. Die notwendigen Manipulationen mussten sehr schnell vor sich gehen, da die Schliesszellen der Salzbodenpflanzen eine grosse Saugkraft besitzen und der Zustand der Spaltöffnungen sich daher rasch verändert, sobald das Blatt ins Wasser kommt. Die Spaltöffnungsweite ist durch den mit 100 multiplizierten reziproken Wert des nötigen Druckes ausgedrückt. (vergl. MÜLLER 1932 b).

5. Bestimmung des Blattareales. Diese wurde bei den Assimilations- und Respirationsbestimmungen durch Kopierung auf photographischem Papier und darauf folgende Planimetrierung bewerkstelligt. Bei Bestimmung grösserer Blattareale übertrugen wir die Umrisse derselben auf Papier mit bekanntem Arealgewicht und fanden das Areal durch Wägung der ausgeschnittenen Papierblätter. Nur die eine Seite der Blätter ist bei der Arealbestimmung berücksichtigt.

6. Bestimmung der Trockensubstanz. Sobald das Material eingesammelt war, wurde das Gewicht der frischen Blätter bestimmt. Dann wurde das Material in 96% Alkohol gelegt zu weiterer Bearbeitung nach der Heimkehr nach Kopenhagen. Der Inhalt der Gläser wurde dann in Wägegläsern auf Wasserbad eingedampft, und nach Trocknung bei 30° C bis zur gänzlichen Alkoholverdampfung wurde bei 100° C das endgültige Trocknen vorgenommen.

7. Bestimmung des Salzgehaltes geschah durch Chloritrierung nach VOLHARD (TREADWELL, 1927, S. 614). Vor der Chlorbestimmung im Pflanzenmaterial wurde die organische Substanz beseitigt durch wiederholtes, vorsichtiges Glühen nach Durchtränkung mit einer zureichenden Menge von 5% Natriumkarbonatlösung.

8. Die Formationsanalysen wurden nach RAUNKLERS Frequenzmethode mit 25 Einzelaufnahmen von  $\frac{1}{10}$  m<sup>2</sup> in jeder Formation gemacht (RAUNKLER 1918).

## II. Die Versuchspflanzen und ihre Standorte.

Die Halbinsel Skallingen liegt an der Westküste von Jütland, wo sie den nördlichsten Teil des friesischen Gebietes bildet.

Im Südwesten grenzt das Dünenterrain der Halbinsel an die Nordsee, hinter den Dünen liegen nach Nordosten weite Marschen gegen die seichte Ho-Bucht zu. Die Marschwiesen werden durch ein mit *Salicornia* bewachsenes Binnenwatt in eine äussere Marsch nächst der Bucht und in eine innere Marsch nächst den Dünen geteilt. Alle Wiesen werden zeitweise vom Meer überspült. Während dies jedoch für die äussere Marsch in der Regel täglich zur Zeit der Flut geschieht, wird die innere Marsch nur bei besonders grossem Hochwasser, meist im Herbst und im Winter überflutet<sup>1</sup>. Auf diesen Marschwiesen wuchsen unsere Versuchspflanzen.

Wie schon früher erwähnt, fiel die Wahl der Versuchspflanzen auf *Statice limonium* L. und zwei Standortformen von *Aster tripolium* L. Die Untersuchungen umfassten damit

Tabelle 1.

Die Vegetation an den Standorten der Versuchspflanzen.  
Frequenzprozent nach RAUNKIÆR.

	Standort (vergl. Text)		
	S	St	s
<i>Salicornia herbacea</i> L. ....	92	—	—
<i>Aster tripolium</i> L. ....	100	88	96
<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl. ....	100	100	—
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort. ....	100	76	—
<i>Plantago maritima</i> L. ....	60	100	8
<i>Statice limonium</i> L. ....	0	88	—
<i>Juncus gerardi</i> Lois. ....	—	—	100
<i>Agrostis alba</i> L. ....	—	—	100
<i>Obione pedunculata</i> (L.) Moq.-Tand. ....	72	12	—
<i>Spergularia media</i> (L.) Gareke. ....	44	32	—
<i>Festuca rubra</i> L. (kahle Form) ....	—	16	—
<i>Artemisia maritima</i> L. ....	—	8	—
<i>Obione portulacoites</i> (L.) Moq.-Tand. ....	—	4	—
<i>Glaux maritima</i> L. ....	—	36	36
<i>Triglochin maritima</i> L. ....	—	4	72

<sup>1</sup> Eine Schilderung der Topographie und Flora der Halbinsel findet man bei GABRIELSEN und IVERSEN 1933.

sowohl einen Repräsentanten des salzausscheidenden, wie des salzspeichernden Halophytentypes. Um die Untersuchungen möglichst einheitlich durchführen zu können, arbeiteten wir ausschliesslich mit Pflanzen, die noch keine blühenden Triebe entwickelt hatten.

1. Der *Statice limonium*-Standort, der im folgenden der Einfachheit halber mit St bezeichnet werden soll, lag auf einem relativ hohen Niveau in der Aussenmarsch dicht an der Ho-Bucht. Bei den täglichen Flutperioden wurde nur der Boden zwischen den Pflanzen vom Meerwasser überspült. Die Vegetation ist stark salzgeprägt (vergl. Tab. 1). Im Grundwasser haben wir am 26/VII bei Ebbe 1,45 %  $\text{Cl}^-$  gemessen, was 2,39 % NaCl entspricht, während das Wasser in einer naheliegenden Priele 1,75 %  $\text{Cl}^-$  (2,88 % NaCl) hatte. Es steht uns jedoch nur diese eine Messung zur Verfügung. Im allgemeinen ist wohl kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass der Salzgehalt des Wassers, welches die Pflanzenwurzeln dauernd umgibt, vom Salzgehalt des Meerwassers<sup>1</sup> wesentlich abweichen sollte.

*Statice limonium* ist eine mehrjährige Rosettenpflanze mit einem dicken, kurzen, senkrechten Wurzelstock. Die Blätter sind aufrechtstehend, isolateral (vergl. Abb. 1) und zeigen keinen sukkulenten Charakter. Pro 50 cm<sup>2</sup> Oberfläche wiegen die Blätter im Durchschnitt 2,4 g. Sowohl auf der Ober- wie Unterseite sind zahlreiche salzausscheidende Drüsen vorhanden, deren Funktion sich oft durch einen weissglänzenden Überzug zu erkennen gibt.

In Prozent der Trockensubstanz berechnet, ist der Salzgehalt der Blätter kleiner als derjenige der anderen Versuchspflanzen (vergl. Tabelle 2). Diese Berechnungsmethode

<sup>1</sup> Nach den Untersuchungen der Internationalen Meeresforschung im Durchschnitt 3,2 %.

sagt uns jedoch nichts über die physiologisch weit wichtigere Salzkonzentration in den Zellen der Pflanze. Drückt man den Salzgehalt in Prozenten des Wassergehaltes der Blätter aus, so kommt man zu dem überraschenden Resultat, dass der salzausscheidende, nicht sukkulente Halophyt (*Statice limonium*) mehr Salz in seinem Zellsaft enthält,



Abb. 1. *Statice limonium*.

als der in der Nähe wachsende, salzspeichernde, sukkulente Halophyt (*Aster tripolium*). Dasselbe hat auch FITTING bei *Zygophyllum* und *Reamuria* beobachtet (1911, S. 227). Die Salzkonzentration in dem Zellsaft der Staticeblätter nähert sich (in zwei Einzelbestimmungen 2,61 % und 2,96 % NaCl) stark der Konzentration des Meerwassers, das den Standort zur Flutzeit überspült.

2. Der eine *Aster tripolium*-Standort, der künftig mit grossem S bezeichnet werden soll, lag in der Nähe des

Statice-Standortes auf etwas tieferem Niveau gegen eine tiefe und breite Priele abfallend. Während der Flut wurde auch die Vegetation überspült. Die Zusammensetzung derselben geht aus Tab. 1 hervor. Was den Salzfaktor betrifft, so liegt auch hier kein Grund vor, anzunehmen, dass die Salzkonzentration des Bodenwassers längere Zeit hindurch von der des Meerwassers abweichen sollte.

*Aster tripolium* ist eine zweijährige Pflanze, die im ersten Jahr rosettenständige Blätter entwickelt; im zweiten Jahr wird ein gerader, blütentragender Laubspross gebildet. Die Blätter sind wie bei *Statice* aufrechtstehend und isolateral (vergl. Abb. 2). Bei S-Astern, womit wir der Einfachheit halber die Standortform an der salzigsten Lokalität bezeichnen wollen, sind die Blätter sehr sukkulent. Pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche ist das Gewicht durchschnittlich 4,5 g; die Variationen sind aber, wie aus den Tabellen über Kohlensäureassimilation und Atmung ersichtlich, auch bei Blättern desselben Alters recht gross. Die Salzkonzentration ist 2,5 % des Wassergehaltes (vergl. Tab. 2).

Tabelle 2.

Arealgewicht und Salzgehalt der Blätter der Versuchspflanzen.

Versuchspflanzen	Standort	Blattgewicht pr. 50 cm <sup>2</sup> Oberfläche	Salzgehalt (NaCl) in % von	
			Trocken- substanz	Wasser- gehalt
<i>Statice limonium</i> . . . . .	St	2,4	{ 7,99	2,61
			{ 8,95	2,96
<i>Aster tripolium</i> . . . . .	S	4,5	{ 18,58	2,59
			{ 19,12	2,46
<i>Aster tripolium</i> . . . . .	s	2,4	{ 15,99	1,51
			{ 9,38 <sup>1</sup>	1,05 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Jüngere Blätter.

3. Der andere *Aster tripolium*-Standort, der mit kleinem s bezeichnet wird, liegt auf den inneren Marschwiesen in einer Senkung, ca. 2 km von der Ho-Bucht entfernt. Die Lokalität wird nur selten vom Salzwasser überspült, höchstens ein- oder zweimal im Herbst oder im Winter. Infolgedessen



Abb. 2. *Aster tripolium* (S-Aster) in der Aussenmarsch.

ist der Salzfaktor grossen jährlichen Schwankungen unterworfen. Während der Überschwemmungen ist er am grössten, um dann allmählich abzunehmen, weil das Salz langsam aus dem Boden ausgewaschen wird. Es ist darum unmöglich, sich auf Grund einer einzigen Messung ein Bild von der Grösse und Bedeutung des Salzfaktors zu machen. Die Variation innerhalb eines vollen Jahres müsste untersucht werden. Uns steht hier nur eine Bestimmung zur Verfügung, die gegen Ende der Vegetationsperiode vorgenommen wurde. Die

Salzkonzentration im Bodenwasser war damals nur  $\frac{1}{4}$  derjenigen, die gleichzeitig auf der Lokalität S festgestellt wurde. Auch die Vegetation am Standort s (Tab. 1) zeigt deutlich, dass der Einfluss des Salzfaktors hier weit geringer ist als an den Standorten der beiden zuerst erwähnten Versuchspflanzen.

Die Blätter der s-Asterpflanzen haben dieselbe Stellung wie die Blätter der S-Aster. Die Sukkulenz ist zusehends geringer: das Arealgewicht beträgt pro  $50 \text{ cm}^2$  2,4 gegenüber 4,5 g bei den S-Asterblättern (Tab. 2). Der Salzgehalt im Pflanzensaft schwankt zwischen 1,5 % (ältere Blätter) und 1,1 % (jüngere Blätter) und erreicht somit ungefähr die Hälfte des Gehaltes bei den S-Aster (Tab. 2).

### III. Die Assimilation und Respiration der Blätter.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über die Kohlen säureassimilation der drei Versuchspflanzen sind in den Tabellen I—III im Anhang der Abhandlung zu finden. Aus den angeführten apparenten Assimilationsintensitäten findet man die reellen Werte durch Addition der Atmungsintensitäten der Blätter, die man in den Tabellen IV—VI findet. Ferner sind Kurven ausgearbeitet, welche die Abhängigkeit der apparenten Assimilationsintensität von der Lichtstärke darstellen (Abb. 4 und 5). Endlich sind die Kardinalwerte für sämtliche Kurven in Tabelle 3 angegeben.

Um die Assimilationskurven der Halophyten und der Glykophyten vergleichen zu können, haben wir die Kurven der Glykophyten *Sinapis alba* und *Nasturtium palustris* benutzt. Die *Sinapis*-Kurve ( $20^\circ\text{C}$  und 0,030 Vol. %  $\text{CO}_2$ ) wurde von BOYSEN-JENSEN (1918, S. 238 u. 1932 S. 27) konstruiert und in Abb. 3 in demselben Massstab wie die Halophytenkurven wiedergegeben. Die *Nasturtium*-Kurve ( $18^\circ\text{C}$  und

atmosphärischer Kohlensäurespannung) ist von LUNDEGÅRDH (1921, S. 55; 1930 S. 47) bestimmt worden. Die Sinapis-Kurve und Nasturtium-Kurve sind in ihrem Verlaufe einander sehr ähnlich. Der Fusspunkt liegt etwas unter der Abscissenachse bei  $-0,8$  bzw.  $-0,5$  mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> u. St. Bei steigender Lichtstärke verlaufen die Kurven linear, bis sie bei 900 bzw. 600 »Lux« die Abscissenachse in

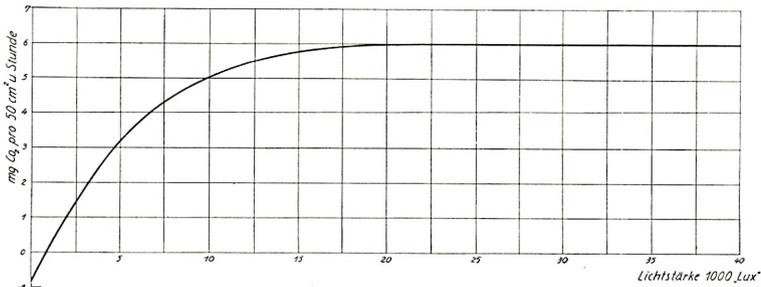


Abb. 3. *Sinapis alba*. Licht-Assimilationskurve nach BOYSEN-JENSEN.

den Kompensationspunkten schneiden. Der weitere Verlauf der Kurven ist dadurch charakterisiert, dass sie nach einer allmählichen Krümmung ungefähr bei 15—20.000 »Lux« mit der Abscissenachse parallel werden. Die maximale Assimilationsintensität ist bei Sinapis 6,0<sup>1</sup>, bei Nasturtium 5,7 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. In Tabelle 3 sind die Kardinalwerte beider Kurven zum Vergleich mit denen der Halophytenkurven angegeben.

Was die Form des Anfangsverlaufs der Kurven betrifft,

<sup>1</sup> Bei neueren Untersuchungen hat BOYSEN-JENSEN einen etwas höheren Verlauf der Sinapis-Kurve gefunden (Max. Ass. 8,0. 1932 S. 28), und in neuester Zeit hat MÜLLER (1932 a) gezeigt, dass die Licht-Assimilationskurve bei dieser Pflanze die doppelten Maximalwerte erreichen kann, wie die von BOYSEN-JENSEN zuerst gefundenen. Da jedoch MÜLLERS Beobachtungen von reich gedüngten Pflanzen in Wasserkultur stammen, brauchen sie in unserem Fall, wo es sich um Vergleich mit unter natürlichen Bedingungen wachsenden Pflanzen handelt, nicht berücksichtigt zu werden.

so ist kein Unterschied zwischen den untersuchten Pflanzen und den Glykyphyten zu finden. BOYSEN-JENSEN hat als zahlenmässigen Ausdruck für die Steigung der Kurven den reellen Assimilationswert bei 1000 »Lux« benutzt. Aus unseren Kurven geht hervor, dass die Steigung zwischen 1,1 und 1,3 variiert (Tab. 3). Die Steigung der Glykyphytenkurven liegt nach dem genannten Verfasser (1932, S. 28) in den meisten Fällen zwischen 0,9 und 1,1. In einem einzelnen Fall, bei *Avena*, ist sie 1,5. Das heisst, dass die

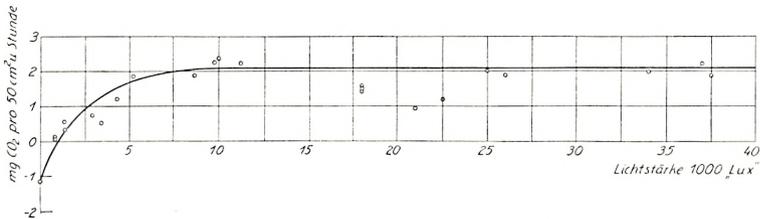


Abb. 4. *Sticte limonium*. Licht-Assimilationskurve.

Assimilationsintensität bei Halophyten und Glykyphyten annähernd dieselbe ist, solange das Licht als begrenzender Faktor wirkt. Anders liegt der Fall im weiteren Verlauf der Kurven.

Die *Sticte*-Kurve (Abb. 4) zeigt die grösste Abweichung von den Glykyphyten-Kurven. Die Respirationsintensität der Blätter ist 1,14 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. (vergl. Tab. IV, S. 42). Bei den glykyphytischen Sonnenpflanzen, die sich im Gegensatz zu den Schattenpflanzen durch eine besonders hohe Atmungsintensität der Blätter auszeichnen, erreicht diese niemals so hohe Werte<sup>1</sup>. Die Atmung der *Sinapis*- und *Nasturtium*blätter ist durchschnittlich 0,8—0,87 bzw. 0,5. Im allgemeinen liegen die Werte für Sonnenblätter zwischen 0,5 und 0,7 (vergl. BOYSEN-JENSEN 1932, S. 28).

<sup>1</sup> Eine Ausnahme bilden gewisse arktische Pflanzen (siehe MÜLLER, *Planta* Bd. 6 S. 22, 1928).

Infolge der grossen Atmungsintensität der Blätter liegt der Kompensationspunkt der *Statice*-Kurve relativ hoch, nämlich bei 1000 »Lux«. Die *Sinapis*-Kurve, deren Kompensationspunkt der nächsthöchste der vorliegenden Kurven ist, erreicht diesen bei 900 »Lux«. In ihrem weiteren Verlauf unterscheidet die *Statice*-Kurve sich von der *Sinapis*- und *Nasturtium*-Kurve dadurch, dass sie in einer früh einsetzenden Krümmung schon bei 9—10.000 »Lux« mit der Abscissenachse parallel wird, während dies bei den zwei letzteren erst bei 15—20.000 »Lux« eintritt. Auch mit Rücksicht auf die maximalen Assimilationsintensitäten ist ein deutlich ausgesprochener Unterschied vorhanden. *Statice* erreicht maximal nur eine Intensität von 2,1, d. h. ein Drittel bis ein Viertel der Werte, die bei den erwähnten Glykophyten vorkommen.

Die *S*-Aster (Abb. 5) hat eine Atmungsintensität von 0,92 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. (vergl. Tab. V, S. 42). Der

Tabelle 3.  
Kardinalwerte der Licht-Assimilationskurven bei  
Halophyten und Glykophyten.

Versuchspflanze	Atmung, mg CO <sub>2</sub> pr. 50 cm <sup>2</sup> u. Stunde	Kompensationspunkt in »Lux«	Maximale apparente Assimilationsintensität	Max. app. Ass. Atmung	Steigung (Der realen Assimilation bei 1000 »Lux«)	Maximale reelle Assimilationsintensität
<i>Statice</i> . . . . .	1,14	1000	2,1	1,8	1,1	3,2
<i>S</i> -Aster . . . . .	0,92	700	4,1	4,5	1,2	5,0
<i>s</i> -Aster . . . . .	0,54	400	5,7	10,6	1,3	6,2
<i>Sinapis</i> . . . . . (BOYSEN-JENSEN 1918 u. 1932)	0,8 u. 0,87	900	6,0 u. 8,0	7,5 u. 9,2	1,0	6,8 u. 8,9
<i>Nasturtium</i> . . . . . (LUNDEGÅRDH 1921)	0,47	600	5,7	12,1	—	6,2

Kompensationspunkt, der bei 700 »Lux« erreicht wird, ist ungefähr derselbe wie bei den Glykyphyten (Tab. 3). Ganz wie bei *Statice* setzt die Krümmung der Kurve sehr früh ein. Ob die Kurve zuletzt mit der Abscissenachse parallel wird, kann jedoch nach den vorliegenden Punkten nicht mit Sicherheit entschieden werden. Die Assimilationsintensität ist maximal 4,1, also bedeutend grösser als bei *Statice*, ohne jedoch die entsprechenden Werte bei *Sinapis* und *Nasturtium* zu erreichen.

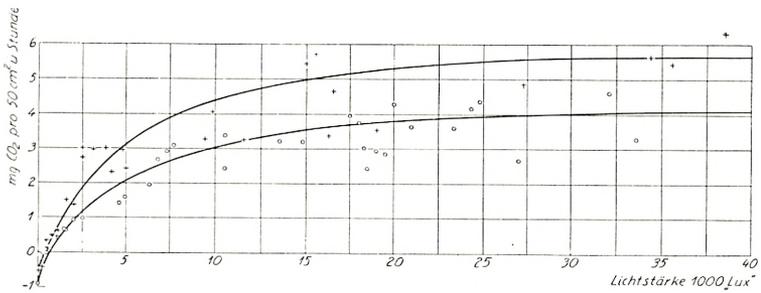


Abb. 5. *Aster tripolium*. Licht-Assimilationskurven von S-Aster (unten) und s-Aster (oben).

Die s-Aster-Kurve (Abb. 5) zeigt in ihrem Verlaufe die grösste Ähnlichkeit mit den Licht-Assimilationskurven der beiden Glykyphyten. Die Atmungsintensität ist 0,54 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. (vergl. Tab. VI, S. 43). Der Kompensationspunkt liegt verhältnismässig niedrig bei 400 »Lux«. Die Kurve verläuft über dem Kompensationspunkt in ungefähr derselben Weise wie die *Sinapis*- und *Nasturtium*kurven. Bei höherer Lichtstärke wird sie jedoch nicht wie die letzteren mit der Abscissenachse parallel. Die maximale Assimilationsintensität, 5,7 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St., ist bedeutend höher als bei den S-Astern.

Hier müssen einige Bemerkungen über den ökologischen Wert unserer Licht-Assimilationskurven eingefügt werden.

Bei den Assimilationsbestimmungen wurden die Blätter so angebracht, dass sie nur auf der Oberseite beleuchtet wurden. In der Natur bekommen die Blätter, die sich wie bei anderen Halophyten durch ihre aufrechte Stellung auszeichnen, Licht auf beiden Seiten (vergl. Abschnitt II). Obwohl also ein Missverhältnis zwischen den Versuchsbedingungen und den natürlichen Bedingungen besteht, so haben wir bei unseren ersten Untersuchungen mit Absicht die angeführte Methode gewählt, um dadurch eine direktere Grundlage für einen Vergleich mit der Kohlensäureassimilation bei den Glykyphyten zu erhalten. Es ist aber einleuchtend, dass die gefundenen Licht-Assimilationskurven nicht den Einfluss des Lichtfaktors auf die Assimilation unter ganz natürlichen Bedingungen darstellen. Die Abweichungen dürften jedoch nicht sehr bedeutend sein. Der maximale Wert der ökologischen Licht-Assimilationskurven wird wahrscheinlich nicht verändert, wenn die Blätter Licht von beiden Seiten empfangen und die Fusspunkte werden selbstverständlich nicht beeinflusst. In wie hohem Masse die Steigung der Kurven durch die aufrechte Stellung der Blätter verändert wird, ist nicht möglich zu sagen.

Betrachtet man die Ökonomie, mit der die Blätter das Licht ausnutzen, so stehen *Stalice* und *S-Aster* weit hinter den Glykyphyten zurück. Bei *Stalice* ist die Abweichung am grössten. Der hochliegende Kompensationspunkt bewirkt, dass ein Assimilationsüberschuss erst bei verhältnismässig hoher Lichtintensität erreicht wird. Weit grössere ökologische Bedeutung hat aber der Quotient  $\frac{\text{max. app. Assimilation}}{\text{Blattatmung}}$ , der als Ausdruck für die Ökonomie, mit der die Blätter arbeiten, verwendet werden kann. Bei *Stalice* ist er 1,8, der weitaus kleinste Wert, der jemals für diesen Quotienten

festgestellt wurde. BOYSEN-JENSEN bestimmt die Werte bei den Sonnenblättern im allgemeinen zwischen 6 und 8 (1932, S. 29). Bei den zwei Sinapis-Kurven ist der Wert des Quotienten 7,5 und 9,2. Bei den Nasturtiumblättern ist der Quotient höher, nämlich 12,1. Untersuchen wir die Quotientengrösse bei den Aster-Kurven, so finden wir, dass sie bei S-Aster 4,5, also mehr als doppelt so gross ist wie bei der Statice-Kurve. Die Abweichung von den Glykyphyten ist kaum so auffallend, wenn sie auch deutlich erkennbar ist. Bei s-Aster ist der Quotient noch grösser, nämlich 10,6, d. h. eben so gross wie die obigen Glykyphytenwerte.

#### IV. Die Respiration der Rhizome und Wurzeln.

Die vollständige Kenntnis des Kohlenstoffhaushaltes der Versuchspflanzen setzt auch eine solche der Respiration der unterirdischen Organe — der Rhizome und Wurzeln — voraus. Im Folgenden wird sie der Einfachheit halber Wurzelrespiration genannt.

Bei unseren ersten Versuchen, eine Bestimmung der Wurzelrespiration vorzunehmen, gingen wir in folgender Weise vor. Nachdem die Pflanzen, in einer grossen Erdscholle festsitzend, nach dem Laboratorium gebracht waren, wurde die Erde sorgfältig in Wasser abgespült. Blätter und Blattstiele wurden entfernt, dann wurden die Rhizome und Wurzeln mit Filtrierpapier abgetrocknet und in den S. 9 oben beschriebenen Gläsern angebracht. Ein ähnliches Verfahren wurde früher von BOYSEN-JENSEN bei Untersuchungen über Stoffproduktion bei Sonnen- und Schattenpflanzen (1918) benutzt. Um den Einfluss, den früh eintretender Wundreiz auf die Resultate haben könnte, zu kontrollieren, zerquetschten wir in jeder Versuchsreihe eins der Rhizome, indem wir es noch ausserdem der Länge nach durchschnitten (in den

Tabellen mit\* bezeichnet). Zu demselben Zweck wurde auch die Versuchsdauer variiert. Unsere Resultate sind in den Tabellen VII, IX und XI (S. 44—45) dargestellt. Ein Einwirken des Wundreizes auf die Resultate ist nicht wahrzunehmen. Für die drei Versuchspflanzen *Statice*, *S-Aster* und *s-Aster* ist die Respiationsintensität pro g Frischgewicht 0,32, 0,25 und 0,25 als Mittelwert aus 3—5 Bestimmungen, deren Variation innerhalb recht enger Grenzen liegt.

Wir hatten jedoch Bedenken, diese Respiationsintensitäten als Ausdruck für die Wurzelrespiration am Standort anzunehmen. Die unterirdischen Organe der Pflanzen befinden sich dort in einem sehr feuchten Boden, wo die Bedingungen für den Luftstoffwechsel vermutlich ganz andere sein müssen als in unseren Versuchsgläsern. Aus HANNÉNS experimentellen Untersuchungen (1892) weiss man, dass die Luftdiffusion im Boden bei zunehmendem Wassergehalt im höchsten Grad gehemmt wird, und ROMELL (1922) hat darauf hingewiesen, dass die Verstopfung der Bodenkapillaren mit Wasser den Durchlüftungsgrad auf ca. 1/10000 des normalen Wertes herabsetzt. Um uns einen Begriff davon machen zu können, wie weit diese ökologischen Bedingungen auf die Wurzelrespiration einwirken, stellten wir einige Versuche über die Sauerstoffaufnahme unter Wasser an. Die

Tabelle 4.  
Die Wurzelrespiration der Versuchspflanzen.

Versuchspflanze	mg CO <sub>2</sub> in feuchter Luft pro Stunde und		mg CO <sub>2</sub> unter Wasser pr. g Frischgewicht u. Stunde $\left(\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1\right)$
	g Frischgewicht	g org. Trocken- substanz	
<i>Statice</i> . . . . .	0,32	1,2	0,066
<i>S-Aster</i> . . . . .	0,25	1,2	0,075
<i>s-Aster</i> . . . . .	0,25	1,5	0,084

Versuche mit *Statice* und *S-Aster* wurden in frisch geschöpftem Meerwasser, die Versuche mit *s-Aster* in Leitungswasser ausgeführt. Zu den letzteren wurden Wurzeln verwendet, deren Respiration in feuchter Luft unmittelbar vorher bestimmt war. Die Resultate sind in Tab. VIII, X und XII (S. 44–45) dargestellt.

Die Respirationsintensitäten sind in diesen Tabellen durch den Sauerstoffverbrauch in mg pro g Frischgewicht und Stunde ausgedrückt. Werden diese Werte in mg CO<sub>2</sub> für dieselben Gewichts- und Zeiteinheiten umgerechnet unter der Voraussetzung, dass der respiratorische Quotient gleich 1 ist, so ergibt sich die Respirationsintensität unter Wasser als nur  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{5}$  der Werte in feuchter Luft (vergl. Tab. 4). Die Ursache hierfür muss in der verringerten Sauerstoffzufuhr gesucht werden.

Die ökologische Bedeutung dieser letzten Versuche liegt darin, dass sie zeigen, dass die Wurzelrespiration in Fällen, wo die Wurzeln sich in einem sehr wassergesättigten Boden befinden, höchstwahrscheinlich weit geringer ist, als Messungen in feuchter Luft ergeben. Um wieviel geringer, lässt sich auf Grund unserer Bestimmungen unter Wasser nicht mit vollkommener Zuverlässigkeit feststellen, weil sie in sehr hohem Masse von der willkürlich gewählten Versuchsdauer abhängen. Ferner weiss man nicht, ob im Boden nicht eine Wasserbewegung vor sich geht (hervorgerufen z. B. durch Verdunstung an der Bodenoberfläche oder Wasseraufnahme in den Wurzeln), die gross genug ist, dem hemmenden Einfluss bei der Herabsetzung der Diffusionsgeschwindigkeit entgegenzuwirken.

Wenn wir in dem folgenden Abschnitt bei Berechnung der Stoffproduktion der Versuchspflanzen die Intensität der Wurzelrespiration benutzen wollen, so müssen die Messun-

gen im Wasser bevorzugt werden, da sie unserer Meinung nach der Wahrheit am nächsten kommen. Dies geschieht jedoch infolge des Obenerwähnten mit nicht geringem Vorbehalt. Einen vollständigen Einblick in den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen kann man erst erreichen, wenn die Grösse der Wurzelrespiration unter natürlichen Bedingungen befriedigend klargelegt ist.

### V. Die Stoffproduktion.

Wenn man die tägliche Stoffproduktion mit Hilfe der früher mitgeteilten Assimilations- und Respirationsintensitäten berechnen will, so muss man ausserdem noch die Variationen des Lichtfaktors im Laufe des Tages kennen. Die drei Versuchspflanzen dürften an ihrem Standort nicht nennenswert beschattet sein, so dass sie imstande sind, das volle Tageslicht auszunutzen. Es ist also anzunehmen, dass man in allen drei Fällen eine Lichtkurve benutzen kann, welche die durchschnittliche, tägliche Variation in einem Monat der Vegetationsperiode darstellt. BOYSEN-JENSEN hat für seine Stoffproduktionsberechnungen eine Durchschnittskurve für den Monat Juli (1932, S. 36, Lichtmessungen auf offenem Felde bei Sorö 1928) gebraucht. Nun hat aber LUNDEGÅRDH inzwischen darauf hingewiesen, dass eine Kalkulation nach einer solchen Durchschnittskurve nicht die durchschnittliche diurnale Stoffproduktion gibt, sondern einen etwas höheren Wert, weil die  $\text{CO}_2$ -Assimilation nur innerhalb gewisser Grenzen der Lichtstärke proportional ist (1930 S. 55). Dieser Kalkulationsfehler tritt jedoch erst ein, wenn die Lichtstärke unter die Grenze tritt, wo die Licht-Assimilationskurve parallel mit der Abscissenachse verläuft. Da diese Grenze bei den Kurven der drei Versuchspflanzen ausserdem nicht an derselben

Stelle liegt, ist die Durchschnittskurve nicht ausreichend als Grundlage für eine vergleichende Wertung der Stoffproduktion. Wir haben darum versucht, die Grenzwerte der täglichen Stoffproduktion zu bestimmen. Aus dem

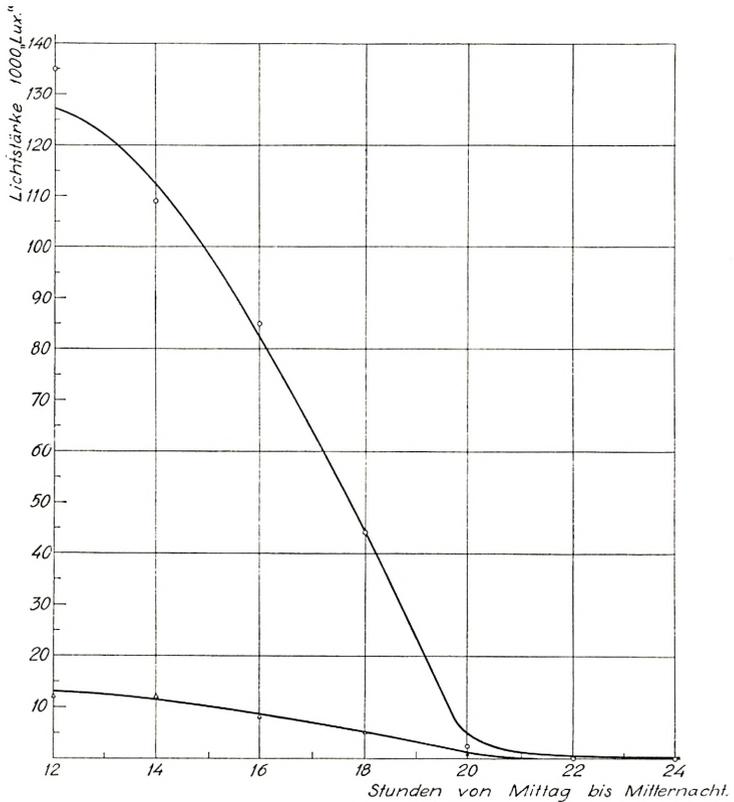


Abb. 6. Der Tagesgang des Lichtes am hellsten und dunkelsten Julitag 1928.

Lichtmessungsmaterial, auf dem die obenerwähnte Durchschnittskurve basiert, und das uns von Professor Dr. BOYSEN-JENSEN gütigst zur Verfügung gestellt wurde, haben wir die höchsten und die niedrigsten Werte für jede Stunde herausgezogen. Mit Hilfe derselben haben wir dann Kurven gezeichnet (Abb. 6), die den Tagesgang des Lichtes am

hellsten und am dunkelsten Tag im Juli zeigen. Berechnet man nun die Stoffproduktion an Hand dieser Kurven, so erhält man Grenzwerte, innerhalb welcher die diurnale Stoffproduktion in dem betreffenden Monat immer liegen muss.

Für die Kalkulationen ist es auch notwendig, das Frischgewicht und den Gehalt der verschiedenen Pflanzenorgane an organischer Trockensubstanz im Verhältnis zu dem Blattareal zu kennen (Tab. 5). Ferner muss der Kohlenstoffgehalt in der organischen Substanz der Pflanzen bekannt sein. Dieses ist bei *Statice* 50,9 % bei *S-Aster* 50,3 % und bei *s-Aster* 49,5 %<sup>1</sup>. Tabelle 6 zeigt, wie die Stoffproduktion am hellsten und am dunkelsten Julitag berechnet wird.

Tabelle 5.

Frischgewicht und organischer Substanzgehalt der Pflanzenorganen im Verhältnis zu dem Blattareal.

Versuchspflanze	Pflanze Nr.	Blattareal in cm <sup>2</sup>	Wurzel + Rhizom pro 50 cm <sup>2</sup> Blattoberfläche		Blattstiele pro 50 cm <sup>2</sup> Blattoberfläche		Blätter (50 cm <sup>2</sup> )		Totalmenge org. Trockensubst. pro 50 cm <sup>2</sup> Blattoberfl. g
			Frischgewicht g	org. Substanz g	Frischgewicht g	org. Substanz g	Frischgewicht g	org. Substanz g	
<i>Statice</i>	1	147	2,6	0,72	0,3	0,06	2,4	0,52	1,21
	2	105	2,4	0,64	0,3	0,05			
	3	101	2,0	0,54	0,4	0,08			
<i>S-Aster</i>	1	73	2,8	0,58	1,5	0,08	4,5	0,35	0,99
	2	91	2,4	0,50	1,2	0,11			
	3	36	2,7	0,57	1,4	0,08			
<i>s-Aster</i>	1	146	0,9	0,13	1,6	0,10	2,4	0,17	0,38
	2	51	0,6	0,09	1,4	0,08			
	3	95	0,8	0,12	1,8	0,11			

<sup>1</sup> Die Kohlenstoffanalysen sind gütigst von Dr. STIG VEIBEL, chemisches Laboratorium der Universität Kopenhagen, ausgeführt.

Tabelle 6.  
Die Stoffproduktion der Versuchspflanzen.

Stunde	Am hellsten Julitag				Am dunkelsten Julitag			
	Licht- stärke in »Lux«	Reelle Assimilation pro 50 cm <sup>2</sup> Blatt- oberfläche und Stunde in mg CO <sub>2</sub>			Licht- stärke in »Lux«	Reelle Assimilation pro 50 cm <sup>2</sup> Blatt- oberfläche und Stunde in mg CO <sub>2</sub>		
		Stafice	S-Aster	s-Aster		Stafice	S-Aster	s-Aster
12—13.....	129000	3,2	5,0	6,2	12000	3,2	4,1	5,2
13—14.....	115000	3,2	5,0	6,2	12000	3,2	4,1	5,2
14—15.....	103000	3,2	5,0	6,2	11000	3,2	4,0	5,1
15—16.....	91000	3,2	5,0	6,2	9000	3,2	3,8	4,8
16—17.....	75000	3,2	5,0	6,2	7300	3,1	3,5	4,4
17—18.....	54000	3,2	5,0	6,2	5800	2,9	3,2	3,9
18—19.....	33500	3,2	5,0	6,2	3900	2,5	2,6	3,2
19—20.....	12500	3,2	4,2	5,3	1700	1,6	1,7	1,8
20—21.....	1700	1,6	1,7	1,8	400	0,5	0,6	0,5
21—22.....	600	0,7	0,8	0,7	0	0	0	0
22—24.....	0	0	0	0	0	0	0	0
Totale Assimilation in 24 Stunden in mg CO <sub>2</sub>		55,8	83,4	102,4		46,8	55,2	68,2
Totale Respiration (von Wurzeln, Rhizomen und Blättern) in 24 Stunden in mg CO <sub>2</sub>		30,0	26,4	13,2		30,0	26,4	13,2
Assimilationsüberschuss in 24 Stunden in mg CO <sub>2</sub>		25,8	57,0	89,2		16,8	28,8	55,0
Nettoproduktion von organischer Substanz in mg		13,8	30,9	49,1		9,0	15,6	30,3
Prozentuale Zunahme von organischer Sub- stanz in 24 Stunden <sup>1</sup>		1,1	3,1	12,9		0,7	1,6	8,0

<sup>1</sup> Vergl. Tab. 5.

Bei den Berechnungen wird keine Rücksicht auf die Einwirkung der Blattstiele auf den Kohlenstoffhaushalt genommen. Man kann vielleicht erwarten, dass sie — infolge ihres Chlorophyllgehaltes — jedenfalls so viel Substanz produzieren, wie sie bei der Atmung verbrauchen. Bei den Aster-Formen, bei denen die Blattstiele einen recht bedeutenden Teil des Frischgewichtes ausmachen (vergl. Tab. 5), ist es möglich, dass ein Überschuss entsteht, der bis zu einem gewissen Grad den absoluten Wert unserer Berechnungen verschieben kann.

Zum Vergleich mit den Ergebnissen der Tab. 6 haben wir in gleicher Weise die Stoffproduktion bei *Sinapis* nach BOYSEN-JENSENS Licht-Assimilationskurve und Respirationmessung (1932, S. 27; 1918, S. 238 und 244) berechnet. Die Stoffproduktion am hellsten Tage ist hier pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche und 24 Stunden 54,5, am dunkelsten 32,8 mg organische Substanz. (Der Kohlenstoffprozentgehalt ist nach BOYSEN-JENSEN dem der Stärke gleich gesetzt).

Eine Betrachtung der Resultate in Tab. 6 ergibt, dass die Stoffproduktion pro 24 Stunden bei *Statice* sehr klein ist, was ja auch nach der tiefliegenden, apparenten Licht-Assimilationskurve zu erwarten war. Die Ausnutzung des Lichtfaktors ist bei den übrigen Versuchspflanzen eine weit bessere. Vergleicht man die beiden Standortformen von *Aster tripolium*, so findet man, dass die Pflanzen am salzreichsten Standort um 35—42 % weniger produzieren als die Pflanzen am salzärmeren Standort. Die Stoffproduktion der s-Aster liegt beinahe so hoch wie jene von *Sinapis*. Betrachtet man die Produktion auf Grund der schon vorhandenen Trockensubstanzmasse (Tab. 6 unterste Kolonne), so tritt der Unterschied zwischen *Statice* und S-Aster einerseits und s-Aster andererseits noch ausgeprägter hervor.

Die Ökonomie, mit welcher die Pflanzen bei ihrer Stoffproduktion auskommen, kann durch den Quotienten  $\frac{\text{Substanzproduktion}}{\text{Atmungsverbrauch}}$  dargestellt werden. Bei *Statice* liegt dieser Quotient zwischen 0,6 und 0,9 für den dunkelsten resp. hellsten Tag. Die *S-Aster* arbeitet mit einer etwas grösseren Produktionsökonomie, indem die Werte bei 1,1 bis 2,2 liegen, bleibt aber damit sehr hinter der *s-Aster* zurück, bei welcher der Quotient zwischen 4,2 und 6,8 schwankt. Zum Vergleich dient, dass der Quotient für *Sinapis* zwischen 2,2 und 3,9 liegt. Von den hier besprochenen Pflanzen ist also die *s-Aster* in ihrem Kohlenstoffhaushalt am ökonomischsten.

## VI. Die Einwirkung des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt.

Aus Abschnitt V geht hervor, dass ein bedeutender Unterschied zwischen dem Kohlenstoffhaushalt der ausgeprägten Halophyten *Statice* und *S-Aster* einerseits und der *s-Aster* und den Glykophyten andererseits besteht, indem die tägliche Stoffproduktion bei den letztgenannten am grössten ist. Es ist anzunehmen, dass der Salzfaktor einen entscheidenden Einfluss auf diese Verhältnisse ausübt, obwohl man nicht ganz davon absehen kann, dass auch andere edaphische Faktoren möglicherweise eine Rolle spielen. Wie weit das letztere zutrifft, kann mit Sicherheit nur durch Kulturversuche entschieden werden.

Will man nun näher untersuchen, in welcher Weise der Salzfaktor seinen Einfluss geltend macht, so kann man sich folgende Möglichkeiten vorstellen: 1) Eine Vergrösserung des Salzfaktors könnte eine Verminderung der Assimilationsintensität bewirken, 2) Das Salz könnte eine stimulierende

Wirkung auf die Respiration ausüben, und 3) Der Salzfaktor könnte auf den Bau der Pflanzen einwirken, so dass das Verhältnis zwischen Gewicht der Pflanze und Blattareal vergrössert wird. In allen drei Fällen würde sich eine Verminderung der Stoffproduktion zeigen.

Was die erste Möglichkeit betrifft, so sieht man aus den Licht-Assimilationskurven, dass besonders bei den Versuchspflanzen, die an den salzreichsten Standorten wachsen, eine frühe Krümmung der Kurve eintritt. Ferner ist der maximale, reelle Assimilationswert verhältnismässig niedrig. Es ist anzunehmen, dass der Salzfaktor auf diese Verhältnisse einen Einfluss ausübt. Der Verlauf der *Statice*-Kurve kann allerdings keine direkte Erklärung für die Art dieses Einflusses geben, da die Grösse der Assimilation der Pflanzen in salzärmeren Lokalitäten nicht untersucht wurde. Dagegen bringen die beiden *Aster*-Kurven ein gutes Material zur Beleuchtung des Einflusses des Salzfaktors auf die Assimilation. Bei der *S-Aster* ist die maximale, reelle Assimilationsintensität 5,0, bei der *s-Aster* ist sie 6,2. Die Blätter der Pflanzen auf salzarmem Boden assimilieren demnach bei optimalen Lichtverhältnissen 24 % mehr als die der auf salzreicherem Boden wachsenden, oder besser ausgedrückt: der erhöhte Salzfaktor (vergl. Abschnitt II) bewirkt eine Verminderung der Assimilationsleistung um etwa 19 %.

Da der Salzfaktor auf die Grösse der Assimilation einen Einfluss ausübt, entsteht die Frage, wie dieser Einfluss zu erklären ist. Man kann sich zwei Möglichkeiten vorstellen. Entweder kann er von der morphologischen Wirkung des Salzes auf die Blätter stammen, oder er kann durch die vom Salz hervorgerufenen Veränderungen im physiologischen Zustand der Blattzellen entstehen. Was die erste Möglichkeit anbelangt, so zeigen die Kulturversuche von

LESAGE (1890), dass eine Zunahme des Salzfaktors sich unter anderm in einer Verdickung der Blätter (Sukkulenz) und einer Verkleinerung der Interzellularräume äussert. Daneben tritt in gewissen Fällen zugleich auch eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes ein durch Verminderung der Chlorophyllkörner in den Zellen an Zahl und Grösse. GRIFFON (1898) hat diese Tatsache als Erklärung für die von ihm beobachtete verminderte Assimilationsintensität bei Pflanzen an salzreichen Standorten benutzt (vergl. S. 5). Nun soll nach WILLSTÄTTER und STOLLS Untersuchungen (1918) eine sehr bedeutende Verringerung des Chlorophyllgehaltes notwendig sein, ehe er in der Natur als begrenzender Faktor auftritt, und weiter ist es nicht wahrscheinlich, dass die Chlorophyllmenge wirklich bei der S-Aster am kleinsten ist. Selbst wenn die Blätter vielleicht weniger grün erscheinen, so wird dies vermutlich durch die weit grössere Ausbildung des Palisadengewebes ausgeglichen. Viel wahrscheinlicher ist, dass die Sukkulenz in Verbindung mit den kleineren Interzellularen einen hemmenden Einfluss auf die Kohlensäureaufnahme ausübt. Bei der S-Aster muss die Kohlensäure einen weiteren Weg zurücklegen als bei der s-Aster, ehe sie zur Verbrauchsstelle kommt. Es liegt daher die Vermutung nahe, dass die Kohlensäurespannung infolgedessen bei der ersteren weit früher als begrenzender Faktor auftritt. Durch Untersuchung der Assimilationsintensität bei mehr oder weniger sukkulenten Blättern derselben Pflanze oder von Pflanzen desselben Standortes wäre es möglich, die Richtigkeit dieser Erklärung zu prüfen. Unsere eigenen Untersuchungen über die S-Aster-Assimilation (Tab. II S. 40), bei welcher wir mit Blättern arbeiteten, deren Sukkulenz recht stark variierte, gibt jedoch kein eindeutiges Material. Was die andere Möglichkeit betrifft, dass der

Salzfaktor auf den physiologischen Zustand der Blattzellen einwirkt und damit die Assimilationstätigkeit beeinflusst, so müsste man zuerst die hohen osmotischen Werte in Betracht ziehen, die — infolge ihrer Einwirkung auf den Quellungsgrad, die Viskosität, Permeabilität und Oberflächenspannung — auf sämtliche Lebensprozesse einen Einfluss ausüben (WALTER 1924). Man kann sich jedoch auch denken, dass der Salzgehalt der Zellen, der nicht in einer bestimmten Beziehung zum osmotischen Wert zu stehen braucht, eine spezifische Wirkung ausübt. Es gibt hier eine interessante Parallelität zwischen der reellen Maximalassimilation unserer Versuchspflanzen: *Statice* 3,2, *S-Aster* 5,0 und *s-Aster* 6,2, und dem Salzgehalt des Blattzellsaftes: 2,8, 2,5 und 1,5 %, die jedoch keine ausreichende Grundlage für sichere Schlüsse gibt.

Der Einfluss des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen könnte, wie gesagt, auch durch eine stimulierende Wirkung auf die Respiration verursacht werden. Was die Atmungsintensität der Blätter anbetrifft, so fanden sich bei *Statice* und *S-Aster* sehr hohe Werte, während die Blattrespiration bei *s-Aster* nicht die gewöhnlich bei den Glykyphyten vorkommenden Werte überstieg (Tab. 3).

Will man nun näher untersuchen, ob sich ein Einfluss des Salzfaktors hier geltend macht, so muss man zur Berechnung der Atmungsintensitäten noch eine andere Grundlage als die Arealeinheit benutzen. Es ist aber sehr schwierig, eine Berechnungsgrundlage zu finden, die eine zufriedenstellende Vergleichung der Respiration verschiedener Blatttypen zulässt.

Tabelle 7 ist eine Zusammenstellung der Respirationsintensitäten, nach verschiedenen Methoden errechnet, wie aus der Tabelle hervorgeht (vergl. noch Tab. IV, V u. VI S. 42—43).

Tabelle 7.  
Die Blattrespiration der Versuchspflanzen.

Versuchspflanze	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde und pro		
	50 cm <sup>2</sup> Blatt- oberfläche	g Frischgewicht	g organischer Trockensubst.
Statice .....	1,1	0,44	2,2
S-Aster .....	0,9	0,20	2,7
s-Aster .....	0,5	0,21	2,9

Betrachtet man die Werte für die beiden Standortformen von *Aster tripolium*, bei denen die direkte Beobachtung des Einflusses des Salzfaktors möglich ist, so erkennt man, dass der grosse Unterschied in den Respirationsintensitäten sich ausgleicht, wenn die Berechnung auf Grund des Frischgewichtes vorgenommen wird. Dies kann darauf deuten, dass die früher erwähnte hohe Respirationsintensität bei S-Aster nicht auf einer stimulierenden Salzeinwirkung auf die Respirationprozesse, sondern nur auf der Zellenvermehrung und Zellenvergrösserung beruht, die durch die morphogene Wirkung des Salzes auf die Blätter hervorgerufen wird. Diese Vermutung wird noch weiter durch eine Betrachtung der Tabellen V und VI unterstützt, bei denen die Schwankungen des Sukkulenzgrades von entsprechenden Variationen in der Respirationsintensität pro Oberflächeneinheit begleitet werden. Bei Berechnung pro g Trockensubstanz haben wir den Aschengehalt der Blätter eliminiert, so dass der Wert in mg CO<sub>2</sub> pro g organischer Trockensubstanz ausgedrückt ist. Die Respiration der Staticeblätter ist, im Verhältnis zum Areal wie zum Frischgewicht, durch ihre grosse Intensität bemerkenswert. Wird sie jedoch pro g organischer Trockensubstanz berechnet, so weicht sie nicht von der der Asternblätter ab; sie ist eher etwas kleiner. Die Respirationsinten-

sität der Glykyphyten ist von derselben Grössenordnung wie die der Halophyten. Weitere Vergleiche müssen infolge der schwachen Grundlage als zwecklos aufgegeben werden.

Betrachtet man die Respiration der Rhizomen und Wurzeln, so findet man ebenfalls keinen Anhaltspunkt für eine respirationsvergrössernde Wirkung des Salzfaktors (Tab. 4 S. 23). Die zwei Asterformen haben dieselbe Wurzelatmung, sowohl pro g Frischgewicht, wie pro g organischer Trockensubstanz. Ferner sind die Werte von derselben Grössenordnung, wie sie NICOLAS (1909) für die Wurzelrespiration bei Glykyphyten unter ähnlichen Bedingungen angegeben hat.

Bisher ist die dritte Möglichkeit, durch die der Salzfaktor auf den Kohlenstoffhaushalt einwirken könnte, noch offen geblieben. Bei den zwei Aster-Standortformen, bei denen ein direkter Vergleich vorgenommen werden kann, zeigt Tab. 5 S. 27, dass S-Aster mindestens doppelt soviel organische Trockensubstanz pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche besitzt wie s-Aster, sowohl in den Blättern als auch in den Rhizomen. Da die Respirationsintensität pro g org. Trockensubstanz bei den zwei Standortformen nahezu gleich ist, wird der Salzfaktor durch seinen formverändernden Einfluss somit eine Verminderung der Stoffproduktion an den salzreichsten Standorten bewirken, indem die Totalrespiration im Verhältnis zur Assimilation vergrössert wird.

Fasst man die obenstehenden Tatsachen zusammen, so zeigt sich, dass der Einfluss des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen sich in zwei Punkten geltend macht. Erstens in einer Verminderung der Assimilationsintensität und zweitens in einer Veränderung des Verhältnisses zwischen Gewicht und Blattareal der Pflanzen, wodurch die Totalrespiration vergrössert wird, wäh-

rend die Respirationsprozesse an sich nicht beeinflusst werden. Es ist wahrscheinlich, dass der Kohlenstoffhaushalt der anderen sukkulenten Halophyten ebenfalls in den angeführten zwei Punkten beeinflusst wird. Dagegen ist es nicht möglich, zu sagen, ob dieses auch bei den nicht sukkulenten Halophyten, wie *Statice*, der Fall ist, oder ob die geringe Stoffproduktion hier ausschliesslich durch eine Verminderung der Kohlensäureassimilation verursacht wird.

---

### Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Abhandlung beschäftigt sich mit Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt bei *Statice limonium* L. und *Aster tripolium* L. als Repräsentanten des salzausscheidenden, nicht sukkulenten, und des salzspeichernden, sukkulenten Halophytentyps.
2. Bei *Aster tripolium* umfasst die Untersuchung zwei Standortformen und zwar a) S-Aster von einer in der Nähe der Küste und des Staticestandortes gelegenen Lokalität, die wie diese täglich von der Flut überschwemmt wird, und b) s-Aster von einem weniger salzhaltigen Standort, der nur ein- oder zweimal im Winter vom Meere überschwemmt wird. So liefern die Untersuchungen auch gewisse Anhaltspunkte für eine Beurteilung des Einflusses des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen.
3. Der Salzgehalt in den Blättern der drei Versuchspflanzen beträgt bei *Statice*, S-Aster und s-Aster 2,8, 2,5 und 1,5 % ihres Wassergehaltes. Das Frischgewicht der Blätter pro 50 cm<sup>2</sup> Oberfläche beträgt bei S-Aster 4,5 und bei s-Aster 2,4 g.

4. Der Kohlenstoffhaushalt der Versuchspflanzen wird analysiert, teils durch Bestimmung der Kohlensäureassimilation der Blätter bei ganz offenen Spaltöffnungen, 20° C und 0,030 Vol. % Kohlensäure und variierendem Lichtfaktor, teils durch Bestimmung der Atmungsintensität bei Blättern, Rhizomen und Wurzeln bei derselben Temperatur.
5. Die apparenten Licht-Assimilationskurven bei *Statice* und *S-Aster* zeichnen sich infolge der hohen Atmungsintensität dieser Pflanzen durch besonders tiefliegende Fusspunkte aus. Der maximale Assimilationsüberschuss pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche ist 2,1 respektive 4,1 mg CO<sub>2</sub> pro Stunde. Der Quotient  $\frac{\text{max. app. Assimilation}}{\text{Blattatmung}}$  ist sehr klein und zwar 1,8 und 4,5. Dagegen unterscheidet sich *s-Aster* nicht wesentlich von den Glykyphyten in diesen Beziehungen. Die reelle Assimilation der *Aster*-pflanzen wird an dem salzreichsten Standort um 19 % herabgesetzt.
6. Die Blattrespiration pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche ist bei *Statice* und *S-Aster* sehr hoch mit 1,1 bzw. 0,9 mg CO<sub>2</sub> pro Stunde. Bei *s-Aster* ist dieser Wert 0,5. Der Unterschied in der Respirationsintensität ist bei den beiden *Aster*-formen nicht durch eine Einwirkung des Salzes auf die Atmungsprozesse, sondern durch den Unterschied der Sukkulenz bedingt.
7. Die Respirationsintensität der Rhizome und Wurzeln ist in sehr feuchtem Boden wahrscheinlich weit kleiner als in feuchter Luft (Tab. 4 S. 23).
8. Die Stoffproduktion in 24 Stunden bei 20° C am hellsten und dunkelsten Julitag wurde berechnet (Tab. 6 S. 28). Die obere und untere Grenze für diesen Wert ist bei

einer Pflanze mit einem Blattareal von  $50 \text{ cm}^2$  bei *Statice* 13,8 und 9,0, bei *S-Aster* 30,9 und 15,6 und bei *s-Aster* 49,1 und 30,3 mg organischer Trockensubstanz. Die Verminderung der Stoffproduktion bei *S-Aster* im Vergleich mit *s-Aster* ist teils durch Verminderung der Assimilationsintensität, teils durch eine Vermehrung der Trockensubstanz der Pflanzen im Verhältnis zum Blattareal zu erklären.

9. Die Produktionsökonomie der Pflanzen ist als das Verhältnis zwischen der Nettoproduktion und der Atmungsverbrauch in 24 Stunden berechnet. Dieser Quotient ist bei *s-Aster* immer mehr als dreimal so gross wie bei *Statice* und *S-Aster* und steht dem der *Glykyphythen* nicht nach.
-

## Anhang.

Tabelle I. Die apparente Assimilationsintensität der Blätter von *Statice limonium*.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Anzahl Blätter für den Versuch	Areal der Blätter in cm <sup>2</sup>	Frischgewicht von 50 cm <sup>2</sup> , g	Versuchsdauer in Sek.	Differenz in ccm 0,00898 n HCl	Spaltöffnungsweite (vgl. Text S. 9)	Lichtstärke in »Lux«	mg CO <sub>2</sub> assimiliert pro 50 cm <sup>2</sup> und Stunde
9. Juli	2a	1	35,9	1,97	675	0,91	Vor dem Versuche: 2,6	11200	2,23
	2b	»	»	»	643	0,74		5200	1,85
	2c	»	»	»	660	0,75	Nach dem Versuche: 2,5	8700	1,83
11. Juli	3b	1	25,8	1,90	670	0,20	Vor dem Versuche: 2,5	3400	0,53
	3c	»	»	»	665	0,70		34000	1,97
	3d	»	»	»	710	0,72	Nach dem Versuche: 1,3	26000	1,91
12. Juli	5b	2	66,8	2,26	669	0,62	Vor dem Versuche: 2,5	2900	0,75
	5c	»	»	»	638	0,12		820	0,14
	5d	»	»	»	667	0,13		840	0,15
	5e	»	»	»	650	0,06		840	0,07
	5f	»	»	»	679	0,30		1360	0,34
	5g	»	»	»	680	0,49		1360	0,57
	5i	»	»	»	685	0,98		4300	1,11
	5j	»	»	»	654	1,08		18000	1,42
	5k	»	»	»	654	1,13	Nach dem Versuche: 4,3	18000	1,50
	13. Juli	7b	2	48,2	2,09	746	0,70	Vor dem Versuche: 2,5	21000
7c		»	»	»	746	0,88		22500	1,12
7d		»	»	»	738	1,49		9800	2,26
7e		»	»	»	755	1,57	Nach dem Versuche: 2,8	10000	2,37
15. Juli	8b	2	42,1	2,62	744	0,95	Vor dem Versuche: 5,0	18000	1,59
	8c	»	»	»	734	1,16		25000	2,02
	8d	»	»	»	720	1,07		37500	1,88
	8e	»	»	»	757	1,29	Nach dem Versuche: 2,4	37000	2,22

Tabelle II. Die apparente Assimilationsintensität der Blätter von *Aster tripolium* aus der Lokalität S.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Anzahl Blätter für den Versuch	Areal der Blätter in cm <sup>2</sup>	Frischgewicht von 50 cm <sup>2</sup> , g	Versuchsdauer in Sek.	Differenz in cc m 0,00988 n HCl	Spaltöffnungsweite	Lichtstärke in »Lux«	mg CO <sub>2</sub> assimiliert pro 50 cm <sup>2</sup> und Stunde	
14. Juli	3d	5	63,4	3,99	769	— 0,01	Vor dem Versuche: 3,3	440	— 0,01	
	3e	»	»	»	748	0,10		440	0,10	
	3f	»	»	»	754	0,60		1580	0,64	
	3g	»	»	»	743	0,60		1450	0,65	
	3h	»	»	»	757	0,88		2500	0,97	
	3i	»	»	»	737	0,81		2000	0,91	
	3j	»	»	»	739	1,20		4600	1,42	
	3k	»	»	»	746	1,57		Nach dem Versuche: 1,6	6300	1,94
	15. Juli	4c	3	42,7	3,76	758		0,98	Vor dem Versuche: 4,0	4900
4d		»	»	»	738	1,38		10500	2,43	
4e		»	»	»	715	1,54	Nach dem Versuche: 4,0	19500	2,86	
20. Juli	5b	3	33,7	5,05	798	1,66	Vor dem Versuche: 4,3	17500	3,96	
	5c	»	»	»	812	1,57		21000	3,64	
	5e	»	»	»	795	1,29		7300	2,92	
	5f	»	»	»	802	1,21		6800	2,68	
	5g	»	»	»	791	1,36	Nach dem Versuche: 3,0	7700	3,12	
„	6a	2	22,7	3,56	808	0,55	Vor dem Versuche: 3,0	16300	1,63	
	6b	»	»	»	786	0,77		18500	2,42	
	6c	»	»	»	812	0,87		27000	2,68	
	6d	»	»	»	793	1,36	Nach dem Versuche: 2,0	33000	4,62	
23. Juli	7b	2	25,0	3,93	666	1,06	Vor dem Versuche: 6,3	10500	3,39	
	7c	»	»	»	666	1,30		20000	4,29	
	7d	»	»	»	666	1,12		23300	3,61	
	7e	»	»	»	664	1,32	Nach dem Versuche: 3,3	24800	4,39	
	„	8b	1	13,9	3,42	710	0,58	Vor dem Versuche: 4,5	19000	2,94
8c		»	»	»	819	0,68		18300	3,03	
8d		»	»	»	827	0,84		18000	3,78	
8e		»	»	»	691	0,78	Nach dem Versuche: 1,3	24300	4,17	
„	9a	1	15,9	—	696	0,70	Vor dem Versuche: 10,0	14800	3,21	
	9b	»	»	—	692	0,70	Nach dem Versuche: 2,5	13500	3,23	
24. Juli	11b	1	10,8	—	716	0,53	{Vor dem Versuche: 4,0} {Nach dem Versuche: 1,9}	33500	3,30	

Tabelle III. Die apparente Assimilationsintensität der Blätter von *Aster tripolium* aus der Lokalität s.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Anzahl Blätter für den Versuch	Areal der Blätter in cm <sup>2</sup>	Frischgewicht von 50 cm <sup>2</sup> , g	Versuchsdauer in Sek.	Differenz in cm 0,00988 n cc.	Spaltöffnungsweite	Lichtstärke in »Lux«	mg CO <sub>2</sub> assimiliert pro 50 cm <sup>2</sup> und Stunde
19. Juli	1c	3	60,9	1,97	800	1,25	Vor dem Versuche: 5,0  Nach dem Versuche: 2,6	1600	1,51
	1d	»	»	»	800	1,15		2000	1,37
	1e	»	»	»	797	0,46		720	0,50
	1f	»	»	»	770	0,55		1100	0,62
	1g	»	»	»	809	0,42		1000	0,44
	1h	»	»	»	788	—0,05		250	—0,05
	1i	»	»	»	815	0,34		480	0,35
	1j	»	»	»	800	—0,46		200	—0,44
	1k	»	»	»	810	—0,56		130	—0,52
	1l	»	»	»	790	—0,55		130	—0,53
	21. Juli	2b	2	29,1	2,49	698		1,08	Vor: 6,3, Nach: 4,0
3a		1	15,8	2,69	700	0,71	Vor dem Versuche: 6,3	16300	3,39
3b		»	»	»	711	0,75		19000	3,55
3c		»	»	»	722	1,01		27200	4,89
3d		»	»	»	690	1,22	Nach dem Versuche: 5,6	38500	6,35
4b		2	34,2	2,69	699	1,25	Vor dem Versuche: 4,3	3100	2,98
4c		»	»	»	690	1,25		2500	3,02
22. Juli	4d	»	»	»	715	1,18	Nach dem Versuche: 2,6	2500	2,72
	5b	1	17,5	2,20	690	1,19	Vor dem Versuche: 4,2	15000	5,46
	5c	»	»	»	690	1,04	Nach dem Versuche: 2,9	16500	4,67
	6a	1	11,3	2,41	690	0,85	Vor dem Versuche: 6,3	34300	5,68
	6b	»	»	»	700	0,81		35500	5,46
	6c	»	»	»	690	0,87		15500	5,73
	6d	»	»	»	712	0,47	Nach dem Versuche: 10,0	3800	3,01
	7b	1	13,7	2,03	709	0,47	Vor dem Versuche: 6,3	5000	2,43
	7c	»	»	»	724	0,77		9800	4,06
7e	»	»	»	708	0,54		4100	2,32	
7f	»	»	»	674	0,59		11500	3,26	
7g	»	»	»	694	0,61	Nach dem Versuche: 4,9	9400	3,28	

Tabelle IV. Die Respirationsintensität der Blätter von *Statice limonium*.

Datum 1932	Ver- suchs- Nr.	Areal des Blattes in cm <sup>2</sup>	Frisch- gewicht von 50 cm <sup>2</sup> in g	Ver- suchs- dauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde	
						pro 50 cm <sup>2</sup>	pro 1 g Frisch- gewicht
16. Juli	1	24,1	2,18	212	6,93	0,88	0,41
	2	19,8	2,50	221	7,53	1,12	0,45
	3	18,1	2,68	222	8,47	1,37	0,51
17. Juli	4	26,9	2,90	160	7,70	1,16	0,40
	5	18,7	2,86	160	5,59	1,22	0,43
	6	15,4	2,53	161	4,19	1,10	0,43
Im Durchschnitt . . . . .			2,61			1,14	0,44

Tabelle V. Die Respirationsintensität der Blätter von *Aster tripolium* aus Lokalität S.

Datum 1932	Ver- suchs- Nr.	Areal des Blattes in cm <sup>2</sup>	Frisch- gewicht von 50 cm <sup>2</sup> in g	Ver- suchs- dauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde	
						pro 50 cm <sup>2</sup>	pro 1 g Frisch- gewicht
16. Juli	7	11,9	4,41	223	4,70	1,15	0,26
	8	15,2	4,18	226	5,79	1,10	0,26
17. Juli	9	14,6	4,42	160	3,23	0,90	0,20
	10	14,0	3,72	161	2,69	0,78	0,21
27. Juli	11	10,2	5,05	202	3,19	1,01	0,20
	12	15,9	5,03	198	4,04	0,84	0,17
	13	11,8	4,19	198	2,20	0,61	0,15
	14	11,6	4,31	198	3,60	1,02	0,24
	15	17,0	4,65	199	3,44	0,66	0,14
	16	10,5	5,24	198	3,50	1,10	0,21
Im Durchschnitt . . . . .			4,52			0,92	0,20

Tabelle VI. Die Respirationsintensität der Blätter  
von *Aster tripolium* aus Lokalität s.

Datum 1932	Ver- suchs- Nr.	Areal des Blattes in cm <sup>2</sup>	Frisch- gewicht von 50 cm <sup>2</sup> in g	Ver- suchs- dauer in Min.	Differenz in cem 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde	
						pro 50 cm <sup>2</sup>	pro 1 g Frisch- gewicht
16. Juli	17	18,1	2,96	177	2,46	0,50	0,17
	18	18,1	2,74	173	2,78	0,58	0,21
	19	23,5	2,62	169	4,30	0,70	0,27
	20	30,9	2,15	168	3,04	0,38	0,18
	21	24,3	2,30	166	2,82	0,46	0,20
	22	27,7	2,38	163	4,54	0,65	0,27
20. Juli	23	21,4	3,41	232	4,82	0,63	0,19
	24	23,1	2,19	248	4,60	0,52	0,24
	25	16,1	2,27	246	2,64	0,43	0,19
Im Durchschnitt . . . . .			2,56			0,54	0,21

Tabelle VII. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Statice limonium* in feuchter Luft.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl (vgl.)	mg CO <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
27. Juli	32	5,75	73	11,74	0,37
	33	3,68	115	9,76	0,30
	34*	4,27	136	14,74	0,34
	35	4,57	137	12,38	0,26

Im Durchschnitt..... 0,32

Tabelle VIII. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Statice limonium* in Meerwasser.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Rezipientvolumen ÷ Wurzelvolumen in ccm	Sauerstoffgehalt des Rezipientwassers in mg	Sauerstoffaufnahme bei der Respiration in mg	mg O <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
27. Juli	36	7,30	70	300	2,227	0,355	0,041
	37	3,79	70	284	2,108	0,268	0,060
1. Aug.	38*	4,42	120	303	2,249	0,370	0,042

Im Durchschnitt..... 0,048

Tabelle IX. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität S. (in feuchter Luft).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
27. Juli	39	5,45	118	14,06	0,29
	40*	4,13	115	9,92	0,26
	41	3,66	113	6,73	0,21

Im Durchschnitt..... 0,25

\* Zerquetscht.

Tabelle X. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität S. (in Meerwasser).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Rezipientvolumen ÷ Wurzelvolumen in ccm	Sauerstoffgehalt des Rezipientwassers in mg	Sauerstoffaufnahme bei der Respiration in mg	mg O <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
1 Aug.	42*	6,21	124	309	2,294	0,613	0,048
	43	3,51	122	264	1,960	0,387	0,054
	44	2,86	121	262	1,945	0,352	0,061

Im Durchschnitt..... 0,054

Tabelle XI. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität s (in feuchter Luft).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Differenz in ccm 0,00909 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
17. Oktober	45	1,97	123	5,41	0,27
	46	1,57	125	4,18	0,26
	47	2,85	125	6,77	0,23
	48	2,21	126	4,78	0,21
	49*	1,33	126	3,82	0,27

Im Durchschnitt..... 0,25

Tabelle XII. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität s (in Leitungswasser).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Rezipientvolumen ÷ Wurzelvolumen in ccm	Sauerstoffgehalt des Rezipientwassers in mg	Sauerstoffaufnahme bei der Respiration in mg	mg O <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
17. Okt.	50	1,97	138	193,6	1,578	0,243	0,054
	51	1,57	167	204,3	1,665	0,349	0,079
	52	2,85	86	167,2	1,363	0,212	0,052
	53	2,21	185	199,2	1,623	0,383	0,056
	54*	1,33	158	201,8	1,645	0,228	0,065

Im Durchschnitt..... 0,061

\* Zerquetscht.

## LITERATURVERZEICHNIS

- BOYSEN-JENSEN, P. 1918. Studies on the Production of Matter in Light- and Shadow-Plants. *Botanisk Tidsskrift* Bd. 36, S. 219, København.
- 1928. Über neue Apparate zur Messung der CO<sub>2</sub>-Assimilation, der Respiration, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. *Planta* Bd. 6, S. 456.
- 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
- CHERMEZON, H. 1910. Recherches anatomiques sur les plantes littorales. *Ann. sc. nat. 9<sup>e</sup> sér. botan.* Bd. 12, S. 117.
- DELFT, E. M. 1911. Transpiration and Behaviour of Stomata in Halophytes. *Ann. of Bot.* Bd. 25, S. 185.
- FABER, F. C. v. 1913. Über die Transpiration und den osmotischen Druck bei den Mangroven. *Ber. Deutsche Bot. Ges.* Bd. 31, S. 227.
- FITTING, H. 1911. Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 3, S. 209.
- GABRIELSEN, E. K. u. IVERSEN, J. 1933. Die Vegetation der Halbinsel Skallingen. I. Die Flora von Skallingen. *Botanisk Tidsskrift* Bd. 42, S. 355, København.
- GRIFFON, E. 1898. L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Scientia, Biol.* nr. 10. Paris.
- HANNÉN, F. 1892. Untersuchungen über den Einfluss der physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Diffusion der Kohlensäure. *Wollnys Forsch. a. d. Geb. d. Agrikultur-Physik.* Bd. 15, S. 6.
- LESAGE, P. M. 1890. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. *Rev. gén. de Botan.* Bd. 2, S. 55.
- LUNDEGÅRDH, H. 1921. Ecological Studies in the Assimilation of Certain Forest Plants and Shore Plants. *Svensk Bot. Tidsskr.* Bd. 15, S. 46.

- 1930. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 2. Aufl. Jena.
- MÜLLER, D. 1932a. Analyse der verminderten Stoffproduktion bei Stickstoffmangel. *Planta*, Bd. 16, S. 1.
- 1932b. Die Assimilation der rollkranken Kartoffelblätter. *Planta*. Bd. 16, S. 10.
- NEGER, F. W. 1918. Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. *Flora*. Bd. 11/12, S. 152.
- NICOLAS, G. 1909. Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires. *Ann. sc. nat. 9<sup>e</sup> sér. botan.* Bd. 10. S. 1.
- RAUNKJER, C. 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* Bd. 1. Heft. 3.
- ROMELL, L. G. 1922. Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. *Medd. f. Statens Skogsförsöksanst.* H. 19, S. 125.
- ROSENBERG, O. 1897. Über die Transpiration der Halophyten. *Svenska Vet. Akad. Förhandl.* Bd. 54, Nr. 9.
- SCHIMPER, A. F. W. 1891. Die indo-malaiische Strandflora. Jena.
- STOCKER, O. 1925. Beiträge zum Halophytenproblem II. Standort und Transpiration der Nordseehalophyten. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 17, S. 1.
- 1928. Das Halophytenproblem. *Erg. Biol.* Bd. 3, S. 265.
- TREADWELL, F. P. 1927. Lehrbuch der analytischen Chemie. Leipzig u. Wien.
- WALTER, H. 1924. Plasmaquellung und Wachstum. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 16, S. 353.
- WARMING, E. u. GRAEBNER, P. 1918. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin.
- WILLSTÄTTER, R. u. STOLL, A. 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.
-

## INHALT

---

	Seite
Einleitung.....	3
I. Methodik.....	7
II. Die Versuchspflanzen und ihre Standorte.....	10
III. Die Assimilation und Respiration der Blätter.....	16
IV. Die Respiration der Rhizome und Wurzeln.....	22
V. Die Stoffproduktion.....	25
VI. Die Einwirkung des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt...	30
Zusammenfassung.....	36
Anhang.....	39
Literaturverzeichnis.....	46

---

---

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

## BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 .....	2.80
4. ROSENINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininier Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinien der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 .....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 .....	1.00

## BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 .....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

## BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerii</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

#### BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 .....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934 .....	0.70
8. GABRIELSEN, E. K. und LARSEN, POUL: Über den Kohlenstoffhaushalt der terrestrischen Halophyten. 1935 .....	2.20