© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spaltöffnungsstudien an Farnen des „Märchenwaldes" im Amertal.

Von **Erich Hübl**, Wien.

Unter Führung von Prof. K. HÖFLER wurde in der Zeit vom 21. bis 24. Juli 1958 in den Märchenwald des Amertales (Hohe Tauern) eine Arbeitsexkursion des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien durchgeführt mit dem Ziel, den dortigen subalpinen Fichtenwald soziologisch zu erfassen. Das bemerkenswerteste Ergebnis der Untersuchung in Bezug auf die Makrophytenvegetation war die Ausscheidung einer neuen, farnreichen Subassoziation des Piceetum subalpinum Br. Bl. 1936. Dieses Piceetum subalpinum filicetosum ist, wie in der Arbeit von HÖFLER und WENDELBERGER näher ausgeführt wird, auf die luft- und bodenfeuchten, föhnabgewandten Muldenlagen im Talgrund beschränkt. Das Auftreten solcher Standorte mit einem für Farne günstigen Kleinklima ist großklimatisch durch die Lage an der, für zentralalpine Verhältnisse, regenreichen Tauern-Nordseite bedingt. Als beherrschender Farn des Piceetum filicetosum tritt *Athyrium alpestre* (Hoppe) Milde hervor. An zweiter Stelle steht *Nephrodium austriacum* (Jaqu.) Fritsch. Schon äußerlich von etwas mehr xerischem Habitus, dringt es auch in die preiselbeerreiche Subassoziation vor.

Neben der soziologischen Bestandesaufnahme wurden auch orientierende ökologische Untersuchungen durchgeführt. Dabei zeigte es sich u. a., daß bei mehreren Farnen und auch bei Blütenpflanzen die Spaltöffnungen während der Nacht geöffnet blieben, was die Vermutung nahelegte, daß die unter luftfeuchten Verhältnissen wachsenden Pflanzen ihre Spalten nachts nicht oder nur unvollständig schließen. Um diese Frage zu klären, habe ich im darauffolgenden Jahr (1959) vom 20. bis 30. August im Märchenwald weitere Untersuchungen über die Spaltöffnungszustände der Farne des Piceetum filicetosum ausgeführt. Vergleichsweise sind auch einige Blütenpflanzen beobachtet worden. Auch diese Untersuchungen tragen nur orientierenden Charakter und sollen dazu dienen, das Typische im Spaltenspiel der untersuchten Arten zu erfassen, soweit dies die Ergebnisse zulassen.

Über den Bau der Pteridophytenspaltöffnungen existieren zahlreiche Angaben. Es sei hier nur auf die Zusammenfassung von OGURA in LINSBAUERS Handbuch der Pflanzenanatomie verwiesen. Beispiele über die mechanische Funktion bringt HABERLANDT (1924) in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie. Die meisten Farne (vgl. auch das Lehrbuch von GUTTENBERG, 1955, S. 133) verändern die Spaltenweite durch Bewegungen der Schließzellen senkrecht zur Blattoberfläche, wobei die Gesamtweite des

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spaltöffnungsapparates unverändert bleibt. Nach PORSCH (1905) ist der Pteridophytentypus der Spaltöffnungen durch deutliche Entwicklung der Vor- und Hinterhofleiste gekennzeichnet, jedoch mit der häufigen Tendenz zur Reduktion der Hinterhofleiste, ferner durch einen geringen Dickenunterschied zwischen Bauch- und Rückenwand. Durch diesen Bau bedingt, sind die Farnschließzellen weniger beweglich als der Normaltypus der Angiospermen. Von diesem, morphologisch wie physiologisch primitiven Typus läßt sich sowohl der Gymnospermen- wie der Normaltypus der höheren Pflanzen ableiten. In ökologischer Hinsicht sprechen die Merkmale der Pteridophyten für „einen Typus, der unter im allgemeinen günstigen Feuchtigkeitsbedingungen zu funktionieren Gelegenheit hat" (PORSCH S. 160).

Nachstehend ist der Querschnitt durch die Spaltöffnung von *Athyrium alpestre,* als einem der Hauptversuchsfarne, wiedergegeben.

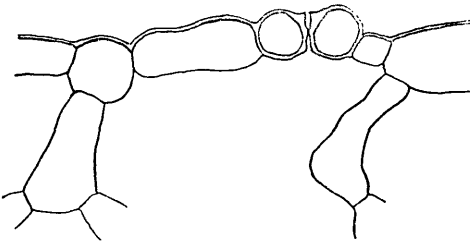

Abb. 1: Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Athyrium alpestre.*

Methodik.

Der Öffnungszustand der Spalten wurde mit Hilfe der Infiltrationsmethode untersucht, wobei die Reihe Paraffinöl, Alkohol, Xylol angewendet wurde. Für jede der drei Flüssigkeiten wurden drei Stufen der Infiltration unterschieden, wobei aber für Paraffinöl höchstens die erste erreicht wurde. Bei der Schätzungsskala sind die Schnelligkeit des Eindringens und die Größe der infiltrierten Fläche kombiniert berücksichtigt. Bei der graphischen Auswertung der Ergebnisse entspricht jede Infiltrationsstufe einer Flüssigkeit einem Teilstrich. Beim Eichenfarn *(Nephrodium dryopteris),* der sich nicht infiltrieren ließ, wurden Kollodiumabzüge mikroskopiert, die Spaltenbreite gemessen und jeweils das Mittel aus fünf Messungen gezogen. An einigen Objekten wurde auch die Transpiration mit Hilfe einer Schnellwaage untersucht. Außerdem wurden Tagesgänge der relativen Luftfeuchtigkeit und der Temperatur mit Hilfe des Assmannschen Aspirations-Psychrometers gemessen. Die Messungen wurden 50 cm über dem Boden ausgeführt. Die in den Kurven wiedergegebenen Werte sind die in Prozent des Frischgewichtes ausgedrückten Transpirationswerte. Die Lichtmessungen wurden mit einem „Sixtomat"-Belichtungsmesser bei Einstellung auf 33/10° Din ausgeführt. Die gefundenen Blendenwerte wurden nachträglich nach Eichung mit dem Lux-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

meter des Pflanzenphysiologischen Institutes in Hefner-Lux umgewertet [1]). Der Grad der Bewölkung und die Windstärke wurden in der üblichen Weise geschätzt.

Obwohl auf Gleichmäßigkeit des Untersuchungsmaterials geachtet wurde, war es nicht zu vermeiden, daß die für einen Tagesgang verwendeten Wedelteile, bzw. Blätter von verschiedenen Individuen oder zumindest von verschiedenen Wedeln einer Pflanze stammten. Die durch Individualitätsunterschiede der einzelnen Pflanzen, bzw. Blätter möglichen unkontrollierbaren Abweichungen sind daher einzukalkulieren (vgl. HÖLZEL 1955). Zu beachten ist ferner, daß die Untersuchungen relativ spät in der Vegetationsperiode durchgeführt wurden.

Die Farnwedel trugen meist sehr reichlich Sori. Das überwiegend heitere Wetter wurde durch einige Regenfälle unterbrochen. Außerdem war eine Periode heftiger Niederschläge vorausgegangen. Wassermangel im Boden trat daher nicht auf; dagegen erreichte die Luftfeuchtigkeit manchmal tagsüber beträchtliche Minima.

Experimentelle Ergebnisse

1. *Athyrium alpestre* und *Nephrodium austriacum* wurden gemeinsam dreimal untersucht (21., 22., 24./25. VIII.; Abb. 2, 3, 4). Für die Wägungen zur Transpirationsbestimmung wurden bei *Athyrium* Fiedern 1. Ordnung aus den oberen Dritteln der Wedel genommen, bei *Nephrodium* Fiedern 2. Ordnung aus den mittleren Wedelteilen.

Bewölkung und Windstärke am 21. VIII.

Zeit	8h	9h	10h	11h	12h	13h	14h	15h	16h	17h	18h	19h
Bewölkung in Zehntel	0	0	1	1	2	3	3	5	7	7	5	3
Windstärke	1	1-2	2-3	2-3	3	2-3	2-3	1	1	1	1	1

Die Lichtmessungen fielen um 12h und 13h aus. Außer den in der Kurve wiedergegebenen Schattenwerten wurde auch an besonnten Flecken gemessen:

Zeit	8,23h	10,00h	11,15h
Lux	1920	4800	17600

Bewölkung und Windstärke am 22. VIII.

Zeit	8h	9h	10h	11h	12h	13h	14h	15h	16h	17h	18h	19h
Bewölkung in Zehntel	10	8	7	3	4	7	8	10	10	9	9	10
Windstärke	0-1	0	0-1	0-1	2	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0

Lichtstärke an besonnten Flecken:

Zeit	10,00h	11,00h	12,00h
Lux	8320	7200	3840

[1]) Für die Eichung danke ich den Herren Prof. Dr. R. BIEBL und Doz. Dr. W. URL.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

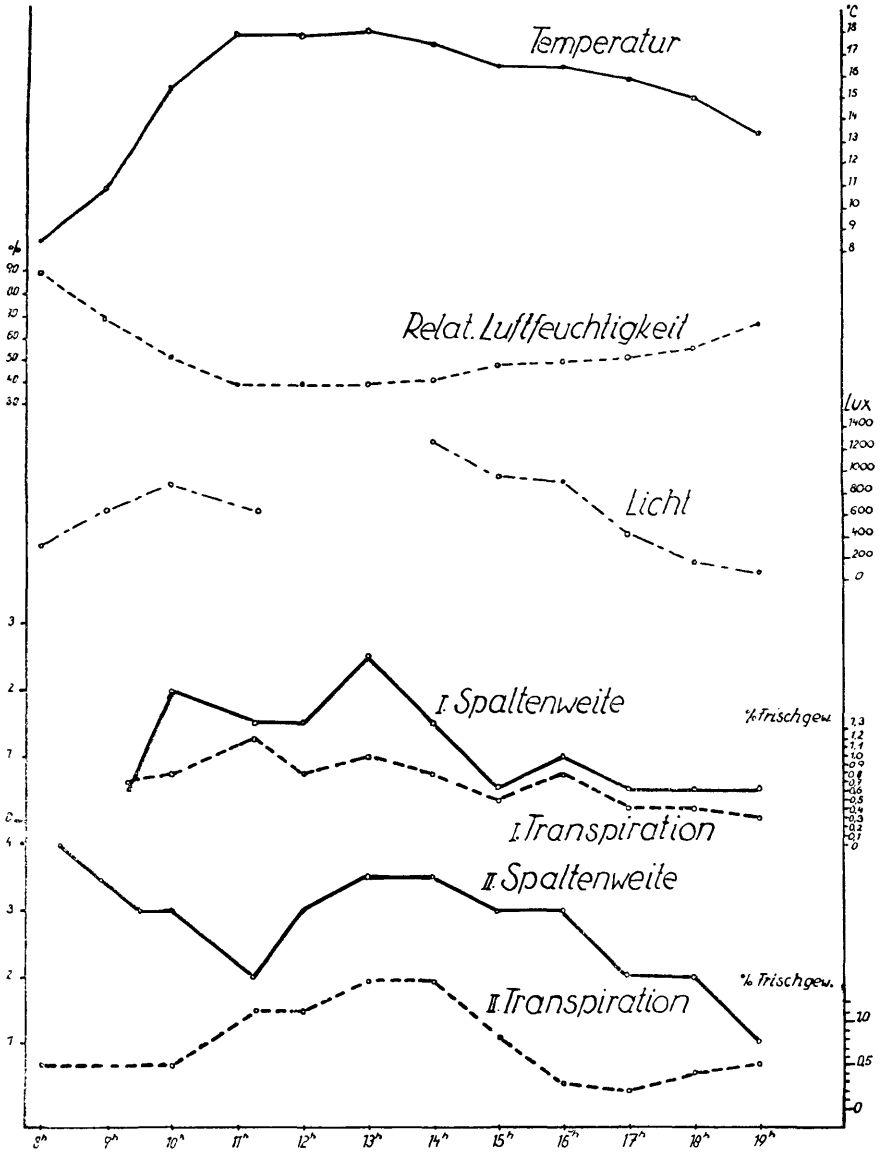

Abb. 2: Tagesgang vom 21. VIII. I *Athyrium alpestre*, II *Nephrodium austriacum*.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

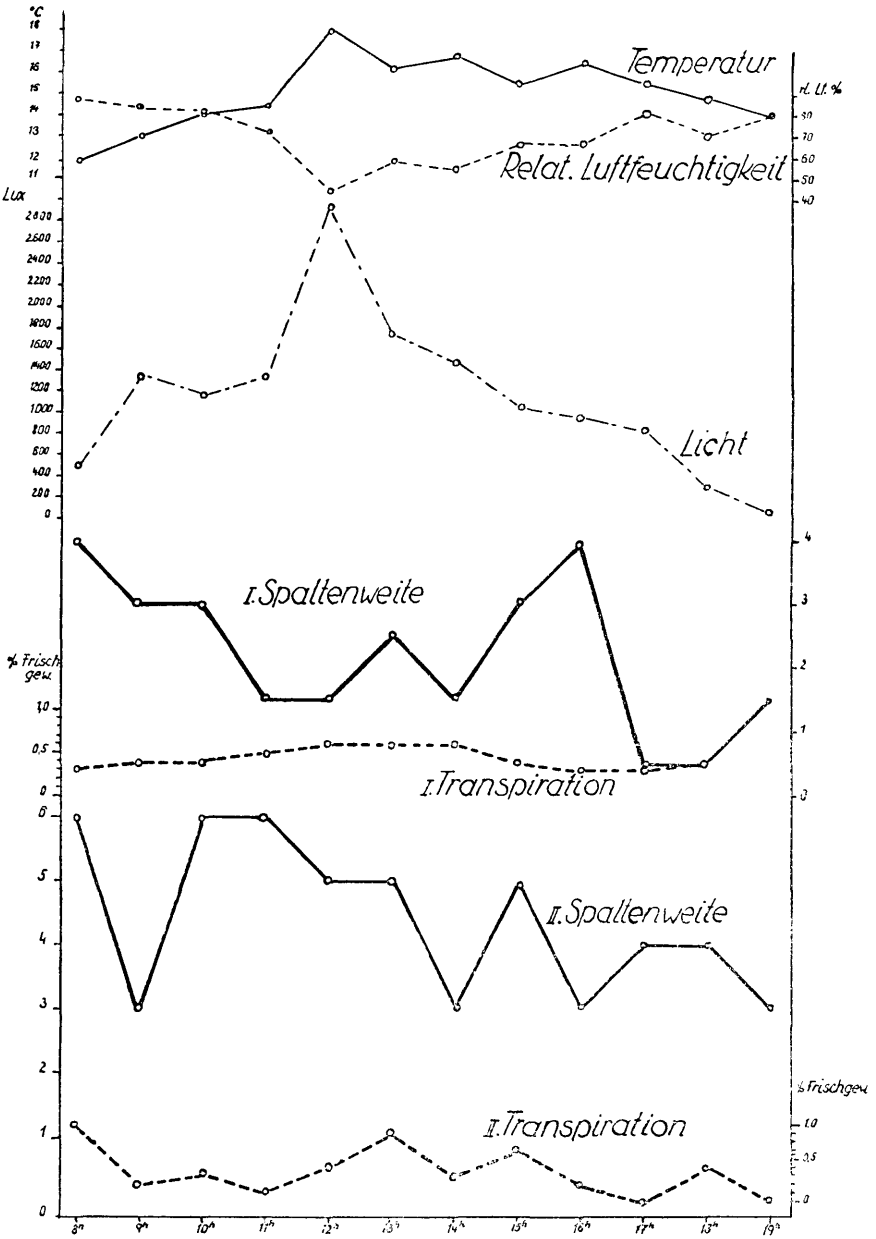

Abb. 3: Tagesgang vom 22. VIII. I *Athyrium alpestre*, II *Nephrodium austriacum*.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Am 24./25. Nachtuntersuchung (sternhell, bzw. mondhell). Die Windstärke betrug durchwegs 1.

Der Vergleich der Tagesgänge vom 21. und 22. zeigt einmal eine durchschnittlich geringere Spaltenweite beider Farne am 21. mit seiner größeren, während des größten Teiles des Tages anhaltenden Lufttrockenheit. Andererseits sind die Spalten gerade während der lufttrockensten Tageszeit an beiden Tagen verhältnismäßig weit offen. Gegenüber der Nacht werden am Tage größere Spaltenweiten erreicht, bei *Athyrium alpestre,* dem hygrophileren der beiden Farne, allerdings nur im weniger

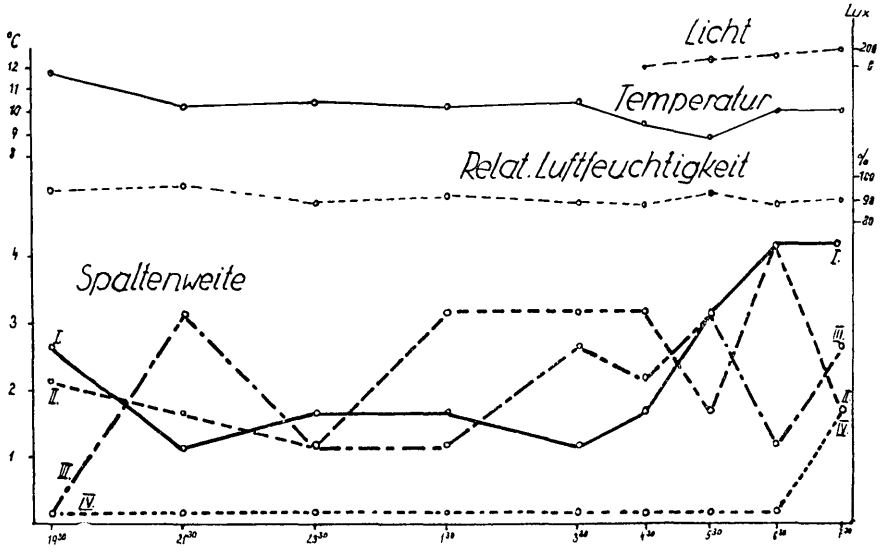

Abb. 4: Nachuntersuchung vom 24./25. VIII. I *Nephrodium austriatum,* II *Athyrium alpestre,* III *Blechnum spicant,* IV *Calamagrostis villosa.*

extremen Tagesgange des 22. Auffallend ist der starke Abfall der Spaltöffnungskurven nach 8h. Vergleichen wir die Kurven beider Farne, so zeigt *Nephrodium austriacum* die höheren Tageswerte, während *Athyrium alpestre* die höheren Nachtwerte erreicht.

2. *Nephrodium dryopteris,* der Eichenfarn, hat im Untersuchungsgebiet seinen bevorzugten Standort auf bewachsenen Felsblöcken und einen zweiten an den Balmen am Grunde der Felsblöcke. Während er auf den verhältnismäßig gut belichteten Rücken der Felsblöcke reichlich Sori trug, bildete er unten auf dem zweiten Standort breitflächige Schattenwedel aus, die am Außenrande der Balmen wenige, gegen das dunklere Innere zu überhaupt keine Sori mehr trugen. Nach analogen Verhältnissen bei den Blütenpflanzen waren Unterschiede in Größe und Anzahl der Spalten zwischen Sonnen- und Schattenwedeln zu erwarten. Tatsächlich sind solche vorhanden, wenn auch nur in geringem Maße. Die Durchschnittslänge der

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spaltöffnungen der Lichtwedel beträgt 36,96 μ, die der Schattenwedel 38,87 μ. Es scheinen pro Flächeneinheit auch etwas mehr Spaltöffnungen bei Sonnenwedeln als bei Schattenwedeln aufzutreten. Die Sori tragenden Wedel des oberen Standortes begannen schon merklich braun zu werden; die Schattenwedel waren meist noch zur Gänze frisch grün. Ein Tagesgang der Spaltenweite und der Transpiration an beiden Standorten wurde am 27. VIII. aufgenommen. Auch während der Nacht vom 24./25. wurde *Nephrodium dryopteris* mituntersucht. Die dazu verwendeten Pflanzen wuchsen auf den Rücken von Felsblöcken.

Die Spaltenweite konnte nur nach Kollodiumabzügen bestimmt werden, da die Infiltration bei diesem Objekt versagte. Dies beeinträchtigt leider die Genauigkeit des Ergebnisses, weil auch nahe beieinander liegende Spalten meist nicht den gleichen Öffnungszustand zeigen. Durch die Benetzung einer größeren Fläche werden viele Spalten erfaßt, und man gewinnt dadurch ein besseres Zustandsbild als durch die Bildung eines Mittelwertes aus wenigen Spaltendurchmessern.

Der 27. war ein mäßig bewölkter Tag (zwischen 1/10 und 6/10) mit geringer Windstärke (0—1) und einem gleichmäßigen Verlauf der Temperatur- und der Luftfeuchtigkeitskurve. Die Temperatur stieg von 11,8° um 8^h auf 18,8° um 13^h und sank dann wieder auf 14,5° um 19^h. Die entsprechenden Werte der relativen Luftfeuchtigkeit sind 92%, 63% und 87%.

Ergebnisse der Lichtmessungen an den beiden Standorten
(I: auf einem Felsblock. II: Balme am Grunde eines Felsblockes).

Zeit	8^h	9^h	10^h	11^h	12^h	13^h	14^h	15^h	16^h	17^h	18^h	19^h
I Lux	320	1320	2920	2920	2130	1320	1200	640	400	210	130	65
II Lux	60	70	80	110	110	75	75	65	65	60	—	—
II in % von I	19	5	3	4	5	6	6	10	16	29	—	—

Die Zahlen des Standortes II lassen sich ihrer Größenordnung nach fast schon den von HERZOG und HÖFLER (1944) und von BIEBL (1954) bei Golling gemessenen Werten oligophoter Moose an die Seite stellen.

Durchschnittliche Spaltenweite in μ am 27. VIII.

Zeit	8^h	9^h	10^h	11^h	12^h	13^h	14^h	15^h	16^h	17^h	18^h	19^h
I	5,29	6,21	5,75	6,21	5,75	5,75	5,29	3,91	5,52	5,29	5,52	5,29
II	4,14	5,09	5,29	7,82	5,52	5,98	4,64	6,44	4,60	6,75	5,52	5,52

Durchschnittliche Spaltenweite in μ am 24./25. VIII. an einem I ähnlichen Standort

Zeit	$19{,}30^h$	$21{,}30^h$	$23{,}30^h$	$1{,}30^h$	$3{,}30^h$	$5{,}30^h$	$6{,}30^h$	$7{,}30^h$
	4,38	7,38	6,44	4,60	6,21	5,29	5,52	6,90

Die aus diesen Werten gewonnenen Kurven unterscheiden sich folgendermaßen voneinander:

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Kurve von Standort I verläuft ruhiger als die des Standortes II, der die durchschnittlich größeren Öffnungsweiten aufweist. Zwischen 8 und 10h liegen jedoch die Werte von I höher als die von II, wahrscheinlich durch die stärkere Belichtung bedingt. Bei I gibt es zwei Gipfel gleicher Höhe um 9h und um 11h. Auf Standort II wird der absolute Gipfel um 11h erreicht. Die Spaltenweiten in der Nacht sind im Durchschnitt nicht geringer als am Tag. Immerhin sprechen der niedrige Wert um 19,30h und der Anstieg in den Morgenstunden für einen Lichteinfluß. Auch der hohe

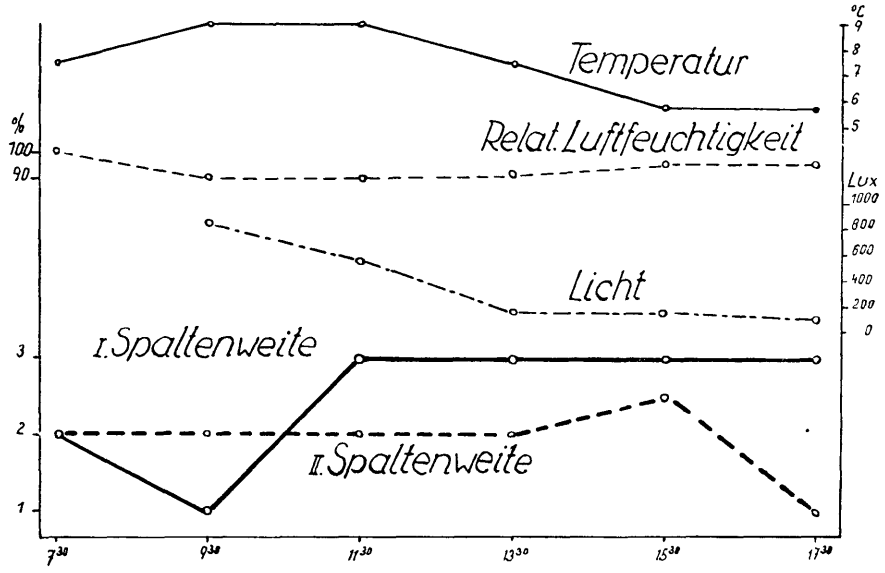

Abb. 5: Tagesgang vom 30. VIII. I *Blechnum spicant*, II *Calamagrostis villosa*.

Wert um 11h fällt mit einem Lichtmaximum zusammen. Die übrigen Tages- und vor allem auch Nachtschwankungen sind schwer unmittelbar mit Außeneinflüssen in Verbindung zu bringen.

Zur Wägung für die Transpirationsbestimmung wurde immer ein unteres Wedeldrittel genommen. Die Transpiration verlief auf Standort I ungefähr im Einklang mit Temperatur und Luftfeuchtigkeit, allerdings mit einigen Ausnahmen. Von 8 auf 9h erfolgte ein Abfall, der Gipfel fiel auf 12h und nicht auf 13h, wie das Maximum der Temperatur und das Minimum der Luftfeuchtigkeit. Zwischen 16 und 19h schwanken die Werte unregelmäßig, im Gegensatz zum gleichmäßigen Abfall der Temperatur und dem Anstieg der Luftfeuchtigkeit. Die gesamten Werte an Standort I schwankten zwischen 0,2% und 0,9% des Frischgewichtes. Der höchste Wert wurde um 12h, der niedrigste um 18h gemessen. Auf Standort II lag die Transpiration mit Ausnahme von 8h und 12h unter einem meßbaren Wert, bei 5 Minuten Expositionszeit.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

3. In zweistündlichen Messungen wurde auch der Buchenfarn, *Nephrodium phegopteris* untersucht. Er ließ sich im Gegensatz zum Eichenfarn gut infiltrieren. Die Werte der Spaltenweite schwanken zwischen 0 (um 8,30^h) und 5 (um 14,30^h). Die Transpirationswerte (es wurden immer die untersten Fiedern eines Wedels gewogen) liegen zwischen 0 und 0,6% des Frischgewichts, erreichen also die Werte des Eichenfarns auf Standort I nicht, was vielleicht mit dem geschützten Wuchsort des Buchenfarns in einer Felsnische zusammenhängt.

4. Von *Blechnum spicant* wurden am 30. VIII. (Abb. 5) und in der Nacht vom 24./25. (Abb. 4) die Spaltenweiten in zweistündigen Intervallen untersucht. Zu beachten ist, daß in der Nacht die Schwankungen lebhafter waren als bei der Untersuchung am 30. VIII., bei gleichem Maximalwert. Sowohl am 30., einem Nebel- und Regentag, wie in der Nacht waren die Schwankungen der Außenfaktoren sehr gering und können kaum für die Veränderungen der Spaltenweite verantwortlich gemacht werden.

Bewölkung und Windstärke am 30. VIII.

Zeit	7,30^h	9,30^h	11,30^h	13,30^h	15,30^h	17,30^h
Bewölkung in Zehntel	Nebel	Nebel	10	10	10 (Regen)	10
Windstärke	0—1	0—1	0—1	0—1	0—1	0

5. *Calamagrostis villosa* wurde gleichzeitig mit *Blechnum* am 30. VIII. (Abb. 5) und 24./25. (Abb. 4) untersucht. Mit dem nächtlichen Spaltenschluß, dem morgendlichen Anstieg der Spaltenweite zeigt sie eine klare Lichtabhängigkeit. Bemerkenswert erscheint der leichte Anstieg am frühen und der darauffolgende Abfall am späteren Nachmittag, die bei praktisch gleichbleibenden Lichtverhältnissen vor sich gehen.

6. *Homogyne alpina* zeigte ebenfalls eine starke Lichtabhängigkeit. Es wurde während eines trocken-sonnigen Tages (26. VIII.) untersucht. Die Temperatur stieg steil von 10,5° um 8,30^h auf 21,5° um 13,30^h, um dann etwas flacher wieder auf 13,2° um 19,30^h abzufallen. Die entsprechenden Werte der Luftfeuchtigkeit sind: 94%, 39%, 83%. Die Lichtmessung ergab: 11,30^h im Schatten 640 Lux, in der Sonne 4800 Lux; 12,30^h im Schatten 960 Lux, in der Sonne 17 600 Lux; 13,30^h im Schatten 1200 Lux, in der Sonne 16 300 Lux. Bis 12^h waren die Spalten geschlossen, dann waren an besonnten Stellen die Spalten weit offen (12^h und 13^h). Die Werte für die Spaltenweiten betrugen um 12^h im Schatten ½, in der Sonne 5; um 13^h im Schatten 0, in der Sonne 6; um 13,30^h im Schatten 5. Bei der letzten Messung können die Spalten durch die Nachwirkung der Besonnung im Schatten offen gewesen sein, denn nach 14,30^h, als der ganzen Standort wieder im Schatten lag, waren auch die Spalten wieder geschlossen und blieben es bis zum Ende der Untersuchung um 19,30^h.

An einem Regentag (29. VIII.), von dem für *Homogyne* leider kein vollständiger Tagesgang vorliegt, waren die Spalten bei geringeren als den oben angeführten Lichtintensitäten offen. Es hat also den Anschein, daß bei hoher Luftfeuchtigkeit eine geringere Lichtintensität zum weiten

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Öffnen der Spalten genügt als bei trockenem Wetter. Die Werte vom 29. lauten:

	14^h	16^h	18^h	20^h
Lux	2920	1200	80	—
Spaltenweite	6	5	1½	2

Nachtwerte nach 20^h liegen nicht vor. Am 25. wurde ab 6^h auch *Homogyne* infiltriert. Es zeigte sich erst um $7{,}30^h$ die erste eindeutige Infiltration.

8. Schließlich seien noch die Infiltrationsversuche im Verein mit Lichtmessungen an der Heidelbeere, *Vaccinium myrtillus* und der Preiselbeere, *Vaccinium vitis idaea* am 29. VIII. kurz besprochen. Fast den ganzen Tag über herrschte starke Bewölkung und Regen. Selten zeigte sich für kurze Zeit die Sonne. Ab 11^h wurde neben dem Standort im *Piceetum filicetosum* noch ein zweiter, auf einem Steilhang gelegener alternierend untersucht. Der zweite Standort war schütter mit Fichten, Latschen und Zirben bestanden und lichter und trockener als der erste. Die Heidelbeere ließ sich an beiden Standorten stärker infiltrieren als die Preiselbeere. Auf Standort 1 hatte *Vaccinium myrtillus* die Spalten fast während des ganzen Tages gleichweit offen (Stufe 5); nur um 18^h erfolgte ein ganz leichter Anstieg und darauf ein Abfall auf 4 um 20^h. Auf Standort 2 stimmte sowohl die Kurve der Spaltenweiten von *Vaccin. myrtillus* wie von *V. vitis idaea* mit dem Verlauf der Lichtkurve überein. Nur die bei voller Dunkelheit gemessenen Werte machen eine Ausnahme. Es trat nämlich kein vollständiger Spaltenschluß ein, sondern der Wert blieb auf der Höhe der vorhergehenden Messung um 17^h (4 bei der Heidelbeere, 3 bei der Preiselbeere). *Vaccinium vitis idaea* folgte auch auf Standort 1 genau der Lichtkurve, wieder mit Ausnahme der letzten Messung um 20^h, wo der Wert auf der Höhe von 18^h (3½) blieb. Zu beachten ist vielleicht noch der abendliche etwas stärkere Spaltenschluß der Preiselbeere auf dem helleren Standort. Gemäß den stärkeren Beleuchtungsdifferenzen war das Spaltenspiel auch bei der Preiselbeere auf Standort 2 lebhafter, als auf Standort 1.

Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse.

STÅLFELT (1929) hat die Stomatabewegungen in ihrer Abhängigkeit von den Außenfaktoren genau analysiert. Er unterscheidet passive Bewegungen, die durch Turgoränderungen der umgebenden Zellen, und aktive Bewegungen, die durch Turgoränderungen der Stomatazellen selbst hervorgerufen werden. Bei der passiven Öffnungsbewegung nimmt der Turgordruck der Zellen um die Stomata ab und der Binnendruck der Spaltöffnungszellen führt zum Öffnen der Spalte. Bei der passiven Schließbewegung nimmt umgekehrt der Druck des die Stomatazellen umgebenden Gewebes zu, die Stomatazellen werden passiv zusammengepreßt.

Meist spielen die aktiven Bewegungen eine entscheidende Rolle im Tagesablauf. STÅLFELT unterscheidet eine photoaktive Öffnungsbewegung, eine photoaktive Schließbewegung und eine hydroaktive Schließbewegung.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bei der photoaktiven Öffnungsbewegung bewirkt Belichtung eine Turgorerhöhung der Schließzellen und damit ein Öffnen des Spaltes; bei der photoaktiven Schließbewegung bewirkt Belichtungsabnahme eine Erniedrigung des Turgordruckes der Schließzellen und damit einen Spaltenschluß. Bei der hydroaktiven Schließbewegung werden die Schließzellen durch ein Wasserdefizit im Blatt zu einer Turgorerniedrigung und damit zu einem Spaltenschluß angereizt. Alle diese Turgoränderungen werden von den Außenfaktoren nicht direkt, sondern mittelbar auf enzymatischem Wege durch chemische Änderungen in der Zelle hervorgerufen.

Der tatsächliche Spaltenzustand resultiert nun aus mehreren widerstreitenden oder einander verstärkenden der oben beschriebenen Bewegungstendenzen. Besonders häufig treten die Tendenz zur photoaktiven Öffnungs- und die zur hydroaktiven Schließbewegung antagonistisch auf. Genaue Information und ausführliche Literaturhinweise zu diesen Fragen gibt STÅLFELT (1956) in seinem zusammenfassenden Artikel „Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen" im III. Band des Handbuches der Pflanzenphysiologie.

Gemäß dem oben gesagten ist eine vollkommene Übereinstimmung der Spaltenbewegungen mit einem Außenfaktor nur ausnahmsweise zu erwarten, da zu verschiedenen Tageszeiten meist verschiedene Außenfaktoren auf die Spaltenreaktion entscheidenden Einfluß gewinnen. Auch bei unseren Kurven folgt die Spaltenweite nirgends während eines ganzen Tagesganges streng einem Außenfaktor.

Versuchen wir nun die wichtigsten Ergebnisse unserer Untersuchungen herauszustellen:

1. Die meisten untersuchten Pflanzen (alle daraufhin untersuchten Farne) schließen in der Nacht die Spalten nicht vollständig.
2. Die größten Öffnungsweiten bei Tag übertrafen bei allen Objekten die größten Öffnungsweiten der Nacht, was wohl auf den Einfluß des Lichtes zurückgeführt werden darf. Es ist aber dabei zu beachten, daß bei großer Lufttrockenheit die Tageswerte auch unter die Nachtwerte herabgedrückt sein können (siehe *Athyrium alpestre* und *Nephrodium dryopteris)*.
3. Die untersuchten Blütenpfanzen zeigen eine deutlichere Lichtabhängigkeit als die Farne; aber auch bei diesen ist ein Lichteinfluß auf das Spaltenspiel unverkennbar.
4. Die Spaltenweite kann auch während der Nacht, bei relativ konstanten Umweltbedingungen nicht unbeträchtlich schwanken. Vielleicht sind innere, enzymatische Vorgänge dafür verantwortlich.
5. Bei der Transpiration der Farne fallen die niedrigen Werte auf (meist unter 1% des Frischgewichts pro Minute). Dabei st aber zu beachten, daß die Farnwedel eine sehr große Transpirationsfläche bieten.

Auf die Spaltöffnungszustände der Farne finden sich in der Literatur kaum Hinweise. Nur REUTER (1941) geht in ihrer Arbeit über die Entwicklungsstadien der Spaltöffnungen von *Polypodium vulgare* auch auf die Stomatabewegungen ein (S. 333 u. 334). Sie untersuchte in Exsikkatoren mit verschiedener Luftfeuchtigkeit (zwischen 83% und 100%) die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spaltöffnungszustände von *Polypodium vulgare* und von *Tradescantia zebrina* parallel im Dunkeln und im Licht. Während sich bei *Tradescantia* der Lichteinfluß deutlich geltend machte, zeigte die Spaltenweite von *Polypodium* nur eine Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit, aber keine merkliche vom Licht. Im Gegensatz zu *Tradescantia* erfahren auch mehrere protoplasmatische Eigenschaften beim Öffnen der Spalte unter Lichteinfluß keine Veränderung. U. a. zeigt sich kein nachweisbarer Unterschied im Stärkegehalt der offen und der geschlossenen Spalten. Im Hinblick darauf wäre eine Erklärungsmöglichkeit die, daß die Spaltöffnungsbewegungen von *Polypodium vulgare* vom hydropassiven Reaktionssystem beherrscht werden (S. 341). Die Verfasserin zieht aber auch die Möglichkeit in Betracht, daß bei dem primitiven Spaltöffnungssystem von *Polypodium* andere Reaktionsverhältnisse vorliegen, als bei den Blütenpflanzen.

Vergleichen wir das oben Gesagte mit unseren Ergebnissen, so ergibt sich mit dem nächtlichen Offenhalten der Spalten bei den Farnen des Märchenwaldes wohl eine gewisse Übereinstimmung, andererseits erscheint es befremdlich, daß unsere Farne, die stärker hygrophil sind als *Polypodium vulgare* doch mit großer Wahrscheinlichkeit ein vom Licht beeinflußtes Spaltenspiel zeigen, während REUTER einen solchen Einfluß bei *Polypodium* nicht nachweisen konnte. Es ist aber immerhin möglich, daß bei der von REUTER angewandten Untersuchungsmethode ein geringfügiger Lichteinfluß nicht erfaßt wurde. Die Verfasserin läßt die Möglichkeit eines Lichteinflusses auch ausdrücklich offen.

Bezüglich des Stomataverhaltens der verschiedenen Pflanzen wurden von LOFTFIELD (zitiert nach STÅLFELT, 1956, S. 396) drei verschiedene Typen aufgestellt:

1. Der Getreidetypus: Die Spalten sind nur am Tage geöffnet.

2. Der Luzernetypus: Bei günstigen Verhältnissen sind die Spalten bei Tage geöffnet, bei Nacht geschlossen. Ungünstige Wasserverhältnisse zwingen zu einem ganzen oder partiellen Spaltenschluß während des Tages und können im Extremfall zu einer Umkehr des Rhythmus führen, sodaß die Spalten während des Tages geschlossen und während der Nacht offen sind.

3. Der nach der Hauptversuchspflanze von LOFTFIELD von STÅLFELT so genannte Kartoffeltypus: Hier sind unter günstigen Verhältnissen die Spalten Tag und Nacht geöffnet. Ungünstige Verhältnisse können aber auch hier einen Spaltenschluß am Tag erzwingen.

STÅLFELT hebt hervor, daß es viele Übergänge zwischen den Typen gibt und daß je nach den ökologischen Verhältnissen an derselben Pflanze verschiedene Typen auftreten können (vgl. dazu die von WEBER 1923 für die Roßkastanie aufgestellten Wettertypen).

Unter Einrechnung dieser Vorbehalte kann wohl gesagt werden, daß die Mehrzahl unserer untersuchten Pflanzen einem Typus angehört, der dem Kartoffeltypus nahesteht. Ganz aus diesem Rahmen fällt *Calamagrostis villosa,* die, gemäß ihrer systematischen Stellung, dem Getreidetypus angehört. Auch *Homogyne* verhält sich abweichend, ist aber noch zu wenig untersucht, um sie einem Typus zuordnen zu können.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Es war zu erwarten, daß unter den gleichartigen ökologischen Verhältnissen eines Standortes auch das Spaltenspiel der Pflanzen gemeinsame Grundzüge aufweisen würde; keinesfalls erzwingt aber der Standort eine völlige Einheitlichkeit des Spaltöffnungsverhaltens (siehe *Calamagrostis)* [1]). Es ist ja auch von vornherein zu erwarten, daß der Mannigfaltigkeit der morphologischen Lebensformen einer Pflanzengesellschaft auch eine Mannigfaltigkeit der physiologischen Typen entspricht. Sicherlich ist aber auch hier das Mischungsverhältnis der einzelnen Typen ebenso charakteristisch wie das Lebensformenspektrum. Selbstverständlich stößt die Typisierung eines so plastischen Reaktionssystems, wie es die Spaltöffnungsbewegungen sind, auf erhebliche Schwierigkeiten und kann in befriedigender Weise erst gelöst werden, wenn man das Verhalten vieler Pflanzenarten während der ganzen Vegetationsperiode und zu den verschiedensten Wetterlagen kennt. Es wäre dabei vielleicht auch mehr, als es bisher geschehen ist, darauf zu achten, daß die Pflanzen an ihrem natürlichen Standort untersucht werden.

Anhang.

Zur Autökologie und Soziologie der einzelnen Farne (unter Mitarbeit von G. WENDELBERGER).

Anhangsweise sollen noch die in dieser, oder den beiden vorausgehenden Arbeiten (HÖFLER und WENDELBERGER, bzw. WÈNDÈLBÉRGÉR) genannten Farne in Bezug auf ihr soziologisch-ökologisches Verhalten besprochen werden. Den bisher gebrauchten wissenschaftlichen Namen (nach FRITSCH' Exkursionsflora, 3. Auflage 1922) sind in Klammern die nach dem Catalogus Florae Austriae (JANCHEN 1956, 1959) gültigen Namen beigegeben. Die weiteren, meist zahlreichen Synonyme bitten wir dem Catalogus zu entnehmen. Die Bezeichnung der Arealtypen wurde von MEUSEL (1943), bzw. OBERDORFER (1949) übernommen. Die allgemeinen soziologischen und ökologischen Angaben stammen ebenfalls aus OBERDORFER. Außerdem wurden zu Rate gezogen: „Illustrierte Flora von Mitteleuropa" von HEGI, „Die Farnpflanzen" von LUERSSEN in „Rabenhorst' Kryptogamenflora", die „Kleine Kryptogamenflora", Bd. IV. von GAMS und die Farnbücher von FULKAREK und von WEYMAR.

Athyrium alpestre (Hoppe) Milde [= *A. distentifolium* Tausch.]. — Gebirgs-Frauenfarn. — Amphiboreal — montan — ozeanisch. — MEUSEL. — Subalpine bis alpine Region der Mittel- und Hochgebirge, manchmal bis 700—800 m herabsteigend. Bergwälder und Hochstaudenfluren. Auf gut durchlüfteten, nährstoffreichen Lehmböden in schneereichen, schattigen Lagen; kalkmeidend. Im Fagion (Acereto-Fagetum) und Adenostylion (Alnetum viridis). Im untersuchten Gebiet Differentialart des Piceetum subalpinum filicetosum; hier in Muldenlagen faziesbildend.

Athyrium filix-femina (L.) Roth. — Wald-Frauenfarn. — Mit ± geschlossenem amphi (arktisch) boreal-boreomeridionalem (-meridionalem) Breitgürtelareal (holarktisch). — MEUSEL. — Von der Ebene bis (ver-

[1]) Ein drastisches Beispiel verschiedenen Verhaltens der Spaltöffnungen bei gleichem Standort bringt BIEBL 1951.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

einzelt) in die alpine Region. Verbreitungsschwerpunkt in staudenreichen Buchen-Tannen-Waldgesellschaften. Auf gut durchlüfteten, nähstoffreichen, aber kalkarmen Lehmböden. Im Gebiet lokale Charakterart des Athyrietum filicis feminae (Farnhalden), wo sie auch Fazies bildet. Vereinzelt auch im Piceetum subalpinum filicetosum, Var. von Adenostyles alliariae und Cicerbita alpina.

Blechnum spicant (L.) Roth [= *Lomaria spicant* (L.) Desv.] — Rippenfarn. — Amphiboreal-montan-ozeanisch (boreal-boreomeridional). — MEUSEL. — Vorwiegend in Nadelwäldern, aber auch in feuchten und bodensauren Laubwaldgeselschaften; Rohhumuspflanze. Regionale Vaccinio-Piceion-Art. Im Gebiet Differentialart des Piceetum subalpinum blechnetosum.

Nephrodium austriacum (Jaq.) Fritsch [= *Dryopteris dilatata* (G. F. Hoffmann) A. Gray.]. — Großer Dornfarn. — Eurasisch (-subozeanisch). — OBERDORFER. — In frischen, meist krautreichen Buchen- und Buchen-Tannen-Fichten-Mischwäldern, auch in moosige Piceeten übergreifend. Auf mäßig sauren, feinerdereichen Böden mit Moderhumus. Fagion-Verbands-Charakterart. Im untersuchten Gebiet Differentialart des Piceetum subalpinum filicetosum. Tritt stellenweise faziell auf.

Nephrodium dryopteris (L.) Michx. [= *Thelypteris dryopteris* (L.) Slosson.]. — Eichenfarn. — Nordisch (-subozeanisch), circumpolar. — OBERDORFER. — Am häufigsten in der oberen Bergstufe, hauptsächlich in Buchen- und Buchen-Tannen-Fichten-Mischwäldern. Liebt kühlen, leicht wasserzügigen, kalkarmen Boden mit modriger Humuszersetzung. Nach WEYMAR „Hinsichtlich der Nährsalzverhältnisse des Standortes einer der anspruchslosesten Farne". Fagion-Verbands-Charakterart; auch in Piceeten übergreifend. Im Gebiet Differentialart des Piceetum subalpinum filicetosum, in der Athyrium alpestre — Fazies ausklingend.

Nephrodium filix mas (L.) Rich. [= *Dryopteris filix mas* (L.) Schott.]. — Echter Wurmfarn. — Eurasiatisch, circumpolar. — OBERDORFER. — Von der Ebene bis (vereinzelt) in die alpine Stufe. In Laub- und Nadelwäldern. Auf frischen, nährstoffreichen Böden der verschiedensten Unterlagen. Im Gebiet Differentialart des Athyrietum filicis feminae, Var. von Milium effusum und hier auch faziesbildend: Reste des Ausgangswaldes.

Nephrodium oreopteris (Ehrh.) Desv. [= *Thelypteris limbosperma* (All.) H. P. Fuchs]. — Bergfarm. — Amphiboreal-montan-ozeanisch (subboreal-boreomeridional). — MEUSEL. — Vor allem in der montanen und subalpinen Region. Auf überrieselten, sauren, aber mineralkräftigen Böden in luftfeuchtem Klima. Schwerpunkt in Fagion-Gesellschaften, außerdem im Alnetum viridis und seinen Degradationsstadien. Im Gebiet Differentialart des Piceetum subalpinum blechnetosum.

Nephrodium phegopteris (L.) Prantl [= *Thelypteris phegopteris* (L.) Slosson.]. — Buchenfarn. — Nordisch (-subozeanisch), circumpolar. — OBERDORFER. — Von der Ebene bis in die alpine Region, Schwerpunkt in der oberen Montanstufe. Kalkmeidende Moderpflanze, die jedoch nähr-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

stoffreichen, wasserzügigen Boden liebt. Bezeichnend für die Buchenstufe, vielleicht Fagion-Verbandscharakterart. Nach FUKAREK mehr im Eichen-Hainbuchenwald, als im Buchenwald. (Dies gilt wohl nur für Norddeutschland.) Im untersuchten Gebiet im Piceetum subalpinum filicetosum im humosen Mullboden um Baumstrünke oder in Felsnischen.

Im Gegensatz zur Fichte (nach MEUSEL eurasisch-boreal-montan-kontinental) haben die meisten der aufgezählten Farne ozeanische Areale inne, und auch ihr soziologischer Schwerpunkt liegt meist nicht im Piceetum. Einzig *Blechnum* wächst zumindest im Alpenraum vorwiegend im Fichtenwald. Aber in seiner Gesamtverbreitung weicht es als ozeanische Pflanze wesentlich von der Fichte ab. Nach MEUSEL (S. 247) engt sich von Westen nach Osten seine soziologische Amplitude ein. Die Bindung an den alpinen Fichtenwald rührt wohl hauptsächlich von den Bodenansprüchen her, insbesondere von der Fähigkeit sauren Humus und stagnierende Nässe zu ertragen.

Die typischen Farne des Piceetum subalpinum filicetosum haben nur eine lose Bindung an die Fichte. Es handelt sich um ein randliches Überlappen sowohl der geographischen Areale, wie der soziologisch-ökologischen Amplituden der Farne einerseits und der Fichte andererseits. Dies macht auch die deutlichen Beziehungen des Piceetum filicetosum zu den Farnhalden (Athyrietum filicis feminae) und den Hochstaudenfluren (Adenostylion), insbesonders dem Alnetum viridis, verständlich.

Bezüglich ihrer Feuchtigkteis- und Nährstoffansprüche lassen sich die drei Großfarne des Piceetum subalpinum filicetosum in folgende ökologische Reihe bringen: Die anspruchsvollste Art ist *Athyrium filix femina.* Sie verlangt starken Zug mineralführenden Wassers und tritt daher vorzugsweise in Bachnähe oder in durchrieselten Blockhalden auf (siehe Farnhänge). Es mag sein, daß der Wald-Frauenfarn in den kühlen Hochlagen auch schon so lichtbedürftig ist, daß er im Bestand der Konkurrenz des Alpen-Frauenfarns nur an den besten Standorten gewachsen ist. Dies würde vielleicht das vereinzelte Auftreten im Piceetum filicetosum und das gesellige Vorkommen im Freiland (Farnhänge) erklären. *Athyrium alpestre,* im Gegensatz zu *Athyrium filix femina* im untersuchten Gebiet in seiner optimalen Höhenstufe, gibt sich schon mit etwas geringerem Wasserzug zufrieden und dominiert vor allem in den kühl-feuchten Muldenlagen des Piceetum s. filicetosum. *Nephrodium austriacum* schließlich, weist schon physiognomisch eine derbere Konsistenz auf als die beiden Athyrium-Arten und besiedelt in einzelnen Büschen auch hoch aufgetürmte Blockhalden im Talgrund, die keinen Wasserzug von oben empfangen. Hier wurzelt es in den relativ tiefgründigen Humusansammlungen zwischen den Blöcken.

Die kleinwüchsigen Arten sind auf Standorte angewiesen, die den konkurrenzkräftigen Groß-Farnen nicht zugänglich sind. Der anspruchsvolle Buchenfarn braucht Mull-Humus und einen vor Austrocknung geschützten Standort. Er tritt daher hauptsächlich in Felsnischen, oder auch an Baumstrünken auf, also auf Standorten, die den Groß-Farnen zu wenig Raum bieten. Der anspruchslose Eichenfarn besiedelt die beiden, schon

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

oben (S. 151) beschriebenen Standorte auf den Felsblöcken, bzw. an ihrem Grunde, die den Groß-Farnen zu wenig Nährboden, bzw. zu wenig Licht bieten.

Literatur.

BIEBL, R., 1951: Freilandbeobachtungen an Spaltöffnungen von *Hydrocharis*, *Nymphaea* und *Nuphar*. Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien, 92, 249—253.

— 1954: Lichtgenuß und Strahlenempfindlichkeit einiger Schattenmoose. Ö.B.Z. 101, 502—538. Wien.

FRITSCH, K., 1922: Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete. 3. Aufl. C. Gerold's Sohn, Wien u. Leipzig.

FUKAREK, F., 1955: Die Farne. Neue Brehm-Bücherei, H. 156, A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.

GAMS, H., 1957: Kleine Kryptogamenflora, Bd. IV, 4. Aufl. Die Moos- und Farnpflanzen. G. Fischer, Stuttgart.

GUTTENBERG, H., 1955: Lehrbuch der allgemeinen Botanik, 4. Aufl., Akademie Verlag, Berlin.

HABERLANDT, G., 1924: Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl., W. Engelmann, Leipzig.

HEGI, G., 1906: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. I. A. Pichler's Witwe u. Sohn, Wien.

HERZOG, TH. u. HÖFLER, K., 1944: Kalkmoosgesellschaften um Golling. Hedwigia 82, 1—92. Dresden.

HÖFLER, K. u. WENDELBERGER, G., 1960: Botanische Exkursion nach dem „Märchenwald" im Amertal. Verh. d. Zool. Bot. Ges. 100, 112—145. Wien.

HÖLZL, J., 1955: Über Streuung der Transpirationswerte bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei artgleichen Pflanzen eines Bestandes. Sitzber. Öst. Akad. d. Wiss., Math.-natw. Kl., Abt. I, Bd. 164, H. 9, 659—721. Wien.

JANCHEN, E., 1956, 1959: Catalogus Florae Austriae. I. Teil, Pteridophyten u. Anthophyten. H. 1, H. 4, Springer, Wien.

LOFTFIELD, G., 1921: The behaviour of stomata. Carnegie Inst. Publ. 314.

LUERSSEN, CHR., 1889: Die Farnpflanzen oder Gefäßbündel-Kryptogamen. — In: L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. Bd. III, E. Kummer, Leipzig.

OBERDORFER, E., 1949: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. E. Ulmer, Stuttgart z. Z. Ludwigsburg.

OGURA, Y., 1938: Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. — In: K. Linsbauer. — Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., Bd. VII. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

PORSCH, O., 1905: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. G. Fischer, Jena.

REUTER, L., 1941: Beobachtungen an den Spaltöffnungen von *Polypodium vulgare* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Protoplasma 36, 321—344. Berlin.

STÅLFELT, M. G., 1929: Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. Planta 8, 287—340. Berlin.

— 1956: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. — In: W. Ruhland. — Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. III, 351—426. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

WEBER, F., 1923: Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. Ö.B.Z. 72, 140—145, 43—57, Wien.

WENDELBERGER, G., 1960: Farnhalden im Amertal. Verh. d. Zool. Bot. Ges. 100, Wien.

WEYMAR, H., 1958: Buch der Farne, Bärlappe und Schachtelhalme. 2. Aufl. Neumann, Radebeul und Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1960

Band/Volume: 100

Autor(en)/Author(s): Hübl Erich

Artikel/Article: Spaltöfnungsstudien an Farnen des "Märchenwaldes" im Amertal 146-161