Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen.

Von **W. S. Iljin.**

Die Pflanzen der Steppen-, Halbwüsten- und Wüstengebiete haben oft an bedeutenden Wassermangel zu leiden, welcher einen dermaßen starken Wasserverlust zur Folge hat, daß die Pflanzenorgane ihren Turgor verlieren und formlos hängen bleiben. Einige Forscher[1]) haben systematische Quantitativmessungen ausgeführt, welche zeigten, daß die Pflanzen in gewissen Momenten große Wassermengen verlieren. Beim Studium der Frage über den Einfluß des Wassermangels auf den Kohlenstoffwechsel wollte ich feststellen, wie groß der Wasserverlust bei den in den Steppen des Gouvernements Jekaterinoslaw, wo meine Versuche meistenteils angestellt wurden, wachsenden Pflanzen zu sein pflegt. Einen Teil dieser Versuchsergebnisse werde ich im nachfolgenden angeben.

So war z. B. der 29. Juni 1917, als die relative Feuchtigkeit nur 21% erreichte, besonders trocken. Die Blätter vieler Kultur- und wildwachsenden Pflanzen verwelkten. Zur Bestimmung des Grades der Entwässerung wurde der Wassergehalt in den Blättern erstens mitten am Tage und zweitens am darauffolgenden Morgen, als die Pflanzen mit Tau bedeckt waren und einen normalen Turgor hatten, bestimmt. Im Vergleich mit dem letzteren fehlte bei Plantago media 49% Wasser, bei Phlomis tuberosus 44%, bei Hesperis tristis 36%, bei Phlomis pungens 32%, bei Vicia Faba 27% und bei Papaver somniferum 24%, d. h. die Blätter verloren $^1/_2$, $^1/_3$ und $^1/_4$ ihres Wassergehaltes, wobei man diese Zahlen als verringerte ansehen kann, da die darauffolgenden Beobachtungen zeigten, daß während der Dürreperiode im Laufe von Tag und Nacht der Wassergehalt seinen normalen Betrag nicht erreicht. Das Wasserdefizit war nicht bei allen Arten gleich. Dieser Umstand

1) Livington, B. E. and Brown, W. H., Johs. Hopkins Univ. Circ. 242, 1912.

könnte dadurch erklärt werden, daß nicht alle Arten von demselben Vegetationsort genommen wurden, und daß folglich die Bedingungen der Wasserversorgung wesentlich voneinander abwichen. Bei gleicher Transpiration durch die oberirdischen Teile werden die in trockenen Böden wachsenden Pflanzen mehr an Wassermangel zu leiden haben. Selbst bei gemeinsamer Vegetation werden die Arten mit einem relativ mehr entwickelten, bis in feuchtere Bodenschichten reichenden Wurzelsystem eine größere Wassermenge aufnehmen und dieselbe besser ausnützen. Die Wasserversorgung wird nicht nur durch morphologische Besonderheiten, sondern auch durch physiologische Eigenschaften der Zellen, welche das Wasser aus dem Boden schöpfen, beeinflußt, wie z. B. durch ihre osmotische Kraft[1]). Im allgemeinen hängt der Entwässerungsgrad der oberirdischen Organe von dem Verhältnis des Wasserverlustes zur Zufuhr ab, wobei die verschiedenen Schutzvorrichtungen eine große Rolle spielen.

Jedoch weisen die nach der obenangegebenen Methode angestellten Beobachtungen einige Mängel auf. Erstens können, wie schon gesagt wurde, auch in Morgenstunden während der Dürreperiode die Blätter noch lange nicht mit Wasser gesättigt sein; zweitens kann die Ungenauigkeit von individuellen Schwankungen herrühren; zahlreiche Beobachtungen zeigten, daß die Blätter ein und derselben Art bei gleichen Vegetationsbedingungen verschiedene Wassermengen bei vollständiger Sättigung enthalten, und daß die Schwankungen sehr bedeutend sein können, weshalb auch der prozentuale Fehler groß ist. Deshalb wog ich im nachfolgenden ein und dieselben Blätter zunächst in frischem Zustand unmittelbar nach dem Abtrennen von der Wurzel, tauchte hierauf ihre Blattstiele in Wasser ein und übertrug sie in feuchte Atmosphäre, wo die Blätter mit Wasser gesättigt wurden; nach einer zweiten Wägung in frischem Zustande trocknete ich die Blätter vollständig aus und wog sie von neuem. Auf diese Weise wurde der Fehler infolge der individuellen Schwankungen ausgeschaltet, außerdem ging ich immer von dem konstanten Betrag der vollständigen Sättigung aus, was für die Versuche mit der Kohlenstoffassimilation von hoher Wichtigkeit war, da die Zahlen nicht mehr zufälligen Charakter hatten.

Zur Erläuterung will ich einen Versuch beschreiben, in dem einige ihren biologischen Eigenschaften nach voneinander abweichende und in verschiedenen Standorten — in Steppen und an Abhängen, auf

---

1) Fitting, H., Zeitschr. f. Botan. III, 1911. — Iljin, W. S., The Journ. of Ecology IV, 2, 1916 und Travaux Soc. Imp. d. Natur. de St. Pétersb. XLVII, 1916.

feuchten Wiesen und in Sümpfen — wachsende Pflanzen untersucht wurden. Proben wurden um 6, 11, 14 und 18 Uhr entnommen. Es ergab sich (s. Tabelle 1), daß in allen Perioden die Pflanzen an größerem oder kleinerem Wassermangel leiden können. Sogar in den Morgenstunden, wenn die Blätter mit Tau bedeckt waren, fehlten bis zur vollständigen Sättigung 10—20 %, gegen Mittag wird der Wassermangel größer, und nur am Abend läßt sich eine kleine Abnahme beobachten. Sogar bei Sumpfpflanzen, wo das Wurzelsystem vollständig in Wasser getaucht ist, vermag die Tagestranspiration nicht durch das Einsaugen gedeckt zu werden. Jedoch ist der Grad der Entwässerung bei den genannten Pflanzen verhältnismäßig gering und beeinflußt die physiologischen Funktionen wahrscheinlich nur sehr wenig. In Steppen und an Abhängen ist das Defizit größer, so verblieben z. B. Plantago major, Vicia Faba und zum Teil Plantago media den ganzen Tag in

Tabelle 1.

	Standort	Wassermangel in %			
		6 Std.	11 Std.	14 Std.	18 Std.
Alisma plantago L.	Sumpf	½	—	5	11
Rumex confertus Willd.	Wiese	4	7	8	9
Plantago major L.	„	3	4	9	20
Centaurea scabiosa L.	Abhang	14	15	14	16
Salvia silvestris L.	„	10	19	—	14
Marrubium praecox Janca	„	16	24	25	23
Phlomis pungens Willd.	„	20	30	31	25
Plantago media L.	Steppe	13	17	27	25
Vicia Faba L.	„	15	29	35	—
Plantago major L.	„	19	35	40	39

verwelktem Zustande, und der Wassermangel betrug bei ihnen mehr als 30 %. Bei anderen Arten ließ sich äußerlich kein Welken beobachten, was in der größeren Festigkeit ihrer Gewebe seinen Grund haben konnte. Es behalten z. B. die Blätter von Phlomis pungens, an trockenem Orte entwickelt, ihre Form bei, auch wenn ihnen die Wasserzufuhr abgeschnitten wird. Dasselbe ist in größerem oder geringerem Maße auch bei anderen Steppenpflanzen der Fall. Aus dieser und der vorhergehenden Beobachtung geht hervor, daß nicht alle Pflanzenarten unter Wassermangel in gleichem Grade leiden; so verloren z. B. Salvia silvestris und Centaurea scabiosa, die in den Jekaterinoslawschen Steppen gewöhnlich gut gedeihen, mehr als zweimal weniger Wasser als der ausschließlich an feuchten Standorten wachsende Plantago major;

in der Steppe gibt es nur einzelne Exemplare dieser Pflanze, und diese verlieren ihren Turgor während der Dürreperiode sehr leicht. Beim Wachstum auf der Wiese verlor diese Pflanze im meinen Versuchen 4—9%, auf der Steppe aber 35—40%. Diese Zahlen zeigen deutlich, in welch gefährliche Lage die Pflanze kommt, wenn sie in Existenzbedingungen übertragen wird, die ihrer Organisation nicht entsprechen. Die angeschnittene Frage ist von großem Interesse für die Ökologie, doch ging ich darauf nicht weiter ein, sondern wollte nur feststellen, mit welchen Größen man es zu tun hat und bis zu welchem Entwässerungsgrad man bei experimentellen Untersuchungen gehen muß.

Bei fortschreitender Entwässerung durchwandert die Pflanze verschiedene Stadien von Veränderungen im Verlaufe physiologischer Prozesse. In bezug auf die Kohlenstoffassimilation kann man drei Hauptstadien unterscheiden. Wenn die Entwässerung noch verhältnismäßig gering ist, so wird die Hemmung der Assimilation dadurch bedingt, daß die in feuchter Atmosphäre weit geöffneten Spaltöffnungen sich allmählich schließen, und daß dadurch der freie Zutritt der Kohlensäure verhindert wird. Treiben wir die Entwässerung weiter, und rufen wir das Verwelken der Pflanze hervor, so kann außer der Verminderung der lichtabsorbierenden Fläche die Unterdrückung der Photosynthese durch den Umstand bewirkt werden, daß innerhalb der lebenden Zelle pathologische Prozesse beginnen, welche schließlich zu einem Absterben des lebendigen Inhaltes führen; man muß jedoch annehmen, daß die Zelle nicht nur in zwei Zuständen — dem normalen und dem abgestorbenen — denkbar ist, sondern daß auch ein Zwischenzustand existiert, wenn der Organismus noch lebendig ist, die Aktivität seiner einzelnen Teile aber bedeutend herabgesetzt ist und er wie eine verdorbene und abgenutzte Maschine arbeitet. Versetzen wir jetzt die Pflanze wieder in ihren Anfangszustand und führen derselben Wasser in genügender Menge zu, so kehrt sie, falls die vorhergehende Unterdrückung schwach gewesen, leicht in den Anfangszustand zurück und wird normal funktionieren — die Reaktion wird umkehrbar sein; wurde aber die Entwässerung zu weit getrieben, so verschwindet die Umkehrbarkeit entweder vollständig oder tritt nur nach einem langen Zeitraum ein; aus meiner anderen Arbeit ist bekannt, daß bei starker Entwässerung die Spaltöffnungen entweder vollständig absterben oder aufhören normal zu funktionieren; dasselbe kann mit dem Assimilationsparenchym vorkommen.

In gegenwärtiger Abhandlung gebe ich Untersuchungen wieder, die sich auf die drei genannten Zustände der Pflanze beziehen: erstens

wurden Beobachtungen über den Einfluß des Öffnungsgrades der Spaltöffnungen auf die Assimilationsenergie der Kohlensäure angestellt, zweitens wurde der Einfluß des Welkens und drittens die Assimilationsfähigkeit der Blätter, welche man zunächst verwelken ließ und dann wieder in genügender Menge mit Wasser versorgte, so daß sie ihrem äußeren Aussehen nach sich in nichts von normalen Blättern unterschieden, untersucht.

Schon Sachs hat beobachtet, daß welke Laubblätter, deren Spaltöffnungen geschlossen sind, keine Stärke mehr zu bilden vermögen. Kreusler[1]) hat gezeigt, daß die Pflanzen in trockener Luft erheblich schwächer assimilieren als in genügend feuchter Atmosphäre, sofern der Transpirationsverlust nicht sofort wieder gedeckt werden kann. Die Untersuchungen von Déhérain und Maquenne[2]) haben gleichfalls gezeigt, wie sehr die Energie der Kohlensäureaufnahme durch Blätter mit dem Wassergehalt der Organe variiert. Sind gar die Blätter wirklich welk, so hört, wie Nagamatz[3]) beobachtet hat, die Assimilation ganz auf. Auch nach künstlicher Verklebung der Spaltöffnungen unterbleibt nach Stahls[4]) Versuchen die Stärkebildung. Die Assimilation der Moose und Flechten ist nach Jönsson[5]), Bastit[6]) und Jumelle[7]) sehr empfindlich gegen Feuchtigkeitsschwankungen.

Die Methode, mit deren Hilfe die Energie der Photosynthese bestimmt wurde, war die folgende: Die untersuchten Blätterteile wurden in flachwandige Glasgefäße eingeschlossen, wohin ein genau gemessenes, mit Wasserdämpfen gesättigtes Luftvolumen mit einem genau bekannten Kohlensäuregehalt, gewöhnlich ungefähr 6 %, eingeführt wurde; die Gefäße wurden mit Quecksilber verschlossen und zerstreutem Licht ausgesetzt. Die Exposition dauerte je nach den gestellten Forderungen verschieden lang; einleitende Untersuchungen zeigten, daß die Spaltöffnungen des ausgeschnittenen und in das Gefäß eingeschlossenen Blattes allmählich ihre Öffnung verringerten, was nach Verlauf von 5—10 Min. sichtbarer wurde; deshalb betrug die Expositionsdauer in den Versuchen, welche die Prüfung des Einflusses des Öffnungs-

---

1) Kreusler, Landw. Jahrbücher XIV, 1885.
2) Déhérain et Maquenne, Compt. rend. CIII, 1886.
3) Nagamatz, Arb. Würzburg, 3, 1887.
4) Stahl, Botan. Ztg. 1894.
5) Jönsson, Compt. rend. CXIX, 1894.
6) Bastit, Rev. génér. de Botan. III, 1891.
7) Jumelle, Ebenda IV, 1892 und Compt. rend. CXII, CXIII, 1891.

grades der Stomata auf die Energie der Photosynthese bezweckte, 5—10 Min. (größtenteils 5 Min.); während dieser Zeit konnten die Blätterausschnitte 0,30—1,00% der Kohlensäure assimilieren, wobei der Fehler bei der Bestimmung nicht 0,02—0,04% überschritt. Wurde aber der Einfluß des Welkens untersucht, so wurden Blätter mit geschlossenen Spaltöffnungen genommen, da dieser Faktor unangenehme Änderungen zur Folge haben könnte; außerdem dauerte die Exposition gewöhnlich 1 Stunde, um vollständig gewiß zu sein, daß die Stomata geschlossen sind, und um einen energischeren Kohlensäurezerfall zu erreichen, da gewöhnlich unter diesen Bedingungen die Photosynthese natürlicherweise eine Abschwächung erlitt.

Das Öffnen der Stomata wurde mittels des modifizierten Darwinschen Porometers bestimmt, wo das Durchlässigkeitsvermögen der Spaltöffnungen mit Hilfe der Geschwindigkeit des Fallens der Wassersäule gemessen wird — je weiter die Spaltöffnungen geöffnet sind, um so schneller senkt sich die Säule, bei geschlossenen Spaltöffnungen bleibt dieselbe unbeweglich. Die Geschwindigkeit des Fallens der Wassersäule wird in Sekunden ausgedrückt, die Zahlen geben an, wieviel Sekunden die Wassersäule zum Zurücklegen einer Strecke von 5 cm braucht; je weiter also die Stomata geöffnet sind, desto kleiner werden die entsprechenden, den Grad der Öffnung angebenden Zahlen sein. Die Versuche wurden an einer begrenzten Anzahl von Arten angestellt, wobei festgestellt wurde, daß bei sämtlichen Arten auf symmetrischen Blatthälften die Stomata gleich weit geöffnet waren; aus diesem Grunde wurde von einer Hälfte die Probe für das Porometer, von der anderen für die Messung der Energie der Photosynthese entnommen.

Zunächst will ich den Einfluß des Öffnungsgrades der Stomata untersuchen. Einleitende Versuche zeigten, daß auf ein und demselben Blatte die Spaltöffnungen gleich oder verschieden weit geöffnet sein können; letzteres läßt sich in den Momenten beobachten, wenn das Schließen der Spaltöffnungen beginnt. In gleicher Weise kann auch auf einzelnen Blättern ein und desselben Exemplars der Öffnungsgrad sehr verschieden sein.

1. Versuch. Ein Blatt von Senecio doria befand sich in feuchter Atmosphäre. Die aus der Mitte und aus dem oberen Teil des Blattes entnommenen Proben zeigten, daß die Spaltöffnungen ungefähr gleich weit geöffnet waren; der Öffnungsgrad wurde durch die Werte 8" und 9" dargestellt, Kohlensäure wurde, auf 1 Stunde und pro 1 g Trockengewicht

bezogen, 14,3 und 14,6 cm^3, und auf 1 Stunde und pro 1 cm^2 umgerechnet 101 und 98 mm^3 assimiliert. Sowohl das Öffnen der Stomata, als auch die Energie der Photosynthese erwiesen sich als gleich groß.

Im nachfolgenden werde ich stets zwei Zahlen angeben: die eine, auf das Trockengewicht bezogen, wobei als Einheit 1 g Trockengewicht gewählt wurde, und das Quantum der zerlegten Kohlensäure in cm^3 ausgedrückt, bei 0° C und 760 Luftdruck; der zweite Zahlenwert bezieht sich auf die Fläche, wobei als Einheit 1 cm^2 angenommen wurde; die Menge der assimilierten Kohlensäure wurde im mm^3 gemessen; außerdem wurden beide Ausdrücke auf 1 Stunde umgerechnet. Ferner werde ich noch Verhältniszahlen anführen, bei denen der Maximalwert der Photosynthese gleich 100 angenommen wurde.

2. Versuch. Es wurden drei Proben vom Blatte Senecio doria längs der Mittelader — oben, in der Mitte und am Anfang — entnommen. Die Öffnung der Stomata betrug 10"—10"—12"; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 10,2—10,3—10,0, auf die Fläche = 7,9—7,9—7,9; das Verhältnis war = 100 : 100 : 100.

3. Versuch. Drei Proben vom Blatte Rumex acetosa wurden in derselben Weise, wie im vorhergehenden Versuche genommen. Die Spaltöffnungen = 18"—20"—22"; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 0,6 — 0,7 — 0,6, auf die Fläche = 69—64—69; das Verhältnis = 100 : 93 : 100.

Nunmehr untersuchen wir einige Fälle, wo die Stomata verschieden weit geöffnet waren.

4. Versuch. Oben und an der Basis eines Blattes von Senecio doria waren die Stomata geschlossen und in der Mitte desselben nur wenig geöffnet. Die Photosynthese war oben, an der Basis und in der Mitte auf Trockengewicht bezogen durch die Zahlen 7,0—7,1—9,0, auf Fläche umgerechnet durch 20—21—31 bezeichnet; das Verhältnis betrug 65 : 68 : 100; folglich erhöhte sogar ein unbedeutendes Öffnen die Photosynthese in bedeutendem Maße.

5. Versuch. Drei Proben von Rumex acetosa, mit verschieden weit geöffneten Spaltöffnungen, durch die Zahlen 20"—30"—34" ausgedrückt; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 0,58—0,54—0,36, auf die Fläche umgerechnet = 55—47—33; das Verhältnis war = 100 : 86 : 60.

Oben hatte ich gezeigt, daß bei zwei untersuchten Pflanzen bei gleich geöffneten Spaltöffnungen die Photosynthese mit gleicher Intensität vor sich ging, in vorliegendem Falle läßt sich feststellen, daß zugleich mit Verringerung der Öffnung auch die Fähigkeit, Kohlensäure zu assimilieren, bei den einzelnen Blatteilen abnimmt; zwischen diesen zwei Prozessen existiert ein äußerst enger Zusammenhang. Dasselbe

läßt sich bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei verschiedenen Exemplaren einer Art beobachten. Die im nachfolgenden beschriebenen Versuche wurden nicht im Laboratorium und nicht an abgeschnittenen Pflanzen, sondern unmittelbar in freier Natur angestellt.

6. Versuch. Es wurden vier Blätter von Rumex acetosa, welcher auf einer Wiese wuchs, mit gleich weit geöffneten Spaltöffnungen untersucht. Das Öffnen = 5"—5"—5"—6"; Kohlensäure wurde zerlegt: auf Trockengewicht bezogen = 12,5—12,6—12,7—12,6, auf die Fläche umgerechnet = 74—76—75—75. Die Energie der Photosynthese stimmte mit dem Öffnungsgrad der Spaltöffnungen überein.

7. Versuch. Es wurden Blätter eines auf einer Wiese wachsenden Exemplars von Rumex acetosa untersucht. Das Spaltöffnen = 7"—8"—8"—8"; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 14,3—14,2—13,7—14,3, auf Flächeneinheit umgerechnet = 73—76—73—72. Die Ergebnisse sind den vorhergehenden analog.

8. Versuch. Es wurde ein an einem trockeneren Ort wachsendes Exemplar von Rumex acetosa untersucht, dessen Stomata verschieden weit geöffnet waren = 32"—69"—95"; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 20,9—16,5—12,2; auf Flächeneinheit umgerechnet = 106—73—57; das Verhältnis betrug 100—69—54. Dem verschiedenen Durchlässigkeitsvermögen der Epidermis entsprechend änderte sich auch die Assimilationsenergie der einzelnen Blätter, ein Maximum des einen und des anderen finden wir bei ersterem und ein Minimum bei dem letzteren.

9. Versuch. Ähnlich wie in dem 7. Versuche wurde ein Blatt mit fast gleich weit geöffneten Spalten geprüft = 9"—9"—12"; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 28,7—28,5—27,4, auf Flächeneinheit umgerechnet = 142—142—138.

10. Versuch. Ein an einem trockenen Abhange wachsendes Exemplar Rumex acetosa wurde am Mittag eines heißen Tages geprüft, als bereits ein Schließen der Spaltöffnungen einsetzte. Beim obersten Blatt ließ sich ein Maximum des Öffnens beobachten, weiter nimmt es nach und nach ab und verschwindet beim unteren Blatt vollständig. Der Fall, wo die Stomata geschlossen sind, ist durch das Zeichen der Unendlichkeit ∞ gekennzeichnet. Die Öffnungsweite der Spalten ist durch die Zahlen 60"—170"—270"—∞" ausgedrückt; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 14,9 — 10,7 — 9,7 — 6,5, auf Flächeneinheit umgerechnet = 67—50—42—29; das Verhältnis war = 100 : 75 : 63 : 43. Wiederum ergibt sich vollständige Übereinstimmung zwischen dem Spaltöffnen und der Energie der Photosynthese.

Auf Grund der angeführten Versuche kann man erwarten, daß ein und dieselbe Art beim Wachsen an trockener Stelle viel schwächer den Kohlenstoff assimilieren wird, als es beim Wachsen an feuchten Orten der Fall wäre; im ersten Falle werden die Hautgewebe der

Pflanze viel weniger Kohlensäure aus der Luft durchlassen, da die Pflanze gezwungen werden wird, die Öffnung der Stomata zu verringern, um nicht durch Transpiration eine große Wassermenge zu verlieren, welch letztere ihr in begrenztem Maße zugeführt wird. Als Folge wird sich eine kleine Hemmung im Wachstum und in der Entwicklung der Pflanze ergeben. Ausgeführte Versuche bestätigten vollends diese Erwartungen.

11. Versuch. Es wurden je zwei Exemplare von Aster galatella und Centaurea scabiosa genommen, von denen das eine Paar auf der Wiese inmitten hohen Grases, das andere am Anfang eines Abhanges, wo sich Steppengewächs entwickelte, wuchs. Am letzteren Orte ließ sich für die Verbreitung von Centaurea scabiosa eine Grenze feststellen, Aster galatella konnte man auch an trockeneren und offenen Standorten vorfinden, d. h. diese Art zeigte gleichwie eine größere Beständigkeit gegen Dürre, und war der Unterschied im Spaltöffnen an den zwei verschiedenen Standorten der ersten Pflanze gegenüber unbedeutend. Von jedem Exemplar wurden je zwei Blätter genommen. Bei Aster galatella betrug das Öffnen auf der Wiese = 6"—7", in der Steppe = 9"—10"; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen auf der Wiese = 18,9—18,9, in der Steppe = 16,2—16,0; auf Flächeneinheit umgerechnet auf der Wiese = 195—189, in der Steppe = 171—171. Bei der gegebenen Art war die Abschwächung der Photosynthese verhältnismäßig gering, ein schrofferer Unterschied ergab sich bei Centaurea scabiosa, bei der Spaltöffnen auf der Wiese = 4"—4", in der Steppe = 18"—25" war; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen auf der Wiese = 15,9—15,4, in der Steppe = 6,1—4,7, auf Flächeneinheit umgerechnet auf der Wiese = 105—105, in der Steppe = 68—49. Im Mittel nahm die Assimilation bei der ersten Art nach erfolgter Übertragung an einen trockeneren Ort um 10 %, bei der zweiten um 44 % ab.

12. Versuch. Aster amellus wurde drei an Feuchtigkeitsgehalt voneinander verschiedenen Vegetationsstandorten entnommen: 1. einer Wiesensteppe, wo ihr Wuchs am üppigsten war; 2. einer Gräsersteppe, wo sie sich schwächer entwickelte und 3. einem offenen Abhang mit nur wenig Pflanzen bedeckt, wo einige vereinzelte Exemplare der genannten Pflanze ein verkümmertes Wachstum aufwiesen. Von jeder Pflanze wurden drei Blätter genommen. Das Spaltöffnen betrug: in der Wiesensteppe = 4½"—5½"—5", in der Gräsersteppe = 10"—11"—19", am Abhang = 9"—18"—25"; die Photosynthese auf Trockengewicht bezogen: im ersten Falle = 17,5—17,1—16,9, im zweiten = 8,2—7,7—5,0, im dritten = 7,9—4,8—3,9; pro Flächeneinheit: im ersten Falle = 102—102—103, im zweiten = 74—73—49, im dritten = 68—41—32. Aus diesen Zahlen läßt sich zunächst einmal eine Bestätigung des oben Ausgeführten finden, daß nämlich ein bestimmter Zusammenhang zwischen dem Grade des Spaltöffnens und der Energie der Photosynthese besteht, und zweitens sehen wir, daß zugleich mit der Abnahme des Feuchtigkeitsgehaltes des Vegetationsortes auch die Ernährung der Pflanze bedeutend abnimmt, beim Übertragen von der Wiesen- nach

der Gräsersteppe ging die Photosynthese im Mittel auf 37% und am offenen Abhange auf 54% zurück. Um diese Behauptung zu stützen, will ich bloß darauf hinweisen, daß die Messungen der Boden- und der Luftfeuchtigkeit, welche im Laufe des ganzen Sommers ausgeführt wurden, einen bestimmten Unterschied für die drei obengenannten Standorte erwiesen.

Aus den obenbeschriebenen Versuchen ist ersichtlich, welch wichtige Ergebnisse sich in der Natur mit Hilfe eines derartig einfachen Apparates, wie das Porometer, erzielen lassen. Seine Angaben liefern ein naturgetreues Bild der Lebenstätigkeit der Pflanze unter dem Einfluß äußerer Bedingungen; mit Hilfe dieser Versuche lassen sich sehr wichtige ökologische Fragen beantworten, man sieht klar und deutlich, in welcher Weise die ökologischen Faktoren einen dermaßen wichtigen Prozeß, wie die Ernährung der Pflanze, beeinflussen. In einer anderen Arbeit habe ich den Vergleich zwischen den Angaben des Porometers und der Transpirationsintensität durchgeführt; wobei die gleiche vollständige Übereinstimmung sich ergab. Hierbei muß aber betont werden, daß die quantitativen Angaben des Porometers von einer bestimmten Assimilationskraft nur beim Vergleich ein und derselben Art Gültigkeit haben. Prüft man aber verschiedene Arten, so kann die Assimilationsintensität, trotz gleicher Angaben des Porometers bedeutende Unterschiede aufweisen, besonders wenn Vertreter entgegengesetzter biologischer Gruppen untersucht werden. Dies ist leicht erklärlich, da die synthetisierende Kraft des Blattes nicht nur von dem Durchlässigkeitsvermögen der Epidermis, sondern auch von der inneren Bauart und von den physiologischen Eigenschaften des Mesophylls abhängt. Es können sogar bei derselben Art in Abhängigkeit von der Entwicklung der grünen Organe Unterschiede zutage treten. Es ist auch wohl kaum notwendig, über eine derartige Vergleichbarkeit für verschiedene Arten zu sprechen, denn nicht alle Pflanzenformen müssen zur Vollendung ihrer Vegetation lebendige Maße in gleichem Grade und im Laufe desselben Zeitraumes anhäufen. Es genügt der Hinweis, in welchem Maße die äußeren Bedingungen die Entwicklung der einen oder der anderen Pflanze begünstigen oder beeinträchtigen. Welche Abweichungen die Assimilationsintensität bei verhältnismäßig geringem Unterschied in der Öffnungsweite der Spalten erreichen kann, läßt sich ungefähr aus nachfolgendem Versuche einigermaßen ersehen.

13. Versuch. Es wurden gleichzeitig je zwei Blätter von drei Arten genommen, bei denen kein großer Unterschied in der Öffnungsweite bestand: bei Polygonum hydropiper = 43"—40", bei Rumex acetosa = 38"—36",

bei Centaurea sibirica = 35"—33"; der Kohlensäurezerfall bei der ersten Art = 36—39, bei der zweiten = 84—85, bei der dritten = 146—154. Das Verhältnis zwischen dem Öffnungsgrad der Spaltöffnungen bei den drei Pflanzen = 100 : 89 : 82, und das Verhältnis ihrer Assimilationsintensität = 100 : 225 : 400. d. h. es findet hier keine Übereinstimmung statt. Dagegen sind die Schwankungen bei einer und derselben Art sehr unbedeutend.

Nunmehr gehe ich zur Erörterung der zweiten Frage über, wie bei geschlossenen Spaltöffnungen die Assimilationsenergie von der Wasserentziehung des Blattes beeinflußt wird.

14. Versuch. Untersucht wurden zwei frische und zwei welke Blätter von Bidens tripartitus; bei den ersteren betrug die Photosynthese pro Flächeneinheit = 21—18, bei den zweiten = 10—9; der Mittelwert des Verhältnisses = 100 : 48, d. h. die Assimilation nahm um die Hälfte ab.

15. Versuch. Zwei frische und drei welke Blätter von Bidens tripartitus ergaben: Photosynthese der ersteren = 24—19, der zweiten = 12—12—11, das Verhältnis = 100 : 54.

In den drei nachfolgenden Versuchen wurden das Frischgewicht in frischem und in welkem Zustande und das Trockengewicht bestimmt, woraus der Grad der Entwässerung berechnet wurde.

16. Versuch. Vier Blätter von Centaurea scabiosa wurden in frischem, und fünf in welkem Zustande untersucht; der Wasserverlust der letzteren betrug = 16—20—30—31—37%. Photosynthese auf Flächeneinheit bezogen: bei den frischen = 47 – 46—43—42, bei den welken = 27—37—22—37—16, das Verhältnis = 100 : 62; dasselbe auf Trockengewicht umgerechnet: bei den ersteren = 7,8—7,5—7,4—7,1, bei den übrigen = 3,1—3,7—2,1—3,6—2,1, das Verhältnis = 100 : 40. Der Unterschied zwischen den frischen Blättern ist verhältnismäßig gering, dagegen assimilierten die verwelkten Blätter nicht nur zwei-, sondern einige drei- und sogar fast viermal schwächer.

17. Versuch. Geprüft wurden drei frische und sechs welke Blätter von Rannnculus repens; bei den verwelkten betrug der Wasserverlust = 23—24—32—36—47—47%%; Messung der Synthese pro Flächeneinheit ergab bei den ersteren = 46—46—51, bei den übrigen = 7—11—22—23—30—40, das Verhältnis = 100 : 47.

18. Versuch. Untersucht wurden zwei frische und sechs welke Blätter von Friticum sativum; bei den letzteren betrug der Wasserverlust = 14—17—25—26—30—40%: Photosynthese auf Flächeneinheit bezogen: bei den frischen = 83—86, bei den welken = 18—35—44—49—58—70, das Verhältnis = 100 : 54.

Es ist zu beachten, daß sowohl in den obenbeschriebenen, als auch in den folgenden Versuchen sich keine Proportionalität zwischen

dem Grad der Entwässerung und der Herabsetzung der photosynthetischen Tätigkeit beobachten ließ; in einigen Fällen trat bei weniger entwässerten Blättern eine stärkere Assimilationseinschränkung ein, als bei Blättern, die größeren Wasserverlust erlitten. Ganz genau so kann man keine Gesetzmäßigkeit beim Vergleich der in dem Blatt zurückgebliebenen Wassermenge pro Trockengewichtseinheit mit der Energie der Photosynthese feststellen.

Physiologische Versuche, die wir an Pflanzen anstellen, zeigen oft, daß einzelne Blätter wesentliche Unterschiede im Tempo der untersuchten Erscheinung aufweisen können: die einen können entweder stärker assimilieren, oder atmen, oder transpirieren, oder irgendeine andere Funktion ausüben wie die anderen. Hierbei können das Alter des Blattes, die Entwicklungsbedingungen, sein Zustand usw. mit ins Gewicht fallen. Um bedeutenden individuellen Schwankungen vorzubeugen, muß man mit großer Sorgfalt auf die Wahl von einheitlichem Material achten und außerdem beim Studium irgendeiner Frage durch öftere Wiederholungen Kontrolle üben.

Bei der Ausführung meiner Versuche habe ich ganz besonderes Augenmerk auf die Homogenität des Materials gerichtet. Angestellte Kontrollversuche als auch Beobachtungen über die Regulierung der Spaltöffnungen, die Atmung und die Verteilung des osmotischen Druckes zeigten, daß am meisten homogen entweder die gegenständigen oder die zwei Hälften ein und desselben Blattes sind. In den nachfolgenden Versuchen nahm ich einige Paare gegenständiger Blätter; ein Blatt aus jedem Paar blieb frisch, das andere ließ ich mehr oder weniger verwelken. Hierauf schnitt ich aus den Blättern gleich große Flächenstücke heraus und prüfte die Energie der Photosynthese. Es ist bemerkenswert, daß das Trockengewicht bei welken Blättern in allen Fällen größer war, als dasjenige bei frischen, bei gleich großer Fläche. Dieses wurde gewiß durch die Störung des Turgors bewirkt, da infolgedessen der Umfang der Zellen zusammenschrumpfte und deshalb pro Flächeneinheit eine größere Menge lebender Elemente zukam. Darum scheint es mir, daß richtigere Verhältnisse beim Vergleich pro Trockengewichtseinheit erzielt werden. In den beigefügten Tabellen gebe ich zwar beide Werte an, bin jedoch geneigt, dem letzteren den Vorzug zu geben und habe die Kolonne der Verhältnisse auf Grund desselben aufgestelt, wobei Assimilationsintensität des frischen Blattes gleich 100 angenommen wurde.

19. Versuch. Sechs Paare gegenständiger Blätter von Salvia silvestris wurden genommen, wobei das eine Blatt aus dem Paar frisch blieb, das

Tabelle 2.

Blätter-zustand	Trocken-gewicht	Wasserverlust	Assimilation CO_2 auf 1 Std.		Verhältnis
			1 cm² Fläche	1 g Trocken-gewicht	
frisch	42	0	23	3,71	1,00
welk	49	39%	3	0,3	0,09
frisch	31	0	31	5,77	1,00
welk	35	25%	3	0,57	0,10
frisch	49	0	38	5,31	1,00
welk	59	44%	7	0,76	0,14
frisch	35	0	23	4,06	1,00
welk	40	34%	7	0,91	0,22
frisch	39	0	35	5,2	1,00
welk	46	42%	11	0,16	0,31

Tabelle 3.

Blätter-zustand	Trocken-gewicht	Wasserverlust	Assimilation CO_2 auf 1 Std.		Verhältnis
			1 cm² Fläche	1 g Trocken-gewicht	
frisch	22	0	70	1,85	1,00
welk	28	43%	19	0,40	0,22
frisch	17	0	68	2,32	1,00
welk	24	44%	44	1,07	0,46
frisch	22	0	57	1,51	1,00
welk	28	38%	37	0,77	0,51
frisch	22	0	66	1,74	1,00
welk	28	35%	45	0,95	0,55
frisch	18	0	67	2,17	1,00
welk	24	37%	52	1,27	0,59
frisch	18	0	58	1,88	1,00
welk	21	33%	47	1,31	0,70

andere von 25—44 % Wasser verlor. Die Versuchsergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Unter dem Einfluß des Welkens sank die Energie der Photosynthese bis auf 64—91 % herab, nahm also 3,5- und sogar 10mal ab. Es läßt sich nicht behaupten, daß die in diesem Falle stattgefundene Entwässerung außerordentlich stark war, in natürlichen Verhältnissen begegnet man noch größeren Werten.

Tabelle 4.

Blätter-zustand	Trocken-gewicht	Wasserverlust	Assimilation CO_2 auf 1 Std.		Verhältnis
			1 cm² Fläche	1 g Trocken-gewicht	
frisch	74	0	43	5,26	1,00
welk	77	53%	16	1,82	0,35
frisch	56	0	33	5,28	1,00
welk	59	30%	19	2,93	0,55
frisch	78	0	32	3,75	1,00
welk	82	38%	23	2,53	0,67
frisch	61	0	31	4,50	1,00
welk	73	38%	32	3,88	0,86
frisch	55	0	28	4,61	1,00
welk	56	34%	25	4,09	0,87

Versuchsergebnisse sind aus der Tabelle 4 ersichtlich. Diese Pflanze äußerte im Vergleich mit den zwei vorhergehenden eine größere Beständigkeit, unter dem

20. Versuch. Es wurden sechs Paar Blätter von Bidens tripartitus untersucht, wobei, wie früher, je ein Blatt frisch blieb, während das andere um 33—44 % entwässert wurde. Die Assimilationsenergie nahm hierbei um 30 % und sogar um 78 % ab. Die Resultate sind in der Tabelle 3 zusammengefaßt.

21. Versuch. Fünf Paar Blätter von Phlomis pungens wurden geprüft. Der Wasserverlust betrug bei der Mehrzahl mehr als 30 % und bei einem Blatte sogar 53 %. Die Ver-

Einfluß des Wasserverlustes nahm die Photosynthese um 13—45 % ab, und erst bei 53 % Wasserverlust sank sie auf 65 %. Außerdem ist es bemerkenswert, wie wenig Wasser diese Art für den normalen Verlauf der Lebensprozesse bedarf; in einem frischen Blatte von Bidens tripartitus entfallen auf 100 Trockengewichtsteile 639—741 Teile Wasser und nimmt die Photosynthese bei einem Wasserverlust bis zu 400 Teilen in starkem Maße ab; für Phlomis pungens beträgt der Normalgehalt = 227—258 Teile.

Die Ergebnisse der obenbeschriebenen Versuche zeigen übereinstimmend, daß die Entwässerung die photosynthetische Tätigkeit des Blattes sehr stark beeinträchtigt. Meine einleitenden Versuche in natürlichen Verhältnissen sprechen dafür, daß die Blätter während der Dürreperioden sehr stark entwässert werden, daß zu dieser Zeit die Blätter ein anormales Leben führen und deren Ernährung bedeutend herabgesetzt wird.

Es drängt sich ferner die Frage auf, ob der schädliche Einfluß der Dürre sich nur auf die Periode der unmittelbaren Einwirkung auf die Pflanze beschränkt oder auch während der darauffolgenden Periode anhält. Wird der Pflanze nach starker Entwässerung wieder Wasser in genügender Menge zugeführt, kann dann die Assimilationstätigkeit in demselben Umfange wieder aufgenommen werden, oder sind die zugefügten Schäden derart bedeutend, daß eine Rückkehr zu den normalen Funktionen entweder vollständig unmöglich sein oder eines bedeutenden Zeitraumes bedürfen wird? Um auf diese Frage eine Antwort zu erhalten, habe ich folgende Versuche ausgeführt.

22. Versuch. Blätter von Ranunculus repens wurden abgeschnitten, und ein Teil derselben sogleich in verschlossene Gefäße gebracht, wo sie kein Wasser transpirierten und ihren normalen Turgor behielten; den anderen Teil ließ ich welk werden, wonach diese Blätter ebenfalls in ein verschlossenes Glas hineingebracht wurden, wodurch der Transpiration Einhalt geboten wurde. Nach Verlauf von 8 Stunden wurden die Schnittstellen der Blattstiele erneuert und in Wasser getaucht; die Blätter befanden sich in feuchten Kammern, wo sie ihren Turgor rasch wiedergewannen und sich in nichts von normalen Blättern unterschieden. Nach Verlauf von 17 Stunden nach erfolgter Wasserzufuhr wurden die Blätter beider Gruppen auf die Energie der Photosynthese geprüft. Die frisch gebliebenen Blätter hatten pro Flächeneinheit = 50—53—59 mm^3 Kohlensäure zerlegt, die nach dem Verwelken wiederhergestellten = 24—26—30—32—35—36—37 mm^3; das Verhältnis war = 100 : **57**. Ungeachtet der normalen Bedingungen und des in nichts abweichenden äußeren Aussehens erwies sich die Arbeitsfähigkeit der anfangs entwässerten Blätter im Mittel um 43 % kleiner.

In anderen Versuchen habe ich die bei der Entwässerung verlorene Wassermenge in Rechnung gezogen, zu welchem Zwecke das

Rohgewicht in frischem und welkem Zustande und das Trockengewicht bestimmt wurde.

23. Versuch. Abgeschnittene Blätter von Centaurea scabiosa wurden zunächst in feuchte Kammern eingeschlossen, wo sie sich vollständig mit Wasser sättigten; hierauf wurde die Bestimmung des Rohgewichtes durchgeführt. Dann ließ ich einen Teil derselben welk werden, wobei der Wasserverlust 32—32—32—43 % betrug, und behielt sie in diesem Zustande 7 Stunden lang (in verschlossenen Flaschen); hernach wurden die Blattstiele in Wasser getaucht, und die Blätter gewannen bald ihr normales Aussehen wieder. Nach Verlauf von 18 Stunden wurde die Energie der Photosynthese gemessen; normale Blätter hatten zerlegt: 92—96—99—115 mm^3 CO_2, wiederhergestellte 68—70—71—76 mm^3; das Verhältnis betrug 100 : 71, was eine Herabsetzung des Arbeitsvermögens um 29 % bedeutet.

24. Versuch. Der Versuch wurde an Phlomis pungens in analoger Weise mit dem vorhergehenden angestellt.

Der Wasserverlust 0 0 0 31 25 43 42 56 64 %

Die zerlegte CO_2-Menge 21 20 18 21 17 18 10 10 7 mm^3.

Aus den Zahlen ist ersichtlich, daß nur bei starker vorhergehender Entwässerung die Arbeitsfähigkeit des Blattes stark abnahm; war aber der Wasserverlust nicht besonders groß, so kehrte die Pflanze sehr rasch zu ihrem normalen Aussehen zurück. Bei den Versuchen mit der Assimilation in welkem Zustande zeigte diese Art ebenfalls eine bedeutende Beständigkeit; um eine merkbare Reaktion hervorzurufen, mußte die Entwässerung ziemlich weit getrieben werden. Diese Eigenschaft kann man durch eine besondere physiologische Anpassungsfähigkeit der Pflanze an trockene Wohnorte erklären; im Gouvernement Jekaterinoslaw gedeiht diese Art sehr gut an trockenen Abhängen.

25. Versuch. Ein gänzlich anderes Verhalten dem Welken gegenüber zeigte die Sumpfpflanze Alisma plantago. Der Wasserverlust betrug = 6—10—14 %, und doch nahm die Photosynthese, trotz der geringen Entwässerung und ungeachtet dessen, daß hernach Wasser in genügender Menge zugeführt wurde, um 24 % ab. Hierbei wurden gleichzeitig drei Serien von Blättern untersucht: 1. frischgebliebene Blätter, 2. Blätter, die zunächst verwelkten, nachher aber mit genügend Wasser versorgt wurden und ihren Turgor vollständig wiederhergestellt hatten, 3. welke Blätter. Die Photosynthese bei den frischgebliebenen betrug = 39—39—41 mm^3, bei den wiederhergestellten = 27—32—32 mm^3 und bei den welken = 29—31 mm^3, d. h. die aufgefrischten Blätter unterschieden sich in nichts von den welkgebliebenen. Folglich waren die inneren Beschädigungen von derart wesentlichem Charakter, daß die Beseitigung des die Unterdrückung verursachenden Faktors nicht mehr die normalen Funktionen ins Leben zu rufen vermochte.

26. Versuch. Ebenso empfindlich erwies sich Bidens tripartitus, welcher ebenfalls an feuchten Orten wächst, nur mußte man zur Erreichung desselben Effektes die Entwässerung weiter treiben.

Der Wasserverlust	0	0	0	0	27	32	41	60	66	%
Die zerlegte CO_2-Menge	21	20	19	19	20	17	17	13	9	mm^3.

Gleich wie in den vorhergegangenen Versuchen gewann das Blatt von Bidens tripartitus nach erfolgter Wasserzufuhr sein normales Aussehen wieder.

Hierauf wurden noch zwei Versuche durchgeführt, der eine an Alisma plantago, der andere an Bidens tripartitus, wobei der anfängliche Wasserverlust nicht gemessen wurde; das Ergebnis war dem vorhergehenden analog, die Photosynthese sank bei der ersten Pflanze um 49%, bei der zweiten um 45%.

Außer den Arbeiten mit abgeschnittenen Pflanzen wurden bei den Versuchen vegetierende Exemplare angewendet, die in Töpfen aufgezogen wurden; hierbei war die Menge der trockenen Erde und deren Wasserkapazität bekannt. Wasser wurde täglich bis zu 65% der gesamten Wasserkapazität zugeführt.

27. Versuch. Ein Teil der Töpfe mit Phaseolus vulgaris wird normal begossen, der andere Teil bleibt im Laufe von zwei Tagen unbegossen, weshalb im letzteren Falle die Blätter welk wurden, ihr Wasserverlust erreichte 37%. Eine Messung der Assimilation bei den frischen und welken Blättern ergab die Größe der Photosynthese pro Trockengewichtseinheit bezogen bei frischen Blättern = 19—22—22—28 cm^3, bei welken = 10—12—15—16 cm^3, auf Flächeneinheit umgerechnet bei frischen = 47—47—51—59 mm^3, bei welken = 33—33—35—36 mm^3; das Verhältnis betrug im ersten Falle = 100 : 56, im zweiten = 100 : 67.

28. Versuch. Ein Teil der Töpfe mit Ranunculus repens wird normal begossen, der andere Teil bleibt zwei Tage lang unbegossen, weshalb einige Exemplare verwelkten; nun wurde die erste Bestimmung vorgenommen, wobei einerseits die frischgebliebenen, andererseits die verwelkten untersucht wurden. Hierauf wurden die verwelkten Pflanzen begossen, weshalb sie bald ihr normales Aussehen wiedergewannen. Am folgenden Tage verwelkten die unbegossen gebliebenen Exemplare. Nunmehr standen drei Pflanzenarten zu meiner Verfügung: 1. normal begossene, 2. aufgefrischte, 3. verwelkte. Wiederum wurde in allen drei Fällen die Assimilationstätigkeit untersucht. Bei der ersten Bestimmung hatten die frischen Blätter folgende Mengen CO_2 pro Trockengewichtseinheit zerlegt: 6,6—6,3—8,9 cm^3, die verwelkten = 2,4—5,4—5,5 cm^3 das Verhältnis war = 100 : 61; pro Flächeneinheit ergab sich für frische = 19—27—28 mm^3, für verwelkte: 9—15—16 mm^3, das Verhältnis betrug = 100 : 54. Bei der zweiten Messung ergab sich pro Trockengewichtseinheit für frischgebliebene Blätter = 19—21—17 cm^3, für aufgefrischte = 11—13—14—12 cm^3, für welke = 7—8—9 cm^3, das Verhältnis war = 100 : 66 : 42; auf Flächeneinheit bezogen für frischgebliebene = 49—51—53 mm^3, für wiederhergestellte = 26—35—39—41 mm^3, für verwelkte = 25—27—27 mm^3, das Verhältnis betrug = 100 : 69 : 51. Wiederum sehen wir, daß das Welken die Photosynthese nicht nur zur Zeit seiner Dauer herabdrückt, sondern daß es auch sehr stark auf die weitere Arbeitstätigkeit des assimilierenden Gewebes einwirkt.

29. Versuch. Der Versuch mit den Topfkulturen von Vicia Faba wurde analog mit dem vorhergehenden durchgeführt, doch wurden hier nur die nach dem Welken wiederhergestellten Blätter untersucht. Hierbei wurden zwei Messungen vorgenommen: einerseits an Pflanzen, die vorher unmittelbar in der Steppe, in freier Luft, bei Wind und Sonnenschein eine Zeitlang gehalten wurden; die Pflanzen der anderen Gruppe wurden vor der Messung in Schatten unter gläsernen Glocken in feuchter Atmosphäre behalten. Bei der letzteren Gruppe ergaben sich große Unterschiede zwischen den normalen und den wiederaufgefrischten Blättern. Die frischgebliebenen Blätter der ersten Gruppe zerlegten folgende Mengen von CO_2 pro Flächeneinheit: 27—33—33—54—55 mm³, die wiederhergestellten: 24—25—27—27—36 mm³, das Verhältnis war = 100:70. Bei der zweiten Gruppe ergab sich auf Flächeneinheit bezogen für frischgebliebene Blätter = 113—115—122 mm³, für aufgefrischte: 44—48—72 mm³, das Verhältnis war = 100:47, d. h. betrug die Abschwächung, trotz gleicher Verhältnisse, 53%.

Aus den angeführten Versuchen ist ersichtlich, daß ein derartig wichtiger Prozeß, wie die Kohlenstoffassimilation, wodurch die Grundlage für die weitere Ernährung geschaffen und zugleich die für sämtliche lebendigen Organismen notwendige Energie aufgespeichert wird, in sehr bedeutendem Maße von der der Pflanze zur Verfügung stehenden Wassermenge abhängt.

Eine Einschränkung der Wasserzufuhr ruft bei der Pflanze zunächst eine Verringerung des Öffnens der Spaltöffnungen hervor, was den Übergang der Kohlensäure in das Assimilationsgewebe stark verzögert; und zwar liefert diese Verzögerung sehr merkbare Resultate. In den obenbeschriebenen Versuchen bewirkte eine Verringerung des Durchlässigkeitsvermögens der Epidermis von $4^1/_2$" bis auf 19" eine mehr als zweifache Abnahme der Photosynthese, oder von 20"—34" — nahm um 40%, ferner von 32"—95" — um 46%; ferner sieht man, daß bei 60" die Assimilation = 100 ist, bei geschlossenen Spaltöffnungen jedoch nur = 43. Alles das spricht dafür, daß schon ein einfaches Schließen der Spaltöffnungen genügen kann, um die Photosynthese stark herabzusetzen.

Schreitet die Entwässerung weiter fort, so geschehen innerhalb des assimilierenden Gewebes pathologische Veränderungen, welche dessen Arbeitsvermögen herabsetzen. Nach den Versuchsergebnissen zu urteilen, nimmt die photosynthetische Tätigkeit unter Einwirkung der Entwässerung um 2-, 3-, 5- und sogar 10mal ab, je nach der entzogenen Wassermenge und dem Empfindlichkeitsgrad der Pflanze. Aus Beobachtungen in der Natur ist ersichtlich, daß der in meinen Versuchen angewandte Entwässerungsgrad voll und ganz dem entspricht,

was mit den Pflanzen in Dürreperioden geschieht. Ferner weisen dieselben Beobachtungen darauf hin, daß in solch einem verwelkten oder dem Verwelken nahen Zustand die Pflanze einige Tage hintereinander verbleiben kann; folglich ist während dieser Zeit die Kohlenstoffernährung sehr stark herabgedrückt.

Wenn nach vorausgegangener Entwässerung der Pflanze wieder Wasser in genügenden Mengen zugeführt wird, so öffnen sich, falls der Wasserverlust nicht übermäßig gewesen ist, die Spaltöffnungen weit, und die Pflanze gewinnt ihr normales Aussehen wieder, sind aber die durch die Dürre hervorgerufenen Störungen zu groß, so verliert die Pflanze entweder für eine gewisse Zeitdauer oder für immer die Fähigkeit, ihre Funktionen in normaler Weise zu regulieren. In einer anderen Arbeit[1]) war es mir gelungen, zu beweisen, daß bei bedeutendem Wasserverlust entweder ein partielles Absterben der Spaltöffnungen stattfindet, oder die letzteren sich nur schwach oder überhaupt nicht zu regulieren vermögen. Als Folge davon nimmt das Durchlässigkeitsvermögen der Epidermis ab, und es tritt eine Verzögerung in dem Übergang der Kohlensäure in das assimilierende Parenchym ein. Außerdem vermag das assimilierende Parenchym selber nicht mehr in gleicher Weise zu arbeiten, es äußern sich in ihr irgendwelche Störungen, die eine Fortsetzung der Arbeit in dem früheren Umfang unmöglich machen. Die Pflanze ist krank geworden, und ernährt sich im nachfolgenden derart, als ob sie an Wassermangel litte. Die Entziehung des Wassers ist kein rein mechanischer Prozeß, sondern es werden dadurch Veränderungen in dem komplizierten Aufbau der Zelle hervorgerufen. Es werden neue Bedingungen geschaffen, die Struktur des Plasmas erleidet Veränderungen und im Zusammenhang damit auch der Gang der physiologischen Prozesse. Der Organismus vor und nach dem Verwelken ist nicht ein und derselbe, das zugeführte Wasser ist nicht von der früheren, sondern von einer neuen Organisation aufgenommen worden. Man kann natürlich nicht mit Sicherheit behaupten, daß eine endgültige Wandlung eingetreten und daß keine Rückkehr zum Alten möglich ist; es besteht höchstwahrscheinlich eine Tendenz zur Rückkehr in den normalen Zustand, jedoch ist es fraglich, ob diese Rückkehr immer möglich ist, in welchem Maße sie verläuft und wie schnell sie eintritt. In gewissen Fällen, wenn einzelne Teile beschädigt sind, wie es z. B. in meinen Versuchen mit den Spaltöffnungen der Fall gewesen ist, ist diese Erkrankung bereits unheilbar; die der Dürre

---

1) Iljin, W. S., Jahrb. f. wissensch. Botanik 1922.

ausgesetzten Blätter sind nicht mehr imstande, ihre Tätigkeit im früheren Umfang zu entwickeln, und es müssen nach dem Verwelken neue Ernährungsorgane geschaffen werden, andernfalls wird die Pflanze nur ein kümmerliches Dasein fristen.

Wenn wir nun in Erwägung ziehen, welch eine wichtige Rolle in der Ernährung und in der Entwicklung der Pflanze der Kohlenstoff spielt, und wie sehr seine Aufnahme durch die der Pflanze zur Verfügung stehende Wassermenge beeinflußt wird, so wird klar, in welch ungünstigen Bedingungen sich die in Steppen, an offenen Abhängen, in Wüsten und im allgemeinen in wasserarmen Gegenden wachsenden Pflanzen sich befinden, es wird die Unruhe der Landwirte beim Eintreten der Dürre, die entweder eine völlige Mißernte oder nur schwach entwickeltes, an Kohlehydraten armes Korn mit sich zu ziehen droht, verständlich; ferner wird es erklärlich, weshalb auf feuchten Wiesen, in Sümpfen, in Wäldern die Pflanzen so üppig gedeihen, und weshalb die Niederschläge so wohltuend sind, deren Ausbleiben aber so verderblich wirkt.

Jekaterinoslaw. **W. Iljin.**
Landwirtschaftliche Landesversuchsstation.
1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 116

Autor(en)/Author(s): Iljin W.S.

Artikel/Article: Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen q360-378