

BEITRÄGE ZUR ÖKOLOGIE DER PFLANZEN NORDAFRIKANISCHER SALZPFANNEN.*

(mit 3 Tabellen und 16 Abbildungen)

Von

ULRICH BERGER-LANDEFELDT

(Institut für Angewandte Botanik der Technischen Universität Berlin)

IV. VEGETATION ¹⁾

In den vorangegangenen drei Teilen dieser Arbeit (siehe *Vegetatio* 7, 1957, S. 169-206) wurde versucht, einen Überblick über die Orographie und Entstehung, die klimatischen und die Bodenverhältnisse der nordafrikanischen Salzpflanzen zu geben. Dabei stand allerdings die Salzpflanze von Tauorga, die grösste Tripolitaniens, an der Westseite der Grossen Syrte als spezielles Arbeitsgebiet im Vordergrund des Interesses.

Nunmehr soll abschliessend noch über Beobachtungen an der Vegetation und über Messungen an einigen besonders charakteristischen Pflanzen berichtet werden.

Die Vegetation der Salzpflanzen unterscheidet sich von den sie meist umgebenden offenen Steppen- und Halbwüstenformationen sehr auffällig dadurch, dass ihr zahlreiche Halophyten angehören, die jenen fehlen. Die Grenze zwischen der Vegetation der Salzpflanzen und der der Steppen und Halbwüsten ist jedoch nicht immer scharf zu ziehen, da mit Abnahme der halinen Bodenverhältnisse immer mehr Steppenpflanzen in die Sebka gelangen und die eigentlichen Sebkapflanzen zurückdrängen (vgl. PEGLION 1913, S. 91).

Die extremsten Böden der Sebka sind völlig vegetationslos. Unter etwas gemilderten Verhältnissen treffen wir auf eine sehr verarmte eintönige Gesellschaft, die von *Salicornien* beherrscht wird (siehe auch MARASSI 1942, S. 10). Erst bei weiterer Abnahme der Salzkonzentration im Boden wird das Pflanzenkleid bunter und gelangt hier zur vollen Entwicklung, bis sich dann bei weiterem Rückgang der halinen Verhältnisse die Pflanzen der Sebka mit denen der Steppe und Halbwüste mischen, Übergangsgesellschaften bilden und der haline Charakter der Assoziationen langsam verloren geht.

Die Pflanzenwelt der Salzpflanzen ist mehrfach behandelt worden. In älteren Arbeiten (PEGLION 1913, S. 91, CAVARA 1914, S. 107, AHLMANN 1928, S. 46) finden sich allerdings nur kurze Aufzählungen einiger Arten. Neuere, nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten ausgerichtete Untersuchungen liegen zwar aus Libyen selbst nicht vor, jedoch aus den sich östlich und westlich anschliessenden Gebieten. Beispielsweise beschreiben HASSIB (1951, S. 103-104), TADROS (1953-54), TADROS und ATTA (1956) einige Salzgesellschaften aus Ägypten sowie PIGNATTI (1952, S. 79-84) die Vege-

¹⁾ Herrn Prof. Dr. ADOLF SPERLICH, Innsbruck, zum 80. Geburtstag am 18. Oktober 1959 gewidmet.

* Manuskript eingegangen am 10.VI.1959.

tation der Sebka el Rihana bei Tunis, während BRAUN-BLANQUET (1949) die Assoziationen der Sebket der tunesischen Sahara schildert, denen die Gesellschaften in der Salzpflanze von Tauorga recht ähnlich sind.

1. BESCHREIBUNG DER VERSUCHSPLÄTZE

Zur näheren Analyse der Vegetationsverhältnisse wurden an der Westseite der Grossen Syrte in der Salzpflanze von Tauorga zwei Standorte ausgewählt, Tauorga 1 ostwärts der Strasse Misurata—Gioda—Bir el-Gheddahia, etwa 6 km vor der Abzweigung der Piste nach der Oase Tauorga, und Tauorga 2 südostwärts der zweiten Pumpstation einer Leitung, die Wasser aus dem Quellsee der Oase Tauorga zu einer Siedlung im Halbwüstengebiet führte. Die Lage und die Böden dieser beiden Standorte wurden bereits in Teil III dieser Arbeit (*Vegetatio* 7, 1957, S. 184-206) beschrieben.

Die Schilderung der Vegetation an diesen beiden Standorten muss sich auf die zur Untersuchungszeit noch vorhandenen Pflanzen beschränken. Sie kann deswegen keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen, da zur Zeit der Aufnahme die Trockenzeit im Höhepunkt stand. Manche einjährige Arten mögen im Laufe des Sommers längst vertrocknet und ihre Sprosse vom Sande überdeckt oder den Ghibli zum Opfer gefallen sein. Nur wenige Annuelle wurden in vertrocknetem Zustande vorgefunden. Sie konnten jedoch bestimmt werden ¹⁾ und wurden in die Listen mit auf-

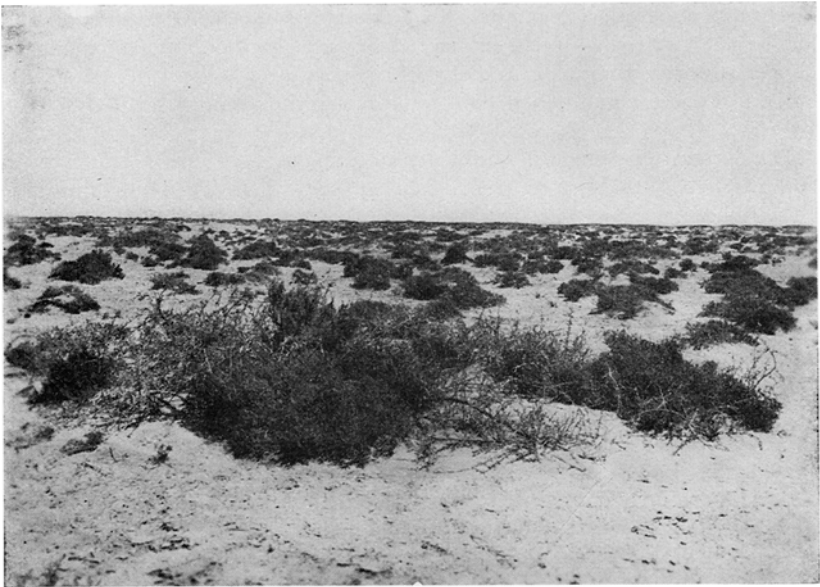


Abb. 1. Untersuchungsplatz Tauorga 1. Auf der kleinen Sandwehe im Vordergrund die beiden Versuchspflanzen *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. und *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB.

¹⁾ Anm. Die Bestimmung der Pflanzen führte in liebenswürdiger Weise Herr Dr. W. DOMKE, jetzt Botanische Staatsanstalten Hamburg, durch. Ihm sei dafür bestens gedankt.

(DEL.) UNG. STERNB. zusammensetzte. Die Sandwehe erreichte nur eine Höhe von 30 cm und war von fast elliptischer Form, die längere Achse lag in Ost-West-Richtung. Auffallend war, dass die Nordseite ausschliesslich von *Nitraria retusa* beherrscht wurde.

Ganz anders waren die kleinen Senken zwischen diesen Sandwehen gestaltet. Sie waren im August fast völlig vegetationslos und trugen nur die Reste von Annuellen, die merkwürdig herdenweise auftraten. Im Gegensatz zu den Sandwehen war hier der Boden in den obersten Zentimetern verkrustet und in kleine Schollen zersprungen, die sich mühelos abheben liessen, aber so fest zusammenhingen, dass sie sich in den nach Berlin mitgenommenen, in Gummisäckchen verpackten Proben noch in ursprünglichem Zustande befanden.

Die Annuellen waren auf die Senken beschränkt, sie fehlten im Flugsande der Sandwehen ausnahmslos. Von den Halbsträuchern fanden sich jedoch manche auch in den Senken, zumeist aber schon mit einem kleinen Sandschwänzchen versehen. Es dürfte sich also hier um Entstehung von „Neulingen“ handeln. Hin und wieder liess sich auch die Abbauphase dieser Sandwehen beobachten insofern, als der sie krönende Stock bereits von der Luvseite der vorherrschenden Windrichtung her vertrocknet und wie geschoren war. Besonders gut war diese Erscheinung bei *Suaeda vermiculata* FORSK. in Tauorga 1 zu beobachten. Da man auf kleinem Gelände alle Entwicklungsphasen der Neulinge beobachten konnte, schienen diese Sandwehen in beständigem Wechsel zu sein.

An den untersuchten Standorten wuchsen Vertreter nur weniger Familien, wenigstens was den Sommeraspekt anbetrifft. Den Hauptanteil bildeten nicht nur im Hinblick auf die Vegetation, sondern auch floristisch die Chenopodiaceen und Plumbaginaceen.

Eine Aufnahme der Vegetation von August 1939 (in Klammern Dekungsgrad nach sechsteiliger Skala, erste Zahl Tauorga 1, zweite Zahl Tauorga 2, Probefläche 1000 m²) ergab folgende Artenliste:

Gramineae: *Aelurops repens* (DESF.) PARL. (1, 1), *Koeleria phleoides* (VILL.) PERS. (1, -), *Sphenopus divaricatus* (GOUAN) RCHB. (1, 1);

Chenopodiaceae: *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. (1, +), *Atriplex mollis* DESF. (1, 1), *Bassia muricata* (L.) ALL. (-, 1), *Halocnemum strobilaceum* (PALL.) M. BIEB. (-, 1), *Salicornia fruticosa* L. (+, 1), *Salsola longifolia* FORSK. (-, 1), *Salsola tetragona* DELILE (1, -), *Suaeda fruticosa* (L.) MOQ. (1, -), *Suaeda vermiculata* FORSK. (1, 1);

Zygophyllaceae: *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. (1, 1), *Zygophyllum album* L. (1, 1);

Geraniaceae: *Erodium glaucophyllum* (L.) L'HERIT. (-, 1);

Frankeniaceae: *Frankenia laevis* L. var. *revoluta* DUR. ET BARR. (-, 1);

Tamaricaceae: *Reaumuria mucronata* JAUB. ET SPACH. (-, 1);

Umbelliferae: *Bupleurum semicompositum* L. var. *glaucum* (ROB. ET CAST.) WOLFF. (1, -), *Pituranthus tortuosus* (DESF.) BENTH. ET HOOK. (1, 1);

Plumbaginaceae: *Limoniastrum monopetalum* BOISS. (1, 1), *Statice cyrtostachya* GIRARD non BOISS. (= *Statice sebkarum* POMEL) (-, 1), *Statice pruinosa* L. (1, 1);

Borraginaceae: *Alkanna tinctoria* L. (-, 1);

Compositae: *Anacyclus alexandrinus* WILLD. (-, 1), *Atractylis flava* DESF. (-, 1), *Filago mareotica* DELILE (1, -), *Filago spathulata* PRESL. var. *siria* HELDR. (= *F. siria* HELDR.) (+, 1);

Vegetationslose Stellen: (4, 3).

Beim Vergleich der beiden Standorte fielen gewisse Unterschiede ins Auge: In Tauorga 1 war die Vegetation trockener und im Verhältnis viel weniger üppig als in Tauorga 2. Auch schien der Entwicklungszyklus am

ersten Standort bereits weiter vorgeschritten. Soziologisch ähnelte der Bewuchs von Tauorga 2 mehr dem von BRAUN-BLANQUET (1949, S. 47) beschriebenen *Halocnemion occidentale*, der von Tauorga 1 mehr dem *Limonastro-Nitrarium*. Der entscheidende Faktor, der das Auftreten des einen oder anderen Verbandes bestimmt, dürfte nach BRAUN-BLANQUET der Salzgehalt sein, wobei das *Halocnemion* der mehr halische Verband ist. Nach dem Studium der Bodenverhältnisse an den beiden Standorten scheint jedoch der Wassergehalt ausschlaggebender als der Salzgehalt zu sein, wobei das *Halocnemion* der mehr hygrische Verband ist.

Von den Gramineen entstammte, abgesehen von *Aelurops repens* (DESF.) PARL., die an beiden Standorten wuchs, jedoch zumeist die Sandwehen mied, *Koeleria phleoides* (VILL.) PERS. und *Sphenopus divaricatus* (GOUAN) RCHB. dem Frühlingsflor der Salzpfanne. Beide hatten als einjährige Arten ihren Vegetationszyklus längst abgeschlossen und waren vertrocknet. Sie hielten sich streng an die Senken zwischen den Sandwehen und standen in dem früher wohl feuchten, jetzt infolge der Austrocknung verhärteten und in Schollen platzenden, sonst vegetationslosen Boden. *Sphenopus divaricatus* war zu grösseren Herden vereinigt, *Koeleria phleoides* war jedoch viel seltener, sie fehlte in Tauorga 2 ganz.

Deutlicher war der Unterschied zwischen beiden Standorten bei den Chenopodiaceen, sämtlichst kräftigen bis kniehohen Zwergsträuchern. Sie stellten weitaus das beherrschende Element der sommerlichen Salzpfannenvegetation und -flora dar. Doch fehlte z.B. *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. am Standort Tauorga 2 fast ganz, aber auch in Tauorga 1 war es nicht häufig und schien hier bei oberflächlicher Betrachtung ein wenig unter der Dürre zu leiden. Dagegen trat *Atriplex mollis* DESF. an beiden Standorten beinahe in gleicher Weise auf. *Bassia muricata* (L.) ALL. mit ihren ineinander verflochtenen Zweigen fehlte dagegen in Tauorga 1 vollständig. Ebenso verhielt sich *Halocnemum strobilaceum* (PALL.) M. BIEB. *Salicornia fruticosa* L. war in Tauorga 1 recht selten, in Tauorga 2 häufig, hoch und grün. Die beiden *Salsola*-Arten wechselten sich ab, *Salsola tetragona* DELILE in Tauorga 1, *Salsola longifolia* FORSK. in Tauorga 2. Irgendwelche Schäden waren an *Salsola tetragona* nicht zu beobachten, die Pflanze zeigte kräftiges Wachstum. Dagegen schien *Suaeda fruticosa* (L.) MOQ., die in der Probefläche von Tauorga 2 übrigens völlig fehlte, in Tauorga 1 unter dem Einfluss der Dürre zu stehen. *Suaeda vermiculata* FORSK. ging es in Tauorga 1 verhältnismässig gut, jedoch waren die Blätter sehr stark anthocyanhaltig, zum Teil dunkelrot gefärbt, so dass die Büsche wie rote Flecke im Landschaftsbilde wirkten. Besonders kräftig wuchs übrigens diese *Suaeda* an den Böschungen der Strada Littoranea. Es ist anzunehmen, dass den Sträuchern hier das ganze Regenwasser, das auf die Asphaltdecke fiel, zugute kam und damit das üppigere Wachstum veranlasste.

Von den Zygophyllaceen war für das Vegetationsbild der Salzpfannen besonders *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. charakteristisch. Sie war an beiden Standorten mit ihren langen bogenförmigen Sprossen fast in gleicher Weise vertreten, nur war schon äusserlich sichtbar die Blattmasse in Tauorga 1 viel geringer. An beiden Standorten wurden Früchte angetroffen, zum Teil noch grün, zum Teil schon hochrot. Das allenthalben recht häufige *Zygophyllum album* L. fehlte auch hier nicht, war jedoch in

Tauorga 2 seltener, wenn es auch einen frischeren Eindruck machte.

Auf Tauorga 2 und auch dort nur mehr oder weniger auf die Muldenränder beschränkt war die kleine leicht zu übersehende Geraniaceae *Erodium glaucophyllum* (L.) L'HERIT.

Ebenfalls nur in Tauorga 2, dort aber recht kräftig, wuchs die Frankeniacee *Frankenia laevis* L. var. *revoluta* DUR. et BARR.

Der kräftige dichtwüchsige Zwergstrauch *Reaumuria mucronata* JAUB. ET SPACH., eine Tamaricacee, stand gerade in Tauorga 2 in Blüte.

Im Gebiete wuchsen auch zwei interessante Umbelliferen. Zuerst das kleine annuelle, schon längst vertrocknete *Bupleurum semicompositum* L. var. *glaucum* (ROB. ET CAST.) WOLFF, das hier und da in den Mulden zwischen den Sandwehen in Tauorga 1 stand. Trotz eifrigen Suchens wurde es in Tauorga 2 nicht gefunden. Es ist sehr leicht zu übersehen. Besonders hervorstechend dagegen ist *Pituranthus tortuosus* (DESF.) BENTH. ET HOOK. Wie THOMAS (1922, S. 81) traf auch ich sie stark verzweigt und mit häutigen Schuppenblättern an. THOMAS' Beobachtung jedoch, dass diese Pflanze einen Anziehungspunkt für Schnecken darstelle, fand ich nicht bestätigt. Die obersten Zweigspitzen waren jedoch sämtlich abgenagt, aber wahrscheinlich von Kamelen, die diese Pflanze wohl ihres aromatischen Geschmacks wegen gern fressen. Jedenfalls sah ich sie öfters daran herumknabbern.

Von den Plumbaginaceen war besonders auffällig und herrschend das absalzende *Limoniastrum monopetalum* BOISS. Diese Pflanze zeigte nirgendwo Schäden und war von üppigstem Wuchs. In Tauorga 2 war sie noch etwas häufiger als in Tauorga 1, ihre violetten Blüten waren gerade im Verblühen, während sie in Tauorga 1 grosse Früchte trug. Die Zweige waren übrigens sehr leicht zerbrechlich. Die kräftige *Statice cyrtostachya* GIRARD non BOISS. (= *Statice sebkarum* POMEL) mit ihrer grundständigen grossen Blattrosette und ihren hohen Blütenständen beobachtete ich nur in Tauorga 2, dagegen fand sich die kleine *Statice pruinosa* L. mit ihrer fischgrätenartigen Verzweigung an beiden Stellen in gleicher Häufigkeit.

Von den Borraginaceen fand sich nur in Tauorga 2 *Alkanna tinctoria* L. mit kleinem Blattpolster, aber starker Pfahlwurzel.

Von den Compositen war *Anacyclus alexandrinus* WILLD. nur in Tauorga 2 in Resten vorhanden, ebendort fruchtete *Atractylis flava* DESF. Von den beiden *Filago*-Arten war *Filago mareotica* DELILE nur auf Tauorga 1 beschränkt, wuchs dort aber in grösserer Menge, *Filago spathulata* PRESL. var. *siria* HELDR. (= *F. siria* HELDR.) dagegen war in Tauorga 2 vertreten, in Tauorga 1 fand sich trotz eifrigen Suchens nur ein einziges kleines Exemplar.

Manche von den genannten Pflanzen zeichneten sich durch Zwergwuchs aus, worauf schon BÉGUINOT und VACCARI (1912, S. 22, 23) hinwiesen, so z.B. *Sphenopus divaricatus* (GOUAN) RCHB., *Koeleria phleoides* (VILL.) PERS. und *Filago mareotica* DELILE. Gelegentlich zeigte auch *Filago spathulata* PRESL. Nanismus und glich auffallend der von BÉGUINOT und VACCARI (1912, Tafel 1, 4) abgebildeten var. *micropodioides* (LGE.) MURB. Diese beiden Autoren haben auch schon die Stengellosigkeit von *Anacyclus alexandrinus* WILLD. (S. 24) und den niederliegenden Wuchs von *Frankenia laevis* L. (S. 26) hervorgehoben.

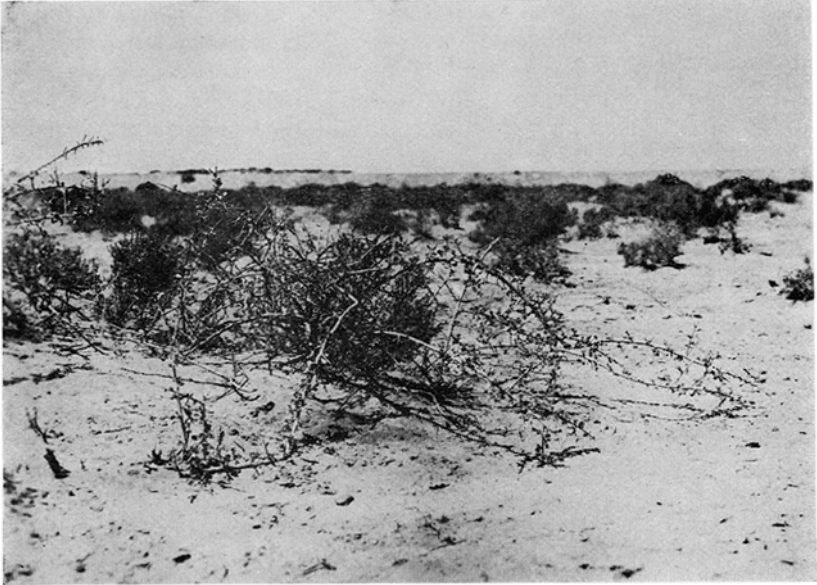


Abb. 3. *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. in Tauorga 1.

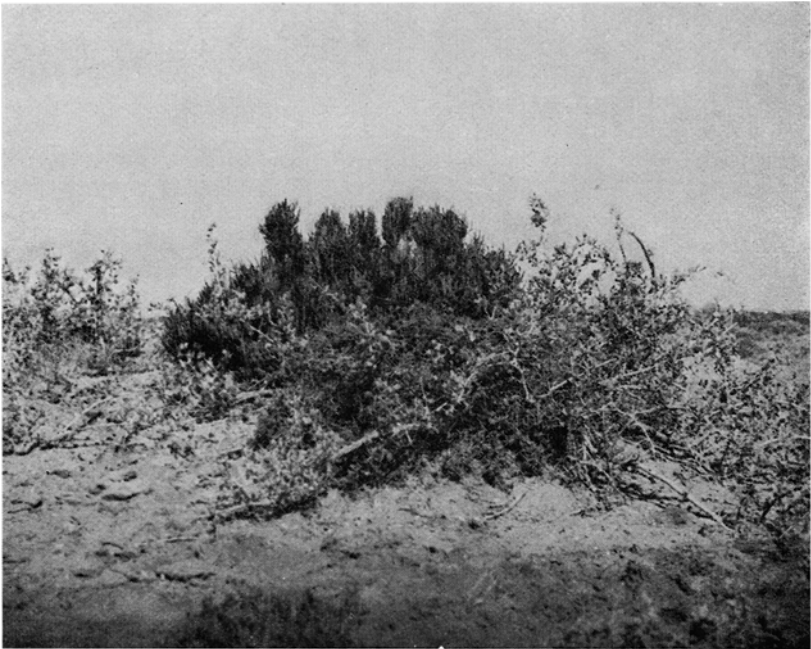


Abb. 4. *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS., dahinter *Salicornia fruticosa* L. in Tauorga 2. Deutlich ist der üppigere Wuchs der hier abgebildeten *Nitraria* gegenüber der auf Abb. 3 wiedergegebenen Pflanze zu erkennen.

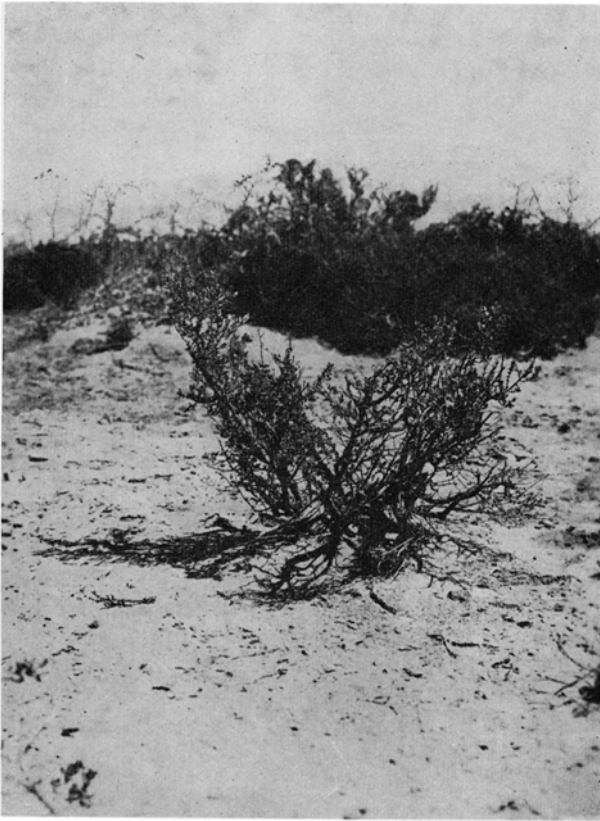


Abb. 5. *Atriplex mollis* DESF. in Tauorga 1.

2. MORPHOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

Von den genannten Pflanzen wurden einige besonders charakteristische und geeignete zur näheren Untersuchung ausgewählt. Es sind dies der Salpeterstrauch *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. in Tauorga 1 und 2 (Abb. 3 und 4), *Atriplex mollis* DESF. in Tauorga 1 (Abb. 5) und 2, *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. in Tauorga 1 (Abb. 6) und an Stelle dieser Pflanze, die in Tauorga 2 nur spärlich und für nähere Untersuchungen in nicht ausreichender Menge vorhanden war, die sehr ähnliche *Salicornia fruticosa* L. in Tauorga 2 (Abb. 7).

Von besonderem Interesse sind die anatomischen Verhältnisse der Blätter.

***Nitraria retusa* (Forsk.) Aschers.** Die Blätter stehen spiralg an den Langtrieben und in Büscheln an den in Dornen auslaufenden Kurztrieben. Sie sind kurz gestielt, spatelförmig und dick. SHMUELI (1947-49, S. 119), der den Jahresgang der Blattentwicklung bei Pflanzen am Toten Meer

verfolgte, konnte entsprechend der Aktivität der Pflanze vier verschiedene Perioden unterscheiden, in denen sich Blätter ganz verschiedener Grösse und Dicke bildeten. Die Blätter sind von graugrüner Farbe, die sie durch eine die Oberfläche überziehende Wachsschicht und durch die kurzen einzelligen luftgefüllten Haare erhalten, die alle der Epidermis angedrückt parallel nebeneinander in Richtung zur Blattspitze liegen (siehe VOLKENS 1887, Taf. XI, 3).

Nach VOLKENS (1887, S. 113) ist die Epidermis zuerst einschichtig und wird später durch Quer- und Längsteilungen zu einem ausserordentlich kleinzelligen Gewebe. Diese Beobachtung konnte allerdings nicht bestätigt werden, wenn auch die Zellen verhältnismässig klein waren. Die Spaltöffnungen sind nach VOLKENS (1887, Taf. XI, 2) ziemlich stark, nach CHERMEZON (1910, S. 165) kaum oder nicht versenkt. In unserem Falle sind sie ein wenig (Abb. 8) eingesenkt. Das Innere des Blattes ist erfüllt von mehreren Schichten nach der Mitte zu chlorophyllärmer werdender Palisadenzellen, in die gleichgestaltete Zellen homogenen gerbstoffreichen Inhaltes eingeschlossen sind. Dazwischen liegen vereinzelt oder zu mehreren gehäuft mächtige Idioblasten (vgl. VOLKENS 1887, S. 58-59, 114), die von CHERMEZON (1910, S. 165) als schleimführende Zellen bezeichnet werden. In turgeszentem Zustande sind diese dünnwandigen innerhalb des Palisadenparenchyms liegenden Zellen prall gefüllt mit einer farblosen klaren Flüssigkeit. Beim Austrocknen verlieren sie ihre Turgeszenz schneller als das Assimilationsgewebe, nach Wasserzufuhr jedoch schwellen sie augenblicklich wieder zur alten Kugelgestalt an. Die Mitte des Blattes ist erfüllt von den Leitbündeln und wenigen chlorophyllarmen oder -freien Zellen.

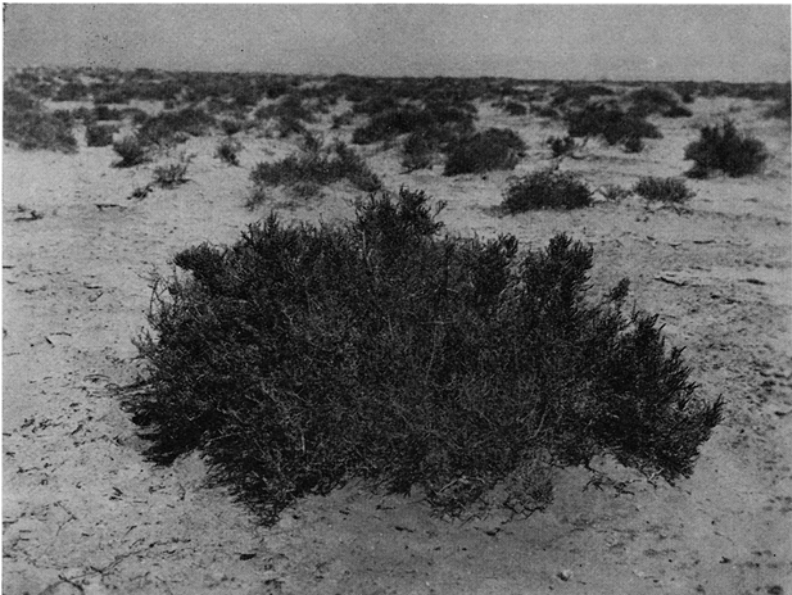


Abb. 6. *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. in Tauorga 1.

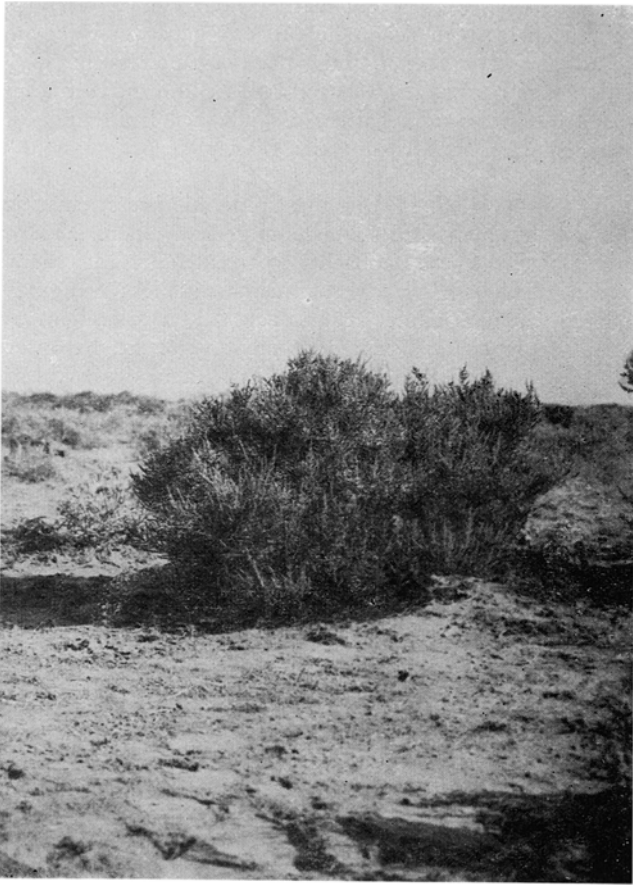


Abb. 7. *Salicornia fruticosa* L. in Tauorga 2.

***Atriplex mollis* Desf.** Ganz anders geartet sind die anatomischen Verhältnisse bei *Atriplex mollis* DESF. (Abb. 9). Die Blätter stehen dicht an langen Trieben. VOLKENS (1887, S. 138) sagt treffend von dem ähnlichen *Atriplex halimus* L., dass die Blätter wie von einer körnigen Glasmasse überzogen aussähen. Der Querschnitt zeigt denn auch, dass die Ober- und Unterseite der Blätter bedeckt ist von mehreren Stockwerken unzähliger mehrzelliger Blasenhaare. Diese Schichten Haare sind so mächtig, dass sie die Blattdicke um ein Mehrfaches überragen. Der stockwerkartige Aufbau der Haare wird erreicht durch verschiedene Länge der die Blaszellen tragenden fussartigen Stielzellen (vgl. VOLKENS, 1887, Taf. XI, 8 für *Atriplex halimus* L.). Selbst in der Trockenzeit erwiesen sich die meisten Haare als voll turgeszent und mit Flüssigkeit gefüllt. VOLKENS (1887, S. 52-55) sah in diesen Haaren einen Wasserspeicher, wie er in ähnlicher Form auch bei einer Reihe anderer Wüstenpflanzen anzutreffen ist. In Querschnitten, die zum Studium des Blattbaues angefertigt wurden, zeigt sich

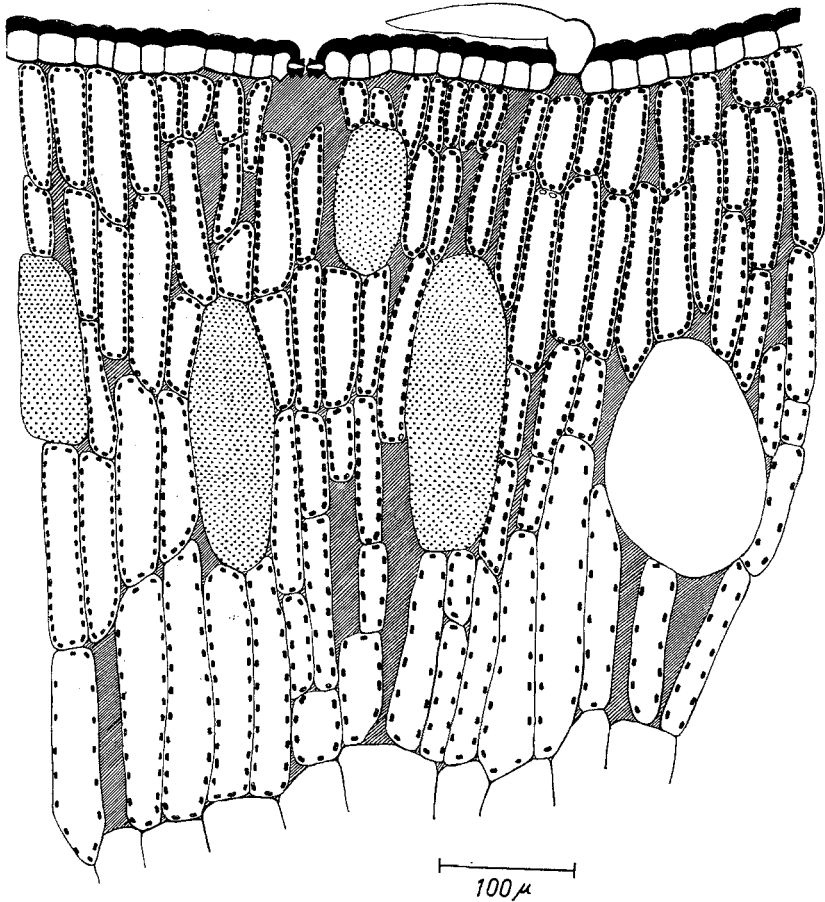
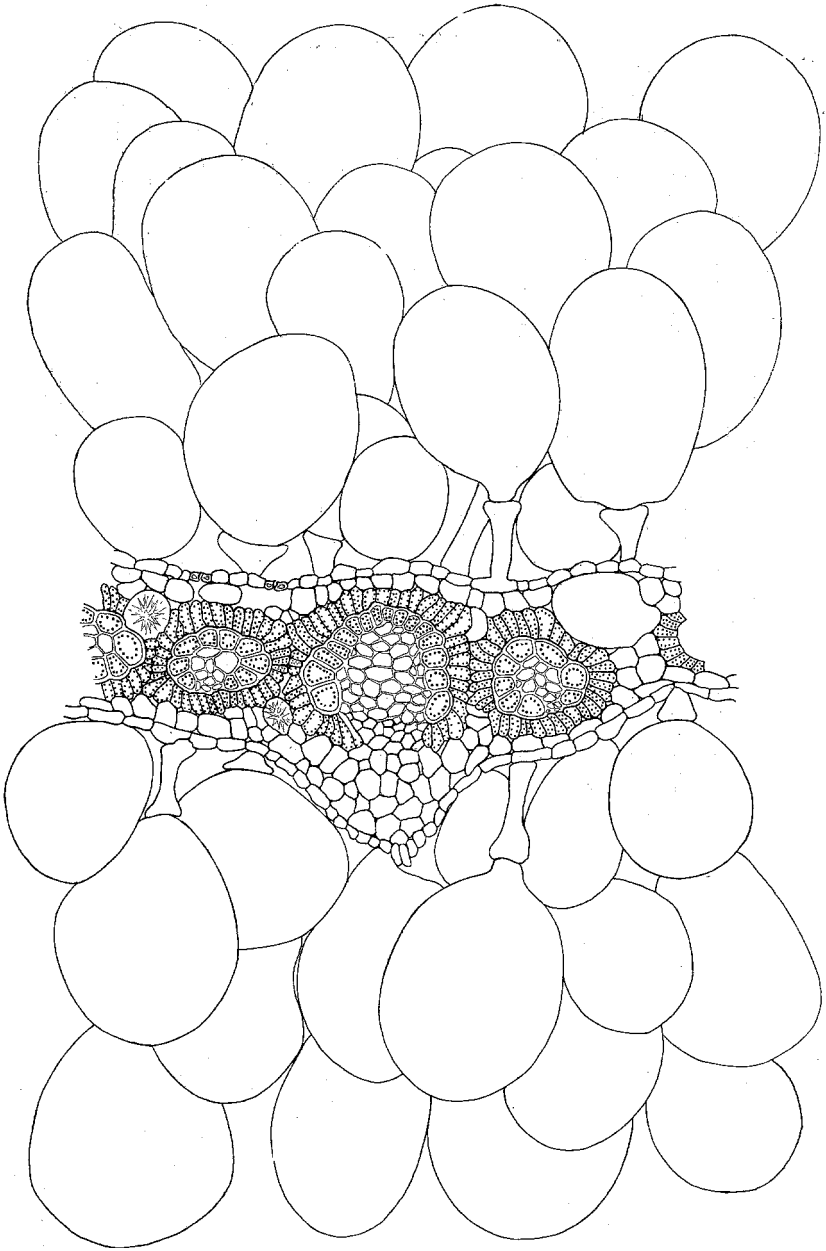


Abb. 8. Querschnitt durch das Blatt von *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. Die punktierten Zellen führen Gerbstoff.

nur die oberste Schicht der Blasen deformiert (in der Abb. 9 nicht dargestellt), wobei nicht einmal sicher ist, ob die Zerstörung der äusseren Blasenhaare nicht erst bei dem heftigen mechanischen Eingriff bei Anfertigung des Schnittes erfolgte. Selbst bei Material, das jahrelang in Alkohol aufbewahrt wurde, waren die Blasenhaare noch verhältnismässig gut intakt, zeigten jedenfalls nirgends die Form wie sie VOLKENS (1887) auf Taf. XI, 7 von *Atriplex halimus* L. abbildete und mit folgenden Worten (S. 55) beschrieb: „Ist der wässrige Inhalt der Blasen aufgebraucht, so fallen ihre dünnen Wandungen zusammen, verkleben miteinander und bilden so über der eigentlichen Epidermis ein die gesamte Blattdicke oft an Mächtigkeit übertreffendes Scheingewebe, eine pergamentartige Decke, die fortan als vortrefflicher Schutz gegen Transpirationsverlust dient.“ Vermutlich sind die Blasenhaare von *Atriplex halimus* zarter gebaut als von *A. mollis*, so dass sie schon am Standort selbst stark mitgenommen und bei den



500 μ

Abb. 9. Querschnitt durch das Blatt von *Atriplex mollis* DESF.

Vorbereitungen des Blattes zur Anfertigung des Schnittes vollends zerstört werden und zusammenschrumpfen (vgl. auch die Kritik bei CHERMEZON 1910, S. 234). Damit entfällt für *Atriplex mollis* jedenfalls die Bedeutung dieser Haare als Transpirationsschutz.

Diese Haare als Wasserspeicher anzusehen, dürfte aber auch nicht sinnvoll sein. Läge doch dieser für die Pflanze so kostbare Wasserspeicher an ausserordentlich exponierter Stelle, allen Unbilden und mechanischen Einflüssen zuerst ausgesetzt. Darüberhinaus aber muss daran gedacht werden, dass die wenn auch leicht cutinisierte (CHERMEZON 1910, S. 234 für den ähnlichen *A. halimus*) Membran der Haare zart und dünn und gut gequollen ist, dass infolgedessen mit starker Diffusion des wertvollen Wassers durch die Haarwände in die freie Atmosphäre, also mit erhöhter Verdunstung gerechnet werden muss. Die recht fragwürdige Deutung der Blasenhaare als Wasserspeicher wird daher weiter unten durch eine andere ersetzt werden.

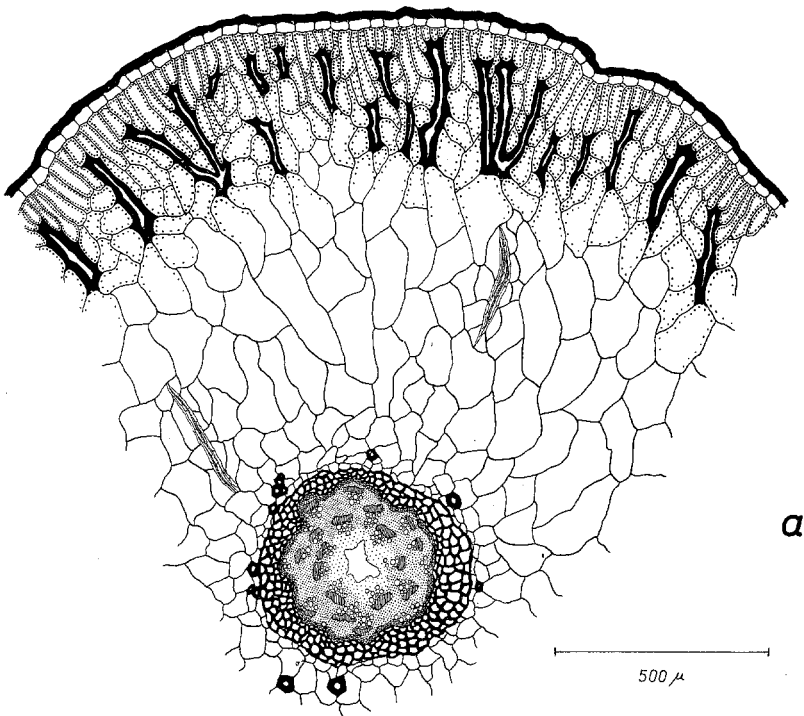
Betrachten wir nun den Querschnitt des Blattes selbst. Die Epidermis ist verhältnismässig dünnwandig, die Spaltöffnungen, die in dem Schnitte in Abb. 9 längs getroffen sind, sind etwas eingesenkt. Im Blatt selbst fällt die reinliche Trennung des Wasserspeichergewebes vom Assimilations- und Leitungssystem ähnlich wie bei *Atriplex halimus* L. (vgl. VOLKENS 1887, S. 60-61, 138, CHERMEZON 1910, S. 234-235) sofort in die Augen. Die Mitte des Blattes nehmen die Leitbündel ein, die von einer sehr dickwandigen Scheide umgeben sind. Darum herum gruppiert sich ein einschichtiger Mantel von Palisadenzellen. Die Leitbündel mit ihren Scheiden und den kranzförmig darum angeordneten Assimilationselementen werden nach oben und unten von einer Schicht farblosen Wassergewebes überlagert. Das Assimilationssystem zerfällt also in einzelne Stränge, die eng an das Leitsystem gekettet sind. Den Rest nimmt das Wasserspeichersystem ein. Innerhalb des Speichergewebes sind, selbst auf Kosten des Palisadengewebes, zahlreich grössere Zellen mit Kristalldrüsen eingelagert. PÉNZES (zitert nach HUBER 1944, S. 159) hat darauf hingewiesen, dass die netzartige Auflösung des Assimilationsgewebes bei manchen Pflanzen wärmetrockener Gebiete aufträte und sieht ihre Bedeutung nicht so sehr in der Verkürzung der Assimilatleitung als vielmehr in der besseren Wasserversorgung und Kühlung durch den Transpirationsstrom. Dass das Wassergewebe mit den Leitbündeln in Verbindung steht, wird dadurch erreicht, dass der Palisadenmantel und die Scheide um die Leitbündel nicht gänzlich lückenlos sind. Bei den grösseren Leitbündeln nämlich ist ein Längsstreifen, eine „Durchlassstelle“, erkennbar, in der Wasserzellen den sonst ringsum geschlossenen Mantel des Assimilationsgewebes und der Scheide durchbrechen und mit dem Bündel in Verbindung treten. An der Verbindungsstelle sind nur einige sclerenchymatische Zellen vorhanden. Nach der Abb. bei VOLKENS (1887, Taf. XI, Fig. 7) scheinen diese Durchlassstellen bei *Atriplex halimus* L. gegen die morphologische Oberseite gerichtet zu liegen (in ENGLER-PRANTL, *Natürliche Pflanzenfamilien*, Leipzig 1884, Teil III, 1, Abt. 1a, S. 40, Fig. 19F ist jedoch die gleiche Abb. um 180° gedreht wiedergegeben), bei *Atriplex mollis* DESF. fand ich sie ausnahmslos gegen die morphologische Unterseite gerichtet.

Arthrocnemum glaucum (Del.) Ung. Sternb. und Salicornia fruti-

cosa L. Bei diesen beiden Pflanzen sind die Blätter fast völlig rückgebildet. Ihre Funktionen sind auf die Stengelinternodien übergegangen.

Einen Querschnitt durch ein solches Internodium von *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB., über dessen Form weiter unten ausführlicher zu berichten sein wird, zeigt Abb. 10. Der Spross gliedert sich in einen verhältnismässig kleinen Holzkörper und eine mächtig entwickelte Rinde.

In der Mitte des Sprosses befindet sich ein unscheinbares Mark, das wohl später aufreißt. Darum herum gruppieren sich meist sechs primäre collaterale Leitbündel. Ausserhalb dieser entsteht ein infolgedessen extrafaszikulärer Cambiumring, der dauernd in Tätigkeit bleibt. Nach innen bildet er collaterale Bündel oder ein eigenartiges englumiges Zwischengewebe. In älteren Sprossen ist der Zentralstrang ganz erfüllt von Zwischengewebe, in dem unregelmässig verteilt wie beim Spross der Monocotylen die collaterale Leitbündel eingesprengt sind. Nach aussen entsteht Rindenparenchym, das nach VOLKENS (1887, S. 141) im späteren Stadium sofort in seiner äusseren Lage zu Phellogen wird und einen Korkmantel erzeugt. An diesen schliessen sich nach aussen einige einzeln oder in Gruppen stehende sclerenchymatische Zellen an. Der Kork würde die Rinde in den älteren Spross teilen vom Leitbündelsystem des Zentralstranges abschneiden, wenn er nicht durch zahlreiche seitliche oft die ganze Rinde fast waagrecht durchlaufende Gefässbündelauszweigungen durchbrochen würde. Damit wird eine Verbindung hergestellt zwischen dem Leitungsgewebe einerseits und dem grosszelligen Wasserspeichergewebe, das sich nach aussen anschliesst



und den grössten Teil des Querschnittes einnimmt, sowie dem Assimilationsgewebe andererseits. Dieses umgibt kranzartig das Speicherparenchym und besteht aus einigen Reihen Palisadenzellen, die nach innen zu chlorophyllärmer werden. Innerhalb des Palisadenparenchyms finden sich als Versteifung des Ganzen einzeln oder zu mehreren gebündelt stabförmige Sclerenchymzellen (Stabzellen) ähnlich den Osteosclereiden im Palisadengewebe des Blattes von *Hakea suaveolens* oder den Astrosclereiden im Chlorophyllparenchym der Blätter von *Camellia*, *Olea*, *Fagraea*, *Dammara*, *Sciadopitys*, *Gnetum* u.a. wie auch in der Rinde von *Abies pectinata* oder *Larix europaea*. Diese Sclerenchymzellen beginnen gewöhnlich mit der zweiten Schicht Palisadenzellen, verlaufen radial durch die weiteren Schichten und sind mit ihren Enden tief in den dem Assimilationsgewebe nach innen folgenden Zellen des Wassergewebes verankert. Den Abschluss zur Aussenwelt bildet eine dickwandige Epidermis mit eingesenkten Spaltöffnungen. Die Rinde ist nur in jüngeren Sprosstteilen funktionsfähig. In älteren ist die Korkbildung schon so weit vorgeschritten, dass auch die rindenläufigen Bündel verschlossen werden. Dann stirbt das Wasserspeicher- und Assimilationsgewebe ab.

Salicornia fruticosa L. ähnelt im Aufbau *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. (vgl. CHERMEZON 1910, S. 242-244 mit Abb. 44).

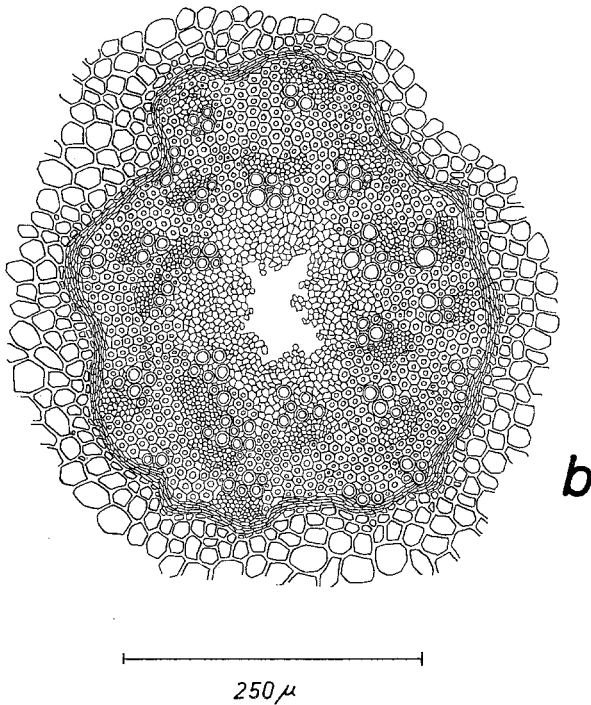


Abb. 10. Querschnitt durch ein Stengelinternodium von *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. a) ein Sektor, b) der zentrale Teil vergrössert.

Pflanze	Standort	Trockengewicht	Oberfläche	Wassergehalt	Wassergehalt in Prozenten des Frischgewichtes
		Oberfläche g/dm ²	Frischgewicht dm ² /g	Oberfläche g/dm ²	
Nitraria retusa (Forsk.) Aschers.	Tauorga 1	1.94	0.109	7.32	79.0
	Tauorga 2	1.43	0.142	5.64	79.7
	Wadi Natrun	1.02	0.239	3.17	75.6
Atriplex mollis Desf.	Tauorga 1	1.43	0.264	2.39	62.2
	Tauorga 2	1.43	0.318	1.73	54.7
Arthrocnemum glaucum (Del.) Ung. Sternb.	Tauorga 1	0.985	0.270	2.74	73.4
	Menzalesee bei Port Said	1.530	0.106 ¹⁾	7.95 ²⁾	83.9

1) Von STOCKER (1928, s. 72) zu 0.09 angegeben.

2) Von STOCKER (1928, s. 72) zu 8.7 angegeben.

Tabelle 1. Die durchschnittlichen Dimensionsquotienten der Blätter bzw. Sprosschen einiger Sebkapflanzen. (Zum Vergleich sind einige Werte von Exemplaren gleicher Arten aus Ägypten hinzugefügt, die nach Angaben STOCKERS (1928) errechnet wurden.)

Schliesslich wurden an den Blättern bzw. Sprossgliedern auch die Dimensionsquotienten (Tab. 1) festgestellt. Soweit nicht besonders angegeben, wurden die normalen Bestimmungsverfahren angewendet.

Nitraria retusa (Forsk.) Aschers. Die Oberflächenentwicklung, mit der wir beginnen wollen, war in Tauorga 2 deutlich grösser als in Tauorga 1. Auch waren die Pflanzen, wie bereits erwähnt, in Tauorga 2 im allgemeinen viel frischer und gediehen üppiger als in Tauorga 1. Diese Verhältnisse fielen zunächst auf und waren nicht recht erklärlich, da der Standort Tauorga 2 mit seinen Salzausblühungen viel extremer zu sein schien als Tauorga 1. Erst die genaue Bodenuntersuchung brachte die Lösung, als sich zeigte, dass die Bodensaugkräfte in der Wurzelzone in Tauorga 2 tatsächlich geringer waren als in Tauorga 1. Dabei war es interessant festzustellen, dass sich die Bodenverhältnisse in derartiger Weise im Habitus der Pflanzen ausprägten. Durch die Reduktion der Blattfläche war es auch verständlich, dass, auf gleiche transpirierende Fläche bezogen, der Wassergehalt in Tauorga 1 den von Tauorga 2 bedeutend überstieg. Bezog man den Wassergehalt dagegen auf das Frischgewicht, so lag der Wert, wenn auch unwesentlich, über dem von Tauorga 1. Dass der Wert für Trockengewicht

Oberfläche für Tauorga 1 höher war als für Tauorga 2, dürfte nicht so sehr in einer Vermehrung des Trockengewichtes, als vielmehr in der Reduktion der Blattfläche zu suchen sein.

Zum Vergleich sind in der Tab. 1 noch einige Dimensionsquotienten angegeben, die nach den Werten berechnet sind, die STOCKER von *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. auf einem Sandhügel am Ruzunia-See im Wadi Natrun nordwestlich von Kairo mitteilte (1928, S. 34). Abgesehen davon, dass STOCKER das Trockengewicht bei 110° C bestimmte, unterscheiden sich diese Zahlen von denen aus Tauorga nicht unerheblich. Die Oberflächenentwicklung ist grösser, der Sukkulenzgrad geringer, auch das Trockengewicht, bezogen auf Oberfläche, kleiner. Nur der Wassergehalt in Prozenten des Frischgewichtes ist ähnlich. Die zunächst sehr auffälligen

Unterschiede werden aber durch Messungen SHMUELIŠ (1947-1949, S. 122) an Pflanzen vom Toten Meer geklärt, der für die zu verschiedenen Jahreszeiten sich entwickelnden Blätter ganz verschiedene Werte der Dimensionsquotienten fand. Für den Quotienten $\frac{\text{Wassergehalt}}{\text{Oberfläche}}$ gibt er beispielsweise 3,02 und 6,9 an. Offenbar sind also die Unterschiede zwischen den Werten von STOCKER und mir jahreszeitlich begründet.

Atriplex mollis Desf. Ein ähnliches Bild wie bei *Nitraria retusa* entrollt

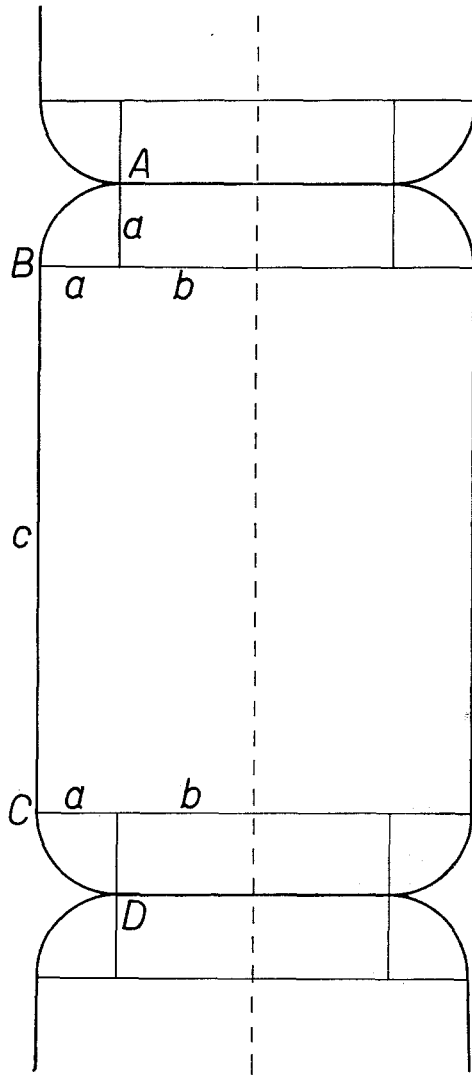


Abb. 11. Schematischer Längsschnitt durch ein Stengelglied von *Artbrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB.

sich bei Betrachtung der Dimensionsquotienten von *Atriplex mollis* DESF. Bei gleichem Verhältnis $\frac{\text{Trockengewicht}}{\text{Oberfläche}}$ ist auch in Tauorga 2 die Oberflächenentwicklung grösser als in Tauorga 1. Als Folge der Oberflächenreduktion liegt auch das Verhältnis $\frac{\text{Wassergehalt}}{\text{Oberfläche}}$ von Tauorga 1 über dem von Tauorga 2. Auf Frischgewicht bezogen sind die Meldenblätter in Tauorga 1 allerdings um einige Prozent wasserreicher als in Tauorga 2.

Arthrocnemum glaucum (DEL.) Ung. Sternb. assimiliert, da ja Blätter fehlen, ebenso wie die anschliessend zu erwähnende *Salicornia fruticosa* L. mit den später verholzenden Stengeln. Daher musste hier ein besonderer Weg der Oberflächenbestimmung beschritten werden (über die Schwierigkeiten vgl. schon DELF 1911, S. 486-491). Die *Arthrocnemum*-Sprosse sind gegliedert und stellen perlschnurartig aneinander gereihte Tönnchen dar. Jedes Internodium der noch grünen, assimilierenden oberen Sprosstteile hat, wie durch Längsschnitte festgestellt wurde, im Querschnitt mehr oder weniger die Gestalt der Abb. 11.¹⁾

Die Dimensionsquotienten enthält ebenfalls Tab. 1. Man hätte vermuten können, dass der Sukkulenzgrad recht hoch sein würde. Das bestätigte sich jedoch nicht. Die Oberflächenentwicklung ist im Verhältnis zu den anderen Pflanzen grösser. Trotz der Kleinheit des Trockengewichtes, auf Fläche bezogen, liegt der Wassergehalt in Prozenten des Frischgewichtes innerhalb der den anderen Pflanzen eigentümlichen Werte.

Wie bei *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. können auch für *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. einige Zahlen beigefügt werden, die aus den Daten von STOCKER (1928, S. 32) berechnet wurden. Sie stammen von Pflanzen, die am 3.3.1925 auf dem Schlickwatt der Menzale-Lagune bei Port Said untersucht wurden. Auch diese Werte unterscheiden sich beträchtlich von denen aus Tauorga. Dies könnte auf eine andere Berechnungsweise der Oberfläche, auf jahreszeitliche Unterschiede oder auf verschiedene Standortverhältnisse zurückzuführen sein. Der Wert für den Quotienten $\frac{\text{Wassergehalt}}{\text{Oberfläche}}$, den SHMUELI (1947-49, S. 122) von Pflanzen

¹⁾ Anm. Die Oberflächenbestimmung wurde in der Weise durchgeführt, dass AB und CD der Abb. 11 als Viertelkreisbögen mit dem Radius a aufgefasst wurden, die jeder um einen Zylinder mit dem Radius b und der Höhe a rotieren. Dann ist die Oberfläche, die diese rotierenden Bögen beschreiben

$$O_B = 2 (\pi a^2 + \pi^2 ab).$$

Das Mittelstück des Tönnchens wurde als Zylinder mit dem Radius a + b und der Höhe c berechnet. Für den Mantel ergibt sich

$$M = 2 \pi (a + b) c.$$

Abgesehen von dem Ansatzstück an die beiden Nachbartönnchen oben und unten beträgt die freie Oberfläche jedes Tönnchens demnach

$$O_T = 2 (a + b) \pi c + 2 (2\pi a^2 + \pi^2 ab)$$

oder

$$O_T = 2\pi [a(c + 2a + \pi b) + bc] .$$

Aus in Alkohol eingelegtem Material wurden zahlreiche Querschnitte angefertigt, diese vergrössert gezeichnet, die Längen von a, b und c gemessen und daraus die Oberfläche berechnet. Sodann wurden die ausgemessenen Tönnchen getrocknet, gewogen und die Oberflächenentwicklung errechnet, so dass hieraus die Oberfläche der einzelnen zu den Messungen verwendeten Proben aus dem Trockengewicht bestimmt werden konnte.

bei Kallia am Toten Meer angibt (3,28), ist dagegen dem von Tauorga sehr ähnlich.

Salicornia fruticosa L. Das bei *Arthrocnemum glaucum* angewandte Verfahren der Oberflächenbestimmung liess sich bei *Salicornia fruticosa* L. nicht durchführen. Daher sei nur erwähnt, dass das Verhältnis $\frac{\text{Trockengewicht}}{\text{Wassergehalt}}$ 3,33 g/g betrug. Der Wassergehalt in Prozenten des Frischgewichtes hielt sich in den üblichen Grenzen (76.9 %).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die wenigen untersuchten Sebkapflanzen gegenüber den Pflanzen unserer Breiten sich nur durch geringere Oberflächenentwicklung unterscheiden, während der Wassergehalt in Prozenten des Frischgewichtes ähnlich ist. Gleiches stellte bereits STOCKER (1928, S. 66, 68) für die Wüstenpflanzen fest. Der Sukkulenzgrad der Salzpflanzenpflanzen streut allerdings breiter als bei den Wüstenpflanzen STOCKERS (1928, S. 69).

Besonderes Interesse beansprucht der Spaltöffnungsapparat, dessen Berechnung nach den üblichen Methoden an der abgezogenen Epidermis (vgl. PISEK und CARTELLIERI 1934, S. 164-165, auch BERGER-LANDEFELDT 1936, S. 13) durchgeführt wurde. Bestimmt wurde die Zahl der Spalten je Quadratmillimeter ober- und unterseitiger Blattfläche, die Länge der Schliesszellen und des Zentralspaltes in μ sowie das Spaltenareal, d.h. das Produkt aus der Zahl der Spalten auf je einen Quadratmillimeter ober- und unterseitiger Blattfläche und der Zentralspaltlänge.

Bei den Sprösschen der Sukkulenten wurde ein Quadratmillimeter der Epidermis eines Stengelinternodiums für die Berechnung gewählt. Die Zahlen sind also mit Werten von Blättern nicht unmittelbar vergleichbar. Die Berechnung der Spaltöffnungen bei *Atriplex mollis* war wegen des ungemein dichten Haarfilzes der Blätter mit grossen Schwierigkeiten verknüpft.

Die Ergebnisse der Bestimmungen, durchgeführt an Pflanzenmaterial des Standortes Tauorga 1, enthält Tab. 2.

Wie aus den angegebenen Zahlen hervorgeht, bietet der Spaltöffnungsapparat der untersuchten Pflanzen keine Besonderheit gegenüber anderen Pflanzen, weder in Form und Lage, noch in der Grösse der Spalten. Auch das Spaltenareal ist durchaus normal. Auffallend geringe Spaltenzahlen je Quadratmillimeter werden allerdings von SHMUELI (1947-49, S. 121) für

Pflanze	Durchschnittliche Zahl der Spaltöffnungen auf 1 mm ² Epidermisfläche			Durchschnittliche Länge				Spaltenareal (Zahl der Spaltöffnungen \times Länge des Zentralspaltes)
	Blatt- oberseite	Blatt- unterseite	Zu- sammen	Blatt- oberseite	Blatt- unterseite	Blatt- oberseite	Blatt- unterseite	
Nitraria retusa (Forsk.) Aschers.	96	165	261	30.4	29.6	14.3	12.6	3452
Atriplex mollis Desf.	150	178	328	33.8	26.0	12.0	9.3	3455
Arthrocnemum glaucum (Del.) Ung. Sternb.	117			25.8		9.0		1053

Tabelle 2. Die Spaltöffnungsapparatur einiger Sebkapflanzen.

Nitraria retusa (64) und *Arthrocnemum glaucum* (57) von Pflanzen bei Kallia am Toten Meer angeben.

Für die wichtigen Beobachtungen des Spaltenspieles nach den üblichen Methoden (Infiltrationsmethode von MOLISCH (1912) und STEIN (1912, 1913) und Kollodiummethode von WENZL (1939 a und b) erwiesen sich die Sebkapflanzen bis auf einige Ausnahmen als durchaus ungeeignet. Daher kann nur auf die Angaben von STOCKER (1928, S. 73-76), FIRBAS (1931, S. 456-465) und vor allem von VASSILJEW (1931), der mit den Methoden von LLOYD (1908) und LOFTFIELD (1921) arbeitete, verwiesen werden.

Von den Wurzelsystemen der meisten perennierenden Wüstenpflanzen ist immer wieder mitgeteilt worden (CANNON 1911, 1913, FITTING 1911, S. 212-213, THOMAS 1922, STOCKER 1928), dass sie nicht in grössere Bodentiefen vordringen. Kürzlich hat jedoch STOCKER (1954, S. 294, 1956a, S. 74) bei den Perennen der Kies- und Lehmwüsten Südalgeriens das Gegenteil festgestellt.

Beim Nachgraben in der Salzpflanze Tauorga hat sich gezeigt, dass sich die perennen Sebkapflanzen durch ein wenig tiefgehendes Wurzelwerk auszeichnen, aber wohl einfach deswegen, weil der in geringer Tiefe anstehende steinharte Gips ein weiteres Vordringen ausschliesst. Alle Wurzeln halten sich daher nur in dem zweiten, etwas feuchteren Horizont (vgl. Teil III dieser Arbeit, *Vegetatio* 7, 1957, S. 186). Dass das flachstreichende Wurzelsystem der Pflanzen in der Salzpflanze nur eine örtliche Erscheinung ist, geht aus den Angaben SHMUELIS (1947-49, S. 124) hervor, der bei denselben Arten am Toten Meer wesentlich tiefergehende Wurzelsysteme fand.

Wüsten- und Sebkapflanzen gemeinsam ist, dass die Konkurrenz durch Nachbarpflanzen fast gänzlich ausfällt, da ja die Vegetation sehr offen ist, und die einzelnen Individuen recht weitgestellt sind. Hier gilt in besonderem Masse der Umstand, der beispielsweise auch für die alpinen Schuttpflanzen charakteristisch ist (BERGER-LANDEFELDT 1936, S. 21), dass nämlich im Wuchsraum der Pflanze eine genügende Menge Verbrauchswasser vorhanden sein muss. Wie für die alpinen Schuttpflanzen kommt es also auch für die Sebkapflanzen in gesteigertem Masse darauf an, den zur Verfügung stehenden grossen Wuchsraum durch ein geeignetes Wurzelsystem voll auszunützen.

3. TRANSPIRATION

Einen Einblick in die Transpirationsverhältnisse der Sebkapflanzen sollen einige Tageskurven gewähren.

Bei den Transpirationsbestimmungen¹⁾ wurde die kurzfristige Wägemethode von HUBER (1927) und STOCKER (1929, 1956 b, S. 297-302) angewendet. Wegen der extremen Verhältnisse wurde die Expositionszeit der Sprösschen ganz kurz gewählt. Bei *Nitraria retusa* und *Atriplex mollis* kamen beblätterte Sprösschen zur Verwendung, deren Stengel gleich nach Beendigung des Versuches rückgewogen wurden. Die Transpiration der

¹⁾ Anm. Wie schon zu meiner Alpenarbeit (1936) stellte mir auch diesmal Herr Prof. Dr. MARKGRAF (jetzt Universität Zürich) in liebenswürdigster Weise seine Transpirationswaage (Bunge, Hamburg) zu den Messungen zur Verfügung, wofür bestens gedankt sei.

nur sehr kleinen Stengelstückchen wurde nicht in Ansatz gebracht. Bei *Arthrocnemum glaucum* und *Salicornia fruticosa* wurde mit den grünen Spitzensprossen gearbeitet.

Für die die Transpirationsbestimmungen ergänzenden Klimamessungen stand allerdings nur ein sehr einfaches Instrumentarium zur Verfügung.

Als Beispiele für die Transpiration von **Nitraria retusa (Forsk.) Aschers.**, dem Salpeterstrauch, sind die Messungen vom 12.8.1939 in Tauorga 1 in Abb. 12 und vom 17.8.1939 in Tauorga 2 in Abb. 13 wiedergegeben.

An beiden Versuchstagen war der Himmel — wie gewöhnlich — fast wolkenlos und die Sonne strahlte bis zu ihrem Untergange unvermindert herab. Der Tagesgang der Transpiration von *Nitraria retusa* verlief an beiden Standorten nach dem bekannten doppelwelligen Typus. Sämtliche kleinklimatischen Daten zeigten, dass der Versuchsplatz Tauorga 2 extremer war als Tauorga 1, vermutlich wegen seiner Lage in einer flachen Mulde. Wie bereits erwähnt (siehe Teil III dieser Arbeit, *Vegetatio* 7, 1957, S. 193) war Tauorga 2 aber, was den Wasserhaushalt des Bodens anlangte, günstiger als Tauorga 1. Wegen der höheren Verdunstungskraft der Atmosphäre und wegen der besseren Ausnutzungsmöglichkeit des Bodenwassers

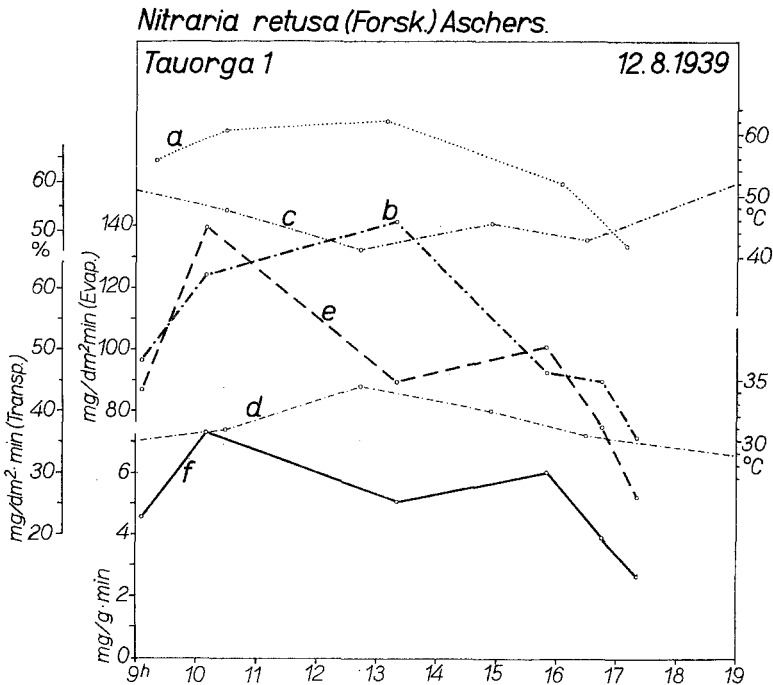


Abb. 12. Tagesgang einiger Klimafaktoren (a) Wärmestrahlung in Pflanzenhöhe in °C, b) Evaporation mit grüner Löschpapierscheibe in mg/dm²·min, c) relative Feuchte in 1,50 m Höhe in %, d) Lufttemperatur in 1,50 m Höhe in °C und der Transpiration, e) bezogen auf Oberfläche in mg/dm²·min, f) bezogen auf Frischgewicht in mg/g·min von *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. in Tauorga 1 am 12.8.1939.

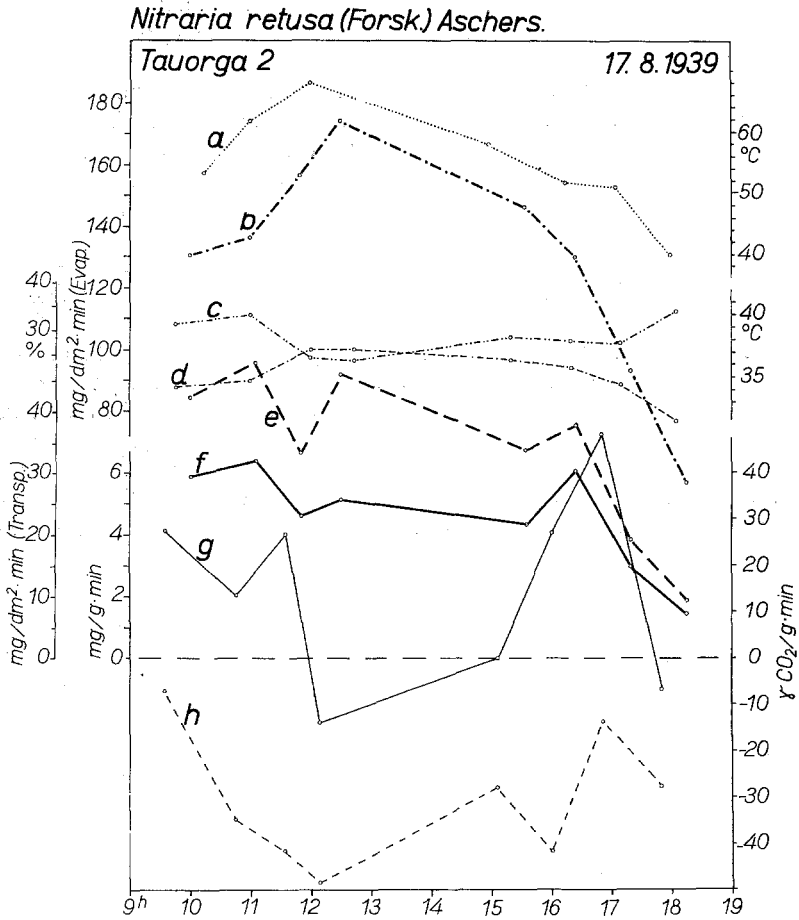


Abb. 13. Tagesgang einiger Klimafaktoren (a) Wärmestrahlung in Pflanzenhöhe in $^{\circ}\text{C}$, b) Evaporation mit grüner Löschpapierscheibe in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, c) relative Feuchtigkeit in 1,50 m Höhe in %, d) Lufttemperatur in 1,50 m Höhe in $^{\circ}\text{C}$ und der Transpiration, e) bezogen auf Oberfläche in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, f) bezogen auf Frischgewicht in $\text{mg}/\text{g} \cdot \text{min}$ sowie g) der apparenten Assimilation, bezogen auf Frischgewicht in $\gamma \text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{min}$ und h) der Dunkelatmung, bezogen auf Frischgewicht in $\gamma \text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{min}$ von *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. in Tauorga 2 am 17.8.1939.

hätte man erwarten sollen, dass die Transpiration in Tauorga 2 höher war als in Tauorga 1. Dies war jedoch merkwürdigerweise nicht der Fall.

Atriplex mollis Desf. Wenige Meter von dem Salpeterstrauch entfernt wuchs an beiden Versuchsplätzen *Atriplex mollis* DESF. Der Tagesgang dieser Pflanze in Tauorga 1 am 26.8.1939, einem völlig wolkenlosen Versuchstag, ist in Abb. 14 wiedergegeben. Der Verlauf der Kurve ist insofern interessant, als um 11.15 h ein steiles Maximum erreicht ist, am Nachmittag jedoch kein zweites Maximum mehr erscheint. Vielmehr fällt die Transpira-

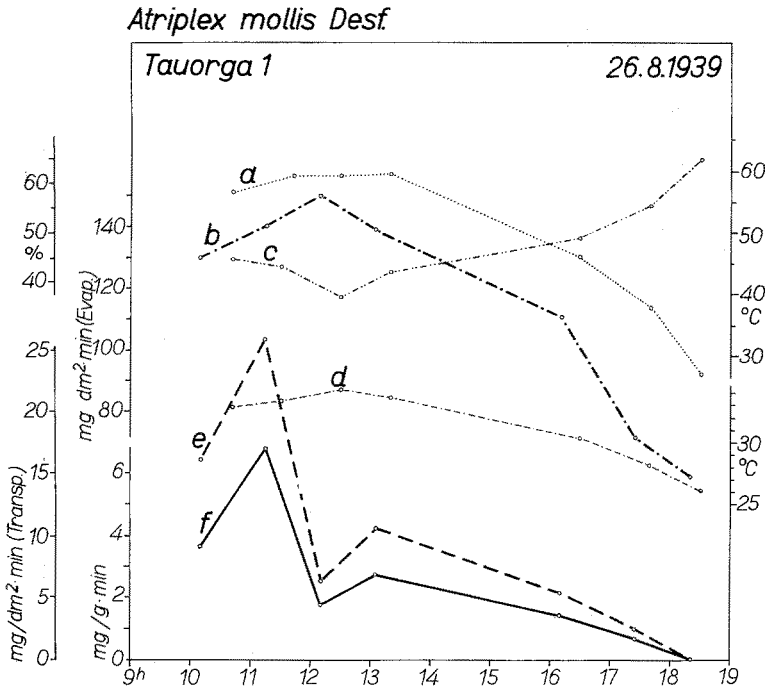


Abb. 14. Tagesgang einiger Klimafaktoren (a) Wärmestrahlung in Pflanzenhöhe in °C, b) Evaporation mit grüner Löschpapierscheibe in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, c) relative Feuchtigkeit in 1,50 m Höhe in %, d) Lufttemperatur in 1,50 m Höhe in °C und der Transpiration, e) bezogen auf Oberfläche in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, f) bezogen auf Frischgewicht in $\text{mg}/\text{g} \cdot \text{min}$ von *Atriplex mollis* DESF. in Tauorga 1 am 26.8.1939.

tion ganz gleichmässig und allmählich ab zu einem Nullwert um 18.20 h. Die stomatare Transpiration wird also bereits um diese Zeit völlig eingestellt, aber auch die cuticuläre Transpiration ist durch den dichten Haarfilz der Blätter so herabgedrückt, dass bei der kurzen Expositionszeit der Blätter kein merkbarer Gewichtsverlust mehr eintritt. Der Tagesgang der Transpiration zeichnet sich also durch Eingipfligkeit mit starker Asymmetrie aus. STOCKER (1956c, S. 455) schreibt, dass dieses Verhalten unter sehr harten Bedingungen nicht selten zu sein scheint.

Salicornia fruticosa L. Eine Tageskurve der Transpiration dieser Pflanze aus Tauorga 2 vom 18.8.1939, einem ebenfalls völlig wolkenlosen Versuchstag, zeigt Abb. 15. Der Tagesgang war einwellig. Der Abfall nach 11.15 h war, wie mit der Infiltrationsmethode geprüft werden konnte, auf Spaltenschluss zurückzuführen. Die erneute Öffnung der Spalten in den späten Nachmittagsstunden, die durch Infiltrationsversuche ausgewiesen wurde, brachte wegen der schon stark gesenkten Verdunstungsbedingungen keinen erneuten Transpirationsanstieg mehr. Der Tagesgang ähnelt daher dem von *Atriplex mollis*.

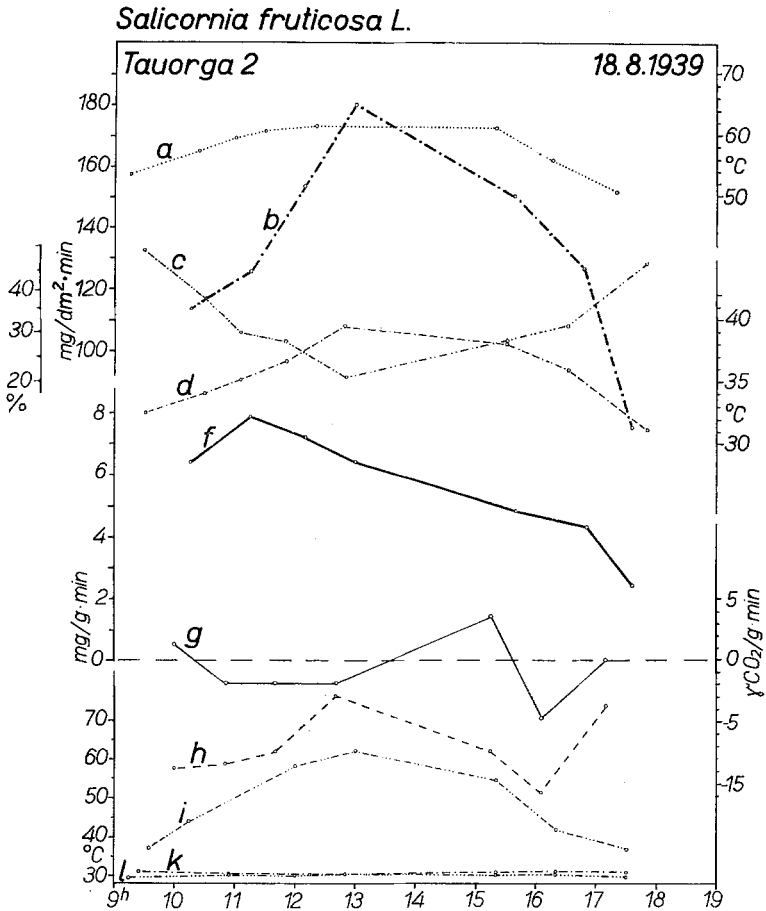


Abb. 15. Tagesgang einiger Klimafaktoren (a) Wärmestrahlung in Pflanzenhöhe in °C, b) Evaporation mit grüner Löschpapierscheibe in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, c) relative Feuchtigkeit in 1,50 m Höhe in %, d) Lufttemperatur in 1,50 m Höhe in °C) und f) der Transpiration, bezogen auf Frischgewicht in $\text{mg}/\text{g} \cdot \text{min}$ sowie g) der apparenten Assimilation, bezogen auf Frischgewicht in $\gamma \text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{min}$ und h) der Dunkelatmung, bezogen auf Frischgewicht in $\gamma \text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{min}$ von *Salicornia fruticosa* L. und der Bodentemperaturen in °C i) in 1 cm Tiefe, k) in 25 cm Tiefe, l) in 50 cm Tiefe in Tauorga 2 am 18.8. 1939.

Arthrocnemum glaucum (Del.) Ung. Sternb. Die bisherigen Beispiele betrafen sämtlich völlig klare, sehr gleichmässige Versuchstage. Für *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. liegt aber eine in Abb. 16 dargestellte Messserie vom Versuchsplatz Tauorga 1 vor, die an einem Tage (25.8.1939) mit Sandsturm — Ghibli geheissen — aufgenommen wurde. Sie ist besonders interessant, weil sie über das Verhalten der Pflanze während eines Sandsturmes und ihre Beeinflussung durch diesen Aufschluss gibt. Deswegen soll sie hier als Beispiel folgen.

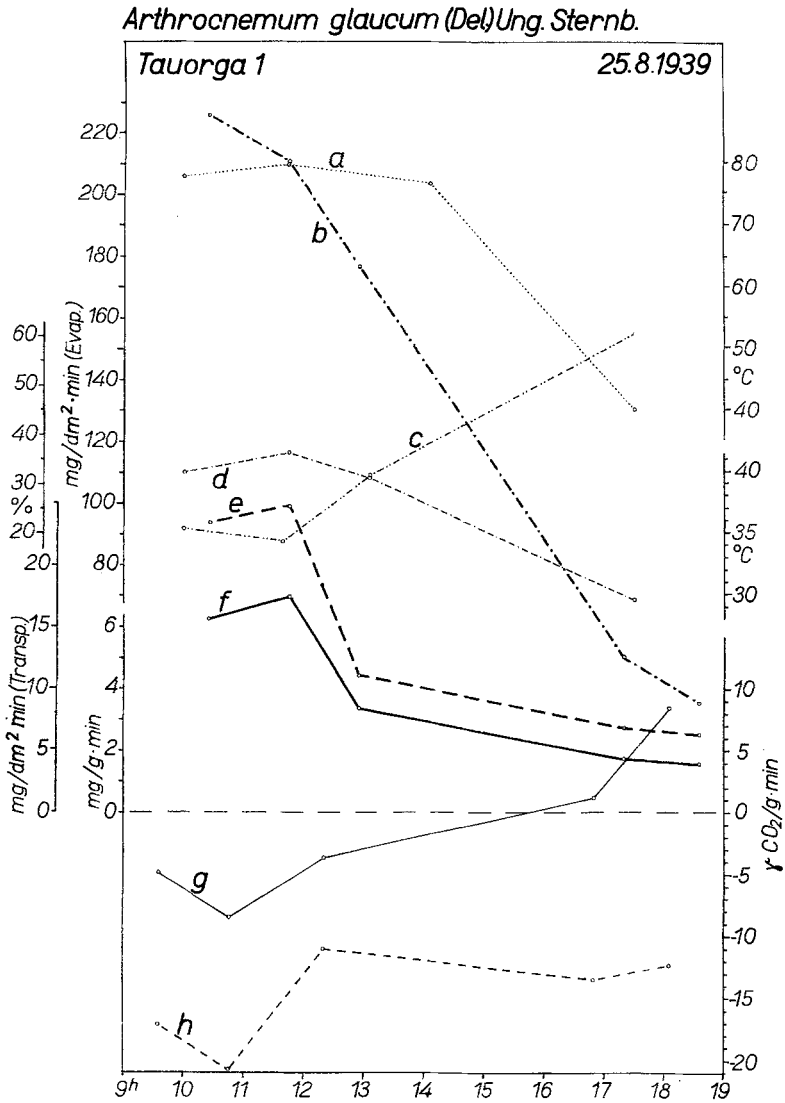


Abb. 16. Tagesgang einiger Klimafaktoren (a) Wärmestrahlung in Pflanzenhöhe in °C, b) Evaporation mit grüner Löschpapierscheibe in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, wobei jedoch ab 12.00 h die Werte ungenau werden, weil die Scheibe versandet, c) relative Feuchtigkeit in 1,50 m Höhe in %, d) Lufttemperatur in 1,50 m Höhe in °C und der Transpiration, e) bezogen auf Oberfläche in $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{min}$, f) bezogen auf Frischgewicht in $\text{mg}/\text{g} \cdot \text{min}$, sowie g) der apparenten Assimilation, bezogen auf Frischgewicht in $\gamma \text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{min}$ und h) der Dunkelatmung, bezogen auf Frischgewicht in $\gamma \text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{min}$ von *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. während eines Sandsturmes in Tauorga 1 am 25.8.1939.

Am frühen Morgen des 25.8.1939 war noch nichts von einem kommenden Sandsturm zu bemerken ausser etwas erhöhten Temperaturen und gesenkter relativer Feuchtigkeit. Aber an diesem Tage zeigten sich die vielen Fliegen besonders unerträglich und quälend, den Einheimischen ein sicheres Zeichen eines nahenden Sandsturmes. Der in Wüstengebieten ja bekanntlich dauernd wehende Wind nahm gegen 11.30 h böigen Charakter an und begann, Sandwolken vor sich her zu treiben. Die Geschwindigkeit der aufeinanderfolgenden Stösse nahm zu und auch ihre Heftigkeit. Es entwickelte sich schliesslich ein heisser Sturmwind, der in abwechselnd mehr oder weniger starken Wellen dahinbrauste. Seine unangenehme Wirkung bestand vor allem in den Unmengen feinsten Sandes, den er mitführte. Stundenlang war dieses Sandgebläse so stark, dass, wenn eine neue Welle heranbrauste, sie himmelhohe Sandnebel, wie eine dichte rotgelbe Wand heranwälzte. Hatte diese Sandwolke den Versuchsplatz erreicht und überflutet, waren auch die Gegenstände in geringer Entfernung nicht mehr oder nur schemenhaft zu erkennen, ganz so wie in dichtem Nebel, nur dass er eben nicht aus Wassertröpfchen, sondern aus ganz feinen Sandkörnchen bestand. Während dieser Zeit war die sonst so strahlende Sonne verfinstert, die Gegenstände und Sträucher warfen keinen Schatten mehr. Auch während der sekundenlangen Pausen des Sturmes hörte das Sandgebläse nicht auf, aber die Sandwolken erreichten dann nicht mehr grössere Höhen, sondern trieben in etwa 1-1,5 m über dem Boden dahin. Mit Annäherung an den Boden nahm zwar die Geschwindigkeit des Windes ab, die Stärke des Sandgebläses aber zu, nicht nur wegen der grösseren Mächtigkeit der Sandteilchen, sondern auch wegen deren grösserer Dichte. Hinter den Dünen oder dem Zelt bot sich kein Schutz vor dem Sturm, da sich im Windschatten immerwährend Wirbel bildeten, in die der Flugsand des Bodens mit hineingezogen wurde. Selbst durch die Bahnen des vor dem Sturm fest verankerten Zeltes rieselte unaufhörlich fein filtrierter Sandstaub und bedeckte auch im Innern alle Gegenstände mit einer dicken, dichten Schicht feinsten Sandstaubes. Früher als sonst versank die Sonne hinter rotgelben Sandwolken. Dann ebte auch der Sturm fast schlagartig ab, so plötzlich wie er gekommen. Der Abend war angenehm kühl. Er erschien einem kühler als sonst und merklich feucht. Der Himmel war wolkenlos. Die Windstärke war die gleiche wie an anderen Abenden. Der Sturm hatte nicht ganz sieben Stunden gedauert.

Am Morgen hatte noch wolkenloser oder fast wolkenloser Himmel geherrscht. Er bestand auch während des Sandsturmes fort, soweit sich das durch die dichten Sandwolken hindurch zuweilen feststellen liess. Freilich täuschten die Sandnebel und Sandwolken in ihrer physiologischen Wirkung Bewölkung vor und der Sonnenschein war durch den Ghibli mehr oder weniger stark herabgesetzt je nach der Dicke der Sandwolken, die der Sturm emporpeitschte. Manchmal war es durchaus dunkel wie bei dichtestem Nebel. Die Dämmerung setzte früher ein und dauerte ein wenig länger als sonst.

Der normale Tagesgang der Verdunstung mit Mittagsmaximum war an diesem Tage vollständig gestört. Die Evaporation erreichte schon um 10.25 h den bedeutenden Wert von $226.1 \text{ mg/dm}^2 \cdot \text{min}$. Dieser Wert war um rund $75 \text{ mg/dm}^2 \cdot \text{min}$ höher als sonst um diese Zeit und der höchste von mir gemessene überhaupt. Besonders bemerkenswert war, dass dieser

höchste Verdunstungswert einige Zeit *vor* dem Einsetzen des Sandsturmes lag. Bei Beginn des eigentlichen Sandsturmes um etwa 11.30 h war die Verdunstung bereits abgesunken und fiel auch während des Sturmes schnell und gleichmässig weiter ab zu dem Abendwert von 35,2 mg/dm².min um 18.35 h, mit dem die Messserie abgebrochen wurde. Wahrscheinlich liegt aber dieser wie überhaupt die Werte während des Sturmes zu niedrig, weil die ausgelegte feuchte grüne Löschpapierscheibe zwar einen richtigen Anfangswert, aber einen falschen Endwert zeigte, da sich der durch den Sturm ständig auflagernde Sand nicht beseitigen und die verdunstete Wassermenge kleiner erscheinen liess, als sie in Wirklichkeit war.

Auch der Gang der relativen Feuchtigkeit war an diesem Tage vom normalen Verlauf völlig abweichend. Aber ähnlich der Evaporation lagen die extremsten Werte vor oder bei Beginn des Sandsturmes (um 10.00 h: 20,7%, um 11.50 h: 18,3%, der niedrigste von mir gemessene Wert) und normalisierte sich während des Sturmes (um 13.05 h: 31,6%, um 17.30 h: 60,1%).

Dieselbe Erscheinung liess sich auch bei den Lufttemperaturen beobachten (10.00 h: 40,3° C, 11.50 h: 41,7° C, 13.05 h: 39,8° C, 17.20 h: 29,8° C). Die Maximalwerte der meteorologischen Stationen am 25.8.1939 betragen übrigens für Misurata Città 44,4° C, Buerat-el Hsun 42,5° C und Sirte 44,6° C.

Am Schwarzkugelthermometer wurden in Tauorga 1 an diesem Tage abgelesen: um 11.50 h: 80,0° C, um 13.05 h: 76,7° C, um 17.30 h: 41,4° C.

Besonders interessant musste es nun sein, das Verhalten der Pflanzen unter diesen extremen Bedingungen und die Wirkung des Sandsturmes auf die Pflanzen, soweit das möglich war, näher zu untersuchen.

Beginnen wir mit den äusseren Erscheinungen. Hierüber liegt bereits eine Darstellung von THOMAS (1922, S. 87) vor, der in der Libyschen Wüste am 13.4.1916 gegen Ende der Winterregenzeit einen mehrtägigen Sandsturm erlebte, der, so schreibt er, „grosse Sandwolken emportrug, die wie Nebel auf der Bodenoberfläche entlangtrieben. Die Temperatur stieg beträchtlich, trotzdem die Sonne verfinstert war, und betrug über 45° C, die Luft fühlte sich stark trocken an und war beladen mit Sandkörnern, die eine schmerzende Wirkung auf der entblösten Haut hervorriefen. Der Wind liess während der Nacht nach, aber es blieb heiss und fiel kein Tau. Der Sturm hielt auf diese Weise für die nächsten zwei Tage an und seine Wirkung auf die Vegetation war sehr eindrucksvoll. Alle Blüten und jungen Pflanzenteile waren geschrumpft, die oberen Teile der grünen Zweige von *Calligonium* waren tot und oft abgebrochen, die Früchte dieser Pflanze vertrocknet und ganz hart geworden, die meisten von ihnen waren von den Pflanzen gerissen und in alle Richtungen verweht. Die oberen Stammteile von *Heliotropium luteum* waren verwelkt und tot, sie hatten alle jüngeren Blätter verloren. Alle Pflanzen erschienen sehr stark gewelkt, ausgenommen *Imperata cylindrica*, die unberührt schien. Viele Pflanzen schienen teilweise enturzelt, besonders *Pulicaria* und *Polygonum*; tatsächlich hatte der Wind die oberflächlichen Sandschichten um sie entfernt und 20-25 cm des Wurzelstockes lagen frei — dies zeigte die Wichtigkeit tiefen Wurzelwerkes. Die Oberflächenwurzeln von *Panicum turgidum* lagen sehr häufig bloss. In anderen Fällen waren die Pflanzen ganz oder teilweise vergraben“.

Soviel über das äussere Bild.

Es fragt sich nun, welche besonderen Wirkungen der Sandsturm auf den Lebenshaushalt der Pflanzen ausübt. Nach THOMAS (1922, S. 87-88) z.B. — als einem Beobachter von vielen — sind sie von zweierlei Art. Einerseits spricht er von der durch die sehr heisse und trockene Luft und den sehr starken Wind ausserordentlich gesteigerten Transpiration, andererseits von der mechanischen Wirkung durch den Schliff des schnell bewegten Sandes. Die Kieselsteine und Stücke verkieselten Holzes, die auf dem Wüstenboden lägen, seien erodiert und poliert und die Pflanzen nächst dem Boden müssten unter den erodierenden Wirkungen des Sandgebläses in derselben Weise leiden. Hierauf führt er auch die zwergige büschelige Tracht der Wüstenpflanzen zurück, wenn er auch die Mithilfe der dauernd knabbernden Kamele nicht ausser acht lässt und eine sichere Entscheidung nicht trifft.

Die Wirkungen des in Tauorga 1 beobachteten Sandsturmes auf das äussere Vegetationsbild waren von wesentlich geringerer Art, als es nach der Darstellung von THOMAS zu erwarten gewesen wäre. Gewiss, mancher Spross war abgerissen und manches Wurzelstück freigeblasen, auch der Sand stark verlagert. Aber diese Veränderungen waren durchaus nicht auffallend. Einzig bei *Suaeda vermiculata* FORSK. wurde eine weitere kräftige Rötung der vorher schon stark anthozyanhaltigen sukkulenten Blättchen notiert.

Diese Unterschiede gegenüber den Beobachtungen von THOMAS dürften sich aber leicht erklären lassen. Die Hauptperiode der Sandstürme an der Nordküste Libyens und Ägyptens reicht nach LUNSON (1950, S. 5, 6) von Mitte September bis Mitte Juni, THOMAS erlebte einen Sandsturm im April, also am Ende der Winterregenzeit und damit am Ende der Vegetationsperiode, vielleicht sogar den ersten grösseren der angehenden Trockenzeit. Diesem fiel nun alles, was im Winter von Annualen aufgekommen war, schlagartig zum Opfer. Alles, was noch in Blüte war, wurde vernichtet. Alle jüngeren Triebe, die noch nicht hinreichend gefestigt waren, wurden abgerissen. So schreibt auch STOCKER (1928, S. 21): „Solche Chamsinstürme pflegen im Mai die letzten Reste der Frühjahrsvegetation hinweg zu fegen“. Der Sandsturm in Tauorga 1 gehörte zu den leichteren und lag ausserhalb der von LUNSON angegebenen Haupt-Ghibliperiode. Er was also gewissermassen ein Nachläufer, nachdem bereits zahlreiche andere und weit schwerere das Vernichtungswerk getan hatten. So waren also nur sozusagen die alten Kämpen übriggeblieben, an denen der Sturm ziemlich machtlos war, alles andere war den früheren bereits zum Opfer gefallen. Daher war auch verständlich, dass die zu dieser Zeit noch lebende Vegetation der Sebket zumeist aus Zwergsträuchern bestand und nach dem Sommeraspekt durchaus als Salz-Zwergstrauchheide angesprochen werden konnte.

Die am Sandsturmtage gemessene Transpiration ist ebenfalls in Abb. 16 eingetragen. Der Tagesgang ist einwellig mit Maximum um 11.45 h und anschliessendem zunächst steilem, dann nur noch mässigem Abfall. Zieht man zur Deutung dieses Transpirationsverlaufes auch die (hier nicht wiedergegebene) relative Transpiration heran, so scheinen die extremen Bedingungen in der Vorzeit des Sandsturmes nur zu ganz geringen Spaltenregulationen zu führen. Erst zu Beginn des Ghibli setzt in einer Art „Schockwirkung“ der Spaltenschluss ein, der jedoch allmählich wieder zurückgeht. Eine ähnliche Schockwirkung ist beispielsweise auch bei der Transpiration

von *Atriplex mollis* DESF. an einem anderen, hier nicht besprochenen Versuchstage mit ghibliartigem Witterungscharakter in Tauorga 2 festzustellen. Die langsame Öffnungsbewegung der Spalten während des Sandsturmes, die sich an der auf Frischgewicht oder Oberfläche bezogenen Transpiration nicht ablesen, aber am Gang der relativen Transpiration erkennen lässt, zeigt sich übrigens auch an gleichzeitig durchgeführten Assimilationsmessungen.

Abschliessend scheinen zwei Punkte von besonderem Interesse zu sein:

Erstens nämlich, dass die Pflanze auf die erhebliche Verschärfung der klimatischen Bedingungen insbesondere in der Vorzeit des Ghibli durchaus nicht reagiert. Es scheint also so, dass in physiologischer Hinsicht von diesen am Ende der Trockenzeit noch lebenden Pflanzen oder wenigstens von *Arthrocnemum glaucum* ein Sandsturm wider Erwarten nicht nur ohne nennenswerten Schaden, sondern vielmehr ohne grössere Regulationen ertragen wird.

Und zweitens ist die mit Einsetzen des Ghibli eintretende Schockwirkung auf die Pflanzen hervorzuheben, die trotz gleichzeitig beginnender Milderung der äusseren Bedingungen zum Schliessen der Spalten führt. Eine Erklärung hierfür kann vorläufig nicht gegeben werden.

Die im vorhergehenden behandelten Versuchspflanzen wurden teilweise auch von STOCKER (1928) in Ägypten sowie von BRAUN-BLANQUET, BHARUCHA und MEIER (1931, S. 24) im Lagunengebiet von Montpellier in Südfrankreich beobachtet. Die von ihnen ermittelten Transpirationszahlen liegen ausnahmslos unter denen der Sebkapflanzen. Dies dürfte auf die Unterschiede in den Standortverhältnissen, in der Untersuchungszeit und vor allem in den Versuchsmethoden zurückzuführen sein. (vgl. hierzu auch VASSILJEW 1931, S. 268).

Vergleichen wir die hochsommerliche Transpiration der untersuchten Sebkapflanzen mit der von Halophyten unserer Breiten, etwa der Nordsee (nach SCHRATZ 1937), so ergibt sich folgendes: Die auf Oberfläche bezogene Transpiration der Sebkapflanzen liegt etwas über der der Nordseehalophyten. Bezieht man die Transpiration auf Frischgewicht, so passen die Sebkapflanzen etwa in die stärker transpirierende Gruppe der Nordseehalophyten. Berechnet man den Wasserumsatz, so zeigt sich, dass er bei Sebkapflanzen etwas lebhafter ist als bei Nordseehalophyten.

STOCKER (1954, S. 292-294, 1956 a, S. 73-74, 1956 c, S. 449-451, 1956 d, S. 134, 1957, S. 419) hat neuerdings darauf hingewiesen, dass sich die Wüstenpflanzen selbst während der ausgesprochenen Trockenheit durch einen stomatär gesteuerten *einwelligen* Tagesgang der Transpiration auszeichneten. Dies habe sich bereits bei SCHRATZ (1931), EVENARI und RICHTER (1937), KILLIAN (1931 b, 1932), SHMUELI (1948) und ECKARDT (1952) gezeigt, sei aber nicht erkannt worden. Zur Erläuterung dieses eigenartigen Verhaltens der Wüstenpflanzen führt STOCKER (1954, S. 296, 1956 a, S. 74, 1956 d, S. 734, 1957, S. 420) u.a. den Wärmehaushalt an. Schon HARDER, FILZER und LORENZ (1932, S. 144) hatten angenommen, die Spalten würden deswegen offen gehalten, weil dadurch die Transpiration im Gange bliebe, Verdunstungskälte erzeugt und der Gefahr der Überhitzung gesteuert würde. Sie massen deswegen dem dauernd wehenden Wüstenwind grosse Bedeutung bei und schrieben, dass „seine Wirksamkeit aber naturgemäss noch durch die Transpiration stark unterstützt bzw. übertroffen“ würde. In einer früheren Arbeit (1930, S. 734-735) war

HARDER allerdings der Meinung gewesen, dass „der Wind bei den extremen Wüstenpflanzen nur durch direkte Wärmeabfuhr, nicht durch Erzeugung einer gegenüber ruhiger Luft grösseren Verdunstungskälte kühlend“ wirke. Wie dem auch sei, man sollte sich davor hüten, den Abkühlungseffekt durch Transpiration zu überschätzen. Unter normalen Verhältnissen dürfte er übrigens kaum „nötig“ sein (BERGER-LANDEFELDT 1958, S. 30-31). Soll nun die Einwelligkeit der Tagestranspiration in der Tat der Überhitzung der Organe durch Einstrahlung begegnen, müsste sie nicht nur für Wüstenpflanzen, sondern auch für Salzpflanzenpflanzen, die dieser Gefahr in der gleichen Weise ausgesetzt sind, gelten. Die Regel von der Einwelligkeit der Tagestranspiration wird aber von Salzpflanzenpflanzen durchbrochen, denn der Tagesgang der Transpiration von *Nitraria retusa* ist beispielsweise deutlich zweiwellig, ohne dass Hitzeschäden auftreten. Nach den Untersuchungen von LANGE (1957) gibt es auch unter den Wüstenpflanzen eine ganze Gruppe, die einer Hitzeschädigung durch entsprechende Resistenz begegnen.

Eine Schätzung der Tagessummen der auf Frischgewicht bezogenen Transpiration ergibt etwa folgende Werte:

Nitraria retusa 2.9 g/g·d (Tauorga 2) bis 3.4 g/g·d (Tauorga 1),

Atriplex mollis 1.4 g/g·d,

Arthrocnemum glaucum 2.4 g/g·d,

Salicornia fruticosa 3.3 g/g·d.

Berechnet man aus den Werten von SHMUELI (1947-49, S. 133) von Kallia am Toten Meer überschlagsmässig die Tagestranspiration beispielsweise an einem Augusttag (21.8.1941), dann erhält man etwa für

Nitraria retusa, Büschelblätter (die stärker transpirieren als die anderen) 4.1 g/g·d,

Arthrocnemum glaucum 2.7 g/g·d,

also ganz ähnliche Tagessummen wie in Tauorga.

Vergleicht man diese Zahlen, soweit dies möglich ist und aus den wenigen Angaben überhaupt Schlüsse zu ziehen sind, beispielsweise mit Werten von mitteleuropäischen Glykophyten (nach PISEK und CARTELLIERI 1941) oder Nordseehalophyten (nach SCHRATZ 1937), dann ergibt sich folgendes:

Die Wassermengen, welche die Sebkapflanzen im Hochsommer abgeben, sind nicht grösser als die der am schwächsten transpirierenden mitteleuropäischen Glykophyten und auch nicht grösser als die der Nordseehalophyten. Für Wüstenpflanzen werden dagegen bisweilen weit höhere Transpirationssummen genannt (vgl. die Zusammenstellung bei PISEK und CARTELLIERI 1941, S. 264-265). Diese sind aber vermutlich zu günstigeren Zeiten oder unter günstigeren Bodenverhältnissen gewonnen worden. Vergleicht man dagegen die Transpiration der Sebkapflanzen im Hochsommer etwa mit der der Pflanzen Judäas (EVENARI und RICHTER 1937-38, S. 363) zu ungünstigen Zeiten oder z.B. der der Karooppflanzen (HENRICH 1940, S. 35-36) unter ungünstigen Bodenverhältnissen, so stimmen die Werte überraschend gut überein.

Für die Sebkapflanzen sind Hoch- und Spätsommer die extremsten Jahreszeiten, günstiger dürften dagegen der Herbst, der Winter und das Frühjahr sein, wenn durch die Regenfälle die Wüstenpflanzen den Sebkapflanzen reichliche Mengen verhältnismässig salzarmen Wassers zuführen. Transpirationssummen der Sebkapflanzen zu diesen Jahreszeiten sind jedoch unbekannt.

4. CO₂-ASSIMILATION UND ATMUNG

Neben den beschriebenen Transpirationsuntersuchungen wurden an den gleichen Versuchspflanzen auch Messungen der apparenten CO₂-Assimilation und Dunkelatmung durchgeführt. Hierzu stand eine Apparatur nach HOLDHEIDE, HUBER und STOCKER (1936), allerdings ohne Verstärker und Tongenerator (BEILER und SCHRATZ 1937, BEILER 1939) zur Verfügung. Die Leitfähigkeitsgefäße waren auf grund der Angaben von BEILER und SCHRATZ (1937, S. 358) SCHANDERL und BOSIAN (1939, S. 78-79) und STOCKER, REHM und PAETZOLD (1938, S. 575-576) verbessert und auch sonst die Einrichtung den extremen Verhältnissen besonders angepasst. Abgeschnittene Pflanzenteile wurden auf grund der Bedenken von HARDER, FILZER und LORENZ (1932, S. 50) nicht verwendet. Der CO₂-Gehalt der Luft schwankte im Gegensatz zu MOENCH (1937, S. 515) nur wenig (vgl. auch CARTELLIERI 1940, S. 99 und KREUTZ 1941, S. 94-96).

Die Versuchsdauer und damit der Einschluss des Pflanzenteiles in die Küvette wurde aus Temperaturgründen auf ein Minimum beschränkt. Trotzdem sank die CO₂-Assimilation besonders um Mittag oft unter den Kompensationspunkt und traten die üblichen Zusammenbrüche der Assimilation auf. In der Literatur begegnet man ihnen mit erstaunlicher Regelmässigkeit, nur die dafür ins Feld geführten Ursachen wechseln (Zusammenstellung bei NEUWOHNER 1938, S. 673-676). Bei Wüstenpflanzen sind sie schon von HARDER, FILZER und LORENZ (1932, S. 151-152) angedeutet und neuerdings wieder von STOCKER (1954, S. 298, 1956 a, S. 74, 1956 d, S. 734, 1957, S. 419) in der Trockenzeit bei südalgerischen Wüstenpflanzen beschrieben worden. STOCKER führte diese Zusammenbrüche der Assimilation auf den schlechten Wasserzustand des Plasmas zurück, der nach DASTUR (1925), WALTER (1928) und VON GUTTENBERG und BUHR (1935, S. 261-262) einen Assimilationsabfall bedingt. Da jedoch bekannterweise (KNIEP 1914, S. 30, HARDER 1915, PLAETZER 1917, S. 65, SÄLÄGEANU 1942, S. 3) die Atmung mit zunehmender Temperatur relativ stärker ansteigt als die Assimilation, wird man allerdings die Sorge kaum los, dass diese ganzen beobachteten Zusammenbrüche nur die Folge unnatürlicher Versuchsbedingungen sein könnten (siehe schon BOSIAN 1933-34, S. 266-267). Der wenn auch noch so kurze Einschluss der Pflanze in die Küvette und der dadurch verursachte unter den extremen klimatischen Verhältnissen kaum vermeidbare Temperaturanstieg (gerade in den Mittagsstunden!) könnte nämlich ein Absinken der Assimilation vortäuschen, das in der freien Natur nicht oder nicht in dem Masse vorhanden ist, und könnte zu mehr oder weniger falschen Vorstellungen über den CO₂-Haushalt führen. Daher beschränken wir uns im folgenden darauf, nur einige Beispiele anzuführen.

Nitraria retusa (Forsk.) Aschers. Die am 17.8.1939 in Tauorga 2 gemessenen Werte der apparenten Assimilation und Atmung sind in Abb. 13 mit eingetragen. Die Assimilationskurve zeigt einen breiten Mittagseinbruch mit CO₂-Ausscheidung über einen Zeitraum von drei Stunden. Stoffgewinn wird nur am frühen Vormittag und Nachmittag erzielt. Zum Tagesgang der Transpiration bestehen gewisse Beziehungen. Gegenüber den anderen Pflanzen ist die Assimilation von *Nitraria retusa* recht lebhaft, auch die Atmung ist sehr hoch.

Salicornia fruticosa L. Die Assimilations- und Atmungswerte vom 18.8.1939 aus Tauorga 2 enthält Abb. 15. Auch hier liegen für mehrere Tagesstunden die Werte unter dem Kompensationspunkt.

Arthrocnemum glaucum (Del.) Ung. Sternb. Als Beispiel für eine Tageskurve der Assimilations- und Atmungsmessungen sei der 25.8.1939, der Sandsturmtag, gewählt (Abb. 16). Schon zu Anfang der Versuchs vor Einsetzen des Sandsturmes liegen die Assimilationswerte bei sehr starker Atmung und hohen Lufttemperaturen tief unter dem Kompensationspunkt. Mit dem Beginn des Sandsturmes sinkt die Atmung auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Höhe ab, die Assimilation bleibt aber fast den ganzen Tag über negativ, erst mit der Milderung der sehr extremen Bedingungen dieses Tages am Spätnachmittag wird ein geringer Stoffgewinn erzielt.

5. HYDRATUR

Bei Betrachtung der Bodenverhältnisse der Salzpflanzen in Teil III dieser Arbeit (*Vegetatio* 7, 1957, S. 193) hatten wir festgestellt, dass die Saugkraft in der Wurzelzone mindestens 35-40 at beträgt, die von den Pflanzenwurzeln zu überwinden ist. Daraus folgt, dass von der Pflanze selbst noch höhere Saugkräfte entwickelt werden müssen. Es fragt sich nun, wie die Sebkapflanzen tatsächlich derartig beträchtliche Saugkräfte erreichen und welche stofflichen Grundlagen ihnen dazu zu Gebote stehen.

Aus den Untersuchungen von SIMONIS (1936, S. 222) wissen wir, dass sich Glykphyten bei Bodensaugkräften über 40 at zumeist schon im Zustande des Welkens, z.T. wohl schon des irreversiblen Welkens befinden. Bei Kulturpflanzen liegt die begrenzende Saugkraft der Bodenlösung sogar noch wesentlich tiefer (nach WADLEIGH, GAUCH und STRONG 1947 für Bohnen bei 7-8 at, Mais 10,5-11,5 at, Luzerne 12-13 at, Baumwolle 16-17 at).

Selbst bei den extremen ungarischen Szikpflanzen sterben die Wurzelhaare und Saugwurzeln bei Erhöhung der Bodensaugkraft über 30 at ab und 30-40 at Wurzelsaugkraft ist das Höchste, was die extremen Szikpflanzen zu leisten vermögen. Nichtspezifische Szikpflanzen können schon 12 at nicht mehr überwinden. (STOCKER 1930, S. 48, 1933, S. 774, 776).

Chloridhalophyten unserer Breiten (BICKENBACH 1932, S. 337, BERGER-LANDEFELDT 1933, BEHR-NEGENDANK 1939) ertragen Bodensaugkräfte von 20-25 at noch gut. Als Beispiele von Pflanzen, die hohe Bodensaugkräfte überstehen, wurden nach den Untersuchungen von FABERS (1913, 1923) immer die Mangroven betrachtet, bis WALTER und STEINER (1936, S. 159) nachwiesen, dass die Bodenlösung nur selten über 25 at steigt (vgl. auch BLUM 1941). Höhere Bodensaugkräfte beobachtete STEINER (1935, S. 193-194) in den Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten. Wenn er aber den maximalen osmotischen Wert des Zellsaftes von *Salicornia herbacea* mit 35 at und von *S. mucronata* um 50 at ansetzt, können höhere Bodensaugkräfte in der Wurzelzone wenigstens auf längere Zeit hin nicht geherrscht haben. Da die Differenz zwischen dem osmotischen Wert der oberirdischen Organe und der Bodensaugkraft gewöhnlich mindestens 5-6 at (KNODEL 1939, S. 561) beträgt, würden sich 30-45 at als Maximalwerte erträglicher Bodensaugkraft ergeben. Zu ganz ähnlichen Grössen kommt auch STOCKER (1928, S. 98, 103) in der ägyptischen Wüste. Nach ihm über-

steigen die Wurzelsaugkräfte nicht 50 at und geht das Saugkraftgefälle zwischen Wurzel und Bodenwasser nicht über 10 at hinaus, so dass sich als Durchschnittswert für die Bodensaugkraft 40 at ergibt.

Aus den angeführten Beispielen geht hervor, dass der Grenzwert der Bodensaugkraft im allgemeinen um 40 at zu suchen sein wird.

In diesen Rahmen würden sich die errechneten Saugkraftwerte der Bodenlösung aus der Wurzelzone des Sebkabodens recht gut einfügen.

Von Interesse ist nun, ob die Pflanzen diese Bodensaugkräfte tatsächlich zu kompensieren vermögen. Hierzu wären Saugkraftmessungen an den Wurzelhaaren am geeignetsten gewesen. Wegen der technischen Schwierigkeiten und methodischen Unsicherheiten (vgl. OPPENHEIMER 1930, 1936, WALTER 1930, S. 79-80; Ref. in *Ztschr. f. Bot.* 24, 1930-31, S. 326-327; 1933; BUHMANN 1935) wurde aber darauf verzichtet. Stattdessen wurden einige osmotische Werte¹⁾ bestimmt, die in Tab. 3 zusammengestellt sind.

Bis auf *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS. liegen die osmotischen Werte sehr hoch. Dies ist nicht anders zu erwarten, weil die Pflanzen unter ex-

Datum	Uhrzeit	Pflanze	Standort	Osmotische Werte in at bei 20° C	Chloride, berechnet als Na cl, ausgedrückt in at-Äquivalenten
12.8.1939	15.30	<i>Nitraria retusa</i> (Forsk.) Aschers.	Tauorga 1	35.4	—
26.8.1939	13.35	<i>Atriplex mollis</i> Desf.	Tauorga 1	156	132
27.8.1939	10.40		Tauorga 2	123	103
19.8.1938	13.20			152	108
18.8.1939	13.10	<i>Salicornia fruticosa</i> L.	Tauorga 2	72.4	54.5
18.8.1939	16.30			69.9	50.9
8.8.1949	11.00	<i>Salicornia herbacea</i> L.	Mitteldeutschland Salzstelle Hecklingen bei Stassfurt	55.8	50.7
				47.0	39.0

Tabelle 3. Osmotische Werte und Anteil der Chloride bei einigen Sebkapflanzen. (Zum Vergleich sind einige Messungen aus Mitteldeutschland von einer Salzstelle mit ähnlichen Salzausblühungen wie in der Salzpflanze hinzugefügt.)

¹⁾ Die zu diesem Zwecke für die kryoskopische Untersuchung (WALTER 1931) eingesammelten Proben gingen jedoch leider infolge des Kriegsausbruches beim Transport verloren. Ersatzweise musste daher die Bestimmung nach einem von THREN (1934, S. 461) beschriebenen, etwas abgeänderten Verfahren aus Blattmaterial erfolgen, das ursprünglich zu anderen Zwecken eingesammelt, bei 65° C getrocknet und dessen Wassergehalt bekannt war. Bei osmotischen Werten über 59,8 at mussten überdies wegen der ungewöhnlich tiefen Gefrierpunktserniedrigungen Presssaftverdünnungen nach STEINER (1935, S. 104) vorgenommen werden. Die Werte wurden mit den üblichen Korrekturen (WALTER 1936a) versehen. Die sich aus den genannten Gründen etwa ergebenden nicht vermeidbaren Fehler bei den osmotischen Werten mussten in Kauf genommen werden, dürften aber sachlich nur wenig ändern.

tremen Verhältnissen leben und sich den hohen Konzentrationen der Bodenlösung anpassen müssen. Selbst in Mitteleuropa können Halophyten unter gewissen Umständen beinahe gleich hohe Atmosphärenwerte erreichen. Auch hierfür enthält Tab. 3 ein kleines Beispiel. Es handelt sich dabei um eine Salzstelle in Mitteldeutschland (Hecklingen bei Stassfurt), bei der die ökologischen Verhältnisse, wenn auch nicht so extrem wie in den Salzpflanzen Nordafrikas, jedoch ganz ähnlich liegen, und ebenfalls starke Salzausbildungen auftreten. *Salicornia herbacea* L., die dort in Gemeinschaft mit anderen Halophyten in grosser Menge wächst, erreicht osmotische Werte, die von Ausnahmefällen abgesehen (nach BEHR-NEGENDANK 1939, S. 260-262 Zwergexemplare 78-84 at, normale um 40 at), weit über denen liegen, die bei Pflanzen an Küstenstandorten gewöhnlich auftreten (SCHRATZ 1936, S. 174; vgl. auch STEINER 1935).

Die Spanne zwischen den osmotischen Werten der Blätter der Sebkpflanzen und der Saugkraft der Bodenlösung bietet genügend Spielraum zur Aufrechterhaltung der Turgeszenz und des Saugkraftgefälles Blatt-Boden. Sie ist höher als bei unseren heimischen Pflanzen, bei der sie meist nur 5-7 at beträgt.

Gerade bei den Halophyten spiegeln die osmotischen Werte die Standortverhältnisse sehr eindrucksvoll wieder. Das geht auch aus den in der Literatur (Zusammenstellung bei ADRIANI 1956 und 1958) genannten Zahlen hervor.

Nitraria retusa (FORSK.) ASCHERS. (= *tridentata*) untersuchte FITTING (1911, S. 250) grenzplasmolytisch in der algerischen Sahara im Salzsumpf bei Hammam es Salahin und fand Werte von 26,5-32,1 at. SHMUELI (1947-49, S. 124-125) mass kryoskopisch bei Kallia am Toten Meer eine Jahreschwankung von 28,9-46,2 at. Diese osmotischen Werte stimmen gut mit denen aus Tauorga überein.

Wesentlich höhere, aber auch sehr viel unterschiedlichere osmotische Werte werden für *Salicornia fruticosa* L. angegeben. FITTING mass an der genannten Stelle und im Wadi Biskra oberhalb der Stadt über 100 at. CAVARA (1905, S. 53) fand bei rotüberlaufenen Pflanzen, die an Salinendämmen in Italien wuchsen, am 28.8 kryoskopisch 92,6 at bei 20° C. In ganz ähnlicher Grössenordnung wie in Tauorga verhielten sich die von MONTASIR (1937, S. 36-37) vermutlich im Juli ermittelten osmotischen Werte von *Salicornia fruticosa* auf der Insel Kom el-Dahab im Menzale-See (Ägypten): 55,8-78,5 at, wobei die Werte mit der Bodentrockenheit zunahmen, während TADROS (1936, S. 15-16) im Wadi Digla (13 Meilen südöstlich Kairo) am 18.3. 1933 49,7 at und im Bezirk Mariut (Burg el-Arab) am 8.5. 1933 66,2 at mass. Wesentlich geringere Werte fand nur WIKUS (BRAUN-BLANQUET, WIKUS, SUTTER und BRAUN-BLANQUET 1958, S. 29) am Etang du Prévost bei Montpellier (34,1-46,5 at).

Ebenfalls hohe osmotische Werte mit ähnlichen Schwankungen scheinen bei *Atriplex canescens* (L.) W. & A. (DEL.) UNG. STERNB. aufzutreten. KILLIAN und FAUREL (1933, S. 777) massen in den Dünen von el Arfiene (Algerien) 41,2-42,2 at, im benachbarten Schott dagegen 46,3-49,8 at. SHMUELI (1947-49, S. 126) fand an verschiedenen Stellen am Toten Meer am 24.10. Werte zwischen 63,4 und 84,7 at (bei einer Saugkraft der Bodenlösung von 168 at an der Bodenoberfläche, 59 at in 12-20 cm und 52 at in 25-30 cm Bodentiefe). ADRIANI (zitiert nach WALTER 1957, S. 174), der den Jahresgang des

osmotischen Wertes von März bis September von *Arthrocnemum glaucum* auf den Salzböden bei Montpellier untersuchte, gab im Frühjahr etwas über 40 at an. Die Werte stiegen dann an und erreichten ihr Maximum im Juli mit 100 at. WALTER (1937, S. 174) mass am Meeresstrande bei Swakopmund 26,8 at (Chloride 19,4, Zucker 1,3 at), auf Sand 36,3 at (Chloride 23,1, Zucker 0,2 at), BOSS fand im Swakoprivier 33 at, WALTER im Voigtsgrund (Südwestafrika) 28,0 at (Chloride 21,0, Zucker 1,2 at), während die osmotischen Werte der Bodenlösung an der Oberfläche über 75 at, in 30 cm Tiefe jedoch nur 3,6 at betragen, die Pflanze also unter wesentlich gemilderten Bedingungen wuchs.

Bei der oft bedeutenden Höhe der osmotischen Werte müssen erhebliche Zellsaftkonzentrationen erreicht werden. Von Interesse ist nun die Frage nach den Substanzen, die eine derartig grosse osmotische Wirkung auslösen. Aus den Arbeiten von KILLIAN (1931a), BICKENBACH (1932, S. 359), STEINER (1935), WALTER und STEINER (1936) und WALTER (1937) über die stofflichen Grundlagen, die den Halophyten ermöglichen, derartig hohe Werte zu erreichen, um mit der Saugkraft des Bodens konkurrieren zu können, wissen wir, dass wenigstens die extremen Halophyten im allgemeinen mindestens soviel Salz aufnehmen, dass die Konzentration der Bodenlösung kompensiert wird (WALTER und STEINER 1936, S. 160). Zu einer ähnlichen Ansicht kommen auch ARNOLD (1936, S. 117) wenigstens für *Salicornia* und *Suaeda* und SCHRATZ (1936, S. 175), der angibt, dass die Na Cl-Konzentration grösser ist als die Gesamtkonzentration der wasser-gesättigten Bodenlösung. Eben diese Meinung vertritt auch POMPE (1940, S. 304). Daher ist zu erwarten, dass mit der Feststellung der Na Cl-Konzentration im Zellsaft bereits der grösste Anteil an osmotisch wirksamer Substanz erfasst werden kann.

Hierzu wurden die Chloride im Presssaft merkurimetrisch (DUBSKÝ und TRÍLEK 1933) bestimmt, als Na Cl berechnet, so im Presssaft die Kochsalzkonzentrationen ermittelt und die diesen äquivalenten Saugkraftwerte (in at) in Tab. 3 aufgenommen.

Die erhaltenen Zahlen stehen mit den bisher bekannt gewordenen bestens in Einklang. Der Hauptanteil an osmotisch wirksamer Substanz wird durch Natriumchlorid bestritten. Und zwar ist derartig viel Salz aufgenommen, dass nicht nur die Konzentration der Bodenlösung kompensiert (WALTER und STEINER 1936, S. 160), sondern sogar noch um ein Beträchtliches überschritten wird. Zucker sind dagegen am Zustandekommen der hohen osmotischen Werte nur in geringem Masse beteiligt.

Sehr eigenartig muss die Aufnahme der Chloride bei diesen Pflanzen vonstatten gehen. Im Jugendstadium muss sie anlaufen (MONTFORT und BRANDRUP 1927), später aber gedrosselt werden (ARNOLD 1955, S. 45). Irgendwelche Drüsen zum Absalzen besitzen die genannten Pflanzen nicht. Bei *Atriplex mollis* DESF. scheint jedoch eine andere, besonders eigenartige Form des Absalzens vorzuliegen, die bisher noch nicht erkannt worden ist.

Zunächst einmal ist auffallend, dass die osmotischen Werte dieser Pflanze aussergewöhnlich hoch liegen (bis zu 156 at). Sie überragen die im allgemeinen mit der kryoskopischen Methode ermittelten weit (vgl. z.B. die allerdings winterlichen Werte der Halophyten KILLIANs (1935, S. 103-107) auf den Felsenriffen Algeriens) und liegen bereits im Bereich der für Wüstenpflanzen und Halophyten hin und wieder genannten sehr hohen Atmo-

sphärenangaben (FITTING 1911; VON FABER 1913, 1923, BLAGOWESTSCHENSKI 1928), die mit dem plasmolytischen Verfahren gewonnen wurden, dessen Ergebnisse gewisse Unsicherheiten nicht ausschliessen (vgl. OPPENHEIMER 1932, S. 509-511, BUHMANN 1935, WALTER und STEINER 1936, S. 156-157).

Nun besitzt *Atriplex mollis*, wie schon erwähnt, auf der Ober- und Unterseite der Blätter zahlreiche in Stockwerken angeordnete Blasenhaare. Diese enthalten eine wasserklare Flüssigkeit, die nach VOLKENS (1887, S. 54-55, 138) Wasser ist und ihn dazu geführt hat, diese Blasenhaare als Wasserspeicher anzusprechen. Sehr einleuchtend ist, wie ebenfalls bereits bemerkt, diese Deutung schon deswegen nicht, weil die Pflanze dieses kostbare Wasser nicht gerade an exponierter Stelle speichern und der Möglichkeit stärkster Verdunstung aussetzen wird. Tatsächlich ist auch die Transpiration dieser Pflanze gegenüber den anderen nicht erhöht. Diese Blasenhaare dürften aber gar keine Wasserspeicher, sondern Absalzorgane sein. Die Flüssigkeit, die sie enthalten, ist kein reines Wasser, sondern eine Chloridlösung hoher Konzentration. Als der Gedanke auftauchte, die Blasenhaare als Absalzorgane anzusprechen, lag leider kein Frischmaterial mehr vor. Jedoch wurden von trockenen Blättern die Blasenhaare mit dem Rasiermesser vorsichtig entfernt und gewichtsgleiche Teile von diesen und von den ihrer Haare befreiten Blättern auf ihren Salzgehalt geprüft. Tatsächlich war dieser bei den Blasenhaaren beträchtlich grösser als bei den haarfreien Blättern. Dieses Ergebnis sprach also für die Richtigkeit der Annahme. Dann würden sich aber auch die aussergewöhnlich hohen osmotischen Werte, die bei dieser Pflanze beobachtet wurden, und die, wie die anderen Pflanzen zeigen, unter den Umweltbedingungen der untersuchten Sebka-standorte gar nicht „erforderlich“ sind, verhältnismässig leicht erklären. Diese Chloridmengen, die eigentlich von der Pflanze bereits ausgeschieden sind, werden ja bei der kryoskopischen Bestimmung mit erfasst und verfälschen die osmotischen Werte. Tatsächlich sind die Chloridmengen bei dieser Pflanze ganz enorm und übertreffen die gewöhnlich festgestellten weit (maximal 132 at). Hiermit wäre auch verständlich, warum VOLKENS diese Haare zumeist geplatzt fand. Er dürfte seine Schnitte in Wasser untersucht haben. Vermutlich ist das Wasser sehr rasch in die mit Chloridlösung prall gefüllten Haare eingedrungen und hat sie zum Platzen gebracht. Die Deutung der Blasenhaare als Absalzorgane scheint auch aus „Zweckmässigkeitsgründen“ einleuchtender zu sein, als sie als Wasserspeicher anzusprechen. Es wäre allerdings wünschenswert, da nur Trockenmaterial zur Verfügung stand, die Funktion der Blasenhaare als Absalzorgane an frischen Blättern nochmals zu überprüfen.

6. MÖGLICHKEITEN DES PFLANZENLEBENS UND EINER NUTZUNG DER SALZPFANNEN.

Die Sebka ist eingebettet in eine sehr arme Halbwüsten- und Steppenformation. In dieser sonst so überaus kargen Landschaft macht die Salzpflanze mit ihrer verhältnismässig üppigen Vegetation den Eindruck einer ziemlich grünen Insel. Dies ist zunächst nicht recht verständlich, wenn man einerseits an den Chloridreichtum im Boden denkt, mit dem die Pflanzen zu kämpfen haben, andererseits an die Flachgründigkeit des Standortes, die durch die in geringer Tiefe anstehende steinharte Gipsschicht gegeben

ist. Hier liegt also eine scheinbare Unstimmigkeit vor, die nur durch den Wasserfaktor zu erklären ist.

Bekanntlich bestehen enge Beziehungen einerseits zwischen der Wassermenge, die der Einheit Bodenfläche ober- oder unterirdisch zugeführt wird, und andererseits dem ober- und unterirdischen Abfluss und der Evapotranspiration, d.h. der Verdunstung des Bodens und der Transpiration der Pflanzen. Die Grösse der Zufuhr begrenzt den Abfluss und die Evapotranspiration. Bei geringer Zufuhr kann auch die zum Abfluss und zur Evapotranspiration je Einheit Bodenfläche zur Verfügung stehende Wassermenge nur klein und die darauf wachsende Pflanzenmasse, soweit sie Transpirations- und damit Lebensmöglichkeit finden kann, nur beschränkt sein. Die Blattmassenentwicklung wird sich also nach der Höhe der Zufuhr richten (WALTER 1932). Je kleiner diese wird, umso geringer wird auch die Blattmassenentwicklung (Halbwüste), umso offener wird die Vegetation, umso vereinzelter der Pflanzenwuchs. In ariden Gebieten (z.B. im südlichen Afrika, vgl. HENRICI 1937, WALTER 1936 b, S. (41), 1939 b) wird daher die Abhängigkeit der einzelnen Grössen voneinander besonders augenfällig.

Was nun die die Sebka umgebende Steppen- und Halbwüstenformation anlangt, lässt sich die den Pflanzen zugeführte Wassermenge ziemlich klar übersehen. Der unterirdische Zufluss liegt zumeist so tief, dass er zur Evapotranspiration nicht zur Verfügung steht. Hierfür kommen in der Hauptsache nur die Niederschläge in Frage, die im Untersuchungsgebiet im räumlichen und zeitlichen Durchschnitt nach meteorologischen Messungen etwa 130 mm ($= 1/\text{m}^2$) im Jahre betragen, wobei wir die Zuschläge durch Fehlmessungen infolge Windeinfluss, nicht registrierte Taufälle und Abschläge durch oberirdischen Abfluss bei Sturzregen usw. unberücksichtigt lassen können.

Viel verwickelter liegen die Verhältnisse in der Sebka. Setzt man in ganz roher Schätzung im Jahresdurchschnitt als Transpiration der Sebkapflanzen etwa 6 g/g Frischgewicht. Tag und bei der verdunstungsfördernden Witterung etwa 200 g/g Frischgewicht. Jahr, dann würde bereits eine Blattmasse von nur 60 g/m^2 die gesamte oben genannte Niederschlagsmenge verbrauchen, ohne dass für die Evaporation noch etwas zur Verfügung stünde. Trotz der Offenheit der Sebkavegetation ist aber selbst eine Blattmassenentwicklung von 60 g je Quadratmeter Bodenfläche zu gering. Sie dürfte eher für die Steppe und Halbwüste Geltung haben. Die höhere Blattmassenentwicklung der Sebkavegetation kann also nicht auf der Wasserzufuhr allein durch Niederschläge beruhen, es müssen ihr noch andere Hilfsquellen zur Verfügung stehen. In der Tat wird der Sebka Jahr für Jahr eine nicht unbedeutende Wassermenge durch Widian und Grundwasserströme zugeführt, die teilweise oberirdisch, teilweise allerdings auch unterirdisch, aber dann so oberflächennahe zufließen, dass sie zur Evapotranspiration angezapft werden können. Die Grösse dieser Zufuhr kann allerdings nicht einmal annähernd angegeben werden. Während also die Pflanzen der Halbwüste und Steppe allein auf die sehr schmale Niederschlagsbasis angewiesen sind, stehen der Salzpflanzenvegetation ausser den Niederschlägen die zusätzliche Zufuhr durch Grundwasserströme und Widian zur Verfügung.

Der verhältnismässig üppige Eindruck der Salzpflanzenvegetation darf allerdings nicht darüber hinwegtäuschen, dass die Pflanzen keineswegs eine

gleichmässige Decke bilden, sondern die Vegetation in einzelnen Siedlungen aus kleineren oder grösseren Gruppen von Zwergstrauchbüschen aufgelöst ist, zwischen denen mehr oder weniger weite vegetationslose Flächen eingestreut sind (siehe Abb. 1). Vielleicht steht auch diese eigenartige Ungleichheit der Vegetationsentwicklung in der Sebka mit den sicher auftretenden örtlichen Unterschieden in der Grösse der unterirdischen Wasserzufuhr in einer gewissen Beziehung.

Die ausser den Regenfällen den Salzpflanzen zufließenden Wassermengen machen es auch unmöglich, die Wasserbilanz der Vegetationsdecke abzuschätzen. Der normale Weg, den Wasserverbrauch der Pflanzendecke aus der spezifischen Transpiration der einzelnen Arten und der Produktion der transpirierenden Blattmasse zu bestimmen (PISEK und CARTELLIERT 1939, 1941, HENRICI 1943, 1945-46, 1947, BERGER-LANDEFELDT 1948), kann wegen der räumlich stark wechselnden Massenproduktion nicht beschritten werden. Hier kann nur mit den modernen klimatologischen Methoden gearbeitet werden (BERGER-LANDEFELDT 1949a, 1949b, 1953, Zusammenstellung bei HUBER 1956, S. 273-282).

Zusammenfassend lässt sich jedoch sagen, dass die Niederschlagsmenge vielleicht für die Steppen- und Halbwüsten-, nicht aber für die Sebka-vegetation als Massstab für die Wasserzufuhr herangezogen werden kann, dass wir also zwischen Niederschlagsmenge und Vegetationsentwicklung der Steppe und Halbwüste gewisse Beziehungen finden könnten, nicht aber zwischen jener und der Vegetationsentwicklung der Sebka. Was den Wasserfaktor anlangt, bestehen zwischen der Sebka und der sie umgebenden Steppe und Halbwüste keinerlei Beziehungen, vielmehr sind die Pflanzen der Salzpflanze ganz anderen, nur diesem Gebiet eigenen Gesetzen unterworfen.

Mehrfach ist nun der Wunsch aufgetaucht (vgl. PEGLION 1913, S. 95-96), die weitgedehnten Salzpflanzen der menschlichen Nutzung zugänglich zu machen. Die Begründung dafür dürfte vermutlich darin zu suchen sein, dass die Wasserverhältnisse in den Salzpflanzen günstiger liegen als in dem sie umgebenden Steppen- und Halbwüstengebiet. In dem durch die Niederschläge nur so kärglich bedachten Gebiet ist der Wunsch durchaus verständlich, jede sich bietende Wassermenge auszunutzen. Denn nicht nur die oberirdisch zufließenden Wasser, sondern auch die unterirdischen Ströme des Grundwassers sind, da dessen Spiegel sehr flach liegt, für die Pflanzenwurzeln noch durchaus erreichbar.

Ein bedeutendes Hemmnis bei diesem Unterfangen ist jedoch der grosse Gehalt des Bodens an Salzen, die sich zwangsläufig infolge der im zugeführten Wasser enthaltenen, wenn auch geringen Salzmenge, der oberflächennahen Lage des Grundwassers und der hohen Verdunstungskraft des ariden Klimas ständig in den obersten Horizonten anreichern. Die Fähigkeit zur Besiedlung derartig extremer Standorte wird den Halophyten erleichtert durch Kombination einer Reihe besonderer Eigenschaften, die REPP (1958) neuerdings zusammengestellt hat. Unter diesen dürften für die Lebensbedingungen in den Salzpflanzen die hohe Salzresistenz des Cytoplasmas, die geringe Salzpermeabilität des Tonoplasten und der starke Benetzungswiderstand der Epidermis am wichtigsten sein.

Diese Eigenschaften kommen den Glykophyten nicht zu. Sie fehlen aber normalerweise auch den Kulturpflanzen. Daher ist wenigstens unter den

derzeitigen Umständen auch eine erfolgreiche Nutzung der Sebka wegen des Salzreichtums ausgeschlossen. Es erhebt sich aber die Frage, ob durch irgendwelche Massnahmen ein Wandel der Verhältnisse herbeigeführt werden könnte.

Die erste Möglichkeit, die in Ägypten zu guten Erfolgen geführt hat, ist die Auslaugung des Bodens mit Hilfe grosser Wassermassen. Diese Methode scheidet allein schon daran, dass jene fehlen (PEGLION 1913, S. 94).

Besonders in den tiefer liegenden Teilen der Sebka beobachtet man einen deutlichen Anstieg des Salzreichtums in den obersten Bodenschichten. Es könnte nun leicht der Gedanke aufkommen, die oberste Bodenschicht abzutragen, auf diese Weise die grösste Salzmenge zu beseitigen und damit die Möglichkeit bescheidener Nutzung zu schaffen. Freilich liesse sich auf diese Weise zunächst ein nicht unbedeutender Teil der Salze entfernen. Damit wäre aber nichts gewonnen. Die Salzanreicherung in den obersten Bodenschichten ist auf die starke aufwärtsgerichtete kapillare Wasserströmung zurückzuführen, die durch das Abtragen der obersten Bodenschicht keineswegs verhindert, sondern noch vermehrt wird. Je nach der Grösse des Verdunstungszuges wird in kürzerer oder längerer Zeit die Salzanreicherung in den obersten Bodenschichten erneut einsetzen und zu den alten Verhältnissen führen.

Dort, wo eine stärkere Zonierung des Salzgehaltes nicht immer anzutreffen ist, dürfte die Abhebung der obersten Bodenschicht nicht einmal zu einem vorübergehenden Erfolge führen.

Die Eingeborenen gehen einen anderen Weg. Trotzdem das Grundwasser in der Salzpfanne oberflächennahe ist, damit also verhältnismässig günstig liegt, wird gerade dadurch die Möglichkeit geschaffen, dass die Verdunstung einsetzen, die noch zunächst geringen Salz mengen im Wasser anreichern und damit den typischen Charakter der Salzpfanne schaffen kann. In der richtigen Erkenntnis, dass das Grundübel also die hohe Bodenverdunstung ist, werden, um diese zu bremsen, die Kulturen von den Eingeborenen mit einer Schicht Sand oder einer Mischung aus Sand und Mist überdeckt (DRAGO, ODIFREDI, PEGLIION und DE CELLIS 1913, S. 164). Jedoch ist hier auf die erhebliche Wirkung des Windes Rücksicht zu nehmen, der bereits die Kulturanlagen in der Steppe durch Zusanden oder Freiblasen stark schädigt und selbst durch Anbau von Windschutzstreifen (z.B. *Tamarix articulata*) nicht immer verhindert werden kann.

Die Verbrackung ist in Trockengebieten zweifellos ein weltweites Problem. Sie tritt in diesen Gegenden überall dort auf, wo Bodenwasser, selbst wenn es nur schwach salzhaltig ist — und das ist es unter ariden Verhältnissen sehr häufig —, in den in jenen Landschaften sehr lebhaften Verdunstungsvorgang mit einbezogen wird. Dabei ist es völlig gleichgültig, ob das Wasser natürlich vorhanden ist (Grundwasser, Grundfeuchtigkeit) oder künstlich zugeleitet wird (Bewässerung).

Für die erste Form der Wasserzufuhr bildete die Sebka von Tauorga ein charakteristisches Beispiel. Aber auch die zweite liess sich ganz benachbart von Tauorga studieren und zwar in den Kolonisationsdörfern Crispi und dem etwas jüngeren Gioda, welche die Italiener seinerzeit mit ziemlichem Aufwand zum Ausgleich des Geburtenüberschusses angelegt hatten. Jede Siedlerfamilie hatte dort neben einem volleingerichteten Haus mit

allen Geräten 15 ha Land erhalten, wovon je 5 ha in Trockenkultur bebaut und 10 ha bewässert wurden (siehe auch WALTER 1939a, S. 299).

1939 standen in der damals erst einjährigen Anlage von Crispi besonders Oelbaum, Mandel und Weinstock in Trockenkultur. Auf den Feldern gediehen vor allem Weizen (4-5 ha je Siedlerfamilie), Hülsenfrüchte (2,5-3,5 ha), Baumwolle, Erdnuss (2 ha) und Arzneipflanzen (0,5 ha) infolge der mühseligen Bewässerung recht gut. Diese ging in der Weise vor sich, dass das Wasser aus den grossen Becken der artesischen Brunnen in Magazine floss und von dort auf die Felder geleitet wurde. Das Bedenkliche an dieser ganzen Anlage war jedoch, dass das Wasser, das diese artesischen Brunnen unaufhörlich hervorsprudelten und an dem das Leben dieser Gründungen hing, von recht unterschiedlicher Güte war. Nur bei einem bestimmten Teile der Brunnen liess es sich auch als Trinkwasser verwenden, bei einem anderen war es schwach salzig, bei einem dritten aber ziemlich brackig. Die Salzkonzentration war jedoch nicht so hoch, dass es den Pflanzen zunächst geschadet hätte. Auch wurde die Bewässerung sehr vorsichtig gehandhabt. Sie erfolgte in wenigen aber kräftigen Gaben, die günstiger waren, als wenn die gleiche Wassermenge auf viele, aber kleine Portionen aufgeteilt worden wäre.

Trotz solcher Massnahmen kann jedoch wohl kaum die langsam, aber stetig fortschreitende Verbrackung verhindert werden. Das immer erneut auf die Felder gebrachte Wasser verdunstet an der Bodenoberfläche lebhaft oder wird von den Pflanzen transpiriert, das Salz aber bleibt zurück, reichert sich an der Bodenoberfläche allmählich zu Konzentrationen an, die schliesslich den Kulturpflanzen gefährlich werden müssen. Dieselben Vorgänge beschreibt bereits ganz allgemein SCHULTZE (1936, S. 64). Auch WALTER (1937, S. 177-180, 1940, S. 75) hat bei den bewässerten Kulturflächen Südwestafrikas darauf hingewiesen.

Die Verbrackung trat verständlicherweise 1939 in den italienischen Kolonisationsdörfern noch nicht sichtbar in Erscheinung, so wie es nach WALTER in Südwestafrika der Fall war, weil die Bewässerung der Böden Südwestafrikas ja schon seit einer Reihe von Jahren erfolgt war, in Libyen man damit aber eben erst begonnen hatte. Dessenungeachtet hätten die italienischen Kulturmassnahmen in Libyen ziemlich sicher ein ähnliches Schicksal erlitten, vor dem sie allerdings der zweite Weltkrieg bewahrte, der das ganze Experiment vorzeitig beendete. (Vgl. hierzu auch die sehr zur Vorsicht mahnenden Vorschläge REPPS, 1950, bei der Kultivierung der Salzböden schon unter den wesentlich mildereren Bedingungen am Neusiedlersee.)

Wenn es also schon schwer ist, der Gefahr der Verbrackung auf Böden, die seit verhältnismässig ganz kurzer Zeit in dieses Wechselspiel des Wasserkreislaufes einbezogen sind und noch dazu unter dauernder Kontrolle stehen, zu begegnen, um wieviel schwieriger ist es, in der Sebka, in der diese Vorgänge sich seit Jahrtausenden in immer gleicher Wiederholung abspielen, eingreifen und eine Änderung herbeiführen zu wollen.

In der richtigen Erkenntnis, dass es unmöglich sein dürfte, hier einen Wandel zu schaffen, hat schon PEGLION (1913, S. 96) vorgeschlagen, statt aller Entsalzungsversuche in der Sebka eine bescheidene Weidewirtschaft durchzuführen. Gestützt auf amerikanische und australische Versuche empfahl er hierbei die Verwendung von Halophyten aus der Gattung *Atriplex* (*A. nummularia* und *A. semibaccata*), die sich durch rasche Ent-

wicklung, hohe Dürre- und Salzresistenz, fehlende Verholzung und gute Bekömmlichkeit für alle Haustiere, sei es als Grünfutter, sei es als Heu, auszeichnen. Trotzdem dieser Vorschlag schon 1913 gemacht wurde, sind praktische Versuche in dem Gebiet bisher wohl kaum durchgeführt worden. Jedenfalls ist darüber nichts bekannt. Dieser Weg verspricht aber wohl die meiste Aussicht auf Erfolg.

Da die geschilderten Verhältnisse naturgegeben sind, werden in den Salzpflanzen alle Massnahmen zur Bodenverbesserung, die vielleicht einen vorübergehenden Erfolg bringen, mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit nicht von Dauer sein. So bedauerlich das vom Standpunkt des Wirtschafters sein mag, so erfreulich ist es freilich für den Biologen, dass ein so interessantes Naturdenkmal nicht menschlicher Ausbeutung zum Opfer fällt, sondern der Nachwelt erhalten bleibt.

ZUSAMMENFASSUNG

In Fortsetzung der vorangegangenen drei Teile dieser Arbeit, in denen über die Orographie und Entstehung, die klimatischen und Bodenverhältnisse der nordafrikanischen Salzpflanzen (Sebket) berichtet wurde, folgen abschliessend einige Beobachtungen an deren Vegetation.

1. Für die ökologischen Untersuchungen an den Salzpflanzen werden an der Westseite der Grossen Syrte in der Sebka von Tauorga zwei Versuchsplätze (Tauorga 1 und 2) ausgewählt. Die Vegetation dieser beiden Standorte besteht aus Halophyten. Im Hochsommeraspekt sind die Halbsträucher tonangebend (Abb. 1).

2. Die Beobachtungen werden durchgeführt an *Nitraria retusa* (FORSK.) ASCHERS., *Atriplex mollis* DESF., *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNB. und *Salicornia fruticosa* L. (Abb. 3-7). Die Blätter von *Nitraria* und *Atriplex* und die Sprosse von *Arthrocnemum* und *Salicornia* weisen einige anatomisch-morphologische Besonderheiten auf (vgl. die Querschnitte in Abb. 8-10). Über den Spaltöffnungsapparat und die durchschnittlichen Dimensionsquotienten der Blätter bzw. Sprösschen dieser Pflanzen unterrichten Tab. 1 und 2. Die Sebkapflanzen haben kein tiefgehendes Wurzelwerk, weil sie genügend Bodenwasser in erreichbarer Tiefe finden und auch der steinharte Gips ein Vordringen in grössere Bodentiefen verhindert.

3. Als Beispiele für die extremen Verhältnisse der Standorte und ihren Einfluss auf die Pflanzenwelt werden einige Tagesgänge des Kleinklimas und der Transpiration wiedergegeben (Abb. 12-16). U.a. werden auch die Auswirkungen eines Sandsturmes beobachtet. Sowohl die Maxima der Lufttemperatur (in 1,50 m Höhe: 41.7° C) und Verdunstung (226 mg/dm². min) und das Minimum der relativen Feuchtigkeit (in 1,50 m Höhe: 18,3%) als auch der Höchstwert der Transpiration (*Arthrocnemum glaucum*) liegen vor Beginn des Sandsturmes. Eine mechanische Wirkung des Sandgebüses auf die vorhandenen Pflanzen ist kaum zu erkennen, vermutlich weil die zarteren Pflanzen oder Pflanzenteile den zahlreichen vorhergehenden, weit schwereren Sandstürmen bereits zum Opfer gefallen sind. Der physiologischen Beanspruchung durch den Sturm sucht *Arthrocnemum glaucum* durch Stomatabewegungen erfolgreich zu begegnen (schockartiger Spaltenschluss bei Einsetzen des Sandsturmes). Die Tagesgänge der Trans-

piration können bei Sebkapflanzen auch zweiwellig sein (z.B. *Nitraria retusa*). Die Tagessummen der auf Frischgewicht bezogenen Transpiration der Salzpflanzen im Hochsommer liegen im Vergleich zu denen anderer ökologischer Gruppen niedrig.

4. Die Tagesgänge der apparenten CO_2 -Assimilation der Sebkapflanzen zeigen die bekannten Zusammenbrüche. Ob diese in solchem Umfange auch gewöhnlich bei den Pflanzen in situ oder aus methodischen Gründen (Küvettenklima) nur bei den Versuchspflanzen auftreten, bleibt zweifelhaft.

5. Die Bestimmung einiger osmotischer Werte (Tab. 3) lässt den Schluss zu, dass die Sebkapflanzen im allgemeinen die in der Wurzelzone vorhandenen grossen Bodensaugkräfte überwinden können. Die hohen osmotischen Werte werden durch Speicherung einer beträchtlichen Menge Chloride erreicht. Sehr hohe osmotische Werte werden bei *Atriplex mollis* beobachtet. Sie dürften auf den Inhalt der bei dieser Pflanze zahlreich auftretenden Blasenhaare zurückzuführen sein. Diese Blasenhaare, die VOLKENS als Wasserspeicher ansieht, erhalten eine neue Deutung als Organe für eine bisher übersehene Form des Absalzens.

6. Im Vergleich zur Vegetation der umliegenden Halbwüsten und Steppen ist das Pflanzenkleid der Salzpflanzen relativ üppig. Dies wird auf die ober- und unterirdisch zufließenden Wassermengen zurückgeführt, welche die Sebkette ausser den Regenfällen zusätzlich erhalten. Trotzdem sind die Möglichkeiten einer Nutzung der Salzpflanzen sehr beschränkt. Bestenfalls lässt sich vielleicht eine bescheidene Weidewirtschaft unter Verwendung gewisser *Atriplex*-Arten durchführen.

LITERATUR

- ADRIANI, M. J., 1956 — Der Wasserhaushalt der Halophyten. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg, Bd. III, 902-914.
- , 1958 — Halophyten. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg Bd. IV, 709-736.
- AHLMANN, H. W., 1928 — La Libye septentrionale. *Geograf. Annal.* 10, 1-118.
- ARNOLD, A., 1936 — Beiträge zur ökologischen und chemischen Analyse des Halophytenproblems. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 83, 105-132.
- , 1955 — Die Bedeutung der Chlorionen für die Pflanze, insbesondere deren physiologische Wirksamkeit. Eine monographische Studie mit Ausblicken auf das Halophytenproblem. *Bot. Studien*, H. 2, Jena 1955.
- ASCHERSON, P., 1875 — Botanische Ergebnisse der ROHLFSchen Expedition zur Erforschung der Libyschen Wüste. *Verh. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin* 1, 177-181.
- BÉGUINOT, A. e A. VACCARI, 1912 — Contributo alla flora della Libia in base a piante raccolte dall'ottobre 1911 al luglio 1912. *Monografie e Rapporti colon.*, herausgeg. vom R. Min. d. Colon., Dir. Centr. d. Affari Colon., Uff. d. Studi colon. Nr. 16. Rom.
- BEHR-NEGENDANK, C. Gräfin, 1939 — Saugkraftmessungen an Halophytenstandorten der Nordseeküste. *Biol. Zentralbl.* 59, 235-273.
- BEHRMANN, W., 1932 — Beobachtungen am Rande der Wüste. *Geogr. Ztschr.* 38, 321-333, 399-412.
- BEILER, A., 1939 — Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation der Strand- und Dünenpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 87, 356-407.
- BEILER A. und E. SCHRATZ, 1937 — Zur Methodik der CO_2 -Bestimmung auf konduktometrischem Wege. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 85, 355-367.
- BERGER-LANDEFELDT, U., 1933 — Die Hydratur einiger Halophyten in ihrer Abhängigkeit von der Substratkonzentration. *Beib. z. Bot. Centralbl.* 51, I, 697-710.

- , 1936 — Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. *Bibliotheca Botanica*, Heft 115.
- , 1948 — Zur Kenntnis des Wasserverbrauchs des Waldes. *Forstwirtschaft-Holzwirtschaft* 2, 75-78.
- , 1949a — Zum Wasserverbrauch von Pflanzenbeständen. *Forschungen und Fortschritte*, 25, 83-85.
- , 1949b — Über den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden. *Planta* 37, 6-11.
- , 1953 — Beiträge zur Messung der Evapotranspiration nach dem Austauschverfahren. *Arch. f. Met., Geophys. u. Bioklimat*, 5B, 66-102.
- , 1958 — Temperaturbeobachtungen um ein Blatt. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 71, 21-33.
- BICKENBACH, K., 1932 — Zur Anatomie und Physiologie einiger Strand- und Dünenpflanzen. Beiträge zum Halophytenproblem. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.* 19, 334-370.
- BLAGOWESTSCHENSKI, A. W., 1928 — Untersuchungen über die osmotischen Werte bei Pflanzen Mittel-Asiens. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 69, 191-236.
- BLUM, G., 1941 — Über osmotische Untersuchungen in der Mangrove. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.* 51, 401-422.
- BOSIAN, G., 1933-34 — Assimilations- und Transpirationsbestimmungen an Pflanzen des Zentralkaiserstuhls. *Ztschr. f. Bot.* 26, 209-284.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1949 — Premier aperçu phytosociologique du Sahara tunisien. *Mém. hors-série d.l. Soc. d'histoire natur. d'l'Afrique du Nord.* 2, 39-50. (Festband R. MAIRE).
- BRAUN-BLANQUET, J., F. BHARUCHA und H. MEIER, 1931 — Zur Frage der „physiologischen Trockenheit“ der Salzböden. *Mitt. a. d. Stat. Intern. d. Geobot. Mediterran. et Alpine* Nr. 11 (= *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.* 40), 21-27.
- BRAUN-BLANQUET, J., E. WIKUS, R. SUTTER und G. BRAUN-BLANQUET, 1958 — Lagunenverlandung und Vegetationsentwicklung an der französischen Mittelmeerküste bei Palavas, ein Sukzessionsexperiment. *Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel, Zürich* H. 33, 9-32. (Festschr. W. LÜDI)
- BUHMANN, A., 1935 — Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. *Protoplasma* 23, 579-612.
- CANNON, W. A., 1911 — The root habits of desert plants. *Carnegie Inst. of Washington Publ.* Nr. 131.
- , 1913 — Botanical features of the Algerian Sahara. *Carnegie Inst. of Washington Publ.* Nr. 178.
- CARTELLIERT, E., 1940 — Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl.* 149, Abt. 1, 95-143.
- CAVARA, F., 1905 — Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. *Contrib. a. Biol. veg.* 4, 39-81.
- , 1914 — La Vegetazione della Tripolitania e la utilizzazione economico-agraria della nuova colonia. *Atti del. R. Ist. d'Incoraggiamento di Napoli*, Ser. 6, 66, 97-125.
- CHERMEZON, H., 1910 — Recherches anatomiques sur les plantes littorales. *Ann. d. sci. nat.*, 9, sér., *Botan.* 12, 117-313.
- DASTUR, R. H., 1925 — The relations between water content and photosynthesis. *Ann. of Bot.* 39, 769-786.
- DELÉ, M. E., 1911 — Transpiration and behaviour of stomata in halophytes. *Ann. of Bot.* 25, 485-505.
- DRAGO, A., C. ODIFREDI, V. PEGLION e E. DE CILLIS, 1913 — Terreni coltivati e coltivabili. La Tripolitania settentrionale, Comm. per lo studio agrol. d. Tripolitania, Ministero d. Colon. Rom. I, 161-199.
- DUBSKÝ, J. V. und J. TRÍLEK, 1933 — Mikromassanalyse unter Benützung von Diphenylcarbazid und Diphenylcarbazon als Indikator (Mercurimetrie). *Mikrochemie* 12 (N.F. 6), 315-320.
- ECKARDT, F., 1952 — Rapports entre la grandeur des feuilles et le comportement physiologique chez les xérophytes. *Physiologia Plantarum* 5, 52-69.
- EVENARI, M. and R. RICHTER, 1937 — Physiological-ecological investigations in the wilderness of Judaea. *Journ. of the Linn. Soc.* 51, 333-381.
- FABER, F. C. VON, 1913 — Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 31, 277-281.

- , 1923 — Zur Physiologie der Mangroven. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 41, 227-234.
- FIRBAS, F., 1931 — Über die Ausbildung des Leitungssystems und das Verhalten der Spaltöffnungen im Frühjahr bei Pflanzen des Mediterrangebotes und der tunesischen Steppen und Wüsten. *Beib. z. Bot. Centralbl.* 48, I, 451-465.
- FITTING, H., 1911 — Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie. *Ztschr. f. Bot.* 3, 209-275.
- GUTTENBERG, H. VON und H. BUHR, 1935 — Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchiapflanzen während der Regen- und Trockenzeit. *Planta* 24, 163-265.
- HARDER, R., 1915 — Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 56, 254-298.
- , 1930 — Beobachtungen über die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der algerischen Wüste. *Ztschr. f. Bot.* 23, 703-744.
- HARDER, R., P. FILZER und A. LORENZ, 1932 — Über Versuche zur Bestimmung der Kohlendioxidassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif (algerische Sahara). *Jahrb. f. wiss. Bot.* 75, 45-194.
- , 1933 — Notizen über Evaporation und Transpiration in der algerischen Wüste bei Beni Unif. *Flora* 28, 34-49. (Festschr. G. KARSTEN)
- HASSIB, M., 1951 — Distribution of plant communities in Egypt. *Bull. of the Fac. of Science, Fouad I Univ. Cairo* Nr. 29, 59-261.
- HENRICI, M., 1937 — Transpiration and water supply of South African plants. *South African Journ. of Science* 34, 61-72.
- , 1940 — The transpiration of different plant associations in South Africa, I. Transpiration of Karoo bushes. Union of South Africa. *Departm. of Agricult. and Forestry. Science Bull.* Nr. 185.
- , 1943 — Transpiration of grasses in the sour mountain grassveld of the Drakensberg in comparison with the water loss of indigenous forests. *South African Journ. of Science* 39, 155-163.
- , 1945-46 — The transpiration of South African plant association. III. Indigenous and exotic trees in the Drakensburg area (vielmehr Drakensberg area). Union of South Africa. *Dept. of Agric. Science Bull.* Nr. 247.
- , 1947 — Transpiration of South African plant association. II. Indigenous and exotic trees under semi-arid conditions. Union of South Africa. *Dept. of Agric. Science Bull.* Nr. 248.
- HOLDHEIDE, W., B. HUBER und O. STOCKER, 1936 — Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Assimilationsgrösse von Landpflanzen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 54, 168-188.
- HUBER, B., 1927 — Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 45, 611-618.
- , 1944 — Wasscrumsatz und Stoffbewegungen. *Fortschr. d. Bot.* 11, 146-166.
- , 1956 — Die Evaporation. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg. Bd. III, 265-284.
- KILLIAN, C., 1931a — Études écologiques sur la répartition du chlorure de sodium dans les psammophytes et halophytes algériens. *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.* 7, 419-468.
- , 1931b — Recherches écologiques sur les fluctuations saisonnières de la transpiration chez les végétaux du climat méditerranéen. I. *Bull. d.l. Soc. Bot. de France* 78, 460-501.
- , 1932 — Recherches écologiques sur les fluctuations saisonnières de la transpiration chez les végétaux du climat méditerranéen. II. *Bull. d.l. Soc. Bot. de France* 79, 185-220.
- , 1935 — Études écologiques sur les fluctuations de la pression osmotique chez des psammophytes et quelques halophytes algériens. *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.* 11, 70-124.
- KILLIAN, C. et L. FAUREL, 1933 — Observations sur la pression osmotique des végétaux désertiques et subdésertiques de l'Algérie. *Bull. d.l. Soc. Bot. de France* 80, 775-778.
- KNIEP, H., 1914 — Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. *Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. und Hydrogr.* 7, 1-38.
- KNODEL, H., 1939 — Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von der Saugkraft des Bodens. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 87, 557-564.

- KREUTZ, W., 1941 — Kohlensäuregehalt der unteren Luftschichten in Abhängigkeit von Witterungsfaktoren. *Angew. Bot.* 23, 89-117.
- LANGE, O. L., 1957 — Hitzeresistenz und Blattemperaturen mauretanischer Wüstenpflanzen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 70, (31)-(32).
- LLOYD, F. E., 1908 — The physiology of stomata. *Carnegie Inst. of Washington Publ.* Nr. 82.
- LOFTFIELD, I. V. G., 1921 — The behaviour of stomata. *Carnegie Inst. of Washington Publ.* Nr. 314.
- LUNSON, E. A., 1950 — Sandstorms on the northern coasts of Libya and Egypt. *Profess. Notes. Meteor. Off. London* 7, Nr. 102.
- MARASSI, A., 1942 — L'oasi di Tauorga. *Relazioni e Monografie agrario-coloniali* N. 67. Istit. Agton. p. l'Africa Italiana, Firenze.
- MOENCH, I., 1937 — Untersuchungen über die Kohlensäurebilanz von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 85, 506-553.
- MOLISCH, H., 1912 — Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). *Ztschr. f. Bot.* 4, 106-122.
- MONTASIR, A. H., 1937 — Ecology of lake Manzala. *Bull. of the Fac. of Science, Egyptian Univ. Cairo* 12.
- MONTFORT, C. und W. BRANDRUP, 1927 — Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. II. Ökologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66, 902-946.
- NEUWOHNER, W., 1938 — Der tägliche Verlauf von Assimilation und Atmung bei einigen Halophyten. *Planta* 28, 644-679.
- OPPENHEIMER, H. R., 1930 — Kritische Betrachtungen zu den Saugkraftmessungen von URSPRUNG und BLUM. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 48, (130)-(140).
- , 1932 — Über Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichsten Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Zellsäfte. *Planta* 16, 467-517.
- , 1936 — Untersuchungen zur Kritik der Saugkraftmessungen. *Planta* 18, 525-549.
- PEGLION, V., 1913 — La Sebkha. La Tripolitania settentrionale. Commiss. per lo studio agrol. d. Tripolitania. Ministero d. Colon. Rom II, 89-97.
- PIGNATTI, S., 1952 — Note fitosociologiche su alcune associazioni alofile del litorale tunisino. *Boll. d. Soc. Veneziana d. Storia Nat. e. d. Museo civ. d. Storia Nat.* 6., 77-94.
- PISEK, A. und E. CARTELLIERI, 1934 — Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 79, 131-190.
- , 1939 — Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. IV. Bäume und Sträucher. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 88, 22-68.
- , 1941 — Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 90, 255-291.
- PLAETZER, H., 1917 — Untersuchungen über die Assimilation und Atmung von Wasserpflanzen. *Verb. d. Phys.-med. Ges. Würzburg.* N.F. 45, 31-101.
- POMPE, E., 1940 — Beiträge zur Ökologie der Hiddenseer Halophyten. *Beib. z. Bot. Zentralbl.* 60A, 223-326.
- REPP, G., 1950 — Untersuchungen über die Kultivierung von Salzböden. *Die Bodenkultur* 4, 329-354.
- , 1958 — Die Salztoleranz der Pflanzen. I. Salzhaushalt und Salzresistenz von Marschpflanzen der Nordseeküste Dänemarks in Beziehung zum Standort. *Österr. Bot. Ztschr.* 104, 454-490.
- ROHLFS, G., 1868 — Reise durch Nordafrika vom Mittelländischen Meere bis zum Busen von Guinea 1865-1867. *Petermann's Mitt. Erg.-H.* 25.
- SÄLÄGEANU, N., 1942 — Über die Grösse der Kohlensäureassimilations-Ausbeute einiger Laubblätter. *Biol. Zentralbl.* 62, 1-7.
- SCHANDERL, H. und G. BOSIAN, 1939 — Über einige Verbesserungen an der CO₂-Bestimmungsapparatur nach HOLDHEIDE-HUBER-STOCKER. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 57, 75-83.
- SCHRATZ, E., 1931 — Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Pflanzen im Trockengebiet des südlichen Arizona. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 74, 153-290.
- , 1936 — Beiträge zur Biologie der Halophyten. III. Über Verteilung, Ausbildung und Na Cl-Gehalt der Strandpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt des Standortes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 83, 133-189.

- , 1937 — Beiträge zur Biologie der Halophyten. IV. Die Transpiration der Strand- und Dünenpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 84, 593-638.
- SCHULTZE, K., 1936 — Das Ausblühen der Salze. *Kolloid-Beih.* 44, 1-96.
- SHMUELI, E., 1948 — The water balance of some plants of the Dead Sea salines. *Palesine Journ. of Bot.*, Jerusalem Ser. 4, 117-143.
- SIMONIS, W., 1936 — Untersuchungen über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes vom Bodenwassergehalt bei Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 83, 191-239.
- STEIN, E., 1912 — Bemerkungen zur Arbeit von MOLISCH: „Das Offen- und Geschlossenein der Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode“. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 30, 66-68.
- , 1913 — Über Schwankungen der stomatären Öffnungsweite. Diss. Jena.
- STEINER, M., 1935 — Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Amerika. (Die osmotischen Verhältnisse des Bodens als Standortsfaktor. Die Ökologie der osmotischen Werte und der Zellsaftchemie bei Halophyten). *Jahrb. f. wiss. Bot.* 81, 94-202.
- STOCKER, O., 1928 — Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen vom Standpunkte einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie aus. *Bot. Abh.* 13.
- , 1929 — Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgrösse I. und II. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 47, 126-129, 130-136.
- , 1930 — Über die Messung von Bodensaugkräften und ihrem Verhältnis zu den Wurzelsaugkräften. *Ztschr. f. Bot.* 23, 27-56.
- , 1933 — Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. II. Untersuchungen in der ungarischen Alkalistepp. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 78, 751-856.
- , 1954 — Der Wasser- und Assimilationshaushalt südägyptischer Wüstenpflanzen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 67, 289-299.
- , 1956a — Motorisierte Botanik. Pflanzenökologische Arbeiten in der Sahara. *Die Umschau* 56, 71-74.
- , 1956b — Messmethoden der Transpiration. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Berlin-Göttingen-Heidelberg Bd. III, 293-311.
- , 1956c — Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Berlin-Göttingen-Heidelberg Bd. III, 436-488.
- , 1956d — Die Dürresistenz. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Berlin-Göttingen-Heidelberg, Bd. III, 696-741.
- , 1957 — Grundlagen, Methoden und Probleme der Ökologie. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 70, 411-423.
- STOCKER, O., S. REHM und J. PAETZOLD, 1938 — Beiträge zur Methodik der kurzfristigen Assimilationsmessung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 86, 556-580.
- TADROS, T. M., 1936 — The osmotic pressure of Egyptian desert plants in relation to water supply. *Bull. of the Fac. of Science, Egyptian Univ. Cairo* 7.
- , 1953-54 — A phytosociological study of halophilous communities from Mareotis (Egypt). *Vegetatio* 4, 102-124.
- TADROS T. M. and B. M. A. ATTA, 1958 — Further contribution to the study of the sociology and ecology of the halophilous plant communities of Mareotis (Egypt). *Vegetatio* 8, 137-160.
- THOMAS, H. H., 1922 — Some observations on plants in the Libyan desert. *Journ. of Ecology* 9, 75-89.
- THREN, R., 1934 — Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Wertes verschiedener ökologischer Typen in der Umgebung von Heidelberg. Mit einem Beitrag zur Methodik der Presssaftuntersuchung. *Ztschr. f. Bot.* 26, 449-552.
- VASSILJEV, J. M., 1931 — Über den Wasserhaushalt von Pflanzen der Sandwüste im südöstlichen Kara-Kum. *Planta* 14, 225-309.
- VOLKENS, G., 1887 — Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt. Berlin.
- WADLEIGH, C. H., H. G. GAUCH and D. G. STRONG, 1947 — Root penetration and moisture extraction in saline soil by crop plants. *Soil Science* 63, 341-349.
- WALTER, H., 1928 — Die Bedeutung des Wassersättigungszustandes für die CO₂-Assimilation der Pflanzen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 46, 530-539.

- , 1930 — Saugkraft oder osmotischer Wert? *Ztschr. f. Bot.* 23, 74-93.
- , 1931 — Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. *Handb. d. biol. Arbeitsmethoden*, ABDERHALDEN, Abt. XI, Teil 4, 353-371.
- , 1932 — Die Wasserverhältnisse an verschiedenen Standorten in humiden und ariden Gebieten. *Beib. z. Bot. Centralbl.* 49, Erg.-Bd. (DRUDE-Festschrift), 495-514.
- , 1933 — Zur Klärung des Hydraturbegriffes. *Planta* 19, 636-643.
- , 1936a — Tabellen zur Berechnung des osmotischen Wertes von Pflanzenpresssäften, Zuckerlösungen und einigen Salzlösungen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 54, 328-339.
- , 1936b — Die ökologischen Verhältnisse in der Nebelwüste Namib (Deutsch-Südwestafrika). *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 54, (39)-(44).
- , 1937 — Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika) unter Auswertung der Aufzeichnungen des Dr. G. Boss (Swakopmund). *Jahrb. f. wiss. Bot.* 84, 58-222.
- , 1939a — Die biologischen Grundlagen der Kolonisation in Libyen. *Der Biologe* 8, 288-301.
- , 1939b — Grasland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 87, 750-860.
- , 1940 — Ökologische Untersuchungen in Deutsch-Südwestafrika und ihre Bedeutung für die Farmwirtschaft. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 57, (53)-(77).
- WALTER H. und M. STEINER, 1936 — Die Ökologie der ostafrikanischen Mangroven. *Ztschr. f. Bot.* 30, 65-193.
- WALTHER, J., 1891 — Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. *Abhandl. d. Kgl. Sächsischen Ges. d. Wiss. Math.-nat. Cl.* 16, 343-570.
- WENZL, H., 1939a — Die Bestimmung des Spaltöffnungszustandes nach dem Abdruckverfahren. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 88, 89-122.
- , 1939b — Das Verhalten der Spaltöffnungen von Wasser- und Sumpfpflanzen. Ein Beitrag zur Feststellung der Brauchbarkeit der Zelloidin-Abdruckmethode. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 88, 123-140.