

ÜBER DEN WASSERHAUSHALT DER BLÄTTER
VON SYRINGA VULGARIS L. AN EINEM
TROCKENEN UND EINEM MÄSSIG
HUMIDEN STANDORT

MIHOVIL GRAČANIN

(Aus dem Botanischen Institut, Laboratorium für Pflanzenphysiologie und Pflanzenökologie der Universität Skopje)

Die Anpassung von Pflanzenarten an die Feuchtigkeit des Standortes war bereits der Gegenstand mancher Untersuchungen und theoretischer Erwägungen. Die Mehrzahl der Forschungsergebnisse deutet darauf hin, dass die Feuchtigkeit des Standortes einen ausschlaggebenden Einfluss aus anatomisch-morphologische Strukturen auszuüben vermag. Nicht nur die Feuchtigkeit des Bodens, sondern auch die der Atmosphäre kann für die Ausbildung der Zellen und Gewebe einzelner Pflanzenarten von grosser Bedeutung sein. Ein typisches Beispiel für die Rolle der Atmosphärenfeuchtigkeit ermittelte Yapp bei seinen Beobachtungen an *Filipendula ulmaria*.

Die Bedeutung der anatomisch-morphologischen Anpassungen für den Wasserhaushalt der Pflanzen wurde von verschiedenen Autoren untersucht. Dabei erwiesen sich einige Strukturen für ökologische Pflanzengruppen als kennzeichnend. Die Dicke der Kutikula, die Entwicklung des Palisaden- und Schwammparenchyms, die Länge der Nervatur pro Einheit der Blattoberfläche, Lage, Zahl und Grösse der Spaltöffnungen u. s. w. wurden als charakteristische Differentialmerkmale für Xerophyten, Hydrophyten und Mesophyten nachgewiesen. Es hat sich jedoch gezeigt, dass nicht bei jeder Pflanzenart einer und derselben ökologischen Gruppe alle diese Merkmale zum Vorschein kommen. Es ist schwierig, auf Grund der Ausprägung nur einzelner struktureller Merkmale auf den Wasserhaushalt, insbesondere auf das Transpirationsvermögen zu schliessen. Alle Bemühungen, eine gesetzmässige Korrelation zwischen Struktur Aufbau der transpirierenden Organe und ihrem Transpirationsvermögen zu finden, scheiterten bisher, ebenso bestätigten sich die spekulativen Voraussetzungen nicht, dass die Xerophyten im allgemeinen ein geringeres Transpirationsvermögen als die Mesophyten besitzen.

Die Untersuchungen des Tages- und Saisonverlaufs der Transpiration bei einer Reihe von Pflanzenarten des Botanischen Gartens in Skopje (Gračanin-Gruppe) führten zu dem Erkenntnis, dass neben dem anatomisch-morphologischen Aufbau der transpirierenden Organe auch die physiologische Funktion dieser Organe von ausschlaggebender Bedeutung für den Transpirationsumfang ist. Es hat sich nämlich gezeigt, dass dieselben Pflanzenarten im Laufe des Tages und besonders im Laufe der Saison, an einem und demselben Standort, ihren Transpirationsumfang nicht nur in Abhängigkeit von den physikalischen, sondern auch von den physiologischen Umständen ändern können. Bei allen untersuchten Pflanzenarten hat das Transpirationsvermögen in der zweiten Hälfte der Saison, d. h. im August und September, stark abgenommen. Dies trotz der Tatsache, dass die physikalischen Bedingungen für die Transpiration in der zweiten Saisonhälfte manchmal viel günstiger waren. Da es sich vornehmlich um trockenresistente Pflanzenarten handelt, kamen wir zu dem Schluss, dass diese starke Herabsetzung des Transpirationsvermögens in erster Linie der Aktivität der Schliesszellen zuzuschreiben ist. Wir haben während unserer Untersuchungen der Transpiration im Jahre 1962 den Zustand der Stomata nicht berücksichtigt, sondern erst im Jahre 1963. Das katastrophale Erdbeben von Skopje hat uns leider in unseren Forschungen ziemlich behindert. Wir verlegten die Untersuchungen nach Zagreb, wo uns Gelegenheiten geboten wurde, auf zwei verschiedenen, nebeneinanderliegenden Böden das Verhalten von *Syringa vulgaris* L. sowohl bei völliger Dürre des Standortes als auch bei der Dürre der Atmosphäre und mässiger Feuchtigkeit des Bodens zu prüfen.

Es wurden folgende Werte bestimmt:

1. Wasserdefizit,
2. Zustand der Stomata,
3. Reversibilität der Turgeszenz welkender Blätter,
4. die Geschwindigkeit des Wasserverlustes der Blätter nach der Herstellung der vollen Wassersättigkeit der Blätter.

Auf Grund dieser Untersuchungen konnten einige Schlüsse über die Rolle der physiologischen Komponente der Transpiration und über das Wesen der Dürre-resistenz von *Syringa vulgaris* gesagt werden.

Unsere Arbeit wurde durch Mittel aus dem zentralen Fond der SFRJ für wissenschaftliche Forschungen unterstützt.

Methodik und Beschreibung des Standortes

Als Versuchsobjekte dienten zwei *Syringa-vulgaris*-Bäume, die nebeneinander wuchsen und zwar der eine auf einem antropomorphisierten, mässig podsolierten Boden der Zagreber diluvialen Terasse und der andere auf einer zementierten Terasse, die mit einer Schicht von alluvialen Sanden beschickt wurde. In normalen Jahren entwickelten sich die beiden Bäume sehr gut. Die jährliche Niederschlagssumme beträgt im Durchschnitt etwa 900 mm und die mittlere Temperatur 11,2° C. Das Jahresklima ist also humid, aber das Klima der Sommermonate ist ge-

wöhnlich semiarid, so dass die Pflanzen sehr oft unter ungenügender Wasserversorgung leiden. Der Wassermangel macht sich besonders an sandigen und seichten Böden bemerkbar. Auch im Jahre 1963, konnte man nach längerer Sommerdürre starkes Welken der Blätter bei der Syringa auf Sandboden beobachten. Während die Blätter des Syringa auf lehmig-tonigem podsoligem Boden fast immer ihre volle Turgeszenz behalten haben, waren die Blätter der auf Sandboden wachsenden Syringa-Pflanze andauernd welk, was auch am frühen Morgen bemerkt werden konnte. Die Blattfarbe dieses Baumes war lichtgrün: der Baum auf lehmig-tonigen Boden zeichnete sich durch dunkelgrüne Blattfarbe aus.

Nach 10-tägigem Welkzustand, am 6. August 1963., wurden die Blätter beider Bäume auf den Zustand der Stomata, auf Wasserdefizit, Reversibilität der Turgeszenz welkender Blätter, Wasser- und Trockensubstanzgehalt und auf die Geschwindigkeit des Wasserverlustes der Blätter nach der Herstellung voller Wassersättigung der Blätter geprüft.

Der Zustand der Stomata wurde in üblicher Weise nach der Geschwindigkeit der Penetration von Alkohol und Xylol in das Blättinnere beurteilt.

Das Wasserdefizit berechneten wir aus den Werten der maximalen und der momentanen Wassersättigung der Blätter nach Stocker:

$$W_D = \frac{\text{maximale Wassersättigung} - \text{momentane Wassersättigung}}{\text{maximale Wassersättigung}} \cdot 100$$

Die Reversibilität der Turgeszenz wurde durch 24-stündiges Stehanlassen der gewelkten Blätter bzw. ihres basalen Teiles in Wasser unter Glasglocke, bestimmt. Die Blätter, die nach 24 Stunden ihre Turgeszenz wieder aufgenommen haben, wurden als »turgeszenzfähig« bezeichnet.

Die Versuchsergebnisse

1. Wasserdefizit der Versuchspflanzen

Nach Iljin bezeichnet man als »Wassersättigung« denjenigen Wassergehalt, welchen die saugenden Pflanzenteile bei unterbundener Transpiration maximal erreichen können. Wenn die Differenz des am Standort vorhandenen Wassergehaltes gegenüber der Wassersättigung in Prozenten der letzteren ausgedrückt wird, so erhalten wir, nach Stocker (1929), das Wasserdefizit, das als Maßstab für den jeweiligen Wasserzustand in der Pflanze dienen kann. Nach Stockers Meinung sollen Höhe und Schwankung des Wassergehaltes einer Pflanze als bedingender Faktor für entscheidende Lebensvorgänge wie Wachstum, Atmung u. Assimilation betrachtet werden.

Unsere Untersuchungen gingen dahin festzustellen:

1. die Höhe des Wasserdefizits der Blätter eines *Syringa vulgaris*-Baumes, der unter ungenügender Wasserversorgung gelitten hat, die etwa 10 Tage in halbwelkem Zustand ihre Vitalität erhalten konnten,

2. die Höhe des Wasserdefizits noch normaler, turgeszenter Blätter eines *Syringa-vulgaris*-Baumes, die kein Anwelken, aber infolge ziemlich hoher Trockenheit der Atmosphäre, in dem Mittagsstunden ein schwaches Anzeichen der gestörten Wasserbilanz gezeigt haben.

Die Ergebnisse dieser Versuche gestatten Rückschlüsse auf die sublethalen Wasserdefizite und auf die Defizite bei noch normal turgeszenten Blättern von *Syringa vulgaris*.

Die Messungen die am 6. August 1963, ausgeführt wurden, ergaben folgende Mittelwerte des Wasserdefizits:

Halbwelke Blätter, auf trockenem Standboden	51	Proz.
noch turgeszente Blätter, auf lehmig-tonigem Boden	23,6	Proz.

Das Wasserdefizit der halbwelken Blätter entspricht, wie ersichtlich, den maximalen Wasserdefiziten der krautartigen und Sukkulenten der ägyptischen Wüste, die von *Stocker* festgestellt wurden. Das Wasserdefizit der normal turgeszenten Blätter, in annähernd subwelkem Zustand entspricht dem maximalen Wasserdefizit der *Stocker'schen* Sonnenpflanzen von Westungarn.

Die Unterschiede im Wasserdefizit der Blätter des an einem lufttrockenen, aber bodenfeuchten Standort und des an einem luft- und bodentrockenen Standort wachsenden *Syringa-vulgaris*-Baumes betrug 27,4 Proz.

2. Wassergehalt (W_g) und Trockensubstanzgehalt (T_g)

Es war von Interesse, auch die Unterschiede im Wassergehalt der halbwelken und grenzturgeszenten Blätter der Versuchspflanzen festzustellen. Berechnet auf das Frischgewicht ergaben die Messungen am 6. VIII 1963 folgende Wassermengen:

halbwelke Blätter (B_{hg})	51,3	%
grenzturgeszente Blätter (B_{gt})	66,5	%

Die halbwelken Blätter an Sandboden sind bedeutend wasserärmer (um 15,2%) als die Blätter der *Syringa vulgaris* auf lehmig-tonigem Boden, die ihre Turgeszenz noch behalten haben.

Die halbwelken Blätter enthalten natürlich mehr Trockensubstanz als die grenzturgeszente Blätter.

B_{hg}	48,7	% Trockensubstanz
B^{st}	33,5	%

3. Zustand der Stomata

Die Tatsache, dass die Blätter von *Syringa vulgaris* trotz andauernder Dürre in halbwelktem Zustand verblieben und nicht völlig vertrockneten, wies klar auf eine gewisse regulatorische Fähigkeit in bezug auf den Wasserhaushalt hin. Die Untersuchungen des stomatären Apparates enthüllten die Ursache dieses Verhaltens der *Syringa*-Blätter auf trockenem Standort. Die Infiltrationsversuche mit Xylol und Alkohol zeigten, dass die Stomata der halbwelken Blätter sogar völlig geschlossen waren. Die Verfolgung des Stomatazustandes im Laufe eines heiteren und heissen Augusttages führte zu folgenden Ergebnissen:

Zeit der Beobachtung	Zustand der Stomata	
	B _{hg}	B _{gt}
7 Uhr	geschlossen	ziemlich geöffnet
9	geschlossen	geöffnet
11	geschlossen	mässig geöffnet
13	geschlossen	schwach geöffnet
15	geschlossen	mässig geöffnet
18	geschlossen	geöffnet

4. Reversibilität der Turgeszenz

Um zu erfahren ob die halbwelken Blätter ihre Turgeszenz wieder aufnehmen können, wurde eine Reihe von halbwelken und grenzturgeszenten Blättern mit ihrem basalen Teil in Glasgefässe mit Leitungswasser gesteckt, mit einer Glasglocke bedeckt und etwa 24 Stunden stehen gelassen. Es hat sich gezeigt, dass alle halbwelken Blätter ausgesprochen elastisch und turgeszent geworden sind. Nur eine Zone von 1—2 mm am apikalen Teil des Blattes blieb schwach gekrümmt. Wie sich später herausgestellt hat, stieg der Wassergehalt der Blätter innerhalb von 24 Stunden ganz bedeutend und zwar

bei halbwelken Blättern von 51,3 auf 68,3 Proz., also um 17 Proz. und bei grenzturgeszenten Blättern von 66,5 auf 72,2 Proz., oder um 5,7 Proz.

5. Geschwindigkeit des Wasserverlustes

Nach Herstellung voller Turgeszenz wurden die Blätter auf einen Draht gezogen frei aufgehängt und nach gewissen Zeitintervallen gewogen, um festzustellen, ob sich die halbwelken und grenzturgeszenten Blätter in gleicher Weise verhalten. Es hat sich gezeigt, dass die »halbwelken« Blätter nach der Aufnahme der Turgeszenz ihren Wassergehalt viel langsamer senken als die »grenzturgeszenten« Blätter bei voller Turgeszenz. Wir bringen hier einige Daten die sich auf den Verlauf der Wasserverluste, berechnet auf 100 g Frischgewicht, beziehen:

Blätter	Änderung des Frischgewichtes nach Stunden		
	0	3	7
wassergesättigte »halbwelke«	100	81,0	63,0
wassergesättigte »grenzturgeszente«	100	70,0	46,9

Die Unterschiede in der Geschwindigkeit des Wasserverlustes sind also beträchtlich. Unter sonst gleichen Bedingungen haben die »normalen« Blätter von *Syringa vulgaris* immer eine grössere Wassermenge in der Zeiteinheit abgegeben als die wassergesättigten »halbwelken« Blätter.

6. Zustand der Stomata nach der Wassersättigung der Blätter

Nach den Ursachen der unterschiedlichen Geschwindigkeit des Wasserverlustes der Blätter forschend kamen wir zur Annahme, dass diese Unterschiede in der unterschiedlichen Aktivität der Schliesszellen zu suchen sind. Bei den Untersuchungen hat sich herausgestellt dass noch 24 Stunden nach dem Aufenthalt der Blätter im Leitungswasser der Zustand der Stomata von beiden Blattgruppen recht unterschiedlich war, was aus den hier angeführten Angaben klar zu ersehen ist:

Blätter	der Zustand der Stomata im Laufe der Wassersättigung nach Stunden		
	3	6	24
»halbwelke«	geschlossen	fast geschlossen	schwach geöffnet
»grenzturgesszente«	geöffnet	stark geöffnet	stark geöffnet

Obwohl also die halbwelken Blätter die volle Turgeszenz wieder hergestellt hatten, wurde die Aktivität ihrer Schliesszellen im Laufe von 24 Stunden nur wenig geändert. Die hydroaktive Öffnung der Stomata war sogar nach 24 Stunden noch sehr schwach. Wir schliessen aus dieser Tatsache, dass andauernde Dürre den Mechanismus des Öffnens und Schliessens der Stomata stark lähmt und die ziemlich grosse Dürre-resistenz der Geschlossenheit der Stomata während der Dürre zuzuschreiben ist.

Aus unseren Beobachtungen scheint weiter hervorzugehen, dass die Anpassung der Pflanzen an die Dürre ziemlich langsam vor sich geht. Die Pflanzen, die an trockenen Standorten zeitweise unter ungenügender Wasserversorgung leiden, können anhaltende Dürre leichter überdauern als dieselben Pflanzenarten, die auf verhältnismässig feuchtem Boden waschen und plötzlich in eine Trockenperiode geraten. Diese Feststellung steht im Einklang mit der Ansicht von *Tumanow*, dass periodisch welkende Pflanzen bedeutend widerstandsfähiger gegen Dürre sind.

7. Reversibilität der Schliesszellenaktivität

Es interessierte uns, ob die Schliesszellen der Blätter von *Syringa vulgaris*, die ihre Aktivität im Laufe der Trockenperioden gewissermassen verloren haben, diese wieder herstellen können, wenn der Boden durch ausgiebige Regenfälle stark befeuchtet wird. Am 9. August begann es zu regnen und in der Nacht zum 10. August wurde der Sandboden wollig durchfeuchtet. Am nächsten Morgen um 9 Uhr wurde der Zustand

der Stomata der beiden Blattgruppen nach der Infiltrationsmethode untersucht:

Blätter	Zustand der Stomata
»halbwelke« ziemlich turgeszente	Infiltr. mit Xylol sehr schwach, Alk. keine
»halbwelke« turgeszente	Xylol schwach bis massig, Alk. sehr schwach
»grenzturgeszente«	Xylol sehr rasch, Alkohol ziemlich rasch

Nach mehreren Regentagen im September und Oktober wurde die Aktivität der Schliessezellen der im Sommer halbwelken Blätter wieder in hohem Masse hergestellt, wie aus den folgenden Daten zu ersehen ist:

Blätter	Zustand der Stomata	
	Infiltration mit	
	Xylol	Alkohol
»halbwelke«	sehr rasch	schwach bis mässig rasch
normale (»grenzturgeszente«)	sehr rasch	sehr rasch

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Untersuchungen des Wasserhaushaltes von *Syringa vulgaris* L. an einem natürlichen Standort der Zagreber dilluvialen Terrasse (mässig podsoliger lehmig-toniger Boden) und auf einem angrenzenden künstlichen Sandsubstrat (Alluvialsand der Save) führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Bei länger dauernder Trockenheit der Atmosphäre betrug das Wasserdefizit der noch turgeszenten Blätter (B_{gt}) — der *Syringa vulgaris* auf lehmig-tonigem Boden — etwa 23,6 Proz, während das Wasserdefizit der halbwelken Blätter (B_{hg}) auf ziemlich trockenem Sandboden — bei gleicher Luftfeuchtigkeit etwa 51,0 Proz. erreicht hat.

2. Der Wassergehalt der Blätter bei Pflanzen auf lehmig-tonigem Boden war erheblich grösser und der Trockensubstanzgehalt demzufolge entsprechend niedriger als bei der auf trockenem Sandboden wachsenden *Syringa*-Pflanze. Das Verhältnis der Wg bzw. der (Tg) Werte zwischen B_{gt} und B_{hg} betrug 66,5 (33,5) : 51,3 (48,7).

3. Die Beobachtungen des Stomatazustandes an einem heiteren Augusttag zeigten, dass die Spaltöffnungen bei den B_{gt} von 7 Uhr früh bis 18 Uhr geöffnet und nur um 13 Uhr schwach geöffnet, bei B_{hg} aber die ganze Zeit geschlossen waren.

4. Volle Turgeszenz konnte durch 24-stündigen Aufenthalt des basalen Blatteiles in Leitungswasser sowohl bei B_{gt} als auch bei B_{hg} hergestellt werden. Dabei stieg der Wassergehalt der ersten Blattgruppe von 66,5 auf 72,2 Proz. und der der zweiten von 51,3 auf 68,3 Proz.

5. Die vollturgeszenten B_{gt} verloren in freier Atmosphäre ihr Wasser bedeutend schneller als die volltrugeszenten B_{hg} : so daß bei den ersten nach 7 Stunden das Frischgewicht von 100 auf 46,9 sank, bei B_{hg} von 100 nur auf 63.

6. Nach 24-stündiger Sättigung der Blätter von *Syringa vulgaris* mit Wasser fand man die Spaltöffnungen von B_{gt} stark und die von B_{hg} schwach geöffnet.

7. Unter normalen Verhältnissen nach einem längeren und ausgiebigen Regen, zeigten die B_{st} , weit geöffnete Stomata, während die der B_{hg} schwach geöffnet waren. Erst nach mehreren Regentagen hat sich die Aktivität der Schliesszellen von B_{hg} erhöht, wenn auch nicht in vollem Masse hergestellt.

8. In der Ontogenese der *Syringa* — Pflanzen wird die Anpassung an die Dürre durch allmählichen Rückgang von ökologisch aktivem Wasser befördert.

L I T E R A T U R

1. *Gracanin M.-Grupce Lj.*, 1964: Über die Transpiration einiger Pflanzenarten unter natürlichen Verhältnissen des Botanischen Gartens in Skopje (Gazibaba). Acta Musei macedonici scientiarum naturalium T. IX, no 5, 75—120. Skopje.
2. *Iljin W. S.*, 1929: Der Einfluss der Standortfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Pflanzen. Planta, 7, 45—71.
3. *Stocker O.*, 1929: Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen Planta 7, 382—387.
4. *Stocker O.*: Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. II. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch Lappland. Jahrb. für wiss. Botanik, 75, 494—549.
5. *Tumanow J.*, 1927: Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürre-resistenz. Planta 3, 391—480.
6. *Yapp R. H.*, 1912: Spiraea Ulmaria and its Bearing on the Problem of Xeromorphy in Marsh Plants. Annales of Botany, 26, 814—370.

ZAKLJUČCI

EKONOMIKA VODOM LIŠĆA SYRINGA VULGARIS L. NA SUHOM I VLAŽNOM STANIŠTU

Mihovil Gračanin

(Iz Laboratorija za fiziologiju i ekologiju bilja Botaničkog Instituta Univerziteta u Skoplju)

Istraživanja ekonomike vodom fanerofita *Syringa vulgaris* L. na jednom prirodnom staništu zagrebačke diluvijalne terase (umjereno podzoliranom, ilovasto-glinastom tlu) i jednom umjetnom pjeskovitom supstratu (od aluvija rijeke Save), u neposrednoj blizini prvog supstrata, dovela su do ovih saznanja:

1. Za dugotrajnije aridnosti atmosfere iznosio je vodni deficit turgescenog lišća (B_{gt}) jorgovana na ilovasto-glinastom tlu oko 23,6%, a kod napola povelog lišća (B_{hg}) s prilično suhog pjeskovitog supstrata, uz inače jednaku relativnu vlažnost uzduha, oko 51,0%.

2. Sadržina vode u lišću B_{gt} bila je osjetljivo veća, a sadržina suhe tvari znatno manja nego u napola povelog lišća. Vrijednosti sadržine vode u lišću, odnosno sadržine suhe tvari (Tg) bile su u ovom odnosu:

$$B_{gt} : B_{hg} = 66,5 (33,5) : 51,3 (48,7)$$

3. Opažanja stanja stoma za jednog vedrog i toplog dana u mjesecu kolovozu 1963. pokazala su da su stome kod B_{gt} od 7 sati ujutro do 18 sati otvorene, a samo u 13 sati slabo otvorene, a kod B_{hg} čitav dan zatvorene.

4. Stavljanjem bazalnog dijela lišća na 24 sata u vodovodnu vodu, a pod staklenim zvonom, mogla je biti uspostavljena puna turgescenost kod obje pokusne grupe. Postotak vode u lišću porastao je pri tom kod B_{gt} od 66,5 na 72,2, a kod B_{hg} od 51,3 na 68,3.

5. Potpuno turgescenno lišće B_{gt} izgubilo je u slobodnoj atmosferi znatno više vode u jedinici vremena nego potpuno turgescenno B_{hg} . Dok je u prve grupe lišća postotak vode pao za 7 sati od 100 na 46,9, dotle se kod B_{hg} snizio od 100 samo na 63.

6. Nakon 24-satnog zasićivanja lišća *Syringa vulgaris* vodom (uz laboratorijske uvjete) stome su kod B_{gt} bile jako, a kod B_{hg} slabo otvorene.

7. U prirodnim uvjetima imalo je lišće B_{gt} nakon izdašnih kiša stome potpuno otvorene, a kod B_{hg} slabo otvorene. Tek nakon mnogih kišnih dana porasla je aktivnost stanica zapornica (zatvaračica) i kod B_{hg} , ali nije potpuno uspostavljena.

8. U ontogenetskom razvitku fanerofita *Syringa vulgaris* otpornost prema suši znatno se pojačava postepenom oskudicom u ekološki aktivnoj vodi.