

Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L.

IV. Wasserhaushalt

Von

Amalia De Santo-Virzo

I. Einleitung

Im Rahmen einer Reihe von Untersuchungen über die Ökologie von *Chenopodium botrys* (Arbeiten in diesem Heft) wurden im Sommer 1967 und 1968 auf Ruderalstellen und Versuchsparzellen Messungen zum Wasserhaushalt dieser Art durchgeführt, insbesondere über Tagesgang und Intensität der Transpiration in Beziehung zur Evaporation. Zur Ergänzung wurden osmotische und Refraktometerwerte des Zellsaftes, Wassersättigungsdefizit, Sukkulenzgrad und Oberflächenentwicklung der Blätter, Anzahl und Verteilung der Stomata bestimmt und die Blattanatomie beschrieben.

II. Beschreibung der Standorte

Chenopodium botrys besiedelt als Pionierpflanze meist besonnte sandige Ruderalstellen in der Innenstadt von Berlin (SUKOPP 1971). Der Deckungsgrad der Vegetation ist relativ klein (20 bis 40 %). Im Sommer 1967 wurden die Untersuchungen an zwei verschiedenen Standorten durchgeführt. Der erste befand sich in Berlin-Tiergarten, westlich der ehemaligen Potsdamer Straße, auf dem heutigen Gelände der Staatsbibliothek, der zweite in Kreuzberg am Urban-Hafen auf der Baustelle des Urbankrankenhauses.

Der erste Standort 1967, eine etwa 300 m² große Fläche, war mit relativ kleinen Pflanzen von *Ch. botrys* (mittlere Höhe 14 cm) besiedelt (Vegetationsaufnahme 32 in Tabelle 4 bei SUKOPP 1971). Unter einer etwa 8 cm hohen Sandschicht befand sich hier zerkleinerter Schutt als fester Untergrund. Am Urbanhafen war es ein kleineres Vorkommen zwischen Baubaracken mit größeren (im Durchschnitt 30 cm hohen) kräftig entwickelten Pflanzen. Der Boden war tiefgründig, sandig und — nach den Begleitpflanzen zu urteilen — nährstoffreicher (SUKOPP 1971, Aufnahme 21 in Tabelle 4). Die maximale Wasserkapazität des Bodens (Zylindermethode STEUBING 1965) betrug an der Potsdamer Straße 19 % des Trockengewichts, am Urbanhafen nur 10,6 %.

Auch im Sommer 1968 wurden die Messungen an zwei Standorten durchgeführt. Diese lagen dicht beieinander auf demselben Gelände an der Potsdamer Straße wie der erste Standort 1967, doch die Fläche war neu mit gesiebttem Trümmerschutt und Sand überschüttet und eingeebnet worden. Der erste dieser Standorte war dem vorjährigen sehr ähnlich in Flächenausdehnung, Dichte und Größe der *Chenopodium botrys*-Pflanzen (mittlere Höhe 15 cm). Eine pflanzen-

soziologische Aufnahme dieses Standortes findet sich bei SUKOPP (1971), Aufnahme 28 in Tabelle 4. Auf dem zweiten Standort befanden sich größere einzelne Pflanzen (30 bis 40 cm hoch), die Anfang Juni, etwa zwei Wochen später als auf der ersten Fläche gekeimt waren (Aufnahme 31 in Tabelle 4).

Tabelle 1
Bodenanalysen der Standorte 1968.

Staatsbibliothek Potsdamer Straße	Boden über 2 mm, %	Boden unter 2 mm, %	Mittelschluff 0,006—0,02 mm, %	Feinschluff 0,002—0,006 mm, %	Ton < 0,002 mm, %	pH	P ₂ O ₅ mg/100 g Boden	K ₂ O mg/100 g Boden	CaCO ₃ , %
Meßstelle 1									
0— 4 cm Tiefe	10,24	89,76	1,30	1,1	2,6	8,0	9,95	3,80	1,42
8—12 cm Tiefe	11,53	88,47	1,19	0,46	2,8	8,03	10,09	3,66	1,44
Meßstelle 2									
0— 4 cm Tiefe	11,44	88,56	2,16	2,55	3,34	7,73	34,09	7,07	2,27
8—12 cm Tiefe	6,68	93,32	1,33	0,71	3,86	7,71	63,33	6,67	1,83

Jeder Wert stellt ein Mittel aus drei Bodenproben dar, von denen je drei Parallelbestimmungen gemacht wurden.

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, waren die Korngrößen an beiden Standorten (Meßstelle 1 und 2) relativ ähnlich. Bestimmt wurde auch der Gehalt an P₂O₅ (nach ALLEN), an K₂O (flammenphotometrisch) und an CaCO₃ (nach SCHEIBLER). Hier zeigten sich größere Unterschiede, nämlich am zweiten Standort höhere Werte, besonders reichlich Phosphat. Die pH-Werte (elektrometrisch in KCl gemessen) waren alkalisch. Wahrscheinlich war der höhere Nährstoffgehalt

Tabelle 2
Bodenanalysen von den Versuchsflächen am Kehler Weg
(nähere Erläuterung siehe Text; Mittelwerte aus vier Proben).

		pH KCl	P ₂ O ₅ mg/100 g Boden	K ₂ O mg/100 g Boden
B ₀ F ₀	S	6,51	48,67	16,47
B ₀ F ₀	K	7,31	61,40	14,34
B ₀ F ₂	S	6,61	49,60	16,54
B ₀ F ₂	K	7,32	50,07	15,67
B ₁ F ₁	S	6,74	42,34	17,37
B ₁ F ₁	K	7,32	52,07	12,10
B ₂ F ₁	S	6,50	36,47	15,14
B ₂ F ₁	K	7,30	43,80	12,14
Mittelwert	S	6,59	44,27	16,38
Mittelwert	K	7,31	51,84	13,56

des Bodens am zweiten Standort für die kräftigere Entwicklung der *Chenopodium botrys*-Pflanzen verantwortlich.

Im Sommer 1968 wurden auch Messungen an Pflanzen durchgeführt, die auf Versuchspartzellen am Kehler Weg in Berlin-Dahlem unter verschiedenen Feuchtigkeits-, Licht- und Bodenbedingungen kultiviert wurden. Die 1 m² großen Partzellen gliederten sich vom Substrat her in zwei Serien: Dem Sandboden der einen Hälfte wurde zerkleinerter Schutt aus Mörtel untergemischt, im folgenden als Kalkboden (K) gegenüber dem Sandboden (S) bezeichnet. Die Bodenanalysen sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Der Kalkboden enthält mehr P₂O₅, aber weniger K₂O als der Sandboden und weist höhere pH-Werte auf.

Auf beiden Partzellen wurden folgende weitere Behandlungen vorgenommen:

- B₀ volles Tageslicht
- B₁ Beschattung mit Schattierleinen auf 40,5 % des Tageslichts
- B₂ Beschattung mit Schattierleinen auf 18,6 % des Tageslichts
- F₀ ohne Zusatzwasser
- F₂ reichlich Zusatzwasser

Die nähere Beschreibung des Versuchs und Angaben über Bodenanalysen von Mischproben finden sich bei ZIMMERMANN-JAEGER (1971).

Die beschatteten Partzellen bekamen nur wenig zusätzliches Wasser (F₁), trotzdem erreichte deren Bodenwassergehalt beinahe den von F₂. Der Kalkboden war meistens etwas feuchter als der entsprechende Sandboden, obwohl er weniger gegossen wurde, um auf beiden Böden einen gleichen Wassergehalt zu erreichen. Der Kalkboden hatte (wahrscheinlich) eine größere Fähigkeit, Wasser zu binden (max. WK 35,9 % für K, 34,6 % für S). Auf Kalkboden war die Anzahl der Pflanzen je m² zwar groß, die Entwicklung war jedoch auf Sandboden besser. Die Trockensubstanzproduktion erreichte auch auf den Sandpartzellen höhere Werte als auf den entsprechenden mit Kalkboden. Ausnahmen waren nur die Partzellen B₂F₁S und B₂F₁K (vergleiche Tabelle 5). Die Versuchsanlage wurde für Untersuchungen der Produktivität von S. ZIMMERMANN angelegt. Weitere Angaben können dort entnommen werden (ZIMMERMANN 1971).

Um den Ort, an dem die Untersuchungen gemacht wurden, klimatisch zu charakterisieren, sind in Tabelle 3 die Monatsmittel von Temperatur und Niederschlagshöhe für die betreffenden Monate wiedergegeben.

Tabelle 3
Monatsmittel der Temperaturen und Niederschlagshöhen.

	Klimamittel °C		Abwei- chung vom Durch- schnitt	Niederschlagshöhe in mm		Dahlem- wert in Prozent des Durch- schnitts
	Char- lotten- burg	Dahlem		Gen- thiner Straße	Dahlem	
Juli 1967	+21,2	+19,4	+1,1	44,4	47,0	62
August 1967	+18,3	+17,9	—0,4	50,7	68,9	113
September 1967	+16,0	+14,9	+1,1	44,7	51,2	116
Juni 1968	+19,5	+18,1	+1,6	45,0	43,7	70
Juli 1968	+18,5	+17,2	—1,1	51,4	53,1	70
August 1968	+19,2	+18,3	+0,9	36,6	29,0	48

Die Temperaturwerte der nächstgelegenen Klimastation Charlottenburg an der Fasanenstraße entsprechen nach Messungen von F. ZACHARIAS (unveröffentlicht) etwa denen an der Potsdamer Straße, liegen jedoch um wenige Zehntel Grad höher. Die Niederschlagswerte entstammen der Meßstelle Genthiner Straße, unweit der Potsdamer Straße. Für die Versuchsparzellen am Kehler Weg gelten etwa die Werte des Meteorologischen Instituts in Dahlem. Aus dem Vergleich mit dem langjährigen Mittel, gemessen in Dahlem, können wir schließen, daß der Zeitraum der Untersuchungen in beiden Jahren im Mittel besonders trocken (Ausnahme September 1967) und warm war. Das Temperaturmittel im Monat Juli 1968 liegt zwar niedriger, aber die Wasserhaushaltsmessungen wurden während Hitzeperioden am Anfang und Ende des Monats durchgeführt. Das erklärt auch die meist sehr niedrigen Bodenwassergehalte. Ein extrem warmer Tag war der 2. Juli 1968. Am Standort wurden folgende Maxima gemessen: Bodentemperatur in 2 cm Tiefe: 40,2 °C
Lufttemperatur im Bestand in 12 cm Höhe: 32,4 °C
Evaporation (Piche) im Bestand in 12 cm Höhe: 1,60 ml/h

III. Methoden der Wasserhaushaltsmessungen

Die Transpiration wurde nach der Momentan-Methode nach STOCKER (1929a, 1956) bestimmt und in mg Wasserverlust je g Frischgewicht und je dm² Blattoberfläche ausgedrückt. Die Blattfläche wurde anhand von Lichtpausen ausplanimetriert und doppelseitig berechnet.

Die Bestimmung des Wassersättigungsdefizits (nach STOCKER 1929b) erfolgte mit denselben Blättern der Transpirationsmessungen nach der Formel

$$\text{WSD} = \frac{\text{Sättigungsgewicht} - \text{Frischgewicht}}{\text{Sättigungsgewicht} - \text{Trockengewicht}} \cdot 100$$

angegeben in Prozent des Sättigungswassergehaltes.

Mehrere Male am Tag wurden Proben von Blättern und ganzen Sprossen gesammelt zur Bestimmung a) des Wassergehaltes (10 min 105 °C, 80 °C bis zur Gewichtskonstanz), b) des osmotischen Wertes des Preßsaftes (nach WALTER 1931) mit Hilfe eines elektrischen Kryoskopes der Firma Knauer, Berlin. An denselben Preßsaftproben wurde der Refraktometerwert mit einem Hand-Zuckerrefraktometer (Fa. Zeiss) festgestellt.

Die für die verschiedenen Bestimmungen ausgewählten Blätter waren möglichst gleich in Größe, Alter und Frischezustand. Alle Messungen wurden möglichst an Standard-Sommertagen durchgeführt.

Die Transpirationsmessungen auf den Versuchsparzellen erfolgten an zwei aufeinanderfolgenden Tagen. Als Vergleich für die entsprechende Serie dienten an jedem Tag die unbeschatteten, unbewässerten Parzellen (B₀ F₀ S und B₀ F₀ K), da deren mikroklimatische Bedingungen am ehesten denen am natürlichen Standort von *Ch. botrys* in Berlin entsprachen. Da die Witterung vorher sehr ungünstig war, konnten die Messungen erst Ende Juli durchgeführt werden, als die Pflanzen sich schon am Ende ihrer Vegetationsperiode befanden und nur noch wenig frische Blätter hatten. Das Material für die Bestimmungen des osmotischen Wertes wurde deshalb für jede Parzelle nur einmal am Tag in den Mittagsstunden entnommen.

Zur Bestimmung des Sukkulenzgrades und der Oberflächenentwicklung der Blätter wurden alle Blätter mehrerer Pflanzen in gutem Wasserzustand abgeerntet. Aus dem Verhältnis von Wassergehalt zu Blattoberfläche ergab sich der

Sukkulenzgrad (DELF 1912), aus dem Verhältnis Blattoberfläche zu Frischgewicht die Oberflächenentwicklung. Im Sommer 1967 konnten Sukkulenzgrad und Oberflächenentwicklung nicht bestimmt werden. Doch ließen sich Näherungswerte aus den Blättern der Transpirationsmessungen berechnen. Diese Werte sind aber nicht streng mit denen von 1968 vergleichbar, denn erstens wurden nur die mittleren und nicht alle Blätter einer Pflanze verwendet und zweitens waren die Blätter nicht wassergesättigt. Deshalb wurden zum Vergleich auch 1968 Sukkulenzgrad und Oberflächenentwicklung zusätzlich aus den Daten der Transpirationsblätter berechnet.

IV. Ergebnisse

1. Morphologische und anatomische Besonderheiten in Beziehung zum Wasserhaushalt

In Tabelle 4 sind einige morphologische Daten von Pflanzen der verschiedenen Standorte wiedergegeben. Das Wurzelsystem von *Ch. botrys* ist schwach ausgebildet, oberflächlich und seitlich relativ weit streichend. Als Sonderfall wurden Pflanzen an sandigen, nur im Untergrund feuchten Böschungen beobachtet, deren Wurzeln etwa 50 cm tief, aber kaum zur Seite reichten.

Tabelle 4
Morphologische Merkmale.

		Wurzel % der Gesamt- masse	Sukku- lenz- grad mg/cm ²	Ober- flächen- ent- wick- lung dm ² /g	Spaltenzahl je mm ²		
					Unter- seite	Ober- seite	zusam- men
1967	Potsdamer Straße	9,5	22,7	0,39	330	286	616
	Urbanhafen	—	19,8	0,44	276	246	522
1968	Meßstelle 1	9,0	19,2*	0,44*	—	—	—
	Meßstelle 2	—	21,2**	0,41**	261	198	459
	Kehler Weg						
	B ₀ F ₀ S	6,65	16,0	0,52	—	—	—
	B ₀ F ₀ K	6,47	20,5	0,42	—	—	—
	B ₀ F ₂ S	6,27	16,7	0,51	—	—	—
	B ₀ F ₂ K	7,79	19,8	0,45	—	—	—
	B ₁ F ₁ S	5,88	14,4	0,61	314	278	592
	B ₁ F ₁ K	5,71	16,7	0,53	—	—	—
	B ₂ F ₁ S	4,97	9,9	0,89	225	188	413
	B ₂ F ₁ K	5,22	13,4	0,66	—	—	—

* Mittelwert aus allen Blättern von neun Pflanzen.

** Mittelwert aus allen Blättern von fünf Pflanzen.

Spaltenzahl = Mittelwert von 15 Blättern aus verschiedenen Pflanzen auf je drei Bestimmungen (insgesamt 45 Werte).

Der Anteil der Wurzelmasse am Gesamtrockengewicht beträgt nur 9 bis 10 %, bei sehr großen Pflanzen sogar nur 4 %. Auf den Versuchspartzellen war das Wurzelsystem im allgemeinen stärker auf den trockenen, weniger stark auf den feuchten und beschatteten Parzellen entwickelt.

Die Blätter sind fleischig. Der Sukkulenzgrad ist relativ groß (19 bis 20 mg Wasser je cm² Oberfläche). Die Blätter der beschatteten Pflanzen hatten einen geringeren Sukkulenzgrad als die der in vollem Licht gewachsenen. Innerhalb aller Parzellen war die Sukkulenz auf Sandboden kleiner als auf Kalkboden.

Die Oberflächenentwicklung der Blätter ist relativ klein und liegt in der Größenordnung von mitteleuropäischen Xerophyten (FIRBAS 1931). Bei beschatteten Pflanzen war die Oberflächenentwicklung größer, auf allen Parzellen aber auf Kalkboden kleiner als auf Sand.

Die Spaltöffnungen sind sehr zahlreich auf beiden Seiten der Blätter. Die Durchmusterung von Blattschnittpräparaten, die in dankenswerter Weise von Herrn PETER KIRCHER angefertigt wurden, ergab: Das Mesophyll enthält zwei Schichten Palisadenparenchym und ein dichtes Schwammparenchym mit rundlichen Zellen und relativ kleinen Interzellularen.

2. Tagesgang und Intensität der Transpiration

Die Ergebnisse der Transpirationsmessungen sind in den Abbildungen 1 bis 6 dargestellt. Obwohl klare Tage ausgewählt wurden, waren deren klimatische

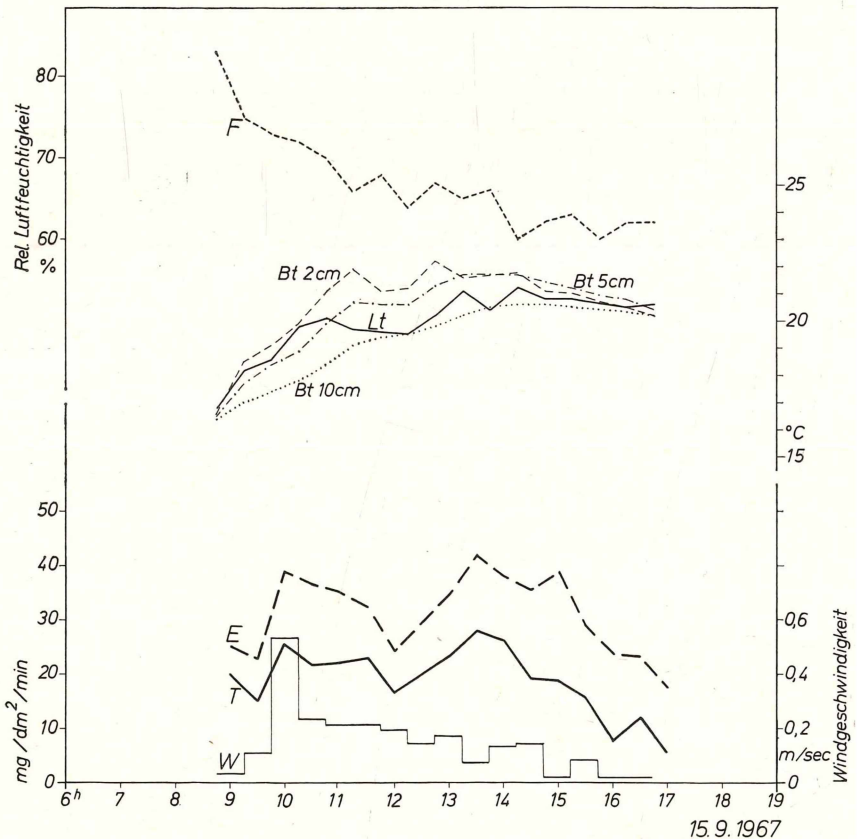


Abb. 1. Bodentemperatur (Bt) in 2, 5 und 10 cm Tiefe, Lufttemperatur (Lt), Luftfeuchtigkeit (F) und Piche-Evaporation (E) in 12 cm Höhe, Windgeschwindigkeit (W) und Transpiration (T) von *Chenopodium botrys* am 15. September 1967.

Bedingungen nicht streng vergleichbar. Der Bodenwassergehalt war zwar immer niedrig, aber an einigen Tagen extrem gering. Die Meßtage lassen sich in vier Gruppen einteilen:

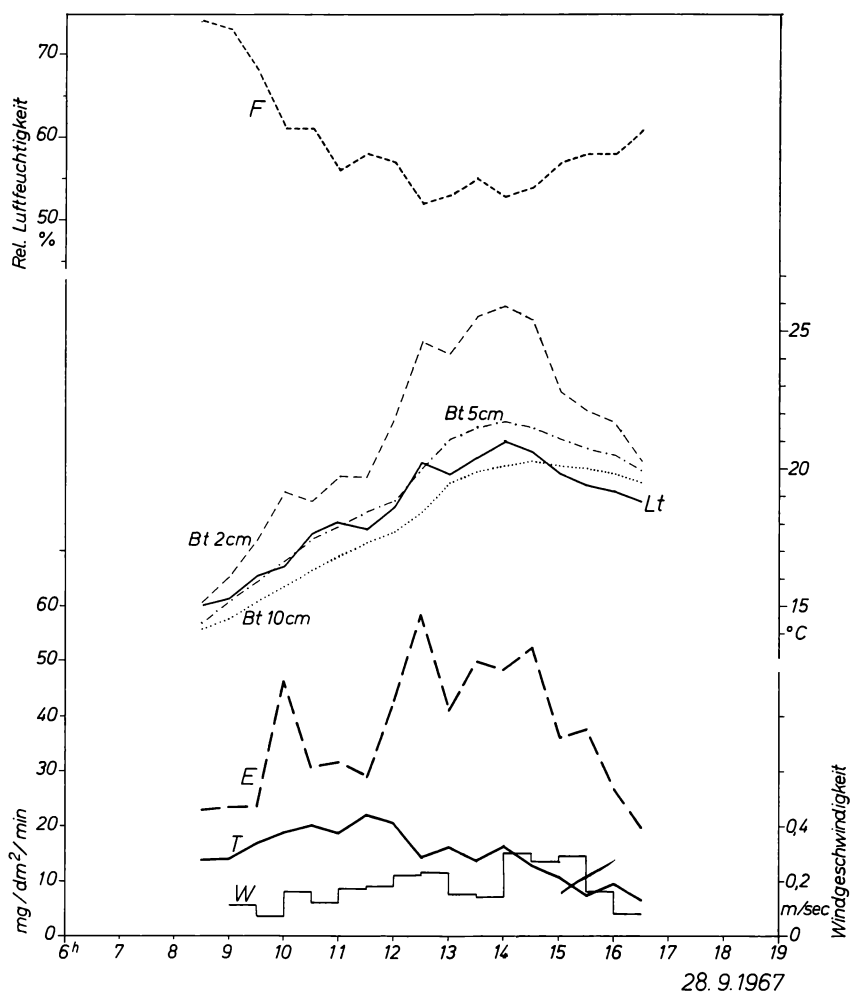


Abb. 2. Erklärung siehe Abbildung 1, 28. September 1967.

- Relativ guter Wasservorrat im Boden, Evaporation relativ niedrig (15. und 28. September 1967, 1. August 68, Abb. 1, 2, 3).
 - Relativ guter Wasservorrat im Boden. Evaporation sehr hoch (2. Juli 1968, Abb. 4).
 - Boden sehr trocken, Evaporation relativ niedrig (25. Juli 1967, Abb. 5).
 - Boden sehr trocken, Evaporation sehr hoch (6. August 1968, Abb. 6).
- a) Wenn den Pflanzen genügend Wasser im Boden zur Verfügung steht, entspricht der Tagesgang der Transpiration dem der Evaporation und die relative Transpiration (Transpiration in $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ dividiert durch die

gleichzeitige Evaporation in $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) ist sehr hoch. Das beste Beispiel hierfür ist der 15. September 1967 (Abb. 1). Bei einem Bodenwassergehalt von 6,7 % des Trockengewichtes, das entspricht 63 % der maximalen Wasserkapazität, und bei hoher Luftfeuchtigkeit betragen die Transpirationswerte im Tagesmittel 63 % der Evaporation. Die absoluten Werte der Transpiration und der Evaporation sind ziemlich niedrig. Das ist erklärlich, da die Messungen Mitte September bei relativ kühlem Wetter stattfanden.

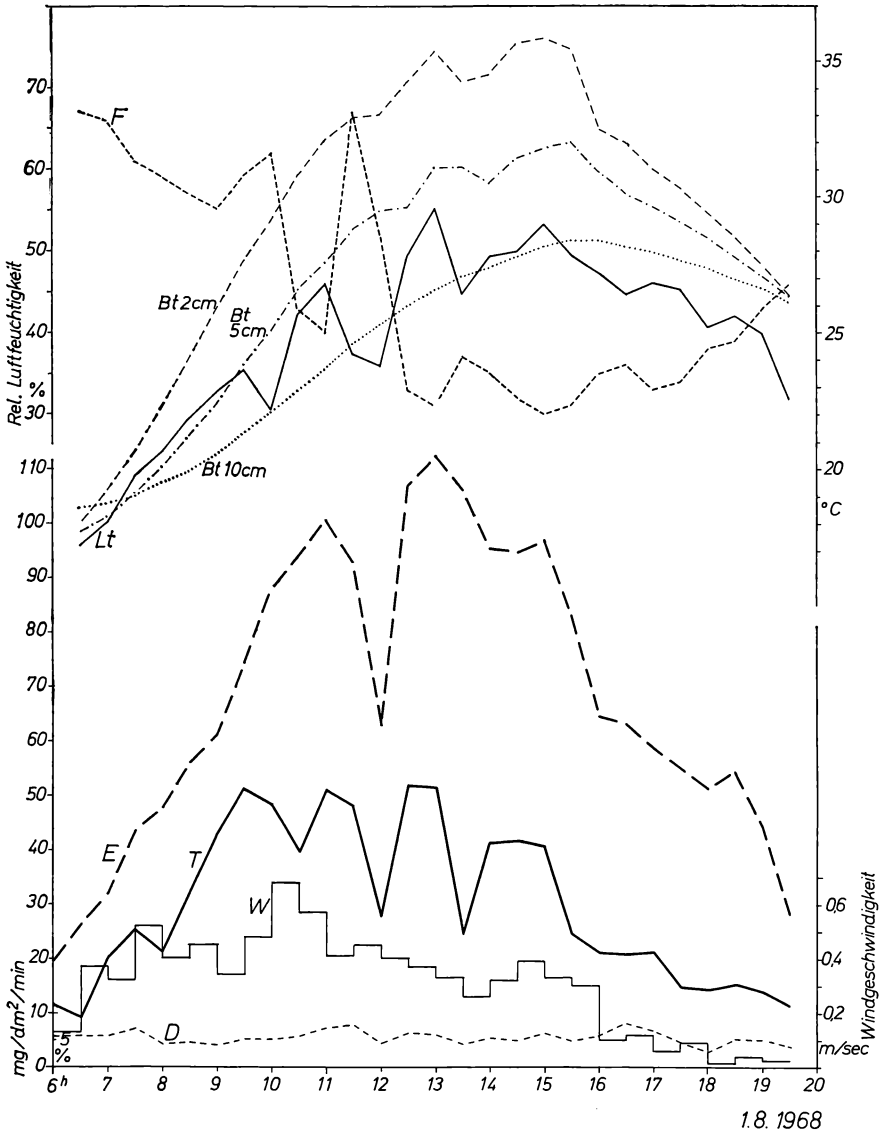


Abb. 3. Erklärung siehe Abbildung 1, 1. August 1968.
Zusätzlich: Wassersättigungsdefizit (D) in Prozent.

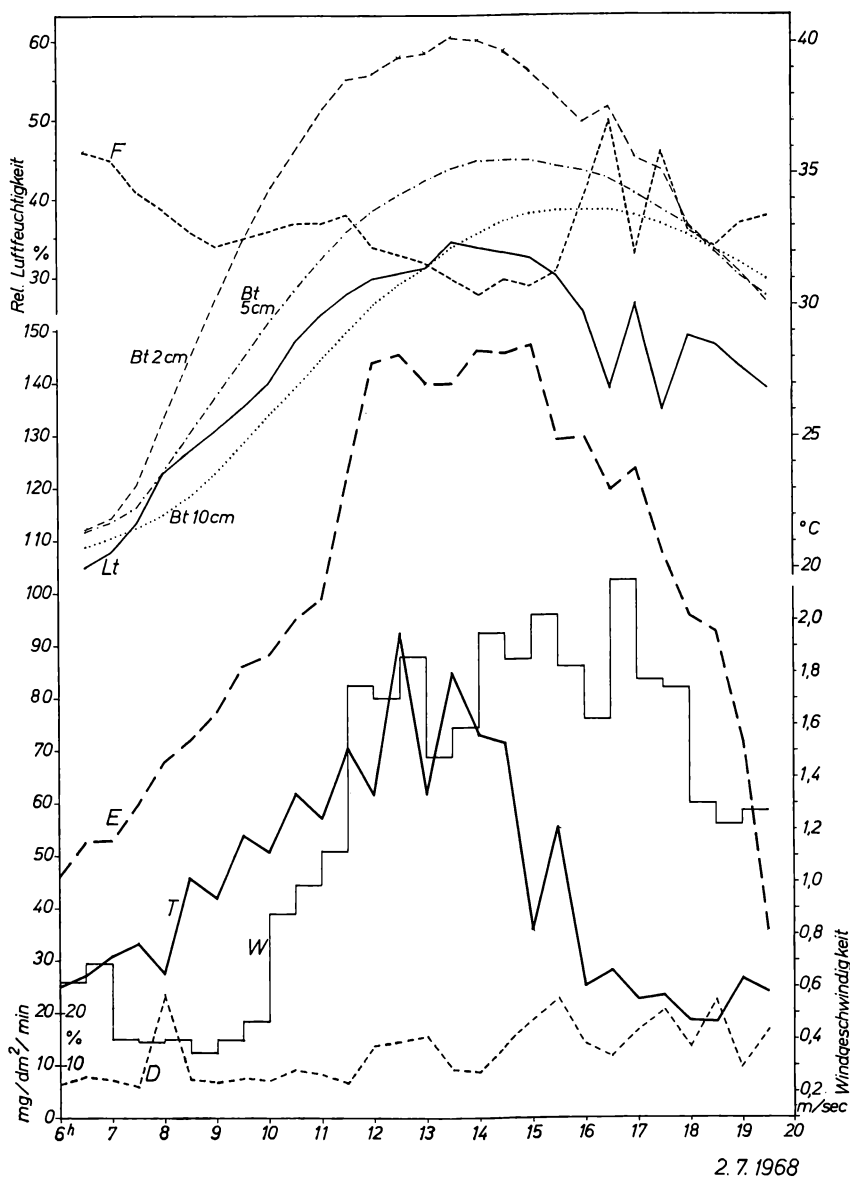


Abb. 4. Erklärung siehe Abbildung 1, 2. Juli 1968.
Zusätzlich: Wassersättigungsdefizit (D) in Prozent.

Am 28. September 1967 (Abb. 2) waren die Witterungsbedingungen ähnlich, aber der Bodenwassergehalt (4,4 % des Trockengewichts = 41 % der WK) war niedriger als am 15. September. Der Wasservorrat im Boden ist nicht mehr ganz ausreichend, um den Wasserverlust uneingeschränkter Transpiration zu kompensieren. Die Transpirations- und Evaporationskurven verlaufen deshalb nicht mehr parallel. Die Transpirationskurve wird asymmetrisch. Das Maximum liegt

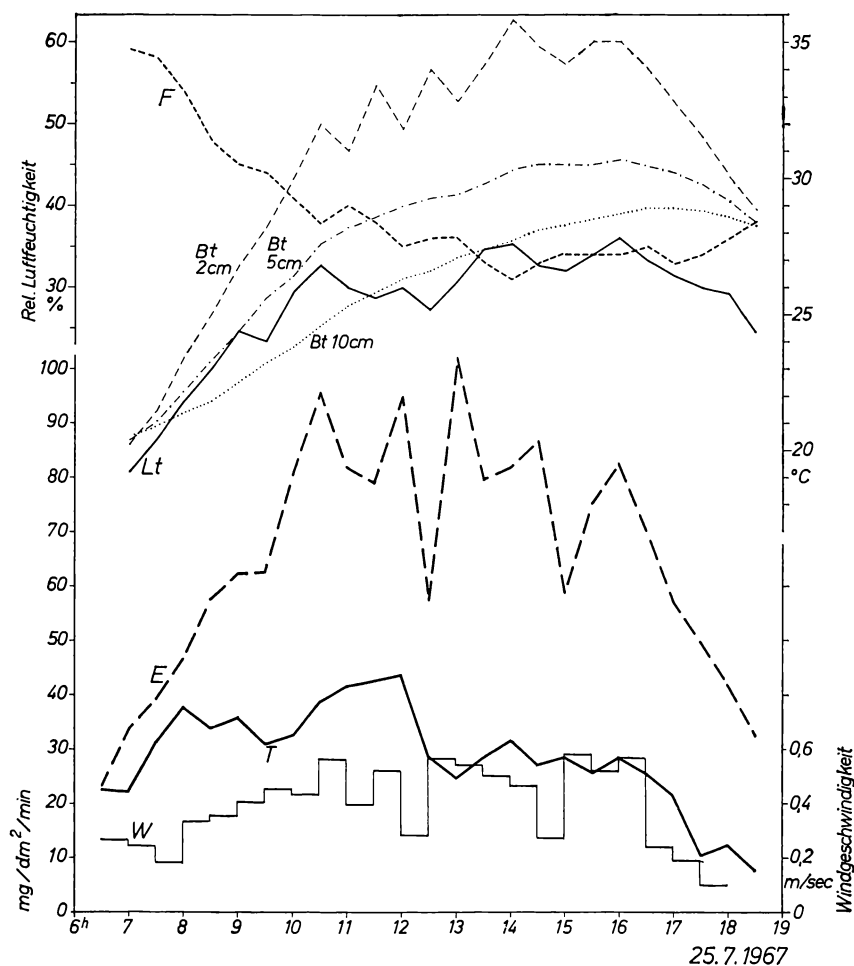


Abb. 5. Erklärung siehe Abbildung 1, 25. Juli 1967.

eine Stunde früher als das der Evaporation. Die relative Transpiration beträgt im Tagesmittel 44 %. Die Pflanzen haben schon ab 10 Uhr merklich ihre Transpiration eingeschränkt (Abb. 7).

Der 1. August 1968 (Abb. 3), ein typischer Sommertag mit einem Bodenwassergehalt von 5,0 % des Trockengewichtes, hatte einen ähnlichen Tagesgang der Transpiration. Die absoluten Werte sind natürlich höher. Die relative Transpiration beträgt im Tagesdurchschnitt ebenfalls 44 %. Sie ist am Morgen noch recht hoch und wird ab 10 Uhr zunehmend kleiner (Abb. 8).

b) Bei relativ gutem Wasservorrat im Boden und extrem hoher Evaporation wird die Asymmetrie der Transpirationskurve bedeutend stärker (2. Juli 1968, Abb. 4). Das Transpirationsmaximum liegt 2 Stunden vor dem der Evaporation. Die transpirierte Wassermenge ist sehr hoch. Erst später am Vormittag (11.30 Uhr) erfolgt eine teilweise Einschränkung der Transpiration. Der Wasserverlust bleibt noch groß bis gegen 14 Uhr, wo ein starker Abfall der Transpiration bis

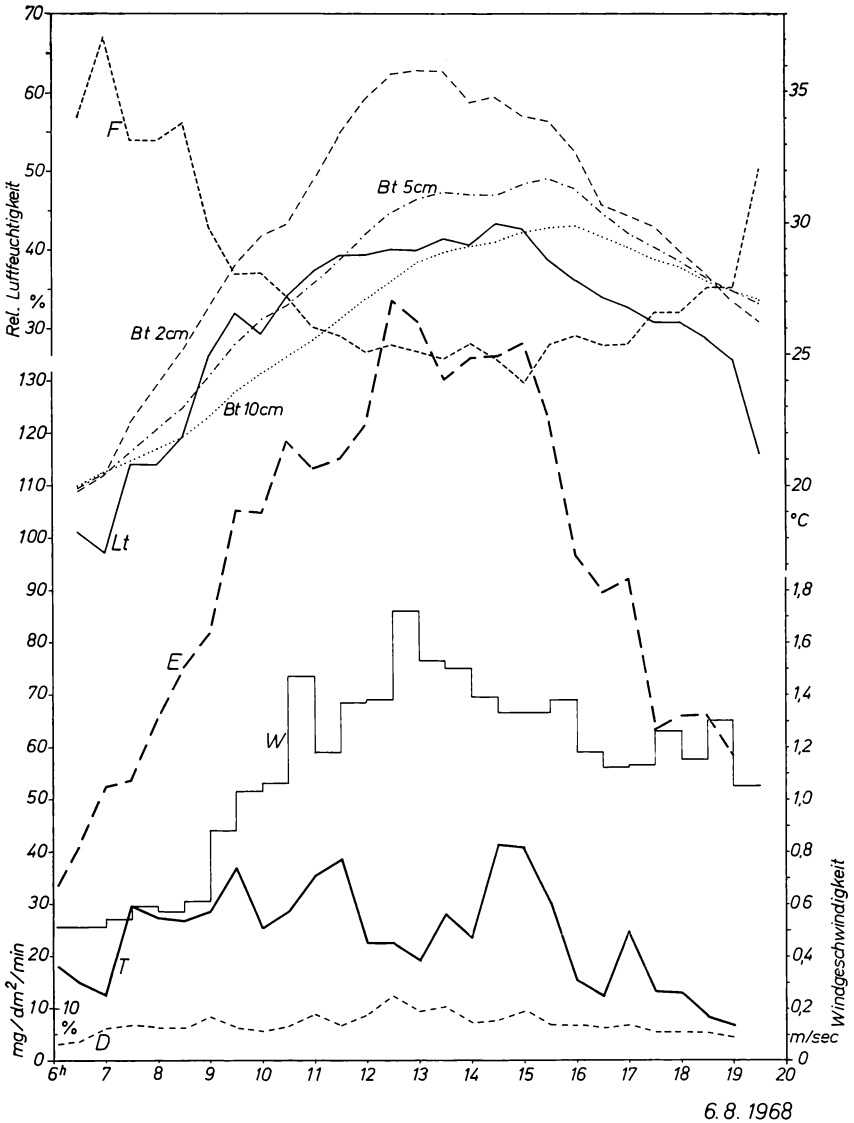


Abb. 6. Erklärung siehe Abbildung 1, 6. August 1968.
Zusätzlich: Wassersättigungsdefizit (D) in Prozent.

auf sehr niedrige Werte stattfindet. Am Spätnachmittag tritt eine leichte Erholung ein (Abb. 8). Das Wassersättigungsdefizit der Blätter, das am Morgen schon relativ hoch ist, nimmt im Verlauf des Tages als Folge der intensiven Transpiration immer mehr zu.

c) Wenn im Boden sehr wenig pflanzenverfügbares Wasser vorhanden ist (1,4 % des Trockengewichtes = 19 % der WK) wird die Transpiration schon am frühen Morgen (8 Uhr) stark reduziert, auch wenn die Evaporation verhältnismäßig gering ist (25. Juli 1967, Abb. 5, 7). Das Wassersättigungsdefizit bleibt

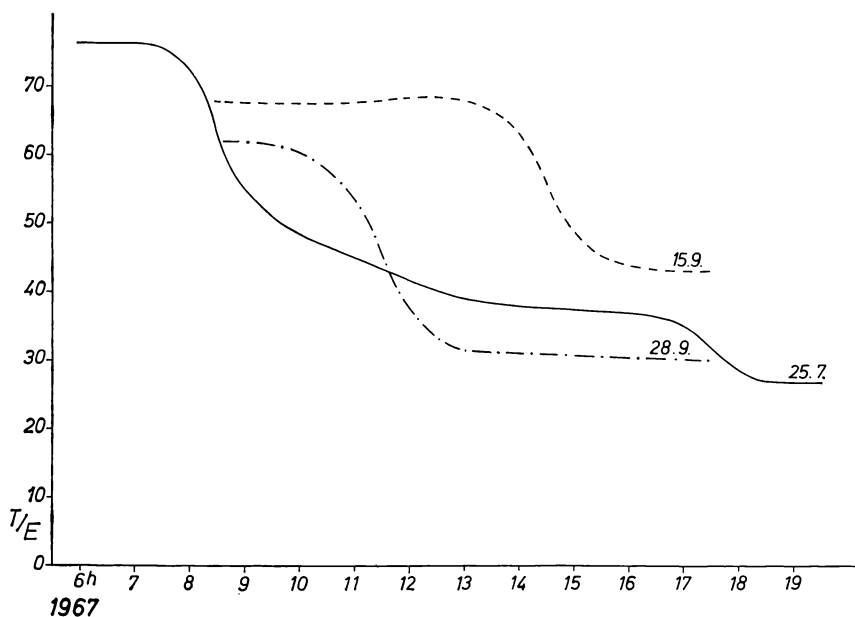


Abb. 7. Relative Transpiration von *Chenopodium botrys* an drei Tagen des Jahres 1967.

infolge der stark eingeschränkten Transpiration den ganzen Tag über ziemlich konstant.

d) Bei sehr trockenen Bedingungen, sowohl des Bodens (Wassergehalt 2,9 % des Trockengewichts) als auch der Luft, ist die Transpirationskurve ziemlich

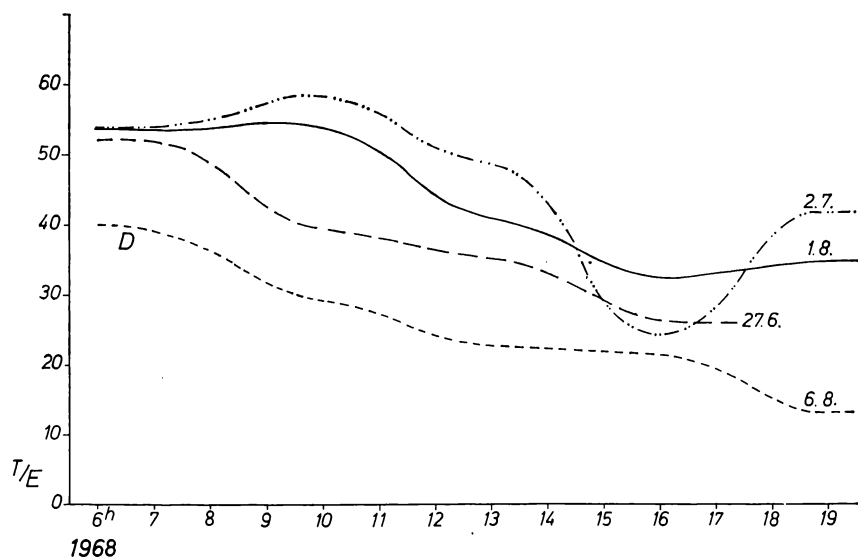


Abb. 8. Relative Transpiration von *Chenopodium botrys* an vier Tagen des Jahres 1968.

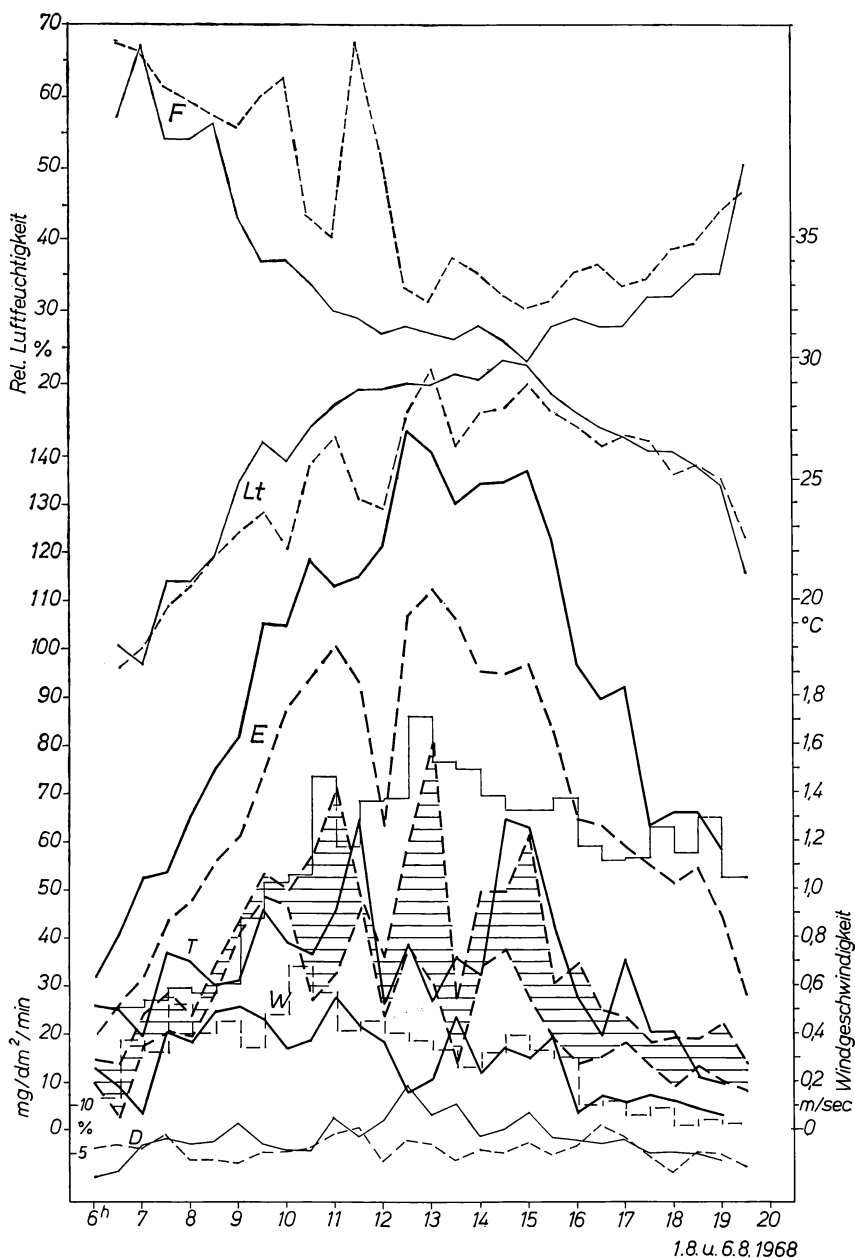


Abb. 9. Vergleich der Lufttemperatur (Lt), Luftfeuchtigkeit (F) und Piche-Evaporation (E) in 12 cm Höhe, der Windgeschwindigkeit (W), des Wassersättigungsdefizits (D) und der maximalen und minimalen Werte der Transpiration (T) von *Chenopodium botrys* am 1. August (gestrichelte Linien) und 6. August 1968 (ausgezogene Linien).

flach und zeigt zwei Maxima (6. August 1968, Abb. 6). Nicht nur die relative (Abb. 8), auch die absolute Transpiration ist sehr niedrig. In den wärmsten

Stunden des Tages beruhen die sehr niedrigen Werte wahrscheinlich nur auf der kutikulären Transpiration.

Der Tagesgang der relativen Transpiration ist an allen Meßtagen ähnlich: Am Morgen liegen die Werte am höchsten und fallen im Verlauf des Tages mehr oder weniger stark ab. Da das pflanzenverfügbare Wasser in keinem der vorliegenden Fälle für volle Transpiration ausreichend war, mußten die Pflanzen je nach Erfordernis die Transpiration früher oder später am Tag einschränken.

Die Transpirationskurven sind alle mehrgipfelig. Das läßt vermuten, daß den ganzen Tag über nur ein Teil der Stomata geöffnet sind (STOCKER 1956). Tatsächlich fanden sich den ganzen Tag über neben Blättern mit hoher Transpiration gleichzeitig andere, die nur wenig transpirierten. Das zeigt eine Gegenüberstellung der jeweils höchsten und niedrigsten Transpirationswerte der gleichzeitig gemessenen Blätter, die zu Maximum- und Minimumkurven zusammengefaßt wurden. Aufschlußreich ist hierbei der Vergleich zwischen dem 1. August und dem 6. August 1968 (Abb. 9). Die Umweltbedingungen unterschieden sich an diesen beiden Tagen von allen Meßtagen am meisten: Sie waren am 1. August relativ gemäßigt, am 6. August extrem. Am ersten Tag weichen die Maxima und Minima jeder Messung bis 10 Uhr kaum voneinander ab. Das heißt alle Blätter transpirierten gleich stark. Ab 10 Uhr werden die Abweichungen größer, einige der Blätter haben die Transpiration eingeschränkt. Ab 18 Uhr nehmen die Differenzen wieder ab und die Kurven bleiben auf einem Niveau. Am 6. August sind die Differenzen schon vom frühen Morgen an deutlich. Die Minimum-Kurve zeigt immer sehr niedrige Werte (kutikuläre Transpiration), die im Verlauf des Tages noch abnehmen; vermutlich infolge zunehmender Austrocknung der Epidermis. Die Maximum-Kurve weist zwei Gipfel um 11 und 15 Uhr auf.

Ein Teil der Blätter hatte also schon seit morgens die Transpiration eingeschränkt. Bei einem anderen Teil waren die Stomata mehr oder weniger geöffnet, nur in den Mittagsstunden erfolgte ein allgemeiner Spaltenschluß.

Außer dem völligen Schluß der Spaltöffnungen bei einem Teil der Blätter wird wahrscheinlich auch die Spaltöffnungsweite fortschreitend verengt zur allmählichen Einschränkung der Transpiration. Das wird aus dem Verlauf der relativen Transpiration ersichtlich (Abb. 7 und 8).

Die Ergebnisse der Messungen am Kehler Weg sind in Tabelle 5 und 6 wiedergegeben. Der Vergleich zwischen den verschiedenen Versuchspartzen ist

Tabelle 5
Relative Transpiration und ergänzende Messungen
auf den Versuchspartzen am Kehler Weg am 25. Juli 1968.

	B ₀ F ₀ S	B ₁ F ₁ S	B ₂ F ₁ S	B ₀ F ₀ K	B ₁ F ₁ K	B ₂ F ₁ K
mittlere relative Transpiration	24,71	43,76	31,21	45,93	47,41	40,58
Wassersättigungsdefizit der Blätter	9,04	7,49	14,79	7,52	6,92	9,90
Wurzelmasse/Blattmasse	0,60	0,35	0,17	0,55	0,67	0,38
Bodenwassergehalt (% TG)	7,46	8,09	8,36	7,56	8,20	8,82
Biomasse (g TG/m ²)	85,24	40,02	9,71	27,72	20,88	10,90
Bodenwassergehalt/Biomasse	0,09	0,20	0,86	0,27	0,39	0,81

nur über die relative Transpiration möglich. Denn die absoluten Transpirationswerte liegen bei beschatteten Parzellen niedriger als im vollen Licht, aber auch die Evaporation ist im Schatten herabgesetzt. Die Signifikanz der Differenzen ist durch eine Varianzanalyse statistisch geprüft worden.

Tabelle 6
Relative Transpiration und ergänzende Messungen
auf den Versuchsparzellen am Kehler Weg am 30. Juli 1968.

	B ₀ F ₀ S	B ₀ F ₂ S	B ₀ F ₀ K	B ₀ F ₂ K
mittlere relative Transpiration	23,48	29,27	33,41	37,84
Wassersättigungsdefizit der Blätter	11,09	8,52	11,65	4,24
Wurzelmasse/Blattmasse	0,60	0,51	0,55	0,60
Bodenwassergehalt (% TG)	6,55	9,86	5,00	9,13
Biomasse (g TG/m ²)	85,24	60,14	27,72	18,61
Bodenwassergehalt/Biomasse	0,08	0,16	0,18	0,49

Wie man aus Tabelle 5 sieht, ist die relative Transpiration der beschatteten Parzellen auf Sandboden größer als die in der Sonne. Die Differenzen zwischen der unbeschatteten, unbewässerten Parzelle (B₀F₀S = Kontrolle) und der einfach beschatteten (B₁F₁S) sowie der doppelt beschatteten (B₂F₁S) sind mit einer Fehlerwahrscheinlichkeit von 1 % signifikant. Der Wasservorrat bei der Kontrolle ist schon absolut kleiner als in den beschatteten Parzellen, wenn man ihn jedoch auf die Biomasse der Parzelle bezieht (Bodenwassergehalt/Biomasse), sieht man, wie verschwindend wenig Wasser den Pflanzen hier tatsächlich zur Verfügung steht. Zwar ist das Wurzelsystem im Verhältnis zu den transpirierenden Organen besser ausgebildet, der Quotient Wurzelmasse : Blattmasse ist am größten, aber der Mangel pflanzenverfügbaren Wassers im Boden macht eine stärkere Einschränkung der Transpiration als im Schatten notwendig.

Auf Kalkboden, wo die Wasserversorgung der Pflanzen auch bei der unbeschatteten Kontrolle (B₀F₀K) günstig war, sind die Werte der relativen Transpiration ziemlich hoch und untereinander nicht signifikant verschieden. Bei allen doppelt beschatteten Parzellen (B₂F₁S, B₂F₁K) ist die relative Transpiration (nicht signifikant) geringer als bei den einfach beschatteten (B₁F₁S, B₁F₁K). Gründe dafür dürften das schwach entwickelte Wurzelsystem und Lichtmangel (auf Lichtmangel beruhender teilweiser Spaltenschluß) sein. Innerhalb jeder Variante sind die Differenzen der relativen Transpiration zwischen Sand und Kalk nur f_r, die unbeschatteten Parzellen signifikant ($P < 1\%$; Tab. 5 und 6).

Aus Tabelle 6 ergibt sich weiterhin: Sowohl auf Kalkboden als auch auf Sand ist die relative (wie auch die absolute) Transpiration der bewässerten Parzellen (B₀F₂S und B₀F₂K) höher als die der Kontrollparzellen. Die Unterschiede sind signifikant für $P < 5\%$. Die Tagesgänge der relativen Transpiration der Versuchsparzellen sind nicht wesentlich anders als die der Ruderalstandorte.

Um festzustellen, wie groß das Transpirationsvermögen von *Ch. botrys* ist, wurde der T₂₀-Wert errechnet: Das ist die mittlere uneingeschränkte Transpiration bei einer Evaporation von 20 mg/min einer grünen Scheibe von 5 cm Durchmesser (GROSSE-BRAUCKMANN 1953).

Bei Bezug auf das Frischgewicht ist T₂₀ recht niedrig (13 mg/g · min), aber bei Bezug auf die Oberfläche ist das Transpirationsvermögen sehr hoch (76 % der

entsprechenden Evaporation). Bedingt ist dieser Unterschied zwischen gewichts- und flächenbezogener Transpiration durch die sehr kleine Oberflächenentwicklung (siehe Tab. 5).

3. Osmotische und Refraktometerwerte, Wassergehalt, Wassersättigungsdefizit und Aschengehalt

Die osmotischen Werte (oW) des Preßsaftes sind ziemlich niedrig (Tab. 7 und 8), was mit dem relativ hohen Sukkulenzgrad übereinstimmt. Die Jahreschwankungen sind auch niedrig, sie machten 1968 nur 2,5 atm vom Beginn bis zum Ende der Vegetationsperiode aus. Im allgemeinen ist der oW ganzer Pflanzen höher als der der Blätter allein. In Blättern ist der oW stark von deren Wassersättigungsdefizit (WSD) abhängig. Bei sehr hohem WSD wird sogar der oW der Blätter höher als der ganzer Pflanzen (27. Juni und 2. Juli 1968). Außer diesen witterungsbedingten Schwankungen bleiben oW und Wassergehalt der Blätter im Verlauf der Vegetationsperiode etwa auf gleichem Niveau, während bei ganzen Pflanzen die allgemein geläufige jahreszeitliche Tendenz in einem Anstieg des oW und Abfall des Wassergehaltes zum Ausdruck kommt.

Tabelle 7

Ruderal Standorte — mittlere osmotische (O.W.) und Refraktometerwerte (R.W.), Wassergehalt und Wassersättigungsdefizit (W.S.D.) der Blätter.

	25. Juli 1967	15. September 1967	28. September 1967	14. Juni 1968 I. Meßstelle	27. Juni 1968 I. Meßstelle	2. Juli 1968 I. Meßstelle	1. August 1968 I. Meßstelle	1. August 1968 II. Meßstelle	6. August 1968 II. Meßstelle
ganze Pflanze									
O.W. atm	8,8	8,0	8,6	7,5	7,9	9,3	—	9,6	10,0
R.W. atm	6,1	4,5	5,2	4,1	4,5	5,0	—	6,2	6,8
W.G. %	81,45	80,6	77,7	87,95	86,64	84,56	—	78,60	77,6
des FG									
Blätter									
O.W. atm	7,5	6,6	6,9	—	8,7	9,4	7,8	7,8	8,4
R.W. atm	4,8	4,5	4,7	—	5,6	5,8	5,2	4,7	5,2
W.S.D.	5,7	—	—	—	12,6	12,5	—	5,5	6,9
W.G. %	88,88	86,3	88,0	—	86,79	87,15	—	89,10	88,96
des FG									

Auf den Versuchspartellen verhalten sich ganze Pflanzen und Blätter auf Sand- und Kalkboden entgegengesetzt (Tab. 8). Ganze Pflanzen weisen auf Sand kleinere osmotische und Refraktometerwerte und entsprechend größere Wasser- und kleinere Aschengehalte des Preßsaftes auf. Dagegen sind bei den Blättern auf Kalkboden osmotische und Refraktometerwerte und Aschengehalt kleiner sowie Wassergehalt größer. Letzteres erklärt sich aus dem höheren Sukkulenzgrad der Blätter von Kalkpartellen. Im allgemeinen ist der oW im Schatten niedriger als im vollen Tageslicht. Bei der doppelt beschatteten Parzelle auf Sand (B₂F₁S) sind jedoch die oW höher als bei der einfach beschatteten (B₁F₁S) und kommen

Tabelle 8

Kehler Weg — Osmotische (O.W.) und Refraktometerwerte (R.W.), Wassergehalt (W.G.) Aschengehalt des Preßsaftes (A.G.) und Wassersättigungsdefizit (W.S.D.) der Blätter.

	B ₀ F ₀ S	B ₀ F ₂ S	B ₁ F ₁ S	B ₂ F ₁ S	B ₀ F ₀ K	B ₀ F ₂ K	B ₁ F ₁ K	B ₂ F ₁ K
ganze Pflanze								
O.W. atm	9,1	9,6	8,4	9,6	10,0	10,4	10,0	8,1
R.W. atm	6,7	5,2	5,0	4,8	6,9	5,4	5,5	4,0
W.G. % des FG	76,54	80,28	82,08	84,39	72,14	76,74	76,96	78,81
A.G. % des TG	1,87	1,99	1,72	1,90	2,02	2,17	2,01	1,87
Blätter								
O.W. atm	9,3	10,1	8,2	8,9	8,9	—	—	8,3
R.W. atm	6,9	5,0	4,8	4,7	5,3	5,2	5,1	3,8
W.G. % des FG	83,58	85,31	87,92	87,84	86,81	88,45	87,95	88,08
W.S.D.	11,1	8,5	7,5	14,8	11,7	4,24	6,9	9,9
A.G. % des TG	2,18	1,94	1,59	1,90	1,94	—	—	1,87
	Pf. 29+30 Bl. 30	Pf. 29+30 Bl. 29+30	Pf. 29 Bl. 29	Pf. 29 Bl. 29	Pf. 30 Bl. 29	P. 29+30 Bl. —	Pf. 29 Bl. —	Pf. 29 Bl. 29

den Werten der unbeschatteten Parzellen (B₀F₀S und B₀F₂S) fast gleich. Dafür ist das extrem hohe Wassersättigungsdefizit verantwortlich, das sich wiederum aus dem sehr gering entwickelten Wurzelsystem bei B₂F₁S (Tab. 4) erklärt, wodurch die Wasserversorgung nicht ausreichend ist.

Die Refraktometerwerte sind am niedrigsten bei den doppelt beschatteten Parzellen, liegen höher bei einfach beschatteten, steigen weiter bei unbeschatteten Parzellen an und sind dort in den trockenen am höchsten. Die gleiche Abstufung müßte demnach der Zuckergehalt im Preßsaft aufweisen. Als Maß für den Salzgehalt im Preßsaft kann man den Aschengehalt heranziehen. Er ist im Preßsaft ganzer Pflanzen in der Sonne bei bewässerten Parzellen höher als bei trockenen. Das ist der Grund für die sonst unerklärlichen hohen osmotischen Werte bei B₀F₂S und B₀F₂K trotz der höheren Wassergehalte, geringeren Wassersättigungsdefizit und geringeren Refraktometerwerte.

V. Schlußbetrachtung

Aus den morphologisch-anatomischen Eigenschaften, der geringeren Oberflächenentwicklung, dem Sukkulenzgrad und der hohen Spaltöffnungszahl auf beiden Seiten der Blätter ergibt sich, daß *Ch. botrys* xerophytischen Charakter hat. Dafür sprechen ebenso das hohe Transpirationsvermögen je Flächeneinheit und die feine Reaktionsfähigkeit auf Anspannung der Wasserverhältnisse durch Regulation der Wasserabgabe. Trotz eines kleinen oberflächlichen Wurzelsystems und schnell austrocknenden Bodens am Standort kann *Ch. botrys* eine positive Wasserbilanz infolge der wirksamen Transpirationseinschränkung aufrecht erhalten. Auch an extrem trocknen warmen Tagen zeigen die Pflanzen keine Welkeerscheinungen; das Wassersättigungsdefizit ist immer gering und verändert sich im Laufe des Tages nicht wesentlich. Der hydrostabile Charakter kommt

auch in den niedrigen osmotischen Werten zum Ausdruck, die nur kleine Tageschwankungen aufweisen. Einen guten Vergleich der Reaktionsweisen von *Ch. botrys* ermöglichen die Kulturversuche, bei denen den Pflanzen bei derselben Witterung verschieden viel Wasser zur Verfügung stand. Dabei zeigt sich, daß die Höhe der Transpiration streng von der Wasserversorgung des Bodens abhängt.

Das Verhalten von *Ch. botrys*, die Stomata bei Wassermangel nur teilweise zu schließen, erlaubt eine Aufrechterhaltung der Photosynthese. Deshalb verwundert es auch nicht, daß die Stoffproduktion auf den unbewässerten Parzellen am höchsten war (ZIMMERMANN 1971). Das beweist am besten die gute Anpassung von *Ch. botrys* an Trockenheit.

Zusammenfassung

1. Pflanzen von *Chenopodium botrys* wurden auf für den Wasserhaushalt wichtige morphologische Merkmale und auf Transpiration und Sättigungsdefizit der Blätter sowie osmotischen Wert und Refraktometerwert der Preßsäfte untersucht, wobei in einer Versuchsanlage Feuchtigkeit, Beleuchtungsstärke und Kalkgehalt des Sandbodens variiert wurden.

2. Die Wurzelsysteme waren relativ schwach entwickelt (besonders unter frischen Bedingungen), die Blätter erwiesen sich als leicht sukkulent (besonders im Licht und bei Kalkzugabe) und besaßen zahlreiche Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten.

3. Die Tagesgänge der Transpiration zeigten bei erschwertem Wasserhaushalt (geringer Gehalt des Bodens an pflanzenverfügbarem Wasser und/oder hohe Evaporation) schon am Morgen Einschränkungen, wobei sich das Sättigungsdefizit zeitweise stabilisieren ließ. Die relative Transpiration ist im Licht ohne Kalkzusatz kleiner als bei den beschatteten und/oder mit Kalk versehenen Parzellen, in den bewässerten Parzellen größer als in den trockenen.

4. Die unterschiedlichen Versuchsbedingungen wirken sich auch auf den osmotischen Wert und den Refraktometerwert von Preßsäften der Blätter und der ganzen Pflanzen aus. Die Unterschiede werden diskutiert.

Herrn Professor Dr. BERGER-LANDEFELDT, der mich an seinem Institut aufnahm und der während meines Forschungsaufenthaltes verstarb, werde ich ein dankbarem ehrendem Andenken halten. Ich danke der Technischen Universität Berlin, die die Möglichkeit bot, ökologische Methoden im Labor und im Gelände zu erproben und anzuwenden.

Den Herren Professoren Dr. BORNKAMM und Dr. SUKOPP möchte ich für Beratung und Förderung, Fräulein HENNIG für Ausführung von Messungen und Analysen, Fräulein HEIDKLANG für die Anfertigung der Abbildungen herzlich danken. Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. ZIMMERMANN für Anleitung in den Methoden und für Durchsicht des deutschen Manuskriptes.

Literatur

- BORNKAMM, R.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. V. Gehalt an organischem Stickstoff, Nitrat und Asche. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 56—63 (1971).
- BORNKAMM, R., & H. SUKOPP: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. VI. Die ökologische Konstitution von *Chenopodium botrys*. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 64—74 (1971).

- DAPPER, H.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. II. Produktion an Ruderalstandorten. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 26—28 (1971).
- DELFT, E. M.: Transpiration in succulent plants. Ann. of Botany 26, 409—442 (1912).
- FIRBAS, F.: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 74, 459—696 (1931).
- GROSSE-BRAUCKMANN, G.: Untersuchungen über die Ökologie, besonders den Wasserhaushalt von Ruderalgesellschaften. Vegetatio IV, 245—283 (1953).
- STEUBING, L.: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin und Hamburg 1965.
- STOCKER, O.: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 47, 126—136 (1929a).
- —: Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta 7, 382—387 (1929b).
- —: Meßmethoden der Transpiration. Handb. Pflanzenphys. 3, 293—311 (1956).
- SUKOPP, H.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. I. Verbreitung und Vergesellschaftung. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 3—25 (1971).
- WALTER, H.: Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden XI, 4, 353—371 (1931).
- ZIMMERMANN-JAEGER, S.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. III. Substanzproduktion und Wuchsform in Abhängigkeit von Beleuchtungsstärke, Feuchtigkeit und Substrat. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 29—36 (1971).