Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 46 (1936)

Artikel: Über den Wasserhaushalt der Mangrovepflanzen (vorläufige Mitteilung)

Autor: Walter, Hemrich

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-31064

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über den Wasserhaushalt der Mangrovepflanzen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von *Heinrich Walter*, Stuttgart.

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule in Stuttgart.)

Eingegangen am 17. Januar 1936.

Obgleich über die Mangrove schon viele Arbeiten von botanischer Seite vorliegen, so stehen doch Untersuchungen über ihren Wasserhaushalt auf breiterer experimenteller Grundlage noch aus. Zwar hat bereits Schimper[1] auf den xeromorphen Bau ihrer Blätter aufmerksam gemacht und diesen in Beziehung zu der erschwerten Wasserversorgung am Standort gebracht, aber erst Faber[2] führt in zwei kurzen vorläufigen Mitteilungen einige Zahlenwerte über die Transpiration und die osmotischen Zustandsgrössen an. Die hohen osmotischen Werte der Mangrovepflanzen scheinen die Annahme einer erschwerten Wasserversorgung zu bestätigen; aber bei genauerer Überlegung stösst man schon bei der Deutung der Faberschen Zahlenwerte auf so unüberwindliche Schwierigkeiten, dass eine Nachprüfung derselben notwendig erschien.

So gibt z. B. Faber für die Blätter von *Rhizophora* einen osmotischen Wert bei Flut von 77,8 at und bei Ebbe von 148,4 at an, für die Blätter von *Avicennia* bei Flut 82 at und bei Ebbe 163,2 at. Da es sich um plasmolytische Werte handelt, so können diese Schwankungen, die sich zweimal am Tage vollziehen, nur durch Neubildung, respektive Verschwinden von osmotisch wirksamen Substanzen eintreten. Es ist aber kaum möglich, sich die chemischen Umsetzungen in den Zellen vorzustellen, die solche rasche und extreme Veränderungen der osmotischen Konzentration hervorzurufen vermögen, namentlich, wenn man die quantitative Seite mit berücksichtigt. Zudem sind ökologisch so hohe Werte bei Mangroven kaum verständlich. Die Konzentration des Meereswassers beträgt maximal 25 at. Eine Erhöhung des osmotischen Wertes um 25 at gegenüber anderen Bäumen nicht salziger Sümpfe sollte vollauf genügen, um die Wasserversorgung der Mangroven sicherzustellen. Allerdings scheint Faber anzunehmen, dass die Konzentration der Bodenlösung an den Mangrovestandorten viel höher als diejenige

---

[1] Schimper, A. F. W.: Indo-malayische Strandflora. Bot. Mitt. aus den Tropen **3**, 1891.

[2] Faber, F. C.: Ber. deutsch. bot. Ges. ***31***, 277, 1913 und ***41***, 227, 1923.

des Meerwassers sein kann. Doch liegen in dieser Hinsicht keine genaueren Messungen vor. Gelegentliche Salzausblühungen an der Bodenoberfläche während der Ebbe besagen wenig.

Man sieht somit, dass der Wasserhaushalt der Mangroven noch keineswegs als völlig geklärt angesehen werden kann. Deshalb wurde diesem Problem während eines halbjährigen Aufenthaltes in Ostafrika besondere Aufmerksamkeit geschenkt.[1]

Die ostafrikanische Mangrove bietet für Untersuchungen dieser Art besonders günstige Gelegenheit. Für tropische Verhältnisse ist das Klima relativ trocken (Niederschlagsmenge 1500 mm im Jahr, mittlere Feuchtigkeit 83 %). Eine Erschwerung der Wasserversorgung müsste bei den Mangrovepflanzen also in noch viel stärkerem Masse sich bemerkbar machen als auf Java. An der Meeresküste bei Tanga sind die Mangrovewälder leicht zugänglich, so dass man genügend oft Proben entnehmen kann.

1. Die zonale Gliederung der Mangrove.

Es sind in der Hauptsache fünf Baumarten, aus denen sich die ostafrikanischen Mangrovewälder zusammensetzen. Lassen wir die Flussmündungs- und die Riffmangroven bei Seite und beschränken wir uns auf die Meeresküstenmangrove, also auf die Bestände, die auf einem langsam gegen das Ufer zu ansteigenden schlickigen oder sandigen Boden wachsen an Stellen, wo kein Süsswasser sich dem Meereswasser beimischt und wo die Wucht der Brandung durch vorgelagerte Korallenriffe oder Koralleninseln gebrochen ist, so können wir eine sehr deutliche zonale Gliederung der Mangrove erkennen :

1. *Sonneratia alba*-Zone. Sie bildet die äusserste Mangrovezone, sie reicht nicht ganz bis zu der Ebbegrenze hinunter, taucht also zweimal am Tage, wenn auch nur für kurze Zeit, aus der Flut heraus (Taf. 6, Abb. 1 und Taf. 7, Abb. 1).
2. *Rhizophora mucronata*-Zone. Sie folgt der ersten landeinwärts und bleibt während der Ebbezeit etwas längere Zeit von Wasserbedeckung frei. Es ist vielleicht von den drei ersten Zonen die ihrer Erstreckung nach breiteste und infolge der Stelzwurzeln auch die unzugänglichste (Taf. 6, Abb. 2).
3. *Ceriops Candolleana*-Zone. Sie wird von diesem relativ kleinen Baumstrauch gebildet, ist meistens nur sehr schmal. Der Boden

---

[1] Die Forschungsreise wurde durch das Tropenstipendium für reichsdeutsche Botaniker ermöglicht. Der Kommission für das Tropenstipendium, sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft sage ich für die gewährte Unterstützung meinen wärmsten Dank. Dieser gebührt insbesondere auch der Direktion der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in Amani für die Bereitstellung eines Wohnhauses und Arbeitsplatzes in den Räumen der Station.

liegt während der Ebbezeit noch etwas längere Zeit trocken, ist aber stets doch noch so nass, dass man beim Betreten bis etwa an die Knöchel im Schlamm einsinkt (Taf. 7, Abb. 2).

4. *Avicennia marina*-Zone. Sie bildet die innerste Grenze der Mangrove und ist, wenn der Boden nur sehr langsam ansteigt, oft ausserordentlich breit. Bei Nippfluten wird nicht mehr die ganze Zone vom Wasser überflutet. Wo *Avicennia* steht, da ist der Boden immer sandig und kann bei Ebbe mit Schuhen begangen werden.
5. Vegetationslose Zone. Sie erstreckt sich mit grosser Regelmässigkeit hinter der *Avicennia*-Zone und liegt zwischen der Grenze der normalen Springfluten und der Grenze der höchsten Äquinoctialfluten (Taf. 8, Abb. 1). Die Zone wird also zweimal im Jahr von Meerwasser überflutet und liegt die übrige Zeit trocken oder wird vom Regen ausgewaschen.

Die fünfte Mangrovenart — *Bruguiera gymnorrhiza* — bildet in der Meeresküstenmangrove keine eigene Zone. Sie fehlt oft ganz oder tritt in der *Rhizophora*- respektive *Ceriops*-Zone auf. Allerdings war an den Standorten, wo sie in grösserem Masse vorkamen, der Boden immer etwas felsig.

2. Die Bodenverhältnisse.

Es wird meist angenommen, dass die Konzentration der Bodenlösung an der äusseren Mangrovegrenze am höchsten ist, und landeinwärts abnimmt. Das ist für die Flussmündungsmangroven sicher richtig, da die Beimischung von Süsswasser sich flussaufwärts immer mehr bemerkbar machen wird. Bei der Meereskünstenmangrove ist das aber nicht der Fall. Hier muss man eine um so höhere Konzentration der Bodenlösung erwarten, je länger der Boden trocken liegt, je mehr Wasser also von der Bodenoberfläche während der Ebbezeit verdunsten kann, d. h. dass die Konzentration der Bodenlösung landeinwärts ansteigen muss.

Dass als Abschluss der ganzen Mangrove sich eine vegetationslose Sandfläche einschiebt, bevor die nicht halophile Vegetation über der obersten Flutgrenze beginnt, ist sicher darauf zurückzuführen, dass hier zeitweilig eine ganz enorme Konzentrierung der Bodenlösung infolge von Austrocknung eintreten kann. Denn zwischen den im Frühjahr und Herbst eintretenden Überflutungen liegt ja der Boden fast 6 Monate trocken und in dem zunächst mit Meerwasser durchtränkten Boden muss sich mit der Zeit eine gesättigte Kochsalzlösung bilden. Tritt in diesem Zeitraume aber häufiger Regen ein, so kann das Salz auch ganz ausgelaugt werden. Wir müssen also hier so grosse Schwankungen der Salzkonzentration erwarten, dass keine Pflanzenart ihnen gewachsen ist.

Diese Verhältnisse werden allerdings nur in einem relativ trockenen Klima zu beobachten sein. In den feuchten Tropen wird diese Zone wohl

sehr rasch vom Regen ausgewaschen werden und der Boden wird nie austrocknen. Wir werden dann hier Pflanzenarten erwarten, die nicht halophil sind, aber doch kurze Überflutungen mit Meereswasser vertragen können. In den feuchten Tropen wird überhaupt der Boden um so mehr unter der Einwirkung des Regenwassers stehen, je kürzere Zeit er am Tage vom Meerwasser überflutet wird. Dann müssen wir tatsächlich die höchsten Konzentrationen am Aussenrand der Mangrovewälder erwarten; dann darf aber die Konzentration der Bodenlösung auch niemals höher als diejenige des Meereswassers sein.

Dass in Ostafrika an der oberen Flutgrenze hohe Salzkonzentrationen im Boden auftreten, dafür spricht schon das Aussehen der *Avicennia* an der inneren Grenze. Die Bäume werden hier buschförmig, die Büsche immer kümmerlicher und ärmlicher belaubt (Taf. 8, Abb. 1). Die Blätter sind häufig mit vielen Kochsalzkristallen auf der Blattunterseite bedeckt. Hier tritt dann häufig auch in Form von kugeligen Büschen *Suaeda monoica* auf, eine Chenopodiacee, die man in den Küstengebieten des Roten Meeres, z. B. bei Port Sudan, sieht, die in der Wüste zwischen der Stadt Aden und dem Sultanat von Jemen in grossen Beständen vorkommt, und die man auch in den trockensten Teilen im Inneren von Ostafrika antrifft.

Die Zunahme der Konzentration der Bodenlösung landeinwärts lässt sich sehr leicht direkt feststellen. Hebt man während der Ebbezeit in den verschiedenen Zonen der Mangrove Gruben aus, so füllen sich diese schon in geringer Tiefe mit Wasser. Der osmotische Wert dieses Wassers lässt sich kryoskopisch leicht ermitteln. Auch aus den oberen Bodenschichten, soweit sie nicht rein sandig sind, lässt sich leicht die Bodenlösung auspressen und kryoskopieren. Folgende Zahlen wurden erhalten :

Tabelle 1.

Zone von	Wasserstand in den Gruben unter der Bodenoberfläche	Osmotischer Wert des Grundwassers	Osmotischer Wert der Bodenlösung in 2—10 cm Tiefe
Sonneratia	10 cm	25,5 at	25,9 at
Rhizophora	20 cm	25,8 at	27,0 at
Avicennia. . . . . (nahe am Innenrand)	45 cm	33,3 at	41,0 at

Aus dieser Tabelle geht eindeutig hervor, dass zwar die Bodenlösung in der Richtung von Zone I zu Zone IV deutlich ansteigt, aber mit Ausnahme der innersten Zone von *Avicennia* sind diese Anstiege so gering, dass sie nennenswerte, mit den Gezeiten in Beziehung stehende Schwankungen des osmotischen Wertes der Pflanzen nicht zu erklären vermögen. Selbst während der tiefsten Ebbe ist ja der Boden so mit

Wasser gesättigt, dass eine Erschwerung der Wasseraufnahme nicht denkbar ist. Zudem muss man noch bedenken, dass die Ebbezeit durchaus nicht immer mit der heissesten Tageszeit zusammenfällt, gerade zur Zeit der Springtiden steht um die Mittagszeit die Flut am höchsten, so dass die Pflanzen während der Ebbezeit durchaus nicht am stärksten in bezug auf die Transpiration beansprucht werden.

3. Die Verdunstung und die Transpiration.

Mikroklimatische Messungen in der Mangrove ergaben keine besonders hohen Verdunstungswerte. Mit maximal 1,25 ccm/Stunde, (Piche-Evaporimeter, grünes Papier, 3 cm im Durchmesser) erreicht die Verdunstung nicht einmal die Intensität, die bei uns an sonnigen Sommertagen häufig zu beobachten ist. Meistens ist sie viel geringer.

Transpirationsmessungen um die Mittagszeit durch kurzfristige Wägungen von abgeschnittenen Zweigen oder einzelnen Blättern zeigten, dass von allen Mangrovearten *Avicennia* die höchsten Transpirationswerte besass. Die Transpiration der anderen sukkulentblättrigen Mangrovenbäume war, namentlich auf das Frischgewicht bezogen, bedeutend niedriger, wie aus Tabelle 2 deutlich hervorgeht. Wir stellen nur die Mittel aus je 4—8 Versuchen zusammen :

Tabelle 2.

Mangrovenart	Transpiration in mg/Min.				Verdunstung (Piche) ccm/h
	pro g Frischgewicht	pro g Wasser	pro g Trockengewicht	pro dm² Fläche	
Sonneratia .	2,1	2,9	8,8	8,8	0,52
Rhizophora .	1,8	2,6	5,5	6,1	0,53
Cerions . . .	1,9	2,9	5,4	6,1	0,59
Avicennia . .	5,1	7,7	15,7	11,4	0,55

4. Die osmotischen Werte.

Nach allen diesen Erfahrungen ist es nun besonders interessant, etwas Genaueres über die osmotischen Werte zu erfahren. Im Gegensatz zu der von Faber angewandten plasmolytischen Methode, die ja nur zu oft bei nicht sehr günstigen Objekten falsche Zahlenwerte ergibt,[1] wurde nach der kryoskopischen Methode gearbeitet. Die Zahl der untersuchten Proben beträgt über 200. Sie wurden sowohl während der kühleren als auch während der heisseren Jahreszeit entnommen, nach

[1] Es ist anzunehmen, dass Faber, wie es um 1913 noch üblich war, KNO_3-Lösungen zum Plasmolysieren benutzte. Heute weiss man ja, dass diese Methode fast immer viel zu hohe Werte ergibt, namentlich wenn man gezwungen ist, sehr konzentrierte Lösungen anzuwenden.

regnerischem und nach trockenem Wetter, bei Ebbe und bei Flut und von den verschiedensten Standorten auch in der Flussmündungsmangrove, sowie aus der Riffmangrove.

Das auffallendste Ergebnis dieser Bestimmungen ist die fast vollkommene Konstanz der osmotischen Werte bei allen Mangroven mit dicken sukkulenten Blättern. Nur *Avicennia* macht eine Ausnahme. Die osmotischen Werte der Blätter aller Mangrovearten liegen stets höher als die Werte der Bodenlösung, erreichen aber niemals die Höhe, die Faber auf Grund seiner plasmolytischen Untersuchungen angibt.

Bei *Sonneratia alba* beträgt der osmotische Wert im Mittel etwa 34 at. Die Extremwerte sind 30,7 at und 36,1 at. Niedrigere Werte wurden nur bei ganz jungen, eben ausgetriebenen Blättern gefunden (27,8 at), höhere nur bei vergilbenden Blättern (37,5 at) oder bei während der Flut eintauchenden Blättern, die doppelt so dick wie normale waren (37,0 at).

Bei *Rhizophora mucronata* sind die Werte im Mittel ein wenig höher, etwa gleich 35 at. Die Extremwerte liegen bereits etwas weiter auseinander. Sie betragen 29,2 at und 37,5 at. *Rhizophora* besiedelt auch häufig heterogenere Standorte. Während *Sonneratia* sich ganz streng an die Aussenzone der Mangrove hält und auch die inneren Teile der Flussmündungen meidet, nimmt *Rhizophora,* wie wir sahen, die zweite Zone der Meeresküstenmangrove mit etwas höherer Konzentration der Bodenlösung ein, kommt aber auch im Brackwassergebiet der Flussmündungen gut fort.

Von *Ceriops Candolleana* wurden nicht so zahlreiche Proben untersucht. Sie zeigen deutlich, dass sich gegenüber *Rhizophora* ein weiterer, wenn auch geringer Anstieg bemerkbar macht. Denn die Werte liegen zwischen 32,2 und 38,7 at.

Ganz anders verhält sich *Avicennia marina.* Dieser Baum hält die extremsten Bedingungen aus. Er kommt noch in der Brackwasserzone vor, ist zugleich aber wenig empfindlich gegen Trockenheit und hohe Konzentration der Bodenlösung. *Avicennia* tritt ja auch als einzige Mangrovenart selbst in den nördlichen Teilen des Roten Meeres, an der Küste der Sinai-Halbinsel auf. Demgemäss liegen auch die osmotischen Werte bei dieser Art zwischen 36,4 und 65,0 at. Mittelwerte zu nennen, hat wenig Sinn, denn die osmotischen Werte werden wohl schon innerhalb ein und derselben *Avicennia*-Zone Unterschiede aufweisen und zur inneren Mangrovegrenze zu ansteigen. Wenn überhaupt Tages- oder Jahresschwankungen des osmotischen Wertes bei Mangrovenarten vorhanden sind, so sind sie doch so gering, dass man sie nicht mit Sicherheit nachweisen kann, da sie innerhalb der durch die individuellen Schwankungen der Einzelproben bedingten Fehlerquellen liegen.

Überblicken wir alle genannten Werte, so sehen wir, dass sie in schönster Übereinstimmung mit den Standortsverhältnissen und speziell

mit der Konzentration der Bodenlösungen an den einzelnen Standorten stehen. Den geringen Unterschieden in der Konzentration der Bodenlösungen der drei äusseren Mangrovezonen entsprechen die geringen Unterschiede in der Höhe der osmotischen Werte dieser Mangrovearten. Den extremeren Verhältnissen innerhalb der *Avicennia*-Zone entsprechen auch die grösseren Schwankungen der osmotischen Werte bei dieser Art.

Die Differenz zwischen den osmotischen Werten der Blätter von Mangrovepflanzen und dem osmotischen Wert der Bodenlösung an dem entsprechenden Standort beträgt bei *Avicennia* mit wenig sukkulenten Blättern etwa 22 at, bei den anderen Arten mit stark sukkulenten Blättern, die auch eine geringere Transpirationsintensität besitzen, dagegen weniger — etwa 8—9 at. Das sind Zahlen, die den osmotischen Werten von tropischen Bäumen an feuchten Standorten durchaus entsprechen. Wir können also für Mangrovearten dasselbe feststellen, was Steiner[1] bei den Salzmarschpflanzen fand — nämlich, dass die osmotischen Werte der Halophyten um so viele Atmosphären über den Werten von nicht halophilen Pflanzen gleich feuchter Standorte liegen, als dem Salzgehalt der Bodenlösung entspricht. Die Halophyten nehmen sozusagen die Salzlösung des Bodens in ihren Zellsaft auf, wodurch die osmotische Wirkung der Bodenlösung in bezug auf den Wasserhaushalt praktisch aufgehoben wird.

Aber wie ist mit dieser Ansicht die Angabe von Faber zu vereinen, dass *Sonneratia, Rhizophora, Ceriops* und *Bruguiera* (von dieser wurden die osmotischen Werte auch zu 33,1—36,5 at gefunden) zu den nicht salzspeichernden Mangrovearten gehören?

5. Der Salzgehalt der Mangrovepflanzen.

Eine einfache chemische Analyse des Preßsaftes zeigt, dass diese Angabe nicht stimmt. Der weitaus grösste Teil der osmotisch wirksamen Substanzen im Zellsaft aller Mangrovearten wird durch Chloride gebildet. Der Zuckergehalt des Preßsaftes ist verschwindend gering. Auf die Chloride entfallen im Mittel etwa ⅔ der gesamten osmotisch wirksamen Substanzen. Sie können bei extrem sukkulenten Blättern aber bis 92,5 % ausmachen. In dieser Hinsicht bestehen zwischen der salzausscheidenden *Avicennia* und den sukkulentblätterigen nicht salzausscheidenden übrigen Mangrovearten keine Unterschiede.[2]

Auf die Verhältnisse bei anderen weniger wichtigen, in den Mangrovezonen vorkommenden Arten wollen wir in dieser vorläufigen Mit-

---

[1] Steiner, M.: Jahrb. f. wiss. Botanik, ***81***, 94, 1934.

[2] Die chemischen Analysen der Preßsäfte wurden von Herrn Dr. Steiner in Stuttgart ausgeführt. Sie werden in der ausführlichen Arbeit gemeinsam veröffentlicht werden.

teilung nicht eingehen. Erwähnt sei nur, dass der für die Mangroven stets als charakteristisch angeführte Farn — *Acrostichum aureum* — ausschliesslich an der Grenze der Brackwasserzone vorkommt. Sein osmotischer Wert wurde zu 22,4 at bestimmt. Auf die Chloride entfallen etwa 12 at. Sowohl der osmotische Wert als auch der Chloridanteil liegen also unter der Konzentration des Meerwassers. In Übereinstimmung damit fehlt dieser Farn der Meeresküstenmangrove vollkommen und ist ganz auf die Flussmündungsmangrove in seiner Verbreitung beschränkt. Auch hier tritt er nur in einer bestimmten Brackwasserzone auf (Taf. 8, Abb. 2).

6. Der Salzhaushalt bei Halophyten.

Die osmotischen Untersuchungen der Mangrovearten zeigen uns, dass die Zellsaftkonzentration hoch genug ist, um die Saugkräfte bei den Blattzellen zu erzielen, die notwendig für die Wasseraufnahme aus der salzhaltigen Bodenlösung sind. Damit hat es den Anschein, dass die wichtigsten Fragen des Wasserhaushalts geklärt sind und sich keine besonderen Schwierigkeiten für das Verständnis der ökologischen Verhältnisse bei Mangrovepflanzen ergeben.

Und doch ist dem nicht so. Der Wasserhaushalt ist zwar verständlich, aber dieser ist ja, wie wir gesehen haben, aufs engste mit dem Salzhaushalt verknüpft. Um die notwendigen Saugkräfte in den Blättern erzeugen zu können, nehmen die Pflanzen Salz aus der Bodenlösung auf. Wie wird aber diese Salzkonzentration in den Blättern reguliert? Wie kommt es, dass die Salzkonzentration in den Blattzellen ungefähr der Salzkonzentration der Bodenlösung entspricht?

Dass die Bodenlösung nicht in unveränderter Konzentration durch die Wurzeln aufgenommen wird, ist klar. Die Blätter setzen an einem Tage ihren Wassergehalt infolge der Transpiration 1—2mal um. Sie müssten also, wenn im Gefässwasser eine der Bodenlösung entsprechende Konzentration vorhanden wäre, ihren Salzgehalt pro Tag verdoppeln bis vervierfachen.

Untersucht man aber an ein und demselben Spross die Blattpaare der einzelnen Internodien von der Spitze zur Basis, so zeigt es sich, dass die verschieden alten Blätter weder in bezug auf Wassergehalt, noch osmotischen Wert oder Salzgehalt, Unterschiede aufweisen. Eine Salzanreicherung findet demnach bei der Transpiration nicht statt. Das Gefässwasser muss also annähernd salzfrei sein. In diesem Falle muss es aber nach der Kohäsionstheorie ständig unter einer mindestens dem osmotischen Wert des Meerwassers entsprechenden, also über 25 at betragenden Kohäsionsspannung stehen. Das sind Verhältnisse, wie wir sie bei anderen Holzpflanzen in dieser Art nicht kennen, und es wäre interessant, festzustellen, ob das Holz der Halophytenbäume gegenüber anderen Holzpflanzen irgendwelche anatomischen Eigentümlichkeiten aufweist, die auf diese Verhältnisse hindeuten.

Tafel 6

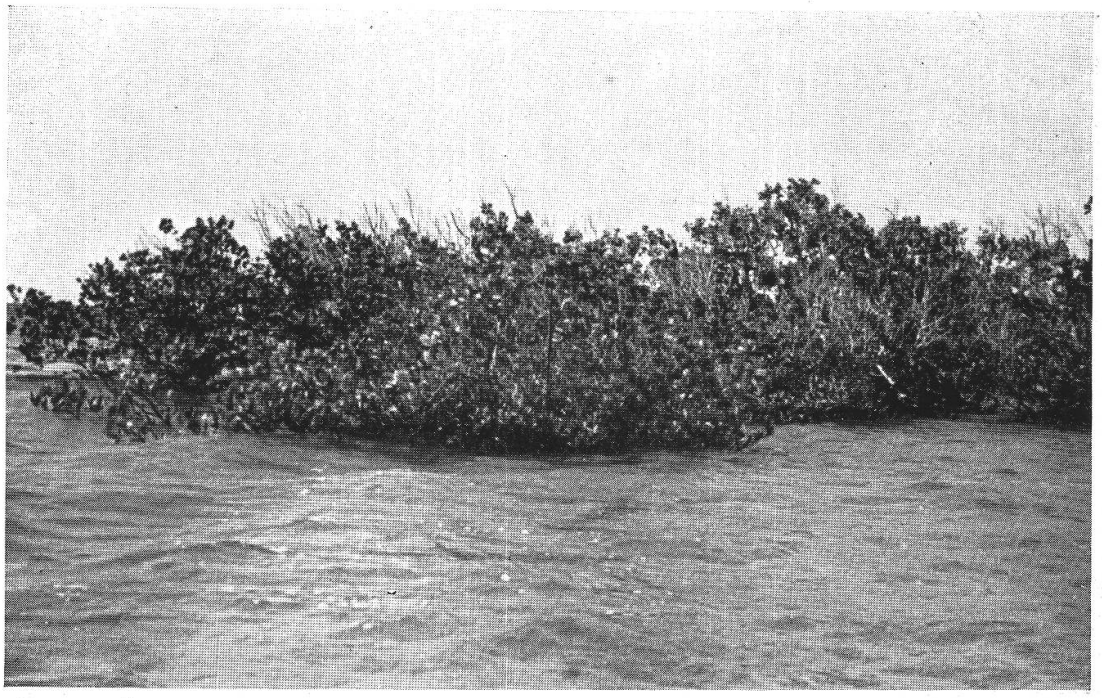

Abb. 1. Äusserster Mangrovenrand bei Flut. Toteninsel bei Tanga, am 5. IX. 1934. Reinbestand von *Sonneratia alba.*

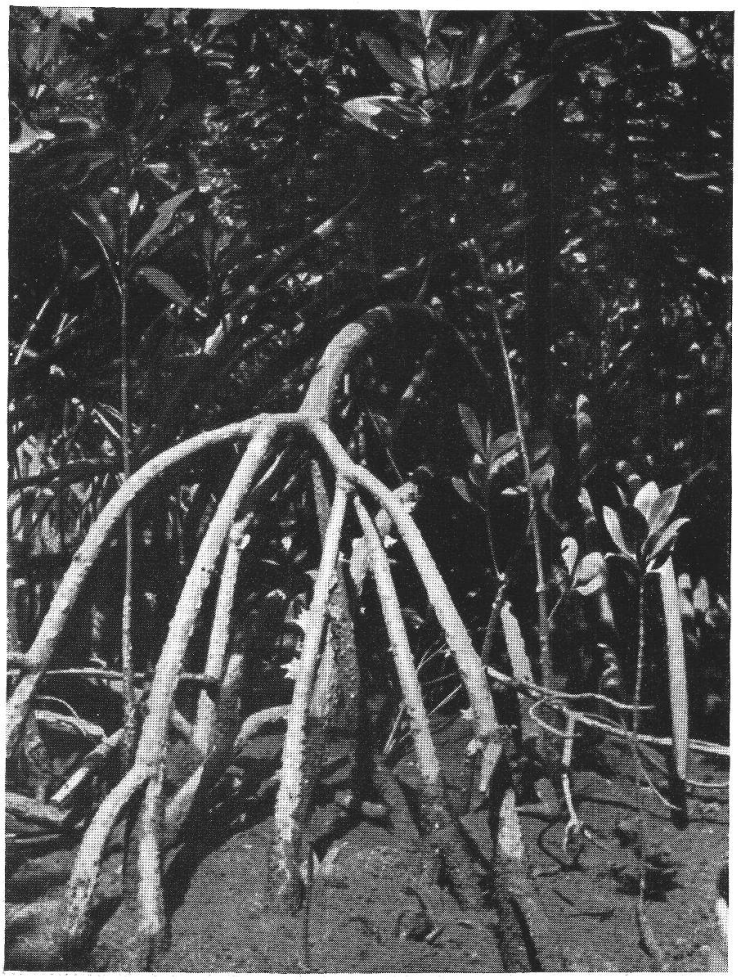

Abb. 2. Dichter *Rhizophora mucronata*-Bestand. Zwischen Nyanyani und Ndumi (südlich von Tanga), am 4. IX. 1934. Stelzwurzeln und Keimlinge im Vordergrund.

Photo Dr. Walter

Tafel 7

Abb. 1. Äusserster Mangrovenrand bei Ebbe. Toteninsel bei Tanga, am 7. IX. 1934. Die *Sonneratia*-Äste hängen tief herab. Im Vordergrunde die Atemwurzeln von *Sonneratia*.

Abb. 2. Lichtere Stelle im Mangrovenbestand mit *Ceriops Candolleana*-Büschen. Mangrove zwischen Nyanyani und Ndumi, am 4. IX. 1934. Im Vordergrunde viele Keimlinge am Bäumchen.

Photo Dr. Walter

Tafel 8

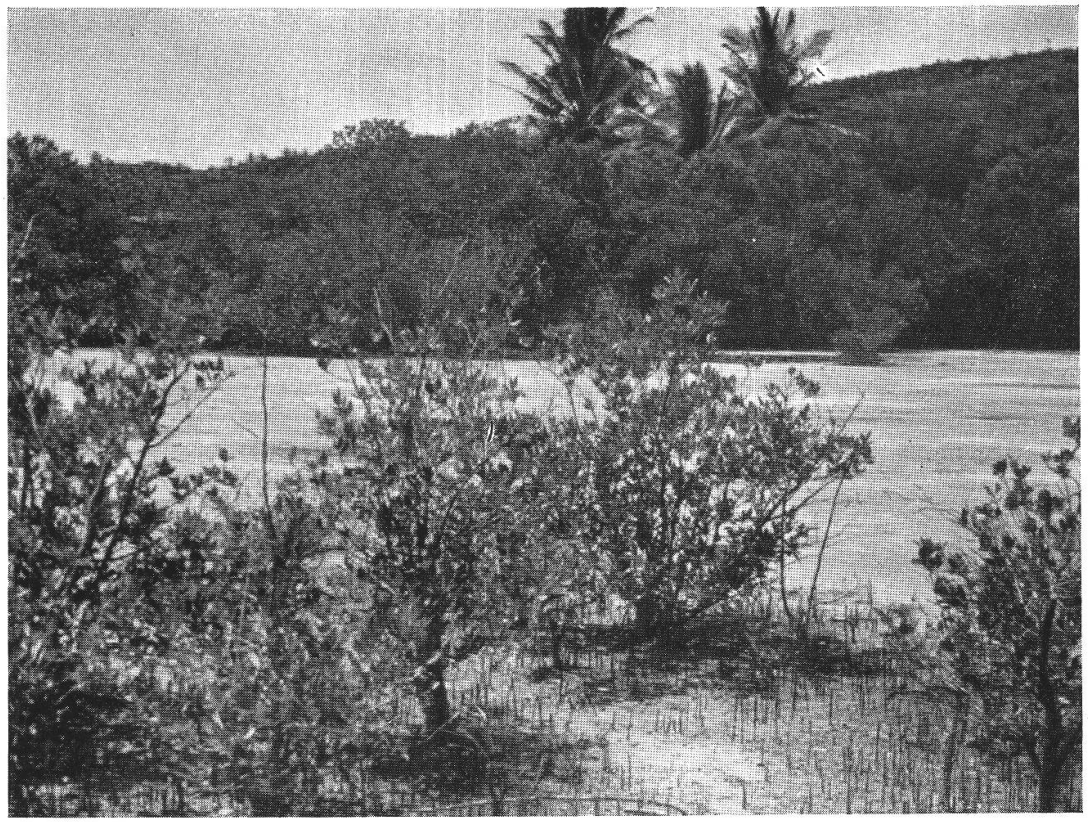

Abb. 1. Innerste Mangrovenzone mit letzten kümmerlichen *Avicennia marina*-Sträuchern. Im Vordergrunde viele Atemwurzeln. Dahinter die vegetationslose Sandfläche. Im Hintergrunde nicht halophile Vegetation über der höchsten Flutgrenze. Mangrove westlich von Tanga, am 8. IX. 1934.

Abb. 2. *Acrostichum aureum*, Farnblätter mit Sori. Brackwassermangroven am Ufer des Mkulumuzi (westlich von Tanga), am 8. IX. 1934.

Photo Dr Walter

Leere Seite
Blank page
Page vide

Wie sind nun die Salzverhältnisse bei jungen austreibenden Blättern? Wenn das Gefässwasser zwar salzfrei, aber doch unter einer Kohäsionsspannung von mindestens 25 at steht, so müssen die austreibenden Blätter einen osmotischen Wert besitzen, der etwas höher ist. Tatsächlich wurde bei *Sonneratia*-Bäumen, die am Aussenrand der Mangrove wuchsen, bei austreibenden Blättern Werte von 27,8 resp. 28,1 at gemessen. Der Salzgehalt dieser Blätter war deutlich geringer als bei ausgewachsenen Blättern. Immerhin entfielen auf die Chloride etwa 31—32,5 % der osmotisch wirksamen Substanzen, das macht ungefähr die Hälfte des sonst üblichen Anteiles aus.

Aber diese Salze können nach unserer Annahme nicht aus dem Gefässwasser des Stammes und der Wurzeln stammen; sie müssen also von den älteren Blättern zu den austreibenden jungen Blättern geleitet werden. Tatsächlich gewinnt man den Eindruck, als ob zur Zeit des Austreibens der osmotische Wert und der Chloridanteil in den älteren Blättern um etwa 3—4 at abnimmt.

Untersucht man die osmotischen Werte und den Salzgehalt von Holzproben, so kann man feststellen, dass der osmotische Wert über dem Wert der Bodenlösung liegt. Der Salzgehalt ist aber etwas tiefer als bei Blättern. Der Preßsaft aus Holzproben enthält natürlich nur zum geringsten Teil Gefässwasser. Der relativ hohe Salzgehalt kann also dadurch zustande kommen, dass die Zellen des Holzgewebes mit Ausnahme der Gefässe relativ salzreich sind. Wie sich aber das Salz in solchen Zellen, die doch eigentlich nie Wasser durch Transpiration verlieren können, anreichert, ist physiologisch ebenfalls noch ganz unklar. Überhaupt sollte man bei den Halophyten erwarten, dass das Salz sich hauptsächlich in den Zellen anreichert, die am meisten Wasser durch Transpiration verlieren — also etwa in den Schwammparenchymzellen. Aber das ist durchaus nicht der Fall. Vielmehr gewinnt man den Eindruck, dass das Salz mehr oder weniger gleichmässig in der Pflanze verteilt ist, oder aber dass bestimmte Gewebe besonders stark das Salz speichern, ohne dass Beziehungen zur Transpiration bestehen.

Man sieht also, wie wenig wir im allgemeinen noch über den mit dem Wasserhaushalt aufs engste verknüpften Salzhaushalt der Halophyten wissen und wie viele scheinbar ganz einfache Fragen, die aber bisher noch kaum angeschnitten worden sind, der Beantwortung harren.

7. Die Wasserversorgung der Keimlinge.

Aber die grössten Schwierigkeiten bereitet bei den Mangrovepflanzen wohl die Erklärung der Wasserversorgung von den an der Mutterpflanze auskeimenden Samen.

Der sehr weit ausgebildete Keimling in der Frucht von *Avicennia* besitzt einen osmotischen Wert von über 30 at. Auffallend ist hier nur,

dass er praktisch chloridfrei ist. Da wir aber annehmen, dass das Gefässwasser ebenfalls chloridfrei ist und die Keimlinge genügend hohe Saugkräfte erzeugen können, um das unter Kohäsionsspannung stehende Gefässwasser an sich zu reissen, so bestehen hier für das Verständnis der Physiologie des Wasserhaushaltes keine besonderen Schwierigkeiten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Sonneratia*. Hier entwickeln sich in der Frucht zahllose kleine Samen, deren osmotischen Wert man nicht gesondert bestimmen kann. Presst man aber die ganzen inneren Fruchtteile (Plazenta, Samen, Gewebe der Fruchtfächer) aus und kryoskopiert man den erhaltenen Preßsaft, so erhält man für die osmotische Konzentration Werte von 15,5—17,1 at, sie liegen also tief unter der Konzentration der Bodenlösung.

Noch viel auffallender sind diese Verhältnisse bei den viviparen Mangrovepflanzen. Sowohl bei *Rhizophora*, als auch bei *Ceriops* und *Bruguiera* liegen die osmotischen Werte der grossen Keimwurzel, die aus der Fruchthülle herausragt, stets unter 20 at, oft selbst bei 12—13 at. Trotzdem vermag der Keimling der Mutterpflanze Wasser zu entnehmen, denn er wächst ja nicht nur, sondern er verliert auch eine gewisse Menge von Wasser durch die Transpiration der langen, eine ziemlich grosse Oberfläche besitzenden Wurzel und des Hypocotyls. Erst wenn der Keimling sich von der Mutterpflanze ablöst und im Schlamm befestigt, steigt sein osmotischer Wert bis zu dem Wert der Bodenlösung.

Da die anatomische Untersuchung zeigt, dass die Gefässe aus der Plazenta in die Samenschale übertreten und sich hier sehr fein verteilen, und anderseits in den Kotyledonen zahlreiche wohlausgebildete Gefässbündel vorhanden sind, die mit den Gefässen im Hypocotyl und in der Wurzel im Zusammenhang stehen, so kann der Hydratursprung zwischen Embryo und Mutterpflanze nur in den Gewebeschichten liegen, die diese zwei Gefäßsysteme voneinander trennen.

Wir hatten bereits angeführt, dass das Gefässwasser im Holz des Baumes zwar salzarm sein kann, aber doch unter einem hohen Kohäsionszug stehen muss. Die Saugkräfte des Keimlings können unmöglich diesen Kohäsionszug bei der Wasserentnahme überwinden. Denn die Zellen des Keimlings sind turgeszent und besitzen doch nur einen osmotischen Wert, der der Hälfte des Kohäsionszuges entspricht. Folglich muss es sich bei der Wasseraufnahme des Keimlings um einen Vorgang handeln, der sich gegen die osmotischen Kräfte vollzieht. Um diesen Vorgang aufrechtzuerhalten, müssen also die lebenden Zellen Energie aufwenden, es muss sich um eine Art Drüsentätigkeit handeln, bei der aber nicht bestimmte gelöste Stoffe, sondern Wasser ausgeschieden wird. Wir müssen diese « Wasserdrüsenzellen » etwa in der äusseren Schicht der Kotyledonen suchen. Diese Zellen erinnern anatomisch

bekanntlich etwas an Drüsenzellen. Haberlandt[1] wollte in ihnen eine Art von Haustorien sehen, die für die Ernährung des Keimlings von Bedeutung sind. Ausser den organischen Stoffen werden sie aber dem Keimling in erster Linie auch Wasser zuführen.

Diese Verhältnisse bei den Mangrovekeimlingen sind deshalb so merkwürdig, weil in der Pflanzenphysiologie eine ähnliche Erscheinung bisher nicht beobachtet worden ist. Am ehesten könnte man diese Wasserdrüsen mit dem Bluten der Pflanzen vergleichen. Beim Bluten und bei der Erscheinung des Wurzeldruckes muss ja auch von lebenden Zellen Wasser gegen die osmotisch wirksamen Kräfte ausgeschieden werden, nur sind in allen diesen Fällen die entgegenwirkenden osmotischen Kräfte relativ gering, während in unserem Falle Kräfte von 10 at oder sogar mehr zu überwinden sind.

Die weitere Aufklärung dieser physiologisch so interessanten Verhältnisse wird nur am Standort möglich sein, da lebende Mangrovepflanzen für physiologische Versuche in genügender Menge und in fruchtendem Zustande in unseren Gewächshäusern nicht zur Verfügung stehen. Aber viele von den hier aufgeworfenen Fragen können auch an einheimischen krautigen Halophyten untersucht werden. Vor allen Dingen sei aber die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass man bei Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Halophyten nicht den Salzhaushalt übergehen darf. Denn die wirksamen Kräfte für die Wasseraufnahme aus dem Substrat kommen erst durch den Salzgehalt des Zellsaftes zustande und dieses Salz wiederum stammt ebenfalls aus dem Substrat.

Zusammenfassung.

1. Die Meeresküstenmangrove in Ostafrika zeigt eine deutliche Gliederung in vier Zonen. Diese werden von aussen nach innen durch folgende Baumarten gebildet: 1. *Sonneratia alba*, 2. *Rhizophora mucronata*, 3. *Ceriops Candolleana*, 4. *Avicennia marina*. Daran schliesst sich eine vegetationslose Zone an, die bis zur höchsten Flutgrenze reicht.
2. Die Konzentration der Bodenlösung steigt bei der Meeresküstenmangrove von aussen landeinwärts an. Aber erst in der vierten Zone wird sie erheblich höher als diejenige vom Meerwasser. Sonst weicht sie selbst während der tiefsten Ebbe höchstens nur um wenige Atmosphären vom osmotischen Wert des Meerwassers ab. Der Boden der Mangrovewälder ist schon in geringer Tiefe stets vollkommen wassergesättigt.
3. Die Transpirationsbedingungen sind sehr wenig extrem. Die Wasserversorgung kann also nur durch die Anwesenheit der osmotisch wirksamen Salze in der Bodenlösung erschwert werden.

---

[1] Haberlandt, G.: Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, ***12***, 91, 1895.

4. Die osmotischen Werte aller Mangrovepflanzen liegen stets über den Werten der Bodenlösung. Sie sind aber durchaus nicht so hoch, wie man bisher annahm. Vielmehr beträgt die Differenz zwischen dem osmotischen Werte der Blätter eines Baumes und der Bodenlösung in der Wurzeltiefe an dem betreffenden Standort bei *Avicennia* etwa 22 at, bei den anderen Mangrovearten 8—9 at.
5. Im Zellsaft aller Mangrovepflanzen, der salzabsondernden und der nicht salzabsondernden, sind reichlich Chloride enthalten. Ihr Anteil entspricht etwa ⅔ des osmotischen Wertes.
6. Der Wasserhaushalt der Halophyten lässt sich nicht von ihrem Salzhaushalt trennen. Über letzteren wissen wir aber noch so gut wie nichts. Weder ist es bekannt, in welchem Verhältnis die Halophyten Wasser und Salz dem Substrat entnehmen, noch, wie die Regulation des Salzgehaltes in den einzelnen Geweben vor sich geht.
7. Eine physiologisch noch ungeklärte Eigentümlichkeit stellt die Wasserversorgung der Keimlinge bei den viviparen Mangrovearten dar. Der Keimling erhält sein Wasser von der Mutterpflanze, obgleich die Konzentration in seinen Zellen nur die Hälfte derjenigen in den Zellen der Mutterpflanze beträgt und tief unter der Konzentration der Bodenlösung liegt. Wir können uns die Wasserversorgung nur vorstellen, wenn wir annehmen, dass etwa die äusseren Zellen der Kotyledonen als « Wasserdrüsen » wirksam sind.