Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen

Autor(en): **Senn, G.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **103 (1922)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-90330

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen

Prof. G. Senn

Während wir über die Verbreitung und das Zusammenleben der Pflanzen unserer Alpen durch die unermüdliche Tätigkeit der schweizerischen Floristen in recht erfreulicher Weise unterrichtet sind, waren bis vor etwa sechs Jahren unsere Kenntnisse über die Physiologie der Alpenpflanzen, d. h. über ihre einzelnen Lebenserscheinungen, auf die Resultate der eigentlich nur orientierenden Versuche beschränkt, welche der Pariser Pflanzen-Physiologe Bonnier in den Jahren 1884 bis 1895 in Chamonix bei 1050 m ü. M. angestellt hatte. Denn die vielen Kombinationen und Spekulationen, die auf Resultaten von Laboratoriumsversuchen in der Ebene und von meteorologischen Messungen in den Alpen, sowie auf morphologisch-anatomischen Vergleichungen der Alpen- und Ebenenpflanzen aufgetürmt worden sind — alle diese Kombinationen waren im besten Falle unsicher, führten jedoch häufig auf Irrwege.

Nach Bonniers[1] Arbeiten erschien als erste wirklich physiologische Untersuchung an Alpenpflanzen im Jahre 1916 die im Botanischen Institut Freiburg in der Schweiz durchgeführte Arbeit von Josef Meier[2] über den osmotischen Wert der Alpenpflanzen, im gleichen Jahre, als auch vom Botanischen Institut Basel das Studium der Physiologie der Alpenpflanzen in Angriff genommen wurde.

Das Haupthindernis, das solche Untersuchungen bisher unmöglich gemacht hatte, bestand in dem Mangel eines leicht zugänglichen hochgelegenen Laboratoriums, in dessen Nähe man auch wohnen konnte. Da bot sich die günstige Gelegenheit, auf Muottas Muraigl im Oberengadin in einer Höhe von 2450 m, also ungefähr 300 m über der Baumgrenze, ein kleines Häuschen zu mieten, das

[1] Bonnier, Annales des Sciences Nat. Bot., 7e série, XX, 1895.

[2] Meier, J., Mémoires Soc. Fribourgeoise Sciences Nat., série bot. III 1916; auch Dissertation, Fribourg 1916.

sich ohne allzu grosse Kosten als Laboratorium oder wenigstens als wissenschaftliche Klubhütte einrichten liess. Dieses aus nur drei Räumen bestehende, aber mit Wasser und Elektrizität versehene Häuschen erlaubte mir nun in den Sommerferien der letzten sechs Jahre in Verbindung mit meinen Schülern die Lebensvorgänge der Alpenpflanzen einigermassen systematisch zu untersuchen. Die dort oben gefundenen Resultate wurden mit den in Basel erhaltenen verglichen und ergänzt. Da diese Studien gegenwärtig zu einem gewissen Abschluss gelangt sind, erlaube ich mir, über die Hauptergebnisse dieser Untersuchungen kurz zu berichten.

Dass das *Klima der alpinen Region,* d. h. der über der Waldgrenze gelegenen Zone, in welcher die Alpenpflanzen leben, letzten Endes durch die geringe Dichtigkeit der Luft bedingt ist, brauche ich hier nicht näher auszuführen. Die dünne Höhenluft kann viel weniger Wärme und Feuchtigkeit absorbieren als diejenige der Ebene, sie lässt deshalb während des Tages eine viel grössere Licht- und Wärmemenge bis zur Erdoberfläche und den sie besiedelnden Pflanzen gelangen, verhindert aber während der Nacht in viel geringerem Masse als die dichtere Ebenenluft die Wärmeabgabe an den Raum. Infolgedessen ist die Luft der alpinen Region an schönen Tagen kühl und trocken, der besonnte Boden und die darauf befindlichen Gegenstände, Steine und Pflanzen, dagegen warm, während nachts und besonders gegen den Morgen die Luft und die obersten Schichten des Bodens infolge der starken Ausstrahlung so kalt werden, dass auch im Sommer die Reifbildung keine Seltenheit ist, während sich der Boden wenige Stunden später wieder auf 20° C. und höher erwärmt. Somit zeichnet sich das Alpenklima durch starke Extreme aus, die allerdings durch Nebel und Regen, ja sogar durch Schneefall gemildert werden können.

Da nun die Lebensvorgänge der Pflanzen von äussern Einflüssen der Lichtintensität, der Temperatur, der Feuchtigkeit usw. in weitgehendem Masse abhängig sind, ist die genaue Kenntnis dieser Faktoren für die Beurteilung jedes physiologischen Versuchs von grösster Bedeutung. Diese äussern Bedingungen mussten deshalb während jedes Versuches bestimmt werden, und zwar in einer für die speziellen botanischen Zwecke besondern Weise, wie dies bei der Besprechung der einzelnen Versuche jeweilen angegeben werden wird.

Entsprechend der grundlegenden Bedeutung, welche der *Stoffwechsel* und speziell die Ernährung für alle Organismen hat, behandle ich die in dieser Richtung angestellten Untersuchungen zuerst.

Da die *Ernährung* durch die Wurzeln auf osmotischem Weg erfolgt, war es vor allem wichtig zu wissen, mit welchen osmotischen Kräften die Alpenpflanzen dem Boden das Wasser und die Salze zu entziehen vermögen. Wie ich schon eingangs erwähnte, hat uns darüber Josef Meiers Arbeit aus dem Jahre 1916 wichtige Anhaltspunkte geliefert. Durch plasmolytische Bestimmungen in der alpinen Region und im Laboratorium hat Meier festgestellt, dass die Grenzkonzentration der Salzlösung, welche notwendig ist, um in Blattzellen Plasmolyse hervorzurufen, also um dem Zellsaft so viel Wasser zu entziehen, dass sich das Plasma von der Zellulose-Membran ablöst, bei Individuen der gleichen Spezies aus den Alpen höher sein muss, als bei solchen aus der Ebene, z. B.

beim Wundklee (Anthyllis)

in der Ebene $0{,}_{40}$ Mol., in den Alpen $0{,}_{65}$ Mol.,

beim Löwenzahn (Taraxacum)

in der Ebene $0{,}_{40}$ Mol., in den Alpen $0{,}_{50}$ Mol.

Kaliumnitrat beträgt. Diese Steigerung ist auf die niedrige Temperatur zurückzuführen, der die Alpenindividuen ausgesetzt sind. Denn es zeigte sich, dass im Winter resp. bei niedriger Temperatur ganz allgemein höhere Salzkonzentrationen angewendet werden müssen als im Sommer, und zwar offenbar, weil bei niederer Temperatur der bei der Kohlensäure-Assimilation gebildete Zucker in geringerem Masse in die osmotisch unwirksame Stärke übergeführt wird, als bei mittleren und höheren Temperaturen. Infolgedessen sammelt sich in der Kälte der osmotisch wirksame Zucker in der Zelle an und erhöht die Konzentration des Zellsafts.

Obwohl ja das Wasser und in ihm die Salze mit den Wurzeln und nicht mit den Blättern aufgenommen werden, deren Grenzkonzentrationen Meier allein bestimmt hat, berechtigen andere Untersuchungen zu dem Schluss, dass auch die Wurzelzellen der alpinen Individuen einen höher konzentrierten Zellsaft besitzen, als die Ebenenindividuen, und darum imstande sind, eine grössere Saugkraft zu entwickeln und dem Boden das Wasser vollständiger zu entziehen, als dies die Ebenenpflanzen vermögen. Wenn es auch sehr erwünscht wäre, dass Meiers Untersuchungen mit Hilfe der

von Ursprung neuerdings ausgearbeiteten Methode nachgeprüft würden, glaube ich die Richtigkeit der aus Meiers Arbeit gezogenen Schlüsse auf anderm Wege nachgewiesen zu haben.

Um nämlich die Intensität der Wasserentziehung festzustellen, habe ich vom Massliebchen, Bellis perennis, und vom Habichtskraut, Hieracium Pilosella, je drei Ebenen- und drei Alpenindividuen in ein gleiches Gemisch von Humuserde und Sand in Töpfe gepflanzt, und ihnen, nachdem sie gut angewachsen waren, von einem bestimmten Moment ab kein Wasser mehr gegeben. Jeweilen, wenn die Blätter einer Pflanze welkten, wurde der Wassergehalt der Erde, in der sich die Pflanze befand, durch Wägung bestimmt. Diese Versuche ergaben, dass die alpinen Individuen in einem relativ trockenen Boden länger turgescent bleiben, als die aus der Ebene stammenden. Besonders deutlich und gleichmässig war dies bei Hieracium zu konstatieren, indem die drei Ebenenindividuen bei einem Wassergehalt des Bodens von durchschnittlich $5{,}4\,\%$, die alpinen von $3{,}5\,\%$ welkten. Die alpinen Individuen können also dem Boden mehr Wasser entziehen und verfügen, den Resultaten Josef Meiers entsprechend, auch in ihren Wurzeln über eine grössere Saugkraft als die Ebenenindividuen. Die Frage, ob man deshalb die Alpenindividuen gegenüber denjenigen der Ebene als Trockenpflanzen bezeichnen muss, möchte ich zunächst noch offen lassen.

Sie wird eindeutiger durch die Versuche beantwortet, in welchen die *Wasserverdunstung* von Alpen- und Ebenenindividuen direkt bestimmt wurde.

Zu diesem Zwecke liess ich Pflanzen in weithalsigen Flaschen von zirka 30 cm^3 Inhalt, in welche feuchte Erde gefüllt war, zunächst gut anwachsen, dann wurde die Flasche rings um den Stengel der Pflanze hermetisch verschlossen, so dass der feuchte Flascheninhalt nur durch die Pflanze hindurch Wasser resp. Wasserdampf an die umgebende Luft abgeben konnte. Diese die Pflanzen enthaltenden Flaschen wurden dann so weit in den Boden eingegraben, dass Stengel und Blätter in natürlicher Höhe über ihn hinausragten, also den natürlichen Einflüssen der Luft- und Bodentemperatur, der Besonnung, dem Wind und der jeweilen herrschenden Luftfeuchtigkeit ausgesetzt waren. Alle diese meteorologischen Verhältnisse wurden gleichzeitig mit den Wägungen bestimmt: die Temperatur des Bodens mit gewöhnlichem Thermometer in 3 cm Tiefe, diejenige der Luft mit einem Assmannschen Aspirations-

Psychrometer in der Höhe der transpirierenden Blätter, in manchen Versuchen auch die Temperatur der Blätter selbst und zwar auf thermo-elektrischem Wege. Die Strahlung las ich an einem Schwarzkugel-Thermometer ab, das in luftleerem Raum eingeschlossen ist. Durch Subtraktion der Temperatur der Luft von der an diesem Instrument abgelesenen erhält man die sogenannte aktinometrische Differenz. Trotz zahlreicher Mängel, die dieser Methode anhaften, lieferte sie immerhin Vergleichszahlen, die um so brauchbarer sind, als alle mit demselben Instrument gewonnen wurden. Ausser den schon zu den Saugkraftversuchen verwendeten Pflanzen Hieracium und Bellis liess ich auch ausgesprochene Alpenpflanzen in den beschriebenen Flaschen transpirieren. Um aber die Intensität ihrer Transpiration überhaupt beurteilen zu können, wählte ich das Ebenenindividuum von Hieracium Pilosella als Vergleichsobjekt und exponierte von diesem jeweilen ebenfalls drei Exemplare gleichzeitig mit den zu untersuchenden Alpenpflanzen denselben äussern Bedingungen und wog alle Flaschen stündlich. Der Gewichtsverlust, der jede Stunde eintrat, entsprach der Menge Wasserdampf, welcher in dieser Zeit verdunstet worden war. Da die Gewichtszunahme, welche infolge der gleichzeitig stattfindenden Ernährung eintritt, nur Milligramme beträgt, während es sich bei der Transpiration um Dezi- und Zentigramme handelt, konnte die durch die Ernährung erzeugte Gewichtszunahme vernachlässigt werden. Die erhaltenen Werte wurden auf 100 cm^2 der einfachen Blattfläche umgerechnet. Ich begann die Versuche gewöhnlich vor Sonnenaufgang und setzte sie bis nach Sonnenuntergang, bisweilen auch während 24 Stunden fort.

Die Resultate der zahlreichen Versuchsreihen lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Die alpinen Rassen von Hieracium Pilosella und von Bellis perennis, sowie die eigentlichen Alpenpflanzen, welche zur Untersuchung kamen, zeigten eine stärkere Transpiration als die Ebenenpflanzen, wenn die Temperatur der Luft, die die Pflanze umgab, höchstens + 6° C. betrug, gleichgültig ob die Lichtintensität stark oder schwach war. Bei starker Sonnenstrahlung trat die Überlegenheit der Alpen- über die Ebenenpflanzen besonders deutlich hervor. Bei sehr hohen aktinometrischen Differenzen, also in der völlig klaren Alpensonne, transpirierten die Alpenpflanzen selbst bei höherer Lufttemperatur ebenfalls stärker als die Ebenenindividuen. Letztere waren jedoch den Alpenpflanzen

in der Transpiration stets dann überlegen, wenn, wie dies in der Ebene die Regel ist, die Lufttemperatur relativ hoch, also über + 6° C. und die Sonnenstrahlung schwach war. Bei mittlern Konstellationen der äussern Faktoren können Alpen- und Ebenenpflanzen ungefähr gleich transpirieren, wobei sich immerhin der spezielle Charakter von Alpen- und Ebenenindividuen in Einzelheiten geltend macht, indem z. B. beim Alpenindividuum von Bellis der höchste Transpirationswert auf die Zeit von 10. 20 bis 11. 20 Uhr, beim Ebenenindividuum dagegen später, auf die Zeit von 11. 30 bis 4 Uhr nachmittags, fällt (1. Oktober 1921).

Alle diese Angaben gelten jedoch nur für alpine Sonnenpflanzen. Vergleichen wir solche mit Exemplaren derselben Spezies, welche im Schatten, z. B. am Nordfuss eines auf einem Nordhang gelegenen Felsblocks gewachsen sind, so zeigt es sich, dass diese sonst fast nie oder nur kurz besonnten alpinen Individuen, z. B. von Homogyne alpina, die sich schon in ihrer äussern Gestalt von den Sonnenindividuen derselben Spezies durch grössere Zartheit und durch ihren anatomischen Bau deutlich unterscheiden, von einer gewissen Besonnung an (aktinometrische Differenz über 10°) trotz ihrer Zartheit weniger transpirieren als die Sonnenpflanzen. Nur in schwachem Licht und bei einer Lufttemperatur von + 5° und darunter übertrifft die Transpiration der Schattenpflanze diejenige der Sonnenpflanze.

Je nach der maximalen Wassermenge, welche die untersuchten Alpen- und Ebenenpflanzen unter günstigen Bedingungen mit der Einheit ihrer Oberfläche in der Stunde zu transpirieren vermögen, lassen sie sich in einer Reihe anordnen, welche mit denjenigen Pflanzen beginnt, die pro Stunde 4—3 g transpirieren. Es sind dies Hieracium Pilosella alpin, Ranunculus glacialis und Homogyne alpina, Sonnenexemplar. Etwa in die Mitte dieser Reihe kommen die noch $1{,}_9$—$1{,}_2$ g transpirierenden Pflanzen zu stehen, nämlich Primula integrifolia, Arnica montana und Leucanthemum alpinum. Das andere Ende der Reihe wird durch die nur $0{,}_6$ — $0{,}_2$ g Wasser transpirierenden succulenten Rosettenpflanzen, Saxifraga Aizoon und Sempervivum montanum eingenommen. Höchst auffallenderweise rangiert hier auch der durchaus dünnblätterige Frauenmantel, Alchemilla vulgaris coriacea, welcher bisher allgemein für eine stark verdunstende und feuchtigkeitsliebende Pflanze gehalten wurde. Es muss allerdings betont werden, dass sie aus ihren Blattzähnen am

kühlen Morgen tropfbar flüssiges Wasser abgeben und dadurch vielleicht die schwache Wasserverdunstung ersetzen sowie die Wasser- und Salzaufnahme aus dem Boden erhöhen kann. Diese Überlegung löst jedoch das Rätsel nicht, weshalb diese dünnblättrige Krautpflanze ebenso wenig Wasserdampf abgibt, wie eine fettblättrige Rosettenpflanze. Immerhin muss betont werden, dass auch Alchemilla unter Umständen sogar mehr transpirieren kann, als das Ebenen-Hieracium, dann nämlich, wenn die Lufttemperatur 0° beträgt. Diese Tatsache warnt uns davor, die nach stündlichen Maximalleistungen aufgestellte Reihenfolge der Pflanzen als etwas absolut Gültiges aufzufassen. Die Grösse der Transpiration hängt vielmehr in weitgehendem Masse von den stark wechselnden meteorologischen Faktoren ab.

Allerdings transpirieren viele alpine Pflanzen unter günstigen Bedingungen so stark, dass man sie jedenfalls nicht zu den Trockenpflanzen oder Xerophyten rechnen kann, unter welchen man Gewächse versteht, die mit dem einmal aufgenommenen Wasser sehr haushälterisch umgehen. Es hat vielmehr den Anschein, als ob die Alpenpflanzen, wenigstens die Wiesenpflanzen unter ihnen, die Wasser- und Salzaufnahme sowie die Wasserabgabe an ihren natürlichen Standorten gewöhnlich unter günstigen Bedingungen vollziehen können.

Die Pflanze braucht jedoch zu ihrer Ernährung nicht nur Wasser und Bodensalze, die sie mit den Wurzeln aufnimmt, sondern auch organische Verbindungen, welche sie durch Reduktion der Luftkohlensäure mit Hilfe der Lichtenergie, durch die sogenannte *Kohlensäure-Assimilation,* gewinnt. Diesen Prozess hat meine Schülerin Frl. Dr. Henrici bei Alpen- und Ebenenpflanzen in Basel und im Engadin eingehend untersucht und ihre Resultate in zwei, 1918 und 1921, erschienenen Arbeiten[1] publiziert.

Auch sie stellte die Versuche im Freien an, während welchen die Pflanzen allerdings unter Glasglocken gehalten werden mussten, durch die ein langsamer Luftstrom mit normalem Kohlensäuregehalt geleitet wurde. Durch Analyse dieser Luft vor und nach dem Vorbeistreichen bei der Pflanze wurde festgestellt, wieviel Kohlensäure diese aufgenommen und verarbeitet hatte. Dass dabei die von ihr

[1] Henrici, M., Dissert. Basel 1918 und Verh. Nat. Ges. Basel, XXX, 1918, und ebenda XXXII, 1921.

selbst gebildete Atmungskohlensäure ebenfalls bestimmt und in Rechnung gezogen wurde, versteht sich von selbst. Die gewonnenen Assimilationswerte wurden auf die Einheit der Blattfläche, d. h. auf 100 cm^2 umgerechnet. Ausser der Lufttemperatur mass Frl. Henrici auch die Lichtmenge, welche während des Versuches zur Pflanze gelangte, und zwar mit Hilfe des Ederschen Gemisches, das aus Ammonoxalat und Sublimatlösung besteht. Die Menge des Kalomel, das sich bei Belichtung ausscheidet, gibt die Menge des Lichtes an, welche in einer bestimmten Zeit einwirkt. Als Versuchspflanzen verwendete auch Frl. Henrici jeweilen gleichzeitig alpine und Ebenenexemplare derselben Spezies, nämlich: vom Löwenzahn (Taraxacum), von Bellis perennis, vom Wundklee (Anthyllis Vulneraria) und von der Mehlprimel (Primula farinosa).

Sie ergaben, dass die Alpenindividuen bei Lufttemperaturen unter + 5° C. bei jeder Lichtintensität stärker assimilieren als die Ebenenindividuen, ebenso bei grosser Lichtmenge. War dagegen die Lufttemperatur höher als + 10° C., so assimilierte bei schwächerm Licht die Ebenenpflanze stärker, bei starkem Licht dagegen trotz höherer Lufttemperatur wieder die Alpenpflanze mehr. Ja selbst bei hoher Lufttemperatur von 20° und mehr verarbeitete das alpine Individuum z. B. von Bellis $1{,}_{76}$ mal mehr Kohlensäure als das Ebenenexemplar, wenn unter dem Einfluss des starken Lichtes 65 mg Kalomel ausgeschieden wurde, während bei gleicher Temperatur, jedoch der halben Lichtmenge die Ebenenpflanze mehr als doppelt so stark assimilierte. Diese Unterschiede machen sich umso deutlicher fühlbar, je höher der Standort der Alpenpflanze liegt. So assimilierte das hochalpine Phyteuma pedemontanum aus 3100 m Höhe nur in sehr starkem Lichte gut. Ähnlich verhielten sich Ranunculus glacialis, Primula integrifolia und Soldanella pusilla.

Ausser bei diesen alpinen Sonnenpflanzen wurde die Kohlensäure-Assimilation auch bei einigen alpinen Schattenpflanzen untersucht. Auch hier sind wie bei der Transpiration bei grossen Lichtmengen die Sonnenpflanzen den Schattenpflanzen weit überlegen; ja es kommt z. B. bei Veronica bellidioides vor, dass die Schattenpflanze in direktem Sonnenlicht überhaupt nicht mehr assimiliert, einfach weil das Licht zu stark ist. Als Merkwürdigkeit mag noch erwähnt werden, dass die Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanzen noch unter 0° stattfindet. Bei alpinen Sonnenindividuen z. B. beginnt sie bei einer Pflanzentemperatur von — 4° C., bei einzelnen

Schattenpflanzen sogar schon bei — 8°. Dieser Befund deckt sich übrigens mit den von JUMELLE[1] bei Flechten erhaltenen Resultaten.

Prinzipiell viel wichtiger als diese auffallend tiefen Temperaturminima sind jedoch die Reaktionen der Alpenpflanzen auf die Gewitteratmosphäre und auf Schneefall.

So assimilierte z. B. der alpine Löwenzahn bei einer Lufttemperatur von + 8° und einer Lichtmenge von 69 mg Kalomel

bei normaler Witterung	34,6 mg	Kohlensäure
vor Gewitter	46,9 „	„
nach Schneefall	24,8 „	„

Die gleichzeitig untersuchten Ebenenpflanzen assimilierten vor dem Gewitter nur halb so stark wie unter normalen Verhältnissen. Wie nachträgliche Laboratoriumsversuche mit ionenfreier, normal ionisierter und künstlich stark ionisierter Luft ergaben,[2] fördert ein beträchtlicher Ionengehalt der Luft die Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanze, wenn die Lichtintensität oder der Kohlensäuregehalt hemmender Faktor, d. h. so niedrig ist, dass auch durch Erhöhung des zweiten Faktors die Kohlensäure-Assimilation nicht mehr gesteigert werden kann. Da nun in der freien Luft immer viel weniger Kohlensäure enthalten ist, als die grünen Pflanzen schon bei diffuser Beleuchtung assimilieren könnten, wird dieser hemmende Faktor des Kohlensäuremangels durch die Ionisation der Luft teilweise aufgehoben, so dass die Assimilation z. B. von Primula farinosa um das dreifache gesteigert werden kann. Immerhin war auch bei Versuchen mit Ebenenpflanzen eine Förderung der Kohlensäure-Assimilation festzustellen, jedoch bei viel schwächern Lichtintensitäten, als dies bei den Alpenindividuen der Fall war. Somit darf wohl der Schluss gezogen werden, dass der fördernde Einfluss der Gewitteratmosphäre auf die Kohlensäure-Assimilation dem hohen Ionengehalt der Luft zuzuschreiben ist. Dass die Alpenindividuen bei mittlerer Lichtintensität so viel stärker darauf reagieren, als die Ebenenpflanzen, beruht offenbar auf der im allgemeinen viel stärkeren Ionisation der Alpenluft. In welcher speziellen Weise die Ionen auf die assimilierende Pflanze wirken, konnte allerdings noch nicht festgestellt werden.

Ob die starke Herabsetzung der Kohlensäure-Assimilation durch *Schneefall* eine Folge der Entionisierung der Luft ist, indem die

[1] JUMELLE, H., Revue générale de Bot. IV, 1892.
[2] HENRICI, M., Archives des Sciences physiques et naturelles, Genève 1921.

fallenden Schneeflocken die Ionen zu Boden reissen, ist wahrscheinlich, jedoch noch nicht einwandfrei festgestellt. Es wäre nämlich auch denkbar, dass die Veränderung der spektralen Zusammensetzung des Lichts, welche infolge des Schneefalls eintritt, die starke Herabsetzung der Kohlensäure-Assimilation bewirkte. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, welcher von diesen Faktoren, oder ob vielleicht beide gleichsinnig, bei Schneefall die starke Verminderung der Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanzen verursachen.

Alle diese Versuche ergeben somit, dass die Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanzen durch eine ähnliche Kombination äusserer Faktoren, nämlich durch niedere Lufttemperatur und hohe Lichtintensität gefördert wird, wie ihre Transpiration. Vermutlich ist die weitgehende Übereinstimmung der Abhängigkeit von Transpiration und Assimilation von äusseren Einflüssen auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Da jedoch die entscheidenden Versuche noch ausstehen, muss ich auf die Diskussion dieser Frage verzichten. Beide Vorgänge, Transpiration und Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanzen verhalten sich jedoch der Ionisation der Luft gegenüber verschieden, indem diese, wie einige von mir angestellte Versuche gezeigt haben, die Transpiration der Alpenpflanzen nicht beeinflusst.

Neben dem aufbauenden Stoffwechsel, der Ernährung, spielt bei den Pflanzen ebenso wie beim Tier auch der abbauende Stoffwechsel, die *Atmung* behufs Energiegewinn, eine wichtige Rolle. Über die Atmung der Alpenpflanzen hat Frl. Dr. Henrici nicht nur bei Anlass ihrer Assimilationsversuche, sondern auch speziell zur Aufklärung der Atmung, zahlreiche Versuche angestellt. Da diese aber noch nicht völlig verarbeitet sind, muss ich mich hier auf die Feststellung beschränken, dass auch die Atmung der Alpenpflanzen bei relativ niederen Temperaturen ihr Maximum erreicht und bei zunehmender Lufttemperatur, etwa über 20 Grad C., wenn die Atmung der Ebenenindividuen immer noch steigt, bereits eine merkliche Abnahme zeigt. Somit liegen auch für die Atmung der Alpenpflanzen die Temperaturgrenzen wesentlich niedriger, als bei den Ebenenpflanzen. Ein Einfluss des Lichts auf die Atmung konnte bisher auch bei den Alpenpflanzen nicht konstatiert werden.

Die bei der Ernährung gewonnenen organischen Stoffe und die bei der Atmung frei gewordene Energie setzt nun die Pflanze in den Stand, zu wachsen und neue Organe zu bilden. Über dieses *Wachstum* oder den *Formwechsel,* welcher die äussere Gestalt und den anatomischen Bau der Pflanzen bedingt, war bei denjenigen der alpinen Region bisher nur einiges Wenige bekannt. Ihr niedriger Wuchs liess sich allerdings ohne Schwierigkeiten mit den an Pflanzen der Ebene gewonnenen Resultaten von Laboratoriumsversuchen erklären. Diese hatten nämlich ergeben, dass die meisten Pflanzen des Tieflandes tagsüber infolge der hemmenden Wirkung des Lichts nicht oder nur wenig wachsen, sondern ihr Wachstum im Laufe der Nacht, also in der Dunkelheit vollziehen. Da nun in den Alpen am Tage das starke Licht, in der Nacht dagegen die niedrige Temperatur das Wachstum hindert, war der Zwergwuchs der Alpenpflanzen durchaus verständlich, umsomehr, als diese in das Tiefland versetzt, langstengelig werden, und als es gelang, auch Ebenenpflanzen den alpinen Zwergwuchs aufzuzwingen, wenn man sie tagsüber sonnig, nachts jedoch in ihren Töpfen im Eisschranke stehen liess. Nun lehrt aber die Beobachtung, dass nicht nur die Blütenstiele, sondern auch die beblätterten Stengel der Alpenflanzen auch im Alpenklima höher werden, als sie bei der Schneeschmelze waren, somit auch einmal wachsen. Zu welcher Tages- oder Nachtzeit dies aber geschieht, wusste man nicht. Ich führte deshalb auf Muottas-Muraigl Wachstumsmessungen aus und zwar mit dem Pfefferschen Auxanometer, welcher so eingestellt war, dass die Wachstumsgrösse jeder halben Stunde getrennt registriert wurde. Von den bisher erhaltenen Wachstumskurven möchte ich nur zwei Typen näher besprechen.

Diejenige von Hieracium alpinum zeigt an schönen, sonnigen Tagen das stärkste Wachstum in den Abendstunden, nämlich eine halbe Stunde vor und anderthalb Stunden nach Sonnenuntergang, wo der stündliche Zuwachs bis $0{,}_8$ mm betragen kann. Auch von 20.45 bis 22.45 Uhr übersteigt der stündliche Zuwachs noch $0{,}_2$ mm. Dann aber bleibt er bis 8 Uhr morgens unter diesem Wert und schwankt von 8—15 Uhr um 0 herum. In der Zeit der stärksten Besonnung stellt somit diese Alpenpflanze ihr Wachstum völlig ein. Dieses erfolgt, wie aus den gleichzeitig ausgeführten meteorologischen Beobachtungen hervorgeht, jeweilen dann in stärkstem

Masse, wenn die Lufttemperatur mehr, die actinometrische Differenz dagegen weniger als 10 Grad beträgt.

Von dieser Kurve, die ich in ähnlicher Form, allerdings noch mit einem zweiten Maximum gleich nach Sonnenaufgang, auch bei Gentiana punctata und Sempervivum montanum erhalten habe, weicht diejenige von Arnica montana wesentlich ab. Sie zeigt nämlich jeweilen dann einen starken Anstieg, wenn die Sonne der Pflanze Wärme und Licht zuführt. Im Gegensatz zu der vorhergehenden Gruppe von Spezies wird also Arnica durch hohe Lichtintensitäten in ihrem Wachstum nicht gehemmt und gleicht dadurch einer Gruppe von Ebenenpflanzen, z. B. dem kalifornischen Strandgewächs Eriogonun nudum.[1] Ihr stärkstes Wachstum erfolgt an schönen Tagen zwischen 10 und 14 Uhr, also bei Beginn der Besonnung, steht dann aber während der späteren Nachmittagsstunden und während der Nacht völlig still (17./18. August 1922). Die Empfindlichkeit des Wachstums für Temperaturunterschiede tritt bei Arnica besonders bei Wechsel von Besonnung und Bewölkung deutlich hervor. Auf jeden Sonnenblick von nur 20 Minuten Dauer reagierte die Pflanze (5. August 1922) mit einem starken Anstieg des Wachstums, der sofort nach Beschattung durch Wolken wieder aussetzte. Während somit Hieracium alpinum, Gentiana punctata und Sempervivum montanum dem Verhalten der meisten Ebenenpflanzen entsprechend, unter dem Einfluss intensiven Lichts ihr Wachstum einstellen, ist dasjenige von Arnica wie von Eriogonum gegen hohe Lichtintensitäten unempfindlich und erfolgt jeweilen dann, wenn die Lufttemperatur in der Umgebung der Pflanze 10° übersteigt.

Von diesen Unterschieden in der Empfindlichkeit gegen hohe Lichtintensität abgesehen, haben aber die Wachstumskurven aller bisher untersuchten Alpenpflanzen das gemein, dass sie nicht wie diejenigen der Ebenenpflanzen eine allmähliche Zu- und Abnahme des Wachstums zeigen und für den maximalen Zuwachs 12—15 Stunden brauchen, sondern dass jeweilen zu Beginn des Eintritts günstiger Bedingungen ihr Wachstum rasch ansteigt, um nach 3—4 Stunden ebenso rasch wieder zu sinken. Es handelt sich hier offenbar um eine Reizreaktion, die stark einsetzt und dann trotz Fortdauer günstiger Bedingungen sehr bald in mehreren Schwan-

[1] Lloyd, F. E., Transactions of Canadian Institute, Toronto, XIII. 1921.

kungen ausklingt, um bei wieder eintretender Reizung, die durch den Übergang von niederer zu höherer Temperatur (Arnica) oder von starkem zu schwachem Licht (Hieracium, Gentiana, Sempervivum) ausgelöst wird, neuerdings einzusetzen. Es sieht fast aus, als ob die Alpenpflanze auf der Lauer läge, um die erste kurze Gelegenheit zum Wachstum zu benützen, während der Ebenenpflanze die ganze Nacht, resp. der ganze Tag zum Wachstum zur Verfügung steht.

Über die Physiologie der *Bewegungserscheinungen* kann ich mich kurz fassen, da ich bisher nur einen einzigen, für die Alpenpflanzen allerdings typischen Fall untersucht habe. Jedem Alpenwanderer fallen die hübschen Spaliersträucher der Zwergweiden, des Zwergwacholders oder der mit rosaroten Sternen blühenden Alpen-Azalee auf, die sich den Steinen dicht anschmiegen. Um die Ursache dieses Verhaltens festzustellen, bog ich einige Äste der Azalea mit Hilfe starken Drahtes in der Weise aus ihrer natürlichen Lage, dass sie in etwa 2 cm Distanz parallel zur Felsoberfläche orientiert blieben. Schon nach etwa 8 Tagen hatte sich die Astspitze der Oberfläche des Steins genähert; sie hatte eine Wachstumskrümmung ausgeführt. Obwohl Laboratoriumsversuche über das Wesen dieses Vorgangs noch ausstehen, zwingen zahlreiche Beobachtungen an solchen Spaliersträuchern zu dem Schluss, dass es sich nur um eine Reaktion auf die vom besonnten Stein ausgestrahlte Wärme, also um positiven Thermotropismus handeln kann. Die für den Eintritt einer solchen Reaktion notwendigen Temperaturdifferenzen bestehen tatsächlich, wie thermoelektrische Messungen der Felsoberfläche zeigten; diese kann bis 6° wärmer sein als die Luft in 3 cm Distanz. Diese thermotropischen Bewegungen setzen die Spaliersträucher in den Stand, sich den warmen Felsen anzuschmiegen, wo sie für ihr Wachstum viel günstigere Bedingungen finden als in der freien, kalten Luft.

Fragen wir nun, welche gemeinsamen physiologischen Merkmale die Alpenpflanzen auszeichnen, so ist zunächst festzustellen, dass ihre Stoffwechselvorgänge, Wasser- und Salzaufnahme, sowie die Kohlensäure-Assimilation durch niedere Temperatur und hohe Lichtintensität gefördert werden. Allerdings darf man nicht übersehen, dass auch in den Alpen neben Sonnen- auch Schattenpflanzen

vorkommen, bei denen auch das Optimum des Lichts tief liegt. In direktem Gegensatz hierzu erfordern ihre Wachstumserscheinungen eine gewisse Wärmemenge und werden, wenigstens bei einem Teil ihrer Vertreter, durch hohe Lichtintensität gehemmt.

Irgend einen Einfluss einer Erschwerung der Wasseraufnahme konnte ich bei Alpenpflanzen bisher nicht konstatieren. Denn die grössere Saugkraft ihrer Wurzeln muss nicht notwendig als Anpassung an Trockenheit aufgefasst werden. Dagegen spricht schon die Niederschlagsmenge und die in tieferen Bodenschichten unserer Alpen stets herrschende Feuchtigkeit. Die grössere Saugkraft scheint vielmehr die notwendige Folge der niederen Temperatur zu sein, welche durch Verhinderung der Stärkebildung in den Zellen der Alpenpflanzen eine Anhäufung des bei der Kohlensäure-Assimilation gebildeten Zuckers erzeugt und dadurch die Konzentration des Zellsafts und gleichzeitig die Saugkraft der Zellen erhöht. Die Trockenpflanzen der alpinen Region scheinen deshalb in dieser nicht entstanden, sondern in sie eingewandert zu sein. So dürfen wir die Mehrzahl der Alpenpflanzen jedenfalls nicht zu den Trockenpflanzen oder Xerophyten zählen. Ihre bisher als xerophil aufgefassten morphologisch-anatomischen Charaktere sind keine ökologischen Anpassungen, sondern notwendige Folgen der niederen Lufttemperatur und der hohen Lichtintensität; diese Faktoren sind es, und nicht die Trockenheit, welche ihre Wachstums- und Gestaltungsvorgänge bedingen. Darauf weist zum Teil auch der überaus geringe Chlorophyllgehalt der alpinen Sonnenpflanzen hin, wie er für Gewächse stark insolierter Standorte auch anderer Höhenlagen charakteristisch ist.

Endlich liesse sich auch die Frage aufwerfen, mit welchen andern biologischen Gruppen die Alpenpflanzen auf gleiche Linie gestellt werden können. Mangels an Kenntnissen über die Physiologie von Pflanzen anderer Gegenden lassen sich allerdings hierüber nur Vermutungen äussern. In bezug auf die Temperaturverhältnisse würden die alpinen mit den nordischen Pflanzen am meisten Ähnlichkeit erwarten lassen; wenn die *Menge des Lichts* und nicht seine *Intensität* es ist, welche den Charakter der Alpenpflanzen bedingt, so könnte die Länge des nordischen Sommertages die starke Insolation des nur zirka 15stündigen Alpentages aufwiegen. Da aber die Luft in den Polargebieten, wenigstens in geringen Meereshöhen, viel dichter ist als in den Alpen, werden nicht nur

die Licht-, sondern auch die Temperaturverhältnisse in den Polarländern viel geringere Schwankungen aufweisen, was sich voraussichtlich auch im physiologischen Verhalten der Pflanzen wiederspiegelt, weshalb völlige physiologische Übereinstimmung zwischen alpinen und nordischen Pflanzen nicht erwartet werden kann.

Da jedoch das Klima in bedeutenden Höhen über dem Meeresspiegel in allen Erdteilen die charakteristischen Merkmale unseres Alpenklimas aufweist, werden sich vermutlich auch die Pflanzen anderer Hochländer durch ähnliche physiologische Eigentümlichkeiten auszeichnen, wie diejenigen der Alpen, wenigstens da, wo wie bei uns, die Niederschläge reichlich bemessen sind. In hochgelegenen Steppen und Wüsten dagegen, welche gegen regenbringende Winde allseitig abgeschlossen sind, ist jedenfalls auch eine alpine Xerophyten-Flora zu erwarten, die unsern Alpen fast völlig fehlt.

So werden also die Pflanzen der Höhen, wie dies schon in Schimpers „Pflanzengeographie“ geschehen ist, auch in Zukunft in einer besondern Gruppe untergebracht werden müssen, die sich in keine andere aufteilen lässt, und zwar schon deshalb nicht, weil innerhalb der alpinen Region die Standorte der Pflanzen und die klimatischen Bedingungen ausserordentlich grosse Unterschiede aufweisen. Diese Mannigfaltigkeit der meteorologischen Bedingungen, welche ja auch einen Grund für die grosse Mannigfaltigkeit der Pflanzenformen unserer Alpen bildet, die die Pflanzengeographen zu immer erneuten Studien anregt, diese Mannigfaltigkeit und die grossen Gegensätze der meteorologischen Bedingungen sind es letzten Endes, welche uns auch die physiologischen Untersuchungen an Alpenpflanzen bisher so interessant gemacht und uns auch für die Zukunft völlig neue und vielversprechende Perspektiven eröffnet haben.