

Ist *Diarthron vesiculosum* (Thymelaeaceae) ein ökologisches Rätsel?

Studien an Therophyten in der Steppe Kabul/Afghanistan

II. Die Wirkung der Dürre auf Mineralstoffverhältnisse und Kohlenhydrathaushalt

Von

Sigmar-W. Breckle und Ulrich Kull

Mit 26 Abbildungen und 5 Tabellen im Text

Einleitung

Die im ersten Teil¹ dieser Untersuchung erhaltenen Ergebnisse, die überwiegend auf morphologische Parameter und auf Untersuchungen der osmotischen Werte zurückgriffen, sollen in diesem zweiten Teil durch weitere Daten, insbesondere der Kohlenhydratgehalte und der Gehalte an Mineralstoffen erweitert werden. Da die Veränderungen im gesamten Stoffwechselgeschehen hier in recht kurzer Zeit ablaufen und sich deutliche Unterschiede zwischen den drei untersuchten Arten *Diarthron vesiculosum* (FISCH. & C. A. MEY.) C. A. MEY., *Scabiosa olivieri* COULT. und *Ziziphora tenuior* L. ergeben hatten, schien es uns interessant, die Befunde durch weitere Analysen zu ergänzen.

Methodik

Die Analyse des Gehalts an Gesamtstickstoff erfolgte nach KJELDAHL, Rohfaser wurde nach den Angaben von NEHRING in STEUBING (1965) bestimmt, der Gehalt an Gesamtsäure nach KINZEL (1962). Alkali-Ionen wurden flammenphotometrisch mit einem PMQ II (Zeiß) in der H₂—O₂-Flamme bestimmt. Dazu wurde von wäßrigen bzw. salzsauren Extrakten ausgegangen. Calcium wurde nach der Leitlinienmethode bestimmt, zur Verringerung des Störeinflusses anderer Ionen wurde ein definierter Strontiumzusatz als innerer Standard zugegeben, sowie Barium zur Verminderung anderer Störeinflüsse (vgl. KINZEL et al. 1967). Magnesium wurde ebenfalls flammenphotometrisch bestimmt unter Einsatz eines selbstgebauten Wellenlängenvorschubgetriebes, so daß in etwa 30 sec der Bereich von 288 bis 280 nm überstrichen wurde. Es erwies sich als notwendig, bei Mg- und Ca-Bestimmungen die Gasbetriebsdrucke

¹ Bot. Jahrb. Syst. 90: 550—561 (1971).

zu erhöhen, den O₂-Druck auf 0,25 kg/cm², den H₂-Druck auf 400 mm Wassersäule (bei einer Spaltbreite von 0,1). Die Emmissionskurven wurden mit einem Multiscrypt 3 der Fa. Metrawatt bei höchster Empfindlichkeit aufgenommen. Die Vermessung der Peaks erfolgte ähnlich wie bei KINZEL et al. (1967). Die Eisen-Bestimmung wurde komplexometrisch mit Sulfosalicylsäure als Indikator ausgeführt (vgl. MERCK-Broschüre), die Bestimmung des Mangans erfolgte nach dem Verfahren von NIGHTINGALE (1959) über die Absorption des Mn-III-Triäthanolkomplexes. Sulfat wurde mit Thorin bestimmt nach WAGNER (1957) mit kleineren Modifikationen (vgl. MOORE et al. 1972). Chlorid wurde jodometrisch nach PRIKLADOWIZKY & APOLLONOW (1928) bestimmt, vgl. auch STEUBING (1965). Die Phosphatbestimmung erfolgte einerseits nach STEUBING (1965), andererseits nach SCHLICHTING & BLUME (1966); die letztere Methode mit Vanadat erwies sich als weniger störanfällig. Die Bestimmung des Nitrats wurde nach dem bei RUNGE (1964) angegebenen Verfahren durchgeführt.

Die Untersuchung der Böden erfolgte teils an wäßrigen Extrakten, teils an Calciumlaktatauszügen und HCl-Extrakten. Die Bestimmung des Gehalts an Reinasche erfolgte durch Veraschen bei 500° C unter Berücksichtigung des Carbonatanteils (volumetrische CO₂-Bestimmung), sowie des Anteils an Kohlenstoff (der meist vernachlässigbar gering war). Der Rohlipidgehalt wurde nach der Vorschrift von BLICH & DYER (1959) durch Extraktion mit Chloroform/Methanol bestimmt.

Die papierchromatographische Trennung der Zucker und ihre quantitative Bestimmung erfolgte nach bekannten Verfahren (JEREMIAS 1958, KULL 1965).

Für die quantitative Stärkebestimmung wurde zunächst die Methode von MCCREADY et al. (1950) verwendet. Es zeigte sich aber, daß insbesondere bei den älteren Pflanzen (Juni-Ernten) große Unregelmäßigkeiten auftraten. Es entspricht dies Befunden von EBELL (1969) bei Holzpflanzen. Bei *Scabiosa* stören ferner die zwar nicht hohen, aber doch merklichen Gehalte an Polyfructosanen. Daher wurde die enzymatische Stärkebestimmungs-Methode von DEKKER & RICHARDS (1971) verwendet. Die Messung der mit Amyloglucosidase freigesetzten Glucose erfolgte nach dem Glucoseoxidase-Verfahren von FLEMING & PEGLER (1963).

Die Bestimmung des Schleimgehaltes erfolgte nach Extraktion mit Wasser durch Ausfällen mit Äthanol und Auswiegen des gewaschenen und getrockneten Schleims nach der Methode von FRANZ (1966).

Zum Material sowie zu den Standortverhältnissen vergleiche man die Angaben in Teil I.

Ergebnisse

a) Die Bodenverhältnisse

Die Wasserverhältnisse des Bodens im Mai und Juni 1969 am Standort der untersuchten Therophyten sind bereits in Teil I (vgl. dort Abb. 4) wieder-

gegeben. Zur Charakterisierung seien im folgenden noch weitere Bodenfaktoren mitgeteilt.

Der pH-Wert der Böden schwankt im Laufe der beiden Untersuchungsmonate nur sehr wenig. Er liegt (gemessen in der wäßrigen Bodensuspension nach Zugabe der 2,5fachen Wassermenge) Anfang Mai um etwa 8,1, steigt dann langsam auf etwa 8,3 im Juni. Die Streuung zwischen Parallelproben ist dabei ziemlich klein (Tab. 1).

Der Gehalt an Ionen in wäßriger Lösung ist recht gering, mit Ausnahme von Kalium. Der Natriumgehalt ist sehr niedrig, der Kaliumgehalt schwankt um etwa 3200 ppm (in 10 cm Bodentiefe). An der Bodenoberfläche ist der Wert im Mai noch etwas kleiner, im Juni höher. Der Lithiumgehalt liegt in der Größenordnung von etwa 1—5 ppm.

Chlorid und wasserlösliches Sulfat zeigen einen leichten Anstieg im Juni (vgl. Tabelle 1). Die Nitratwerte sind ziemlich konstant niedrig. Der Phosphatgehalt ist sehr gering, aber auch hier ist ein Anstieg wahrscheinlich, allerdings liegen die Werte an der Grenze der Nachweisbarkeit. Der wasserlösliche Calciumanteil liegt bei etwa 200 ppm, im HCl-Auszug finden sich ca. 5% Ca, die den bei der Carbonatbestimmung festgestellten Werten von etwa 11—12% CaCO₃ entsprechen. Der Eisengehalt ist sehr hoch, er liegt um 1,5%.

Der Gehalt an organischem Kohlenstoff (Humus etc.) liegt meistens unter 0,4% (der höchste Wert lag bei 0,7%), dies entspricht dem Rohbodencharakter. Das C/N-Verhältnis von etwa 5 : 1 bis 8 : 1 erinnert an die im Logartal südlich von Kabul untersuchten Bodenverhältnisse (BRECKLE 1971 b).

Tabelle 1. Einige Bodenfaktoren (H₂O: wässr. Auszug; HCl:HCl-Extrakt; Lakt.: Laktatauszug) (Proben aus 10 cm Tiefe).

Datum:		8. 5. 69	20. 5. 69	1. 6. 69	10. 6. 69	16. 6. 69	28. 6. 69	
Bodenfaktor								
pH-Wert	(H ₂ O)		8,1	8,2	8,3	8,3	8,2	
Natrium	(H ₂ O, HCl)	ppm	220	220	260	200	200	240
Kalium	(H ₂ O, HCl)	ppm	3100	3000	3200	3500	3200	3200
Calcium	(HCl)	%	4,9	5,1	5,3	4,7	4,8	5,4
Magnesium	(HCl)	%	0,8	0,9	1,2	1,1	0,7	1,1
Eisen	(HCl)	%	1,4	1,35	1,5	1,5	1,5	1,5
Mangan	(HCl)	ppm	650	700	600	630	670	660
Carbonat	als CaCO ₃	%	11,5	11,7	12,4	10,4	11,4	13,0
Chlorid	(H ₂ O)	ppm	500	500	700	1000	1500	1400
Sulfat	(H ₂ O)	ppm	100	100	150	150	150	170
Phosphat	(Lakt.)	ppm	ca. 5	5	5	5	10	10
Nitrat	(H ₂ O)	ppm	30	30	40	80	50	40

b) Die Mineralstoffverhältnisse in den Therophyten

In Abb. 1 ist der Kaliumgehalt der drei untersuchten Arten wiedergegeben unter Verwendung von drei verschiedenen Bezugsgrößen. Bei Bezug auf

das Trockengewicht ergeben sich bei *Scabiosa* und bei *Ziziphora* allmählich abnehmende K-Gehalte. Bei *Ziziphora* bleiben die Mengen im Verlauf des Juni nahezu konstant, zu dieser Zeit sind die Pflanzen auch bereits weitgehend abgestorben. Bei *Diarthron* hingegen stellt man einen deutlichen Anstieg fest, sobald die Lebensverhältnisse kritisch werden. Bezieht man dagegen den K-Gehalt auf die Wasserverhältnisse in der Pflanze, errechnet man also die Zellsaftkonzentration an Kalium, so ergibt sich ein ganz anderes Bild. Die Zellsaftkonzentration an K steigt bei *Ziziphora* Anfang Juni stark an. Auch *Scabiosa* weist ständig steigende K-Konzentrationen auf, während *Diarthron* einen erstaunlich konstanten K-Gehalt zeigt. Erst ab Mitte Juni steigt auch hier die Konzentration an, allerdings nur schwach. Wieder anders wird das Bild, wenn man Absolutwerte berechnet. Hier nimmt der K-Gehalt pro Pflanze bei allen drei Arten gleichmäßig zu, bei *Ziziphora* erfolgt im Juni wieder ein Abfall. Man muß daraus schließen, daß bei dieser Art etwa ab dem ersten Junidrittel keinerlei Wasseraufnahme mehr erfolgt. Bei *Scabiosa* wird dies Ende Juni deutlich, bei *Diarthron* ist der Effekt nur angedeutet.

In Abb. 2 sind die Zellsaftkonzentrationen an Natrium wiedergegeben. Die Werte entsprechen auf sehr viel niedrigerem Niveau denen des Kaliums. Auch hier ist anfänglich *Scabiosa* die Art mit den höchsten Gehalten, bis im Juni *Ziziphora* an deren Stelle tritt. Das K/Na-Verhältnis liegt bei *Diarthron* bei etwa 50 und steigt im Juni etwas an auf 65. Bei *Scabiosa* schwankt es zwischen 40 und 90; auch hier ist ein leichter Anstieg feststellbar. Bei *Ziziphora* überwiegt der Kaliumanteil noch mehr; hier liegt das K/Na-Verhältnis bei etwa 100, sinkt dann etwas ab und bleibt im Juni bei etwa 90. Bei den meisten Glykophyten liegt dieser Wert über 100.

Scabiosa entspricht in bezug auf den Mineralstoffwechsel dem Kaliumtyp. Der K/Ca-Quotient (vgl. HORAK & KINZEL 1971) liegt höher als 1 (vgl. Tabelle 2). *Diarthron* und *Ziziphora* hingegen sind eher als calciotrophe oder noch wahrscheinlicher als Oxalattypen zu bezeichnen.

Tabelle 2. Der Quotient K/Ca.

Zeit	8. 5.	20. 5.	1. 6.	10. 6.	16. 6.	28. 6.
Art						
<i>Diarthron vesic.</i>	0,4	0,5	0,6	0,5	0,7	1,0
<i>Scabiosa olivieri</i>	1,2	1,1	1,2	1,5	1,3	0,9
<i>Ziziphora tenuior</i>	0,5	0,6	0,5	0,45	0,35	0,35

Die Analyse des Oxalatgehalts war uns neben den reichlich vorkommenden Gerbstoffen bei *Diarthron* und *Scabiosa* nicht einwandfrei möglich². *Ziziphora* weist geringere Gerbstoffgehalte auf.

Chlorid (Abb. 3) und Sulfat (Abb. 4) verhalten sich ähnlich wie die

² Ähnliches berichtete BORNKAMM, mündl. Mitteilung.

Alkali-Ionen, allerdings sind die Schwankungen hier etwas größer, vielleicht da der Analysenfehler bei den vorkommenden kleinen Mengen verhältnismäßig groß ist. Auch hier zeigen die drei Arten Unterschiede. *Diarthron* hat ein SO_4/Cl -Verhältnis von 0,8 bis 2,0; bei *Scabiosa* liegt es etwas höher bei 1,8 bis 2,5, während *Ziziphora* deutlich mehr Chlorid aufweist und dementsprechend der Sulfatanteil nur 0,3 bis 0,6 ausmacht.

Aufschlußreich ist das Verhältnis Kationen zu Anionen ($\text{Na} + \text{K}/\text{Cl} + \frac{1}{2}\text{SO}_4$), das bei *Diarthron* ziemlich konstant bei 1,0 liegt ($\pm 0,4$), bei *Scabiosa* bei 3,3 ($\pm 1,0$) und bei *Ziziphora* bei 1,5 ($\pm 0,4$). Daraus muß geschlossen wer-

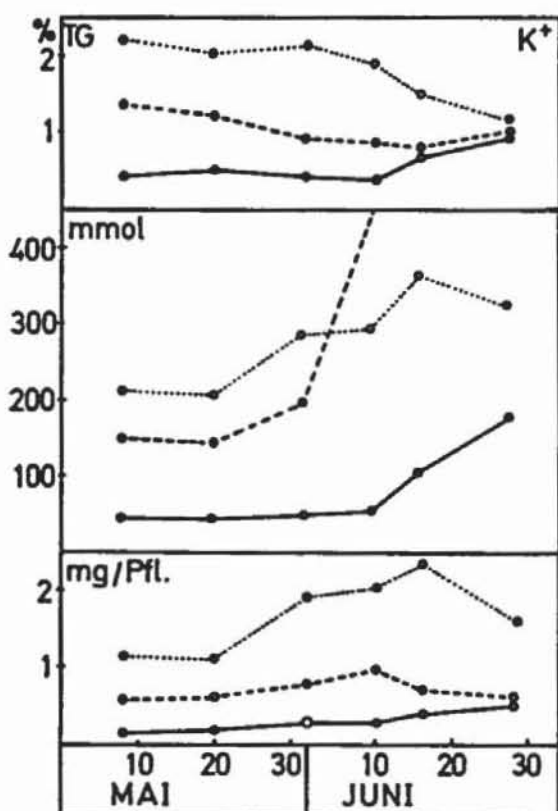


Abb. 1. Der Gehalt an Kalium. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Mitte: in mmol Zellsaft-Konzentration. Unten: in mg pro Einzelpflanze. Signaturen: ausgezogene Linie: *Diarthron vesiculosum*; punktierte Linie: *Scabiosa olivieri*; gestrichelte Linie: *Ziziphora tenuior*.

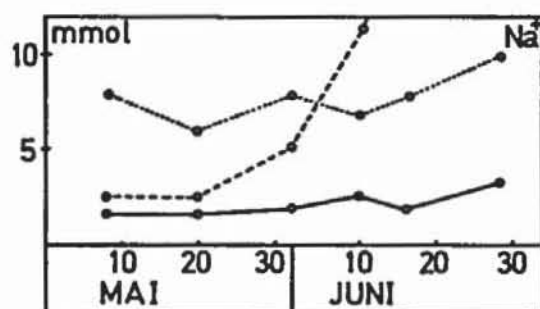


Abb. 2

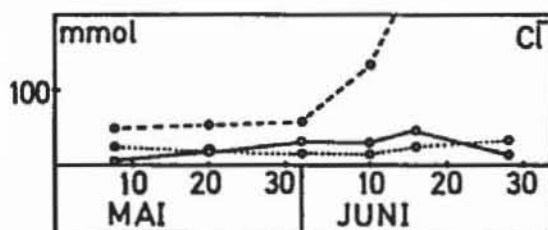


Abb. 3

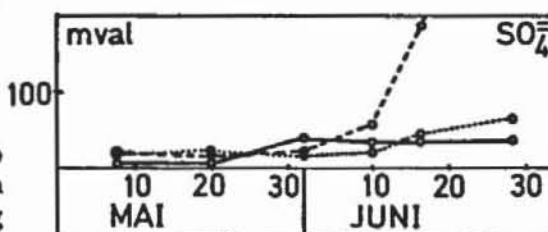


Abb. 4

Abb. 2. Der Gehalt an Natrium in mmol Zellsaft-Konzentration (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 3. Der Gehalt an Chlorid in mmol Zellsaft-Konzentration (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 4. Der Gehalt an löslichem Sulfat in mval Zellsaft-Konzentration (Signaturen vgl. Abb. 1).

den, daß bei *Scabiosa* der Anteil anderer Anionen und anionischer Gruppen relativ größer ist als bei den anderen beiden Arten.

Der Gesamtsäuregehalt ist bei allen drei Arten jedoch recht ähnlich (vgl. Abb. 5). *Diarthron* besitzt dabei in bezug auf das Trockengewicht (rechnerisch ausgedrückt als mval/g Trockengewicht) den höchsten Anionenanteil, *Ziziphora* weist dagegen die höchste Anionenkonzentration (ausgedrückt in mval/l Frischwassergehalt) auf, während bei *Scabiosa* durch das relativ lange Wachstum der Absolutwert der Anionenmenge (ausgedrückt als mval pro Einzelpflanze) am höchsten ist. Man ersieht daraus die große Bedeutung der Bezugsgröße. Genau dieselben Verhältnisse zeigen sich bei den Werten des löslichen Phosphatanteils. Die Phosphatkonzentration im Zellsaft (vgl. Abb. 6) steigt bei *Diarthron* und *Scabiosa* nur sehr langsam an.

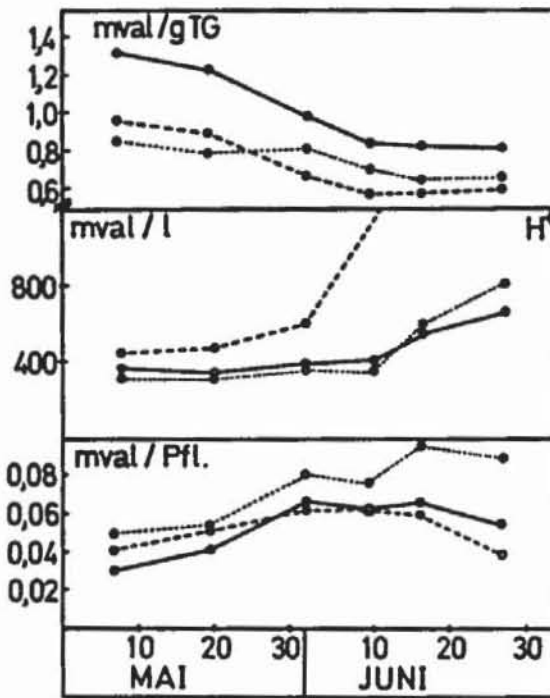


Abb. 5. Der Gehalt an Gesamtsäure (bzw. Anionensumme). Oben: in mval pro g Trockengewicht der Pflanzen. Mitte: in mval Zellsaft-Konzentration. Unten: in mval pro Einzelpflanze. (Signaturen vgl. Abb. 1).

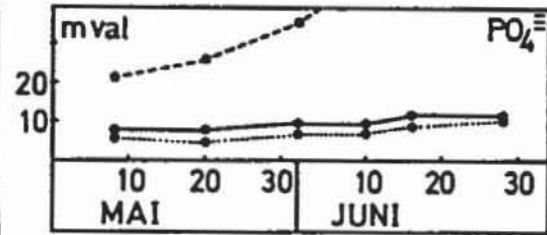


Abb. 6

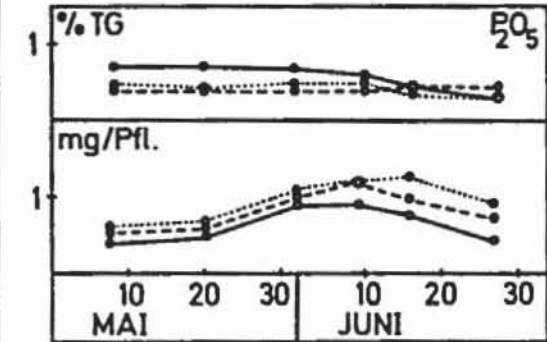


Abb. 7

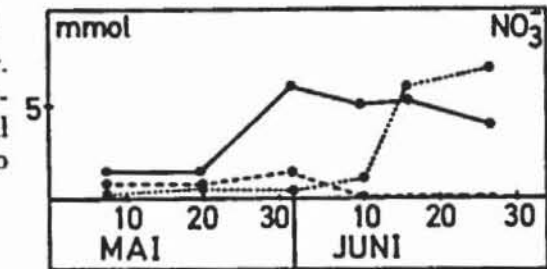


Abb. 8

Abb. 6. Der Gehalt an löslichem Phosphat in mval Zellsaft-Konzentration (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 7. Der Gehalt an Gesamt-Phosphor (Signaturen vgl. Abb. 1). Oben: in % des Trockengewichts. Unten: in mg pro Einzelpflanze.

Abb. 8. Der Gehalt an Nitrat in mmol Zellsaft-Konzentration (Signaturen vgl. Abb. 1).

Der Phosphorgehalt bezogen auf das Trockengewicht (Abb. 7) fällt infolge zunehmender Struktur- und Achsenanteile (Rohfaser) langsam ab. Die Absolutwerte (Abb. 7) spiegeln natürlich in etwa die Wachstumskurven wider, wobei die Phosphatakkumulation bei *Ziziphora* bereits Ende Mai beendet ist, bei *Diarthron* nach dem 10. Juni und bei *Scabiosa* nach dem 16. Juni.

Die Konzentration des Nitrats im Zellsaft ist in Abb. 8 wiedergegeben. Bei *Ziziphora* sinkt sie bereits Anfang Juni auf nicht meßbare Werte ab. Bei *Diarthron* ist hingegen Anfang Juni, bei *Scabiosa* ab Mitte Juni eine beträchtliche Zunahme festzustellen.

Der Gehalt an löslichem Calcium (Abb. 9) ist bei *Diarthron* gegenüber den beiden anderen Arten besonders niedrig; dies gilt genauso auch für den Gesamt-Calciumgehalt (Abb. 10). Dasselbe trifft für den Gesamt-Magnesiumgehalt zu, der dem hohen Gehalt im Boden entsprechend auch in den Pflanzen recht hoch ist (Abb. 11). Trotzdem weist der Ca/Mg-Quotient (Tabelle 3) bei

Tabelle 3. Der Quotient Ca/Mg (jeweils Gesamtgehalte).

Zeit	8. 5.	20. 5.	1. 6.	10. 6.	16. 6.	28. 6.
Art						
<i>Diarthron vesic.</i>	2,7	2,4	2,1	2,6	2,5	2,8
<i>Scabiosa olivieri</i>	1,4	1,7	1,8	1,6	1,9	2,1
<i>Ziziphora tenuior</i>	2,4	1,8	2,4	3,1	4,0	3,9

den drei Arten charakteristische Unterschiede auf. Zwar sind unsere Werte nicht unmittelbar mit den Zellsaftgehalten bei RITTER-STUDNIČKA (1971) vergleichbar, aber zumindest *Scabiosa* erinnert bereits an die Ionenverhältnisse in Serpentinpflanzen.

Sowohl der Eisengehalt als auch der Gehalt an Mangan weist bei Jungpflanzen recht hohe Werte auf, die dann beim weiteren Wachstum abnehmen (Abb. 12). *Diarthron* verhält sich hier allerdings wieder anders. Insbesondere ist bei dieser Art der Mangangehalt im Vergleich zum geringen Gehalt an Eisen hoch. Der Gehalt bleibt bezogen auf das Trockengewicht ziemlich konstant bei etwa 700 (\pm 150) ppm, über die ganze Untersuchungsperiode hinweg, während bei *Scabiosa* eine deutliche Abnahme von 1000 ppm auf etwa 150 ppm, bei *Ziziphora* eine solche von 800 ppm auf etwa 100 ppm Mn im Laufe der Entwicklung der Pflanzen festzustellen ist. Während die Gehalte an Mangan im üblichen Bereich liegen (z. B. wie bei Blättern ausdauernder Arten, FORTESCUE & MARTEN 1970, RODIN et al. 1972), sind die Eisengehalte bei *Scabiosa* und bei *Ziziphora* relativ hoch. Auch liegt deren Absorptionsfaktor im Sinne von OLSEN (1972) für das Ionenpaar Ca/Fe unter 0,01. Er ist damit kleiner als vergleichbare Werte von OLSEN für Pflanzen alkalischer Böden.

Der Stickstoffgehalt liegt bei *Ziziphora* weitgehend konstant bei etwa 1 % (Gesamt-N in % der Trockenmasse). Erst im Juni, wohl durch Verlust

welcher Blättchen und Samen, sinkt der Anteil auf unter 0,9 % (Abb. 13). Bei *Diarthron* liegt der Anteil bei 1,7 % und fällt plötzlich Mitte Juni stark ab. Bei *Scabiosa* ist die Abnahme gleichmäßiger. In Absolutwerten ausgedrückt, etwa als Proteingehalt pro Pflanze (Multiplikationsfaktor 6,25), verlaufen alle drei Kurven den entsprechenden Wachstumskurven sehr ähnlich (Abb. 14).

Etwas anders ist dies beim Rohfasergehalt (Abb. 15), hier nimmt die Vermehrung der Zellulose und nachfolgende schwache Verholzung im Zusammenhang mit dem Ausbau des Achsenkörpers bei *Diarthron* und *Scabiosa* besonders in der zweiten Maihälfte stark zu. Dies steht in unmittelbarem Zusam-

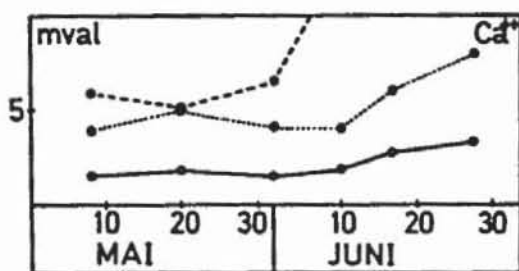


Abb. 9

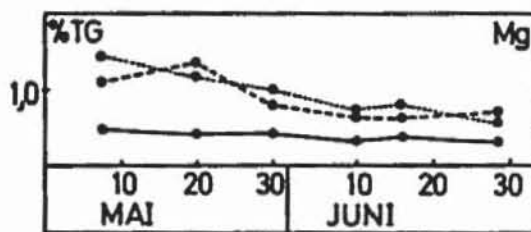


Abb. 11

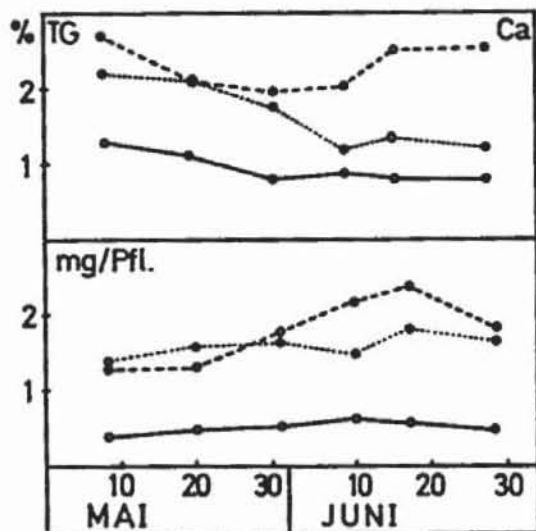


Abb. 10

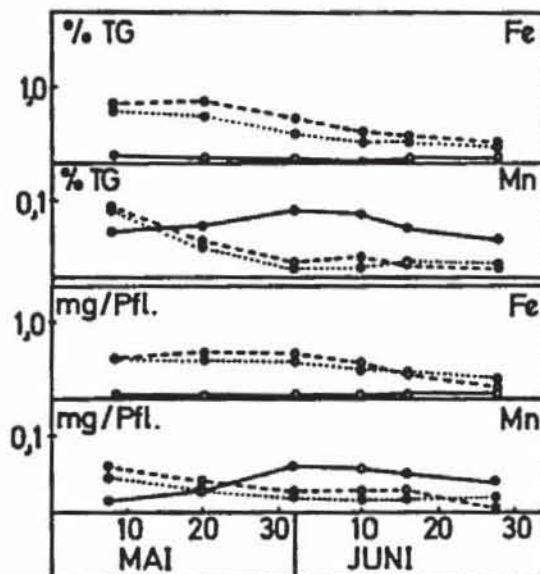


Abb. 12

Abb. 9. Der Gehalt an löslichem Calcium in mval Zellsaft-Konzentration (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 10. Der Gehalt an Gesamt-Calcium. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 11. Der Gehalt an Gesamt-Magnesium in % des Trockengewichts der Pflanzen (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 12. Der Gehalt an Gesamt-Eisen und des Gesamt-Mangans. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Unten: in mg pro Einzelpflanze.

menhang mit einer starken Veränderung der Morphologie des Pflanzenkörpers (vgl. Teil I).

Bezieht man den Rohfasergehalt auf den Proteingehalt, so erhält man ein Maß für die Skleromorphie (Abb. 16). Dieser Quotient zeigt bei den drei Arten erhebliche Unterschiede. So weist *Ziziphora* als phänologisch früheste Art im ganzen Monat Juni keine Veränderungen im Skleromorphiegrad mehr auf.

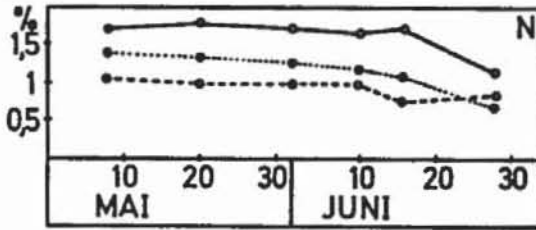


Abb. 13

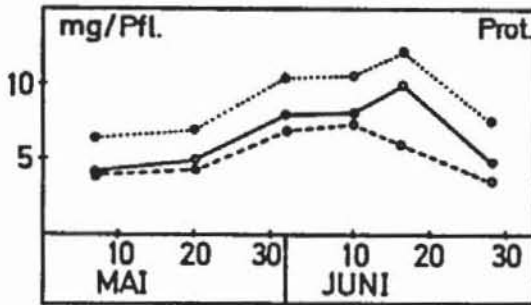


Abb. 14

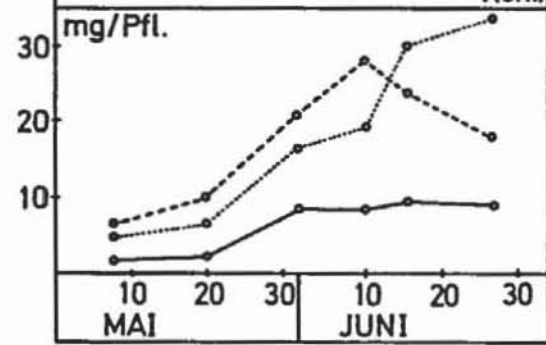
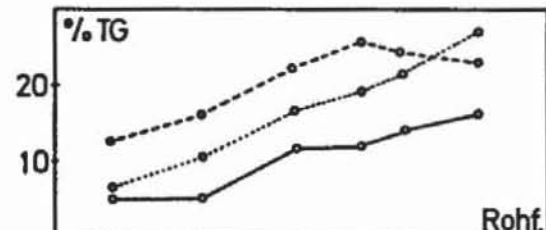


Abb. 15

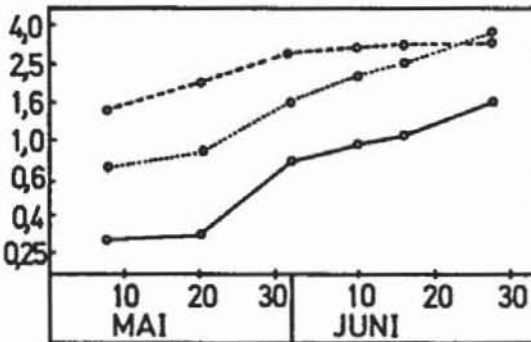


Abb. 16

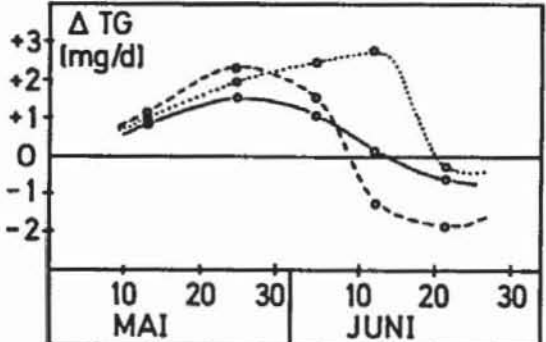


Abb. 17

Abb. 13. Der Gehalt an Gesamt-Stickstoff in % des Trockengewichts der Pflanzen (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 14. Der Proteingehalt in mg pro Einzelpflanze. (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 15. Der Gehalt an Rohfaser. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 16. Der Grad der Skleromorphie (ausgedrückt als Quotient Rohfaser/Protein). Ordinate: Quotient Rohfaser/Protein logarithmisch aufgetragen (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 17. Wachstumskurven der Pflanzen, angegeben als Trockengewichtszunahme in mg pro Tag (Signaturen vgl. Abb. 1).

Der Gehalt an Mineralstoffen ist bei *Diarthron* nur etwa halb so hoch wie bei den beiden anderen Arten (Abb. 26: Rein-Asche). Bei *Scabiosa* fällt der im Laufe der Zeit stark zurückgehende Aschenanteil auf.

Die Wachstumsrate, ausgedrückt in mg Trockengewichtszunahme pro Tag, ist in Abb. 17 wiedergegeben. Negative Werte bedeuten Verluste der Trockenmasse, verursacht durch Laubwurf sowie Abfallen von Blüten und Früchten. Die Massenzunahme ist bei *Ziziphora* anfangs am höchsten, wird aber bereits ab Anfang Juni negativ, bei *Diarthron* etwa eine Woche und bei *Scabiosa* eine weitere Woche später. Bei *Diarthron* ist die Produktivität deutlich niedriger als bei den anderen beiden Arten. Möglicherweise steht das langsamere Wachstum mit der empfindlichen Reaktion der Stomata auf Dürrebelastung in Zusammenhang.

c) Die Lipide

Der Rohlipidgehalt zeigt, ausgedrückt in % Trockengewicht (Abb. 18, oben), bei *Ziziphora* einen ganz langsamen Anstieg und mit einsetzendem Ab-

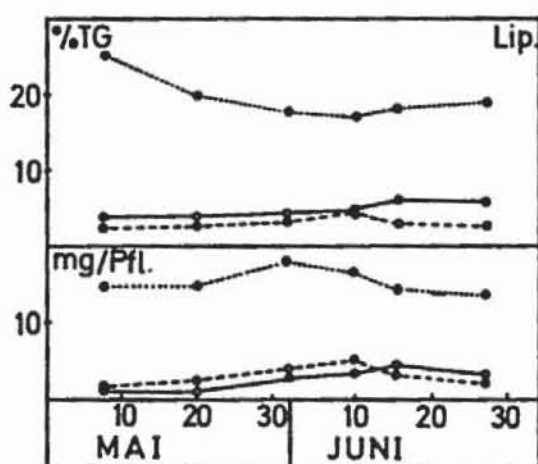


Abb. 18. Der Gehalt an Gesamt-Rohlipiden. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Unten: in mg pro Einzelpflanze. (Signaturen vgl. Abb. 1).

sterben eine schwache Abnahme. Auch bei *Diarthron* sind die Veränderungen ähnlich gering; nur gegen Ende der Lebensphase ist hier ein merklicher Anstieg zu verzeichnen. Ein extrem hoher Lipidgehalt tritt bei *Scabiosa* auf.

Bei Bezug der Lipidmenge auf die Individuen beobachtet man bei *Ziziphora* und *Diarthron* einen Anstieg, solange eine Trockengewichtszunahme der Pflanzen erfolgt. Danach sinkt naturgemäß auch der Rohlipidgehalt ab. Bei *Scabiosa* setzt hingegen bereits Anfang Juni, in einer Zeit der vollen Lebensfähigkeit dieser Pflanzen, die Abnahme ein. Vermutlich liegen hier innerhalb der Rohlipidfraktion Reservelipide vor, die verbraucht werden können. Dagegen scheinen bei den beiden anderen Arten typische Speicherlipide nicht aufzutreten. Damit könnte auch der sehr unterschiedliche Lipidgehalt wenigstens z. T. eine Erklärung finden.

d) Die Kohlenhydrate

Das Verhalten der Speicherkohlenhydrate ist in den Abb. 19—24 dargestellt. Als freie Zucker treten in allen Pflanzen Glucose, Fructose und Saccharose auf. Bei *Ziziphora* (Labiatae) findet man zusätzlich Raffinose und Stachyose sowie in einigen Proben Spuren ($< 0,1\%$) von Galaktose. *Scabiosa* enthält geringe Mengen einiger Polyfructosane. Von Ende Mai an sind 3, später 4 Fructosanflecken auf den Chromatogrammen erkennbar. Ihre Konzentration bleibt aber stets sehr gering, so daß auf eine quantitative Messung verzichtet wurde. In der letzten *Scabiosa*-Probe tritt ferner freie Xylose in einer Menge von $0,2\%$ auf. Dies dürfte mit dem beginnenden Zusammenbruch des Stoffwechsels infolge der Dürrebelastung zusammenhängen. Bei *Diarthron* enthalten junge Pflanzen eine Spur Sedoheptulose ($< 0,1\%$).

Die Mengenveränderungen der einzelnen freien Zucker sind in den Abb. 19—22 jeweils in 3 verschiedenen Bezugssystemen so dargestellt, daß ein unmittelbarer Vergleich möglich ist. Bei der Angabe der Zuckerkonzentration in mol kann es sich natürlich nur um Anhaltspunkte handeln. Da die Hauptmenge der Speicherzucker aber vermutlich in der Vakuole enthalten ist, können diese Werte als Näherungsangaben für die Zellsaftkonzentration angesehen werden. In der Abb. 23 wird eine entsprechende Darstellung für den Gesamtzuckergehalt gegeben; dadurch ist auch hier ein Vergleich für verschiedene Bezugsgrößen möglich.

Glucose und Saccharose zeigen in allen 3 Arten ein gleichartiges Verhalten, wenn man die unterschiedlichen Zeitpunkte letaler Schädigung berücksichtigt. Der Anstieg des Gehaltes an diesen beiden Zuckern kommt bei Bezug auf das Trockengewicht und beim Absolutgehalt (pro Individuum) gleichermaßen zum Ausdruck. Mit dem Wirksamwerden der Dürreschädigung kommt es zur Mengenabnahme dieser Zucker: bei *Ziziphora* ab Anfang Juni, bei *Diarthron* ab Mitte Juni. Die Fructose zeigt im prozentualen Gehalt bei allen Arten eine Abnahme mit zunehmendem Alter der Pflanzen. Für die Konzentration der beiden wichtigsten Speicherzucker Glucose und Saccharose beobachtet man eine Zunahme, wie dies bei Dürrebelastung erwartet werden darf. Nur bei *Diarthron* ist ab Mitte Juni eine Verringerung der Konzentration festzustellen. Hierin kommt möglicherweise eine gewisse Sonderstellung zum Ausdruck.

Raffinosezucker treten nur bei *Ziziphora* auf (Abb. 22). Bis Ende Mai kommt es zu einer fortgesetzten Vermehrung; danach — mit der letalen Schädigung — nimmt der Gehalt wieder ab. Solange die Pflanzen noch voll lebensfähig sind, beobachtet man also mit zunehmend erschwerter Wasserversorgung eine Anhäufung von Raffinose und in geringem Maß von Stachyose. Ähnliches wurde früher bei krautigen Crassulaceen gefunden (KULL 1967). Dagegen hatten wir bei *Quercus baloot* ein entsprechendes Verhalten nicht nachweisen können (BRECKLE & KULL 1971, KULL & BRECKLE 1972).

Der Gesamtzuckergehalt (Abb. 23) zeigt bei Bezug auf das Trockengewicht bei *Ziziphora* einen Anstieg bis zum Zeitpunkt des Zusammenbrechens

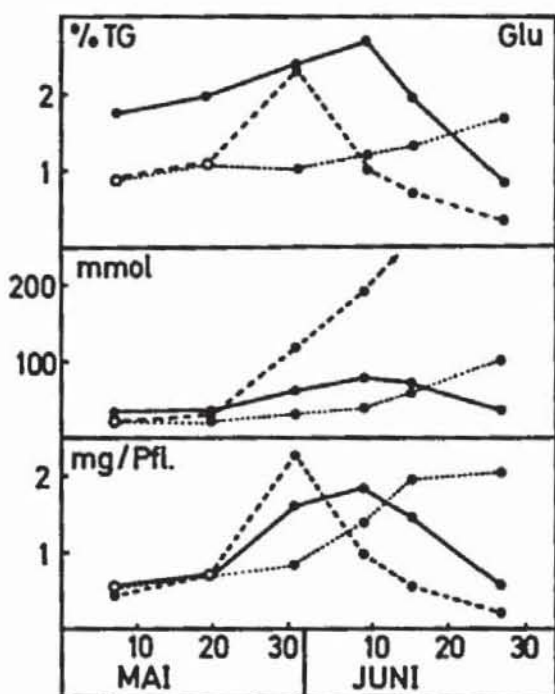


Abb. 19

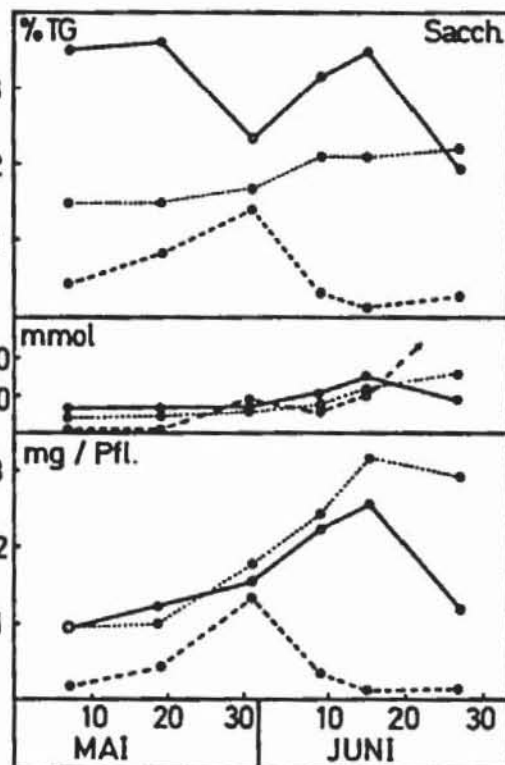


Abb. 21

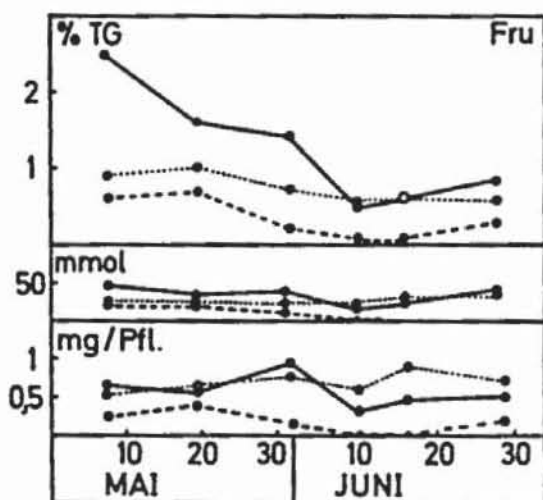


Abb. 20

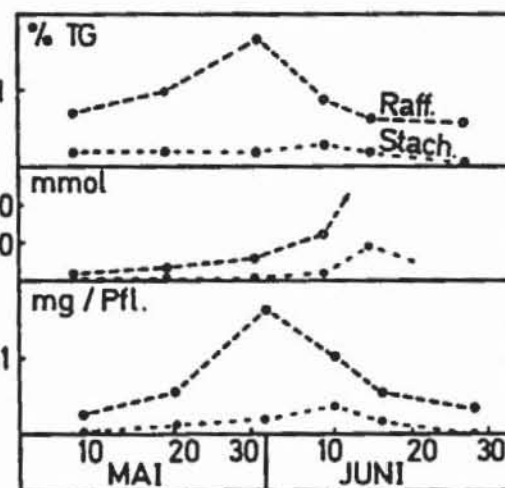


Abb. 22

Abb. 19. Der Gehalt an Glucose. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Mitte: in mmol Zellsaft-Konzentration. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 20. Der Gehalt an Fructose. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Mitte: in mmol Zellsaft-Konzentration. Unten: in mg pro Einzelpflanze. (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 21. Der Gehalt an Saccharose. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Mitte: in mmol Zellsaft-Konzentration. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen vgl. Abb. 1).

Abb. 22. Der Gehalt an Raffinosezuckern bei *Ziziphora*. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Mitte: in mmol Zellsaft-Konzentration. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen: Kreise: Raffinose; Punkte: Stachyose).

des Stoffwechsels. Dann nimmt er rasch ab; geringe Zuckermengen bleiben in den vertrockneten Pflanzen aber stets nachweisbar. Bei *Scabiosa* beobachtet man eine kontinuierliche Zunahme, bei *Diarthron* eine etwas unregelmäßige Abnahme des Prozentgehaltes.

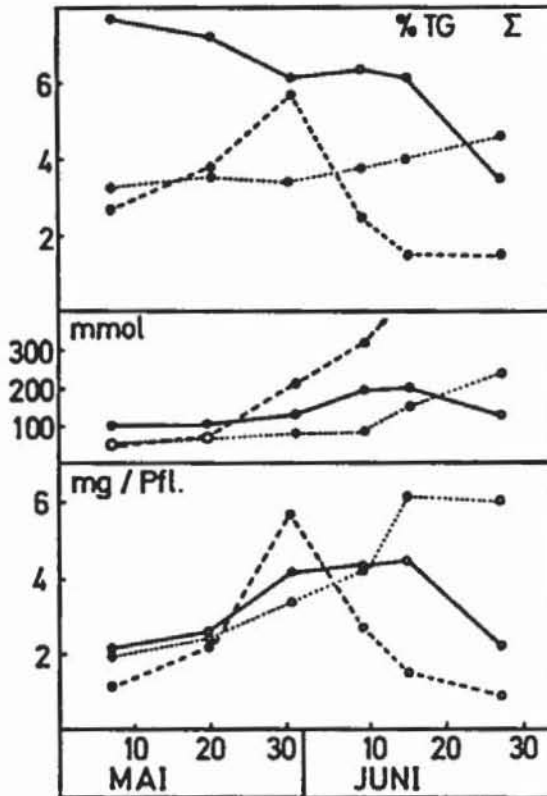


Abb. 23

Abb. 23. Der Gesamtzuckergehalt der Pflanzen. Oben: in % des Trockengewichts der Pflanzen. Mitte: in mmol Zellsaft-Konzentration. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen vgl. Abb. 1).

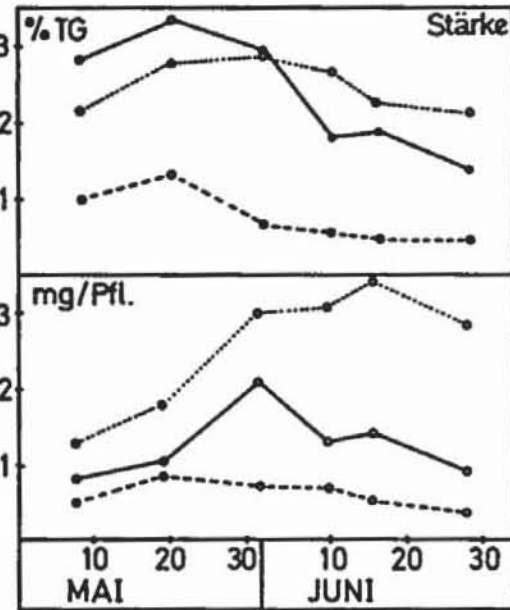


Abb. 24

Abb. 24. Der Gehalt an Stärke. Oben: in % des Trockengewichts. Unten: in mg pro Einzelpflanze (Signaturen vgl. Abb. 1).

Die Gesamtmenge an Zucker pro Individuum spiegelt weitgehend die in Abb. 17 dargestellten Vorgänge wider. Die Zuckerkonzentration steigt bei *Ziziphora* mit der einsetzenden Dürreschädigung stark an. Bei *Scabiosa* ist eine deutliche Zunahme ab Anfang Juni zu erkennen, wohingegen bei *Diarthron* nur eine schwache Zunahme erfolgt. Bei dieser Art scheint also eine nennenswerte Störung des Wasserhaushaltes zu diesem Zeitpunkt noch nicht vorzuliegen.

Das Verhalten der Stärke ist in Abb. 24 dargestellt. Während der humideren Anfangsphase der Entwicklung der Pflanzen weisen alle 3 Arten generell höhere Stärkegehalte auf als unter Dürrebelastung. Die Mengenabnahme erfolgt bei *Scabiosa* langsamer als bei den anderen Arten. Die Absolutmenge pro Pflanze nimmt bei *Ziziphora* zuerst ab, *Diarthron* folgt Anfang Juni nach,

Scabiosa erst gegen Ende Juni. Grundsätzliche Unterschiede zwischen den Arten treten hier nicht auf; die verschieden große Dürrebelastbarkeit kommt im zeitlichen Ablauf der Veränderung der Stärkegehalte zum Ausdruck.

Bei *Diarthron* wurde ferner der Gehalt an Rohschleim gemessen, nachdem eine nennenswerte Menge dieser Heteropolysaccharid-Fraktion in den Pflanzen nachgewiesen werden konnte. Die Absolutmengen pro Pflanze sind in Abb. 26 mit berücksichtigt (vgl. auch Tabelle 4). Bis Mitte Juni ist ein Anstieg zu verzeichnen. Mit der einsetzenden Dürreschädigung nimmt die Menge ab. Bei Bezug des Schleimgehaltes auf das Trockengewicht ergibt sich ein anderes Bild, wie die Tabelle 4 zeigt. Man stellt hier eine kontinuierliche Abnahme fest. Bei Bezug auf lebende Substanz (Proteingehalt) ist anfänglich eine Abnahme, dann ein Einpendeln bei knapp 50 % festzustellen. Aus diesen Daten ist zu erkennen, wie wichtig die Wahl der Bezugsgröße ist, selbst bei praktisch nicht verholzenden Pflanzen.

Tabelle 4. Roh-Schleimgehalt von *Diarthron*.

Zeit	8. 5.	20. 5.	1. 6.	10. 6.	16. 6.	28. 6.
in % des Trockengewichts	7,0	6,0	4,2	5,0	4,7	3,2
in % des Proteingehalts	63	53	39	46	44	50
in mg/Individuum	2,0	2,1	2,8	3,4	3,4	2,2

e) Osmotisches Verhalten

Der prozentuale Anteil der Gesamtzucker am potentiellen osmotischen Druck des Zellsafts ist in Abb. 25 wiedergegeben. Bei *Ziziphora* steigt der Wert bereits im Mai auf über 30 % an, während bei *Scabiosa* 20 % erst gegen Ende der Phase aktiven Lebens erreicht werden und bei *Diarthron* sogar eine generelle Abnahme stattfindet. Bei allen 3 Arten spiegelt der Kurvenverlauf mehr oder weniger weitgehend die Veränderungen der Zuckergehalte wider, wie man durch Vergleich mit Abb. 23 (oben) erkennt. Für *Diarthron* trifft dies allerdings nur mit Einschränkung zu.

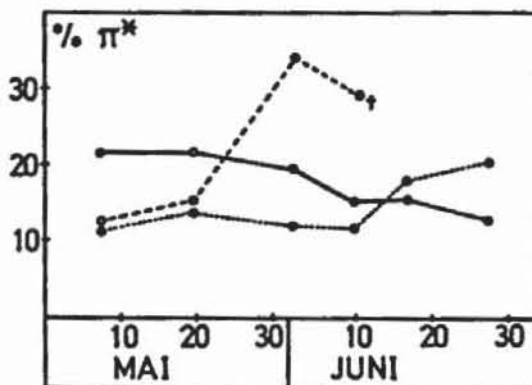


Abb. 25. Der prozentuale Anteil der Gesamtzucker am Osmotischen Wert (Signaturen vgl. Abb. 1).

Es ist daraus zu folgern, daß der Nichtzuckeranteil (also insbesondere organische Säuren und deren Salze) im Zellsaft relativ konstant bleibt. Es erfolgt also während der Vegetationszeit eine aktive Veränderung des osmotischen Werts durch Veränderung des Zuckergehalts, neben einer passiven Veränderung durch immer stärkere Wasserverluste. Dem entspricht das Verhalten der anorganischen Ionen (Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Cl^- , SO_4^- , NO_3^- , PO_4^{--}). Ihr Anteil am osmotischen Wert liegt bei *Scabiosa* die ganze Zeit ziemlich konstant bei im Mittel 45 % (39—48), bei *Ziziphora* bis Anfang Juni um 55 %, bei *Diarthron* dagegen nur um etwa 20 % (17—24) und schwach steigender Tendenz. Im Gesamtsäuregehalt hingegen weist *Diarthron* durchaus mit *Scabiosa* vergleichbare Werte auf. Etwas höher liegt *Ziziphora*, jeweils bei Bezug auf den osmotischen Wert und unter Annahme eines einheitlichen, einbasischen organischen Salzes als Berechnungsgrundlage. Daraus kann geschlossen werden, daß bei *Diarthron* der prozentuale Anteil organischer Säuren am Osmotischen Wert im Mai höher ist als bei den beiden anderen Arten. Dem entspricht vielleicht auch der besonders niedrige Reinaschegehalt. Dieser niedrige Anteil anorganischer Anionen am Gesamtsäuregehalt ist nur bei den *Diarthron*-Proben vom Mai deutlich, wie aus Tabelle 5 hervorgeht. Im Juni sind die Werte höher. Bei *Diarthron* nimmt im Laufe des Juni der Anteil der Zucker zugunsten anderer Zellsaftbestandteile ab, wie bereits früher vermutet wurde (Teil I, BRECKLE 1971). Der Anteil der anorganischen Anionen an der Gesamtsäurekonzentration ist bei *Scabiosa* und *Ziziphora* über die ganze Zeit hinweg ziemlich konstant.

Tabelle 5. Der prozentuale Anteil anorganischer Anionen (Cl^- , NO_3^- , SO_4^- , PO_4^{--}) an der Gesamtsäure-Konzentration.

Zeit	8. 5.	20. 5.	1. 6.	10. 6.	16. 6.	28. 6.
Art						
<i>Diarthron vesic.</i>	5	9	14	18	18	14
<i>Scabiosa obovata</i>	15	15	11	13	14	15
<i>Ziziphora tenuior</i>	22	22	20	21	ca. 20	—

f) Zusammensetzung der Pflanzen

Wie aus Abb. 26 hervorgeht, haben wir bei *Diarthron* bei jungen Pflanzen fast $\frac{3}{4}$ der Substanz erfaßt, später deutlich weniger. In Jungpflanzen von *Scabiosa* fehlen weniger als 20 %, später etwa $\frac{1}{3}$, bei *Ziziphora* fehlt zumeist etwa $\frac{1}{3}$. Daß bei älteren Pflanzen prozentual mehr nicht erfaßte Substanzen vorliegen als bei jüngeren, ist naheliegend. Im Laufe der Entwicklung tritt eine Vermehrung der sekundären Pflanzenstoffe ein; diese wurden durch unsere Analysen nicht berücksichtigt. Dazu gehören Gerbstoffe, die bei *Scabiosa* und *Diarthron* (mit FeCl_3 qualitativ nachgewiesen) in größeren Mengen auftreten, bei *Ziziphora* ist der Gerbstoffgehalt geringer. Glykoside treten bei *Ziziphora* sicher auf, ebenso wie ätherische Öle.

Für eine solche Betrachtung bedeutsam ist der mögliche Fehler, der insbesondere bei den Werten für Rohfaser $\pm 15\%$ beträgt. Für die anderen Substanz-Kategorien ist der Fehler jedoch beträchtlich kleiner.

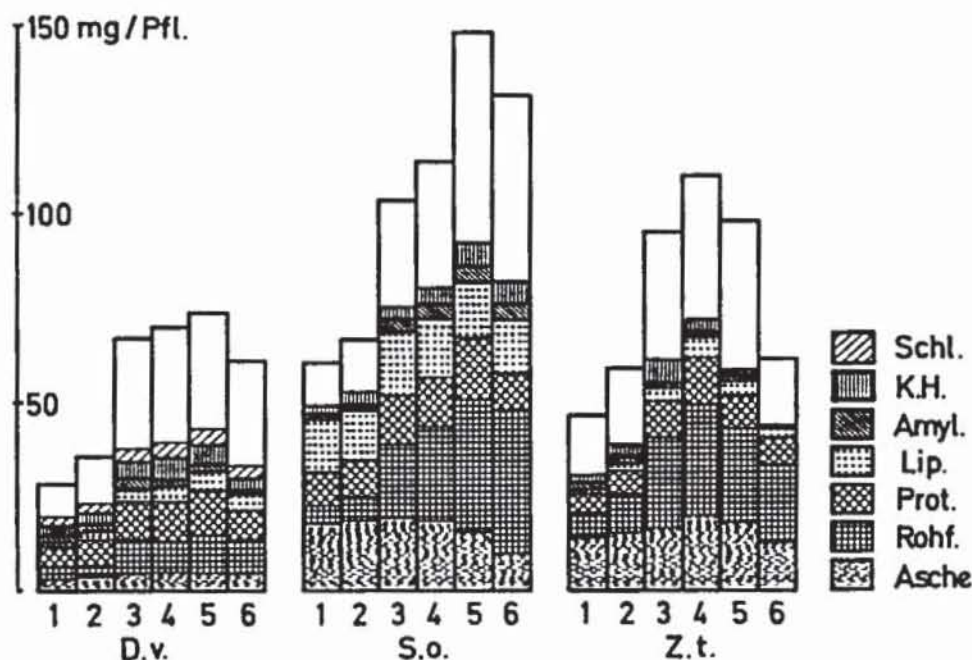


Abb. 26. Die Zusammensetzung der Einzelpflanzen, aufgeschlüsselt nach Stoffgruppen (in mg pro Einzelpflanze). Schl.: Schleim; K.H.: Kohlenhydrate; Amyl.: Stärke; Lip.: Rohlipide; Prot.: Proteine; Rohf.: Rohfaser; Asche: Reinasche.

Diskussion

Auf Grund der Ergebnisse lassen sich die drei untersuchten Annuellen als in ihrem Verhalten ähnliche Frühjahrstherophyten charakterisieren, wobei aber zwischen den drei Arten größere graduelle Unterschiede feststellbar sind.

Scabiosa olivieri ist eine Art, die das Wachstum noch bis weit in den Juni hinein aufrechterhält, vermutlich auf Grund ihrer relativ tiefen Pfahlwurzel. Der Wasserhaushalt wird zwar immer angespannter, die Ionenkonzentrationen und die Zuckergehalte steigen mit zunehmender Dürrebelastung deutlich an. Erst Ende Juni machen sich gravierende Einbrüche bemerkbar; es tritt freie Xylose auf, Nitrat- und Sulfat-Spiegel sind überproportional hoch. Der hohe Magnesiumgehalt ist auffallend und erinnert etwas an das Verhalten mancher Serpentinpflanzen, bei welchen der Mg/Ca-Quotient um 1 liegt oder gar größer als 1 ist (vgl. RITTER-STUDNIČKA 1971). Die relativ große Anpassungsfähigkeit, die die erwähnte Autorin bei *Scabiosa leucophylla* in Jugoslawien feststellte, gilt auch für unsere annuelle *Scabiosa*. Möglicherweise spielt der hohe Chlorophyllgehalt, der bereits qualitativ leicht feststellbar ist, hierbei eine Rolle. *Ziziphora tenuior* hingegen macht diese Entwicklung schon 2—3 Wochen vorher und rascher durch und stirbt wenige Tage nach dem Versiegen der verfüg-

baren Bodenwasservorräte ab. Die zunehmend erschwerte Wasserversorgung scheint sich vorher schon in der Anhäufung von Raffinose bemerkbar zu machen. Eine Verzögerung des Absterbens ist hier überhaupt nicht erkennbar. In den ersten Junitagen bricht der Stoffwechsel völlig zusammen. Die Ionenkonzentrationen steigen enorm an, die Absolutgehalte an Ionen bleiben auf bestimmten Niveau stehen oder ändern sich nur noch ausschließlich passiv durch Verlust dürre Blättchen oder der Klausen. Der Zuckergehalt sinkt mit dem Aufhören eines geordneten Stoffwechsels rasch ab und bleibt ebenso wie die Stärkemengen in den letzten Proben bei sehr geringen Werten nahezu konstant. Hier sind die Pflanzen zunehmend vertrocknet, die noch vorhandenen Kohlenhydrate sind Reste, die nicht mehr umgesetzt werden. Daß mit der zunehmenden Dürrebelastung eine starke Erhöhung der Zuckerkonzentration erfolgt, ist nicht verwunderlich.

Diarthron vesiculosum weist die gleichmäßigsten Veränderungen fast aller Parameter auf, nur im Nitratgehalt und bei der Rohfaserzunahme treten hier erheblichere Änderungen auf. Beim Gesamtzuckergehalt, Schleimgehalt und Proteingehalt treten vor allem in der zweiten Junihälfte Verluste auf, die in Übereinstimmung stehen mit der These, daß *Diarthron* als vergilbende Art eher „verhungert“ als vertrocknet, indem bei weitgehend geschlossenen Stomata ein großer Teil der Reserven vollends veratmet wird. Dementsprechend sinkt auch der Anteil der Zucker am osmotischen Wert, obwohl dieser selbst Ende Juni absinkt, wohingegen bei den beiden anderen Arten eine Zunahme beobachtet wird. Hier bewirkt der Dürrestreß also ein anderes Verhalten.

Zur Bedeutung des Schleims in *Diarthron* kann wenig gesagt werden, solange über die physiologische Funktion der als „Schleim“ bezeichneten Substanzen praktisch nichts bekannt ist. Wie bei der Darstellung der Schleimgehalte schon erwähnt wurde, spielt die Frage der Bezugsgröße bei solchen Betrachtungen immer eine entscheidende Rolle. Besonders deutlich wird dies auch bei Betrachtung des Kaliumspiegels (vgl. Abb. 1 Mitte) oder der Konzentration der Zucker im Zellsaft in Abb. 23. In beiden Fällen bleibt die Konzentration im Zellsaft anfangs bei allen drei Arten konstant, um nach Einsetzen der Dürre unterschiedlich stark anzusteigen. Betrachtet man dagegen den Anteil an der Trockenmasse (Abb. 1, oben), so sieht das Bild ganz anders aus. Der K-Anteil sinkt zunächst ab, solange noch aktiver Stoffwechsel vorliegt; im Laufe des Juni erfolgt ein erneuter Anstieg, der schwer erklärbar ist. Die absolute Menge an Kalium (Abb. 1, unten) nimmt hingegen gleichmäßig zu.

Der prozentuale Zuckergehalt steigt bei *Ziziphora* und *Scabiosa* während der Zeit des aktiven Stoffwechsels ständig an; dasselbe gilt für den absoluten Gehalt pro Pflanze. Für *Diarthron* ergeben sich dagegen Abweichungen von diesem Verhalten: bei einer prozentualen Abnahme der Zuckermenge stellt man eine erhebliche absolute Zunahme und einen nur geringfügigen Anstieg der Zuckerkonzentration fest. Gerade das Verhalten der Zuckerkonzentration im Zellsaft läßt den deutlichen Unterschied zwischen *Ziziphora* und *Scabiosa* —

die nur im zeitlichen Ablauf ein verschiedenes Verhalten zeigen — einerseits und *Diarthron* andererseits erkennen. Ob in diesem Zusammenhang der Schleimgehalt von *Diarthron* von Einfluß ist, muß offen bleiben. Man ist allerdings versucht anzunehmen, daß die relativ lange Aufrechterhaltung eines geordneten Wasserhaushaltes auch mit dem hohen Schleimgehalt in Zusammenhang steht.

Die bei allen 3 Arten zu beobachtende starke Zunahme der Glucose mit zunehmender Dürrebelastung (bei *Ziziphora* vor dem Absterben) kann als Zunahme osmotisch wirksamer Substanz erklärt werden, wobei die Speicherung eines bestimmten Reservestoffs nicht von entscheidender Bedeutung für die Pflanze ist. Die Oligosaccharide zeigen bei *Ziziphora* genau das von GÖRING (1970) vorausgesagte Verhalten. Bei *Scabiosa* und *Diarthron* sind die Veränderungen weniger ausgeprägt. Berechnet man den Quotienten von Oligo- zu Monosacchariden (in Monosaccharideinheiten), so stellt man bei *Ziziphora* schon im Mai einen Anstieg auf über 1 fest. Anfang Juni wird ein Wert von ca. 1,5 erreicht, der dann — da kein geordneter Stoffwechsel mehr stattfindet — praktisch konstant bleibt. Bei *Diarthron* und *Scabiosa* ist ein Wert von > 1 erst Anfang Juni festzustellen; hier beobachtet man gegen Ende der Vegetationsperiode aber wieder eine Abnahme (bei *Scabiosa* wird Ende Juni wieder nahezu der Wert 1 erreicht). Die von GÖRING für derartige Fälle vermuteten stärkeren Effekte im Ionenhaushalt sind hier einmal durch das stärkere Absinken des K/Ca-Quotienten in dieser Zeit, sowie durch die starke Zunahme der Säurekonzentration angedeutet. Die plötzliche Erhöhung des Nitratspiegels wurde bereits erwähnt.

Vergleicht man die Analysendaten mit dem phänologischen Entwicklungsablauf, so ergeben sich gute Übereinstimmungen mit den beobachteten morphologischen und Wachstums-Daten. Das Ende positiver Stoffbilanz läßt sich recht genau angeben. Schon aus diesem Grunde war es sinnlos, über Ende Juni hinaus noch weitere Proben zu nehmen, ganz abgesehen davon, daß im Juli von allen drei Arten keine lebenden Individuen mehr angetroffen wurden. Wie aus Teil I (BRECKLE 1971) Abb. 5 ersichtlich ist, nimmt die Zahl grüner Blättchen gegen Ende rapide ab. Die assimilatorisch aktive Blattfläche wird beschleunigt verkleinert, da vor allem die großen Blättchen zuerst abgeworfen werden. Die Assimilationstätigkeit der Achsenorgane kann nur ganz unbedeutend sein, wie auch der plötzliche starke Abfall fast aller Kohlenhydrate in der zweiten Junihälfte zeigt (bei *Ziziphora* schon früher). Die Bildung weiterer Blüten und Früchte, die ähnlich wie bei *Scabiosa* fortschreitend kleiner angelegt werden, erfolgt wahrscheinlich durch interne Umlagerung noch vorhandener Reserven. Deren optimale Ausschöpfung ist aber unter Dürrebelastung offenbar nicht mehr möglich. Darauf deutet die Erhöhung des Nitratgehalts hin, die bei *Diarthron* Anfang, bei *Scabiosa* Ende des Monats Juni liegt. Das Stoffwechselgefüge gerät hier immer mehr ins Ungleichgewicht. Bei *Ziziphora* laufen diese Vorgänge früher und rascher ab. Im allgemeinen wird bei Pflanzen

im vegetativen Zustand ein höherer Nitratspiegel beobachtet, der bei Blühbeginn durch erhöhte Nitratreduktaseaktivität abgebaut wird (BAUER 1938, SCHNURBEIN 1967). Bei den von uns untersuchten Therophyten tritt dieser Effekt nicht auf, vielmehr bewirkt die Dürre gerade zur Blütezeit einen erhöhten Nitratspiegel.

Der Gehalt an Gesamt-Stickstoff nimmt, wie in vielen anderen Untersuchungen (vgl. z. B. SPECHT-JÜRGENSEN 1967; FLECK-GERNDT 1971), mit zunehmendem Alter anfangs langsam, bei Dürre stärker ab.

Die drei untersuchten Therophyten, die ja als Annuelle der Dürre ausweichen, indem sie in Form ihrer Samen überdauern, zeigen während ihrer aktiven Lebensphase keine typische Dürre-resistenz, aber auch keine ausgeprägte „drought avoidance“ im Sinne von LEVITT (1965). Innerhalb der z. B. von ORSHAN (1972), aber auch schon in früheren Arbeiten erwähnten Gliederung der Xerophyten in dürreflüchtende (Therophyten), dürreausweichende (z. B. Geophyten), dürreaushaltende und dürreresistente Arten gibt es große graduelle Unterschiede in den einzelnen Gruppen. So zeigen sich bei unseren Annuellen graduelle Unterschiede insofern, als etwa eine dickere Cuticula oder ein tieferes Wurzelsystem bei *Scabiosa* und *Diarthron* die mögliche Wachstumszeit um etliche Tage zu verlängern vermögen. Dabei gelingt nach unseren Ergebnissen den *Scabiosa*-Individuen die bessere „drought avoidance“. Die Verringerung der Transpiration durch frühzeitigen Spaltenschluß bei *Diarthron* fällt ebenfalls unter die Kategorie „drought avoidance“. Sie bedingt aber eine gewisse Dürretoleranz — soweit man bei Annuellen überhaupt davon sprechen kann. Diese äußert sich in einer physiologischen Anpassung auf Grund protoplasmatischer Eigenschaften, beeinflusst durch die osmotischen Verhältnisse, hohe Viskosität und kleinere Zellgröße. Daß bei diesem ganzen Problemkreis die Hitzeresistenz eine wichtige Rolle spielt, ergibt sich aus dem Auftreten von mittäglichen Bodentemperaturen ab Ende Mai an windstillen Tagen von mehr als 60° C. Die Folgen sind an dem sehr frühen Absterben der bodennahen Blätter zu erkennen, was dazu führt, daß bei *Scabiosa* kein eindeutiges Maximum der assimilatorisch aktiven Blattfläche auftritt. Bei *Scabiosa* und bei *Diarthron* wird gerade gegen Ende Mai die aktive Blattfläche durch Internodienstreckung von der heißen Bodenoberfläche weg verlagert.

Die Samenkeimung bei *Diarthron* und *Scabiosa* erfolgt erst nach vorausgegangener Frosteinwirkung. Bei *Ziziphora* scheint allerdings unter günstigen Bedingungen auch schon im Spätherbst Keimung möglich zu sein. So sind diese Therophyten in ihrem Entwicklungsgang dem kontinentalen Klimagang angepaßt.

Für die vielseitige technische Assistenz sowie für die Durchführung zahlreicher Analysen sei Fräulein IRMINGARD MEIER herzlich gedankt. Die Chlorid- und Sulfatanalysen führte Fräulein HEIDI LERCHE aus, die enzymatischen Stärkebestimmungen Fräulein BARBARA KÜHN, die Schleimgehalts-Untersuchungen Herr Stud.-Ref. F. NAGLSCHMID. Ihnen allen danken wir. Ganz besonders danken wir FRAU UTA BRECKLE für die unentbehrliche Hilfe bei den zeitraubenden Probenahmen im Gelände.

Zusammenfassung

Diarthron vesiculosum (FISCH. & C. A. MEY.) MEY. ist eine annuelle Thymelaeacee, von der KOROVIN angibt, daß sie die trockenen und heißen Sommer in den turkmenischen Wüsten lebend überdauere.

Wir haben in der Umgebung von Kabul neben *Diarthron* auch *Ziziphora tenuior* L. (Lamiaceae) und *Scabiosa olivieri* COULT. (Dipsacaceae) zum Vergleich näher untersucht. Ähnlich wie schon in Teil I die phänologischen, morphologischen und osmotischen Verhältnisse keinen Hinweis ergaben, der die russische Beobachtung hätte bestätigen können, zeigte sich auch bei den Untersuchungen der Ionenverhältnisse und des Kohlenhydrathaushaltes, daß alle drei untersuchten Annuellen wenige Wochen nach Ende der Frühjahrsregenperiode absterben. Dabei sind allerdings sowohl im Ionen- wie im Kohlenhydrathaushalt größere graduelle Unterschiede zwischen den drei Arten feststellbar.

Die Akkumulation an Mineralstoffen ist in den drei Arten recht unterschiedlich, die geringsten Gehalte weist *Diarthron* auf. Das steht in Verbindung mit dem relativ gut ausgeglichenen Wasserhaushalt. Der stenohydre Charakter zeigt sich auch im Kohlenhydrathaushalt: *Diarthron* vergilbt, bevor sie welkt, d. h. sie „verhungert“, bevor sie verdurstet. Die Bedeutung des Schleims in *Diarthron* ist noch offen. Bei *Ziziphora* dagegen bricht schon wenige Tage nach Einsetzen der Dürre der Stoffwechsel völlig zusammen. Noch vorhandene Reserven an Kohlenhydraten oder Proteinen verbleiben weitgehend ungenutzt in den welkenden Pflanzen. *Scabiosa* hingegen nähert sich in ihrem Verhalten eher *Diarthron*, und vermag dieses sogar noch zu übertreffen, indem sie durch einen anpassungsfähigeren Stoffwechsel das Absterben bis Ende Juni hinauszögern kann und bis zu diesem Zeitpunkt ständig noch Blütenstände neu anlegt.

Diarthron weist eine gewisse Sonderstellung auf, da bei ihm der Zuckeranteil am potentiellen osmotischen Druck im Laufe der Entwicklung abnimmt. Dies gilt entsprechend für den Zuckergehalt.

Geeignete Bezugssysteme der analysierten Inhaltsstoffe werden diskutiert. Der Gehalt an anorganischen Ionen wird auch in Anteilen des potentiellen osmotischen Drucks angegeben. Die Zusammensetzung der Pflanzen im Laufe ihrer raschen Entwicklung wird außerdem in absoluten Mengen ausgedrückt.

Summary

Diarthron vesiculosum (FISCH. & C. A. MEY.) MEY. is an annual Thymelaeaceae, of which KOROVIN reported that it endures the dry summer in the deserts of Turkmenistan in living condition.

In the surroundings of Kabul/Afghanistan we have investigated besides of *Diarthron*: *Ziziphora tenuior* L. (Lamiaceae) and *Scabiosa olivieri* COULT. (Dipsacaceae).

Neither the investigation of the phenological, morphological, and osmotic conditions (part I), nor the studies of the mineralic and carbohydrate

contents gave any confirmation for the Russian observation. However, the three investigated therophytes differ gradually in their behaviour against drought.

Diarthron shows the lowest mineralic contents. In contrast to the two other annuals in *Diarthron* the content of carbohydrates and their portion in osmotically effective substances decrease during the ontogeny. The importance of slime-content in *Diarthron* remains obscure.

Ziziphora is wilting earlier and more rapidly than the other two species, only a few days after the last rain.

Scabiosa shows a behaviour more similar to *Diarthron*, even gradually more tolerant to drought. Suitable relations and measures are discussed, able to express the results of the analyzed substances in a proper way. The concentrations of inorganic ions are expressed also as portions of the potential osmotic pressure of the cellsap. The composition of the plants during their ontogeny is given in absolute measure, too.

Literatur

- BAUER, J. 1938: Beiträge zur Physiologie der Ruderalpflanzen. — *Planta* 28: 383—428.
- BLIGH, E. G. & DYER, W. J. 1959: A rapid method of total lipid extraction and purification. — *Canad. J. Biochem. Physiol.* 37: 911—917.
- BRECKLE, S.-W. 1971 a: Ist *Diarthron vesiculosum* (Thymelaeaceae) ein ökologisches Rätsel? Studien an Therophyten in der Steppe von Kabul/Afghanistan. I. Allgemeines, Morphologie und Osmotische Verhältnisse. — *Bot. Jahrb. Syst.* 90: 550—561.
- 1971 b: Die Beeinflussung der Vegetation durch hügelbauende Ameisen (*Cataglyphis bicolor* FABRICIUS) auf der Dasht-i-Khoshi (Ost-Afghanistan). — *Ber. dt. bot. Ges.* 84: 1—18.
- BRECKLE, S.-W. & KULL, U. 1971: Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. I. *Quercus balout* GRIFFITH. — *Flora* 160: 43—59.
- DEKKER, R. F. M. & RICHARDS, G. N. 1971: Determination of starch in plant material. — *J. Sci. Food Agric.* 22: 441—444.
- EBELL, L. F. 1969: Specific total starch determinations in conifer tissues with glucose oxidase. — *Phytochemistry* 8: 25—36.
- FLECK-CERNDT, G. 1971: Untersuchungen über die Photosynthese alternder Blätter. — *Biol. Zentralbl.* 90: 479—506; 723—743.
- FLEMING, J. D. & PEGLER, M. F. 1963: The determination of glucose in the presence of maltose and isomaltose by a stable specific enzymic reagent. — *Analyst (London)* 88: 967—968.
- FORTESCUE, J. A. C. & MARTEN, G. G. 1970: Micronutrients: Forest Ecology and Systems Analysis. In REICHLER, D. E.: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. — *Ecol. Stud.* 1: 173—198.
- FRANZ, G. 1966: Die Schleimpolysaccharide von *Althaea officinalis* und *Malva sylvestris*. — *Planta med.* 14: 89—110.
- GÖRING, H. 1970: Zur Regulation des Zuckerspiegels in pflanzlichen Geweben. — *Biol. Zentralbl.* 89: 343—358.
- HORAK, O. & KINZEL, H. 1971: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. — *Österr. Bot. Z.* 119: 475—495.

- JEREMIAS, K. 1958: Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blättern von *Hedera helix* L. — *Planta* (Berl.) 52: 195—205.
- KINZEL, H. 1962: Zur Methodik der Analyse von pflanzlichen Zellsaftstoffen mit besonderer Berücksichtigung der organischen Säuren. — *J. Chromatogr.* 7: 493—506.
- KINZEL, H., BERGAUER, P. & WEISSENBOCK, G. 1967: Zur Methodik der flammenphotometrischen Bestimmung von Calcium und Magnesium in Pflanzenteilen. — *Z. Pflanzenphysiol.* 57: 209—222.
- KULL, U. 1965: Über das Vorkommen und das physiologische Verhalten der Sedoheptulose im Rahmen des Kohlenhydrathaushalts vegetativer Pflanzenteile. — *Beitr. Biol. Pflanzen* 41: 231—300.
- 1967: Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den Kohlenhydratgehalt einiger Crassulaceen. — *Planta* (Berl.) 72: 344—347.
- KULL, U. & BRECKLE, S.-W. 1972: Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. II. *Cercis griffithii* und *Pistacia cabulica*. — *Flora* 161: 586—603.
- LEVITT, J. 1965: The measurement of drought resistance. — *Arid Zone Research XXV*, UNESCO: p. 407—412.
- MCCREADY, R. M., GUGGOLZ, J., SILVEIRA, V. & OWENS, H. S. 1950: Determination of starch and amylose in vegetables. — *Analyt. Chem.* 22: 1156—1158.
- MERCK-Broschüre, o. J.: Komplexometrische Bestimmungsmethoden mit Titriplex. — E. Merck, Darmstadt 93 S. Nr. 10/2548/5/1271 L.
- MOORE, R. T., BRECKLE, S.-W. & CALDWELL, M. M. 1972: Mineral ion composition and osmotic relations of *Atriplex confertifolia* and *Eurotia lanata*. — *Oecologia* 11: 67—78.
- NIGHTINGALE, E. R. 1959: Rapid Spectrophotometric Determination of Manganese. — *Anal. Chem.* 31: 146—148.
- OLSEN, C. 1972: Selective ion absorption in various plant species and its ecological significance. — *Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg* 38: 399—422.
- ORSHAN, G. 1972: Morphological and physiological plasticity in relation to drought. — In: *Wildland Shrubs-Their Biology and Utilization*. — *Int. Sympos. Logan/Utah*; USDA Forest Service, Gen. Techn. Rep. INT-1 p. 245—254.
- PRIKLADOWIZKY, S. & APOLLONOW, A. 1928: Jodometrische Methode zur Bestimmung der Chloride. — *Biochem. Z.* 200: 135—144.
- RITTER-STUDNIČKA, H. 1971: Zellsaft-Analysen zum Problem der Serpentinvegetation. — *Österr. Bot. Z.* 119: 410—431.
- RODIN, L. E., BAZILEVICH, N. I. & MIROSHNICHENKO, YU. M. 1972: Productivity, energy conversion and mineral cycling. In: *Ecophysiological foundation of Ecosystems productivity in arid zone*. — *Internat. Sympos. USSR June, 7—19, Leningrad 1972*: 193—198.
- RUNGE, M. 1964: Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. — *Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Hamburg*; dito.: *Flora* 155: 353 (1965).
- SCHLICHTING, E. & BLUME, H. P. 1966: *Bodenkundliches Praktikum*. — Hamburg—Berlin: Parey, 210 S.
- SCHNURBEIN, C. v. 1967: Über den Anteil von Nitrat und Chlorid an der Zusammensetzung des Zellsaftes von Blütenpflanzen. — *Flora* (A) 158: 577—593.
- SPECHT-JÜRGENSEN, I. 1967: Untersuchungen über Stickstoffverbindungen und Chlorophyll während des Vergilbens der Laubblätter von *Ginkgo biloba*. I. Am Baum alternde Blätter. — *Flora* (A) 157: 426—453; II. Isolierte Laubblätter. — *Flora* (A) 157: 471—502.

STEUBING, L. 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. — 262 S. Berlin—Hamburg.

WAGNER, H. 1957: Beitrag zur Mikrobestimmung des Schwefels in organischen Substanzen. (Direkte Titration). — Mikrochim. Acta (Wien) 19—23.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 1. März 1973.

Anschrift der Verfasser:

Dr. SIEGMAR-W. BRECKLE, Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität Bonn. D 53 Bonn, Nuß-Allee 6.

Doz. Dr. ULRICH KULL, Biologisches Institut der Universität Stuttgart. D 7 Stuttgart 60, Ulmer Str. 277.