

Beiträge zur Ökologie der Laubmoose.

Von

Bernhard Kessler, Straßburg i. E.

Mit 1 Abbildung im Text.

Kapitel I.

Einleitung.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Versuch gemacht, einige der Bedingungen festzustellen, die für die Verbreitung der Laubmoose auf den verschiedenen Böden in Betracht kommen. Ausgangspunkt war die Frage, worauf die teilweise scharfe Sonderung der Arten in kalkliebende und kalkfeindliche beruht; denn es ist ungewiß, ob hier nur die Konkurrenz das Maßgebende ist, die erst in den späteren Entwicklungsstadien des Moospflänzchens eintritt, oder ob ein Einfluß des Bodens bereits auf die Keimung besteht und dadurch die Sonderung schon vor oder in den ersten Entwicklungsstadien getroffen wird.

Bei der Bewertung der im folgenden mitzuteilenden Ergebnisse ist die Schwierigkeit zu berücksichtigen, die sich bei jeder experimentellen Untersuchung ökologischer Fragen ergibt. Während in der Natur mit einem ganzen Komplex von Bedingungen zu rechnen ist, sind bei den Kulturversuchen alle diese Bedingungen kaum realisierbar, teils weil wir sie nicht alle kennen, teils weil wir sie wegen experimenteller Schwierigkeiten nicht herstellen können. Erweist sich demnach bei den Versuchen ein Faktor als nicht bestimmend, so ist damit nicht gesagt, daß er in der Natur keine Bedeutung hat, da er vielleicht hier zusammen mit anderen zum Teil ganz unbekanntem Faktoren wirkt. Wird dagegen in den Kulturen eine wirksame Bedingung aufgefunden, die auch am natürlichen Standort auftritt, so kann diese mit Recht als maßgebend betrachtet werden.

Wie schon hervorgehoben wurde, kann eine Einwirkung der Standortsfaktoren entweder auf die frühesten Stadien der Entwicklung stattfinden, also auf die Keimung, oder auf die mehr oder minder erwachsene Pflanze. Fassen wir den letzteren Fall ins Auge, so handelt es sich für die Verbreitung nicht allein darum,

daß eine Pflanze aufwächst, sondern auch wie und in welcher Umgebung; denn das Gedeihen wird immer ein beschränktes bleiben, wenn an einem Standort andere Arten konkurrieren, denen die Außenbedingungen besser zusagen. Für die Untersuchung dieser Frage müssen Beobachtung in der Natur und Experiment Hand in Hand gehen; sie lag zunächst nicht im Plane dieser Arbeit. Hier sollen vielmehr vornehmlich die Faktoren behandelt werden, die die Keimung beeinflussen und dadurch für die Verbreitung der Laubmoosarten ausschlaggebend sind.

Es mag zunächst ein kurzer Überblick der über die Keimung der Laubmoossporen vorliegenden Literatur gegeben werden, soweit sie hier in Frage kommt. Die erste eingehende Beschreibung mit Abbildungen findet sich bei Hedwig (9). Auf diese rein morphologische Arbeit folgten zahlreiche andere, die aber für die vorliegende Untersuchung wenig Interesse haben; eine historische Übersicht darüber findet sich bei Schöne (23). Eine Anregung zu physiologischen Untersuchungen wurde gegeben durch Borodin (2) im Jahre 1868. Dieser schnitt eine Frage an, die freilich bis heute noch nicht gelöst ist, nämlich ob die Sporen der Moose fähig sind, im Dunkeln auf anorganischem Substrat zu keimen. Borodin (2) selbst kam bei seinen Versuchen zu negativen Resultaten. Nach ihm ist das Licht zur Keimung unumgänglich nötig. Forest Heald (5) indessen zeigte, daß das Licht durch andere Faktoren ersetzt werden kann. Er erzielte nämlich im Dunkeln Keimung, wenn der Nährlösung Traubenzucker oder Pepton zugesetzt worden war. Dagegen konnte er durch andere Reizmittel, wie Erhöhung der Temperatur, Ätherisierung und verschiedene Metallsalze in großer Verdünnung, die auf das Wachstum stimulierend wirken, keine Keimung im Dunkeln erzielen. Demgegenüber vertritt Schulz (24) die Ansicht, daß das Licht durch keine anderen Faktoren ersetzbar ist, obwohl auch in seinen Dunkelkulturen bei Zuckersatz eine Keimung eintrat; denn er hält diese Keimung nur für ein anormales Anschwellen der Spore, weil der Zucker nicht assimiliert, sondern als Stärke gespeichert wird.

Im Jahre 1905 zeigte jedoch Treboux (25), daß die Keimung im Dunkeln auch auf rein anorganischer Nährlösung möglich ist, wenn auch die Kulturen in den zuckerhaltigen Nährlösungen einen Vorsprung aufweisen. Er mißt dieser Tatsache eine ökologische Bedeutung bei, da er glaubt, daß sich Protonemen vielleicht in der Natur gelegentlich saprophytisch zu ernähren vermögen und daß die Fähigkeit, bei schwacher Beleuchtung zu keimen, für die Verbreitung der Arten wichtig sein kann.

Die neueste Behandlung der Streitfrage findet sich bei Laage (10), der das Fehlschlagen früherer Dunkelkulturen auf die zu hohe Konzentration der Nährlösungen zurückführt. Er vermochte positive Erfolge in Dunkelkulturen durch bloßen Zusatz von Spuren von Kochsalz zum destillierten Wasser zu erzielen. Er glaubt daher, daß bei der Keimung die geringen osmotischen Druckwirkungen der dem Wasser zugesetzten Spuren von Nährsalzen das Maßgebende sind. An Sporen von *Funaria hygrometrica* konnte er fest-

stellen, daß die Keimkraft bei Lichtabschluß von den äußeren Bedingungen abhängig ist, unter denen sich die Sporen entwickelt haben. Eine Keimung im Dunkeln trat nur bei solchen Sporen ein, die er frischen, einem Gewächshause entstammenden Moosen entnommen hatte. Dagegen konnte er eine Keimung bei den Moosen, die von einem sehr trockenen, sonnigen Standort stammten, nicht erzielen. Auf die Arbeit Laages (10) wird noch zurückzukommen sein in Kapitel VIII.

Es sollen nun noch einige Arbeiten Erwähnung finden, die sich mit Ernährungsfragen des Protonemas und mit der Ausbildung und Funktion der Rhizoiden befassen.

Die Rhizoiden sind nach Paul (14) ihrer Hauptfunktion nach Haftorgane. Sie werden um so kürzer, je fester der Boden ist; so besitzen z. B. diejenigen Moose die längsten Rhizoiden, die auf reinem Sandboden und anderem wenig bindigen Boden wachsen. Hier fällt den Rhizoiden die Aufgabe zu, das Protonema gegen Verwehung oder dergl. zu schützen. Schöne (23) dagegen erhielt bei *Funaria* auch auf Wasserkultur Rhizoiden und widerspricht aus diesem Grunde der Auffassung Pauls (14), daß die Rhizoiden Haftorgane seien. Er erklärt die Entstehung der Rhizoiden bei *Funaria* allein aus dem gesteigerten Nährsalz-, speziell Nitratbedürfnis, und ihr Auftreten in Kulturen ohne Stickstoff oder ohne Phosphor charakterisiert nach ihm dieses Moos geradezu als Nitrat- oder Ruderalmoos.

Mit Ernährungsfragen des Protonemas beschäftigte sich Becquerel (1). Er machte Kulturversuche in eisen- und phosphorfreien Lösungen und fand, daß hierin die Sporen sich nicht weiterentwickelten. Nach ihm sind die folgenden zehn Elemente zur normalen Entwicklung des Protonemas notwendig, nämlich: N, Fe, S, P, Ca, Mg, K, C, O und H.

Eine Angabe über die Dauer der Keimfähigkeit machte Müller (Thurgau) (13). Er fand, daß die Keimfähigkeit nach 4 Jahre langem Liegen bei *Funaria hyyrometrica* noch ebenso stark war wie bei den „aus noch lebenden ungeöffneten Kapseln gewaltsam entleerten Sporen“. Daran anschließend mag erwähnt sein, daß es Schimper (21) sogar gelungen war, Moossporen, die 50 Jahre lang trocken gelegen hatten, zum Keimen zu bringen.

Kapitel II.

Methodisches.

Das bei meinen Untersuchungen verwendete Sporenmateriale wurde Moosen entnommen, die im Laufe der Jahre 1910—1912 gesammelt worden waren. Die Kapseln wurden in reifem Zustand abgeschnitten und in Papiertüten in einem von Laboratoriumsluft freien Gewächshause aufbewahrt.

Als Kulturgefäße wurden Reagenzgläser benutzt, die, wie alle bei den Untersuchungen verwendeten Gefäße, mit einer Lösung von Kaliumbichromat in konzentrierter Schwefelsäure gereinigt und

erst mit Leitungswasser, dann mit destilliertem Wasser nachgespült wurden. Diese gründliche Reinigung war deshalb nötig, weil die Sporen, wie wir nach einigen Angaben in der Literatur gesehen haben, zuweilen auf sehr geringe Spuren von Salzen usw. reagieren sollen.

Die Aussaat der Sporen wurde in der Weise vorgenommen, daß in jede Kultur Sporen aus mehreren Kapseln gesät wurden, um von Zufälligkeiten freie Resultate zu erhalten; denn es war anzunehmen, daß die Sporen verschiedener Kapseln nach Alter und Standort sich in der Keimung etwas verschieden verhalten würden.

Als Verschuß der Reagenzgläser dienten Wattepfropfen, die mit Seidenpapier umwickelt worden waren, um sowohl das Hineinfallen von Staub, als auch von Baumwollfäserchen zu verhindern. Durch diese Versuchsanordnungen wurden genügend gleichmäßige Bedingungen für die einzelnen Kulturen geschaffen.

Die Reagenzgläser wurden in einem nach Norden gelegenen Gewächshaus des Instituts aufgestellt und möglichst gleichmäßig beleuchtet. Vor der Einwirkung direkten Sonnenlichts, das nach Angaben von Schulz (24) auf die Sporen tödlich wirken soll, wurden die Kulturen durch eine am Ostfenster niedergelassene Jalousie geschützt. Die Lufttemperatur war nicht sehr großen Schwankungen ausgesetzt. Nach öfters wiederholten Beobachtungen schwankte sie zwischen 17° und 25°. Daß diese Schwankungen der Temperatur für die Keimung nicht von Einfluß sein konnten, wurde durch folgenden Versuch gezeigt.

Kulturen mit Sporen von *Funaria hygrometrica*, *Mnium hornum* und *Barbula muralis* wurden unter eine Glasglocke gesetzt, die ständig von Leitungswasser bespült wurde. Das Thermometer zeigte unter dieser Glasglocke konstant 17°; eine Kontrollkultur wurde bei 22° gehalten. In beiden Versuchen verlief die Keimung vollkommen unterschiedslos.

Zur Untersuchung, ob Keimung stattgefunden hatte, wurde der Inhalt der Reagenzgläser, der ungefähr ein Viertel des Volumens betrug, in ein Uhrglas ausgegossen und hierin bei schwacher Vergrößerung mikroskopisch untersucht. Die Notierung in den Versuchsprotokollen geschah in der Weise, daß sowohl Länge des Keimschlauchs, die nach Sporendurchmessern abgeschätzt wurde, als auch die Prozentzahl der gekeimten Sporen berücksichtigt wurden; in einigen Fällen wurde auch das Aussehen der Keimschläuche und die Ausbildung von Rhizoiden und Protonema näher notiert. Waren einige Kulturen bei der ersten Untersuchung nicht gekeimt, so wurde der Inhalt des Uhrglases wieder in das Reagenzglas zurückgegossen und es wurden bei späteren Untersuchungen auch die bereits vorher gekeimten Sporen wieder berücksichtigt, um so möglichst zuverlässiges Vergleichsmaterial zu erhalten.

Kapitel III.

Einfluß der Reaktion des Nährbodens auf die Keimung.

Es ist seit langem bekannt, daß die Reaktion der Böden verschieden ist. Vergleicht man die Standorte der Moose, so zeigt

sich, daß die einzelnen Arten oft auf bestimmte Böden beschränkt sind. Daher liegt die Frage nahe, ob diese Sonderung dadurch zu erklären ist, daß die Keimung der Sporen durch die Reaktion der Böden beeinflußt wird.

Bei der Untersuchung dieser Frage mußte ich zunächst feststellen, ob und in welcher Weise die Keimung der Moossporen durch verschiedene Reaktion des Nährbodens beeinflußt wird, da die wenigen Angaben in der Literatur schwankend sind. Nach Treboux (25) ziehen *Sphagnum* und *Dicranella cerviculata* saures Substrat vor. Laage (10) dagegen konnte in den schon früher erwähnten Versuchen keinen Einfluß der Reaktion auf die Keimung feststellen. Er variierte die Reaktion durch Verwendung von KH_2PO_4 , K_2HPO_4 und K_3PO_4 bei der Zusammensetzung der Nährlösung. Über den Einfluß von H- resp. OH-Ionen auf die Keimung finden sich bei A. Fischer (4) nähere Angaben, die sich allerdings nur auf die Samen einiger Phanerogamen beziehen. Fischer (4) experimentierte mit *Sagittaria sagittifolia* und *S. platyphylla* und fand, daß die Hydroxyl- und Wasserstoffionen als Keimungsreize wirken und daß die Samen in neutralen Salzlösungen nicht zur Keimung kommen. Fischer (4) vermutet, daß die Anregung zur Keimung in der durch die H- und OH-Ionen eingeleiteten Ionisation des zuvor nicht ionisierten ruhenden Plasmas beruht und daß eine Wirkung der Stoffe auf die Membran für die Erklärung nicht in Frage kommt.

Es soll gleich hier bemerkt werden, daß die Keimungsverhältnisse der Samen von Wasserpflanzen, wie sie Fischer festgestellt hat, von denen der Moossporen sich darin unterscheiden, daß dort neutrale Lösungen wirkungslos sind, während Moossporen in neutraler Lösung nachgewiesenermaßen keimen.

Um den Einfluß der Reaktion auf die Keimung der Laubmoossporen zu prüfen, war es nötig, zunächst als Ausgangslösung eine neutrale Nährlösung herzustellen. Dieser mußten dann verschiedene Mengen von Säure resp. Base zugesetzt werden, so daß man einen genauen Anhalt über die Stärke des sauren resp. basischen Charakters der Nährlösung haben konnte.

Zu diesem Zweck wurden folgende von Merck (Darmstadt) bezogene Salze im Liter dest. Wassers aufgelöst:

KNO_3	1 gr
MgSO_4	0,25 gr
$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	1 gr

Die durch die Anwesenheit des Monocalciumphosphats bedingte saure Reaktion der Nährlösung wurde aufgehoben durch Zufügen bestimmter Mengen $\frac{1}{10}$ normaler Kalilauge bis zur Neutralisation; als Indikator diente hierbei Lackmuslösung.

Der so hergestellten neutralen Grundlösung wurden in bestimmten Mengen $\frac{1}{10}$ normale Kalilauge resp. $\frac{1}{10}$ normale Salpetersäure hinzugefügt. Letztere war mittels Phenolphthalein auf die $\frac{1}{10}$ normale Kalilauge eingestellt worden. Das Mengenverhältnis

der zugesetzten Säure resp. Base betrug 1, 2, 4 und 6 ccm auf 100 ccm Nährlösung.

Bei der Herstellung der alkalischen Nährlösung war es nicht zu verhindern, daß das Magnesium als Hydroxyd ausfiel. Diese Ausfällung durch Zusatz von Ammoniak zu verhüten, wurde unterlassen, da die Sporen, wie einige Versuche zeigten, eine Anwesenheit von Ammoniak nicht zu ertragen scheinen. Die vorhandenen Spuren von gelöstem Magnesium genügten für die Ernährung der Sporen; denn dem Verbrauch entsprechend mußte neues Magnesium in Lösung gehen.

Durch diese Ausfällung des Magnesiums war es jedoch nicht zu verhindern, daß die neutrale Nährlösung bei Zusatz von KOH zunächst neutral blieb; denn die OH-Ionen wurden so lange zur Bildung des Magnesiumhydroxyds verbraucht, bis alles gelöste Magnesium ausgefällt worden war. So zeigten noch eine neutrale Reaktion diejenigen Nährlösungen, die 0,1 oder 0,2% $\frac{1}{10}$ normaler KOH enthielten; erst bei Zusatz von 4 ccm auf 100 ccm Nährlösung war eine Alkaleszenz festzustellen.

Es ist somit nicht möglich, Nährlösungen herzustellen, die bei gleichem Salzgehalt den gleichen Grad von Alkaleszenz bzw. Acidität aufweisen. Deshalb wurde außerdem destilliertes Wasser verwendet, dem gleiche Mengen von H- und OH-Ionen zugesetzt waren, d. h. es wurde KOH oder NaOH und HCl oder HNO₃ zugesetzt.

Bei der Bewertung der mit diesen Kulturen erzielten Resultate ist zu berücksichtigen, daß nur solche Arten eindeutig den Einfluß der Reaktion auf die Keimung zeigen können, die auf Nährsalze keine großen Ansprüche machen. Arten, die sehr auf Nährsalze angewiesen sind, werden in einer nährsalzfreien Lösung nicht keimen, wenn diese auch diejenige Reaktion zeigt, die in Kulturen mit Nährlösung eine Keimung hervorruft. Beide Versuchsreihen, die mit Nährlösung und die mit destilliertem Wasser, ergaben indessen im Prinzip die gleichen Resultate.

Wir können die untersuchten 33 Laubmoosarten nach dem Verhalten ihrer Sporen in den verschiedenen reagierenden Lösungen in Gruppen einteilen. Diese Gruppierung wurde möglichst umfassend vorgenommen, um einen Überblick darüber zu gewinnen, ob die Verbreitung der Laubmoose in der Natur durch die Reaktion der Böden bedingt ist.

Zunächst können in der später folgenden Tabelle leicht unterschieden werden Arten, die alkalisches Substrat, und solche, die saures Substrat vorziehen. Innerhalb dieser beiden großen Gruppen finden sich Arten, die alle möglichen Abstufungen zeigen, jedoch wiederum in zwei Gruppen eingeteilt werden können. Die Arten der einen Gruppe ziehen zwar das alkalische Medium vor, keimen aber auch noch in schwacher Säure und gedeihen sehr gut in neutraler Lösung. Die Arten der anderen Gruppe keimen sowohl in alkalischer als in saurer Lösung, scheinen aber — wie aus der kräftigeren Entwicklung des Protonemas zu entnehmen ist — saure Lösung zu bevorzugen.

Ich hatte so festgestellt, daß die Keimung der Laubmoos-

sporen durch die Reaktion der Lösung beeinflusst wird und zwar bei verschiedenen Moosarten in verschiedener Weise. Ich versuchte, zwischen diesem Verhalten und dem Standort der betr. Arten eine Beziehung aufzustellen und fand, daß die Sporenkeimung von Arten, die gleiche oder sehr ähnliche Böden bewohnen, durch die Reaktion der Lösung im gleichen Sinne beeinflusst wird.

Die Beziehungen, die sich hier ergaben, waren der Art, daß alle die Moose, die kalkhaltiges Gestein meiden, die saure oder neutrale Reaktion vorziehen, während die übrigen Moose, die auf kalkhaltigem Gestein leben oder doch wenigstens nicht auf kalkfreies beschränkt sind, durch alkalische Reaktion zur Keimung angeregt werden. Diejenigen Moose, die auf Kalkgestein angewiesen sind, zeigen ausgesprochenes Bedürfnis nach alkalischer Reaktion, die auf Moorboden wachsenden nach saurer Reaktion.

Wie schon erwähnt wurde, stehen diese hier aufgedeckten Beziehungen wiederum im Zusammenhang mit der Reaktion der Gesteine, auf denen die betr. Moosarten vorkommen. Um dies klarzulegen, wurde die Reaktion einzelner Gesteine und Böden geprüft. Die hierbei angewandte Methode war folgende: Die Gesteine wurden in einem eisernen Tiegel möglichst fein pulverisiert, von diesem Gesteinspulver je 10 gr abgewogen und mit 100 ccm dest. Wasser kalt aufgeschlemmt, wiederholt durchgeschüttelt und darauf etwa einen Monat in Standgefäßen stehen gelassen. Vor dem Filtrieren wurde nochmals durchgeschüttelt. Eine wahrscheinlich durch kolloidale Lösung hervorgerufene Trübung einiger Filtrate wurde vergeblich durch mehrmaliges Filtrieren zu beseitigen gesucht und daher vernachlässigt. Von diesen Lösungen wurden je 3 ccm in möglichst gleichweite und gleichhelle Reagenzgläser gegossen, die je 2 ccm verdünnter Lackmuslösung enthielten. Zum Vergleich wurden in einem Reagenzglas 2 ccm verd. Lackmuslösung mit 3 ccm dest. Wasser aufgefüllt. Nach der Stärke der Färbung wurden die einzelnen Reagenzgläser in einer Reihe angeordnet und wurde hierbei folgende Gruppierung gewählt:

Reaktion	Bodenart
sauer	Sphagnum-Polster, Moorhumus und Humus von granitischem Gestein
neutral	Porphyr und Buntsandstein
schwach alkalisch	Granit
stark alkalisch	Schiefer, Marmor und Muschelkalk

Bemerkenswert an diesen Ergebnissen ist, daß alle Gesteine, auch die sogenannten sauren Gesteine, d. h. solche, die mehr als 55% Kieselsäure enthalten, neutrale oder alkalische Reaktion zeigen. Die saure Reaktion tritt nur dort auf, wo entweder Humus- bzw. Sphagnumlagen vorhanden sind¹⁾ oder wo durch die Stoff-

¹⁾ Ramann (20) unterscheidet: 1. Absorptiv ungesättigte Böden (bisher „saure“ Böden). Es sind Böden humider Gebiete, reich an Humus oder

wechseltätigkeit der Bodenbakterien ein Überschuß an Säure entstanden ist. Nach Ramanns (19) Angaben ist freilich die Einschränkung zu machen, daß der Humus auf stark kalkhaltigem Gestein nicht diese saure Reaktion zeigt, da hier die Säuren durch die in Kalkgestein reichlich vorhandenen Basen neutralisiert werden. Hierdurch erklärt sich auch das ausnahmsweise Vorkommen kalkfeindlicher Moose in Kalkgebieten, indem diese Arten hier auf mit Humus bedecktem Boden gedeihen. Als Beispiel dafür mag erwähnt werden, daß ich im unteren Sefinental bei Mürren ein so ausgesprochen kalkfeindliches Moos wie *Sphagnum* in dem dortigen eocänen Kalkgebiet angetroffen habe, und zwar auf einer Humusdecke, die dem Kalk in etwa 5–10 cm dicker Schicht auflag.

Daß nun außer der Reaktion der Böden auch der Gehalt an löslichen Verbindungen von wesentlicher Bedeutung für die Verbreitung der Moosarten sein kann, ist anzunehmen und bei den Keimungskulturen in diesen Bodenfiltraten zu berücksichtigen. Diese Kulturen stellen den Versuch dar, das Verhalten der Moosporen in den Bodenfiltraten mit ihrem natürlichen Vorkommen zu vergleichen. Ein solcher Versuch ließ natürlich von vornherein keine vollkommene Übereinstimmung erwarten, da ja die Gesteinsfiltrate schließlich nicht die gleichen Bedingungen zur Keimung darbieten wie die Böden in der Natur. Vermutlich werden noch physikalische Bedingungen bei der Keimung auf den Böden mitsprechen. Aber auch chemisch werden sich in der Natur etwas andere Bedingungen ergeben als im Experiment. Denn erstens steht in der Natur ein Wasser zur Verfügung, das verschieden reich an Kohlensäure ist und dadurch eine verschieden starke salzlösende Wirkung hat. Dieser Umstand ist im Experiment nicht genau nachzuahmen, da man diesen veränderlichen Kohlensäuregehalt kaum wird feststellen können. Ferner ist zu bedenken, daß in der Natur neben dem lösenden kohlensäurehaltigen Wasser noch Pflanzensäuren zugegen sein können. Diese werden entweder von den Wurzeln ausgeschieden oder rühren von abgestorbenen Wurzelhaaren her. Auch die von Bakterien produzierten Säuren und die Veränderungen in den Böden durch Flechten und Pilze wären zu berücksichtigen. Jedenfalls sieht man schon aus dieser kleinen Zusammenstellung unkontrollierbarer oder schwer kontrollierbarer Faktoren, daß die Bedingungen des hier benutzten Gesteinsfiltrats von denen des anstehenden Gesteins oder der Bodenart ziemlich weit verschieden sein können. Immerhin erwiesen sich diese Versuche nicht als überflüssig; denn sie zeigen, von einigen noch zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, eine Abhängigkeit der Keimung von der Reaktion der Gesteinsfiltrate in Übereinstimmung mit den früheren Versuchen.

In der folgenden Übersicht bedeutet das Zeichen + normale Keimung, ++ besonders kräftige Keimung, (+) sehr schwache

kolloidem Ton. 2. Absorptiv gesättigte Böden a) neutral reagierende Böden, die jedoch wenig stabil sind; b) alkalische Böden. Hierher gehören die meisten Böden arider Gebiete und ferner sehr viele in guter Kultur befindliche Ackerböden.

Keimung, — keine Keimung. Das Zeichen 0 bedeutet, daß mit der betr. Lösung kein Versuch gemacht wurde.

Art	Standortsangaben nach Rabenhorst	Filtrate von					
		Moor- humus	Granit- humus	Bunt- sand- stein	Por- phyr	Granit	Mu- schel- kalk
<i>Sphagnum cymbifolium</i>	Moore	+	+	(+)	+	—	—
<i>Polytrichum commune</i>	Waldboden	+	+	+	+	(+)	—
	Kalk meidend						
<i>Polytrichum piliferum</i>	kieseliger Boden	+	+	+	+	(+)	—
<i>Pogonatum aloides</i>	" "	+	+	+	+	(+)	(+)
<i>Pogonatum urnigerum</i>	" "	+	+	++	+	+	(+)
<i>Tetraphis pellucida</i>	kalkfreie Felsen	—	+	+++	0	(+)	—
<i>Hedwigia ciliata</i>	kalkfr. Gesteine	+	+	+	+	+	(+)
<i>Racomitrium heterostichum</i>	kalkarme "	+	+++	(+)	+	+	—
<i>Bartramia pomiformis</i>	" Erde	++	+	+	0	(+)	(+)
<i>Bartramia Halleri</i>	" Gesteine	+	(+)	—	+	(+)	(+)
<i>Mnium hornum</i>	niemals auf Kalk	+	+	+	+	+	+
<i>Barbula subulata</i>	auf allen Gestein.	+	+++	+++	0	+	(+)
<i>Brachythecium Starkei</i>	kieselige "	+	+	+	+	+	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	auf allen Gestein.	(+)	+	+	+	+	(+)
<i>Hylocomium loreum</i>	Humus	+	+	+	+++	+	(+)
<i>Dicranum scoparium</i>	Wälder	(+)	+++	+	+	(+)	+
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	in Gewässern	+	+	+	+	+	+
<i>Brachythecium velutinum</i>	alle mögl. Substr.	+	+	+	+	+	+
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	Bäume, Steine	+	+	+	+	+	+
<i>Funaria hygrometrica</i>	alle mögl. Substr.	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
<i>Bryum caespiticium</i>	" " "	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
<i>Barbula muralis</i>	" " "	+	+	+	+	+	+
<i>Hypnum commutatum</i>	kalkhalt. Gestein	(+)	+	+	+	+	+
<i>Plagiopus Oederi</i>	Kalkfelsen	+	+	+++	+	+	+
<i>Grimmia pulvinata</i>	auch auf Kalk	(+)	(+)	+++	+	+	+++
<i>Orthotrichum saxatile</i>	kalkhalt. Gestein	(+)	—	(+)	—	—	+++

Anmerkung: Die Einteilung der Arten in 3 Gruppen findet ihre Erklärung bei der Besprechung der Versuche über den Einfluß der Reaktion auf Seite 368 und 369.

Bei Betrachtung der tabellarischen Übersicht ist zunächst wohl am auffallendsten, daß einige Arten in allen Lösungen vollkommen gleichmäßig keimen. Kleine Unterschiede bestanden freilich in der Keimung auf den verschiedenen Lösungen, könnten aber wegen ihrer Geringfügigkeit außer Acht gelassen werden. Die gleichmäßig gut keimenden Arten sind nun entweder solche Arten, die an feuchten Standorten stehen, oder solche, die in der Natur kein Gestein besonders bevorzugen. Zu den Feuchtigkeit liebenden Moosen gehört *Mnium hornum*, *Rhynchostegium rusciforme*, *Hypnum commutatum* und *Plagiopus Oederi*. Allgemein verbreitet sind *Brachythecium Starkei*, *Br. velutinum*, *Orthotrichum diaphanum* und *Barbula muralis*. Bei *Hypnum commutatum* ist zu bemerken, daß es als typisches Kalkmoos nur sehr schwach auf Moorhumusfiltrat keimt, dagegen recht kräftig in allen anderen Gesteinsfiltraten.

Wie es kommt, daß *Mnium hornum* auch auf Muschelkalkfiltrat gut keimt, obwohl es nach Rabenhorsts Standortangaben niemals auf Kalk vorkommen soll, konnte nicht aufgeklärt werden, Hier werden wohl in der Natur neben chemischen noch physikalische Bedingungen mitsprechen, vielleicht auch das Verhalten des erwachsenen Moospflänzchens.

Bei Vergleichung der Keimung der zehn ersten angeführten Arten, die kalkmeidend sind, und den beiden zuletzt angeführten fällt auf, daß die kalkmeidenden Arten in dem kalkreichen und stark alkalisch reagierenden Filtrat von Muschelkalk garnicht oder nur sehr schwach keimen, während sie auf Moor- und Granithumus gut keimen. Ausnahmen sind *Tetraphis pellucida*, das auf Moorhumus nicht, und *Bartramia Halleri*, das nur schwach auf Granithumus keimte. Im Gegensatz dazu zeigen fast alle Arten, die auf Kalk vorkommen oder auf diesen angewiesen sind, gute Keimung im Muschelkalkfiltrat. Bei *Grimmia pulvinata* ist schwache Keimung vorhanden auf den beiden Humusfiltraten, bei *Orthotrichum saxatile* auf Moorhumus schwache, auf Granithumus gar keine Keimung. Beide Arten kommen ja auch stets auf dem bloßen Felsen vor, niemals auf einer Humusdecke. Die schwache Keimung von *Hypnum commutatum* auf Moorhumus war schon erwähnt worden; hier liegt wohl lediglich ein Einfluß der Reaktion vor, da es sonst allgemein gut keimt. Das Kalkmoos *Plagiopus Oederi* zeichnete sich durch allgemein gute Keimung aus; es kommt an feuchten Standorten vor, was mit dem schon oben Gesagten übereinstimmt. Wie man diese allgemein gute Keimung der an feuchten Standorten stehenden Arten zu erklären hat, ist ungewiß.

Die übrigen untersuchten Arten zeigten kein deutliches Ergebnis; es waren dies außerdem auch Arten, die keine besondere Bodenart bevorzugen. Die Ergebnisse im einzelnen zu erläutern, hat wenig Wert, da ja, wie immer wieder hervorgehoben werden muß, auf diese Versuche durchaus kein großes Gewicht für die Erklärung der Verbreitung der Arten gelegt werden kann.

Es soll jetzt untersucht werden, inwieweit die Verbreitung der Moose von der sauren oder alkalischen Reaktion der Böden abhängt. In den Tabellen, die ich der besseren Übersicht wegen hier folgen lasse, soll die Reihenfolge der Arten innerhalb einer Gruppe keine graduellen Unterschiede ausdrücken.

I. Gruppe. Moose, die zur Keimung auf sauer reagierende Lösung angewiesen sind.

Art	Standort ¹⁾	Standort nach Rabenhorst
<i>Sphagnum cymbifolium</i>	Moor	Moore, Sümpfe
<i>Polytrichum commune</i>	Buntsandstein	feuchter Waldboden
<i>Polytrichum piliferum</i>	"	kieseligter Boden
<i>Pogonatum aloides</i>	"	kieseligter, kalkarmer Boden
<i>Pogonatum urnigerum</i>	Gneis	" Boden
<i>Tetraphis pellucida</i>	Buntsandstein	kalkfreie Felsen, modernde Stämme
<i>Dicranella heteromalla</i>	Buntsandstein und Gneis	kalkfreier, kieseligter Boden

¹⁾ Standort, von dem ich die Arten gesammelt habe,

Die Keimung einzelner Arten dieser Gruppe in alkalischer Lösung ist zwar möglich, aber schwach. Die entwickelten Keimschläuche hören in der Weiterentwicklung bald auf, während die in saurer Lösung entstandenen Protonemen kräftig grün sind und auch deutliche Weiterentwicklung zeigen.

Bezüglich der Standorte ist zu bemerken, daß diese Arten, wenigstens die *Polytricha*, stets auf Gesteinsgrus vorkommen, nicht auf dem festen unzersetzten Gestein selbst. Jedenfalls ist in dieser Gruppe eine vollkommene Übereinstimmung vorhanden zwischen Standort und Keimung erregender Reaktion; denn sämtliche Gesteine und Bodenarten zeigen nur saure, höchstens neutrale Reaktion.

II. Gruppe. Moose, die in alkalischer und auch in saurer Lösung zu keimen vermögen.

Art	Standort ¹⁾	Standort nach Rabenhorst
<i>Hylocomium loreum</i>	Granithumus	Humus und Lehmboden
<i>Hypnum Schreberi</i>	Granithumus	Waldboden, Wiesen
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Gneis	alle möglichen Substrate
<i>Brachythecium velutinum</i>	Baumstumpf	Erde, Steine, Bäume
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	Porphyry	in fließenden Gewässern
<i>Mnium punctatum</i>	—	auf allen Gesteinen
„ <i>hornum</i>	Gneis	kieselreiche Felsen, niemals Kalk
„ <i>undulatum</i>	Granitporphyry	auf allen Gesteinen
„ <i>rostratum</i>	Gneis	auf allen Gesteinen
<i>Racomitrium heterostichum</i>	Granit	kalkfreie oder kalkärmste Gesteine
„ <i>lanuginosum</i>	Granit	zersetztes Gestein, auch auf mit Humus bedecktem Kalk
<i>Barbula subulata</i>	Basalt u. Granitporphyry	auf allen Gesteinen
<i>Bartramia pomiformis</i>	Buntsandstein	kalkfreie oder kalkarme Erde
„ <i>Halleri</i>	Gneis	kalkarme Gesteine, auch auf mit Humus bedecktem Kalk
<i>Bryum argenteum</i>	Lehm	Ausstiche, Felsen
<i>Dicranum scoparium</i>	Porphyry u. Gneis	Wälder
<i>Hedwigia ciliata</i>	Granit	Gestein aller Art, doch nicht auf Kalk

Die Arten dieser Gruppe sind fast sämtlich Bewohner der sogenannten sauren Gesteine, d. h. der kieselsäurereichen Urgesteine. Entweder kommen sie direkt auf dem Felsen vor oder auf einer diesen bedeckenden Humusschicht. Die Reaktion dieser Böden wird also schwach sauer bis schwach alkalisch sein. Einzelne Arten kommen auch auf mit Humus bedecktem Kalk vor; hier wird jedoch die starke Alkalität des Gesteines durch die sogenannte Humussäure aufgehoben.

III. Gruppe. Moose, die auf alkalische Reaktion angewiesen sind, um keimen zu können, und die auch in schwacher Säure keine Vorbereitungen zur Keimung zeigen, sogar vielfach absterben.

¹⁾ Standort, von dem ich die Arten gesammelt habe.

Art	Standort ¹⁾	Standorte nach Rabenhorst
<i>Hypnum molluscum</i>	Kalk	kalkhaltiges Gestein
<i>Hypnum commutatum</i>	"	" "
<i>Barbula muralis</i>	"	" "
<i>Funaria hygrometrica</i>	"	allgemein verbreitet
<i>Bryum caespiticium</i>	—	
<i>Orthotrichum saxatile</i>	Kalk	kalkhaltiges Gestein
<i>Grimmia pulvinata</i>	"	trockne Felsen, auch auf Kalk
<i>Plagiopus Oederi</i>	"	feuchte Kalkfelsen

Die hier angeführten Arten kommen, wie die Tabelle zeigt, teils auf Kalkgestein vor, teils sind sie nach den Angaben der Floren allgemein verbreitet. Die Bezeichnung „allgemein verbreitet“ soll hier ausdrücken, daß die betreffenden Arten nicht auf besondere Böden angewiesen sind, sondern auf allen möglichen Substraten vorkommen. Zu bemerken ist jedoch, daß nach meinen Beobachtungen die sauer reagierenden Böden auszuschließen sind, da die drei in Betracht kommenden Arten weder auf Humus, noch in Gesellschaft von *Sphagnum* gefunden wurden.

An dieser Stelle mögen auch einige Beobachtungen Pfeffers (16) über Standortsverhältnisse der Moose mitgeteilt werden, die er in den rhätischen Alpen gemacht hat. Im oberen Rheintal fand Pfeffer (16) auf Granitblöcken ein kalkliebendes Moos, *Grimmia anodon*. Bei der näheren Untersuchung zeigte sich, daß der an dem Moosräschen hängende Detritus bei Behandlung mit Säuren aufbrauste, also kohlen-sauren Kalk enthielt.

Im Berninaheutal beobachtete er, daß einige Kieselmoose, z. B. *Grimmia mollis*, *Gr. unicolor* und *Racomitrium aciculare*, die hier an überrieselten kieselhaltigen Felsen wuchsen, genau nur soweit reichten, als das überrieselnde Wasser noch kein Kalkgestein zu passieren gehabt hatte. An den Stellen, wo das überrieselnde Wasser vorher über Kalkgestein geflossen war, fehlten die genannten Arten bei sonst gleichen Vegetationsverhältnissen.

Auf Gesteinen von verschiedener Zusammensetzung, aber von gleicher Reaktion wird für die Verbreitung der Arten die Konkurrenz mit verschiedenen Moosarten und mit anderen Pflanzen von Wichtigkeit sein. Nach Pfeffer (16) ist es dadurch möglich, daß eine Pflanzenart, die in einem bestimmten Gebiet eine Bodenart besonders bevorzugt, in einem anderen Gebiet einem ganz anders zusammengesetzten Substrat angehört.

Erwähnt sei endlich noch ein Versuch, der angestellt wurde, um zu entscheiden, ob die Sporen einer Art, die auf eine bestimmte Reaktion der Nährlösung angewiesen sind, aber in die entgegengesetzt reagierende Lösung gebracht wurden, bei späterer Umkehrung der Reaktion sofort keimen.

Es wurden hierzu zwei Arten benutzt, die ausschließlich auf saurer, resp. basischer Lösung zu keimen vermögen, nämlich *Funaria hygrometrica* und *Polytrichum commune*. Die *Funaria*-Sporen, die

¹⁾ Standort, von dem ich die Arten gesammelt habe.

nur in alkalischer und neutraler Lösung keimen, wurden in saure Lösung ausgesät, die Sporen von *Polytrichum*, die auf saures Substrat angewiesen sind, in alkalische Lösung. Sobald in der Kontrollkultur die *Funaria*-Sporen in der alkalischen, die *Polytrichum*-Sporen in der sauren Lösung gekeimt hatten, wurde die Reaktion der entgegengesetzt reagierenden Lösungen, in denen noch keine Keimung erfolgt war, durch Zufügen der doppelten Menge von alkalischer, resp. saurer Lösung, umgekehrt. Das Resultat war, daß alsbald die bisher nicht gekeimten Sporen normal auskeimten, wenn auch etwas verzögert, was wohl auf eine geringe Schädigung der Sporen durch die die Keimung verhindernde Reaktion zurückzuführen ist. Dagegen keimten *Funaria*-Sporen, die in saurer, und *Polytrichum*-Sporen, die in alkalischer Lösung dauernd blieben, gar nicht, selbst nicht nach 14 Tagen. Der Einfluß der Reaktion des Nährsubstrates auf die Sporenkeimung scheint mir damit endgültig bewiesen.

Anhangsweise sei hier noch eines Versuches gedacht, den v. Schönau (22) kürzlich ausgeführt hat. Er fand, daß *Polytrichum strictum*, das im Hochmoor neben den Torfmoosen gedeiht, mehr Säure verträgt als das hauptsächlich in Wäldern wachsende und nur zuweilen ins Hochmoor vordringende *Polytrichum commune*.

Zusammenfassend können wir sagen, daß einmal die einzelnen Moosarten sich in verschiedenen reagierenden Lösungen verschieden verhalten, und daß dieses unterschiedliche Verhalten in Beziehung steht zu der Reaktion der Böden, auf denen die betreffenden Arten vorkommen. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß für die Verbreitung der Moose die Reaktion der Böden ein wichtiger Faktor ist.

Kapitel IV.

Einfluß des Kalkes auf die Keimung.

Zur Entscheidung der Frage, inwieweit der Kalkgehalt für die Verbreitung der Arten — speziell für das gesonderte Auftreten einiger typischer Kiesel- resp. Kalkmoose — in Betracht kommen kann, wurden folgende Versuche gemacht: Zunächst wurden die Sporen in destilliertes Wasser und in Leitungswasser ausgesät; letzteres war stark kalkhaltig, es fielen z. B. bei Zugabe von Oxalsäure oder Natronlauge sofort dicke Flocken von Kalziumoxalat oder -hydroxyd aus. Da jedoch die Möglichkeit vorhanden war, daß eventuell auch Metalle, aus den Leitungsrohren stammend, zugegen sein und die Keimung beeinflussen konnten, wurden zur Kontrolle Versuche in verschiedenen konzentrierten Kalklösungen angesetzt. Zu diesem Zwecke wurden 1 g CaCO_3 [gefällter kohlen-saurer Kalk von Merck] in 1 Liter destilliertes Wasser gegeben und dann während einiger Stunden Kohlensäure eingeleitet, die im Kippschen Apparat durch Einwirkung von Salzsäure auf Marmor erzeugt wurde. Darnach wurde der nicht gelöste, resp. nicht in $\text{CaH}_2(\text{CO}_3)_2$ umgewandelte Teil des CaCO_3 abfiltriert und die so

erhaltene Lösung des Kalziumbikarbonats auf das zehn-, hundert- und tausendfache verdünnt. Um eventuell ein normales Protonemawachstum zu ermöglichen, wurde zu diesen Lösungen neutrale Nährlösung im Verhältnis 1:1 hinzugegeben. Diese hatte die gleiche Konzentration wie die bei den Versuchen über den Einfluß der Reaktion verwendete Nährlösung.

Die meisten Versuche zeigten nun deutlich die hemmende Wirkung des Kalkes, wie dies auch schon Treboux (25) festgestellt hatte, als er Versuche mit destilliertem und Leitungswasser machte. Er fand nämlich, daß die Keimung im destillierten Wasser besser vor sich geht, und schrieb dies dem hemmenden Einfluß des hohen CaCO_3 -Gehalts des Leitungswassers zu.

Die Resultate der Keimungsversuche in diesen Kalklösungen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die dabei verwendeten Zeichen haben folgende Bedeutung: — keine Keimung, (+) ganz schwache Keimung, + normale Keimung. In der Rubrik über das Verhalten der Sporen bei zunehmender Verdünnung der Kalziumbikarbonatlösung wurden folgende Zeichen verwendet; < Zunahme des Protonemawachstums, < sehr starke Zunahme, = kein deutlicher Einfluß, > Abnahme des Protonemawachstums. Die Arten wurden angeordnet nach den im vorigen Kapitel erwähnten drei Gruppen, um eine nochmalige Wiederholung der Standortsangaben zu ersparen.

Art	dest. Wasser	Leitungswasser	CaH ₂ (CO ₃) ₂ -Lösung + neutrale Nährlösung	
			konzentrierte CaH ₂ (CO ₃) ₂ -Lösung	zunehmende Verdünnung der CaH ₂ (CO ₃) ₂ -Lösung
<i>Polytrichum commune</i>	+	—	—	∧
„ <i>piliferum</i>	—	—	—	∧
<i>Pogonatum urnigerum</i>	(+)	—	(+)	∧
<i>Tetraphis pellucida</i>	(+)	—	—	∧
<i>Dicranella heteromalla</i>	—	—	—	∧
<i>Pogonatum aloides</i>	—	—	(+)	∧
<i>Hypnum cupressiforme</i>	—	—	—	∧
<i>Brachythecium velutinum</i>	+	—	(+)	∧
<i>Mnium hornum</i>	+	+	+	∧
„ <i>undulatum</i>	+	—	—	∧
<i>Bartramia pomiformis</i>	+	—	(+)	∧
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	(+)	(+)	(+)	∧
<i>Dicranum scoparium</i>	(+)	(+)	(+)	∧
<i>Barbula subulata</i>	—	—	+	∧
<i>Hedwigia ciliata</i>	(+)	—	—	∧
<i>Racomitrium heterostichum</i>	(+)	—	—	∧
<i>Hypnum Schreberi</i>	—	—	+	∧
<i>Brachythecium Starkei</i>	(+)	—	+	∧
<i>Funaria hygrometrica</i>	(+)	(+)	(+)	∧
<i>Hypnum commutatum</i>	(+)	+	—	∧
<i>Bryum caespiticium</i>	(+)	(+)	+	∧
<i>Orthotrichum saxatile</i>	—	—	+	∧
<i>Barbula muralis</i>	(+)	—	+	∧
<i>Plagiopus Oederi</i>	—	(+)	+	∧

Vergleicht man diese Tabelle mit den Ergebnissen des vorigen Kapitels, so erkennt man hier eine ähnliche Beziehung zwischen Standort und Einfluß kalkhaltiger Lösungen wie zwischen Standort und Einfluß der Reaktion. Die „Säuremoose“, d. h. diejenigen, die nur auf sauer reagierenden Substraten vorkommen und die sauer reagierende Nährlösung bevorzugen, keimen fast niemals in Leitungswasser und fast gar nicht in konzentrierter $\text{CaH}_2(\text{CO}_3)_2$ -Lösung. Bei zunehmender Verdünnung der Kalklösung ist bei ihnen eine deutliche Zunahme der Keimung zu konstatieren. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die Arten, die vorzugsweise in neutraler oder schwach alkalischer Nährlösung gedeihen. Sie kommen fast sämtlich nur auf kalkfreien oder doch sehr kalkarmen Gesteinen vor. Anders ist dies bei der Gruppe von Moosen, die auf kalkhaltige Böden angewiesen sind und in der Kultur ein ganz ausgesprochenes Bedürfnis nach alkalischer Reaktion zeigen. Hier finden wir sowohl in Leitungswasser als in konzentrierter Kalklösung Keimung. Bei zunehmender Verdünnung der Kalklösung zeigen zwei Arten, nämlich *Bryum caespiticium* und *Plagiopus Oederi* ein indifferentes Verhalten, während zwei Arten sogar eine gewisse hohe Kalkkonzentration zu verlangen scheinen, da sie mit zunehmender Verdünnung der Kalklösung weniger gut keimen. Für *Plagiopus Oederi* ist es noch sehr charakteristisch, daß es in Leitungswasser keimt, während die Keimung in destilliertem Wasser unterbleibt. Da dieses Moos auch in starker Kalziumbikarbonatlösung keimt, zeigt es aufs deutlichste an, daß es zur Keimung auf das Vorhandensein von Kalk angewiesen ist. Dasselbe wird auch für die übrigen Kalkmoose gelten.

Funaria hygrometrica zeigt mehr das Verhalten der zweiten Gruppe, ist ja auch nicht auf Kalk angewiesen. An diesem Beispiel sieht man, daß zwischen den einzelnen Gruppen von Arten vielfach Übergänge vorhanden sind. Dennoch wird das hier geschilderte Verhalten der Moosporen in Kalklösungen wesentlich mit beitragen zur Erklärung der Verbreitung der Arten auf den verschiedenen Böden. Einmal wird der Kalk auf die „Säuremoose“ direkt schädlich wirken und gar keine Keimung zulassen. In anderen Fällen wird der hohe Kalkgehalt zwar vertragen, aber die Protonemaentwicklung bleibt kümmerlich und es können solche Arten dann leicht überholt werden von anderen, die den Kalk sehr gut vertragen oder ihn direkt nötig haben zur Keimung.

Die Frage, ob das Kalzium als solches den oben geschilderten Einfluß hat oder nur die durch die Anwesenheit des Kalziumkarbonats bedingte alkalische Reaktion, kann nach den im vorigen Kapitel erwähnten Versuchen mit verdünnter Lauge dahin entschieden werden, daß die alkalische Reaktion das maßgebende ist. So keimte z. B. *Orthotrichum saxatile* sowohl in alkalischer Nährlösung als in verdünnter Lauge, zeigte also dadurch an, daß es keine besonderen Ansprüche auf Nährsalze machte; wenigstens war in den beiden Kulturen kein Unterschied in der Protonemaausbildung zu erkennen. Da im destillierten Wasser keine Keimung erfolgt,

wohl aber bei Zusatz von Kalilauge, und auch in stark kalkhaltigem Wasser gute Keimung eintritt, kann geschlossen werden, daß für das Verhalten auf Böden mit wechselndem Kalziumkarbonatgehalt die alkalische Reaktion den maßgebenden Einfluß ausübt.

Außer der hier gezeigten Abhängigkeit der Keimung von der Reaktion des Standortes resp. dessen Gehalt an kohlen saurem Kalk, muß noch der Einfluß des Kalkes auf die sich weiter entwickelnde Moospflanze berücksichtigt werden. In der Mehrzahl der Fälle wird zwar eine solche Entscheidung nicht mehr stattzufinden haben, da die Unterschiede in den Keimungen auf den verschiedenen Böden schon hinreichend die Arten sondern werden. Für einige schnell keimende Arten, die scheinbar auf allen möglichen Substraten zu keimen vermögen, wird jedoch das Verhalten der entwickelten Formen, sei es Protonema oder die junge Pflanze selbst, in Betracht zu ziehen sein. So ist z. B. *Mnium hornum* nach Rabenhorsts Standortsangaben niemals auf Kalk zu finden, und trotzdem keimt es ebensogut in stark kalkhaltigen Lösungen wie im destillierten Wasser.

Angaben über das Verhalten der erwachsenen Moospflanzen gegenüber dem Kalkgehalt resp. der alkalischen Reaktion finden sich in der Literatur nur bei Paul (15) und v. Schönau (22). Ersterer hat 8 Spezies *Sphagna* in Wasser kultiviert, das kohlen sauren Kalk in verschiedenen Konzentrationen enthielt, und fand, daß alle 8 Arten abstarben. Nach v. Schönau sind die Polytrichaceen in gleicher Weise wie die *Sphagna* gegen Alkalien sehr empfindlich. Bei sehr starker Alkaleszenz gehen die Pflanzen zu Grunde. Da auch eine Keimung von Sphagnum-Sporen in alkalischer Flüssigkeit garnicht, von Polytrichum-Sporen kaum vor sich geht, so ist wohl die Annahme berechtigt, daß sich sämtliche Entwicklungsstufen der Moose dem Kalkgehalt resp. der Alkaleszenz gegenüber gleichsinnig verhalten werden.

Kapitel V.

Kalkausscheidung.

Obwohl die hier mitzuteilenden Beobachtungen nicht die Keimung betreffen, wurden sie doch eingeschoben, weil sie Erweiterungen bringen zu der früher aufgeworfenen Frage über den Einfluß des Kalkgehalts der Böden auf die späteren Entwicklungsstadien der Moospflanze.

Ich bemerkte zufällig an den Blattspitzen einiger Moosarten, die zwecks Ausreifung der Sporen kultiviert wurden, weißliche bis gelbbräunliche Anhäufungen von kleinen Kristallen, die dem hexagonal-rhomboedrigen System angehören und als Kalziumkarbonatkristalle bestimmt wurden.

Bei einer genauen Durchsicht der kultivierten Arten zeigte sich, daß nicht alle Arten, trotz gleicher Behandlung, solche An-

häufungen von Kalkkristallen aufweisen. Das Ergebnis dieser Durchsicht mag die folgende Tabelle bringen.

I. Mit Kalkanhäufung.

Art	Standort nach Rabenhorst
<i>Polytrichum commune</i>	sandig-toniger, kalkfreier
<i>Pogonatum aloides</i>	kieseliger, kalkfreier
<i>Catharinea undulata</i>	Heiden, Laubwaldboden ¹⁾
<i>Dicranum scoparium</i>	allgemein verbreitet ¹⁾
<i>Dicranella subulata</i>	kalkfreier
„ <i>heteromalla</i>	„
<i>Bartramia pomiformis</i>	„ oder kalkarmer
„ <i>Halleri</i>	„ „ „

II. Ohne Kalkanhäufung.

Art	Standort nach Rabenhorst
<i>Mnium punctatum</i>	} auf allen Gesteinen vorkommend
<i>Barbula subulata</i>	
<i>Funaria hygrometrica</i>	
<i>Ceratodon purpureus</i>	
<i>Bryum argenteum</i>	
<i>Hypnum cupressiforme</i>	
<i>Brachythecium velutinum</i>	
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	

Vergleicht man die Standorte der in den beiden Gruppen stehenden Arten, so findet man, daß die Arten mit Kalkanhäufung in der Natur auf kalkfreie Böden angewiesen sind, während Arten, die auf kalkhaltigen Böden vorkommen oder keine besondere Bodenart bevorzugen, eine solche Anhäufung nicht zeigen. Demnach ist die hier beobachtete Erscheinung scharf zu trennen von den Inkrustationen, die die ganze Moospflanze überziehen und nur an kalkliebenden Arten auftreten. Solche Moose wachsen an Felsen, die von stark kalkhaltigem Wasser überrieselt werden. Inkrustationen dieser Art wurden beobachtet von Unger (26) an *Hypnum commutatum* und *Gymnostomum curvirostrum*. Pfeffer (17) führt außerdem noch an *Eucladium verticillatum* und *Trichostomum tophaceum*.

Die hier beobachtete Anhäufung von Kalkkristallen hat mit den Kalkinkrustationen schon deshalb nichts gemein, weil sie auf die Blattspitzen beschränkt ist. Aus diesem Grunde ist auch nicht anzunehmen, daß wir es hier mit einer Folge der CO₂-Assimilation zu tun haben. Auch eine kapillare Aufsaugung des

¹⁾ *Catharinea undulata* und *Dicranum scoparium* wurden von Gneis gesammelt.

Wassers durch die Blattspitzen, die ebenfalls das Auftreten von Kalkanhäufungen erklären könnte, kommt nicht in Betracht, weil die Blätter bei den später angeführten Versuchen garnicht mit den kalkhaltigen Lösungen benetzt wurden. Hier handelt es sich vielmehr um eine aktive Ausscheidung, die als Regulativ gegen den an sich schädlichen Kalkgehalt der Lösung resp. des Bodens betrachtet werden kann. Die betreffenden Arten fördern auf diese Weise einen schädlichen Stoff aus ihren Bahnen.

Über die physiologischen Verhältnisse wurden noch folgende Versuche angestellt. Ich setzte in kleine Gefäße eine bestimmte Anzahl von *Polytrichum*-Pflänzchen ein und hielt den einen Teil der Kulturen dunkel unter sonst gleichen Bedingungen. Die Gefäße wurden jeden zweiten Tag neu aufgefüllt mit folgenden Lösungen: Destilliertes Wasser, Leitungswasser, Lösungen von $\text{CaH}_2(\text{CO}_3)_2$, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und CaCl_2 , und zwar in verschiedenen Verdünnungen zu 0,1%, 0,01% und 0,001%. Kalkausscheidung zeigten nur die im Leitungswasser gewachsenen Pflänzchen, und zwar, wie schon oben erwähnt, sowohl die hell wie die dunkel gehaltenen Kulturen. In den übrigen Kalziumsalzlösungen trat dagegen keine Sekretion auf. In den stärkeren Konzentrationen zeigten die Blätter eine gelbe oder braune Verfärbung, zuweilen auch eine Zusammenkräuselung an den Gipfelteilen der Sprosse. Außerdem hörte hier das Wachstum auf, wie im Vergleich mit den Kulturen in destilliertem Wasser festgestellt werden konnte. Zuweilen trat auch in den Kulturen mit Leitungswasser eine schwache Braunfärbung der Blattspitzen ein. Die Erscheinung der Braunfärbung der Blätter fand auch Goebel (6): *Polytrichum commune* erhielt in Leitungswasser schwarze Blätter, während der Sproß weiterwuchs und nun grünbleibende, dem Wasserleben angepaßte Blätter ausbildete. Näher untersucht wurde diese Braunfärbung durch v. Schönau (22); er fand, daß sie in allen alkalisch reagierenden Flüssigkeiten auftritt und auf der Oxydation der in der Zellmembran enthaltenen Gerbstoffe beruht. Die Zellen der braun, resp. schwarz gefärbten Blätter blieben in seinen Versuchen, wenigstens eine Zeit lang, lebendig; sie enthielten normales Chlorophyll und Stärke, waren plasmolysierbar und zeigten die Fähigkeit, Protonemafäden zu entwickeln. In der Natur, wo nach dem Autor ebenfalls häufig eine Braunfärbung an Blättern von *Polytrichaceen* auftritt, soll die Oxydation der Gerbstoffe bedingt werden durch das Auftreten von Ammoniak, der sich unter dem Einfluß von Fäulnisbakterien entwickelt. Die auch v. Schönau (22) angegebene Tatsache, daß die Blätter schließlich doch zu Grunde gehen, mag in einer Giftwirkung liegen, in derselben Weise wie das für Lösungen eines einzelnen Salzes, z. B. von Magnesiumsalzen, auf chlorophyllhaltige Pflanzen durch Loew (11) gezeigt worden ist. Die weniger schädliche Wirkung des Leitungswassers dürfte also darauf beruhen, daß andere Salze, die ebenfalls darin gelöst sein werden, eine entgiftende Wirkung ausüben.

Die Kalkanhäufungen an den Blattspitzen zeigen sich zuweilen auch in der Natur, und man hat hier ebenfalls an eine Regulations-

tätigkeit der erwachsenen Pflanze zu denken. Im Kapitel über den Einfluß der Reaktion der Nährböden auf die Keimung haben wir gesehen, daß Keimung bei einzelnen sogenannten kalkfeindlichen Moosen auch in schwach alkalischer Lösung erfolgen kann. Sobald nun aus irgend einem Grunde keine Konkurrenz mit anderen Arten vorliegt, die auf diesen alkalischen Böden besser keimen und gedeihen, ist es wohl möglich, daß sonst kalkmeidende Arten auf kalkhaltigem Boden gedeihen. Der Überschuß an Kalk wird dann in der oben geschilderten Weise entfernt.

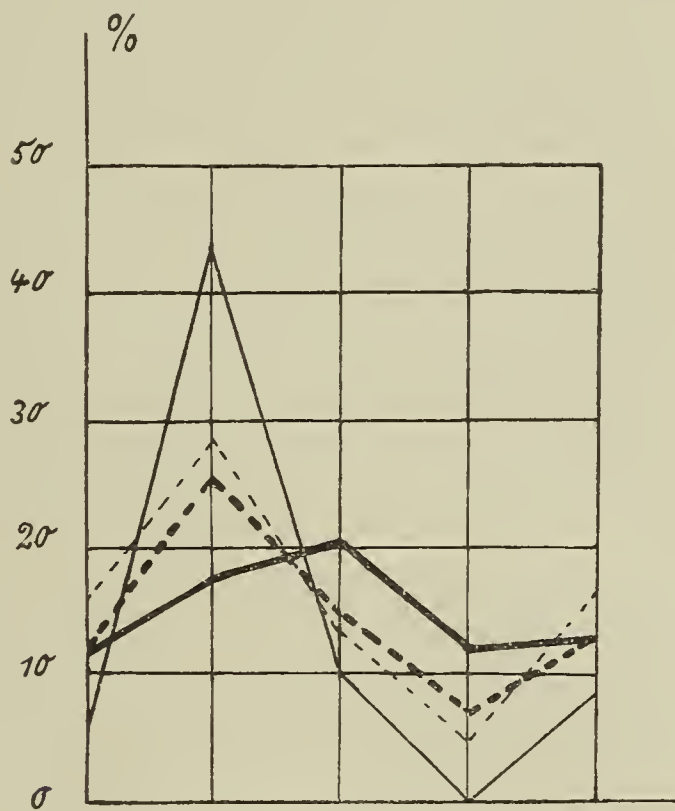
Kapitel VI.

Standort und Reifezeit.

Beim Einsammeln fruktifizierender Arten fiel mir auf, daß Moose an trockenen, sonnigen Standorten ihre Reifezeit im Frühling haben, vornehmlich in den Monaten April bis Juni, während Arten an weniger extremen Standorten keine bestimmte Jahreszeit in der Reife zu bevorzugen schienen. Es lag nahe, an eine Beziehung der Reifezeit zum Standort zu denken.

Um dieser Frage näherzutreten, mußte aber eine sehr viel größere Anzahl von Arten berücksichtigt werden, als zu den bisherigen Versuchen verwendet worden war. Ich benutzte dazu die Zusammenstellung von Grimme (7) und fügte hinzu Angaben über die Feuchtigkeitsverhältnisse der Standorte, wobei Rabenhorsts Kryptogamenflora benutzt wurde. Bei der Bewertung der dort angeführten Standorte hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse wurde angenommen, daß lichte Wälder, freie Erdplätze und Bäume als „mäßig trocken“, Dächer, Mauern und sonnige Felsen als „extrem trocken“ zu gelten haben. „Mäßig feucht“ wurden Wiesen, schattige Wälder und Schluchten genannt, „extrem feucht“ überrieselte und überspülte Felsen, Bachränder und Moore. Die in der Grimm'schen Tabelle enthaltenen Moose wurden nach diesen vier verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen ihrer Standorte geordnet. Aus der Zahl der in einem jeden Monat reifenden Arten wurden die Prozentzahlen der in den einzelnen Monaten reifenden Arten, bezogen auf die Zahl der in der ganzen Gruppe enthaltenen, berechnet. Auf Grund dieser Prozentzahlen wurden Kurven konstruiert, die die Verteilung der Reifezeiten der einzelnen Gruppen auf die Monate zeigten. Diese Kurven ergaben schon ein den beobachteten Verhältnissen ziemlich entsprechendes Bild. Sie zeigten jedoch vielfach Schwankungen, die dadurch hervorgerufen worden waren, daß die Angaben der Autoren über die Reifezeit der Sporen sehr verschieden sind, sobald eine Art während einer mehrere Monate umfassenden Periode zur Reife kommt. Grimme (7) gibt dafür mehrere Beispiele, von denen das über die Reifezeit von *Funaria hygrometrica* angeführt werden mag. Nach Limpricht

tritt Reife ein von Mai bis Juni, nach Milde im Sommer, nach v. Klinggräff von Frühjahr bis Herbst und nach Röhl von Januar bis Dezember. Diese Unterschiede in den Reifezeiten einer Art werden wohl durch Standortsverhältnisse und klimatische Verschiedenheiten bestimmt werden. Die Schwankungen in den Kurven wurden nun dadurch ausgeglichen, daß nicht die Verteilung der Reifezeiten auf die Monate, sondern auf die Jahreszeiten zugrunde gelegt wurde. Bei der graphischen Darstellung wurden auf der Abscisse die Jahreszeiten, auf der Ordinate die Prozentzahlen der jeweils zur Reife kommenden Arten eingetragen.



Winter, Frühling, Sommer, Herbst, Winter.

— extrem feucht. - - - - mäßig feucht. - - - - mäßig trocken.
 - - - - - extrem trocken.

Bei Betrachtung der Kurven fällt sofort auf, daß Maximum und Minimum derjenigen Kurve, die die Reifezeit der Arten von extrem trockenen Standorten angibt, viel schärfer auseinandergehen als bei den anderen Kurven. Der Höhepunkt der Kurve fällt in den Frühling, der Tiefpunkt in den Herbst, wo er fast Null erreicht. Die Ausschläge sind am geringsten bei der „extrem feucht“ Kurve; die übrigen vermitteln zwischen diesen Extremen. Mit der Zunahme der Feuchtigkeit des Standortes wird also die Verteilung der Reifezeiten auf das Jahr eine gleichförmigere, oder die Bevorzugung einer bestimmten Jahreszeit zur Reifung der Sporen wird immer geringer. Bemerkenswert ist noch, daß die „extrem feucht“ Kurve ihren Höhepunkt nicht mehr im Frühjahr erreicht, sondern erst im Sommer, und daß im Sommer und Herbst

eine Zunahme der Zahl der reifenden Arten mit Zunahme der Feuchtigkeit des Standortes stattfindet.

Es liegt nahe, daran zu denken, daß die angegebene Verteilung der Reifezeiten mit der Feuchtigkeit der Böden im Zusammenhang steht. Was zunächst den jährlichen Gang der Niederschläge anlangt, so hat dieser nach Hann (8) im Binnenlande sein Maximum im Sommer, das Minimum im Winter. „Im allgemeinen nehmen die Frühjahrs- und Sommerregen landeinwärts zu, die Herbst- und Winterregen dagegen ab.“

Über den jährlichen Gang der Bodenfeuchtigkeit sagt Ramann (20) folgendes: „Verfolgt man die Wasserverteilung im Boden während der Vegetationszeit, so ergibt sich beim Erwachen der Vegetation eine rasche Abnahme des Wassergehaltes. Diese schreitet, wenn auch gemäßigt durch die reichlichen sommerlichen Niederschläge, fortwährend fort und im Herbst, in Mitteleuropa wohl übereinstimmend im September und Anfang Oktober, zeigen die Böden den geringsten Wassergehalt. In der kühleren Jahreszeit ist die Verdunstung wesentlich herabgesetzt. Die Abnahme der Temperatur, die hohe relative Feuchtigkeit der Luft und nicht am wenigsten das Erlöschen der Vegetation veranlassen ein Überwiegen der zugeführten Feuchtigkeit über die durch Verdunstung verbrauchte. Der Boden sättigt sich allmählich mit Wasser und erreicht in der Zeit von Februar bis April den höchsten Gehalt.“

Die feuchten, schattigen Böden sind im Vergleich zu den trocknen Standorten weniger Schwankungen der Bodenfeuchtigkeit ausgesetzt, da hier die Verdunstung sehr beschränkt ist. Die Moose, die an solchen Stellen wachsen, brauchen deshalb ihre Reifezeit nicht in besondere Jahreszeiten zu verlegen; ihre Sporen werden zu allen Zeiten genügend Feuchtigkeit zum Keimen vorfinden. In den Sommermonaten reift eine größere Zahl deshalb, weil zu der Zeit die Niederschläge am ergiebigsten sind. Wesentlich anders ist dies bei den Moosen von trockenen Standorten. Solche Böden sind der Verdunstung stark ausgesetzt. Der jährliche Gang der Bodenfeuchtigkeit muß hier eine weit größere Bedeutung haben. Zwar liegt das Maximum der Bodenfeuchtigkeit in den Monaten Februar bis April etwas früher als die Reifezeit der Moose von trocknen Standorten, doch geht die Abnahme der Bodenfeuchtigkeit wegen der Zunahme der Niederschläge zunächst noch langsam vor sich. Die Zeit zwischen den Maxima der Bodenfeuchtigkeit und der Niederschlagsmengen erscheint daher für eine Ausstreuung der Sporen recht günstig. Im Herbst, wo die Bodenfeuchtigkeit ihren geringsten Grad aufweist, ist die Kurve der Reifezeiten dieser Moose fast auf Null gesunken. Das Ergebnis dieser Untersuchungen ist demnach, daß die Reifezeiten der Sporen an den verschiedenen Standorten den dort herrschenden Feuchtigkeitsverhältnissen angepaßt sind. Den ausgestreuten Sporen wird dadurch die schnellste Keimungsmöglichkeit verschafft und so für die Verbreitung der Art gesorgt.

Kapitel VII.

Spezifisches Gewicht der Sporen und Keimungsgeschwindigkeit.

Bei der Untersuchung der Sporenkeimung fiel mir auf, daß den Sporen der an trocknen Felsen wachsenden Moosarten zwei Eigentümlichkeiten zukommen: Größere spezifische Schwere und sehr langsame Entwicklung des Keimschlauches. Sie sinken, unabhängig davon, ob sie gekeimt haben oder nicht und in welcher Lösung sie sich befinden, sämtlich auf den Boden des Reagenzglases, während die Sporen der übrigen Moose stets auf der Oberfläche der Lösung schwimmen. Wird der Inhalt des Reagenzglases in das Uhrglas ausgegossen, so sinken auch hierin die Sporen der felsbewohnenden Arten auf den Boden hinab. Bemerkenswert ist, daß es nur die Sporen von Arten sind, die an trocknen Felsen vorkommen, während die der an feuchten oder überrieselten Felsen stehenden Arten diese Erscheinungen nicht zeigen. Leider hatte ich auf diese Tatsache des Untersinkens der Sporen von Felsmoosen nicht gleich von Beginn der Untersuchungen an geachtet, und es fehlen daher in der hierüber aufgestellten Übersicht einzelne Arten, von denen Sporenmaterial nicht mehr zur Verfügung stand.

Arten mit untersinkenden Sporen	Standort nach Rabenhorst
<i>Barbula muralis</i>	Mauern, sonnige Felsen
<i>Grimmia pulvinata</i>	trockene Felsen aller Art
<i>Orthotrichum saxatile</i>	kalkhaltiges Gestein
<i>Hedwigia ciliata</i>	Steine und Felsen aller Art
<i>Racomitrium heterostichum</i>	kalkfreie Gesteine, trockene Lagen
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	Bäume, Gestein
Arten mit schwimmenden Sporen	Standort nach Rabenhorst
<i>Mnium undulatum</i>	feuchte Orte, Bachufer
„ <i>hornum</i>	feuchte Orte
„ <i>rostratum</i>	feuchte Orte
„ <i>punctatum</i>	feuchte Orte
<i>Tetraphis pellucida</i>	nasse Felswände, morsche Stämme
<i>Dicranum scoparium</i>	in Wäldern
<i>Barbula subulata</i>	beschattete Stellen
<i>Funaria hygrometrica</i>	feuchte und trockene Orte
<i>Polytrichum commune</i>	feuchte Orte
<i>Polytrichum piliferum</i>	sandige, trockne Stellen
<i>Pogonatum urnigerum</i>	feuchter Sand
<i>Bryum argenteum</i>	steinige Abhänge, Erde
„ <i>caespiticium</i>	trockene und feuchte Stellen
<i>Bartramia pomiformis</i>	schattige Stellen
„ <i>Halleri</i>	feuchte, schattige Felsen
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	in fließenden Gewässern
<i>Hypnum commutatum</i>	feuchte, überrieselte Felsen
„ <i>molluscum</i>	feuchte, überrieselte Felsen
„ <i>cupressiforme</i>	alle möglichen Substrate
<i>Hylocomium loreum</i>	schattige Wälder
„ <i>Schreberi</i>	trockner Waldboden, Wiesen
<i>Brachythecium velutinum</i>	Gebüsch, Wälder, Steine
<i>Plagiopus Oederi</i>	beschattete feuchte Felsen

Es entstand nun die Frage, ob dieser Unterschied im Verhalten der Moose von trocknen Felsen von dem der übrigen Arten auf die größere spezifische Schwere der Sporen an sich zurückzuführen ist oder ob die Sporen der übrigen Arten, obwohl von gleichem spezifischen Gewicht, vermöge einer besonderen Membranzstruktur Luft festhalten und dadurch leichter werden. Wäre letzteres der Fall, so mußte es möglich sein, die Sporen dadurch zum Untersinken zu bringen, daß man die an ihnen haftende Luft durch Evakuieren entfernte. Sie wurden zu diesem Zweck im Uhrschildchen in dest. Wasser gesät und dann unter den Rezipienten einer Wasserstrahlpumpe gestellt. Trotz Stehenlassens während einiger Stunden unter dem Rezipienten und öfters wiederholten Auspumpens war es nicht möglich, die schwimmenden Sporen zum Untersinken zu bringen. Daß keine Luft an der Membran enthalten ist, wurde auch festgestellt bei der Untersuchung der schwimmenden Sporen auf einem erwärmbaren Objektisch. Es konnte keine Entwicklung von Luftbläschen konstatiert werden.

Die Fähigkeit zum Schwimmen könnte ferner durch einen Gehalt an Öl bedingt werden. In diesem Falle mußten die Sporen nach dem Herauslösen des Öles untersinken. Die Sporen wurden zuerst behandelt mit Äther, Alkohol und Chloroform bei gew. Temperatur. Sobald diese Stoffe verdunstet waren, wurde Wasser hinzugegossen. Die Sporen sanken jedoch nicht unter. Wirkten aber Äther, Alkohol und Chloroform bei ihren Siedetemperaturen ein, so sanken die Sporen bei späterem Wasseraufguß sofort unter, ebenso nach Behandlung mit heißem Wasser. Da die Membranschaffenheit der so zum Untersinken gebrachten Sporen von der schwimmenden Sporen nicht verschieden ist, da ferner aus den erwähnten Reaktionen auf die Natur des Stoffes, der die Herabsetzung des spez. Gewichtes bedingen könnte, kein bestimmter Schluß gezogen werden kann, so soll hier nur die Tatsache festgestellt, jedoch keine Erklärung gegeben werden.

Den Unterschied der verschiedenen spez. Schwere zeigte sehr deutlich der folgende Versuch. In einem Reagenzglas wurden Glyzerin, gefärbtes Wasser und Alkohol vorsichtig übereinandergeschichtet und Sporen von *Barbula subulata* und *B. muralis* hineingesät. Erstere Art wächst an schattigen, erdigen Abhängen oder auf erdbedeckten Felsen, während *B. muralis* nur auf Gestein z. B. an Mauern und sonnigen Felsen vorkommt. Die Sporen sanken zunächst sämtlich durch die Alkoholschicht hindurch; darauf differenzierten sie sich, indem die Sporen von *B. muralis* bis in die Grenzzone von Wasser und Glyzerin hinuntersanken, während die Sporen von *B. subulata* in einer höheren Lage im Wasser suspendiert blieben. Man konnte nunmehr deutlich die von den Sporen gebildeten zwei Ringe beobachten.

Dies Verhalten ist interessant, wenn man es vergleicht mit den Beobachtungen, die über die gleiche Erscheinung bei Sporen einiger Lycopodiumarten vorliegen, und mit den hierüber angestellten biologischen Deutungen. Denn auch bei den Moosen scheint eine

biologische Beziehung zwischen dem Untersinken und dem Standort zu bestehen, da ja, wie die Beobachtungen zeigten, das Untersinken nur auf die Arten von trocknen Felsen beschränkt ist. Über das Verhalten der Lycopodiumsporen sind zwei Ansichten ausgesprochen worden. Lüstner (12) nimmt an, daß die unbenetzbaren, also schwimmenden Sporen leichter in den Boden eindringen könnten; denn wenn die Sporen in den zeitweise zwischen den Bodenpartikelchen befindlichen Wassersäulen untersinken würden, könnten sie häufig durch Bodenteilchen festgehalten werden. Burggeff (3) dagegen erwies durch das Experiment, daß im Gegenteil die benetzbaren Sporen in den Boden eindringen, unbenetzbare aber nicht.

Die für die Moossporen aufgefundene Tatsache kann für die Verbreitung der Arten dadurch wichtig sein, daß die Sporen der Arten, die an trocknen, sonnigen Felsen wachsen, durch ihr Untersinken befähigt werden, bei Benetzung des Felsens in die feinen Poren des Gesteins hinabzusinken. Die Sporen der übrigen Moose dagegen, die ebenfalls an diese Felsen herangeweht worden sind, werden durch das abfließende Wasser mit fortgeführt.

Für die Sonderung der Arten nach den Feuchtigkeitsverhältnissen der Böden kommt noch in Betracht, daß überhaupt die Verbreitungsmöglichkeit der Sporen verschieden sein wird. An trocknen Standorten pflegt größere Luftbewegung zu herrschen als an feuchten. Daher wird die Verbreitung der Sporen dort eine größere sein als hier. Die Erwartung, daß die Arten, deren Sporen am weitesten verbreitet werden, an allen Standorten dominieren müßten, wird durch die Beobachtung nicht bestätigt.

Der Grund für das Fehlen der Moose von trocknen Standorten auf feuchten Böden liegt in der zweiten Eigentümlichkeit dieser Arten. Ihre Keimung verläuft bedeutend langsamer als die der Arten von feuchten Standorten. Wenn somit die Sporen nach feuchten Standorten gelangen, so ist anzunehmen, daß die jungen Pflänzchen von den dort vorkommenden schneller keimenden und rascher wachsenden Moosen überwuchert und unterdrückt werden. Folgende Tabelle soll über die Keimungsgeschwindigkeit verschiedener Arten einen Überblick geben. Sie wurde in der Weise aufgestellt, daß für jede Art die in einer bestimmten Anzahl von Tagen erreichte Keimschlauchlänge, geschätzt nach Sporendurchmessern, notiert wurde.

Um hieraus ein Vergleichsmaterial zu erhalten, wurden die Keimlängen durch die Zahl der Tage, bis zu der diese Länge erreicht worden war, dividiert. Ferner wurden für jede Art aus mehreren Versuchsprotokollen die Durchschnittswerte berechnet, da die Entwicklung der Keimschläuche einer Art in verschiedenen Lösungen nicht ganz gleich erfolgte. Auch konnte die in einem bestimmten Zeitraum erreichte Keimschlauchlänge vom Zustand der Sporen abhängig sein. Nach diesen Werten wurden die einzelnen Arten in Gruppen zusammengestellt.

I. Gruppe der Arten, die am langsamsten keimen.

Art	Standort
<i>Orthotrichum saxatile</i>	} trocken
„ <i>affine</i>	
„ <i>diaphanum</i>	
<i>Grimmia pulvinata</i>	
<i>Hedwigia ciliata</i>	
<i>Racomitrium heterostichum</i>	
„ <i>lanuginosum</i>	
<i>Barbula muralis</i>	
<i>Polytrichum piliferum</i>	
<i>Pogonatum aloides</i>	

II. Gruppe der Arten, die weniger langsam keimen.

Art	Standort
<i>Brachythecium velutinum</i>	mäßig trocken
„ <i>Starkei</i>	mäßig trocken
<i>Hypnum cupressiforme</i>	trocken oder feucht
<i>Barbula subulata</i>	mäßig trocken
<i>Bryum argenteum</i>	trocken
<i>Tetraphis pellucida</i>	feucht
<i>Polytrichum commune</i>	feucht

III. Gruppe der ziemlich schnell keimenden Arten.

Art	Standort
<i>Bryum caespiticium</i>	trocken oder feucht
<i>Funaria hygrometrica</i>	trocken oder feucht
<i>Dicranella heteromalla</i>	mäßig feucht
<i>Hypnum molluscum</i>	feucht
„ <i>commutatatum</i>	feucht

IV. Gruppe der Arten, die am schnellsten keimen.

Art	Standort
<i>Bartramia pomiformis</i>	mäßig feucht
„ <i>Halleri</i>	feucht
<i>Plagiopus Oederi</i>	feucht
<i>Mnium punctatum</i>	feucht oder naß
„ <i>undulatum</i>	feucht oder naß
„ <i>hornum</i>	feucht oder naß
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	naß

Die hier festgestellten Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Keimschläuche sind zum Teil ganz bedeutende.

Die an trocknen Standorten wachsenden Arten zeigen erst nach Verlauf einer Woche einen Keimschlauch von einfachem Sporendurchmesser. Arten von feuchten Böden erreichen bereits nach 3 oder 4 Tagen eine Keimschlauchlänge von 10 – 12fachem Sporendurchmesser. Die beiden anderen Gruppen bilden die Übergänge zwischen diesen Extremen.

Merkwürdig ist die langsame Keimung der *Polytricha* und von *Tetraphis pellucida*, obwohl diese zum Teil an feuchten Orten vorkommen. Eine solche Ausnahme bildet auch *Sphagnum*. Wie früher gezeigt wurde, sind diese Arten sämtlich auf saure Substrate angewiesen. Man kann deshalb annehmen, daß diese Moose gar nicht in eine Konkurrenz mit schnell keimenden Arten gelangen. Sie können auf diese Anpassung verzichten, da sie durch das von ihnen bevorzugte Medium schon genügend vor der Konkurrenz anderer Arten geschützt sind. Bei den übrigen Sporen, die zur Keimung auf neutrale oder alkalische Lösung angewiesen sind, muß die Verschiedenheit in der Ausbildungsschnelligkeit des Keimschlauches von großem Einfluß auf die Verbreitung der Arten sein. Man muß zugeben, daß diese Unterschiede in der Natur vielleicht nicht ganz so groß sind; es ist jedoch kaum anzunehmen, daß sie gänzlich in der Natur fehlen, da die im Experiment beobachteten Unterschiede recht bedeutend sind.

Eine Einteilung der Moosarten nach diesen Gesichtspunkten erleichtert jedenfalls wesentlich das Verständnis für die Verbreitung der Moose hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse der Standorte.

Kapitel VIII.

Einfluß von Dunkelheit und Vorerwärmung der Sporen auf die Keimung.

Zum Schluß mögen noch einige Versuche über den Einfluß der Dunkelheit und der Vorerwärmung auf die Keimung mitgeteilt werden.

Die Dunkelkultur in anorganischer Lösung ist schon lange Zeit das Streitobjekt vieler Forscher. Während Borodin (2), Forest Heald (5) und Schulz (24) bei Moossporen im Dunkeln in anorganischer Kultur keine Keimung erzielen konnten, gelang dies Laage (10) und Treboux (25). Ersterer glaubte auch feststellen zu können, daß die Fähigkeit zur Keimung im Dunkeln vom Standort des betr. Moooses abhinge. Er schloß dies aus dem mit *Funaria hygrometrica* angestellten Versuch, der in der Einleitung bereits beschrieben worden ist. Um festzustellen, ob überhaupt Arten von schattigen dunkeln Standorten im Dunkeln zu keimen vermögen, solche von hellen sonnigen Stellen jedoch nicht, dehnte ich die Untersuchungen auf mehrere Arten aus. Es konnte festgestellt werden, daß einige Arten durchaus nicht imstande sind, im Dunkeln zu keimen, obwohl ihnen alle Nährsalze und die ent-

sprechenden Reaktionen geboten wurden. Ferner waren die Lösungen in den verschiedensten Verdünnungen hergestellt worden, da nach Laage (10) die Konzentration der Nährlösung bei Dunkelkulturen bedeutend tiefer liegen muß als bei Hellkultur. Die einzige Art, die eine gute Keimung im Dunkeln zeigte, war *Mnium hornum*, die sich ja auch sonst durch sehr üppige Keimung auszeichnet. Hier zeigte sich auch das von Laage (10) angegebene Verhalten gegenüber den verschiedenen Konzentrationen, indem nämlich die Keimung bei verstärkter Verdünnung zunahm. Ebenso verhielten sich Sporen von *Funaria hygrometrica*, die niemals in alkalischer Nährlösung im Dunkeln keimten, jedoch öfters in verdünnter Lauge. Hier konnte leider keine direkte Zunahme der Keimung mit der Verdünnung konstatiert werden, da die Sporen von *Funaria* sehr ungleichmäßig keimten. Um möglichst gleichmäßiges Material zu bekommen, war eine Aussävorrichtung getroffen in Gestalt eines kleinen Glasgefäßes, dessen Öffnung mit feiner Seidengaze überzogen wurde. Hierdurch gelangten die Sporen aus einer großen Anzahl von Kapseln gemischt zur Aussaat.

Wie schon gesagt, gaben diese Versuche durchaus keine biologisch verwertbaren Resultate. Als Versuchsobjekte dienten: *Dicranum scoparium*, *Bryum caespiticium*, *Mnium hornum*, *Mn. undulatum*, *Polytrichum commune*, *P. piliferum*, *Tetraphis pellucida*, *Bartramia pomiformis*, *Barbula subulata* und *B. muralis*. Davon keimten im Dunkeln nur *Mnium hornum* und *Mn. undulatum*, letzteres jedoch nur ganz schwach. Möglicherweise ist diese Eigenschaft, im Dunkeln zu keimen, diesen beiden Moosen von Nutzen; denn sie stehen an schattigen, ziemlich dunklen Stellen, z. B. häufig unter überhängenden Felsen. Die anderen Moosarten von schattigen Stellen keimten jedoch nicht. Daß die Sporen dieser übrigen Moose keimfähig waren, zeigt der Umstand, daß sie nachher im Hellen, bis auf *Bryum caespiticium*, keimten.

Das Ergebnis der Dunkelkulturen bestand also nur darin, daß eine sehr ungleiche Fähigkeit der Sporen, im Dunkeln zu keimen, konstatiert werden konnte, daß ferner eine Dunkelkeimung mit zunehmender Verdünnung der Nährlösung wahrscheinlicher wird, aber auch in der unverdünnten Nährlösung von etwa 0,1% möglich ist, wie das Beispiel des *Mnium hornum* zeigt.

Ausgehend von der Annahme, daß die Sporen der an trocknen Felsen wachsenden Arten durch die Vorerwärmung auf den von der Sonne erhitzten Felsen in der Keimung beschleunigt werden könnten, machte ich einige dahingehende Versuche.

Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß Sporen in vollkommen trockne Reagenzgläser ausgesät und in einem nach Süden gelegenen Gewächshause des Instituts an sonnigen Tagen nachmittags 1—2 Stunden dem Sonnenlicht und der Sonnenwärme ausgesetzt wurden. Die Lufttemperatur schwankte zwischen 40 und 50°. Das Thermometer, das neben die Reagenzgläser gelegt und von den Sonnenstrahlen getroffen wurde, zeigte zwischen 45 und 55°.

Es schien sich in der Tat zuerst ein beschleunigender Einfluß der Vorerwärmung auf die Keimung zu zeigen. Bei Wieder-

holungen der Versuche war jedoch ein gleicher Erfolg nicht zu erzielen. Der Grund hierfür konnte nicht aufgefunden werden; vielleicht liegt er in der Variabilität des Zustandes der Sporen.

Die Versuche wurden übrigens mit den verschiedensten Arten angestellt und zwar mit solchen von trocknen, sonnigen Standorten, wie *Polytrichum piliferum*, *Grimmia pulvinata*, *Hedwigia ciliata*, *Barbula muralis* und *Orthotrichum saxatile*, und mit Arten von schattigen Standorten wie *Mnium hornum*, *Polytrichum commune* und *Bartramia pomiformis*. Beiläufig mag erwähnt werden, daß Sporen von *Funaria hygrometrica* eine sehr große Erhitzung vertragen können. So fand noch Keimung statt nach einer einstündigen Vorerhitzung im Wärmeschrank auf 102°. Bei Erhitzung auf 115° waren die Sporen getötet wurden.

Voraussetzung für solche Vorerwärmungsversuche ist der Umstand, daß die Sporen ohne Spuren von Feuchtigkeit erhitzt wurden; waren einige Reagenzgläser etwas feucht gelassen worden, so trat Abtötung der Sporen schon bei Vorerwärmung auf 40° ein. Dieser Versuch bestätigte, daß die Sporen ihre große Resistenz nur in vollkommen trockenem Zustande bewahren können.

Die beiden hier erwähnten Versuche der Dunkelkultur und der Vorerwärmung zeigen also, daß Lichtintensität und Wärmewirkung bei der Verbreitung der Moosarten als nicht maßgebend zu betrachten sind. In der Natur mögen vielleicht unter anderen Bedingungen diese beiden Faktoren für die Keimung und damit für die Verbreitung der Arten eine gewisse Bedeutung haben.

Zusammenfassung.

1. Die Keimung der Laubmoossporen wird von der Reaktion der Lösung beeinflusst. Die gleiche Reaktion wirkt auf Sporen von Arten verschiedener Standorte verschieden ein.

2. Das Verhalten der Sporen in sauer oder alkalisch reagierender Lösung zeigt Beziehungen zum Standort der Moosart. Alkalische Reaktion verlangen die Sporen von kalkliebenden Arten, saure Reaktion die Moose von feuchtem Humus und Mooren. In neutraler bis schwach alkalischer Lösung keimen die Sporen der sog. allgemein verbreiteten Arten und derjenigen, die kalkfreie Böden bevorzugen.

3. In der Natur wirkt dieser Einfluß der Reaktion auf die Keimung bestimmend für die Verbreitung der Arten. Sauer reagieren Moore und feuchter Humus, alkalisch die übrigen Böden, besonders stark alkalisch die kalkhaltigen Gesteine.

4. Der Kalkgehalt der Gesteine wirkt nicht als solcher, sondern durch das Vorhandensein von OH-Ionen.

5. Die Sporen der an trocknen Felsen wachsenden Arten sinken in Wasser unter, während die der übrigen Moose schwimmen. Für die Verbreitung und Sonderung der Arten kommt dieser Umstand insofern in Betracht, als die Arten mit untersinkenden Sporen geeigneter für die Besiedelung der trocknen Felsen sind; sie

bleiben bei Benetzung des Felsens in den Gesteinsritzen zurück, während die schwimmenden Sporen davongeführt werden.

6. Die Verbreitungsmöglichkeit ist für die Sporen der an trockenen Standorten stehenden Arten größer wegen der hier herrschenden stärkeren Luftbewegung. Das Fehlen dieser Arten an den feuchten Standorten ist vermutlich mitbedingt durch die bedeutend schnellere Keimung der an feuchten Standorten wachsenden Moose.

7. Die Reifezeit der Sporogone ist bei den Bewohnern der trocknen Standorte an die Zeit zwischen dem Maximum der Bodenfeuchtigkeit und dem der Niederschläge angepaßt, also Frühling. Mit zunehmender Feuchtigkeit des Standortes ist die Reifezeit auf die einzelnen Jahreszeiten gleichmäßiger verteilt.

8. Eine beschleunigende Einwirkung der Vorerwärmung auf die Keimung der Moose von trocknen, sonnigen Standorten konnte im Experiment nicht festgestellt werden.

9. Eine Beziehung zwischen der Keimfähigkeit im Dunkeln in anorganischer Lösung und dem Standort ist möglich, aber nicht sicher erwiesen. Die Dunkelkeimung erfolgt leichter bei geringerer Konzentration der anorganischen Nährlösung. Einzelne Arten sind durchaus nicht im Dunkeln zum Keimen zu bringen.

10. Bei einigen Arten finden sich Kalkausscheidungen an den Blattspitzen der erwachsenen Pflanzen. Diese Ausscheidung von Kalk ist nur bei kalkfeindlichen Moosen zu beobachten.

Die vorliegende Arbeit ist im botanischen Institut zu Straßburg ausgeführt worden, wobei mir von Herrn Prof. Jost die Einrichtungen dieses Instituts in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden. Herrn Prof. Kniep möchte ich für die Anregung und für das dauernde Interesse, das er meinen Studien entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Becquerel, Sur la germination des Spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum* et sur la nutrition de leurs protonémas dans des milieux stérilisés. (Compt. rend. de l'Ac. des Sciences. 1904.)
2. Borodin, Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. (Bull. de l'Ac. des Sciences de St. Petersb. XII. 1868.)
3. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.
4. Fischer, Alfred, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXV. 1907.)
5. Forest Heald, Conditions for the germination of the spores of Bryophytes and Pteridophytes. (Bot. Gaz. XXVI. 1898.)
6. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908.
7. Grimme, Über die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. (Hedwigia. XLII. 1903.)
8. Hann, Handbuch der Klimatologie. 1883.

9. Hedwig, *Fundamentum muscorum*. 1782.
 10. Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXI. Abt. I. 1907.)
 11. Loew, Über die physiologischen Funktionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. (Flora. LXXV. 1892.)
 12. Lüstner, Beiträge zur Biologie der Sporen. Inaug.-Diss. v. Jena. Wiesbaden 1898.
 13. Müller (Thurgau), Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. (Würzb. Arb. I. 1874.)
 14. Paul, Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Engl. Jahrb. XXXII. 1903.)
 15. — Zur Kalkfeindlichkeitsfrage der Torfmoose. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1906.)
 16. Pfeffer, Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen. (Denkschrift der schweiz. nat. Ges. XXIV. 1871.)
 17. — Pflanzenphysiologie. I. 1897.
 18. Rabenhorst, Kryptogamenflora. Laubmoose, bearbeitet von Limpricht. 2. Aufl. 1890—1904.
 19. Ramann, Bodenkunde. 2. Aufl. 1907.
 20. — — 3. Aufl. 1911.
 21. Schimper, W. P., *Rech. anat. et morph. sur les mousses*. 1848.
 22. v. Schönau, Laubmoosstudien. I. Die Verfärbung der Polytrichaceen in alkalisch reagierenden Flüssigkeiten. (Flora. CV, 3. 1913.)
 23. Schöne, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Flora. XCVI. 1906.)
 24. Schulz, Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Equiseten. (Beih. z. Bot. Centralbl. XI. 1902.)
 25. Treboux, Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIII. 1905.)
 26. Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. (Sitzber. d. Wien. Akad. XLIII. 2. 1861.)
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [BH_31_1](#)

Autor(en)/Author(s): Kessler Bernhard

Artikel/Article: [Beiträge zur Ökologie der Laubmoose. 358-387](#)