

# Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte.

Von

Edgar Irmscher.

---

## I. Einleitung.

Der wichtigste Faktor, der über die Existenzmöglichkeit jedes Organismus und so auch jeder Pflanze entscheidet und dieser ihren Wohnplatz in erster Linie anweist und abgrenzt, ist zweifellos das Wasser. Je nach dem verschiedenen Maße, in dem es an den einzelnen Standorten einer Formation geboten wird, ist auch die Pflanzenwelt je nach dem Bedarf und den Ansprüchen der einzelnen Spezies eine verschiedene. Wo Wasser in flüssiger oder dampfförmiger Form gänzlich fehlt, ist eine Vegetation schlechterdings unmöglich. Doch können sich auch an besiedelten Substraten äußere Einflüsse, die in dem klimatischen Rhythmus und den Standortverhältnissen begründet sind, geltend machen, die einen so starken Wassermangel hervorrufen, daß der normale Lebensbetrieb der Pflanze bedroht wird. Dieser Gefahr, der die Vegetation z. B. in regenlosen Trockenperioden ausgesetzt ist, suchen die einzelnen Pflanzengruppen auf mannigfache Weise zu begegnen. Während die einen Arten, deren Vegetationskörper durch den Wasserverlust gänzlich oder teilweise getötet wird, durch Bildung von Sporen, Samen, Rhizomen usw. die ungünstige Periode überdauern, sind andere durch ihren Bau, der wasserspeichernde und die Transpiration herabsetzende Einrichtungen aufweist, vor schädigender Austrocknung gesichert. Eine weitere Gruppe von Organismen kommt solchen extremen Lebensbedingungen dadurch entgegen, daß ihre Vertreter eine bis zur Lufttrockenheit gehende Austrocknung ihrer vegetativen Teile längere Zeit ohne Schaden ertragen können.

Zur letzteren Gruppe gehören auch die Moose, speziell die Laubmoose, deren schon seit langem bekannte große Resistenz gegen Austrocknung sie befähigt, Substrate zu besiedeln, wo höhere Organismen keine Existenzbedingungen finden. Wie wir wissen, tritt bei fortschreitender Wasserabgabe schließlich eine Sistierung aller Lebensfunktionen ein, mit anderen Worten, das Individuum verfällt in den Zustand einer Trockenstarre. Diese ist natürlich ein vorzügliches Mittel zur Verlängerung der Lebensdauer; denn nach Aufheben der Inaktivierung des Plasmas durch erneute Wasserzufuhr findet eine ungestörte Fortsetzung des Lebensbetriebes statt. Andererseits hat eine extreme Einwirkung der Trockenheit, wobei sowohl die Dauer als auch Schnelligkeit und Intensität des äußeren Einflusses eine Rolle spielen kann, ein allmähliches Absterben oder einen jähen Tod zur Folge.

Ein zweiter Fall, wo zweifellos ein starker Wasserentzug eine große Rolle spielt und in das normale Arbeiten des Protoplasten störend eingreift, ist der Eintritt von Frost, wenn dabei Eisbildung in der Pflanze stattfindet. Auch gegen den Einfluß von Temperaturen unter dem Nullpunkt haben wir im Pflanzenreich alle Abstufungen der Widerstandsfähigkeit. Fassen wir hier ebenfalls die Laubmoose ins Auge, so zeigt schon die Beobachtung in der Natur, daß mäßige Kälte von ihnen recht gut vertragen wird. Andererseits können stärkere Kältegrade ( $-20$  bis  $-30^{\circ}\text{C}$ ), wie auch Pfeffer (1904, S. 299) bemerkt, eine schädigende Wirkung auf den Laubmoosprotoplasten hervorbringen.

Experimentell ist die Austrocknungsfähigkeit der Laubmoose schon einige Male geprüft worden. Schimper (1848, S. 22) wies nach, daß Moossporen nach 50 Jahre langer Lufttrockenheit ihre Keimfähigkeit bewahrt hatten. Die Resistenz des Laubmoosstämmchens gegen Austrocknung an der Luft und im Schwefelsäureexsikkator hat Schröder (1886, S. 15–21) in einer allgemein orientierenden Arbeit für einige Arten festgestellt, während Rabe (1905, S. 301–304) für in gleicher Weise behandelte gekeimte Moossporen Werte ermittelte. In bezug auf die Kälteresistenz der Laubmoose hat Rein (1908, S. 11) einige Angaben gemacht, indem er den Gefrierpunkt für *Ceratodon purpureus* mitteilt und auch die Abhängigkeit des Todespunktes von der Außentemperatur feststellt. Die schon früher von Göppert (1883, S. 47, 58) gemachten Versuche über Einwirkung von Kälte auf Laubmoose sind leider wertlos, da er den Lebenszustand der Protoplasten nach dem Gefrieren

nur nach dem Aussehen der Pflanzen beurteilte. Deshalb werden diese Befunde auch nicht weiter von mir berücksichtigt werden.

Da die zwei besprochenen Faktoren, Trockenheit und Frost, eine große biologische Bedeutung besitzen und erst im Zusammenhang mit den Potenzen des betreffenden Protoplasten in ihrer Wirkungsweise recht gewürdigt werden können, habe ich es auf Anregung des Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer unternommen, die Resistenz der Laubmoose gegen den schädigenden Einfluß von Austrocknung und Temperaturen unter dem Nullpunkt von ökologischen Gesichtspunkten aus experimentell zu untersuchen und die gewonnenen Erfahrungen durch Beobachtungen in der Natur zu ergänzen.

Im ersten, die Trockenresistenz behandelnden Abschnitt habe ich die einzelnen Teile der Moospflanze wie Stämmchen, Protonema und Sporogone sowohl auf Luft- und Exsikkatortrockenheit geprüft als auch dem Einfluß osmotisch wirkender Lösungen ausgesetzt, wobei ich feststellen wollte, ob die Resistenz derselben Art je nach den bei der Kultur herrschenden Feuchtigkeitsverhältnissen schwankt oder nicht. Dabei wurden andere biologische Fragen, wie z. B. der Einfluß verschiedener Luftfeuchtigkeit und die Wichtigkeit der Polsterbildung für die Austrocknung mit erörtert. Im zweiten experimentellen Teile, der die Untersuchung über den Einfluß von Kälte enthält, wurde das Temperaturminimum (Erfrierpunkt) für die einzelnen Teile der Moospflanze annähernd durch Grenzwerte bestimmt und die Abhängigkeit desselben von den Temperaturverhältnissen des Standortes geprüft. Ferner wurde die Beeinflussung des Erfrierpunktes von Laubmoosblättern durch vorherige Austrocknung erörtert. Weitere Versuche wollen das Ergebnis längerer Einwirkung von Temperaturen über dem Erfrierpunkt und von abwechselndem Frieren und Auftauen zeigen. Es folgen dann Untersuchungen über die Akkommodations- und Rückakkommodationsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten und schließlich über die Beziehung der Kälteresistenz zum Turgor der Blattzellen.

## II. Spezieller Teil.

### 1. Abschnitt. Über die Resistenz der Laubmoose gegen Wasserentziehung durch Austrocknung.

#### A. Die Einwirkung von Luft- und Exsikkatortrockenheit.

##### a) Versuche mit Laubmoosstämmchen.

Eine Austrocknung der Moosprotoplasten wurde experimentell einmal durch Verdunstung des Zellwassers, das andere Mal durch Einwirkung von wasserentziehenden Lösungen erzielt. Die Versuche erster Art sind vorangestellt, da diese sich an schon bekannte Daten anschließen und auch für die biologische Betrachtung von größerer Wichtigkeit sind.

Zur Methodik ist zu erwähnen, daß die der Lufttrockenheit ausgesetzten Moose sich auf großen Tellern ausgebreitet im Zimmer bei einer Temperatur von ca.  $+20^{\circ}\text{C}$  befanden. Die benutzten Exsikkatoren waren mit konz. Schwefelsäure beschickt und standen an gleicher Örtlichkeit. Zur Verwendung kam frisch gesammeltes Material aus Leipzigs Umgebung, dem Erzgebirge und dem Harz. Herbarmaterial ist als solches bezeichnet worden.

Bei diesen Untersuchungen habe ich darauf verzichtet, auf die Mechanik des Austrocknungsvorganges einzugehen; vielmehr genügte es zu wissen, daß bei der Austrocknung über konz. Schwefelsäure — wofür wir kurz Schwefelsäuretrokkenheit sagen wollen — die Wirkung gegenüber Lufttrockenheit nach zwei Richtungen hin erhöht ist, indem erstens die Schnelligkeit des Wasserentzugs gesteigert wird, andererseits derselbe mit größerer Intensität vor sich geht als bei Lufttrockenheit. Ebenso beschränke ich mich darauf, die äußeren Todesursachen zu konstatieren, ohne auf die Kette von Reaktionen einzugehen, die das endliche Resultat liefern.

Der Zustand der Zellen — ob lebend oder tot — wurde durchgehends auf plasmolytischem Wege mittels Kaliumnitratlösungen (5–10 %) festgestellt.

Ich beginne mit der Untersuchung der Trockenresistenz von Laubmoosblättern. Schroeders (1886, S. 20) Versuche hatten bereits ergeben, daß auch die austrocknungsfähigsten Arten nach einigen Jahren — als Maximum nimmt er fünf an — in bezug auf ihren Vegetationskörper völlig abgestorben sind, wobei er die im allgemeinen ganz richtige Ansicht ausspricht, daß die Resistenz der

einzelnen Arten „den verschiedenen Substraten, welchen sich die Moose angepaßt haben, entsprechend“ ist. Wie die folgende Tabelle, deren Angaben sich nur auf Blattzellen beziehen, zeigt, bestätigen auch meine Resultate die Ansicht Schröders durchaus. Zur besseren Übersicht habe ich die einzelnen Spezies nicht systematisch, sondern nach dem Standort, an dem ich die zu den Versuchen benutzten Proben sammelte, geordnet.

Tabelle I.

Abkürzungen: T. = Tage; Gr. = Gruppen von Zellen; lbd. = lebend;  
n. = nach; W. = Wochen.

	Lufttrockenheit	Exsikkator-trockenheit
1. Bäche, Teiche, Sümpfe.		
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . . . .	n. 1 W. tot	n. 5 T. tot
— <i>squamosa</i> . . . . .	n. 1 W. tot	n. 5 T. tot
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i> (Landform) . . . . .	n. 20 W. d. Hälfte d. Zell. lbd., n. 28 W. tot	n. 18 W. tot
— <i>exannulatum</i> . . . . .	n. 20 W. tot	n. 11 W. tot
— <i>pluitans</i> . . . . .	n. 15 W. tot	n. 10 W. tot
<i>Philonotis fontana</i> . . . . .	n. 20 W. tot	n. 18 W. tot
2. Laubwald (Substrat meist Humus).		
<i>Plagiothecium denticulatum</i> . . . . .	n. 12 W. Gr. lbd.	n. 10 W. tot
<i>Barbula subulata</i> . . . . .	n. 9 W. tot	n. 5 W. tot
<i>Bryum alpinum</i> . . . . .	n. 15 W. Gr. lbd.	n. 13 W. tot
<i>Mnium rostratum</i> . . . . .	n. 8 W. tot	n. 5 W. tot
— <i>undulatum</i> . . . . .	n. 9 W. tot	n. 6 W. tot
<i>Cathariua undulata</i> (Substrat Lehm) . . . . .	(n. 20 W. lbd.), n. 25 W. tot	n. 20 W. Gr. lbd.
3. Nadelwald.		
<i>Hypnum splendens</i> . . . . .	n. 9 W. tot	n. 6 W. tot
— <i>triquetrum</i> . . . . .	n. 9 W. tot	n. 6 W. Gr. lbd.
— <i>paucum</i> . . . . .	n. 10 W. Gr. lbd.	n. 8 W. tot
<i>Mnium hornum</i> . . . . .	n. 9 W. Gr. lbd.	n. 7 W. tot
<i>Bartramia ityphylla</i> . . . . .	n. 30 W. Gr. bis d. Hälfte d. Zell. lbd., n. 50 W. tot	n. 40 W. tot
<i>Dicranum fuscescens</i> . . . . .	n. 30 W. Gr. lbd.	n. 25 W. Gr. lbd.
— <i>scoparium</i> . . . . .	n. 50 W. Gr. lbd.	n. 40 W. Gr. lbd.
<i>Bryum capillare</i> . . . . .	n. 20 W. Gr. bis d. Hälfte d. Zell. lbd., n. 30 W. tot	n. 25 W. Gr. lbd.



	Lufttrockenheit	Exsikkator- trockenheit
<b>4. Erdboden.</b>		
Sandboden;		
<i>Tortula ruralis</i> . . . . .	n. 20 W. d. Hälfte d. Zell. lbd.	n. 15 W. Gr. lbd.
Kalk:		
<i>Barbula Fiorii</i> (Herbapflanze) . .	n. 60 W. Gr. bis ein Viertel d. Zellen lbd.	—
<i>Tortula inclinata</i> (Herbapflanze) .	n. 80 W. noch ganz lebend	—
Lehm:		
<i>Peltia lanceolata</i> . . . . .	n. 40 W. zahlreiche Gr. lbd., n. 50 W. tot	n. 35 W. tot
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . . .	n. 10 W. Gr. lbd., n. 13 W. tot	n. 9 W. tot
<i>Physcomitrium pyriforme</i> . . . . .	n. 5 W. tot	n. 3 W. tot
<i>Bryum pallens</i> . . . . .	n. 10 W. tot	n. 7 W. tot
Humusboden:		
<i>Racomitrium aciculare</i> . . . . .	n. 60 W. tot	n. 30 W. tot
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . . .	n. 20 W. Gr. lbd.	n. 15 W. tot
<i>Bryum argenteum</i> . . . . .	n. 18 W. Gr. lbd.	n. 15 W. tot
<b>5. Felsen, Mauern, Dächer.</b>		
<i>Leptobryum pyriforme</i> . . . . .	n. 13 W. tot	n. 7 W. tot
<i>Bryum caespiticium</i> . . . . .	n. 25 W. Gr. lbd.	n. 20 W. tot
<i>Selastidium marinum</i> . . . . .	n. 35 W. ein Viertel d. Zellen lbd.	n. 20 W. Gr. lbd.
— <i>apocarpum</i> (Herbapflanze) . .	n. 128 W. ein Viertel d. Zellen lbd.	—
<i>Grimmia pulvinata</i> . . . . .	n. 60 W. ein Viertel d. Zellen lbd., n. 70 W. tot	n. 60 W. tot
— <i>ovata</i> . . . . .	n. 60 W. Gr. lbd.	n. 40 W. tot
<i>Didymodon rubellus</i> . . . . .	n. 80 W. Gr. lbd.	n. 50 W. tot
<i>Racomitrium heterostichum</i> . . . .	n. 50 W. Gr. lbd.	n. 40 W. tot
— <i>canescens</i> . . . . .	n. 60 W. tot	n. 40 W. tot
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	n. 30 W. Gr. lbd.	n. 20 W. Gr. lbd.
<i>Entostodon fascicularis</i> . . . . .	n. 9 W. Gr. lbd.	n. 7 W. tot
<b>6. Baumstämme, Zäune.</b>		
<i>Pylaisia polyantha</i> . . . . .	n. 23 W. Gr. lbd.	n. 18 W. tot
<i>Ulotia Ludwigii</i> . . . . .	n. 50 W. ganz lbd., n. 75 W. tot	n. 60 W. tot
<i>Orthotrichum tenellum</i> (Herbapflz.)	n. 85 W. d. Hälfte d. Zellen lbd.	—
— <i>speciosum</i> . . . . .	n. 60 W. desgl.	n. 45 W. tot
— <i>stramineum</i> . . . . .	n. 72 W. Gr. bis die Hälfte d. Zellen lbd.	n. 60 W. tot

Da also ein Zusammenhang zwischen dem Standort der einzelnen Art und ihrer Resistenz offensichtlich ist, so habe ich nun die Frage geprüft, ob auch innerhalb der systematischen Einheit die Verschiedenheit der standörtlichen Feuchtigkeitsverhältnisse die Trockenresistenz entsprechend variieren läßt, mit anderen Worten, ob die einzelne Art in Abhängigkeit vom Milieu ökologisch-physiologische Varietäten bildet. Für Laubmoose fanden sich in der Literatur keine diesbezüglichen Angaben. Doch sei hier die Beobachtung Goebels (1898, S. 290) an einem Lebermoos erwähnt, daß *Grimaldia dichotoma* in einer fast absolut trockenen Atmosphäre nach sieben Jahren ihre Entwicklungsfähigkeit nicht eingebüßt hat, „während im feuchten Raum kultivierte *Grimaldia*-Sprosse im Exsikkator bald zugrunde gehen“.

Für unsere Versuche wurden mehrere Arten von dem Material, mit dem die in Tabelle 1 mitgeteilten Resultate gewonnen wurden, in feuchter Luft oder in Wasser submers weiterkultiviert. Hierbei sei bemerkt, daß dies keine Schwierigkeit bot, wenn für geeignet niedrige Temperatur gesorgt wurde. So wuchs *Grimmia pulvinata* erst submers, nachdem sie bei  $+3^{\circ}\text{C}$  aufgestellt worden war. Andere Arten hielten sich nach gutem Auswaschen der anhaftenden Erde und öfterem Wasserwechsel bei Zimmertemperatur monatelang. Auf diese Weise bei  $+15^{\circ}\text{C}$  kultivierte *Barbula muralis* produzierte ganz normale Sprosse, während *Ceratodon purpureus* bei dieser Temperatur etiolementähnliche Erscheinungen zeigte, und erst bei  $+5^{\circ}\text{C}$  submers ziemlich normal wuchs. Natürlich war das Wachstum bei niederen Temperaturen immer mit Langsamkeit verbunden. Diese in Feuchtkultur gewachsenen Sprosse wurden nun teils der Lufttrockenheit ausgesetzt, teils denselben Exsikkatoren wie das betreffende Naturmaterial zugeteilt. Wie die Ergebnisse in folgender Tabelle 2 zeigen, war durchgehend bei den feucht kultivierten Sprossen aller benutzten Arten eine bedeutende Abnahme der Resistenz zu konstatieren, womit die Austrocknungsfähigkeit als eine von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts abhängige Größe charakterisiert ist und dem Laubmoosstämmchen eine deutliche Anpassungsfähigkeit an diese zugesprochen werden kann.

Die Feuchtigkeit wird in der Natur dem Moos nicht nur als tropfbar flüssiges Wasser geboten, sondern an nicht wenigen Standorten auch in Form von Wasserdampf. K. Müller (1909, S. 587 bis 598) hat nun in einer kleinen Studie experimentell nachgewiesen,

Tabelle 2.

F = in feuchter Luft, S = submers kultiviert. Sonstige Abkürzungen wie in Tabelle 1.

	Lufttrockenheit	Exsikkator-trockenheit
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	F, n. 7 W. tot	n. 5 W. tot
<i>Bryum alpinum</i> . . . . .	F, n. 7 W. tot	n. 5 W. tot
— <i>argenteum</i> . . . . .	F, n. 8 W. tot	n. 5 W. tot
	S, n. 6 W. tot	n. 3 W. tot
— <i>caespiticiu</i> m . . . . .	F, n. 6 W. tot	n. 4 W. tot
— <i>capillare</i> . . . . .	F, n. 5 W. tot	n. 4 W. tot
<i>Catharina undulata</i> . . . . .	F, n. 4 W. tot	n. 3 W. tot
	S, n. 2 W. tot	n. 1 W. tot
<i>Tortula ruralis</i> . . . . .	S, n. 7 W. tot	n. 5 W. tot
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . . .	F, n. 6 W. d. Hälfte d. Zell. lbd.	n. 7 W. tot
	n. 9 W. tot	
	S, n. 5 W. tot	n. 2 W. tot
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . . .	F, n. 3 W. tot	n. 2 W. tot
	S, n. 2 W. tot	n. 1 W. tot
<i>Grimmia pulvinata</i> . . . . .	S, n. 9 W. tot	n. 7 W. tot
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i> .	S, n. 2 W. Gr. lbd.	n. 2 W. tot
	n. 3 W. tot	
— <i>splendens</i> . . . . .	F, n. 4 W. tot	n. 3 W. Gr. lbd.
<i>Mnium rostratum</i> . . . . .	F, n. 6 W. tot	n. 4 W. tot
	S, n. 4 W. tot	n. 2 W. tot

daß Laubmoose tatsächlich imstande sind, beträchtliche Mengen von Wasserdampf aus der Luft zu absorbieren. Es schien deshalb nicht zwecklos, die Resistenz unserer Objekte bei Austrocknung in Luft mit verschiedenem Wassergehalt zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurden drei gleichgroße Exsikkatoren mit dem relativen Feuchtigkeitsgehalt von 90, 60 und 30 % hergestellt, indem sie nach den von Pfundt (1910, S. 5) angegebenen Werten mit 15,14-, 37,69- und 54-proz. Schwefelsäure beschickt wurden. Die Exsikkatoren befanden sich bei annähernd konstanter Temperatur von  $+20^{\circ}\text{C}$ . Als Versuchsobjekte kamen einesteils kräftig entwickelte Rasen von *Mnium rostratum* zur Verwendung, die auf Humus in einem Erlenwald frisch gesammelt waren. *Mnium rostratum* wurde deshalb benutzt, weil es eines der Moose ist, die man in der Natur sehr selten in ganz vertrocknetem Zustande antrifft. Des weiteren kam noch *Funaria hygrometrica* in kräftigen Pflanzen mit männlichen Blüten zur Verwendung, die vom Lehm Boden eines Ausstiches stammten. Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengestellt, der auch das Verhalten des gleichen Versuchsmaterials gegenüber konz. Schwefelsäure angefügt ist.



Tabelle 3.

Die Brüche bezeichnen pro Blatt die lebenden Zellen.

	<i>Funaria hygrometrica</i>		<i>Mnium rostratum</i>	
	Nach 30 Tagen	Nach 40 Tagen	Nach 30 Tagen	Nach 40 Tagen
90 %	$\frac{1}{2} - \frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.	alles lebend	$\frac{1}{4} - \frac{3}{4}$ lbd.
60 %	$\frac{1}{2}$ lbd., mehrere Blätt. tot	Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd., viele Blätter tot	$\frac{1}{2}$ lebend	Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd., einige Blätter tot
30 %	Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd., viele Blätter tot	Gr. lbd., viele Blätter tot	Gr. bis $\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ lbd., d. Hälfte d. Blätter tot	Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd., d. meisten Blätter tot
konz. H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	einige Zellen lbd.	tot	Gr. lbd., die meisten Blätter tot	tot

Es ergab sich das Resultat, daß dem fallenden Feuchtigkeitsgehalt eine entsprechende Schädigung parallel geht, daß also die Luftfeuchtigkeit insofern von hoher Bedeutung für die Lebensdauer der Laubmoose ist, als sie diese verlängert. Denn steht am Standort dem Moos ein gewisser Feuchtigkeitsgehalt zur Verfügung, ist es dadurch vor einer zu weit gehenden und so schädigend wirkenden Verdunstung des Zellwassers geschützt.

Solche Verhältnisse finden sich nun tatsächlich in der Natur an einigen Standorten, wie Bachufer, Erlenbrüchen usw., wo die Moosvegetation aus *Mnium*-, *Bryum*- und *Hypnum*-Arten zusammengesetzt ist. Diese Schatten- und Waldpflanzen sind durch ihren Standort zugleich auch vor stärkerem Regen geschützt, dem die exponierte Standorte, wie Felsen und Bäume besiedelnden Arten in hohem Maße ausgesetzt sind. Während die Vorliebe oder Abneigung einer Art für Feuchtigkeit oder Trockenheit des Bodens und der Luft durch die Bezeichnung Hygrophyt und Xerophyt charakterisiert wird, wird dem Verhältnis der Pflanzen zu Regen und Tau durch die Einteilung Wiesners in ombrophile und ombrophobe Rechnung getragen. Die oben genannten Schatten- und Waldpflanzen kann man nun als ombrophobe Hygrophyten bezeichnen, denn an ihrem feuchten Standort sind sie vor zu starkem Regen geschützt. Haböck (1910, S. 187 ff.) hat neuerdings die Frage der Ombrophilie und Ombrophobie experimentell geprüft und schreibt in seinen einleitenden Bemerkungen: Xerophyten scheinen durchweg ombrophob zu sein. Bei Moosen scheint mir jedoch gerade die Kombination ombrophiler Xerophyt weit häufiger vorzukommen.

Man denke nur an die üppigen *Grimmia*-, *Racomitrium*- und *Andreaca*-Rasen auf Felsen, die doch zweifellos mit xerophytischen Protoplasten ausgestattet auf das erquickende Naß des Regens direkt angewiesen sind, daher als ombrophile Xerophyten bezeichnet werden können. Daß die ombrophile resp. ombrophobe Tendenz der Protoplasten bei der Verteilung der einzelnen Moosformen auf die verschiedenen Formationen in hohem Grade bestimmend gewesen ist, scheint mir daraus hervorzugehen, daß nach meinen Versuchen noch jetzt allen Moosarten mit Ausnahme von *Fontinalis* eine verhältnismäßig große Resistenz gegen Austrocknung eigen zu sein scheint.

Der xerophile resp. hygrophile Charakter einer Pflanzenform prägt sich nun auch äußerlich in der Wuchsform aus, indem bei Hygrophyten selten so dichte Polsterbildung auftritt, wie man sie bei Xerophyten an exponierten Standorten trifft. Daß nun durch die Polsterbildung und Dichtrasigkeit auch längere Zeit eine zu weit gebende und so schädigend wirkende Austrocknung vermieden wird, sollten folgende Versuche zeigen, in denen gleichzeitig Rasen und isolierte Stämmchen derselben Art der Lufttrockenheit ausgesetzt wurden. Dabei erfuhren die am Rand des Rasens stehenden fast die gleiche Schädigung wie die isolierten. Zum Vergleich mit letzteren wurden daher immer Pflanzen aus der Mitte des Rasens verwandt.

Tabelle 4.

	Rasen	Einzelstämmchen
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	nach 20 Wochen lbd.	nach 20 Wochen tot
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . . .	" 8 " "	" 8 " "
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . . .	" 18 " "	" 18 " "
<i>Bryum capillare</i> . . . . .	" 20 " "	" 20 " "

Bei Beurteilung dieses Versuchs wird man jedoch auch die Hygroskopizität des Bodens in Rechnung bringen müssen, welche zweifellos das Resultat für die Moosrasen günstig heeinflußt hat, so daß das Ergebnis dahin zu erweitern ist, daß Moosrasen mit anhaftender Erde noch völlig lebten, als isolierte Stämmchen schon abgestorben waren. Immerhin erhellt aus diesen Angaben zur Genüge, daß die Wuchsform vieler Arten in dichten Rasen oder Polstern, wodurch die verdunstende Oberfläche bedeutend reduziert wird, von großer Wichtigkeit zum Überdauern von Trockenperioden ist.

In allen bisher besprochenen Versuchen hat die Trockenheit ununterbrochen so lange eingewirkt, bis ein schädigender Einfluß zu konstatieren war. Weit häufiger als dies, kommt es in der Natur vor, daß Austrocknen und Wiederbefeuchten öfters abwechseln. Schon der tägliche Rhythmus der Witterung — die Nacht meist feuchter wie der Tag — weist darauf hin, wobei wir die erwähnte Fähigkeit der Laubmoose, Wasser in Dampfzustand absorbieren zu können, in Berücksichtigung ziehen müssen. Um nun die Wirkung des öfteren Wechsels von Austrocknen und Wiederbefeuchten kennen zu lernen, wurden mehrere Arten abwechselnd bis zum völligen Turgeszenzzustand angefeuchtet und dann an der Luft getrocknet. Nach jeder Wiederholung wurden sie auf etwaige Schädigung geprüft. Es war vorauszusehen, daß durch die wiederholte Inanspruchnahme des Protoplasten eine Schwächung herbeigeführt würde, die die Resistenz herabsetzt, diese schließlich ganz aufhören läßt und so den Tod bedingt. In der Tat zeigte es sich, daß nach öfterem Austrocknen und Wiederanfeuchten der Tod eintrat. So war *Funaria* in einer Probe nach fünfmaligem Austrocknen, in einer anderen nach siebenmaligem abgestorben. Bei *Barbula muralis* waren nach zwölfmaliger Wiederholung die Randpflanzen des Rasens tot, die Blätter der inneren Stämmchen begannen an der Spitze abzusterben und waren nach sechszehnmaligem Austrocknen zur Hälfte getötet. Nach neunzehnmaliger Wiederholung waren sämtliche Blätter getötet. *Bryum capillare* war nach zehnmaliger Austrocknung tot, *Bryum pallens* nach achtmaliger, während *Plagiothecium denticulatum* nach zwölfmaliger Wiederholung abgestorben war. Daß bei dem Versuch mit *Barbula muralis* die am Rand des Rasens befindlichen Individuen eher tot waren wie die inneren, läßt ebenfalls die Wichtigkeit der Rasenbildung für die Lebensdauer mancher Laubmoose erkennen; denn die inneren Individuen waren infolgedessen keiner so weit gehenden Austrocknung ausgesetzt wie die am Rand befindlichen.

Eine Beschränkung auf die bisher geschilderten Untersuchungen, bei denen als Kriterium für die Schädigung der Zustand der Blattzellen benutzt wurde, würde ein nur unvollständiges Bild der Gesamtresistenz des Laubmoosstämmchens geben. Denn schon Schroeder fand, daß Moose bei Wiederbefeuchtung nach jahrelanger Lufttrockenheit neue Sprosse und Protonema produzierten, wodurch die Anwesenheit noch lebender Stengelelemente bewiesen war. Da dieser Vorgang von größter Wichtigkeit für den ökolo-

gischen Haushalt der Laubmoose ist, will auch ich etwas näher darauf eingehen. Wurde z. B. eine *Funaria*, deren Blätter nach achtwöchentlicher Exsikkator Austrocknung völlig tot waren, in feuchte Luft oder submers gesetzt, so zeigte sich, daß hier und da die Stämmchen ihr Spitzenwachstum fortsetzten. Geeignete alte Pflanzen produzierten auch Seitensprosse. Ebenso trieb *Fontinalis*, die, wie wir gesehen haben, eine empfindliche Spezies gegen Lufttrockenheit ist, nach dreiwöchentlicher Einwirkung derselben mehrere junge Sprosse. Aus meinen Befunden seien noch folgende Beispiele herausgegriffen, wobei vorauszusetzen ist, daß die Blätter durch Austrocknung völlig getötet sind.

1. *Fontinalis antipyretica*, Blätter durch vierzehntägige Lufttrockenheit getötet: zahlreiche neue Sprosse; nach vierwöchentlicher Lufttrockenheit ebenfalls noch einige Sprosse.
2. *Hypnum splendens* und *H. triquetrum* bildeten nach dreimonatlicher Lufttrockenheit neue Sprosse und stengelbürtiges Protonema, an dem junge Pflänzchen entstanden.
3. *Hypnum exannulatum* und *H. aduncum* var. *polycarpum* nach dreivierteljähriger Lufttrockenheit zahlreiche Sprosse.
4. *Mnium hornum* nach sechsmonatlicher Lufttrockenheit neue Sprosse und stengelbürtiges Protonema.
5. *Bryum alpinum*, *B. capillare*, *B. argenteum* und *B. caespitium*,  $\frac{3}{4}$  bis 1 Jahr lang lufttrocken gesetzt: Sprosse und oft stengelbürtiges Protonema.
6. *Polytrichum septentrionale* nach einjähriger Lufttrockenheit zahlreiche Sprosse, auch an den älteren, längst der Blätter entkleideten Stengelteilen.
7. *Philonotis fontana*,  $\frac{3}{4}$  Jahr lufttrocken, zahlreiche Sprosse und Protonema.
8. *Ceratodon purpureus*,  $\frac{3}{4}$  Jahr lufttrocken desgl.
9. *Funaria hygrometrica*,  $\frac{1}{4}$  Jahr lufttrocken, neue Sprosse.

Aus diesen Angaben geht deutlich hervor, wie nach dem Absterben der Blattzellen, das nach der vorangegangenen Schilderung in einer längeren Trockenperiode und wohl öfter in dem Wechsel von Austrocknung und Wiederbefeuchten seinen Grund haben kann, gewisse überlebende Zellen von längerer Lebensdauer durch regenerative Betätigung für Erhaltung des Individuums sorgen. Es muß betont werden, daß die gebildeten neuen Äste sehr oft aus älteren Stengelpartien ihren Ursprung nehmen. Eine nähere Unter-



suchung ergab nun, daß bei *Fontinalis*-Sprossen, deren Blattzellen durch siebentägige Lufttrockenheit völlig getötet waren, nach Freipräparierung des Vegetationspunktes die Scheitelzelle nebst benachbarten Zellen in den jüngsten Blattanlagen noch lebend war (Plasmolyse mit 5 %  $\text{KNO}_3$ , bei Wasserezutritt rückgängig). Ebenso lebte bei einer *Funaria*, deren Blätter nach vierzig tägiger Austrocknung über konz. Schwefelsäure abgestorben waren, die Scheitelzelle noch. Diese Tatsache, daß die jüngsten, embryonalen Gewebe eine längere Lebensdauer besitzen als die Blattzellen, findet ihre Erklärung dadurch, daß die den Vegetationspunkt umhüllenden Blätter längere Zeit eine zu weit gehende Verdunstung des Zellwassers der betreffenden Zellen verhindern. Dauerte die Austrocknung noch einige Zeit, zeigte die Terminalscheitelzelle kein Leben mehr. An den länger ausgetrockneten Exemplaren aller Arten entstanden deshalb auch durchgehend seitliche Sprosse, teilweise, wie schon erwähnt, auch an älteren Stengelteilen. Es wurden nun von den oben erwähnten Arten Stengel entblättert und plasmolysiert, wobei sich oft noch sehr viel Stengelzellen als lebend erwiesen. Einzelne dieser lebenden Zellen mußten der Ursprung sein für die Regenerationsprodukte, Protonema und Sprosse. Die nähere Untersuchung ergab nun, daß die Lateraltriebe aus sogenannten schlafenden Augen, d. h. Astanlagen mit einer Scheitelzelle entstehen. Diese Astanlagen, die Correns (1899 I, S. 267, 402; 1899 II, S. 397—410) mehrmals ausführlich behandelt hat, werden bei der normalen Bildung der Äste am Moosstengel übergangen und repräsentieren sich als schlafende Augen. Unsere Versuche zeigen nun, daß diese Scheitelpunkte die Eigenschaft besitzen, der Trockenheit größeren Widerstand zu leisten als die Blattzellen und daß sie mit der Potenz ausgestattet sind, unter geeigneten Außenbedingungen auszustreiben. Wie wir gesehen haben, sind sie sowohl bei pleurocarpen als acrocarpen Moosen vorhanden.

Es findet sich nun durchaus nicht in jedem Blattwinkel ein schlafendes Auge. Wo dies nicht gebildet ist, haben die entsprechenden Stengelzellen jedoch ebenfalls die Fähigkeit, längere Trockenperioden zu überdauern, und wachsen bei eintretender Feuchtigkeit zu Protonema aus (Zweigvorkeime). Dieses Protonema bildete in meinen Versuchen an den meisten der oben erwähnten Arten reichlich junge Pflänzchen, deren Rhizoiden die älteren Blätter und Stengel umschlangen.



Bei der von uns festgestellten großen Anpassungsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts ist es verständlich, daß Moose an exponierten Standorten durch die hier herrschenden Außenbedingungen — viele Winde, dadurch schnelle Austrocknung, Befeuchtung nur durch Regen und Tau — sich eine große Trockenresistenz erworben haben. Daß aber auch auf diese Arten der Rhythmus der Witterung mit seinem plötzlichen Wechsel von Nässe und Trockenheit einen schädigenden Einfluß ausüben wird, lassen unsere Versuche über öfteren Wechsel von Austrocknung und Wiederbefeuchtung schließen. Bestätigt wurde diese Annahme durch Beobachtungen in der Natur im Herbst des vergangenen Jahres. So bemerkte ich an Rasen von *Racomitrium heterostichum*, die an Urgestein wuchsen, wie nach Eintritt feuchter Witterung im September reichlich junge grüne Ästchen austrieben, die sich von den geschwärtzten älteren Stämmchen scharf abhoben. Eine vorgenommene Untersuchung zeigte, daß die älteren Blätter bis auf wenige Gruppen lebender Zellen besonders im Basalteil des Blattes abgestorben waren. Ebenso stellte ich zur gleichen Jahreszeit in Tirol an *Grimmia ovata* und in Oberfranken an *Grimmia pulvinata* fest, daß bei Eintritt der feuchten Jahreszeit ein neues Sproßsystem von den älteren Stämmchen, deren Blätter nur ganz vereinzelt noch lebende Zellen enthielten, produziert wurde. Mehrere *Orthotrichum*-Arten, die an Bäumen wuchsen, fielen mir im Oktober in Tirol dadurch auf, daß der ältere gebräunte Rasen mit jungen grünen Trieben mosaikartig durchsetzt war. Die Blätter der älteren Stämmchen waren gänzlich tot, jedoch waren an ihnen grüne Kapseln vorhanden. Wir haben es in den angeführten Beispielen zweifellos mit Fällen zu tun, wo der durch die Umbilden der Witterung geschädigte Gametophyt bei Eintritt günstiger Außenbedingungen, wie Feuchtigkeit, zur Bildung eines neuen Sproßsystems geschritten ist, was ihm durch die Anwesenheit von schlafenden Augen ermöglicht wurde. Aber nicht nur bei öfterem Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit, auch bei einmaligem Wechsel der Feuchtigkeitsverhältnisse, wie er durch Überschwemmungen von Land oder Trockenlegung von Gewässern hervorgebracht wird, zeigt sich der große biologische Wert der Fähigkeit des Moosstämmchens, leicht ein neues Sproßsystem bilden zu können, das sich natürlich den neuen Außenbedingungen anpaßt, wofür noch einige Beispiele angeführt seien.

Im Sommer des Jahres 1907 waren die Moortümpel am Galgenteiche bei Altenberg im Erzgebirge durch die herrschende Dürre eingetrocknet und das hier üppig wuchernde *Hypnum exannulatum* var. *serratum*, die Schwimmform, war dabei bloßgelegt und dem Wechsel der Witterung ausgesetzt worden. Aus diesen früher schwimmenden, jetzt auf dem Boden liegenden Trieben, waren Sprosse hervorgewachsen, welche die var. *Rotae* repräsentierten, eine Form, die zwar auf feuchtem Boden, aber außerhalb des Wassers sich entwickeln kann. Die submerse Form war völlig abgestorben. Ein zweites Beispiel soll den Übergang der Landform in die submerse zeigen. In Tümpeln bei Leipzig, die im Sommer fast regelmäßig zeitig austrocknen, bildet sich dann von *Hypnum aduncum* die forma *polycarpum*, die zwischen Gramineen und Cyperaceen in einer feuchten Atmosphäre vorzüglich gedeiht. Nach erfolgter Unterwassersetzung dieses Terrains im Herbst entsteht aus diesen Sprossen im Laufe des Herbstes und Winters eine forma *pseudofluitans* mit ca. 15 bis 20 cm langen wenig verzweigten Trieben. Das letztere Beispiel, ebenso auch meine submersen Mooskulturen lehren, wie die dem Landleben angepaßten Sprosse bei Eintritt von größerer Feuchtigkeit bald zugrunde gehen und durch ein neues Sproßsystem abgelöst werden. Daß dieses neue Sproßsystem ganz evident den neuen Bedingungen angepaßt ist, zeigten Austrocknungsversuche mit den erwähnten zwei Formen von *Hypnum aduncum*. Während nämlich die Landform, *Hypnum aduncum* var. *polycarpum* nach 140 Tagen noch ca. ein Drittel lebende Blattzellen aufwies und im Exsikkator nach 70 Tagen noch ungefähr die Hälfte, war die submerse forma *pseudofluitans* nach 30 Tagen Lufttrockenheit und 25 Tagen Exsikkatortrockenheit völlig tot. Aber auch einige andere Arten, die ich ebenfalls an Standorten mit verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen sammelte, zeigten eine diesbezügliche Variation der Trockenresistenz. So ergab der Versuch, daß bei einer *Funaria*, die auf einer Mauer gesammelt war, nach 70 Tagen Lufttrockenheit noch fast die Hälfte der Blattzellen lebte, während *Funaria*-Rasen aus einem lehmigen Ausstich in derselben Zeit nur noch wenig lebende Zellen aufwies. *Ceratodon purpureus*, ebenfalls von einer Mauer, hatte nach 140 Tagen Lufttrockenheit noch Gruppen lebender Zellen in seinen Blättern. Eine feucht gewachsene Form derselben Art, die ich auf Ziegelsteinen in einem Tümpel fand, war nach 80 Tagen Lufttrockenheit tot. Die Schwimmform von *Hypnum cuspidatum* aus Ziegeleilachen hatte

nach 45tägiger Lufttrockenheit keine lebende Zelle mehr, während die am Fuße einer Mauer gesammelten Exemplare noch nach 60-tägiger Austrocknung die Hälfte der Blattzellen lebend zeigten. Diese Beispiele mögen genügen, um die auf Grund unserer Experimente gefundene Anpassungsfähigkeit des Moosprotoplasten an die standörtlichen Feuchtigkeitsverhältnisse durch natürliche Beispiele zu bestätigen. Zuletzt sei noch ein Beispiel angeführt, wo die Bildung des Ersatzprozesses aus einem schlafenden Auge zur Regel geworden ist und dem ganzen Moos einen typischen, morphologischen Ausdruck verleiht. Ich meine das Stämmchen von *Hypnum splendens*. Wie bekannt, besteht dies Moos aus Fiederästen, die etagenartig auseinander entspringen. Die Bildung des Ersatzprozesses, die ich bei Leipzig und in Tirol im Herbst, in den Julischen Alpen im Frühling beobachtete, erfolgt nun an der Basis des letzten Fiedersprosses aus einem schlafenden Auge. Oft kommt es auch vor, daß zwei solcher Ersatzsprosse gebildet werden, deren jeder natürlich aus einem schlafenden Auge entspringt. Der neue Sproß wird gewöhnlich erst mehrere Zentimeter lang, ehe er Seitenäste treibt.

Kurz zusammengefaßt hat sich also ergeben, daß das Laubmoosstämmchen eine große Anpassungsfähigkeit an die bei seinem Wachstum herrschenden Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts besitzt, die sich uns durch die verschiedene Trockenresistenz der Standortsformen zu erkennen gibt. Die Folge dieser Anpassungsfähigkeit ist nun eine große Empfindlichkeit bei extremem Wechsel dieser Außenbedingung. Dieser Mangel wird jedoch kompensiert durch die ausgezeichnete Fähigkeit und Neigung, ein neues Sproßsystem zu bilden, das sich wiederum den neuen Verhältnissen anpassen wird. Daß ganz ähnliche Verhältnisse auch bei den Beziehungen der Moose zur Temperatur sich vorfinden, wird im zweiten Teile gezeigt werden.

#### b) Versuche mit Protonema.

Damit wollen wir das Laubmoosstämmchen verlassen und uns der Resistenz des Protonemas gegen Austrocknung zuwenden. In der Natur wird Protonema wohl selten größerer Trockenheit ausgesetzt sein, da die Keimung der Sporen in feuchte Perioden fällt und die Bildung von jungen Pflänzchen bei geeigneten äußeren Bedingungen schon an wenigen Protonemaästen vor sich gehen

kann. In meinen Kulturen zeigte sich, daß gerade die den schlechtesten Ernährungsbedingungen ausgesetzten Sporenvorkeime (mit Leitungswasser befeuchtet) reichlich junge Pflanzen bildeten, während bei solchen, die auf Fließpapier, das mit verdünnter Knopscher Lösung getränkt war, kultiviert waren, zwar eine reiche Protonemawucherung, aber keine jungen Pflanzen beobachtet wurden.

Hatte Rabe, wie in der Einleitung schon kurz erwähnt, mit eben gekeimten Moossporen operiert, machte ich meine Versuche mit weiter entwickelten Stadien. Rabe fand für gekeimte Sporen von *Barbula muralis*, *Bryum inclinatum* und *Physcomitrium pyriforme*, deren Keimschlauch die acht- bis zehnfache Länge des Sporendurchmessers maß, daß nach dreimonatlicher Lufttrockenheit die Hälfte des jungen Protonemas weiter wuchs. Nach gleich langer Exsikkatorbehandlung waren weniger als die Hälfte noch lebend, wobei nur ein Teil der Zellen weiterwuchs. Wurden die ersteren noch 5 Monate länger an der Luft getrocknet, wuchs ein beträchtlicher Teil von *Bryum*-Keimlingen nach dem Wiederbefeuchten weiter.

Auch für das Protonema wollte ich versuchen, einen Zusammenhang zwischen den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts und der Resistenz des Objektes gegen Austrocknung aufzusuchen. Deshalb war es mein Bestreben, Protonema von einigen Arten an natürlichen, trockneren Standorten zu sammeln und die entsprechende feuchte Kultur dazu herzustellen. Daher beziehen sich meine Versuche auch auf weiter entwickelte Stadien und nicht auf Keimlinge, wie sie Rabe verwandt hat. An der Mauer eines den Winter über leer stehenden Mistbeetes fand sich innen reichlich Protonema von *Catharina undulata* mit jungen Pflänzchen, auf Blumentöpfen in einem Kalthaus solches von *Funaria hygrometrica* und von *Bryum argenteum*. Die Feuchtkultur von Protonema dieser drei Arten und außerdem von *Bryum inclinatum* und *Physcomitrium pyriforme* erzielte ich leicht, indem ich Sporen auf in Standzylinder schräggestehende mit Fließpapier belegte Objektträger brachte und mit Leitungswasser befeuchtete. Wie oben schon erwähnt, traten bald junge Pflanzen auf. Das Naturprotonema und auch das kultivierte wurde in gleicher Weise wie die Moosstämmchen der Luft- und Exsikkatortrockenheit ausgesetzt. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse zusammengestellt.



Tabelle 5.

	Naturprotonema		Kultiv. Protonema	
	Luft-trockenheit	Exsikkator-trockenheit	Luft-trockenheit	Exsikkator-trockenheit
<i>Catharina undulata</i> . .	n. 18 W. einz. Zellen lbd.	n. 15 W. tot	n. 12 W. tot	n. 5 W. tot
<i>Bryum argenteum</i> . . .	n. 15 W. einz. Zellen lbd.	n. 14 W. tot	n. 12 W. tot	n. 5 W. tot
<i>Funaria hygrometrica</i> .	n. 10 W. einz. Zellen lbd.	n. 7 W. tot	n. 5 W. tot	n. 2 W. tot
<i>Bryum inclinatum</i> . . .	—	—	n. 8 W. tot	n. 4 W. tot
<i>Physcomitrium pyriforme</i>	—	—	n. 7 W. tot	n. 4 W. tot

Man ersieht aus diesen Daten, daß auch die Vorkeime der Laubmoose in bezug auf ihre Trockenresistenz in erheblichem Maße von der Feuchtigkeit des Standortes abhängig sind.

#### c) Versuche mit jungen Sporogonen.

Weitere Versuche betrafen die Resistenz der Sporogone, wobei nur die jüngeren Seten, an denen äußerlich noch keine Differenzierung des obersten Teiles zur Kapsel wahrnehmbar ist, berücksichtigt wurden. In der Literatur fand ich nur in einer Arbeit von Dalmer (1891, S. 460) zwei Austrocknungsversuche mit schon weiter entwickelten Sporogonen erwähnt. Dalmer operierte einerseits mit Seten von *Mnium cuspidatum*, deren Alter er durch den Passus, daß sie eben die Calyptra abstreifen wollten, charakterisiert. Er fand, daß diese nach drei- bis vierwöchentlichem Austrocknen an der Luft wieder befeuchtet weiter wuchsen. Ähnliche Versuche zeigten mir nun, daß damit durchaus nicht nachgewiesen ist, „daß die jungen assimilierenden Zellen der Sporogone gerade so wie die Blattzellen starken Wasserverlust vertragen können“, wie Dalmers Schlußfolgerung lautet. Denn die im Versuch eingetretene Kollabeszenz der assimilierenden Zellen, deren völliges Austrocknen durch die Kutikularisierung und Gewebsdifferenzierung längere Zeit hintenan gehalten wird, kann man höchstens mit dem Welken der Phanerogamen, die dies teilweise auch bis zu einem gewissen Grade vertragen, in Parallele bringen. Dalmer gibt dann noch an, daß auch *Polytrichum*-Sporogone drei- bis vierwöchentliches Austrocknen vertragen können, wobei er deren Alter nicht näher bezeichnet.

Von Anfang an schien mir bei den Austrocknungsversuchen mit jungen Sporogonen eine besondere Beachtung die Funktion



der Haube zu verdienen, die durch ihren anatomischen Bau zu einem die Verdunstung hindernden Organ präformiert ist. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse für Austrocknungsversuche von jungen Sporogonen mit Hauben und für solche von demselben Material, deren Hauben ohne Verletzung des Scheitelpunktes entfernt werden konnten, zusammengestellt.

Tabelle 6.

	Lufttrockenheit		Exsikkatortrockenheit	
	Mit Haube	Ohne Haube	Mit Haube	Ohne Haube
<i>Dicranum fuscescens</i> . .	n. 16 W. lbd.	n. 5 W. tot	n. 10 W. lbd.	n. 3 W. tot
<i>Bartramia ityphylla</i> . .	n. 9 W. lbd.	n. 4 W. tot	n. 6 W. lbd.	n. 2 W. tot
<i>Mnium hornum</i> . . .	n. 10 W. lbd.	n. 4 W. tot	n. 7 W. lbd.	n. 2 W. tot
<i>Barbula muralis</i> . . .	n. 25 W. lbd.	n. 6 W. tot	n. 13 W. lbd., n. 17 W. tot	n. 3 W. tot
<i>Funaria hygrometrica</i> .	n. 10 W. lbd.	n. 2 W. tot	n. 5 W. lbd.	n. 1 W. tot
<i>Webera nutans</i> . . . .	n. 15 W. lbd., n. 21 W. tot	—	n. 10 W. lbd., n. 13 W. tot	—
<i>Plagiothecium denticula-</i> <i>tum</i>	n. 11 W. lbd., n. 15 W. tot	—	n. 6 W. lbd., n. 10 W. tot	—
<i>Ceratodon purpureus</i> . .	n. 24 W. lbd., n. 29 W. tot	—	n. 14 W. lbd., n. 16 W. tot	—

Die mitgeteilten Resultate zeigen nun aufs deutlichste, daß die Haube für die jungen Stadien von Seten, wie wir sie oben charakterisiert haben, bei Trockenheit von wesentlichem Werte ist; denn einerseits wird durch ihre meist zylindrisch eng anschließende Gestalt, andererseits durch die physikalische Beschaffenheit des isolierten Gewebemantels eine Schutzhülle des jungen Kapselmeristems erzielt.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden die unverschrten Seten mit ihrem Gametophyt der Austrocknung ausgesetzt.

Es zeigte sich, wie aus der Tabelle 7 zu ersehen ist, die interessante Tatsache, daß bei allen untersuchten Arten die Seten gegen Trockenheit resistenter waren als die Blätter der zugehörigen Stämmchen, während sterile Pflanzen oder solche mit Blüten weit längere Zeit Trockenheit aushielten, wie man aus Tabelle 1 ersehen kann. Diese Tatsache erklärt sich durch den Altersunterschied der Sprosse. Wir haben hier ein Beispiel, das uns demonstriert, wie die Resistenz des Moosstämmchens unter dem Einfluß des Witterungswechsels allmählich abnimmt. Dies kann so weit gehen,

Tabelle 7.

	Lufttrockenheit		Exsikkatortrockenheit	
	Junge Seten	Laub	Junge Seten	Laub
<i>Funaria hygrometrica</i> .	n. 10 W. lbd.	n. 9 W. tot	n. 6 W. lbd.	n. 4 W. tot bis auf ein- zelne Zellen
<i>Dicranum fuscescens</i> . .	n. 17 W. lbd.	n. 15 W. tot	n. 11 W. lbd.	n. 11 W. tot
<i>Bartramia ityphylla</i> . .	n. 9 W. lbd.	n. 7 W. tot bis auf ein- zelne Zellen	n. 6 W. lbd.	n. 6 W. tot
<i>Mnium hornum</i> . . .	n. 10 W. lbd.	n. 7 W. tot	n. 6 W. lbd.	n. 5 W. tot bis auf ein- zelne Zellen
<i>Barbula muralis</i> . . .	n. 23 W. lbd.	n. 18 W. tot	n. 15 W. lbd.	n. 10 W. tot bis auf ein- zelne Zellen

daß schließlich die Blätter des Gametophyten getötet sind, während die dazu gehörigen Seten, die einem jüngeren Stadium angehören, noch leben. Auf Seite 400 habe ich schon bei Gelegenheit der Schädigung des Gametophyten in der Natur ein *Orthotrichum* erwähnt, dessen Seten tragende Sprosse völlig tote Blattzellen aufwiesen, während die Seten noch grün und ziemlich jung waren. Daß andererseits auch die jungen Sporogone in der Natur durch Austrocknung zugrunde gehen können, ist eine längst bekannte Tatsache. So schrieb Lorentz (1860, S. 14) die spärliche Fruchtbildung von *Trichostomum flexicaule* besonders dem Umstand zu, daß die jungen Früchte der Sonne ausgesetzt sehr leicht vertrocknen. Auch ich konnte im Laufe meiner bryologischen Beobachtungen öfters konstatieren, daß die Seten ganzer Rasen zweifellos durch Trockenheit an exponierten, den Sonnenstrahlen ausgesetzten Standorten abgetötet worden waren. So fand ich diese Erscheinung im Sommer 1910 bei *Ceratodon purpureus*, *Georgia pellucida*, *Funaria hygrometrica*, *Webera nutans* und *Bryum pallens*.

Hatte sich bei Stämmchen und Protonema ein Zusammenhang zwischen Resistenz gegen Trockenheit und Feuchtigkeit des Standorts nachweisen lassen, lag es nahe, gleiche Versuche mit jungen Seten anzustellen. Dazu bot *Funaria* ein geeignetes Versuchsobjekt, da Rasen dieser Art, die durch Sporenaussaat auf Erde erzielt worden waren, wobei für eine dauernd feuchte Atmosphäre gesorgt war, nach mehreren Wochen junge Seten produzierten, die

mit solchen von natürlichem Standort inbezug auf ihre Trockenresistenz verglichen wurden.

Tabelle 8.

	Lufttrockenheit	Exsikkatortrockenheit
Feucht kultivierte Seten . .	n. 5 W. tot	n. 2 W. tot
Seten aus der Natur . . .	n. 10 W. lbd.	n. 4 W. lbd., n. 5 W. tot

Der Vergleich zeigt ganz deutlich, daß auch die Sporogone in gewissem Grade eine Anpassungsfähigkeit an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts besitzen, indem sie dementsprechend ihre Trockenresistenz regulieren.

#### d) Versuche mit Brutorganen.

Nun noch einige Worte über die Resistenz der Brutorgane. Schröder teilt schon mit, daß Brutorgane von *Orthotrichum obtusifolium* nach zweijährigem Aufbewahren im Herbar noch lebten, während die Blätter bis auf einzelne Zellen schon abgestorben waren. Auch ich konnte in den von mir untersuchten Fällen konstatieren, daß die Brutorgane die Blattzellen überleben. Ein reichlich mit Brutorganen versehenes, steriles *Leptobryum pyriforme*, das auf einem Koksbeet im Botanischen Garten gewachsen war, diente zum ersten Versuch. Laub und Stämmchen dieses Materials waren nach 80 Tagen Lufttrockenheit tot, während die Brutorgane noch nach 150 Tagen zum größten Teile keimten, wenn sie auf feuchtes Fließpapier übertragen wurden. Ein *Bryum capillare*, dessen Blattzellen nach 10 Monaten sämtlich tot waren, zeigte nach 20 Monaten noch viele lebende Brutorgane. *Orthotrichum Lyellii*, welches zwei Jahre im Herbar gelegen hatte, zeigte keine lebenden Blattzellen mehr, dagegen lebte ungefähr die Hälfte der Brutorgane noch. Daraus erhellt deutlich, wie wichtig die resistenteren Brutorgane für die Fortexistenz eines Mooses sind und daß durch diese gesteigerte Trockenresistenz den Brutorganen und damit dem Moos auch bei Sterilität eine große Verbreitung ermöglicht werden kann.

#### B. Die Einwirkung wasserentziehender Lösungen.

Im Anschluß an die Austrocknung der Laubmoosprotoplasten an der Luft und im Schwefelsäureexsikkator wurden Versuche angestellt, wo Laubmoose dem Einfluß osmotisch wirkender Flüssig-

keiten, wie Kaliumnitrat, Glyzerin, Trauben- und Rohrzucker ausgesetzt wurden. Einmal wurden die die Objekte enthaltenden Flüssigkeiten bis zum völligen Auskristallisieren des gelösten Stoffes an der Luft der Eintrocknung überlassen, während das andere Mal das osmotische Medium bei konstanter Konzentration erhalten wurde. Die Wirkung der osmotischen Flüssigkeiten kann natürlich nicht ohne weiteres mit der Verminderung des Turgors durch Verdunsten des Zellwassers in Parallele gebracht werden; denn infolge der mit Notwendigkeit eintretenden Plasmolyse werden durch Abheben des Protoplasten von der Zellwand eigenartige Bedingungen geschaffen, denen sich durch den allmählichen Wechsel der Konzentration des umgebenden Mediums und der osmotischen Druckzustände besondere Reaktionen zugesellen werden. Sind diese Versuche also weniger geeignet, mit biologischen Verhältnissen in Beziehung gebracht zu werden, so war es doch interessant zu vergleichen, wie die Potenz der Laubmoosprotoplasten, bedeutenden Wasserentzug zu ertragen, unter diesen veränderten Außenbedingungen zutage tritt.

a) Eintrocknung der wasserentziehenden Medien  
an der Luft.

1. Versuche mit Laubmoosstämmchen.

Wenden wir uns zunächst den Versuchen zu, bei denen das osmotische Medium, in dem sich die Objekte befanden, an der Luft eingetrocknet wurde. Zur Verwendung kam 5 % Kaliumnitratlösung und dieser isosmotische Lösungen von Glyzerin, Trauben- und Rohrzucker. Die Objekte wurden immer durch vorheriges Einlegen in Wasser zur vollen Turgeszenz gebracht und dann in Urhschälchen von 5 cm Durchmesser, die gleiche Quanta der Lösungen enthielten, im Zimmer bei ca.  $+20^{\circ}\text{C}$  der Luft- resp. Exsikkator austrocknung überlassen. Nach einigen Tagen war das Wasser verdunstet und die Objekte waren dann mit den kristallinen Massen der Zucker und des Kaliumnitrats bedeckt, resp. befanden sie sich in dem eingedickten Glyzerin. Ein völliger Einschluß der Objekte erfolgte beim Versuch mit Rohrzuckerlösung; hier bildete sich auf dem Boden des Urhschälchens eine gleichmäßige kristallinische Schicht. Der Traubenzucker war in hirsekorn- bis erbsengroßen Warzen verteilt, während das Kaliumnitrat als dünne kristallisierte Schicht den Boden bedeckte.

Von Wichtigkeit für die Beurteilung des Ganges der Austrocknung sind die Prozentgehalte der gesättigten Lösungen, bei deren Eindampfung die Ausscheidung des gelösten Stoffes beginnt. Bis zum völligen Verdampfen des Wassers befanden sich also die Objekte in gesättigten Lösungen der Stoffe. Die konzentrierte Lösung Traubenzucker enthält bei  $+20^{\circ}\text{C}$  50 % Zucker gelöst, genau auf 102 Teile Wasser 100 Teile Zucker, die von Kaliumnitrat 23,8 % Kaliumnitrat und eine solche von Rohrzucker 67,09 % Rohrzucker. Die Wiederbefeuchtung des eingetrockneten Inhaltes der Uhrschildchen erfolgte dergestalt, daß aus einem Gefäß durch schmale Fließpapierstreifen ein Wasserstrom in die Uhrschildchen geleitet und durch einen zweiten Streifen das Wasser aus den Schildchen entfernt wurde, so daß ein gleichmäßiger Strom die Uhrschildchen passierte und die gelösten Stoffe fortführte. Bei schneller Wasserzufuhr und Auflösung zeigte sich jedoch dasselbe Resultat wie bei der langsamen.

Auf diese Weise vorgenommene Austrocknung von Laubmoosblättern in Kaliumnitrat- und Glycerinlösung ergab durchweg negative Resultate, was die Erfahrung verschiedener Forscher an anderen pflanzlichen Objekten, daß die erwähnten Stoffe in verdünnten Lösungen giftig wirken, bestätigt. Es war an meinen Objekten mittels verschieden starker Kaliumnitratlösung keine einzige Zelle mehr plasmolysierbar. Um nun die giftige Wirkung des Kaliumnitrats abzuschwächen resp. aufzuheben, wurde eine Lösung mit 3 % Kaliumnitrat und 1 % Calciumchlorid zu Versuchen mit Blättern von 11 Arten verwandt, die also in Kaliumnitratlösungen allein sämtlich abgestorben waren. Von diesen lebten nach dem Wiederbefeuchten sechs Arten, nämlich *Barbula muralis*, *Bryum argenteum*, *Catharina undulata*, *Ceratodon purpureus*, *Grimmia pulvinata* und *Dicranum fuscescens*, die übrigen fünf, nämlich *Plagiothecium denticulatum*, *Funaria hygrometrica*, *Mnium rostratum*, *Mnium hornum* und *Hypnum purum* waren auch hier getötet. Wie aus den in Tabelle 1 mitgeteilten Angaben ersichtlich ist, gehören die sechs lebenden Spezies sämtlich zu den gegen Lufttrockenheit resistenteren Arten, während die getöteten fünf zu den empfindlicheren gehören. Es ergibt sich also das Resultat, daß nur die an der Luft austrocknungsfähigsten Spezies durch Beifügung von Calciumchlorid die Wasserentziehung durch Kaliumnitratlösung aushalten resp. der giftige Einfluß des Kaliumnitrats nur bei diesen Arten aufgehoben wird.



Über die Resistenz der Laubmoosblätter gegenüber Eintrocknung an der Luft in Rohr- und Traubenzuckerlösung geben Spalte 2 und 3 der folgenden Tabelle Aufschluß. Es zeigte sich, daß von 24 untersuchten Arten 19 die Eintrocknung in Rohrzucker-, 11 die in Traubenzuckerlösung überstanden hatten. Bemerkenswert ist, daß keine Art nur das Eintrocknen in Traubenzuckerlösung ausgehalten hat, sondern daß auch stets dort, wo letzterer nicht tödlich wirkte, Rohrzucker ohne schädigenden Einfluß war. Fünf Arten, nämlich zwei pleurocarpe Waldbewohner *Hypnum purum* und *H. splendens*, ferner *Funaria hygrometrica* und *Fontinalis antipyretica* und *F. squamosa* zeigten auch bei Eintrocknung in den beiden Zuckerlösungen nach dem Wiederbefeuchten keine lebenden Blattzellen mehr.

Tabelle 9.

F = in feuchter Luft, S = submers kultiviert.

	Naturpflanzen		Feuchtkulturen	
	Trauben- zucker	Rohr- zucker	Trauben- zucker	Rohr- zucker
<i>Dicranum fuscescens</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . . .	lbd.	lbd.	F tot	lbd.
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	tot	lbd.	F tot	lbd.
<i>Grimmia pulvinata</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
<i>Racomitrium heterostichum</i> . . . . .	tot	lbd.	F tot	tot
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . . .	tot	tot	—	—
<i>Webera nutans</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
<i>Bryum alpinum</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
— <i>argenteum</i> . . . . .	lbd.	lbd.	F lbd., S tot	F lbd., S lbd.
— <i>caespiticium</i> . . . . .	tot	lbd.	F tot	tot
— <i>capillare</i> . . . . .	lbd.	lbd.	F tot	tot
<i>Mnium rostratum</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
— <i>hornum</i> . . . . .	tot	lbd.	—	—
— <i>undulatum</i> . . . . .	tot	lbd.	—	—
<i>Philonotis fontana</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
<i>Bartramia ityphylla</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
<i>Catharinea undulata</i> . . . . .	tot	lbd.	F lbd., S tot	F lbd., S tot
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . . . .	tot	tot	—	—
— <i>squamosa</i> . . . . .	tot	tot	—	—
<i>Isoetecium Vallis-Usae</i> . . . . .	lbd.	lbd.	—	—
<i>Plagiothecium denticulatum</i> . . . . .	tot	lbd.	F. lbd.	lbd.
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i> (Landform) . . . . .	lbd.	lbd.	S tot	lbd.
— <i>purum</i> . . . . .	tot	tot	—	—
— <i>splendens</i> . . . . .	tot	tot	—	—

Da ich gefunden habe, daß die Resistenz gegen Luft- und Exsikkatortrockenheit von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts abhängig ist, war es interessant festzustellen, ob auch bei Wasserentziehung durch plasmolysierende Lösungen eine Parallele zwischen Resistenz und Feuchtigkeit des Standorts vorhanden sei. Die Versuchsergebnisse mit Sprossen von zehn Arten, die außer dem submers gezogenen *Hypnum aduncum*, var. *polycarpum* in feuchter Luft kultiviert worden waren, sind in vorhergehender Tabelle in Spalte 4 und 5 angefügt. Ein Vergleich zwischen dem Material von den trockneren natürlichen Standorten und den feucht kultivierten zeigt bei letzterem eine Abnahme der Resistenz. Hervorzuheben ist aber, daß von den zehn in Betracht gezogenen Arten sechs, davon zwei auch nach submerser Kultur bei Eintrocknung in Rohrzuckerlösung lebend geblieben waren. *Catharina undulata* und *Plagiothecium denticulatum* haben sich nur in der feuchtkultivierten Form gegen die Eintrocknung in Traubenzuckerlösung resistent gezeigt. Im allgemeinen läßt sich wohl sagen, daß die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts auch die Resistenz gegen eine Wasserentziehung unter den hier gegebenen physikalischen Verhältnissen beeinflussen, die Ausnahmen aber in dem abnormen Zustande, in dem der Moosprotoplast sich befand, ihre Begründung finden können. Es ist auch zu berücksichtigen, daß bei dem Aufenthalt in den Lösungen eine Aufnahme des gelösten Stoffes durch den Protoplasten erfolgt, wie weiter unten noch nachgewiesen werden wird, die wohl instande sein dürfte, durch Erhöhung des osmotischen Druckes der Zelle die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung zu steigern.

Um nun auch die bei dieser Art Austrocknung wirksamen Faktoren kennen zu lernen, wurden Versuche angestellt, wo die Schnelligkeit der Austrocknung und die Intensität getrennt wurden und so einzeln bewertet werden konnten. Zu diesem Zwecke wurden in denselben Lösungen von Trauben- und Rohrzucker wie oben mit Blättern von sechs resistenten Arten drei gleiche Serien hergestellt, deren jede also 12 Uhrschildchen, jede Art in Rohr- und Traubenzucker enthielt. Die erste Serie erfuhr dieselbe Behandlung wie die in Tabelle 9 erwähnten Arten, d. h. nach erfolgter Eintrocknung in der Luft im Zimmer bei  $+20^{\circ}$  C, wobei die Uhrschildchen auf einem Tisch standen, wurden die Objekte sofort allmählich wieder befeuchtet und auf ihre Lebensfähigkeit untersucht. Um nun die Intensität der Austrocknung zu erhöhen,

wurde die zweite Serie nach erfolgter Eintrocknung an der Luft noch zehn Tage in einen Schwefelsäureexsikkator gebracht und dann erst befeuchtet und untersucht. Die dritte Serie kam zwecks Verminderung der Schnelligkeit der Eintrocknung auf ein Wandregal, das sich fast unter der Decke des ungeheizten Zimmers befand, wodurch die Eintrocknung gegenüber Serie 2 um  $1\frac{1}{2}$  Tag verzögert wurde. Nach erfolgter Eintrocknung wurde diese Serie sofort untersucht.

Tabelle 10.

	Traubenzucker			Rohrzucker		
	Serie 1. Normale Luft- eintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 T. Exsikkatortr.	Serie 3. Lufttrockn. auf Regal	Serie 1. Normale Luft- eintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 T. Exsikkatortr.	Serie 3. Lufttrockn. auf Regal
<i>Dicranum fuscescens</i>	lbd.	tot	Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.	Basalzellen lbd.	lbd.
<i>Racomitrium hetero- stichum</i> . . . . .	lbd.		tot	tot	tot	$\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Mnium hornum</i> . .	Basalzellen lbd.		tot	Basalzellen lbd.	tot	Basalzellen lbd.
<i>Bryum capillare</i> . .	desgl.		tot	lbd.	lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Bartramia ityphylla</i>	lbd.		tot	Gr. lbd.	tot	einz. Zellen lbd.
<i>Philonotis fontana</i> .	Basalzellen lbd.		tot	tot	tot	Basalzellen lbd.

In Tabelle 10 sind die Ergebnisse der Versuche zusammen- gestellt. Es ergab sich also, daß durch die intensivere Aus- trocknung, hervorgerufen durch zehntägigen Aufenthalt im Exsikkator, in der Traubenzuckerlösung sämtliche bei normaler Luftaustrocknung (Serie 1) lebende Arten getötet, in der Rohrzuckerlösung drei Arten dadurch getötet oder geschädigt waren. Die dritte Serie lehrt, daß ein verlangsamtes Eintrocknen in Traubenzucker sehr schä- digend wirkt gegenüber dem normalen, während bei Rohrzucker das umgekehrte Verhältnis stattfand, indem die langsamere Ein- trocknung günstigere Resultate zeigte. Wie wir noch sehen werden, dringt bei Aufenthalt in der Trauben- und Rohrzuckerlösung Zucker in die Zellen ein. Nach obigen Versuchen müssen wir annehmen, daß dabei der Traubenzucker einen schädigenden Einfluß auf den Protoplasten ausübt, der bei Rohrzucker unterbleibt.

Um nun neben Schnelligkeit und Intensität der Austrocknung auch die Dauer des ausgetrockneten Zustandes in den Kreis der Beobachtung zu ziehen und deren Einfluß festzustellen, mögen noch einige diesbezügliche Versuchsreihen besprochen werden, zu der einige weitere sehr resistente Arten verwendet wurden. Die beiden ersten Serien wurden ebenfalls an der Luft eingetrocknet, die zweite aber dann noch zehn Tage in den Schwefelsäureexsikkator gebracht, während die dritte sofort in den Exsikkator kam. Eine vierte, normal an der Luft eingetrocknete Serie wurde nach erfolgter Austrocknung noch vierzig Tage an der Luft stehen gelassen, um die Einwirkung der Dauer festzustellen.

Tabelle 11.

	Traubenzucker				Rohrzucker			
	Serie 1. Normale Luft- eintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 Tage Exsikkat.-Trock.	Serie 3. Exsikkator- eintrocknung	Serie 4. Lufttrockn. u. 40 Tage Auf- enthalt dasebst	Serie 1. Normale Luft- eintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 Tage Exsikkat.- trockenheit	Serie 3. Exsikkator- eintrocknung	Serie 4. Lufttrockn. u. 40 Tage Auf- enthalt dasebst
<i>Barbula muralis</i>	lbd.	lbd.	tot	tot	lbd.	lbd.	Gr. lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Grimmia pulvi- nata</i> . . . . .	lbd.	lbd.	Basalzellen lbd.	$\frac{1}{3}$ lbd.	lbd.	lbd.	lbd.	$\frac{1}{4}$ lbd.
<i>Webera nutans</i>	lbd.	tot	tot	tot	lbd.	lbd.	Gr. lbd.	tot

Aus dem Versuch geht deutlich hervor, wie sowohl die durch den Exsikkator gesteigerte Intensität eine bedeutendere Schädigung gegenüber der normalen Luftaustrocknung ausübt, daß aber auch die Schnelligkeit, mit der die Austrocknung erfolgt, von Einfluß ist. Denn die gleich im Exsikkator eingetrockneten Proben sind weit mehr geschädigt als die an der Luft eingetrockneten und dann nachträglich in den Exsikkator gebrachten. Ein Vergleich von Serie 1 mit 2 zeigt, daß die Dauer der Einwirkung eine große Rolle spielt. Alle drei Spezies, die noch 40 Tage an der Luft gestanden hatten, sind nur noch partiell lebend oder tot.

Im allgemeinen ergibt sich also aus unseren Darlegungen, daß bei geeigneter Wahl einer indifferenten osmotischen Lösung (in unseren Versuchen Rohrzucker) die meisten Moose große Resistenz gegen die Wirkung von Wasserentzug auf osmotischem Wege besitzen, die aber durch gesteigerte Intensität des Wasserentzugs oder längere Dauer des ausgetrockneten Zustandes vermindert und schließlich vernichtet werden kann.

## 2. Versuche mit jungen Sporogonen, Protonema und Sporen.

An diese Versuche mit Moosblättern anschließend wurden junge Seten von *Barbula muralis*, *Webera nutans*, *Funaria hygrometrica* und *Mnium hornum* in gleiche wie oben benützte isosmotische Lösungen der Austrocknung an der Luft ausgesetzt. Da jedoch bei diesen flüssigen Medien die schützende Wirkung der Haube ausgeschlossen war, die, wie wir festgestellt haben, das Ertragen längerer Lufttrockenheit den jungen Sporogonen ermöglicht, so war nicht verwunderlich, daß nach erfolgter Wiederbefeuchtung in den Seten aller 4 Spezies nicht eine lebende Zelle mehr aufzufinden war. Das gleiche Resultat ergab sich bei analogen Versuchen mit kultiviertem Protonema von *Bryum capillare*, *Funaria hygrometrica* und *Physcomitrium pyriforme*. Versuche, die jedoch mit Sporen dieser drei Arten angestellt wurden, zeigten die gleichen Ergebnisse wie die Moosblätter. Die in Kaliumnitrat und Glyzerinlösung eingetrockneten Sporen keimten nach Überführung in Wasser nicht mehr, während die mit Trauben- und Rohrzucker behandelten fast alle keimten. Die Sporen waren vor dem Einlegen in die plasmolysierenden Medien mit Leitungswasser zu voller Turgeszenz gebracht worden.

### b) Einwirkung wasserentziehender Medien von konstanter Konzentration.

Des weiteren wurde nun noch geprüft, ob die Laubmoosstämmchen durch einen Aufenthalt in wasserentziehenden Medien, wenn diese im Gegensatz zu obigen Versuchen bei konstanter Konzentration gehalten werden, Schaden erleiden oder mehr oder weniger lange Zeit ihre Lebensfähigkeit bewahren können. Deshalb wurden einmal Stämmchen von *Plagiothecium denticulatum*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum capillare*, *Bryum caespiticium*, *Mnium rostratum* und *Catharinea undulata* in turgeszentem Zustande in die schon oben benützten einer 5prozentigen Kaliumnitratlösung isotonischen Lösungen von Kaliumnitrat, Glyzerin, Trauben- und Rohrzucker gebracht. Die in Kaliumnitrat liegenden Objekte waren nach einem Tage sämtlich tot bis auf das *Plagiothecium denticulatum*, das nach sieben Tagen noch deutlich plasmolysierte Zellen zeigte, deren Plasmolyse bei Wasserzutritt zurückging. Nach neun Tagen trat auch hier der Tod ein. Bei den in Trauben- und Rohrzuckerlösung befindlichen Objekten war die Plasmolyse schon nach einem Tage völlig ausgeglichen, wodurch eine Aufnahme



des gelösten Stoffes erwiesen ist. Damit war natürlich die wasser-entziehende Kraft dieser osmotischen Lösung aufgehoben. Trotzdem will ich anführen, wie lange sich die Objekte in den Lösungen lebend erhielten. In Traubenzucker war *Funaria* und *Mnium rostratum* nach drei Tagen tot. Von *Catharina undulata*, den beiden *Brya* und *Plagiothecium denticulatum* lebten nach vierzehn Tagen noch einzelne Blätter, die nach zwanzig Tagen auch abgestorben waren. Den günstigsten Resultaten begegnen wir, entsprechend den obigen Versuchen, bei Rohrzucker. In dessen Lösung war zwar die *Funaria* nach drei Tagen tot, *Plagiothecium*, *Mnium* und *Catharina* aber nach dreißig Tagen noch lebend, nach vierzig jedoch auch tot, während die Blätter der beiden *Brya* noch nach 65 Tagen ganz oder teilweise lebten, um erst nach 75 Tagen vollständig abgestorben zu sein.

Ferner kamen Stämmchen mehrerer Arten in konzentrierte Lösungen unserer vier Stoffe.

Tabelle 12.

	konz. Kaliumnitrat	konz. Glyzerin	konz. Traubenzucker	konz. Rohrzucker
<i>Funaria hygrometrica</i> .	n. 1 Tag tot	n. 1 Tag tot	n. 1 Tag tot	n. 1 Tag tot
<i>Bryum caespitium</i> . .	desgl.	desgl.	desgl.	n. 1 Tag einzelne Zellen lbd., n. 2 Tagen tot
<i>Mnium rostratum</i> . . .	n. 1 Tag einz. Gr. v. Zellen lbd., n. 2 Ta- gen tot	desgl.	desgl.	n. 2 Tag. einzelne Zellen lbd., n. 3 Tagen tot
<i>Catharina undulata</i> . .	n. 1 Tag einz. Blätter lbd., n. 2 Tagen tot	desgl.	n. 2 Tagen Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd., n. 3 Tagen tot	n. 3 Tagen Gr. lbd., n. 4 Ta- gen tot
<i>Plagiothecium denticu- latum</i> . . . . .	n. 1 Tag tot	desgl.	n. 1 Tag tot	n. 2 Tagen Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd., n. 3 Tagen tot

Hierbei zeigte es sich, daß in konzentriertem Kaliumnitrat *Mnium rostratum* und *Catharina undulata* nach 24 Stunden noch Gruppen lebender Zellen aufwiesen, während in derselben Zeit in einer 5-prozentigen Lösung, wie wir gesehen haben, schon der Tod erfolgt war. Die in konzentrierter Trauben- und Rohrzuckerlösung befindlichen Objekte zeigten dagegen ungünstigere Resultate als bei Einwirkung von verdünnten Lösungen. Es ist dies nicht ver-

wunderlich, da der osmotische Wert der konzentrierten Lösungen und also die wasserentziehende Kraft sehr groß ist. Deshalb können wir hier einen Austrocknungstod annehmen. Am resistantesten erwies sich *Catharinea undulata*, welche in konzentrierte Rohrzuckerlösung nach 3 Tagen noch lebte.

## 2. Abschnitt. Die Resistenz der Laubmoose gegen Temperaturen unter dem Nullpunkt.

### a) Einleitende Bemerkungen.

Wenn wir im folgenden zu den Untersuchungen über den Einfluß von Kälte auf Laubmoose übergehen, so werden wir nur die Wirkung derjenigen Temperaturen unter dem Nullpunkt in den Kreis der Betrachtung ziehen, bei denen normalerweise Eisbildung stattfindet. Nach der Auffassung von Müller-Thurgau, der sich Molisch anschloß, ist die Wasserentziehung durch Eisbildung das den Tod der Pflanze bedingende Moment. Darnach ist also die Todesursache beim Erfrieren die gleiche wie beim Austrocknungstod. Nachdem schon Pfeffer (1904, S. 315 ff.) gegen die generelle Gültigkeit dieser Annahme berechnigte Einwände gemacht hatte, suchten Mez und seine Schüler in ihren Arbeiten unter Zuhilfenahme genauer physikalischer Methoden der Müller-Thurgauschen Theorie völlig den Boden zu entziehen. Sie stellten nämlich für viele Objekte fest, daß Eispunkt, d. h. der Punkt, wo alles vorhandene Zellwasser zu Eis erstarrt ist, und Erfrierpunkt nicht zusammenfallen, letzterer vielmehr ein für jeden Organismus verschiedenes Minimum repräsentiere. Neuerdings ist jedoch Fischer (1911, S. 133 - 234) auf Grund physikalisch-chemischer Studien an Kolloiden wieder für die Müller-Thurgausche Ansicht eingetreten. Aus diesen kurzen Hinweisen ersieht man, daß das Erfrierproblem noch keineswegs zu einem endgültigen Abschluß gekommen ist. Wir können jedoch aus den bisherigen Erfahrungen und Versuchsergebnissen den Schluß ziehen, daß der Kältetod des Individuums das Endergebnis einer Reihe von Reaktionen ist, die je nach den im Protoplasten schlummernden Potenzen und Eigenschaften und nach dem Zustand, in dem er sich befindet, von größter Mannigfaltigkeit sein können. So nimmt z. B. Lidforss an, daß die große Permeabilität des Laubmoosprotoplasten, die wir auch für Trauben- und Rohrzucker als zutreffend fanden, eine

Eigenart der Mooszellen ist, die für die Kälteresistenz sehr vorteilhaft sein muß.

Diese einleitenden Bemerkungen stelle ich voran, weil sich gerade bei Laubmosen die Gelegenheit bietet, zu sehen, wie sich Objekte, bei denen alle Grade von Austrocknungsfähigkeit vorhanden sind, gegenüber Temperaturen unter dem Nullpunkt verhalten und ob Beziehungen zwischen Austrocknungsfähigkeit und Kälteresistenz bei dieser Pflanzengruppe nachzuweisen sind. Wie jetzt schon angedeutet werden soll, hat sich auch bei unseren Objekten keine durchgehende Parallele zwischen Kälte- und Trockenresistenz feststellen lassen.

Da noch keine zusammenhängenden Untersuchungen über die Kälteresistenz der Laubmoose vorlagen, war es meine erste Aufgabe, die Temperaturminima für die einzelnen Teile der Moospflanze, wie Sporen, Protonema, Laub und Seten durch Grenzwerte annähernd festzustellen. In Verbindung damit kamen verschiedene biologische Fragen zur Behandlung. So wurde zwecks Feststellung eines Zusammenhanges zwischen Austrocknungsfähigkeit und Kälteresistenz des Laubmoosstämmchens versucht, ob durch vorherige Austrocknung der Erfrierpunkt tiefer gelegt, mit anderen Worten die Kälteresistenz erhöht werden kann. Ferner wurde bei Feststellung der Temperaturminima die Frage nach dem Einfluß der Standorttemperaturen während des Wachstums des Objektes auf den Erfrierpunkt erörtert. Getrennt davon wurde untersucht, ob bei Temperaturwechsel, dem die Moose in der Natur oft in extremer Weise ausgesetzt sind, der Erfrierpunkt schon völlig ausgebildeter Stämmchen durch Akkommodation der Protoplasten an die veränderte Temperatur verschoben werden kann. Außer diesen Versuchen, bei denen durch einmalige Abkühlung das spezifische Minimum unterschritten und so der Tod erzielt wurde, stellte ich noch solche an, bei denen die Resistenz gegen wiederholtes Gefrieren und Auftauen bei Temperaturen über dem Todespunkt untersucht wurde. Endlich wurde noch die Frage nach dem Verhalten des Turgors bei Temperaturwechsel diskutiert. Auf analoge Versuche mit anderen pflanzlichen Objekten wird an den betreffenden Stellen Bezug genommen werden.

Da wir die Wechselwirkung zwischen Moos und Temperaturen unter dem Nullpunkt unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse studieren wollen, wie sie in der Natur gegeben sind, war ich auch bestrebt, das Experiment durch Beobachtungen in der

Natur zu unterstützen. Diese Angaben sind an den betreffenden Stellen beigegeben. Von vornherein ist darauf verzichtet worden, auf die Mechanik des Gefriervorganges und die inneren Ursachen, die den endlichen Kältetod der Protoplasten bedingen, einzugehen.

### b) Methodik.

Zur Methodik der Versuche sei folgendes bemerkt. Zur Verwendung kam durchgehend frisch gesammeltes, also völlig lebendes und intaktes Material. Zur Erzielung der nötigen Kältegrade wurde eine Mischung von Schnee oder zerkleinertem Eis und Chlornatrium oder Chlorcalcium benützt. Die Objekte kamen in Reagenzröhrchen von 1,5 cm Durchmesser, welche in die Kältemischung versenkt wurden. Bei jedem Versuch befanden sich die Objekte sowohl in mit Wasser gefüllten Röhrchen als auch im Parallelversuch in turgescentem Zustande in leeren Röhrchen, also von Luft umgeben. Auch in der Natur werden Moose auf diese beiden Arten oft gefrieren. Lufttrockenes Material wurde auf Kälteresistenz nicht geprüft. Eine möglichst große Konstanz der Temperatur wurde auf folgende Weise erzielt. In einer zwecks Isolation mit trockenem Heu gefüllten großen Holzkiste befand sich ein Kupferkessel von ca. 50 cm Durchmesser, in den ein emaillierter Topf von ca. 35 cm Durchmesser gestellt wurde. Der Zwischenraum zwischen beiden wurde ebenso wie der innere Topf mit der betreffenden Kältemischung angefüllt. Der Kupferkessel wurde mit einem Holzdeckel verschlossen, auf den zwecks Isolation noch 4 Bastmatten gelegt wurden. Die Kiste stand in einem nach Norden gelegenen ungeschützten Gewächshäuschen. Die Versuchsdauer betrug bei den Erfrierpunktsbestimmungen durchgängig 18 Stunden. Da die Gewächshaustemperatur sich der Außentemperatur anpaßte, war es ein leichtes, bei Frost die Temperatur der Kältemischung relativ konstant zu halten. Bei Außentemperaturen über  $+5^{\circ}\text{C}$  war ein Steigen der Kältemischungstemperatur um 3 bis 6 Grad die Regel, was jedoch, wie ich kontrolliert, erst nach mehreren Stunden eintrat. Gefrierversuche mit mehreren Arten, bei denen diese einmal bei einer Temperatur von  $+30^{\circ}\text{C}$ , die Parallelserie bei  $+5^{\circ}\text{C}$  aufgetaut wurde, zeigten keine Beeinflussung des Versuchsergebnisses durch die Schnelligkeit des Auftauens, was auch andere Forscher an ihren Objekten konstatiert haben. Das Auftauen sämtlicher Objekte geschah in meinen Versuchen bei Zimmertemperatur.



## c) Bestimmung der Temperaturminima.

## 1. Versuche mit Laubmoosstämmchen.

Wie schon angedeutet, war es meine erste Aufgabe, die Temperaturminima für die einzelnen Teile der Moospflanze festzustellen, von denen zuvörderst die Laubmoosblätter und -stämmchen einer Untersuchung unterzogen wurden. Wie eingangs erwähnt, stand mir aus der Literatur eine Angabe von Rein (1908, S. 11) zur Verfügung, welcher bei Untersuchung des Zusammenhanges zwischen Turgor und Gefrierpunkt den Eintritt des Kältetodes für *Ceratodon purpureus* bei  $-16,2^{\circ}\text{C}$  ermittelte. Bei Feststellung dieses Wertes mit Hilfe von Galvanometer und Thermo-nadel wurde das Objekt an letztere gespießt und befand sich, wie Rein angibt, in Luft. Um möglichst schnell Grenzwerte für die Kälteresistenz zu erlangen, kamen die Stämmchen auf oben geschilderte Weise zuerst in eine Temperatur von  $-20^{\circ}\text{C}$ , wurden nach 18 Stunden aufgetaut, worauf die Blattzellen plasmolytisch auf ihre Lebensfähigkeit untersucht wurden. Bei den meisten Arten war eine mehr oder minder bedeutende Schädigung vorhanden, die sich in abgestorbenen Zellen zeigte. Abgesehen von einigen Fällen, wo die noch lebenden Zellen auf die Blattbasis lokalisiert waren, fand ich immer lebende und tote Zellen in den verschiedensten Verhältnissen mosaikartig durch das ganze Blatt verteilt. Waren bei  $-20^{\circ}\text{C}$  alle Zellen tot oder nur noch einzelne Gruppen lebend, so wurde frisches Material desselben Rasens einer Temperatur von  $-15^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt. Zeigte sich auch dabei kein lebender Protoplast, kam neues Material in eine höhere Temperatur usw. Diese Art der Charakterisierung der Resistenz ist für unsere Zwecke völlig ausreichend, zumal die einzelnen Rasen derselben Art betreffs ihrer Resistenz nicht unbedeutend schwankten, was in folgender Tabelle, die die Temperaturminima für Stämmchen enthält, durch mehrere Angaben bei einer Art seinen Ausdruck findet. Die Arten sind in folgender Tabelle nach den Standorten, an denen ich die untersuchten Proben entnommen habe, angeordnet, um die biologische Beurteilung zu erleichtern. Die nach dem Versuch lebenden Zellen sind durch Brüche angegeben, so daß z. B.  $-20^{\circ}\text{C } 1/2-3/4$  lbd. heißt: nach Gefrieren bei  $20^{\circ}\text{C}$  lebten in den einzelnen Blättern die Hälfte bis  $3/4$  der Blattzellen;  $-20^{\circ}\text{C}$  tot— $1/2$  lebd. heißt: es waren alle Abstufungen von toten Blättern bis zu solchen mit der Hälfte lebender Zellen vorhanden. Bas. = Basalzellen, d. h. die Zellen des Blattgrundes; Gr. = Gruppen; a. Z. = alle Zellen.



Tabelle 13.

	Submers gefroren	Turgeszent in Luft gefroren
1. Sümpfe, Teiche, Bäche:		
<i>Philonotis fontana</i> . . . . .	—10° $\frac{1}{2}$ bis alles lbd. —20° tot	—10° lbd. —20° tot
anderer Rasen . . . . .	—20° $\frac{1}{2}$ bis alles lbd.	—20° Gr. bis $\frac{1}{3}$ lbd.
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° Gr. bis $\frac{1}{3}$ lbd.
— <i>squamosa</i> . . . . .	—20° alles lbd.	—20° Gr. lbd.
andere Probe . . . . .	—20° $\frac{1}{2}$ lbd.	—20° tot
<i>Isoetecium Vallis Hsae</i> . . . . .	—20° $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ lbd.	—20° alles lbd.
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarp.</i>	—20° alles lbd. —30° tot	—20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd.
— — var. <i>simplicissimum</i> . . . . .	—20° $\frac{2}{3}$ lbd.	—20° Basalzellen lbd.
— — var. <i>pseudopluitans</i> . . . . .	—20° tot —15° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd.	—20° tot —15° Gr. lbd.
2. Laubwald:		
<i>Mnium rostratum</i> . . . . .	—10° alles lbd. —15° einz. Gr. lbd.	—10° lbd. —15° tot
— <i>undulatum</i> . . . . .	—10° lbd. —15° Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd.	—10° Gr. bis $\frac{3}{4}$ lbd. —15° tot
<i>Catharinea undulata</i> . . . . .	—20° Gr. bis $\frac{1}{3}$ lbd.	—20° Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Plagiothecium denticulatum</i> . . . . .	—15° alles lbd. —20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ lbd.	—20° lbd.
anderer Rasen . . . . .	—15° Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd. —20° tot	—15° tot
3. Nadelwald:		
<i>Plagiothecium undulatum</i> . . . . .	—15° alles lbd. —20° $\frac{1}{2}$ lbd.	—15° $\frac{1}{2}$ lbd. —20° Gr. lbd.
<i>Mnium punctatum</i> . . . . .	—15° Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd. —20° tot	—15° Gr. lbd. —20° tot
<i>Dicranum scoparium</i> . . . . .	—20° lbd. —30° tot	—20° lbd. —30° tot
— <i>fuscescens</i> . . . . .	desgl.	desgl.
<i>Webera nutans</i> . . . . .	—15° $\frac{1}{2}$ bis alles lbd. —20° tot	—15° $\frac{1}{2}$ bis alles lbd. —20° tot
<i>Bryum capillare</i> . . . . .	—20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd.	—20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd.
anderer Rasen . . . . .	—10° $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ lbd. —20° tot	—10° $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ lbd. —20° tot
<i>Hypnum purum</i> . . . . .	—20° alles bis $\frac{3}{4}$ lbd.	—20° $\frac{3}{4}$ lbd.
4. Erdboden:		
<i>Phascum cuspidatum</i> . . . . .	—10° lbd. —15° tot	—10° $\frac{1}{2}$ lbd. —15° tot
<i>Pottia truncatula</i> . . . . .	—15° ältere Bl. lbd.	—15° tot
<i>Tortula ruralis</i> . . . . .	—15° lbd. —20° tot	—15° lbd. —20° tot

## Fortsetzung der Tabelle.

	Submers gefroren	Turgeszent in Luft gefroren
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . .	—15° Rasen $\frac{1}{4}$ lbd.	—15° Rasen $\frac{1}{4}$ lbd.
anderer Rasen . . . .	—15° ganz tot —10° Gr. bis $\frac{1}{3}$ lbd.	—15° ganz tot —10° Gr. lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . .	—20° $\frac{1}{2}$ lbd.	—20° alles lbd.
anderer Rasen . . . .	—20° $\frac{2}{3}$ lbd.	—20° $\frac{1}{3}$ lbd.
<i>Bryum argenteum</i> . . . .	—20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ lbd.	—20° $\frac{1}{3}$ ganz lbd.
anderer Rasen . . . .	—20° lbd.	—20° lbd.
— <i>bimum</i> . . . .	—15° einz. Zellen lbd.	—15° Gr. lbd.
<i>Thuidium Philiberti</i> . . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° alles lbd. —30° tot
<i>Hypnum cuspidatum</i> . . . .	—20° Gr. bis $\frac{1}{3}$ lbd.	—20° Gr. $\frac{3}{4}$ lbd.
5. Felsen, Mauern, Dächer:		
<i>Grimmia pulvinata</i> . . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° alles lbd. —30° tot
<i>Racomitrium heterostichum</i> . .	—20° lbd. —30° tot	—20° lbd. —30° tot
<i>Barbula muralis</i> . . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° lbd. —30° tot
anderer Rasen . . . .	—20° Gr. bis $\frac{1}{2}$ lbd.	—20° Gr. lbd.
6. Baumstämme:		
<i>Amblystegium serpens</i> . . . .	—20° lbd. —30° tot	—20° $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Brachythecium velutinum</i> . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd.
— <i>rutabulum</i> . . . .	—20° $\frac{2}{3}$ bis alles lbd.	—10° $\frac{1}{3}$ lbd.
anderer Rasen . . . .	—20° Gr. lbd.	—10° tot
<i>Hypnum cupressiforme</i> . . . .	—20° alles lbd.	—20° $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd.
anderer Rasen . . . .	—20° Basalzellen lbd.	—20° tot

Aus den mitgeteilten Daten läßt sich erkennen, daß Temperaturen bis  $-10^{\circ}\text{C}$  keine wesentliche Schädigung der Laubmoosgametophyten nach sich ziehen, daß bei weiterer Temperaturerniedrigung die Arten sich verschieden verhalten, während der Tod aller Blattzellen der meisten Arten unter  $-20^{\circ}\text{C}$  erzielt wird. Bei  $-30^{\circ}\text{C}$  sind auch die resistertesten Arten völlig abgestorben. Wir sehen also, daß die Kälteresistenz weit gleichmäßiger allen Laubmoospezies zukommt als die Austrocknungsfähigkeit. Ist aber doch auch die Temperatur der einzelnen Standorte in der Natur ein weit gleichmäßiger verteilter Faktor als die Feuchtigkeit der Standorte!

Daß die Untersuchung der Blattzellen kein genügendes Kriterium für Leben oder Tod einer Moospflanze abgibt, wissen wir schon aus den Untersuchungen über die Trockenresistenz. Wir sahen, wie in vielen Fällen Stengelzellen, sei es als schlafende Augen oder blattwinkelständige Zellen, in dem ersteren Falle Zweige, im zweiten Protonema hervorbrachten, nachdem die Blattzellen längst durch Trockenheit getötet waren, wodurch eine bedeutendere Resistenz dieser regenerativen Elemente erwiesen war. Um eventuell ähnliche Regenerationserscheinungen nach Schädigung der Stämmchen durch Erfrieren der Blattzellen festzustellen, wurden Rasenteile, deren Blätter durch einmaliges Gefrieren abgetötet waren, in feuchte Luft und submers gesetzt. In der Tat zeigten die bei vielen Arten nach kürzerer oder längerer Zeit gebildeten Sprosse und Protonema, daß noch lebende Elemente an dem Stämmchen vorhanden waren, die sich ebenfalls als terminale Scheitelpunkte, schlafende Augen, sowie als blattwinkelständige Stengelzellen repräsentierten. Dies erinnert an Befunde bei Phanerogamen, wo jüngere und embryonale Gewebe sich gegen Kälte resistenter erwiesen haben als ältere. So fand Apelt, (1909, S. 247), daß die Spitzen von Kartoffeltrieben resistenter waren als die Basen. Derselbe teilt auch Versuche von Dähne mit, wonach die jugendlichen, eben erst gebildeten Zellen von *Enteromorpha* einen tiefer liegenden Todespunkt haben als ältere Zellen. Mit diesen Angaben kann sicher die größere Resistenz der terminalen Scheitelzelle unserer Objekte in Parallele gebracht werden. Für die regenerierten Stengelzellen dagegen müssen wir in Verbindung mit den im ersten Abschnitt festgestellten Regenerationserscheinungen annehmen, daß das Moos Zellkomplexe ausbildet, die mit der Potenz ausgestattet sind, Austrocknung und Kälte, die die übrigen Zellen tödlich schädigen, ertragen und unter geeigneten Bedingungen regenerativ sich betätigen zu können. Es seien nur noch einige Fälle, wo ich die erwähnten Regenerationserscheinungen nach Abtötung der Blätter durch einmaliges Erfrieren konstatieren konnte, angeführt. So bildeten sich zahlreiche neue Sprosse bei *Ceratodon purpureus*, *Tortula ruralis*, *Mnium rostratum*, *Philonotis fontana*, *Catharina undulata*, *Plagiothecium denticulatum*, *Hypnum cupressiforme*, *H. aduncum* var. *polycarpum* und *H. cuspidatum*, Protonema bei *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* und *Webera nutans*.

Vergleichen wir nun einmal die Ergebnisse dieser Gefrierversuche mit den in Tabelle 1 mitgeteilten Resultaten der Austrocknungsversuche, so ergibt sich, daß tatsächlich bei vielen Arten eine große Austrocknungsfähigkeit einer großen Kälteresistenz parallel geht. Beispiele dafür sind die *Dicranum*-Spezies, *Racomitrium heterostichum* und *Grimmia*, doch zeigen auch Arten von geringerer Trockenresistenz bei  $-20^{\circ}\text{C}$  noch zahlreiche lebende Elemente. Am auffallendsten ist die Tatsache, daß *Fontinalis antipyretica* und *squamosa*, die Laubmoose mit der geringsten Trockenresistenz repräsentieren, in bezug auf Resistenz gegen Kälte zu den widerstandsfähigsten Arten gehören, indem bei  $-20^{\circ}\text{C}$  noch sämtliche Blattelemente lebend waren. In vielen Fällen mag also der Kältetod ein Austrocknungstod sein, aber bei anderen Objekten, wie bei *Fontinalis* ist durch die eigentümliche Beschaffenheit des Plasmas ein Zusammenhang zwischen Kälte- und Trockenresistenz entbehrlich gemacht worden.

Daraus geht hervor, daß bei den systematischen Einheiten der Moose keine Parallele zwischen Trockenresistenz und Erfrierpunkt vorhanden ist. Eine andere Frage ist, ob innerhalb der systematischen Einheit durch vorhergehende Austrocknung der Protoplasten eine Beeinflussung des Erfrierpunktes zu verzeichnen ist, die sich durch Erhöhung der Kälteresistenz bemerkbar macht. Zur Lösung dieser Frage, die, wie wir später sehen werden, bei Beurteilung der physiologischen Standortsformen in der Natur von Wichtigkeit ist, wurde von Material mehrerer Arten, welches teils im Zimmer bei  $+18^{\circ}\text{C}$ , teils bei einer Durchschnittstemperatur von  $+3^{\circ}\text{C}$  submers kultiviert worden war, der Erfrierpunkt festgestellt und gefunden, daß bei  $-15^{\circ}\text{C}$  alle Arten sowohl submers als auch turgeszent gefroren, getötet worden waren. Um nun den Einfluß von Austrocknung auf den Erfrierpunkt festzustellen, wurden Proben dieses Materials drei Tage der Lufttrockenheit im Zimmer bei  $+20^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt, dann durch Aufenthalt im Leitungswasser wieder zur vollen Turgeszenz gebracht und nun ebenfalls bei  $-15^{\circ}\text{C}$  submers und turgeszent gefroren.

Wie aus der umstehenden Tabelle zu ersehen ist, zeigte sich die überraschende Tatsache, daß nur *Ceratodon purpureus* völlig tot war, während die übrigen Arten mehr oder weniger zahlreiche lebende Blatzellen aufwiesen, was ohne vorherige Austrocknung bei gleicher Gefriertemperatur nicht der Fall gewesen war. Daraus scheint mir für manche Arten deutlich hervorzugehen, daß durch

einen trockenen Standort, wo das Moos also öfters einer Austrocknung unterworfen ist, die Kälteresistenz der Moosprotoplasten erhöht wird.

Tabelle 14.

	Submers u. turgeszent in Luft bei —15° C gefror.	Nach 3 Tagen Lufttrockenheit bei +20° C	
		Bei —15° submers gefroren	Bei —15° turgesz. in Luft gefroren
<i>Grimmia pulvinata</i> (bei +3° C submers kultiv.) .		1/2 bis alles lbd.	1/4 bis 1/2 lbd.
<i>Barbula muralis</i> (subm. bei ca. +18° C kult.) .		Gr. 1/4 lbd.	1/2 bis alles lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> (bei +5° C. kultiviert) . . .	sämtlich tot	tot	tot
<i>Isoetecium Vallis Ilvae</i> (submers bei +18° C kultiv.) .		Blattgrund lbd.	Blattgrund lbd.
<i>Amblystegium serpens</i> (submers bei +18° C kultiv.) .		Gr. lbd.	einzelne Gr. lbd.

Da man bei anderen Objekten die Erfahrung gemacht hat, daß der Erfrierpunkt keinen feststehenden Wert für eine Pflanzenspezies repräsentiert, sondern je nach der bei der Kultur herrschenden Temperatur veränderungsfähig ist, lag es nahe, auch unsere Objekte auf eine etwaige Reaktionsfähigkeit auf die Außentemperatur zu prüfen. Diese Reaktionsfähigkeit kann sich auf zweierlei Weise äußern. Einmal kann das Individuum bei einem Temperaturwechsel durch Akkommodation seiner ausgewachsenen Teile an die veränderte Außentemperatur reagieren, und zweitens können die Vegetationspunkte den neuen Temperaturverhältnissen angepaßte Sprosse produzieren. In beiden Fällen wird sich der Einfluß des Temperaturwechsels durch eine entsprechende Variation des Erfrierpunktes äußern. Für die zuerst zu besprechenden Versuche, wo nur der Einfluß der beim Wachstum herrschenden Temperatur untersucht wird, ist z. B. ein analoger Fall von Pfeffer (1904, S. 302) angeführt, wonach Haberlandt fand, daß bei +18—20° C erwachsene Keimpflanzen leichter erfroren als die bei +8° C kultivierten. Der Fall, wo erwachsene Sprosse der Einwirkung einer Temperaturänderung ausgesetzt sind, wozu auch die von Goeppert, Müller-Thurgau und Apelt erwähnten Fälle von Gewöhnung gehören, wird im Abschnitt über die Akkommodationsfähigkeit der Laubmoose behandelt werden.



Da Tabelle 13 die Erfrierpunkte von Sprossen enthält, die im Winter gesammelt, bei relativ niedriger Temperatur gewachsen sind, wurde von diesem Material zwecks Erzielung von Kulturen bei höherer Temperatur Rasen mehrerer Arten bei  $+20^{\circ}\text{C}$  in feuchter Luft oder submers gezogen, deren Erfrierpunkte mit denen des Naturmaterials verglichen werden sollten. Da diese im Zimmer gezogenen Sprosse der Landmoose unter anderen Feuchtigkeitsverhältnissen aufgewachsen sind als die Naturrasen, kann man diesem Umstande nach unseren obigen Befunden eine Beeinflussung der Versuchsobjekte zuschreiben. Diesen Faktor auszuschalten, bot sich mir günstige Gelegenheit durch Material, das auf Blumentöpfen in einem temperierten Hause des Leipziger Botanischen Gartens sich angesiedelt hatte. Diese Pflanzen waren einerseits nie dem Einfluß von Temperaturen unter Null ausgesetzt, anderenteils befanden sie sich öfters, wie ich beobachtete, in lufttrockenem Zustande. Am einwandfreiesten demonstrieren jedoch den Einfluß der Außentemperatur auf den Erfrierpunkt die submersen Spezies wie *Fontinalis antipyretica* und *squamosa*.

Tabelle 15.

Für B: Alle Arten außer den zwei *Fontinalis* und *Isoetecium* in feuchter Luft kultiviert.

	Submers	Turgeszent
A. Pflanzen aus einem temperierten Haus.		
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . .	— $10^{\circ}$ einz. Gr. lbd. — $15^{\circ}$ tot	— $10^{\circ}$ Gr. lbd. — $15^{\circ}$ tot
<i>Webera nutans</i> . . . . .	— $10^{\circ}$ $\frac{1}{2}$ lbd. — $15^{\circ}$ tot	— $10^{\circ}$ Basalzellen lbd. — $15^{\circ}$ tot
<i>Bryum argenteum</i> . . . . .	— $15^{\circ}$ einz. Zellen lbd. — $20^{\circ}$ tot	— $15^{\circ}$ tot
— <i>capillare</i> . . . . .	— $10^{\circ}$ Gr. lbd.	— $10^{\circ}$ $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Catharina undulata</i> . . . .	— $15^{\circ}$ einz. Zellen lbd. — $20^{\circ}$ tot	— $15^{\circ}$ tot
<i>Hypnum cuspidatum</i> . . . .	— $15^{\circ}$ Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd. — $20^{\circ}$ tot	— $15^{\circ}$ Gr. lbd. — $20^{\circ}$ tot
B. Bei $+20^{\circ}\text{C}$ kultivierte Pflanzen:		
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	— $10^{\circ}$ lbd. — $15^{\circ}$ tot	— $10^{\circ}$ $\frac{1}{2}$ lbd. — $15^{\circ}$ tot
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . .	— $5^{\circ}$ $\frac{1}{2}$ lbd. — $10^{\circ}$ tot	— $5^{\circ}$ $\frac{1}{2}$ lbd. — $10^{\circ}$ tot

	Submers	Turgeszent
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . . .	— 5° lbd. — 10° tot	— 5° lbd. — 10° tot
<i>Webera nutans</i> . . . . .	— 10° tot	— 10° tot
<i>Bryum argenteum</i> . . . . .	— 10° $\frac{1}{2}$ lbd. — 15° tot	— 10° Gr. lbd. — 15° tot
— <i>capillare</i> . . . . .	— 10° einz. Zellen lbd.	— 10° einz. Zellen lbd.
<i>Anium rostratum</i> . . . . .	— 10° einz. Zellen lbd.	— 10° tot
<i>Catharinea undulata</i> . . . . .	— 5° lbd. — 10° einz. Zellen lbd. — 15° tot	— 5° lbd. — 10° tot
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . . . .	— 10° lbd. — 15° tot	— 10° tot
— <i>squamosa</i> . . . . .	— 15° tot	— 15° tot
<i>Isoetecium Vallis Hsae</i> . . . . .	— 15° tot	— 15° tot
<i>Phagiothecium denticulatum</i> . . . . .	— 10° lbd. — 15° tot	— 10° lbd. — 15° einz. Zellen lbd.
<i>Amblystegium serpens</i> . . . . .	— 10° lbd. — 15° tot	— 10° lbd. — 15° tot
<i>Brachythecium rutabulum</i> . . . . .	— 10° lbd. — 15° Gr. lbd. — 20° tot	— 15° einz. Zellen lbd. — 20° tot
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarp.</i>	— 15° $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ lbd. — 20° tot	— 15° Gr. bis $\frac{1}{4}$ lbd. — 20° tot

Die mitgeteilten Erfrierpunkte dieser in höherer Temperatur kultivierten Sprosse zeigen deutlich eine Abnahme der Kälteresistenz gegenüber den an kälterem Standort gewachsenen Objekten, woraus eine deutliche Anpassungsfähigkeit des Gametophyten an die Außentemperatur hervorgeht. Die durch diese Anpassungsfähigkeit regulierte Kälteresistenz können wir als physiologisches Anpassungsmerkmal bezeichnen.

Es seien nun einige Fälle genannt, wo dieselbe Art an verschiedenen Standorten in der Natur verschiedene Erfrierpunkte zeigte. So wurden einmal auf sonst unbewachsenen Lehmhügeln sterile *Catharinea undulata*-Rasen gesammelt, deren Pflanzen 1,5 cm hoch waren und ein gelbliches Aussehen aufwiesen. Bei einmaligem Frieren bei — 20° C zeigte sich ca. die Hälfte aller Blattzellen noch lebend. Da diese Pflanzen von einem ungeschützten, exponierten Standort stammten, wurden zwecks Vergleich zu gleicher Zeit *Catharinea*-Rasen an einem geschützten Standort, in einem Erlbruch zwischen altem Laub gesammelt. Die Pflanzen waren ca. 5 cm hoch, von dunkelgrüner Farbe und hatten pro Stämmchen die gleiche Anzahl Blätter wie die niedrige Form, was auf ungefähr

gleiches Alter schließen läßt. Wurden diese  $-20^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt, waren nur noch ganz vereinzelt einige Basalzellen lebend. Analog war ein *Ceratodon purpureus*-Rasen, auf anstehendem Granit im sächsischen Mittelgebirge im Januar gesammelt, bei  $-20^{\circ}\text{C}$  noch lebend, während üppige Rasen, die zu derselben Zeit in einem Ausstich zwischen Gestrüpp vegetierend aufgenommen wurden, bei  $-20^{\circ}\text{C}$  völlig tot waren. Ein weiteres Beispiel liefert *Hypnum aduncum*, dessen große morphologische Variabilität bekannt ist. Daß dementsprechend auch die physiologischen Eigenschaften bedeutend schwankten, geht aus folgenden Angaben hervor. Wurde die var. *polycarpum*, die kurz gedrungene reich fiederästige Form, die in dem schon oft erwähnten Ausstich zwischen *Carex*-Büschele nicht submers, sondern in feuchter Atmosphäre wächst,  $-20^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt, waren sämtliche Blattzellen lebend, während die var. *pseudofluitans*, die sich an überschwemmten Standorten aus der var. *polycarpum* entwickelt hatte, bei  $-20^{\circ}\text{C}$  völlig tot war und bei  $-15^{\circ}\text{C}$  erst die Hälfte der Blattzellen lebend aufwies. Es muß hervorgehoben werden, was sich auch schon aus meinen Angaben ergibt, daß die genannten Formen mit geringerer Kälteresistenz an einem bedeutend feuchteren Standorte wuchsen, als die resistenteren. Daß dies für die Beurteilung der angeführten Beispiele von großer Wichtigkeit ist, geht aus unseren obigen Ergebnissen hervor, wonach durch Austrocknung die Kälteresistenz erhöht wird. Wir gelangen also zu dem Resultat, daß die Erfrierpunkte der ökologisch-physiologischen Standortsformen, die fast jede Moosart auf Grund ihrer Anpassungsfähigkeit bilden kann, in bezug auf die physikalischen Verhältnisse des Standorts in erster Linie von der Temperatur und der Feuchtigkeit abhängig sind.

## 2. Versuche mit Protonema.

Damit wollen wir vorläufig die Laubmoosstämmchen verlassen und uns der Resistenz des Protonemas gegen Kälte zuwenden. Auch hierbei wollte ich feststellen, ob die bei der Kultur herrschende Temperatur den Erfrierpunkt der Zellen beeinflußt. Deshalb war es nötig, Protonema von Standorten mit verschiedenen Temperaturverhältnissen zu erlangen. An der Mauer eines leer stehenden Mistbeetes fand ich im Januar 1911 in feuchten Ritzen Protonema von *Catharinea*, *Funaria* und *Bryum argenteum*; an einem wärmeren Standort, nämlich auf Blumentöpfen in einem temperierten Hause, sammelte ich Protonema von *Funaria* und *Bryum argenteum*, und im Zimmer kultivierte ich bei  $+20^{\circ}\text{C}$  Protonema

von *Catharina*, *Funaria*, *Bryum caespitium* und *Physcomitrium pyriforme*.

Tabelle 16.

	Im Freien gesammelt		Aus einem temperierten Haus		Im Zimmer bei $+20^{\circ}\text{C}$ kultiviert	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
<i>Cathar. undulata</i>	— $20^{\circ}$ die Hälfte d. Zell. lbd.	— $20^{\circ}$ die Hälfte d. Zell. lbd.	—	—	— $15^{\circ}$ tot — $10^{\circ}$ einz. Zell. lbd.	— $15^{\circ}$ tot — $10^{\circ}$ einz. Zell. lbd.
<i>Funaria hygrom.</i>	— $15^{\circ}$ ein Drittel d. Zell. lbd.	— $15^{\circ}$ ein Drittel d. Zell. lbd.	— $10^{\circ}$ tot — $5^{\circ}$ lbd.	— $10^{\circ}$ tot — $5^{\circ}$ lbd.	— $5^{\circ}$ einz. Gr. lbd.	— $5^{\circ}$ Gr. lbd.
<i>Bryum argenteum</i>	— $15^{\circ}$ die Hälfte d. Zell. lbd.	— $15^{\circ}$ tot	— $15^{\circ}$ tot — $10^{\circ}$ einz. Zell. lbd.	— $15^{\circ}$ tot — $10^{\circ}$ tot	—	—
— <i>caespitium</i>	—	—	—	—	— $10^{\circ}$ einz. Zell. lbd.	— $10^{\circ}$ einz. Zell. lbd.
<i>Physcomitrium pyriforme</i>	—	—	—	—	— $10^{\circ}$ tot	— $10^{\circ}$ tot

Die mit den genannten Objekten ausgeführten Gefrierversuche ergaben die in obiger Tabelle zusammengestellten Resultate, aus denen deutlich hervorgeht, wie mit steigender Außentemperatur, in der das Protonema aufgewachsen ist, der Erfrierpunkt sich dem Nullpunkt entsprechend nähert und dadurch seine Abhängigkeit von der Außentemperatur kundgibt. Bemerkenswert ist, daß das an dem kältesten Standort (Mistbeetmauer) gewachsene Protonema einen Erfrierpunkt besitzt, der dem des betreffenden Laubes sehr nahe steht. Diese Tatsache wird für die Existenzfrage mancher Arten eine große Bedeutung besitzen. Denn infolge dieser bedeutenden Resistenz des Protonemas gegen Kälte werden im Winter gekeimte Moossporen bei Eintritt von Frost nicht sofort getötet, so daß bei günstigeren Temperaturverhältnissen die Bildung von Pflänzchen und deren Weiterentwicklung erfolgen kann. Dadurch wird die Tatsache erklärlich, daß mehrere besonders akrokarpe Arten von *Phascum*, *Pottia*, *Physcomitrium*, *Funaria* und *Bryum* gerade im Winter auf Substraten sich üppig entwickeln, die entweder eines anderen Pflanzenwuchses noch völlig entbehren (Ausstiche, Erdhaufen, frische Grabenränder) oder doch durch periodisches Verschwinden der Phanerogamen überhaupt erst für Moose besiedelungsfähig werden, weil nur dann die nötigen Lebensbedingungen den Moosen geboten werden.

## 3. Versuche mit Sporogonen.

Um den Einfluß der Kälte auf den Sporophyt kennen zu lernen, wurden von Dezember bis Februar in der Natur junge Seten gesammelt, bei denen noch keine Kapseldifferenzierung äußerlich zu bemerken war. Die entsprechenden älteren, aber noch grünen Stadien konnten für einige Arten im März bis April aufgenommen werden. In unseren Versuchen wurden auch die Seten sowohl turgeszent in Luft befindlich als auch unter Wasser der Einwirkung der Kälte ausgesetzt. Dabei zeigte es sich oft, daß nur die Scheitelzelle nebst Nachbarzellen erfroren war, während das darunter befindliche Gewebe, wie plasmolysierte Schnitte zeigten, noch lebend war. Daß die einzelnen Seten eines Rasens, die für jeden Versuch in der Mehrzahl zur Verwendung kamen, auch unter sich in bezug auf ihre Resistenz schwankten, ist selbstverständlich.

Betrachten wir nun die Erfrierpunkte der Seten, wie sie folgende Tabelle enthält, so finden wir wie beim Laub, daß Temperaturen bis  $-10^{\circ}\text{C}$  von den meisten Arten überstanden werden können, daß aber andererseits bei  $-20^{\circ}\text{C}$  die Grenze der Lebensfähigkeit erreicht ist.

Tabelle 17.

	Junge Seten		Ältere, noch grüne Seten	
	Submers	Turgeszent	Submers	Turgeszent
<i>Ceratodon purpureus</i> .	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ lbd. $-20^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ tot $-20^{\circ}$ tot
<i>Bryum intermedium</i> .	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ tot
— <i>bimum</i> . . . .	$-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ tot	—	—
<i>Webera nutans</i> . . .	$-20^{\circ}$ lbd. Scheitel tot	$-20^{\circ}$ tot	—	—
<i>Mnium hornum</i> . . .	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-20^{\circ}$ tot $-15^{\circ}$ lbd.	$-20^{\circ}$ tot $-15^{\circ}$ tot
<i>Funaria hygrometrica</i> .	$-5^{\circ}$ lbd. $-10^{\circ}$ tot	$-5^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ lbd. $-20^{\circ}$ lbd.	$-15^{\circ}$ tot $-10^{\circ}$ lbd.
<i>Barbula muralis</i> . . .	$-15^{\circ}$ lbd. Scheitel oft tot $-20^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ lbd. $-20^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ lbd. $-20^{\circ}$ tot
<i>Amblystegium serpens</i> .	$-15^{\circ}$ einz. Seten noch lbd. $-10^{\circ}$ alle	$-15^{\circ}$ tot $-10^{\circ}$ lbd.	—	—
<i>Brachythecium velutinum</i>	$-15^{\circ}$ tot $-10^{\circ}$ lbd.	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ lbd. $-10^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ lbd. $-20^{\circ}$ tot



Daß die jungen Seten eine geringere Resistenz gegen Kälte besitzen, wie die vegetativen Teile, lehren auch Beobachtungen in der Natur. Schon Pfeffer (1868, S. 156) konstatierte, wie besonders junge Seten von *Bryum*-Arten (*Bryum versicolor* und *intermedium*) häufig unter Frost zu leiden haben, so daß manche in einzelnen Jahren hierdurch nur spärliche Früchte tragen. Nach einer zwei Wochen dauernden Frostperiode im Winter 1910/11, wo nachts das Temperaturminimum ca.  $-15^{\circ}\text{C}$  betrug, bot sich auch mir Gelegenheit, erfrorene Seten bei mehreren Arten festzustellen. So fand ich in lehmigen Ausstichen die Seten von *Funaria* völlig erfroren, während bei *Bryum pallens*, *intermedium* und *Leptobryum pyriforme* die jüngeren Stadien getötet worden waren. In einem Erlenbruch waren auch die Seten von *Brachythecium velutinum* und *Amblystegium serpens* durch diesen Frost vernichtet worden.

Um nun zu prüfen, ob bei den Sporogonen sich auch ein Einfluß der Kulturtemperatur auf die Kälteresistenz geltend macht, mußte ich bestrebt sein, von einer Art, die mir im Winter mit jungen Seten in der Natur zur Verfügung stand, durch die Kultur bei wärmerer Temperatur junge Sporogone zu erhalten. Auch hierbei benutzte ich *Funaria* als Versuchsobjekt, von der im November 1910 eine Sporenaussaat auf Erde in Blumentöpfen erfolgte, die in einem Warmhaus aufstellung fanden. Auf mehreren Töpfen zeigten sich bald junge Pflanzen, die sich rüstig weiterentwickelten, und im Februar 1911 kamen auch nach Bildung von Blüten junge Sporogone zum Vorschein. Diese wurden nach Erlangung einer Höhe von ca. 1–1,5 cm auf ihre Kälteresistenz geprüft. In der Natur fanden sich von *Funaria* auf Erdhaufen in einem Ausstich den ganzen Winter hindurch junge Entwicklungsstadien von Seten, von denen ebenfalls 1–1,5 cm hohe Exemplare zwecks Vergleich mit den kultivierten auf ihren Erfrierpunkt geprüft wurden.

Tabelle 18.

	Naturpflanzen		Kultivierte Pflanzen	
	Submers	Turgeszent	Submers	Turgeszent
<i>Funaria hygrometrica</i> .	— $10^{\circ}$ tot — $5^{\circ}$ lbd.	— $10^{\circ}$ tot — $5^{\circ}$ die meist. Seten lbd.	— $5^{\circ}$ tot — $2^{\circ}$ die meist. Seten lbd.	— $5^{\circ}$ tot — $2^{\circ}$ mehrere Seten noch lbd.

Die mitgeteilten Daten erlauben den Schluß, daß auch die Seten in bezug auf ihren Erfrierpunkt von der bei der Kultur herrschenden Außentemperatur insofern abhängig sind, als durch höhere Temperatur der Erfrierpunkt ganz deutlich dem Nullpunkt genähert wird.

#### 4. Versuche mit Sporen.

Während die Resistenz lufttrockener Sporen gegen tiefe Kältegrade schon längst eine bewiesene Tatsache ist, sollen hier einige Erfahrungen über den Einfluß von Kälte auf turgeszente Sporen mitgeteilt werden. Von den mir zur Verfügung stehenden Arten mit reifen Kapseln wurden die Sporen durch Aussaat auf feuchtes Fließpapier auf ihre Keimfähigkeit geprüft und die Arten mit den besten Resultaten zu Gefrierversuchen verwandt, bei denen die Sporen im Reagenzröhrchen in Wasser suspendiert 16 Stunden lang einer Temperatur von  $-21$  bis  $-20^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt wurden. Es zeigte sich hierbei, daß die Sporen aller verwandten Arten, nämlich von *Bryum capillare*, *Bryum inclinatum*, *Funaria hygrometrica*, *Physcomitrium pyriforme* und *Pottia truncatula*, wenn auch nach verschieden langer Zeit, so doch sämtlich keimten. Die Sporen von *Funaria* keimten z. B. erst nach vier Wochen. Bei einem zweiten Versuch, in dem Sporen derselben Arten 18 Stunden lang bei  $-40$  bis  $-32^{\circ}\text{C}$  gehalten wurden, konnte auch nach längerer Zeit keine Keimung mehr festgestellt werden. Daß die große Resistenz der Moossporen gegen Kälte für die Besiedelung von exponierten Substraten von größter Wichtigkeit ist, braucht nur angedeutet werden.

#### d) Die Einwirkung von wiederholtem Frieren und Auftauen.

Die geschilderten Versuche, bei denen also durch einmalige Abkühlung das Temperaturminimum für die Protoplasten der einzelnen Teile der Laubmoospflanze gefunden wurde, haben erstens das Resultat geliefert, daß sich die Laubmoose durch die relativ gleichmäßig tiefen Erfrierpunkte auch physiologisch als eine verwandtschaftlich geschlossene Gruppe darstellen, und daß die einzelnen mit den verschiedensten Funktionen betrauten Teile eines Moosindividuums einen ziemlich gleichmäßigen Erfrierpunkt gemeinsam haben. Ferner haben wir die Beeinflussung der Erfrierpunkte durch die bei der Entstehung des einzelnen Moosteils herrschenden

Temperaturverhältnisse festgestellt und dadurch Aufschluß über die Anpassungsfähigkeit des Protoplasten erhalten. Um jedoch den in der Natur herrschenden Verhältnissen gerecht zu werden, mußten obige Versuche durch solche ergänzt werden, in denen die Wirkung des schroffen Temperaturwechsels, wie ihm die Laubmoose besonders an exponierten Standorten häufig in extremer Weise im täglichen Rhythmus der Witterung ausgesetzt sind, durch wiederholtes Gefrieren bei Temperaturen über dem Erfrierpunkt und Auftauen festgestellt werden sollte. Analoge Versuche hat schon Goeppert (1830, S. 62; 1883, S. 49) mit Blütenpflanzen gemacht und dabei gefunden, daß *Lunium purpureum*, *Stellaria media*, *Helleborus niger* usw., die im Freien ohne Wechsel  $-11$  bis  $-12^{\circ}\text{C}$  aushielten, nach mehr als sechsmaligem Frieren bei  $-4$  bis  $-5^{\circ}\text{C}$  und Auftauen im Zimmer getötet waren. Diese Angaben Goepperts, daß also bei Wiederholung der Abkühlung die Pflanzen bei höherer Temperatur erfrieren als nicht vorher abgekühlte, hat Apelt (1909, S. 225 ff.) an Kartoffelknollen bestätigt.

Tabelle 19.

	Einmaliges Gefrieren. Submers	Wiederholtes Gefrieren. Submers
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>pseudofluitans</i> (submerse Form)	$-15^{\circ} \frac{1}{2}$ lbd. $-20^{\circ}$ tot	nach 3 maligem Gefrieren bei $-10^{\circ}$ tot
— <i>polycarpum</i> (Landform)	$-20^{\circ}$ lbd.	„ 4 „ „ „ $-15^{\circ}$ „
<i>Ceratodon purpureus</i> a)	$-20^{\circ}$ tot $-15^{\circ}$ lbd.	„ 2 „ „ „ $-15^{\circ}$ „
b)	$-20^{\circ}$ lbd.	„ 4 „ „ „ $-15^{\circ}$ „
<i>Brachythecium rutabulum</i> . .	$-20^{\circ}$ lbd.	„ 5 „ „ „ $-15^{\circ}$ „
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	$-20^{\circ}$ lbd.	„ 4 „ „ „ $-15^{\circ}$ „

Auch an meinen Objekten konnte ich, wie obige Tabelle zeigt, feststellen, daß bei wiederholtem Gefrieren bei Temperaturen, die über dem Erfrierpunkt lagen und bei denen bei einmaliger Abkühlung keine Schädigung zu erkennen war, eine allmähliche Abtötung der Blattzellen eintrat. Wie auch Apelt betont, erklärt sich dies aus dem Pfefferschen Satz (1904, S. 301), daß keine Inanspruchnahme ganz spurlos an der Pflanze vorübergeht. Ein weiteres Beispiel dafür ist die Tatsache, daß z. B. *Hypnum aduncum* var. *pseudofluitans*, welches bei einmaliger Abkühlung auf  $-15^{\circ}\text{C}$  in Wasser völlig, in Luft turgeszent  $\frac{1}{2}$  lebte, nach ununter-

brochener viertägiger Einwirkung von  $-10^{\circ}\text{C}$  im ersteren Falle einzelne lebende Zellen aufwies, in letzterem völlig tot war. Wir sehen daraus, wie auch längere Einwirkung einer konstanten Temperatur über der minimalen auf Laubmoosstämmchen schädigend wirken kann. Die gleiche Tatsache konstatierten Goeppert (1830, S. 63; 1883, S. 50) und Molisch (1897, S. 61) bei Versuchen mit Phanerogamen. Man kann daraus den Schluß ziehen, daß während der Kältestarre im Plasma Veränderungen vor sich gehen müssen, die eine allmähliche Schwächung zur Folge haben und sich in einer Verringerung der Kälteresistenz äußern.

e) Schädigungen von Moosstämmchen durch Frost  
in der Natur.

Daß auch in der Natur die Laubmoosgametophyten durch Kälte oft geschädigt werden, kann man öfters beobachten, was auch von Pfeffer (1904, S. 299) erwähnt wird. Doch ist es meistens schwer, festzustellen, ob einmaliges Erfrieren oder abwechselndes Gefrieren und Auftauen den Endeffekt hervorgerufen haben. Außerdem ist es, wie unsere Versuche zeigen, nicht unwesentlich, ob das Moos in turgeszentem Zustande von Luft umgeben oder von Wasser umgeben gefriert. Ein schönes Beispiel dafür bot *Hypnum aduncum*, dessen Astspitzen bei Eintritt von Frost 1—1,5 cm über dem Wasserspiegel eines Teiches hervorragten. Nach Eintritt von Tauwetter war schon äußerlich zu sehen, daß die hervorragenden Astspitzen völlig abgestorben waren, während der im Eis und im Wasser befindliche Stengelteil noch völlig lebte, was eine plasmolytische Untersuchung bestätigte. Ich entnahm nun diesem Standort submerses Material und stellte dies im Botanischen Garten so auf, daß in dem Gefäß ebenfalls 1 cm der Äste aus dem Wasser herausragte. Nach drei Tagen, in denen bei mäßigem Frost ( $-5$  bis  $-6^{\circ}\text{C}$ ) Schnee gefallen war, brachte ich das Versuchsgefäß ins Zimmer, wo sich nach dem Auftauen zeigte, daß genau wie in der Natur die Astspitzen, soweit sie sich in Luft befanden, abgestorben waren, während der übrige Sproßteil lebte. Einen ganz ähnlichen Versuch machte Molisch (1897, S. 43), indem er einen Sproß von *Tradescantia zebrina* halb in Wasser stellte, die obere Hälfte in die Luft ragen ließ und nun das ganze über Nacht der Temperatur von  $-5^{\circ}\text{C}$  aussetzte. Bei langsamem Auftauen beobachtete er, daß die obere in Luft befindliche Sproßhälfte völlig erfroren war, während die untere, die sich in Eis be-

funden hatte, unbeschädigt geblieben war. Mit scheint nun bei diesem Versuch der in Luft befindliche Teil durch Austrocknung zugrunde gegangen zu sein, indem dieser nach dem Auftauen nicht die Gelegenheit hatte, das ausgefrorene Zellwasser zu ersetzen. Ähnliche Verhältnisse können auch für Moose in Frage kommen. Hat sich doch bei meinen Versuchen gezeigt, daß die in turgeszentem Zustande in Luft gefrorenen Sprosse meist weit mehr geschädigt wurden als die im Wasser befindlichen.

Nach einer großen Frostperiode Anfang Februar 1911 richtete ich mein Augenmerk darauf, noch mehr Frostschäden in der Natur festzustellen. Hierbei fiel es auf, daß an den an Bäumen vegetierenden Arten, die also starker Austrocknung ausgesetzt sind und nur durch Niederschläge befeuchtet werden können, fast gar keine Schädigung stattgefunden hatte. So waren z. B. die *Plagiothecium*-Rasen an Buchen noch völlig lebend, dagegen zeigten die auf Nadelwaldboden wachsenden *Plagiothecium*-Rasen, die der Bodenfeuchtigkeit dauernd ausgesetzt waren, weithin tote, gebleichte Äste. Das gleiche Verhältnis war bei *Hypnum cupressiforme* und verschiedenen *Brachythecium*-Arten zu konstatieren. Während nämlich die an Baumstämmen wachsenden Rasen keine merkliche Schädigung aufwiesen, waren bei den auf der Erde wachsenden Formen die aus dem Rasenverband herauswachsenden Äste oder Astteile schon äußerlich an der veränderten Farbe als tot zu erkennen. *Eurhynchium striatum* und *Brachythecium rutabulum* von einer Waldwiese zeigten unter dem Mikroskop einzelne im Blatt verteilte, lebende Zellen, also genau dasselbe Bild, wie wir es im Experiment erhalten hatten. Bei *Bryum argenteum* von einer Mauer war der obere Teil der Äste abgestorben, während eine daneben wachsende *Barbula muralis* zahlreiche tote Blätter, jedoch auch viele neue Sprosse aufwies. Die neue Sproßbildung trat übrigens auch bei den genannten Pleurocarpen mehr oder minder üppig auf. An *Catharinea undulata* aus einem Laubwald zeigte sich bei näherer Untersuchung, daß die obere Blatthälfte im oberen Stammteil abgestorben war und sich dadurch scharf von dem lebenden Basalteil abhob. Wie oben hervorgehoben, ist es schwer, für jeden einzelnen Fall den Grund der Schädigung anzugeben. Wir begnügen uns daher mit dem allgemeinen Resultat, daß der Temperaturwechsel, der öfteres Frieren und Auftauen zur Folge haben kann, und das damit verbundene Schwanken der Feuchtigkeitsverhältnisse gemeinsam einen dezimierenden Einfluß auf den Moosgametophyten ausüben.



f) Die Akkommodationsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten an wechselnde Temperaturen.

Waren schon unsere letzten Versuche für Beurteilung biologischer Verhältnisse von großer Wichtigkeit, so treten wir jetzt mit der Untersuchung der Akkommodationsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten, worunter wir die Einstellungsfähigkeit des ausgebildeten Sprosses auf die herrschende Außentemperatur verstehen, an eine Frage heran, die für die Existenz unserer Objekte in der Natur oft von entscheidendem Einfluß sein wird.

Die ersten systematischen Versuche in dieser Richtung wurden von Goeppert (1830, S. 63) gemacht. Er setzte *Senecio vulgaris*, *Fumaria officinalis* und *Poa annua*, die in der Natur  $-11^{\circ}\text{C}$  ohne Schädigung ertragen hatten, 15 Tage in ein Warmhaus und fand, daß sie dann schon bei  $-9^{\circ}\text{C}$  zugrunde gingen. Müller-Thurgau (1886, S. 493) konstatierte, daß kaltgelagerte Kartoffeln einen niedrigeren Erfrierpunkt haben, wie solche bei höherer Temperatur aufbewahrte. Apelt (1909, S. 226 ff.) hat diese Beobachtung Müller-Thurgaus in vollstem Maße bestätigt und auch für die Kartoffeltriebe gültig gefunden. Besonders eingehend hat die Abhängigkeit des Todespunktes von ausgebildeten Pflanzenteilen von der Außentemperatur Rein (1908, S. 11 ff.) behandelt, dem wir auch die einzige Angabe für ein Laubmoos verdanken. Er stellte nämlich fest, daß *Ceratodon purpureus*, 10 Tage bei  $0^{\circ}$  gehalten, bei  $-17,1^{\circ}\text{C}$  erfriert, während er die gleiche Zeit bei  $+20^{\circ}\text{C}$  aufbewahrt bei  $-15,6^{\circ}\text{C}$  getötet wird.

War damit die Akkommodationsfähigkeit von *Ceratodon purpureus* an eine höhere Temperatur festgestellt, sollten meine Versuche die Variationsfähigkeit des Erfrierpunktes entsprechend dem Wechsel der Außentemperatur für mehrere Arten klarlegen und über einige für die biologische Bewertung dieser Verhältnisse wichtige Faktoren Kenntnis verschaffen. Einesteils sollte über die Schnelligkeit und die Grenzen der Akkommodationszeit Aufklärung gegeben werden, andererseits besonders die Rückakkommodationsfähigkeit bei Eintritt der vorherigen Temperatur untersucht werden.

Wir haben gezeigt, daß die Laubmoose und ihre einzelnen Teile sich an die bei der Kultur herrschenden Temperaturen anpassen, was sich in der Lage des Erfrierpunktes widerspiegelt. Bei den jetzt zu besprechenden Versuchen werden wir einerseits von Material ausgehen, das bei  $+20^{\circ}\text{C}$  gewachsen ist und prüfen,

ob durch eine vier- bis fünftägige Einwirkung kälterer Temperaturen der Erfrierpunkt tiefer gelegt werden kann. Andererseits habe ich in der Natur in den Monaten Januar und Februar gesammeltes Material in höhere Temperaturen als die im Freien herrschenden ( $+10$  bis  $+30^{\circ}\text{C}$ ) gebracht, wodurch sich eine Verringerung der Kälteresistenz ergab. Durch Einwirkung von kälteren Temperaturen ( $-5$  bis  $-10^{\circ}\text{C}$ ) wurde dann versucht, die ursprüngliche Resistenz, also die der Naturpflanze, möglichst wieder herzustellen.

Das Ergebnis der Versuche der ersten Art, wo bei  $+20^{\circ}\text{C}$  kultiviertes Material in tiefere Temperaturen kam, sind in folgender Tabelle zusammengestellt. *Fontinalis antipyretica*, *Amblystegium serpens* und *Ceratodon purpureus* stammen aus submersen Kulturen, die übrigens aus solchen in feuchter Luft.

Tabelle 20.

Bei $+20^{\circ}\text{C}$ kultiviertes Material	Temp.-Mi- nimum vor der Akkom- modation	Akkommodation durch 5 Tage bei $+5^{\circ}\text{C}$		Akkommodation durch 2 Tage bei $+5^{\circ}\text{C}$ und 3 T. bei $-20^{\circ}\text{C}$	
		submers	turgeszent	submers	turgeszent
<i>Fontinalis antipyretica</i> .	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ} \frac{1}{2}$ lbd.	$-15^{\circ}$ Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	$-15^{\circ}$ lbd. $-20^{\circ}$ einz. Zell. lbd.	$-15^{\circ} \frac{1}{3}$ lbd. $-20^{\circ}$ tot
<i>Ceratodon purpureus</i> . .	$-5^{\circ}$ lbd. $-10^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.	$-10^{\circ} \frac{1}{3}$ b. ganz lbd.	$-10^{\circ}$ lbd.	$-10^{\circ} \frac{1}{2}$ lbd.
<i>Amblystegium serpens</i> . .	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-10^{\circ} \frac{1}{2}$ b. ganz lbd	$-10^{\circ}$ einz. Zell. lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ ält. Bl. lbd.	$-15^{\circ}$ Gr. lbd.
<i>Barbula ruralis</i> . . . .	$-10^{\circ}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ Gr. lbd.	$-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ lbd.	$-15^{\circ} \frac{1}{3}$ lbd.
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	$-10^{\circ}$ Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ Gr. lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ Gr. lbd. $-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ Gr. lbd.	$-15^{\circ} \frac{1}{2}$ lbd.
<i>Catharina undulata</i> . .	$-10^{\circ}$ tot $-5^{\circ}$ lbd.	$-10^{\circ} \frac{1}{2}$ lbd. $-15^{\circ}$ einz. Zell. lbd.	$-10^{\circ} \frac{1}{2}$ lbd. $-15^{\circ}$ Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.	$-15^{\circ}$ Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.	$-15^{\circ}$ Gr. b. $\frac{3}{4}$ lbd.
<i>Bryum bimum</i> . . . .	$-5^{\circ}$ lbd. $-10^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ tot	$-10^{\circ}$ ält. Bl. $\frac{1}{2}$ lbd.	$-10^{\circ}$ Gr. lbd.	$-15^{\circ}$ Gr. b. $\frac{2}{3}$ lbd.
<i>Funaria hygrometrica</i> . .	$-5^{\circ}$ tot	$-5^{\circ}$ tot	$-5^{\circ}$ tot	$-5^{\circ}$ Gr. lbd.	$-5^{\circ}$ tot

Wie man aus der Tabelle ersieht, in der zum Vergleich die Erfrierpunkte des nicht akkommodierten Materials in der zweiten Spalte beigelegt sind, wurde das kultivierte Material auf zweierlei

Art einer Beeinflussung durch kältere Temperatur ausgesetzt. Die dritte und vierte Spalte enthalten die Resultate einer Versuchsreihe, die fünf Tage lang bei einer Temperatur von  $+5^{\circ}\text{C}$  gehalten worden ist, während die in Kolumne 4 und 5 enthaltenen Proben zwei Tage bei  $+5^{\circ}\text{C}$ , dann aber drei Tage bei  $-2^{\circ}\text{C}$  über einer Kältemischung aufbewahrt worden waren. Vergleichen wir die Resultate beider Versuchsreihen, so ist die Einwirkung der Temperaturen unter Null von größerem Einfluß gewesen, indem hierbei durchgängig der Erfrierpunkt bedeutend tiefer gelegt worden ist als bei Einwirkung von lediglich  $+5^{\circ}\text{C}$ . Bei einigen Arten, besonders *Fontinalis*, *Ceratodon* und *Catharinea* ist auch schon in der ersten Versuchsreihe eine deutliche Erhöhung der Kälteresistenz zu konstatieren, während bei den anderen Spezies eine offensichtliche Schädigung verzeichnet werden muß, bei denen erst die Temperatur unter Null eine Akkommodation zur Folge hatte. Kommen also die Moose in Temperaturen unter Null, so daß sie in eine Kältestarre verfallen, ist eine deutliche Akkommodation an die kältere Temperatur vorhanden, während bei Temperaturen über Null, wo ein Lebensbetrieb noch möglich ist, eine Akkommodation nur teilweise, oft sogar eine Schädigung eintritt. Diese geringe Akkommodationsfähigkeit unter den letzteren Bedingungen wird jedoch kompensiert durch ein neues Sproßsystem, zu dessen Bildung der Temperaturwechsel den Anstoß gibt, und welches sich bei unseren Versuchsobjekten innerhalb des fünftägigen Aufenthaltes bei  $+5^{\circ}\text{C}$  schon reichlich entwickelt hatte.

Gehen wir nun zu den Versuchen über, bei denen im Freien im Januar und Februar gesammeltes Material, das also an kältere Temperatur angepaßt war, zwecks Akkommodation in warme Temperatur gebracht wurde. Für alle Versuche sei hier erwähnt, daß das zur Verwendung kommende Material ein einmaliges Gefrieren bei  $-20^{\circ}\text{C}$  ohne Schädigung aushielt. Um den Einfluß des Temperaturintervalls zu studieren, kamen Proben von diesem Material in eine Temperatur von  $+10^{\circ}\text{C}$ ,  $+20^{\circ}\text{C}$  und  $+30^{\circ}\text{C}$ , wobei auch die Dauer der Einwirkung Berücksichtigung fand. Die Proben wurden dann bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren und auf ihre Lebensfähigkeit untersucht. Als allgemeines Resultat ergaben diese Versuche, daß, je höher der Temperatursprung und je länger die Einwirkung, um so intensiver die Akkommodation an die wärmere Temperatur war, die sich durch Abnahme der Kälteresistenz kundgab. Es seien nun die einzelnen Versuche etwas näher geschildert.

Tabelle 21.

	Akkommodation 12 Std.		Akkommodation 24 Std.		Akkommodation 36 Std.		Akkommodation 48 Std.	
	submers	turgescenz	submers	turgescenz	submers	turgescenz	submers	turgescenz
<i>Phaeothecium denticulatum</i>	d. meist. Bl. Ibd.	einz. Bl. $\frac{1}{2}$ b. $\frac{9}{16}$ tot, sonst Ibd.	d. meist. Bl. Ibd.	d. meist. Bl. Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{9}{16}$ Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. ganz Ibd.	einz. Zell. Ibd.	Zellgr. bis $\frac{1}{4}$ Ibd.
<i>Bryum argenteum</i> . . . .	Ibd.	Ibd.	$\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{3}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{3}$ Ibd.	Gr. Ibd.	Gr. Ibd.
<i>Catharinea multiloba</i> . .	Ibd.	Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{3}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	tot	$\frac{1}{2}$ Ibd.
<i>Ceratodon purpureus</i> a)	Ibd.	$\frac{9}{16}$ Ibd.	tot b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	Gr. b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ Ibd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ Ibd., viele Bl. tot	Gr. Ibd., viele Bl. tot
b)	$\frac{9}{16}$ b. ganz Ibd.	d. meisten Bl. ganz Ibd.	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{9}{16}$ Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	d. meist. Bl. tot	d. meist. Bl. tot	Gr. Ibd., die meist. Bl. tot	Gr. Ibd., die meist. Bl. tot
<i>Brachythecium pulchellum</i>	Ibd.	Ibd.	$\frac{1}{2}$ b. ganz Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	Bl. $\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ Ibd., d. meist. Bl. tot	Gr. b. $\frac{1}{4}$ Ibd., viele Bl. tot	einz. Bl. noch Gr. b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	einz. Bl. noch Gr. b. $\frac{1}{2}$ Ibd.
<i>Hypnum alutaceum</i> var. <i>polycarpum</i> . . . .	Ibd.	Ibd.	Ibd.	$\frac{1}{4}$ b. ganz Ibd.	d. meist. Bl. ganz Ibd.	viele Bl. noch ganz Ibd.	d. meist. Bl. ganz Ibd.	viele Bl. noch ganz Ibd.
<i>Fontinalis antipyretica</i> .	$\frac{1}{2}$ b. ganz Ibd.	tot	tot	tot	tot	tot	tot	tot
— <i>squamosa</i> . . . .	$\frac{1}{2}$ bis $\frac{9}{16}$ Ibd.	Gr. Ibd.	tot	tot	tot	tot	tot	tot
<i>Amblystegium serpens</i> .	Ibd.	Ibd.	ält. Bl. noch Ibd.	ält. Bl. meist noch Ibd.	viele Bl. noch ganz Ibd.	mehr. Sprosse noch Ibd.	ält. Bl. noch stellenw. Ibd.	mehr. ält. Bl. noch Ibd.
<i>Barbula muralis</i> . . . .	$\frac{9}{16}$ Ibd.	$\frac{9}{16}$ Ibd.	Gr. b. $\frac{9}{16}$ Ibd., einz. Bl. tot	Gr. b. $\frac{1}{2}$ Ibd., einz. Bl. tot	Gr. b. $\frac{1}{4}$ Ibd., viele Bl. tot	Gr. b. $\frac{1}{4}$ Ibd., viele Bl. tot	tot	tot
<i>Brachythecium retutum</i>	Ibd.	$\frac{1}{2}$ Ibd.	Gr. b. $\frac{1}{2}$ Ibd.	Gr. Ibd.	einz. Bl. noch Gr. b. $\frac{1}{4}$ Ibd.	tot	tot	tot

Die Moose befanden sich während der Akkommodation in turgeszentem Zustand unter ventilierten Glasglocken.

### Erster Versuch.

Naturmaterial kam in eine Temperatur von  $+10^{\circ}\text{C}$ . Hierzu wurden *Barbula muralis* und *Hypnum aduncum* var. *polycarpum* verwendet. Nach fünftägigem Aufenthalt bei  $+10^{\circ}\text{C}$  bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren, erwiesen sich beide noch völlig lebend. Nach zehn Tagen war eine erhebliche Anzahl Zellen nach Gefrieren bei gleicher Temperatur abgestorben, nach zwanzig Tagen *Barbula muralis* völlig getötet, während *Hypnum aduncum* noch ein Drittel bis die Hälfte der Blattzellen lebend aufwies.

### Zweiter Versuch.

Reichliches Material von elf Arten wurde der Zimmertemperatur von  $+20^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt und nach 12, 24, 36 und 48 Stunden von jeder Art eine Probe bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren. Der Versuch (siehe Tab. 21) zeigt sehr schön die allmähliche Abnahme der Kälteresistenz entsprechend dem längeren Aufenthalt bei höherer Temperatur.

### Dritter Versuch.

Als Ergänzung des vorigen Versuchs wurde eine Anzahl Arten drei Tage lang bei  $+20^{\circ}\text{C}$  gehalten, um den Einfluß der verlängerten Dauer der Einwirkung festzustellen. Die Proben wurden dann ebenfalls bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren, wobei sich folgende Resultate ergaben.

Tabelle 22.

	Submers	Turgeszent
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . .	tot	tot
— <i>squamosa</i> . . . . .	tot	tot
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	tot	einzelne Zellen b. $\frac{1}{2}$ lbd., viele Blätter tot
<i>Cutharina undulata</i> . . . .	Gr. lbd.	Gr. lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . .	tot	tot
<i>Brachythecium rutabulum</i> .	vereinzelte Basalzellen lbd.	Basalzellen b. $\frac{1}{4}$ lbd.
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i> . . . . .	Basalzellen lbd.	Basalzellen lbd.

Man sieht, wie diese Ergebnisse die des zweiten Versuches kontinuierlich fortsetzen, indem bei  $-20^{\circ}\text{C}$  nach dreitägiger Einwirkung von  $+20^{\circ}\text{C}$  die Arten entweder tot oder sehr geschädigt sind.



## Vierter Versuch.

Proben von dem gleichen Materiale ließ ich nach ein- und zweitägigem Aufenthalt im Wärmezimmer bei einer Temperatur von  $+30^{\circ}\text{C}$  bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefrieren. Auch dieser Versuch zeigte dieselben Resultate wie die vorhergehenden, daß je höher der Temperatursprung und je länger die Einwirkung ist, um so mehr die Kälteresistenz abnimmt.

Tabelle 23.

	Akkommod. 1 Tag bei $+30^{\circ}$		Akkommod. 2 Tage bei $+30^{\circ}$	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent
<i>Fontinalis antipyretica</i> .	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.	tot	$-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ tot
— <i>squamosa</i> . . .	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	tot	$-15^{\circ}$ tot	$-15^{\circ}$ tot
<i>Plagiothecium denticulat.</i>	Gr. lbd.	Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	tot	tot
<i>Catharinea undulata</i> . .	Gr. lbd.	Gr. lbd.	tot	tot
<i>Hypnum aduncum</i> var.				tot
<i>polycarpum</i> . . .	Basalzell. lbd.	Basalzell. lbd.	tot	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	$\frac{1}{3}$ lbd.	$\frac{1}{3}$ b. $\frac{1}{2}$ lbd.	tot	einz. Zell. lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> . .	einz. Zell. lbd.	einz. Zell. lbd.	tot	tot
<i>Amblystegium serpens</i> .	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ lbd.	einz. Zell. lbd.	einz. Zell. lbd.

Bei diesen Versuchen, wo durch Erhöhung der Außentemperatur eine entsprechende Variation des Erfrierpunktes nachgewiesen wurde, könnte man vielleicht einer Schwächung des Protoplasten durch die infolge der höheren Temperatur vergrößerte Reaktionsgeschwindigkeit zu großen Einfluß zuschreiben. Deshalb werden uns die folgenden Daten über die Rückakkommodation an die ursprüngliche kalte Temperatur nach vorherigem Aufenthalt bei einer wärmeren ein viel deutlicheres Bild der großen Plastizität unserer Objekte entwerfen.

Zuerst wurden Rasen mehrerer Arten, die nach einmaligem Gefrieren bei  $-20^{\circ}\text{C}$  sich ebenfalls als völlig lebend erwiesen, fünf Tage bei  $+20^{\circ}\text{C}$  gehalten und dann Proben davon bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren, wobei bedeutende Schädigung resp. völliger Tod konstatiert wurde (s. Tab. 24). Das restierende akkommodierte Material wurde dann auf fünf Tage in eine Temperatur von  $+3^{\circ}\text{C}$  gebracht. Nach dem Kontrollfrieren bei  $-20^{\circ}\text{C}$  ergab die Untersuchung, daß durch diesen Aufenthalt in der kälteren Temperatur nur in ganz geringem Maße einzelne Arten ihre Kälteresistenz wieder erhöht hatten. Es wurde nun der Versuch wiederholt, um die Rückakkommodation anstatt bei konstanter Temperatur von  $+3^{\circ}\text{C}$

bei einem allmählichen Fallen der Temperatur bis unter den Nullpunkt vor sich gehen zu lassen. Deshalb kamen dieses Mal die Objekte nach fünftägigem Aufenthalt bei  $+20^{\circ}\text{C}$  zwei Tage bei  $+3^{\circ}\text{C}$ , zwei Tage  $-3^{\circ}\text{C}$ , einen Tag bei  $-5^{\circ}\text{C}$  und einen Tag bei  $-10^{\circ}\text{C}$ . Wurde dann bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren, ergab sich das überraschende Resultat, daß sämtliche Arten lebende Elemente aufwiesen, drei sogar, nämlich *Amblystegium serpens*, *Brachythecium celutinum* und *Brachythecium rutabulum* völlig ungeschädigt waren, wie auch folgende Tabelle mitteilt.

Tabelle 24.

	Akkomm. an d. Wärme		Rückakkommodation		Rückakkommodation	
	5 Tage bei $+20^{\circ}\text{C}$		5 Tage bei $+3^{\circ}\text{C}$		2 T. $+3^{\circ}\text{C}$ , 2 T. $-3^{\circ}\text{C}$ , 1 T. $-5^{\circ}\text{C}$ , 1 T. $-10^{\circ}\text{C}$	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
<i>Catharina undulata</i> . .	einz. Zell. lbd.	tot	tot	tot	Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	Gr. lbd.
<i>Plagiothecium denticulat.</i>	einz. Zell. lbd.	tot	tot	Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	Gr. lbd. $\frac{1}{3}$ lbd.	b. $\frac{1}{4}$ lbd.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Basalzell. lbd.	tot	Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	ganz lbd.	$\frac{1}{2}$ b. ganz lbd.
— <i>celutinum</i> . . .	Gr. lbd.	Gr. lbd.	einz. Zell. lbd.	Basalzell. lbd.	ganz lbd.	ganz lbd.
<i>Hypnum aduncum</i> var.						
<i>polycarpum</i> . . .	einz. Bl. $\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{3}$ lbd.	d. Hälfte d. Blätt. teilw. lbd.	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd., die m. Bl. tot	Gr. b. $\frac{1}{3}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ b. ganz lbd.	$\frac{1}{3}$ b ganz lbd.
<i>Barbula ruralis</i> . . .	tot	tot	Gr. lbd.	tot	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ lbd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> a)	tot	tot	einz. Zell. lbd.	Gr. lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.
b)	tot	tot	G. b. $\frac{1}{4}$ lbd.	Gr. lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Amblystegium serpens</i> .	d. meisten Bl. lbd.	d. meist. Bl. lbd.	einz. Spr. ganz lbd.	d. Hälfte d. Blätt. noch lbd.	ganz lbd.	ganz lbd.

Noch evidenter zeigt die Erhöhung der Kälteresistenz resp. die Erniedrigung des Erfrierpunktes durch Einwirkung mäßigen Frostes ein zweiter Versuch, der im folgenden geschildert sei. Dasselbe Material, das zu dem in Tabelle 23 zusammengefaßten Versuch benutzt worden war, kam zwei Tage lang in eine Temperatur von  $+30^{\circ}\text{C}$ . Wie weit durch diesen Aufenthalt der Erfrierpunkt erhöht worden war, zeigen die Angaben in Tabelle 23,

wonach schon durch Gefrieren bei  $-15^{\circ}\text{C}$  einzelne Arten getötet waren. Brachte ich nun unser an die Wärme akkommodiertes Material drei Tage lang in eine Temperatur von  $-3^{\circ}\text{C}$ , und noch zwei Tage in eine solche von  $-5^{\circ}\text{C}$  und fror es dann bei  $-20^{\circ}\text{C}$ , zeigte sich bei der Untersuchung, daß sämtliche Arten, auch die vorher durch  $-15^{\circ}\text{C}$  getötet worden waren, lebend, einige sogar völlig ungeschädigt geblieben waren (*Brachythecium rutabulum* und *Amblystegium serpens*).

Tabelle 25.

	Rückakkommodation 3 Tage $-3^{\circ}\text{C}$ , 2 Tage $-5^{\circ}\text{C}$	
	submers	turgeszent
<i>Catharina undulata</i> . . . . .	Gr. lbd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ lbd.
<i>Plagiothecium denticulatum</i> . .	Gr. lbd.	tot
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i>	Basalzellen lbd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{3}$ lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> a)	$\frac{1}{3}$ b. $\frac{1}{2}$ lbd.	Gr. lbd.
b)	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{3}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ b. ganz lbd.
<i>Brachythecium rutabulum</i> . . .	alles lbd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . . .	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.	tot
— <i>squamosa</i> . . . . .	Gr. b. $\frac{3}{4}$ lbd.	einz. Zellen lbd.

Als Hauptergebnis haben wir also bei diesen letzten Versuchen die biologisch höchst wichtige Tatsache für Laubmoose nachgewiesen, daß auch nach Einwirkung höherer Temperaturen (bis  $+30^{\circ}\text{C}$ ) Blätter, die in kälteren Temperaturen aufgewachsen waren, durch mäßige Temperaturen unter dem Nullpunkt, bei denen also eine Kältestarre eintritt, fast oder ganz zur ursprünglichen Kälteresistenz zurückgeführt werden können.

Daß die Akkommodation auch in der Natur eine große Rolle spielt, mag aus folgenden Beobachtungen hervorgehen. Von einer Anzahl Moose, die zu vorigen Versuchen verwandt worden waren, und ein Gefrieren bei  $-20^{\circ}\text{C}$  ungeschädigt ausgehalten hatten, war der Standort, an dem ich sie gesammelt hatte, markiert worden. Nachdem nach einer Frostperiode Tauwetter eingetreten war, wo am Tage die Temperatur bis  $+12^{\circ}\text{C}$  erreichte, wurden nach sieben Tagen von diesen markierten Standorten völlig lebende Proben entnommen und bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren. Wie man aus Spalte 1 und 2 der folgenden Tabelle ersieht, waren dadurch die meisten Arten ganz getötet worden und die übrigen wiesen nur noch wenige lebende Elemente auf. Nach einmaligem Gefrieren bei  $-15^{\circ}\text{C}$  waren die meisten Arten noch mehr oder minder

lebend. Daraus geht deutlich hervor, daß eine Akkommodation an die wärmere Witterung stattgefunden hatte. Daß hier tatsächlich eine Akkommodation vorlag, ließ sich daraus erkennen, daß eine Rückakkommodation dieses Materials an kältere Temperatur glänzend gelang. Es wurden nämlich Proben zwei Tage lang bei  $-5^{\circ}\text{C}$  und zwei Tage bei  $-10^{\circ}\text{C}$  aufgestellt und dann bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gefroren. Bei der Untersuchung zeigte es sich nun, daß sämtliche Arten noch lebende Blattzellen enthielten, wie man aus Spalte 6 und 7 folgender Tabelle ersehen kann.

Tabelle 26.

	Akkommodation an die Wärme in der Natur				Rückakkommodation 2 Tage $-5^{\circ}\text{C}$ 2 Tage $-10^{\circ}\text{C}$	
	Bei $-20^{\circ}$ gefroren		Bei $-15^{\circ}$ gefroren		Bei $-20^{\circ}$ gefroren	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
<i>Plagiothecium denticulat.</i>	tot	tot	einz. Äste $\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ b. ganz lbd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ lbd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Mnium rostratum</i> . . .	tot	tot	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd., viele Bl. tot	$\frac{1}{2}$ b. ganz lbd.	Gr. lbd.	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Catharina undulata</i> . .	Gr. lbd.	tot	$\frac{1}{2}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Barbula muralis</i> . . .	tot	tot	Gr. lbd.	tot	Gr. lbd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ lbd.
<i>Ceratodon purpureus</i> a)	tot	tot	$\frac{1}{2}$ b. alles lbd.	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	Gr. ganz lbd.	Gr. lbd.
b)	tot	tot	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ lbd.	Gr. b. $\frac{1}{4}$ lbd.	Gr. b. $\frac{1}{2}$ lbd.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	einz. Bl. lbd.	einz. Bl. lbd.	$\frac{1}{2}$ b. alles lbd.	lbd.	$\frac{1}{4}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{3}$ b. alles lbd.
<i>Bryum argenteum</i> . .	einz. Zell. lbd.	einz. Zell. lbd.	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.	$\frac{1}{4}$ b. ganz lbd.	$\frac{1}{2}$ b. $\frac{3}{4}$ lbd.
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i> . . . .	vereinzelte Basalzell. lbd.	einz. Ba- salszellen lbd.	$\frac{1}{3}$ lbd.	Gr. lbd.	Basalszellen b. $\frac{1}{4}$ lbd.	Basalszellen lbd.

Fassen wir noch einmal kurz unsere Ergebnisse über die Akkommodationsfähigkeit der Laubmoose zusammen.

Die eigentümliche Beschaffenheit des Laubmoosprotoplasten gestattet diesem, auf die äußeren Temperatureinflüsse in verschiedener Weise zu reagieren.

1. Die Akkommodation an höhere Temperaturen ist ohne Ausnahme bei allen geprüften Moosarten eine intensive und rasche und

zeigt sich in einer bedeutenden Abnahme der Kälteressistenz resp. Erhöhung des Gefrierpunktes.

2. Die Akkommodation an tiefere Temperaturen gelingt den meisten Arten nur dann mit Vorteil, wenn dabei der Protoplast sich in dem Zustand einer Kältestarre befindet, mit anderen Worten, bei Temperaturen unter dem Nullpunkt. Sinkt die Temperatur nur bis auf wenige Grad über den Nullpunkt, kann also der Lebensbetrieb noch stattfinden, erfolgt durch den Temperaturwechsel eine Schwächung des Protoplasten, die eine Folge der ausgeprägten Anpassungsfähigkeit ist. Doch wird bei genügender Feuchtigkeit für die schlafenden Augen der Anstoß zum Austreiben gegeben, wobei sich das entstehende Sproßsystem den jetzt herrschenden äußeren Verhältnissen anpaßt.

g) Die Beziehungen zwischen Turgor und Erfrierpunkt der Moosblattzelle.

Da schon von verschiedenen Autoren Untersuchungen über den Zusammenhang von Turgor und Kälteressistenz angestellt worden sind, habe ich zum Schluß noch diese Frage bei unseren Objekten einer Prüfung unterworfen. Lidfors (1907, S. 66 ff.) hat eine große Anzahl Phanerogamen zu verschiedenen Jahreszeiten auf ihren Turgorwert hin untersucht und die interessante Tatsache festgestellt, daß durchgängig im Winter eine Steigerung des Turgors stattfindet, während im Frühling der Turgor wieder auf das relativ niedrige Herbstniveau zurückgeht. Daß durch eine solche selbstregulatorische Erhöhung des Turgors und die daraus resultierende Erhöhung des Gefrierpunktes des Zellsaftes die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte gesteigert werden kann, hat schon Pfeffer (1904, S. 317) hervorgehoben. Rein (1908, S. 28) sucht insofern Beziehungen zwischen Turgor und Gefrierpunkt zu finden, als er eine große Anzahl Phanerogamen und Kryptogamen auf ihren Turgorwert untersucht und mit den Erfrierpunkten der betreffenden Arten vergleicht. Daß dabei kein Zusammenhang zwischen osmotischem Druck und Erfrierpunkt zu finden war, lag auf der Hand. Auch ich konstatierte bei den Laubmoosen, daß der osmotische Druck der systematischen Einheit in kein Verhältnis zum Erfrierpunkt gebracht werden kann. Die interessante Tatsache, daß bei Wechsel der Außentemperatur selbstregulatorisch auch der osmotische Druck sich ändert, ist von Copeland (1896, S. 4—11) für Laubmoose festgestellt worden. Dieser stellte mit



*Mnium cuspidatum* derart Versuche an, daß er Pflanzen aus einem Kaltraum von  $+2^{\circ}\text{C}$  in ein Treibhaus mit  $+18$  bis  $+20^{\circ}\text{C}$  brachte, wo sie 14 Tage verblieben und eine Abnahme des Turgors notiert wurde. Dann kamen sie in die kalte Temperatur zurück und nach acht Tagen wurde der Turgor gemessen, wobei wieder eine Erhöhung festgestellt wurde. Umgekehrt angestellte Versuche, wobei etiolierte Pflanzen in die Kälte kamen, zeigten auch das entsprechende Resultat, nämlich eine Erhöhung des Turgors. Copeland hat auch schon die biologische Bedeutung dieses Vorganges für die Moospflanze bei vorübergehender Variation der Außentemperatur kurz angedeutet. Um nun den natürlichen Verhältnissen, wo meist ein schnellerer Wechsel der Temperatur als in den Copelandschen Versuchen vorliegt, mehr zu entsprechen, habe ich folgende Versuche angestellt. Moosrasen verschiedener Arten wurden geteilt und die eine Hälfte 25 Stunden im Zimmer bei  $+20^{\circ}\text{C}$ , die andere Hälfte bei  $+1^{\circ}\text{C}$  über einer Kältemischung gehalten und nach Ablauf dieser Zeit mittels Kaliumnitratlösung in Stufen von  $\frac{1}{2}\%$  der Turgor bestimmt. Dabei war auffallend, daß die oft die größte Resistenz zeigenden Basalzellen, die zugleich auch die größten Zellen des Blattes darstellen, fast durchgehend einen niedrigeren osmotischen Wert aufwiesen als die Zellen der Lamina. Auch war bei diesen vergleichenden Untersuchungen darauf zu achten, daß gleichaltrige Blätter berücksichtigt wurden; denn die jüngeren Sproßabschnitte zeigten fast immer einen um  $1\%$  Kaliumnitrat niedrigeren osmotischen Wert als die älteren.

Die umstehende Tabelle enthält die ermittelten Werte, wobei noch zu bemerken ist, daß bei der angegebenen Konzentration die Plasmolyse gerade anfang.

Es zeigte sich also aufs deutlichste, daß von den 15 untersuchten Arten zwölf bei Wechsel der Außentemperatur an den kälteren Standorten einen höheren Turgorwert aufwiesen als das gleiche Material an einem wärmeren. Drei Arten waren indifferent, ihr osmotischer Wert zeigte keine Schwankung bei Temperaturwechsel. Daß in dieser schnellen Einstellung des Turgors auf die Außentemperatur, wo sie vorhanden ist, dem Laubmoos eine nicht unwesentliche Hilfe bei kleineren Schwankungen der Außentemperatur gegeben ist, da durch Steigerung des osmotischen Wertes des Zellsaftes zugleich auch der Gefrierpunkt entsprechend erniedrigt wird, braucht wohl nur angedeutet zu werden.

Tabelle 27.

Bas. = Zellen des Blattgrundes. Lam. = Zellen der Lamina.

	Osmotische Drucke	
	von Pflanzen bei + 20° C aufgestellt	von Pflanzen bei + 1° C aufgestellt
<i>Catharina undulata</i>		
a) von ungeschütztem Standort, kleine gelbliche Pflanzen . .	Bas. 4 ‰, Lam 4,5 ‰	Bas. 5 ‰, Lam. 5,5 ‰
b) von geschütztem Standort, größere dunkelgrüne Pflanzen	Bas. 4 ‰, Lam. 5 ‰	Bas. 5,5 ‰, Lam. 6 ‰
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . . .	Bas. 3,5 ‰, Lam. 4—4,5 ‰	Bas. 4 ‰, Lam. 5—5,5 ‰
<i>Bryum argenteum</i> . . . . .	Überall 3 ‰	Überall 3,5 ‰
<i>Brachythecium rutabulum</i> . . . . .	Bas. 6 ‰, Lam. 7 ‰	Bas. 8 ‰, Lam. 9 ‰
<i>Webera nutans</i> . . . . .	Bas. 4,5 ‰, Lam. 5 ‰	Bas. 5 ‰, Lam. 5,5 ‰
<i>Plagiothecium denticulatum</i> . . . . .	Überall 3 ‰	Überall 3,5 ‰
<i>Hypnum aduncum</i> var. <i>polycarpum</i>	" 8 ‰	" 9 ‰
<i>Mnium rostratum</i> . . . . .	" 5 ‰	" 6 ‰
<i>Barbula muralis</i> . . . . .	Bas. 3,5 ‰, Lam. 4 ‰	Bas. 4 ‰, Lam. 4,5 ‰
<i>Fontinalis antipyretica</i> . . . . .	Überall 5,5 ‰	Überall 6,5 ‰
— <i>squamosa</i> . . . . .	Bas. 5,5 ‰, Lam. 6 ‰	Bas. 6 ‰, Lam. 6,5 ‰
<i>Hypnum adunc.</i> var. <i>pseudofluitans</i>	Überall 3 ‰	Überall 3 ‰
<i>Barbula ruralis</i> . . . . .	Bas. 4 ‰, Lam. 5 ‰	Bas. 4 ‰, Lam. 5 ‰
<i>Ceratodon purpureus</i> . . . . .	Überall 3 ‰	Überall 3 ‰

### III. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Resultate.

1. Die Laubmoose besitzen im allgemeinen eine große Resistenz gegen ununterbrochene Austrocknung durch Verdunsten des Zellwassers, die jedoch nach dem Standort, dem sich die einzelne Art angepaßt hat, nicht unbedeutend variiert. Auch innerhalb der systematischen Einheit schwankt je nach den am Standort gebotenen Feuchtigkeitsverhältnissen die Trockenresistenz, indem sie durch eine große Anpassungsfähigkeit des Protoplasten an diese Feuchtigkeitsverhältnisse reguliert wird.

2. In der Luft enthaltener Wasserdampf schützt das Laubmoosstämmchen vor einer zu weit gehenden und so schädigend wirkenden Austrocknung und ist daher ein nicht zu unterschätzender Faktor zur Verlängerung der Lebensdauer.

3. Durch die Wuchsform vieler Laubmoose in Polstern und dichten Rasen wird eine Reduktion der verdampfenden Oberfläche und somit Verzögerung der Zellwasserabgabe bei Trockenheit erzielt, wodurch ebenfalls die Lebensdauer günstig beeinflusst wird.

4. Im Gegensatz zu einer ununterbrochenen Trockenperiode wirkt abwechselndes Austrocknen und Wiederbefeuchten relativ schnell auf die Laubmoosprotoplasten schädigend ein.

5. Die im Laubmoosstämmchen befindlichen schlafenden Augen und entsprechenden blattwinkelständigen Stengelzellen sind den Blattzellen an Trockenresistenz weit überlegen und durch ihre regenerative Potenz, bei Eintritt von Feuchtigkeit ein neues Sproßsystem und Protonema auszubilden, imstande, auch nach sehr extremer Einwirkung von Trockenheit ein Weiterbestehen des Moosindividuums zu ermöglichen. Ebenso ergab es sich, daß auch bei Eintritt von übermäßiger Feuchtigkeit ein an geringere Feuchtigkeit angepaßtes Sproßsystem allmählich unterliegt und durch ein neues den jetzt herrschenden Verhältnissen sich anpassendes abgelöst wird.

6. Auch das Protonema und die jungen Seten zeigen eine Anpassungsfähigkeit an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts, die sich in einer entsprechenden Schwankung der Trockenresistenz äußert.

7. Das Überdauern längerer Trockenperioden wird den jungen Seten vor allem durch die Haube als ein die Verdunstung hinderndes Organ ermöglicht.

8. Die große Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung tritt auch bei Behandlung mit osmotisch wirkenden Lösungen zutage. Bei Eintrocknung der Objekte in den der Verdunstung überlassenen Medien zeigten einen schädigenden Einfluß verdünnte Lösungen von Kaliumnitrat, Glyzerin und teilweise auch Traubenzucker, während Rohrzucker sich als indifferenten Stoff erwies. Die Giftwirkung des Kaliumnitrats konnte bei mehreren Arten durch Beigabe von Calciumchlorid aufgehoben werden.

9. Protonema und junge Seten hielten dem Wasserentzug auf osmotischem Wege mit Kaliumnitrat-, Glyzerin-, Rohrzucker- und Traubenzuckerlösung nicht stand, während Sporen nur ein Eintrocknen in Rohr- und Traubenzuckerlösung überdauerten.

10. Die Feststellung der Temperaturminima der Laubmoosstämmchen ergab, daß die meisten Arten Temperaturen bis  $-10^{\circ}\text{C}$  ohne wesentliche Schädigung aushielten und daß der Erfrierpunkt der Blätter der meisten Arten über  $-20^{\circ}\text{C}$  liegt. Bei  $-30^{\circ}\text{C}$  waren auch die resistenteren Arten tot.

11. Die regenerativen Zellkomplexe, die, wie wir oben gesehen haben, die gegen Trockenheit resistenteren Elemente des Laub-

moosstämmchens sind, stellen auch die gegen Frost resistantesten Elemente dar und betätigen sich nach Frostperioden gleichfalls regenerativ.

12. Eine durchgehende Parallele zwischen Trockenresistenz und Kälteresistenz ist bei den systematischen Einheiten der Laubmoose nicht vorhanden. Jedoch zeigte es sich, daß einzelne Arten durch vorhergehende Austrocknung gegen Frost bedeutend resistenter gemacht werden können, woraus wir schließen können, daß dieselbe Art auch an Standorten, wo sie der Austrocknung öfters ausgesetzt ist, einen tieferen Erfrierpunkt zeigt als an feuchteren.

13. Der Erfrierpunkt des Protonemas ist, gleiche Außenbedingung vorausgesetzt, übereinstimmend mit dem des zugehörigen Gametophyten, während die jungen Seten bei  $-20^{\circ}\text{C}$  die Grenze ihrer Lebensfähigkeit erreicht haben.

14. Außerdem variiert der Erfrierpunkt des Laubmoosstämmchens, des Protonemas und der jungen Seten innerhalb der systematischen Einheiten entsprechend der beim Wachstum herrschenden Temperatur, woraus wir auf eine direkte Anpassungsfähigkeit der tätigen Vegetationspunkte schließen können.

15. Die Reaktionsfähigkeit auf die Außentemperatur äußert sich auch noch auf eine zweite Art, indem die ausgewachsenen Teile eines Individuums bei einem Temperaturwechsel diesem entsprechend ihren Erfrierpunkt verschieben. Diese Akkommodationsfähigkeit äußert sich sowohl bei Eintritt höherer als auch niedriger Temperatur. Bei Eintritt höherer Temperatur ist die Akkommodation durchgehends eine intensive und rasche und zeigt sich in einer bedeutenden Abnahme der Kälteresistenz. Bei Eintritt tieferer Temperaturen ist eine Akkommodation meist nur dann vorhanden, wenn die Temperatur unter den Nullpunkt sinkt, so daß der Protoplast in den Zustand einer Kältestarre verfällt. Eine allmähliche Zunahme der Kälte begünstigt bedeutend die Akkommodation gegenüber plötzlichen Temperatursprüngen. Sinkt die Temperatur nur bis auf wenige Grade über dem Nullpunkt, findet also ein Lebensbetrieb noch statt, hat der Temperaturwechsel eine Schwächung des Protoplasten zur Folge. Zu gleicher Zeit wird die regenerative Potenz der schlafenden Augen ausgelöst und es bildet sich ein neues Sproßsystem, das sich der jetzt herrschenden tieferen Temperatur anpaßt.

16. Beziehungen zwischen Turgor und Kälteresistenz sind insofern vorhanden, als bei den meisten Arten die Blattzellen bei

niedriger Temperatur einen höheren osmotischen Wert aufweisen als bei höherer, wodurch der Gefrierpunkt des Zellsaftes erniedrigt wird.

Zum Schluß sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. W. Pfeffer, für die dauernde Anregung und Unterstützung, die er mir jederzeit zuteil werden ließ, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

## Literatur-Verzeichnis.

- Apelt, A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. IX, 1909, S. 215—262.
- Copeland, E. B., Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Diss. Halle 1896.
- Correns, C. (I), Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose. Jena, 1899.  
— (II), Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstammchens. Festschrift für Schwendener, 1899, S. 385—410.
- Dalmer, M., Über stärkereiche Chlorophyllkörner im Wassergewebe der Laubmoose. Flora, Bd. 74, 1891, S. 460—465.
- Fischer, H. W., Gefrieren und Erfrieren, eine physikochemische Studie. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. X, 1911, S. 132—234.
- Göbel, H., Organographie, I. Teil, Jena, 1898.
- Göppert, H. R. (I), Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, Breslau, 1830.  
— Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen, Stuttgart, 1883.
- Haböck, M., Beiträge zur Ombrophilie und Ombrophobie der Pflanzen. Öst. Bot. Zeitschrift, Bd. LX, 1910, S. 187—198, 230—235.
- Lidforss, B., Die wintergrüne Flora. Lund, 1907.
- Lorentz, P. G., Beiträge zur Biologie und Geographie der Laubmoose. Diss. 1860.
- Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena, 1897.
- Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. I. Teil, Bd. IX, 1880, S. 133—189; 2. Teil, Bd. XV, 1886, S. 453—610.
- Müller, K., Untersuchung über die Wasseraufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 587—598.
- Pfeffer, W. (I), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig, 1904.  
— (II), Zwei Mißbildungen von Laubmoosfrüchten. Jahresber. der Naturf.-Gesellsch. Graubündens, Heft XIII, 1868, S. 150—157.
- Pfundt, M., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstanbes. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1909/10, S. 1—40.
- Rabe, F., Über die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Samen und Sporen. Flora, Bd. 95, 1905, S. 253—324.
- Rein, R., Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 80, 1908, S. 1—38.
- Schimper, W., Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. Straßburg, 1848.
- Schröder, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Unters. a. d. Bot. Inst. z. Tübingen, Bd. II, 1886, S. 1—53.