

Die Austrocknungsresistenz der Laubmoose

Von Wolfgang O. Abel

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien

Mit 4 Abbildungen im Text und 10 Abbildungen auf 5 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung am 26. Juni 1956)

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	619
II. Allgemeines zur Durchführung der Versuche	622
III. Entwicklung der Methode	623
IV. Austrocknungsresistenz der Gattung <i>Mnium</i> s. l.	632
V. Austrocknungsresistenz der Gattung <i>Bryum</i>	635
VI. Das Resistenzverhalten einiger Arten im Laufe der Jahreszeiten	638
VII. Vergleich der Austrocknungsresistenz junger und alter Blätter eines Stämmchens	644
VIII. Protoplasmatische Anatomie	646
a) Blattscheidenzellen	647
b) Basis- und Laminazellen	648
c) Flügelzellen	649
d) Entwicklungsphysiologische Resistenzgradienten	649
IX. Nekrose und ihre Erscheinungsformen	651
X. Fällungskugeln im Moosprotoplasten bei Austrocknung	654
XI. Die Austrocknungsresistenz weiterer Laubmoose	655
XII. Austrocknungsresistenz und allgemeine Ökologie	679
XIII. Austrocknungsresistenz und Soziologie	691
XIV. Diskussion der Ergebnisse	696
XV. Zusammenfassung	701

I. Einleitung.

Als Huber (1938) unter dem Begriff „Xerophyt“ alle jene Pflanzen verstand, die ohne Einstellung ihrer Lebensäußerungen (physiologische) Trockenheit des Bodens oder hohe Verdunstungskraft der Luft ertragen können, und innerhalb dessen mehrere Ausbildungstypen unterschied, stellte er im letzten, 7. Typ, die austrocknungsfähigen Pflanzen zusammen, die Maximov (1923, 1929 a, b) als die „echten Xerophyten“ bezeichnet hatte. Diese sind durch die Fähigkeit des Protoplasmas, mehr oder weniger permanente Dehydrierung zu ertragen, ausgezeichnet, und er faßte

die Erforschung dieser Dehydrierungstoleranz als eine der wichtigsten Aufgaben zur Ergründung der pflanzlichen Dürre-resistenz auf.

Zum Studium dessen erwiesen sich die Phanerogamen selten als günstige Objekte, weil der Besitz einer vollen Austrocknungs-resistenz, wie bei der Scrophulariacee *Chamaegigas* (Heil 1920), zu den Seltenheiten zu zählen ist. Eine solche würde am ehesten zu einer Klärung des Problems beitragen. Die prospektive Potenz zu einer völligen Austrocknung ist allerdings auch bei den Blüten-pflanzen nicht verlorengegangen, wie Iljin (1927, 1929, 1933, 1935) nachwies; sie kommt aber infolge der vermehrten mecha-nischen Spannungen, die in der Mehrschichtigkeit der Gewebe be-gründet ist, nicht mehr zur Geltung. Daher werden sich zum Studium dieser Frage besonders Pflanzen eignen, die sich durch eine Einschichtigkeit ihrer Blattlamina auszeichnen.

Unter den Kryptogamen, unter denen Biebl (1938) die Meeresalgen, Lange (1953) die Flechten und Iljin (1930), Rouschal (1933), Härtel (1940), Montfort und Hahn (1950) einige Farne auf ihre Austrocknungsresistenz untersuchten, erwiesen sich die Bryophyten als günstige Objekte, da sie meist neben der Einschichtigkeit der Blätter auch eine abgestufte Trockenresistenz besitzen. Innerhalb der letztgenannten Gruppe wurden das Trockenresistenzverhalten und seine Ursachen bei den Lebermoosen in jüngerer Zeit von Höfler (1943 a, b; 1946, 1950, 1953, 1954 a, b) und Clausen (1952) eingehend untersucht, während über die Laubmoose außer Irmischer (1912) nur eine Reihe wenig intensiver Beobachtungen, wie von Schröder (1886), Malta (1920), Iljin (1929), Ochi (1952 a, b, c) und Lange (1955), vorliegt.

Schröder, Irmischer, Malta u. a. benützten die ver-schiedene Lebensdauer bei konstanter Luftfeuchtigkeit als Maß der Trockenresistenz. Iljin (1927) gab aber die Austrocknungs-resistenz in Einheiten der relativen Luftfeuchtigkeit an, indem er innerhalb einer konstanten Zeitspanne verschiedene Luftfechtig-keitsgrade auf die Objekte einwirken ließ. Die so gemessene Aus-trocknungsresistenz besagt also, welche Verminderung des Wasser-dampfgehaltes der Luft die Zelle vertragen kann, ohne zu sterben.

Während nun bei Schröder, Irmischer und Maximov (1923, 1929 a, b) die Austrocknungsresistenz auf Eigenschaften des Protoplasten zurückgeführt wurde, erkannte Iljin (1927) die Bedeutung der Zellwand für die Resistenzhöhe, die darin besteht, daß sich bei Wasserentzug die Vakuole verkleinert und damit das Plasma nach innen zieht, die Zellwand aber in ihrer Lage verhart

und so Zugspannungen auftreten, die das Plasma stark schädigen können. Er schaltete den Einfluß der Zellwand zum Beispiel durch vorhergehende Plasmolyse aus und konnte so eine weitgehende Austrocknungsresistenz auch bei Blütenpflanzen feststellen. Er meinte, daß vielfach eine völlige Austrocknungsresistenz des Plasmas vorliege, die aber durch die Zellwand, Vakuolengröße und deren Beschaffenheit variiert werde. In seiner letzten diesbezüglichen Arbeit (1935) sprach er aber die Vermutung aus, daß auch im Protoplasma selbst Unterschiede für das verschiedene Resistenzverhalten zu suchen seien.

H ö f l e r wies nun in seinen Arbeiten über die Austrocknungsresistenz der Lebermoose (1943—1954) bei diesen die Abhängigkeit der Trockengrenze von der protoplasmatischen Konstitution der einzelnen Art nach, nachdem die Erreichung schädigender Zugspannungen durch die hohe Elastizität der Zellwand nahezu ausgeschlossen ist.

Besonders die Entdeckung einer Trockenhärtung des Lebermoosprotoplasten von H ö f l e r (1946, 1950) und C l a u s e n bestätigte diese Erkenntnis.

Bei den Laubmoosen, die noch nicht in der Art und Weise wie die Lebermoose auf das Resistenzverhalten geprüft worden sind, ergibt sich nun gleichfalls die Frage, ob die abgestufte Trockenresistenz, die I r m s c h e r mit seiner Methode feststellen konnte, auf einem protoplasmatischen oder zellwandbedingten Tod bei Wasserentzug beruht. I r m s c h e r nahm die protoplasmatischen Unterschiede, I l j i n (1929) bei *Mnium undulatum* die Zellwand als Ursache der verschiedenen Resistenz an. O c h i hingegen versuchte Zusammenhänge zwischen osmotischem Wert, Wasserpermeabilität und Wasserhaushalt auf der einen Seite und Resistenzhöhe auf der anderen Seite klarzulegen, was auf plasmatische Unterschiede hindeuten würde.

Danach schien eine ausgedehnte Untersuchung der Trockengrenzen der Laubmoose zur Erweiterung der Kenntnisse über das Protoplasma und dessen Dehydrierungstoleranz und damit zur Klärung der angeführten Probleme erwünscht.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Karl H ö f l e r, der mich mit dieser Arbeit betraute, für seine stete Hilfe bei deren Durchführung ergebenst zu danken. Mein Dank sei aber auch all denen ausgesprochen, die mir im Laufe der Untersuchungen in irgendeiner Weise behilflich waren, besonders aber Herrn Assistenten Dr. Walter U r l, der mir jederzeit mit seiner photographischen Erfahrung zur Seite stand und sämtliche Aufnahmen durchführte.

II. Allgemeines zur Durchführung der Versuche.

Im wesentlichen wurde in der Versuchsanordnung Höfler gefolgt. Kleine Exsikkatoren mit einem Volumen von etwa 50 ccm wurden mit 20 ccm Schwefelsäure steigender Konzentration (Volums-%) fingerhoch angefüllt. Jeder Konzentration der Säure entspricht eine bestimmte Luftfeuchtigkeit, die sich in der betreffenden Kammer einstellt. Die den Vol.-% Schwefelsäure entsprechenden Werte der relativen Luftfeuchtigkeit (rel. Lf.) werden in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 1.

Vol.-%	2,5	5	10	15	20	25	30	35	40
% rel. Lf.	97,2	95,5	90,0	82,3	71,6	60,2	48,2	36,5	25,6
abgerundet	97	96	90	82	72	60	48	37	26
Vol.-%	45	50	55	60	65	70	80	96	
% rel. Lf.	15,0	6,2		2,5		0,75	0,15	0,08	
abgerundet	15	6	4	3	2	1	0,2	0	

In den Versuchstabellen wurden die Dezimalen jeweils auf- bzw. abgerundet.

In diesen Exsikkatoren ruht auf einem Glaszylinder ein Uhrglas, worauf die zu untersuchenden Objekte gelegt werden. Die Kammer wird mit einem Glasdeckel und Vaseline luftdicht abgeschlossen.

Zur Erreichung möglichst eindeutiger Trockengrenzen ergab sich im Laufe der Untersuchungen oft die Notwendigkeit, einzelne Blättchen vom Stamm herabzupräparieren, soweit Größe und Beschaffenheit des Materials dies zuließ. Hiezu erwiesen sich Rasierklingsplitter als besonders günstig. Am abgetrennten Blatt verblieb zumeist ein Stammstück, was aber, wie Kontrollversuche ergaben, nicht unbedingt notwendig war. Besondere Obacht mußte innerhalb einer Versuchsreihe auf die Gleichaltrigkeit der Blätter gelegt werden, wie einzelne Versuche bewiesen.

Die Blätter sind in ihrem natürlichen Zustand verschieden wassergesättigt. Der Vergleichbarkeit halber habe ich zunächst die einzelnen Blätter aufsättigen lassen, indem ich sie für einige Zeit in einer geschlossenen Petrischale auf feuchtes Filterpapier legte. Ähnlich waren Höfler und Clausen vorgegangen. Nachdem dann die Blätter mit Filterpapier von anhaftendem Wasser befreit worden waren, wurden sie in die Kammern eingelegt und dort 24—48 Stunden bei 20° C im unbeleuchteten Thermostaten belassen. Nach Ablauf dieser Trocknungszeit wurden die Uhrgläser samt den Blättern in große, wasserdampfgesättigte Gefäße eingebracht, um die von Iljin beobachtete mechanische Schädigung

bei sofortiger Wasserbenetzung zu vermeiden. Dort verblieben die Blätter 6—24 Stunden. Dann wurden sie mit Wasser befeuchtet und entweder darin oder in einem Plasmolytikum untersucht.

Bald zeigte sich jedoch, daß bei der Mehrzahl der Laubmoose die Feststellung der Trockengrenzen weit schwieriger war als bei den Lebermoosen, bei denen die Schwelle bei vielen Arten durch das Verschwinden der Ölkörper gekennzeichnet ist. Außerdem sind die Zellen vielfach schmal und klein, wozu oft noch die Mehrschichtigkeit der Lamina hinzukommt. Grundsätzlich habe ich die Untersuchungen nicht auf die günstigsten Objekte beschränkt.

Um in diesen Fällen den Lebenszustand zu revidieren, wäre eine Atmungs- oder Assimilationsmessung, wie sie *Lang e* (1953) bei Flechten anwendete, besser geeignet gewesen, doch wurde wegen der Vergleichsmöglichkeit mit anderen Fällen, wo eine derartige Messung unmöglich ist, hievon abgesehen und im allgemeinen mit der Feststellung des Plasmolyseeintrittes der Lebenszustand ermittelt. Voraussetzung ist aber, daß man normale Plasmolysebilder von allen abnormalen und nekrotischen Schrumpfungsbildern, bisweilen als Pseudoplasmolysen bezeichnet, unterscheidet. Die Anwendung der Vitalfärbung als Kriterium des Lebenszustandes, wie sie in der französischen Literatur seit langem üblich ist und sie von *Höfler* (1947) und *Larcher* bei der Untersuchung von Trockennekrosen angewendet wurde, schließt sich bei den Laubmoosen deshalb aus, weil die gerbstoffhaltigen Zellwände chemische Niederschlagsfärbungen geben (*Drawert* 1940). Sehr oft genügt schon die Beobachtung der verschiedenen Nekroseformen (siehe S. 651), um den eingetretenen Tod der Zelle festzustellen.

Das Material stammte vornehmlich aus der näheren und weiteren Umgebung von Wien, besonders aus dem westlichen und südlichen Wienerwald und aus Moosbrunn. Außerdem wurden viele Moose in der Umgebung des Mondsees, teils auf Flysch, teils auf Kalk, gesammelt, ferner auch solche von der Ausbeute der Sommerexkursion 1955 des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien in die Hohen und Niederen Tauern einer Austrocknung unterworfen. Schließlich habe ich für einige Moosproben aus Elba Herrn Dr. E. Hübl zu danken.

Um eine Austrocknung der Proben zu vermeiden, wurden die Moose stets in Nylonsäckchen gesammelt und im vorhergenannten Institute in den Nordfenstern kultiviert. Die Moose wurden dann innerhalb der nächsten Tage zu Versuchszwecken verwendet.

III. Entwicklung der Methode.

Unter Verwendung der vorangeführten Methode ergaben sich bei Lebermoosen scharfe Resistenzgrenzen, wie aus den Untersuchungen *Höflers* zu entnehmen ist. Er unterschied zwischen

vitalen Grenzen, bei denen noch alle Zellen leben, den kritischen Schwellenwerten, wo ein Teil von ihnen, und den letalen Trocken Grenzen, wo alle getötet sind. Es war vorerst zu prüfen, ob mit dieser einfachen Methodik auch bei Laubmoosen ein befriedigendes Ergebnis zu erreichen wäre. So wurden 1953/54 eine Reihe von Laubmoosen auf diese Weise untersucht, und es seien hier einige Beispiele im Vergleich mit Resistenzwerten von Lebermoosen angeführt (s. Tabelle 2).

Tabelle 2.

Gegenüberstellung der Resistenzgrenzen einiger Laub- und Lebermoose.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	3	0
Laubmoose:												
<i>Fontinalis antipyretica</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bryum pallens</i>	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neckera complanata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+
<i>Syntrichia ruralis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bryum capillare</i>	1	1	1	0								+
Lebermoose:												
<i>Aplozia riparia</i>	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Marsupella emarginata</i>	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cololejeunea calcarea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Madotheca platyphylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Zeichenerklärung: 1 = es leben alle Zellen.
 0 = es leben $\frac{2}{3}$ der Zellen.
 o = es leben $\frac{1}{2}$ der Zellen.
 . = es leben wenige Zellen.
 += es sind alle Zellen tot.

Der Hydrophyt *Fontinalis antipyretica*, ein Laubmoos, das in mehr oder weniger rasch fließenden Bächen ausgedehnte Rasen unter Wasser bildet, zeigt eine geringe Resistenz. Die vitale Grenze liegt bei 96% rel. Lf., die letale bei 90% rel. Lf. *Bryum pallens*, das sich besonders an Bächen, aber auch an feuchten Felsen und Mauern findet, weist eine etwas höhere Trockenresistenz auf. Hier liegt die vitale Grenze bei 90% rel. Lf.

Von den Lebermoosen sei als Beispiel für ein ähnliches Trockenresistenzverhalten *Marsupella emarginata* herangezogen, die auch annähernd gleiche ökologische Feuchtigkeitsansprüche wie die obgenannten Laubmoose stellt. Hier liegt nur die letale Grenze etwas höher als bei *Bryum pallens*.

Den hohen Resistenzwerten von *Cololejeunea calcarea* und *Madotheca platyphylla* ist unter den Laubmoosen, neben vielen anderen, *Syntrichia ruralis* vergleichbar. Sie besitzt eine vollständige Austrocknungsresistenz. Auffällig ist, daß z. B. *Neckera*

complanata, ein Epiphyt auf Laubbäumen in schattigen, feuchten Mischwäldern, eine vitale Grenze bei 3% rel. Lf. aufweist, wo die Luftfeuchtigkeit schon so minimal ist, daß man gegenüber vollständiger Austrocknung keinen Unterschied mehr erwarten würde. Dies scheint aber nicht der Fall zu sein.

Die hier angeführten Laubmoose zeigen also nach den ermittelten Werten in ihrem Trockenresistenzverhalten keine wesentlichen Unterschiede gegenüber Lebermoosen ähnlicher Standorte. Die Grenzen waren genau so scharf wie bei den Lebermoosen, d. h. in einer Kammer leben alle Zellen, während in der darauffolgenden mit geringerer Luftfeuchtigkeit alle tot sind. Nicht überall finden wir aber diese scharfen Grenzen, wie *Bryum capillare* in Tab. 2 zeigt. Die kritische Schwelle umfaßt nicht wie bei den vorhergenannten Laub- und Lebermoosen nur 5—10% rel. Lf., sondern 40% und mehr.

Bryum capillare wächst auf Erde, vermorschter Rinde, an alten Bäumen und bildet mannigfaltige Formen. Die vitale Grenze lag eindeutig bei 82% rel. Lf., die letale bei 1%. Dazwischen findet sich die „kritische Schwelle“, die den Bereich von 82—3% rel. Lf. ausmacht. Um diese sehr auffällige Erscheinung besser zu beleuchten, sei ein Versuchsprotokoll hier angeschlossen.

37. Versuch, 4. V. 1954.

In die Kammern eingelegt: 4. V., 15 Uhr.

Herausgenommen: 5. V., 16 Uhr.

Temperatur im Thermostaten: 19,8° C.

Im Dampfraum bis zum Beginn der Untersuchung am 6. V., 9 Uhr.

Bryum capillare — Fundort Mondsee — gesammelt 24. IV.

Die Spitze, d. h. die jungen Blätter, wurden entfernt. Es wurden jeweils 3 Blätter eingelegt.

96%: es leben sämtliche Blätter ganz.

90%: " " "

82%: " " "

72%: ein Teil der Blätter zeigt Schädigungen, die Blattbasis ist überall tot. Die toten Zellen zeigen Kranznekrose, und ihre Plastiden weisen eine für dieses Moos sehr charakteristische Braunfärbung auf. Dadurch ist auch weiterhin die Unterscheidung von toten und lebenden Zellen sehr erleichtert.

60%: in 2 von 3 Blättern leben sehr wenige Zellen, alles übrige ist tot und die Nekroseerscheinungen sind dieselben.

48%: Dasselbe wie bei 60%.

37%: In 2 Blättern leben wenige Zellen in der Blattspitze. Bei dem 3. Blatt ist nur die Blattmitte getötet.

26%: 2 Blätter zeigen wenige lebende Zellen in den Blattspitzen.

15%: 2 Blätter sind ganz tot, 1 Blatt weist einzelne lebende Zellen auf.

6%: 2 Blätter besitzen wenige lebende Zellen in der Blattspitze, 1 Blatt ist tot,

3%: dasselbe wie bei 6%.

1%: es sind keine lebenden Zellen mehr vorhanden.

0%: „

Ein ganz ähnliches, aber noch überraschenderes Ergebnis zeigte ein Versuch mit *Plagiothecium platyphyllum* vom 5. V. 1954.

Tabelle 3.
Plagiothecium platyphyllum.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	3	1	0
5. V.	1	1	1	1	o		+	.	o	+	+	+	+
9. V. 1. Blatt	1	1	1	0		+	+	0	+		+	+	+
2. Blatt	1	1	1	0		+	+	+	+	+	+	+	+
3. Blatt	1	1	1	0		+	+	+	+	+	+	+	+
4. Blatt	1	1	1	o		+	+	+	+	+	+	+	+
5. Blatt	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+
6. Blatt	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+
7. Blatt	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+
8. Blatt	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+
9. Blatt	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+
10. Blatt	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Die vitale Grenze fand sich bei 72% rel. Lf., die letale bei 6%, je eine kritische Schwelle bei 60—48% und ebenso bei 25 bis 15%. Dabei nahm die Zahl der lebenden Zellen von 60 zu 48% deutlich ab, stieg aber von 26 zu 15% ebenso deutlich wieder an. Die Erscheinung, daß erneut eine kritische Schwelle in Kammern mit niedriger Luftfeuchtigkeit auftritt, war an mehreren Arten zu beobachten. Um nun entscheiden zu können, ob es sich um ein rein zufälliges oder stets wiederkehrendes Ergebnis handelt, wurden 10 Blätter von *Plagiothecium platyphyllum* am 9. V. in jede Kammer eingelegt. Diesmal, 4 Tage später, lag die vitale Grenze bei 82% rel. Lf., die letale bereits bei 72—48%. Im Vergleich zum ersten Versuch am 5. V., wo die vitale Grenze bei 72% rel. Lf. lag, war die Resistenz gegen Austrocknung deutlich erniedrigt worden. Es wies zwar ein Blatt in 25% zwei Drittel, eines in 6% wenige lebende Zellen auf, doch kann dieser Versuch nicht zum Beweis einer zweiten kritischen Schwelle verwendet werden (vgl. Tabelle 3). Die Ursache der Resistenzerniedrigung dürfte in einer Verweichlichung des Materials durch Kultur zu suchen sein, wie sie Irmscher und neuerdings Clausen und Lange (1955) beobachteten.

Bei beiden Moosen, *Bryum capillare* und *Plagiothecium platyphyllum* ergab sich also ein anderes Verhalten, als Höfler für Lebermoose feststellte. Da er bei diesen die Bedeutung des Protoplasmas der Einzelart für die Resistenzgrenzen eindeutig herausarbeiten konnte, lag die Vermutung nahe, daß es sich bei den ob-

genannten Laubmoosen, die ein unregelmäßiges Verhalten zeigten, um eine mechanische Schädigung des Protoplasten durch die Zellwand im Sinne Iljins handelt.

Nach Iljin verkleinert sich bei Austrocknung durch die Wasserabgabe die Vakuole und zieht mit großer Kraft das Plasma nach, während die Zellwand, die ebenso durch den Wasserentzug formverändert werden kann, in ihrer Lage zu bleiben versucht. Dies führt zu Zugspannungen, die um so größer sein werden, je schneller der Wasserentzug erfolgt. Da das Plasma mechanisch sehr leicht zu schädigen ist (Lepeschkin, Kahl), wird es bei obigem Vorgange durch Zerreißen oder Losreißen von der Zellwand getötet, obwohl der in der Zelle vorhandene Wassergehalt nicht unter den unbedingt lebensnotwendigen gesunken ist, sondern oft noch wesentlich darüber liegt. Iljin versuchte nun diese Zugspannungen auf zweierlei Weise herabzusetzen, indem er entweder den Protoplasten durch Plasmolyse von der Zellwand ablöste und die plasmolysierte Zelle einer Austrocknung unterwarf oder aber eine fortschreitende langsame Austrocknung in Kammern sinkender Luftfeuchtigkeit durchführte. Die Ergebnisse bestätigen voll seine Annahme. Er konnte Gewebsschnitte von roten Rüben, die normal eine vitale Grenze bei ca. 90% rel. Lf. aufwiesen, vollständig austrocknen, und sie blieben dabei am Leben, d. h. ließen sich plasmolysieren. Hier interessieren aber vor allem seine Versuche mit Moosen, und es sei *Mnium undulatum* als Beispiel herangezogen. Dieses Moos konnte Iljin sowohl bei langsamer Plasmolyse in Traubenzucker vor der Austrocknung als auch bei langsamer Überführung der Stämmchen von hoher Luftfeuchtigkeit in eine niedere einer vollständigen Austrocknung über konz. Schwefelsäure unterwerfen, ohne daß sich Lebensschädigungen zeigten. Die von mir angestellten Versuche mit *Mnium undulatum* ergaben bei einem 1 Jahr im Nordfenster kultivierten Polster eine vitale Grenze bei 72% rel. Lf., bei einem aus Hainburg stammenden Polster eine vitale Grenze bei 6% und bei einem nächst Mondsee gesammelten Rasen eine vitale Grenze bei 15%. Die letale Grenze lag bei den beiden letzten bei 1%. Wenn man von dem in Kultur verwehlichten Rasen absieht, ergab sich für *Mnium undulatum* zwar eine hohe Austrocknungsresistenz, doch eine vollständige, wie sie Iljin durch seine Vorbehandlungen erreichte, war nicht festzustellen. Danach könnte man meinen, daß die Unregelmäßigkeiten der Resistenzschwellen nicht nur bei *Mnium undulatum*, sondern auch bei *Bryum capillare* und *Plagiothecium platyphyllum* auf die mechanische Schädigung des Protoplasten durch die Zellwand zurückzuführen seien.

Zur Ausschließung der mechanischen Schädigungen wurde im Herbst 1954 zunächst folgender Versuch mit *Mnium Seligeri* durchgeführt. Nachdem zuerst mit der üblichen Methode eine vitale Grenze bei 72% festgestellt worden war, wurden je 10 Blätter 24 Stunden in die Kammern mit 96%, 90%, 82% und 72% rel. Lf. eingelegt. Hierauf wurde je 1 Blatt wie üblich in die Kammern von 96—6% rel. Lf. eingelegt. Das Ergebnis war, wie Tab. 4 zeigt, folgendes: nur die Blätter von 96% rel. Lf. wiesen eine wesentliche Steigerung der Trockenresistenz, die von 90% nur eine minimale auf, während die von 82% und 72% bereits keine Resistenzänderung zeigten. Die vitale Grenze der in 96% rel. Lf. vorgetrockneten Blätter lag bei 37% rel. Lf., die letale über 6%. Die vitale Grenze der in 90% rel. Lf. vorgetrockneten Blätter lag bei 60%. Die vitale Grenze wurde also durch eine Vortrocknung in 96% rel. Lf. um etwa 85% erhöht, während eine Vortrocknung in 72% rel. Lf. keine Änderung ergab. Es wurde nun mit *Mnium undulatum* derselbe Versuch insoweit wiederholt, daß 10 Blätter in 96% 24 Stunden vorgetrocknet wurden und dann in 96—0% rel. Lf. wie üblich eingelegt wurden. Das Resultat war eine völlige Austrocknungsresistenz, also dasselbe, was Iljin durch langsames Austrocknen bzw. vorheriges Plasmolysieren erreicht hatte.

Tabelle 4.

Erhöhung der Trockengrenzen von *Mnium Seligeri* und *Mnium undulatum* durch Vortrocknung.

<i>Mnium Seligeri</i>	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	1	0
normal	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
vorgetr. in 96%	1	1	1	1	1	1				0	—	—	—
vorgetr. in 90%	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+
vorgetr. in 82%	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
vorgetr. in 71%	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium undulatum:</i>													
normal kult.	1	1	1	1	+	+	+	+
normal Mondsee	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	0	+	+
normal Hainburg	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.	+
vorgetr. in 96%	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Erklärung: normal = mit bisher angewendeter Methode erreichte Werte.
vorgetr. = vorgetrocknet.

Diese Versuche wurden im Frühjahr 1955 mit *Mnium Seligeri* wiederholt. Die Polster waren von Biebl 1951 in Golling gesammelt worden und wurden seither im Kaltwasserbecken des Institutes kultiviert. Das Becken wird dauernd von Wasser langsam durchflossen und besitzt annähernd eine Temperatur von 4—5°C. Der Großteil der Stämmchen ragt über den Wasserspiegel. Da bei

klarem Wetter Sonnenbestrahlung möglich ist, sind die einzelnen Stämmchen erheblichen Temperaturschwankungen ausgesetzt. Damit sind auch starke Veränderungen der relativen Luftfeuchtigkeit verbunden, die zur Folge haben, daß an schönen Tagen die oberen Blätter geschrumpft sind. Soviel zur kurzen Charakterisierung des Materials.

Nachdem mit der bisher angewendeten Versuchsanordnung eine Trockenresistenz ermittelt worden war, die hinfort als primäre Trockenresistenzschwelle (p r. T r s.) bezeichnet wird, wurden nunmehr gleichzeitig 20 vorher in aqu. dest. auf gleichen Wassergehalt gebrachte Blätter 24 Stunden in 96% rel. Lf. vorgetrocknet; dann wurde je eins der vorgetrockneten Blätter in die Kammern mit 96, 90, 82% rel. Lf. usw. eingelegt. Der hiemit ermittelte Resistenzgrad, ab nun als Vortrocknungsschwelle (V t s.) bezeichnet, lag wieder wesentlich höher. Die vitale Grenze der pr. Trs. wurde bei 72%, die Vts. aber bei 37% rel. Lf. ermittelt. Gleichzeitig wurde auch der Einfluß der Dauer der Antrocknung in 96% rel. Lf. festzustellen getrachtet, indem 2 Versuche mit 16 und 48 Stunden Vortrocknung angestellt wurden. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Tab. 5 zusammengestellt.

Tabelle 5.

Die Trockenresistenz von *Mnium Seligeri* bei verschiedener Vortrocknungsdauer und Vortrocknungsgrad.

vorgetr. in 96%:	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	3	1	0
pr. Trs.	1	1	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+
vorgetr. 16 Stunden	1	1	1	1	1	1	o
vorgetr. 24 Stunden	1	1	1	1	1	1	.	0
vorgetr. 49 Stunden	1	1	1	1	1	1	1	0
vorgetr. in 97%:													
vorgetr. 6 Stunden	1	1	1	1	1	1	0
vorgetr. 16 Stunden	1	1	1	1	1	1	1
vorgetr. 24 Stunden	1	1	1	1	1	1	0
vorgetr. in 82%:													
vorgetr. 24 Stunden	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0

Die vitale Grenze verschob sich also kaum zwischen längerer und kürzerer Vortrocknung. Daß selbst 6 Stunden Vortrocknung in 97% rel. Lf. dieselbe Wirkung hervorruft, ist in einem 2 Tage später durchgeführten Versuch nachgewiesen worden und ebenso in Tab. 5 festgehalten.

Die wenigen lebenden Zellen in 37% rel. Lf. und in den darauffolgenden Kammern mit niederer Luftfeuchtigkeit ließen vermuten, daß eine Vortrocknung in tieferen Luftfeuchtigkeiten von

Erfolg begleitet wäre. Daher wurden auch Blätter in 82 % rel. Lf. vorgetrocknet, und es konnte diesmal im Gegensatz zu den Herbstversuchen (siehe Tab. 4) auch eine wesentliche Erhöhung der Vitalgrenze festgestellt werden. Bei Vortrocknung in 82 % rel. Lf. wurde diese zwischen 3 und 1 % rel. Lf. gefunden, während sie bei Vortrocknen in 96 % rel. Lf. bei 36 % lag.

Um diese letzten, an dem Material aus dem Kaltwasserbecken gewonnenen Austrocknungsgrenzen, die sich vielleicht durch Kultur etwas verändert hatten, mit denen des Freilandes zu vergleichen, wurde ein frischer Polster von *Mnium Seligeri* aus Moosbrunn verwendet und die Vts. bei Vortrocknung in 97, 96 und 82 % rel. Lf. sowie die pr. Trs. ermittelt (siehe Tab. 6).

Tabelle 6.

Mnium Seligeri aus Moosbrunn.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	3	1	02	0
pr. Trs.	1	1	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+
vorgetr. in 97%	1	1	1	1	1	1	1	o	1	1	o	+	+	+
vorgetr. in 96%	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	+	+
vorgetr. in 82%	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+

Die pr. Trs. lag also bei beiden Moosrassen gleich. Das Moos aus Moosbrunn erreichte aber bei einer Vortrocknung in 96 % rel. Lf. die gleiche Resistenzhöhe, wie das Moos aus dem Glashaus bei einer Vortrocknung in 82 % rel. Lf. Man wird darin eine Verweichlichung des Glashausmaterials erblicken dürfen.

Finden sich nun derart erhöhte Resistenzen auch in der Natur? Zur Beantwortung dieser Frage eignet sich das Material aus dem Kaltwasserbecken im Glashaus in besonderer Weise. Da hier eine annähernd gleiche Wassersättigung, zumindest am Morgen, anzunehmen ist, ist eine Aufsättigung auf gleichen Wassergehalt nicht notwendig, und es können sofort die von den wachsenden Stämmchen abgeschnittenen Blätter in die Versuchskammern eingelegt werden. Es ist in diesem Fall keine Veränderung des physiologischen Verhaltens möglich, womit bei im Freiland gesammelten Moosen meist zu rechnen ist. Bei Einlegen von Blättern dieses Materials am Morgen konnte so die vitale Grenze bei 37 % rel. Lf. ermittelt werden. Das entspricht einer Resistenz, die wir bei einer Vortrocknung dieses Materials in 96 % rel. Lf. erhalten (siehe Tab. 7).

Somit sind ähnlich hohe Resistenzschwellen, wie sie durch Vortrocknung im Versuch erreicht werden, bei unbehandelten Blättern vorhanden. Diese Trockengrenzen werden aber durch die dem

Versuch vorangehende Wassersättigung mehr oder weniger stark erniedrigt und als pr. Trs. gemessen.

Tabelle 7.

Mnium Seligeri: Vergleich der pr. Trs. und Vts. (Antrocknung in 96% rel. Lf.) mit der Resistenz, die an vollständig unbehandelten Blättern festgestellt wurde. (Alles Glashaumaterial.)

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	3	1	0
unbehandelt	1	1	1	1	1	1	1	o		+	+	+	+
pr. Trs.	1	1	1	1	o	.	.	.	+	+	+	+	+
Vts.	1	1	1	1	1	1	1	0	+	+	+	+	+

Diese Ergebnisse an *Mnium Seligeri* und *Mnium undulatum* vermögen kaum zu einer Erklärung der Trockengrenzen auf Grund zellwandbedingter mechanischer Schädigungen, wie sie Iljin annahm, herangezogen werden. Denn es ist schwer denkbar, daß bei einer 24stündigen Vortrocknung eine derartige Veränderung in der Zellwandstruktur und in ihrem Gefolge eine solche Verminderung der Zugspannungen zwischen Zellwand und Protoplast hervorgerufen wird, daß eine Erhöhung der vitalen Trockengrenzen von 72% auf 37% rel. Lf. möglich wird. Vielmehr ist hier eine Reaktion des Protoplasten auf eine leichte, noch innerhalb der vitalen Grenzen liegende Antrocknung anzunehmen, die eine Erhöhung der Resistenz zur Folge hat.

An Lebermoosen hat Höfler (1943 a, 1946, 1950) eine Trockenhärtung des Protoplasten infolge natürlicher Dürreeinwirkungen feststellen können. Nach ihm besaß *Metzgeria conjugata* feucht eine vitale Grenze bei 72% rel. Lf., nach einer Trockenperiode aber bei 6% rel. Lf., Ergebnisse, die durchaus den am Moosbrunner *Mnium Seligeri* erzielten vergleichbar sind. Gleichwohl dürfte der mechanischen Schädigung des Protoplasten durch die Zellwand eine Bedeutung nicht ganz abzusprechen sein. Wir werden sie dann anzunehmen haben, wenn die Geschwindigkeit der Austrocknung und ihrer zerstörenden mechanischen Einflüsse die Geschwindigkeit der Trockenreaktion übersteigt und dadurch zu einem raschen Tode führt. Dies ist bei einer großen Schwankung der relativen Luftfeuchtigkeit innerhalb kürzester Zeit der Fall, etwa wenn man voll wassergesättigte Blätter innerhalb einer Minute in eine rel. Luftfeuchtigkeit von 5% und darunter bringt. Dann wird der Tod nicht durch die Lebensunfähigkeit des Protoplasten infolge geringen Wassergehaltes, sondern durch die mechanische Zerstörung des Protoplasmas infolge plötzlichen und raschen Wasserentzuges erfolgen. Es wird noch an Hand der Nekrosebilder gezeigt werden, daß einer solchen mechanischen Schädigung des

Protoplasten wahrscheinlich nur im Versuch eine Bedeutung zukommt.

In der Natur treten solche rapide Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit kaum auf, und es erfolgt eine langsame, mehr oder minder stetige Austrocknung, die wesentlich von dem polsterartigen und damit wasserspeichernden Wuchs der Moose beeinflusst wird. Wo aber derartige Schwankungen auftreten können, wie auf stark der Sonne ausgesetzten Felsen, dort besitzen die Moose bereits in der primären Trockenresistenzschwelle eine volle Austrocknungsresistenz.

Nach diesen Versuchsergebnissen dürfte also auch bei den Laubmoosen die Trockenresistenz im wesentlichen von Eigenschaften des Protoplasmas in der Zelle abhängen. In methodischer Hinsicht folgt aus ihnen, daß zur Erfassung der physiologisch möglichen, ökologisch fallweise wichtigen Resistenzgrenzen neben der Ermittlung der primären Trockenresistenzschwellen auch die Untersuchung der Schwellen bei Vortrocknung notwendig scheint.

Das dabei angewendete Verfahren sei im folgenden nochmals kurz zusammengefaßt.

1. **Ermittlung der Primären Trockenresistenzschwellen:** Die abgeschnittenen Blätter wurden kurz in aqua dest. wassergesättigt. Nach Entfernung des anhaftenden Wassers wurden sie in die Kammern mit 5—96 Vol.-% Schwefelsäure eingelegt. Im übrigen wurde, wie auf Seite 622 dargestellt, verfahren.

2. **Ermittlung der Vortrocknungsschwellen.** Nachdem die Blätter in aqua dest. aufgesättigt und von anhaftendem Wasser befreit wurden, wurden sie 24 Stunden in 96 % rel. Lf. vorgetrocknet, dann in die Kammern mit 5—96 Vol.-% Schwefelsäure eingebracht, wobei auf eine möglichst hohe Luftfeuchtigkeit im Raum, wo diese Umlegung erfolgte, geachtet wurde. Sie wurde daher meist im Glashaush durchgeführt.

IV. Austrocknungsresistenz der Gattung *Mnium* s. l.

In der Gattung *Mnium* finden sich Arten mit besonders weiten Zellen, die sich daher für zellphysiologische Untersuchungen sehr gut eignen. Nach Herzog (1926) ist die Familie der *Mniaceae* mit wenigen Ausnahmen auf die nördliche Halbkugel beschränkt und erweist sich fast durchwegs als meso- bis mikrotherm-hygrophil. Viele *Mnium*arten gehören zu den verbreitetsten, zum Teil mächtige Assoziationen oder wichtige Formationselemente bildenden Arten der eurasiatisch-nordamerikanischen Waldgebiete.

Tabelle 8.

Primäre Trockenresistenzschwelle und Vörtrocknungsschwellen einiger Arten der Gattung *Mnium* s. l.

	osm.%rel. Wert Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	2	1	0
<i>Mnium cinclidioides</i>25 P — .30 V	1	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium punctatum</i>25 P — .30 V	1	1	1	1	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium rostratum</i>	.25 P V	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium marginatum</i>	— P V	1	1	o	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium cuspidatum</i>	.25 P V	1	1	1	1	o	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium stellare</i>	.40 P — .45 V	1	1	1	0	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium Seligeri</i>35 P V	1	1	1	0	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium medium</i>	— P V	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mnium hornum</i>	.30 P — .35 V	1	1	1	1	0	0	0	o	o	o	o	o	.	+
<i>Mnium spinosum</i>	.35 P — .40 V	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	o	o	o	o
<i>Mnium undulatum</i>25 P V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	.	+	+

Erklärung: osm. Wert = osmotischer Wert (in mol KCl) z. B.: .25— .30 = 0,25—0,30 mol KCl.

Eine Ausnahme bildet vielleicht *Mnium cinclidioides*, ein Flachmoorbewohner, das in der Umgebung von Tamsweg gesammelt wurde. Bei diesem liegt die vitale Grenze der pr. Trs. und Vts. bei 82% rel. Lf., womit die Resistenz als ziemlich niedrig zu bezeichnen ist. *Mnium cinclidioides* ließ sich im Juni in 96% rel. Lf. nicht vortrocknen (siehe Tab. 8).

An ähnlich feuchten Standorten wachsen das oft erwähnte *Mnium Seligeri* und *Mnium medium*. Beide weisen aber eine hohe Austrocknungsresistenz auf, wobei letzteres bei Vortrocknung sogar eine volle Austrocknungsresistenz besitzt. *Mnium affine*, *rostratum*, *cuspidatum*, *stellare* und *marginatum* unterscheiden sich in ihrem Trockenresistenzverhalten kaum von *Mnium Seligeri* und *Mnium medium*. Die vitale Grenze der pr. Trs. schwankt zwischen 90 und 72% rel. Lf., die der Vts. zwischen 6 und 2% rel. Lf. Die Standorte der Moose sind als mittelfeucht zu bezeichnen, und es ist schwer, wesentliche Unterschiede in ihren Feuchtigkeitsansprüchen festzustellen. Dagegen wiesen die Lichtansprüche große Verschiedenheit auf, wie die Untersuchungen von Biebl (1954) gezeigt haben. *Mnium hornum*, *undulatum* und *spinosum* besitzen höhere Trockenresistenzen als die vorher genannten Arten. *Mnium undulatum* hat seine vitale Grenze der pr. Trs. bei ungefähr 6%, erreicht, aber bei Vortrocknung völlige Austrocknungsresistenz, wie in Tab. 4 bereits ersichtlich war. Während nun die vitale Grenze der pr. Trs. von *Mnium hornum* und *spinosum* zwischen 72% und 60% rel. Lf. liegt, also bedeutend tiefer als bei *Mnium undulatum*, ist die der Vts. faktisch ebenso hoch, wenn auch die Basiszellen in Kammern mit einer höheren Luftfeuchtigkeit getötet werden. Die niedere pr. Trs. von *Mnium spinosum* bei 60% rel. Lf. ist hauptsächlich in der geringen Resistenz der Basiszellen begründet, die in 48% rel. Lf. tot sind, wogegen die Laminazellen erst in 3% rel. Lf. zu sterben beginnen.

Mnium undulatum erweist sich als die resistanteste Art der untersuchten *Mniaceen*, obwohl es sicher feuchtere Standorte als *Mnium hornum* und *spinosum* besiedelt.

Bei *Mnium hornum*, das im westlichen Wienerwald mehrmals gesammelt werden konnte, und bei *Mnium spinosum*, das in den Bergwäldern um Hüttschlag in den östlichen Hohen Tauern in großen Mengen auf Steinen mit geringer Humusaufgabe angetroffen wurde, entspricht die Austrocknungsresistenz den ökologischen Ansprüchen.

Im allgemeinen läßt sich bei den *Mnium*arten keine deutliche Abhängigkeit der Trockenresistenz von den standortlichen Feuchtigkeitsverhältnissen feststellen. Es zeigen aber die Trockenresistenz-

schwollen der einzelnen Arten Veränderungen, die manchmal auf standortliche Verhältnisse rückschließen lassen. Bei Kultur kann die pr. Trs., aber auch die Vts. erniedrigt werden; für den ersten Fall sei *Mnium undulatum*, für den zweiten *Mnium Seligeri* als Beispiel angeführt. Nicht immer sind aber derartige Veränderungen durch Kultur bedingt, wovon in den nächsten Kapiteln noch die Rede sein wird.

Nach den Ergebnissen von *Irmscher* und in Anlehnung an die Versuche von *Lang*e (1955) dürfte bei der Mehrzahl der *Mniaceae* eine völlige Austrocknungsresistenz nachzuweisen sein.

Die Austrocknungsergebnisse wurden in Tab. 8 zusammengefaßt, um so die Einheitlichkeit des Trockenresistenzverhaltens der *Mniaceae* deutlicher werden zu lassen.

V. Die Austrocknungsresistenz der Gattung *Bryum*.

Die Gattung *Bryum* umfaßt ungefähr 800 Arten, deren Mannigfaltigkeit eine allgemeine Kennzeichnung kaum zuläßt. Die weiten Zellen erweisen sich auch hier für zellphysiologische Untersuchungen als günstig. Es wurden zahlreiche Arten auf ihr Trockenresistenzverhalten untersucht; doch seien nur sieben bekannte Arten hier angeführt, da die Bestimmung des oft sterilen Materials nicht eindeutig möglich war.

Wenden wir uns zunächst den *Bryaceen* der nassen oder feuchten Standorte zu, so treffen wir hauptsächlich auf Arten der Subsect. *Pseudotriquetrum* und der Sect. *Leucodontium*. Aus der ersten Gruppe wurden *Bryum bimum* und *Bryum ventricosum* untersucht.

Bryum bimum wächst auf Sumpfwiesen, Torfmooren, feuchten und nassen Felsen und wurde in Moosbrunn und in Aggsbach im westlichen Wienerwald gesammelt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6		
P. . . .	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	Moosbrunn	15. X.
P. . .	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Moosbrunn	21. X.
P.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Aggsbach	5. VII.
V	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Aggsbach	5. VII.
V 97%	1		+	+	+	+	+	+	+	+	Aggsbach	5. VII.

Erklärung: V = Vts. = Vortrocknungsschwelle
 P = pr. Trs. = primäre Trockenresistenzschwelle
 V 97% = Vts. bei Vortrocknung in 97% rel. Lf.

Die Trockenresistenz ist sehr gering. Während eine Vortrocknung in 96% rel. Lf. von keinem Erfolg begleitet ist und

sogar der Tod in diesen Blättern durch den längeren Aufenthalt in dieser Kammer ausgelöst werden dürfte (vgl. C l a u s e n), scheint sich die Resistenz bei Vortrocknung in 97% etwas zu erhöhen.

Bryum ventricosum kommt an ähnlichen Plätzen wie *Bryum bimum* vor und wurde von mehreren Standorten untersucht.

	% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6
P.....	1			+	+	+	+	+	+	+	+
V.....	1			o		+	+	+	+	+	+

Die beiden Resistenzschwellen von *Br. ventricosum* sind Normalwerte, die bei zahlreichen Untersuchungen im Herbst und Spätfrühling gefunden wurden. Dieses Moos besitzt eine etwas höhere Resistenz als *Br. bimum*, die bei einer Vortrocknung in 97% rel. Lf. wahrscheinlich noch stärker in Erscheinung treten würde.

Aus der Sect. *Leucodontium* wurden *Bryum Schleicheri* und *Bryum Duvalii* ausgetrocknet.

Bryum Schleicheri wächst in kalten Quellen der Gebirge, seltener im Flachland.

	% rel. Lf.	96	90	82	60	48	37	26	15	6	
P.....				+	+	+	+	+	+	+	5. VIII.
V.....				+	+	+	+	+	+	+	5. VIII.

Die Resistenz ist hier sehr niedrig. Es leben in 96% nur wenige Zellen.

Bryum Duvalii findet sich häufig in Quellen und Sumpfwiesen, zeigt aber eine, wenn auch minimale, höhere Resistenz als die drei vorhergehenden. Insbesondere reagiert dieses Moos als einziges unter den vier auf eine Vortrocknung in 96% rel. Lf. positiv.

	% rel. Lf.	96	90	82	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	o			+	+	+	+	+	+	5. VIII.
V.....	1	o					+	+	+	+	5. VIII.

Die 4 hygrophytischen Moose zeigen eine sehr geringe Resistenz, und auch Vortrocknung in 96% erbringt keine Erhöhung dieser.

Nun seien die Befunde an 2 Mesophyten angeführt:

Bryum capillare wächst in der Nähe von alten Bäumen, auf morschem Holz und Gestein und ist weit verbreitet.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	0										+	+	+
P..	1	1	1	0						+	+	+	+	+	+	+
P.....	1	1	1							+	+	+	+	+	+	+
P.....	1	1	1	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		+	+	+

Dieses schon S. 625 behandelte Moos zeigt eine für seine Standorte charakteristische mittelstarke Resistenz, die wir bei vielen Moosen ähnlicher Standorte immer wieder auffinden werden. Es sei darauf hingewiesen, daß *Bryum capillare* große Veränderungen der Resistenz im Laufe des Jahres aufweist, worauf im nächsten Kapitel eingegangen wird.

Bryum caespiticium kommt vorwiegend auf trockener Erde und Gestein vor.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0
P.....	1	1	o	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o			+	+

Die Resistenz ist auch bei diesem typischen Mesophyten wie bei *Bryum capillare* mittelstark, wobei die Vortrocknungsschwelle trotz der niedrigeren pr. Trs. etwas höher liegt. Die niedere pr. Trs. mag dadurch erklärlich sein, daß die untersuchten Proben dieses sonst auf sehr trockenen Standorten vorkommenden Moooses auf einem ziemlich feuchten Platz gesammelt wurden (Juni).

Bryum pendulum stammte aus dem Ufergebiet der Langen Lacke am Neusiedler See und besiedelte bis zu einer Deckung von 80% weite Flächen im Verband mit *Juncus Gerardi*, *Carex stenophylla*, *Cerastium pumilum*, *Lotus corniculatus*, *Taraxacum bess-arabicum* und spärlicher *Artemisia maritima*.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0
P...	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	o
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Br. pendulum erwies sich also als das resistenteste Moos unter den untersuchten Bryumarten. Seine vitale Grenze der pr. Trs. lag beinahe in 0% rel. Lf., und es besitzt in der Vts. eine volle Austrocknungsresistenz. An diesem im Juni gesammelten und untersuchten Polster wurde im September nach dreimonatiger Kultur im Glashaus abermals die Trockenresistenz ermittelt. Es ergaben sich dieselben Schwellenwerte und es konnten im Trockenresistenzver-

halten keine Anzeichen einer Verweichlichung festgestellt werden, obwohl die jungen Sprosse dies erwarten ließen.

Im Gegensatz zur Gattung *Mnium* finden wir also bei *Bryum* eine Abstufung der Trockenresistenz in Übereinstimmung mit den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standortes (siehe Tab. 9). Die Hygrophyten besitzen eine niedere pr. Trs. und Vts., die beiden Meso-phyten eine niedere bis mäßig hohe pr. Trs., aber eine hohe Vts., wogegen *Bryum pendulum*, das man mit Vorbehalt als Xerophyt bezeichnen könnte, eine hohe pr. Trs. wie Vts. aufweist. Das deutet darauf hin, daß die Hygrophyten, Meso- und Xerophyten durch ein spezifisches Trockenresistenzverhalten gekennzeichnet sind, worauf noch im ökologischen Teil eingegangen werden soll.

VI. Das Resistenzverhalten einiger Arten im Laufe der Jahreszeiten.

Während der Untersuchungen ergaben sich bei einzelnen Arten Veränderungen der Trockenresistenz in nicht geringem Ausmaß, die aber, ähnlich den Beobachtungen von Clausen (1952), Ochi (1952 a, b, c) und Lange (1955) an Leber- und Laubmoosen sowie von Pisek und Larcher (1954) an Immergrünen, eine bestimmte Gesetzmäßigkeit aufwiesen. Diese Schwankungen wurden zunächst an *Bryum capillare* beobachtet, das neben *Mnium Seligeri* am häufigsten zur Untersuchung gelangte.

Am 30. III. 1954 wurde bei Rekawinkel ein Polster von *Bryum capillare* gesammelt. Es lag noch Schnee und es war leichter Nachtfrost zu verzeichnen. Die anschließende Untersuchung ergab die vitale Grenze der pr. Trs. bei 6% rel. Lf. Am nächsten Tag wurde derselbe Versuch wiederholt. Das Ergebnis war dasselbe. Bei den weiteren Versuchen lag ebenso ein Polster aus Rekawinkel vor. Die vitale Grenze wurde am 30. IV. zwischen 82 und 72% rel. Lf. festgestellt und sank bis zum 18. V. langsam ab. Am 23. VI. wurde eine wenige Tage vorher am Hundsheimer Kogel gesammelte Probe von *Bryum capillare* untersucht. Es wuchs dort zwischen *Madotheca platyphylla* und *Lophocolea minor*. Letzteres Lebermoos ist eine pannonische Art und zeigt einen trockenen Standort an. Die pr. Trs. von *Bryum capillare* lag bei 37% rel. Lf. und war damit deutlich resistenter als in den Rekawinkler Proben.

Am 20. XI. wurde gleichfalls von einem trockenen Standort, bei Mödling unter Schwarzföhren, ein Polster von diesem Moos (var. *longipilum*) gefunden. Die vitale Grenze der pr. Trs. wurde bei 60% ermittelt, doch lag die letale Grenze wesentlich höher.

Tabelle 9.

Primäre Trockenresistenzschwelle und Vortrocknungsschwelle einiger Arten der Gattung *Bryum*. Schwarz = lebend.

	% rel. LF.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	.5	.2	.1	.0
<i>Bryum Schleicheri</i>	P	■																	
	V	■																	
<i>Bryum bimum</i>	P	■	■																
	V	■	■	■															
<i>Bryum ventricosum</i>	P	■	■	■															
	V	■	■	■	■	■													
<i>Bryum Duvalii</i>	P	■	■	■	■														
	V	■	■	■	■	■	■												
<i>Bryum capillare</i>	P	■	■	■	■	■	■												
	V	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Bryum caespiticium</i>	P	■	■	■	■	■	■												
	V	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Bryum pendulum</i>	P	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	V	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Am 18. I. 1955 wurde nun, um die Frage, ob eine Erhöhung der Trockenresistenz durch winterliche Kälte erfolgt, zu beantworten, bei Neuwaldegg ein Polster von *Bryum capillare* gesammelt und untersucht. Ähnlich wie am 30. III. 1954 lag Schnee, und es war Nachtfrost vorhergegangen. Die vitale Grenze der pr. Trs. wurde bei 15% rel. Lf. ermittelt, obgleich, wie betont werden muß, bei 72% rel. Lf. ein Teil der Basalzellen bereits zu sterben begann. 3 Tage später wurde an demselben Material eine vitale Grenze bei 82% rel. Lf. festgestellt. Die Schale mit dem Moos war, seitdem es gesammelt worden war, bei einer Temperatur von 20° C im Labor gestanden, und es mag dies die rasche Änderung der Resistenz herbeigeführt haben.

Am 24. III. wurde von demselben Standort eine neue Probe eingebracht und sofort untersucht. Diesmal lag die Trockenresistenzschwelle bei 15% rel. Lf., also höher als die vergangenen Frühjahrs- und Sommerwerte. 6 Tage später wurde ein in Moosbrunn gesammelte Probe ausgetrocknet und die vitale Grenze der pr. Trs. ebenso bei 15% rel. Lf. ermittelt.

Tabelle 10.

Veränderungen der primären Trockenresistenzschwelle bei *Bryum capillare* im Laufe des Jahres.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1		
30. III. 1954	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o		+	+	R.
31. III. 1954	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			+	+	R.
30. IV. 1954	1	1	1	o		+	+	+		+	+	+	+	+	R.
6. V. 1954	1	1	1	0											R.
10. V. 1954	1	1	1	0						+	+	+	+	+	R.
18. V. 1954	1	1	1	.			.			+	+		+	+	R.
23. VI. 1954	1	1	1	1	1	1	1	o	+	+	+	+	+	+	H.
20. X. 1954	1	1	1	1	1	.	o	o	o	o	+	+	+	+	M.
18. I. 1955	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	N.
21. I. 1955	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	N.
24. III. 1955	1	1	1	1	1	1	1	1	1		+	+	+	+	N.
30. III. 1955	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	+	+	+	+	M'.
25. V. 1955	1	1	1	0					+	+			+	+	N.
7. VIII. 1955	1	1	1			+	+	+	+	+	+	+	+	+	H'
23. IX. 1955	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	N.

Erklärung: H. = Hundsheimer Kogel M. = Mödling
 R. = Rekawinkel M'. = Moosbrunn
 H' = Hüttschlag

Eine Prüfung der Trockenresistenzschwelle des Neuwaldegger Materials am 25. V. ergab eine Resistenz bei 82% rel. Lf., womit die niedere Resistenz der Frühjahrsmonate des Vorjahres wieder erreicht wurde. Ein beinahe gleiches Ergebnis erbrachte eine Probe

aus Hüttschlag in den Hohen Tauern im August 1955. Als der Spätsommer des Jahres 1955 durch eine lange Schönwetterperiode beendet wurde, kam am 23. IX. nochmals eine Probe aus Neuwaldegg zur Untersuchung. Die vitale Grenze lag diesmal bei 95,5% rel. Lf., und die Vts. lag auch nicht höher. Es bestand aber innerhalb der 2 Stunden zwischen Sammlung und Einlegen in die Austrocknungskammern kaum eine Möglichkeit einer Veränderung der Resistenz. Wenn wir von den Werten vom 23. VI. 1954 und 20. XI. 1954 absehen, die beide von sehr trockenen Standorten stammen, ergeben sich mithin zwei deutliche Maxima der Trockenresistenz. Das erste liegt im März 1954, das zweite beginnt im Jänner 1955 und steigt bis zum März 1955 an, wobei das Maximum des vorhergehenden Jahres nicht ganz erreicht wurde.

Auch für *Fissidens adiantoides* ist eine solche Darstellung dank der oftmaligen Untersuchungen möglich. Die jeweiligen Moospolster stammten zu den wichtigsten Messungszeiten zwar nicht aus ein und demselben Rasen, doch alle aus der allernächsten Umgebung von Moosbrunn.

Tabelle. 11.

Veränderungen der primären Trockenresistenzschwelle bei *Fissidens adiantoides* im Laufe des Jahres.

% rel. Lf.	96	90	82	60	48	37	26	15	6
8. XII. 1953	1	.	+	+	+	+	+	+	+
31. III. 1954	1	1	1	1	o			+	+
18. V. 1954	1	1		+	+	+	+	+	+
21. X. 1954	1	0	+	+	+	+	+	+	+
29. III. 1955	1	1	1	1	1	+	+	+	+
5. VII. 1955	1	1	0			+	+	+	+
25. IX. 1955	1	1	+	+	+	+	+	+	+
1. X. 1955	1	1	+	+	+	+	+	+	+

Am 8. XII. 1953 wurde an einem seit 4 Wochen im Institut kultivierten Rasen eine vitale Grenze bei 96% rel. Lf. gefunden. Am 31. III. 1954 konnte eine vitale Grenze der pr. Trs. bei 60% rel. Lf., am 18. V. bereits bei 90%, am 21. X. zwischen 96 und 90% ermittelt werden. Am 29. III. 1955 lag die Resistenz bei 60% rel. Lf. deutlich höher. Am 5. VII. wurde noch ein Exemplar aus Aggsbach im westlichen Wienerwald untersucht, wobei die Resistenzschwelle bei 90% rel. Lf. ermittelt wurde. Auch hier ergeben sich zwei Maxima, die sich aber nicht so deutlich wie bei *Bryum capillare* abheben.

Eine deutliche Resistenzveränderung der pr. Trs. wiesen *Mnium marginatum* und *Mn. cuspidatum* auf, von denen aber nur zwei Werte zur Verfügung stehen (siehe Tab. 12).

Tabelle 12.

Veränderung der primären Trockenresistenzschwellen im Laufe des Jahres bei *Mnium marginatum* und *cuspidatum*.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	0	
30. IV. 1954	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	o	o	+	+	+	M.
23. VI. 1954	1	1	0	0	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	M.
22. III. 1955	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		+	+	+	+	C.
20. IV. 1955	1	1	1	1	o			+	+	+	+	+	+	+	+	C.

Erklärung: M. = *Mnium marginatum* C. = *Mnium cuspidatum*

Mnium marginatum wurde am 26. IV. auf der Nordseite des Schafberges (Salzkammergut, Oberösterreich) bei Tauwetter, *Mnium cuspidatum* unter denselben klimatischen Bedingungen in der Stockerau bei Wien gesammelt.

Anzeichen, daß die Trockenresistenz zumindest im März erhöht ist, fanden sich noch bei zahlreichen anderen Arten, so bei *Fissidens taxifolius*, *Mnium punctatum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*.

Ob nun diese Erhöhung der Trockenresistenz auf klimatische Faktoren oder auf einen Entwicklungsrhythmus zurückzuführen ist, läßt sich auf Grund der vorliegenden Versuche kaum beantworten. Sowohl bei *Bryum capillare* als auch bei *Fissidens adiantoides* liegen die Werte nach dem Winter 1953/54 höher als nach dem Winter 1954/55, was wegen der strengeren Kälte des Winters 1953/54 für eine Resistenzerhöhung durch die Kälte sprechen würde. Für den Entwicklungszustand als Ursache spricht hingegen, daß am 30. III. die größte winterliche Kälte meist schon vorüber ist.

Einen Beitrag zur Klärung könnten die folgenden Beobachtungen am Glashausermaterial von *Mnium Seligeri* leisten. Im Jahre 1955 schwankten die Temperaturen des Glashauses infolge geringer Sonnenscheindauer und annähernd gleichmäßiger Außentemperaturen vom 3. II. bis zum Beginn des ersten Versuches am 11. III. nicht wesentlich um 20° C.

Es wurde zunächst die pr. Trs. und gleichzeitig die normale, am Biotop vorhandene, ab nun als natürliche Trockenresistenz bezeichnete, d. h. ohne Einlegen in aqu. dest. oder Vertrocknung, festgestellt. Bei beiden war die vitale Grenze bei 96 % rel. Lf. sehr niedrig. Wie so oft lag die letale Grenze bei 60 % rel. Lf. Am 12. III. war der erste schöne Sonnentag, und am 13. III. gab es im Glashauser um die Mittagszeit bereits Temperaturen von 35° C. Diese Periode der starken Temperaturschwankungen dauerte bis zum 15. IV. an. Am 20. III. ist die pr. Trs. auf 60 % rel. Lf. angestiegen, die der natürlichen Trockenresistenz auf 25 %. Die letale Grenze der pr. Trs. wurde bei 48 %, die der natürlichen bei 6 % festgestellt.

Bis zum 25. III. erfuhr dann die pr. Trs. keine Veränderung mehr, während die natürliche Schwelle nur mehr gering auf 15% erhöht wurde.

Tabelle 13.

Die Veränderungen der Trockenresistenz von *Mnium Seligeri* im März und April.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	0	
P	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11. III.
N	1	o	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11. III.
V	1	1	1	1	1	0							+	+	+	12. III.
P	1	1	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	20. III.
N	1	1	1	1	1	1	1	1		+	+	+	+	+	+	20. III.
V	1	1	1	1	1	1	1				+	+	+	+	+	17. III.
P	1	1	1	1	1	o	o	+	+	+	+	+	+	+	+	25. III.
N	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	+	+	+	+	+	25. III.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			+	+	+	21. III.
N	1	1	1	o				+	+	+	+	+	+	+	+	16. IV

Erklärung: P = pr. Trs. V = Vts.

N = natürliche Trockenresistenz

Auch die Vertrocknungsschwelle unterlag einer derartigen Erhöhung. Am 12. III. lag sie bei 60% rel. Lf., am 17. III. bei 36%, am 21. III. bereits bei 4%.

Am 16. IV., also gut 3 Wochen später, wurde die nat. Resistenz abermals festgestellt. Die vitale Grenze lag bei 82%, die letale zwischen 30 und 36% rel. Lf. Die Trockenresistenzschwelle lagen also wieder tiefer als am 20. und 25. III., doch höher als am 11. III. Nachdem aber die erste Hälfte April das schöne Wetter mit mindestens 25% der möglichen Sonnenscheindauer fortwährte und dabei die Temperaturschwankungen im Glashaus sich nicht wesentlich verringert hatten, konnten diese nicht die unmittelbare Ursache für die Resistenzhöhung sein, worauf auch eine Beobachtung an *Fissidens taxifolius* hinweist, das im Nordfenster seit dem Herbst in einer Glasschale wuchs. Dieses besaß am 25. III. eine pr. Trs. bei 6% rel. Lf., die zum Sommer hin auf 90% rel. Lf. absank (siehe S. 657).

In diesem Zusammenhang ist vielleicht auf den Jahreszyklus des Wachstums bei Laubmoosen hinzuweisen. Die Kultur im Glashaus gab die Möglichkeit zu genauer Beobachtung. Zwischen *Mnium Seligeri* wuchs in kleinen Fleckchen auch noch *Bryum bimum*. *Mnium Seligeri* zeigte bald im Frühjahr ein üppiges Wachstum, das sich mit der fortschreitenden Jahreszeit verlangsamt und im Oktober gänzlich zum Stillstand kam. Von *Bryum bimum* aber war Mitte März keine Spur zu sehen, und erst Anfang April kam es stärker zum Vorschein. Ungefähr zur selben Zeit wie bei *Mnium Seligeri* hörte das Wachstum im Herbst auf, nur verschwand *Bryum bimum*

dann wieder vollständig. Diese Ergebnisse stimmen voll und ganz mit denen von Romose (1942) und Lackner (1939) überein, die diese Wachstumsperioden untersuchten und keine doppelte Periodizität des Wachstums, wie sie Meusel (1935) festzustellen glaubte, auffanden.

VII. Vergleich der Austrocknungsresistenz junger und alter Blätter eines Stämmchens.

Eingangs wurde bereits darauf hingewiesen, daß auf die Gleichaltrigkeit der Blätter besonders geachtet werden muß. Diese Frage soll nun etwas eingehender behandelt werden.

Zu diesen Untersuchungen mußte viel Material zur Verfügung stehen, und es wurde wiederum *Mnium Seligeri* verwendet. 3 Blätter wurden von einem Stämmchen abgeschnitten, und zwar das 2. oder 3., etwa 2 mm lange Blatt an der Blattspitze, dann das 6. und das 12. Blatt. Alle 3 wurden der Austrocknung unterworfen, wobei die Blätter eines Stämmchens zusammen in eine Kammer eingelegt wurden. Das 1. Blatt wurde als jung bezeichnet, seine Zellen waren $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ so groß wie bei den erwachsenen Blättern. Das 6. Blatt war meist noch nicht voll ausgewachsen, was man an der nicht abgerundeten Blattspitze und den wesentlich größeren Zellen der Blattmitte gegenüber denen des Blattendes erkennen konnte (siehe Abb. 4). Es wurde als mittelalt bezeichnet. Erst ab dem 12., oft aber erst nach dem 20. waren die Blätter als erwachsen anzusprechen. Anhaltspunkte für das Alter waren vor allem die Form der Blattspitze, dann aber auch die Farbe, die bei den jungen bleichgrün ist und mit zunehmendem Alter intensiver grün wird. Die Form des Blattes ist in Abb. 3 festgehalten.

Bei der Ermittlung der pr. Trs. ergaben sich bei den Blättern des Glashaumaterials keine großen, aber doch merkliche Unterschiede. Die jungen wiesen ebenso wie die mittelalten eine vitale Grenze bei 72% rel. Lf. auf. Die mittelalten besaßen aber eine höhere letale Grenze als die jungen bei 26% gegenüber 48% rel. Lf. Die vitale Grenze der alten Blätter lag bei 60%. Am Moosbrunner Material traten diese Unterschiede noch klarer zutage. Hier besaßen die jungen Blätter ihre vitale Grenze bei 90%, die mittelalten bei 82% und die alten bei 72% rel. Lf. Die letale Grenze der jungen und mittelalten Blätter war gleich hoch.

Für die Vts. sei nur ein Versuch am Material von Moosbrunn angeführt. Die vitale Grenze der jungen Blätter lag bei 72%, die der mittelalten bei 60%, die der alten bei 26%. Die letale Grenze der jungen lag bei 48%, der alten und mittelalten bei 1% rel. Lf. Bei den mittelalten Blättern zeigte sich ein ziemlich langes Über-

leben bestimmter Zellkomplexe, worauf noch eingegangen werden soll. Ganz alte Blätter erwiesen sich als ziemlich wenig resistent und nahmen eine Mittelstellung zwischen jungen und mittelalten ein.

Tabelle 14:

Das Trockenresistenzverhalten von Blättern verschiedenen Alters bei *Mnium Seligeri*.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	Alter	Fundort
P.	1	1	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	jung	Glashaus
P.	1	1	1	1	o			+	+	+	+	+	+	mittel	Glashaus
P.	1	1	1	1	1	o	o	+	+	+	+	+	+	alt	Glashaus
P.	1	1	0	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	jung	Moosbrunn
P. ...	1	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	mittel	Moosbrunn
P.	1	1	1	1	o							+	+	alt	Moosbrunn
V	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	jung	Moosbrunn
V	1	1	1	1	1	o	o	o	o	o	o	o	o	mittel	Moosbrunn
V	1	1	1	1	1	1	1	1	o	o	o	o	o	alt	Moosbrunn

Auch an einem sterilen *Bryum* aus Elba, das nur in die Sektion *Pseudotriquetrum* eingeordnet werden konnte, wurden derartige Untersuchungen durchgeführt. Für die Sektion lag die Resistenz verhältnismäßig hoch (Tab. 15).

Tabelle 15.

Das Trockenresistenzverhalten von Blättern verschiedenen Alters bei *Bryum* sp.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	Alter
P.		1	1	0	o	o	+	+	+	+	jung
P		1	1	1	0	o	+	+	+	+	mittelalt
P		1	1	1	1	1	o		+	+	alt
P		1	1	0	0			+	+	+	ganz alt

Die vitalen Grenzen stiegen, wie bei den bisherigen Versuchen, bis zu den alten Blättern an. Die ganz alten Blätter zeigten dann wieder eine vitale Grenze bei 90%, ähnlich den jungen. Gleichsinnig mit dem Ansteigen der Resistenz konnte eine Vermehrung der Chloroplasten festgestellt werden, die auch ihre Farbe intensivierten, wodurch bei *Mnium Seligeri* die dunkelgrüne Farbe der alten Blätter bedingt ist. Diese Zunahme der Resistenz in Abhängigkeit vom Assimilationsapparat hat auch Reuter (1948) bei ihren Resistenzversuchen beobachten können. Bei ganz alten Blättern konnte ich aber keine Veränderungen der Plastiden, zumindest nicht in ihrer Färbung, bei *Mnium Seligeri* und *Bryum* sp. beobachten, wie sie Mender (1938) bei *Bryum capillare* fand.

Um dieses Ansteigen der Resistenz mit Zunahme des Alters zu verdeutlichen, wurden 10—12 Blätter eines Stämmchens in die

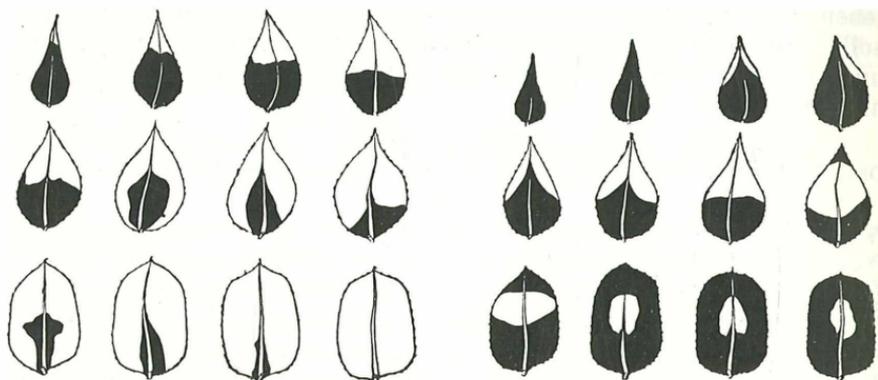


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 1. Das Trockenresistenzverhalten von 12 Blättern eines Stämmchens von *Mnium Seligeri* nach Austrocknung in 37% rel. Lf. Von links oben nach rechts unten Zunahme des Alters. Schwarz = tote Blatteile, weiß = lebende Blatteile.

Abb. 2. Das Trockenresistenzverhalten von 12 Blättern eines Stämmchens von *Mnium Seligeri* nach Austrocknung in 6% rel. Lf. Von links oben nach rechts unten Zunahme des Alters. Schwarz = tote Blatteile, weiß = lebende Blatteile.

Kammern eingelegt. Das Ergebnis dieses (Abb. 1, 2) und der vorhergehenden Versuche läßt sich am besten kurz in folgender Weise zusammenfassen.

Die Vitalgrenze der pr. Trs. und Vts. von jungen und mittelalten Blättern ist annähernd gleich und steigt zu den alten Blättern mächtig an. Die Letalgrenze nimmt von den jungen zu den mittelalten Blättern stark zu, ist aber von mittelalt zu alt \pm gleichbleibend. Es sind also Resistenzveränderungen mit dem Alter festzustellen, die sich vor allem in einer Erhöhung mit zunehmendem Alter und dabei in einem verschiedenen Verhalten von Vital- und Letalgrenze äußern, deren Ursachen im nächsten Kapitel behandelt werden sollen.

VIII. Protoplasmatische Anatomie.

Einzelbeobachtungen zum Trockenresistenzverhalten einzelner Zellen und Zellgruppen.

Bei den vorhergehenden Versuchen war innerhalb der Blätter oft ein deutliches Resistenzgefälle zu beobachten, wie es auch auf Grund früherer Untersuchungen an Moosblättern, vor allem von

M e n d e r (1938), B i e b l (1947, 1954), zu erwarten war. Es muß dabei wohl zwischen den entwicklungsphysiologisch bedingten und den immer sowohl im alten als auch jungen Blatt vorhandenen Resistenzgradienten unterschieden werden.

Im zweiten Falle ist der augenscheinlichste Unterschied zwischen Basis- oder Scheidenzellen und Blattlamina ausgebildet. Oft werden nach trockenen Perioden die Moose mit toten Basiszellen gesammelt, womit schon ein Resistenzunterschied zwischen beiden Zellkomplexen gegeben ist. Bevor wir aber näher auf diese Gradienten eingehen, sollen die morphologischen Verhältnisse der Blattbasis kurz behandelt werden.

Im allgemeinen sind die Zellen der Blattbasis zumindest etwas erweitert und größer als die übrigen Zellen der Blattlamina. Diese Basiszellen erfahren bei der Ausbildung einer Blattscheide, wie wir sie bei den *Polytrichaceen* finden, eine besondere Ausgestaltung. Vor allem heben sie sich durch geringeren Plastidgehalt von den übrigen Zellen ab und oft sind sie glasklar. Dagegen finden wir bei den *Brachythecien* die Basiszellen außer an Größe kaum wesentlich von den Laminazellen unterschieden. Dazwischen finden sich Übergangsformen, zum Beispiel bei *Bryum capillare*, wo je nach Standort mehr rechteckig hyaline, plastidenärmere oder nur etwas größere, rechteckige, aber mit mehr Plastiden ausgestattete Basiszellen vorkommen. Zu diesen Ausbildungsformen sind noch die Blattflügel- oder Alarzellen zu zählen, die in den Ecken der Blattbasis bei vielen Moosen zur Entwicklung gelangen. Sie heben sich von den übrigen Zellen durch ihre Größe und oft faßförmige Gestalt meist deutlich ab, können aber auch klein und viereckig, wie bei der Gattung *Campylium* sein; auch weisen sie verschiedene Zellwandfärbungen auf.

a) B l a t t s c h e i d e n z e l l e n :

Über sie liegen von *Polytrichaceen* einige Beobachtungen vor. Bei *Polytrichum attenuatum* werden die Blattscheidenzellen in 6% getötet, während der Großteil der Laminazellen bis 0% rel. Lf. lebt. Bei *Atrichum undulatum* sind die Blattscheidenzellen im Gegensatz zu den übrigen *Polytrichaceen* reichlicher mit Plastiden versehen. Dennoch konnte bei der Vts. ein deutlicher Resistenzgradient aufgefunden werden, der allerdings in der Primärschwelle, wohl infolge der groben Abstufungen, nicht in Erscheinung trat. Bei 37% rel. Lf. waren alle Basiszellen getötet, die Laminazellen begannen aber erst ab 3% zu sterben. Die Vertreter der *Orthotrichaceen* zeigen eine ähnliche Ausbildung der Basiszellen in morphologischer Hinsicht und sie seien daher an die

Polytrichaceen angeschlossen. Bei *Barbula unguiculata* waren die Basiszellen bei 82% bereits getötet, während die vitale Grenze der pr. Trs. für die Laminazellen bei 60% lag. Noch schärfer ist dieser Unterschied bei *Amphidium lapponicum* in der pr. Trs. ausgeprägt, wo die Basiszellen bei 83% zu sterben begannen und bei 72% und 60% rel. Lf. derselbe Teil der Blattbasis getötet war. Bei 48% fingen dann die letzten Basiszellen in allernächster Nähe der Laminazellen und damit auch diese, langsam gegen die Spitze fortschreitend, mit Zunahme der Austrocknung zu sterben an. Bei der Ausbildung der Blattbasis in der Art und Weise, wie bei den *Polytrichaceen* und *Orthotrichaceen*, scheint nach den Untersuchungen immer die Blattlamina die resistenteren Zellen zu besitzen.

Diesen typischen Basiszellen seien noch die erwähnten Zwischenformen angeschlossen, wie *Bryum capillare*, das innerhalb seiner großen Formenmannigfaltigkeit auch die Blattbasen sehr verschieden ausbildet, aber trotzdem immer dasselbe Trockenresistenzverhalten zeigte. Die Basiszellen waren wenig resistent, was besonders deutlich beim Versuch vom 8. I. zutage kam, wo bereits bei 72% die Basiszellen tot waren, die Laminazellen aber erst ab 25% rel. Lf. zu sterben begannen.

b) Zellen der Blattbasis nicht wesentlich von den Laminazellen unterschieden.

Hierher gehören die Blätter der verschiedenen *Rhytidiadelphus*-Arten, deren Blattbasis zuerst Schädigungen aufwies und getötet wurde. Ein ähnliches Verhalten zeigen noch zahlreiche andere Moose. Anders ist es aber bei *Acrocladium cuspidatum* und *Campylium stellatum* f. *typica* und var. *radicans*. Hier waren die Basiszellen eindeutig resistenter als die Laminazellen. *Philonotis calcarea*, *Aulacomnium palustre* und, mit Einschränkung, *Mniobryum albicans*, reißen sich ihnen an. *Acrocladium cuspidatum* lebt in 96% rel. Lf. ganz, in 90% zur Hälfte, in 82% nur zu einem Achtel, wobei alles bis auf die Basiszellen tot ist. In 72% leben keine Zellen mehr. Ganz ähnlich verhalten sich die übrigen, hier aufgezählten Moose. Bei *Mniobryum albicans* lassen sich in 96% nur sehr vereinzelte wenige lebende Zellen in der Blattbasis feststellen, während bei *Acrocladium* die Basis als Ganzes lebt. Bei dieser Ausbildung der Blattbasis scheint das Resistenzverhalten der einzelnen Zellkomplexe vielleicht durch ökologische Faktoren bedingt, da es auffällig ist, daß die Hygrophyten jene Moose darstellen, die eine höhere Resistenz der Blattbasis aufweisen.

Bei der Untersuchung der morphologisch verschiedenen Stengel- und Astblätter von *Eurhynchium speciosum* konnte ein

schöner Resistenzunterschied festgestellt werden, der nicht durch Versuchsbedingungen hervorgerufen sein konnte, da beiderlei Blätter in einer Kammer ausgetrocknet wurden. Das Ergebnis war folgendes: Die Stengelblätter lebten in 96 % rel. Lf. ganz. In 90 und 82 % rel. Lf. lebte die Hälfte, in 72 % weniger als ein Viertel der Blattzellen, während in 60 % schließlich alles tot war. Dabei waren in 90 %, 82 % und 72 % rel. Lf. jeweils die Basiszellen getötet.

Die Astblätter lebten ebenso bei 96 % rel. Lf. ganz und wiesen bei 90 % nur wenige tote Zellen in der Blattspitze auf. Bei 82 % waren etwas weniger als die Hälfte der Zellen, bei 72 % beinahe alle und bei 60 % rel. Lf. sämtliche Zellen getötet. Bei den Astblättern waren immer die Blattspitzenzellen getötet. Stengel- und Astblätter besaßen also bei *Eurhynchium speciosum* annähernd eine gleich hohe pr. Trs., die Resistenz der Blattbasis und Blattlaminazellen ist aber grundverschieden. Bei den Stengelblättern sind die Blattlamina- bzw. die Blattspitzenzellen, bei den Astblättern die Blattbasiszellen die resistenteren.

c) Flügelzellen.

Im allgemeinen war auch bei ihnen eine geringere Resistenz gegenüber den Laminazellen festzustellen, so z. B. bei den *Plagioteleaceen* und *Dicranaceen*. *Acrocladium cuspidatum*, *Campyllum stellatum* f. *typica* und var. *radicans* und *Cirriphyllum cirrosomum*, wo die Blattbasiszellen auch eine hohe Resistenz aufwiesen, besaßen wesentlich resistenterere Flügel- als Blattlaminazellen. Bei letzterem Mesophyten waren in 82 % die ersten Schädigungen der Blattspitzenzellen festzustellen, bei 72 % und 60 % rel. Lf. lebten nur mehr die Blattflügelzellen und Teile der Blattbasis. Es zeigten also auch die Alarzellen ein Resistenzverhalten, das von Art zu Art verschieden ist.

d) Entwicklungspysiologische Resistenzgradienten.

Die Bildung des Moosblattes erfolgt von einer zweischneidigen Segmentzelle, die zwei Reihen von Segmenten entwickelt. Nach einiger Zeit unterbleiben die Teilungen an der Blattspitze, während sie am Grunde noch andauern, dann aber schließlich auch hier aufhören. Hierauf erfolgt die definitive Ausgestaltung des Blattes, die weder örtlich noch zeitlich begrenzt ist. Die an der Gattung *Mnium* beobachteten Resistenzgradienten betreffen im wesentlichen das letzte Stadium der Blattentwicklung, also die definitive Ausgestaltung. Bei der Untersuchung des Resistenzverhaltens verschieden alter Blätter fiel auf, daß besonders bei den mittelalten,

aber auch öfters bei den jungen eine bestimmte Zone des Blattes am resistantesten gegen Austrocknung war. Dieser Zellkomplex lag spitzwärts nahe bzw. am Blattrand (s. Abb. 1—3). Die Blattzellen waren dort mindestens um die Hälfte kleiner als die übrigen Zellen der Blattspreite. Bei Vergleich mit alten Blättern trat deutlich der schon erwähnte Unterschied in der Blattform auf. Die jungen bis mittelalten Blätter sind lanzettlich bis breiteiförmig und gespitzt, die alten breiteiförmig (s. Abb. 3). Wenn man die beiden Blattumrisse zur Deckung zu bringen sucht, liegt der

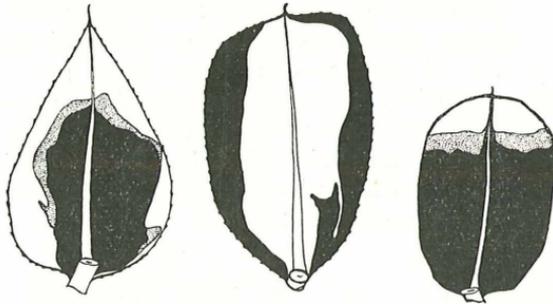


Abb. 3. Entwicklungsphysiologische Resistenzgradienten bei *Mnium Seligeri* und *Mnium punctatum*. Links junges Blatt, Mitte altes Blatt von *Mnium Seligeri*, rechts junges Blatt von *Mnium punctatum*. Schwarz = tot, punktiert = Übergangszone, weiß = lebend.

hauptsächliche Unterschied gerade vor dieser resistanten Zone. Bei näherer Beobachtung ist leicht zu sehen, daß die Zellen der alten Blätter in dieser Zone auch wesentlich größer als in den mittelalten sind. Was liegt näher, als anzunehmen, daß es sich hier um eine Wachstumszone handelt. In dieser Ansicht wurde ich noch bestärkt, als bei *Mnium punctatum* eine ähnliche Beobachtung gelang. Hier sind aber schon die jungen Blätter mehr oder weniger rundlich bis breiteiförmig, und so liegt diese Zone nicht beiderseits der Blattspitze, sondern nimmt die ganze Blattspitze ein (s. Abb. 3). Diese Wachstumszone besitzt also eine wesentlich höhere Resistenz und ist hauptsächlich bei den mittelalten Blättern zu finden, während bei den jüngsten, die noch über die ganze Blattspreite Wachstum zeigen und sich durch Kleinzelligkeit auszeichnen, kein erhöhtes Resistenzverhalten festzustellen ist.

Bei den alten Blättern aber erreichen die Zellen der Blattmitte eine Resistenzhöhe, die jener der Wachstumszone gleichkommt. Dagegen büßen die Zellen der Randnähe, und damit auch der ursprünglichen Wachstumszone, mit zunehmendem Alter an

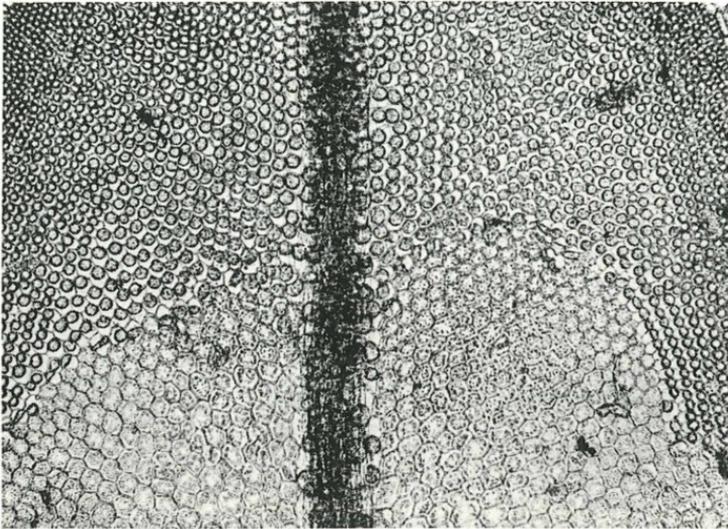


Abb. 4. Resistenzgradient im mittelalten Blatt von *Mnium Seligeri* nach Austrocknung in 37% rel. Lf.

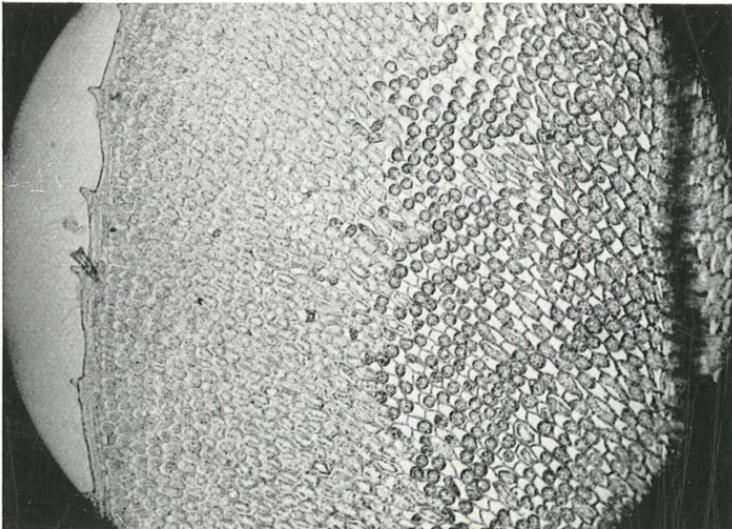


Abb. 5. Resistenzgradient im alten Blatt von *Mnium Seligeri* nach Austrocknung in 26% rel. Lf.

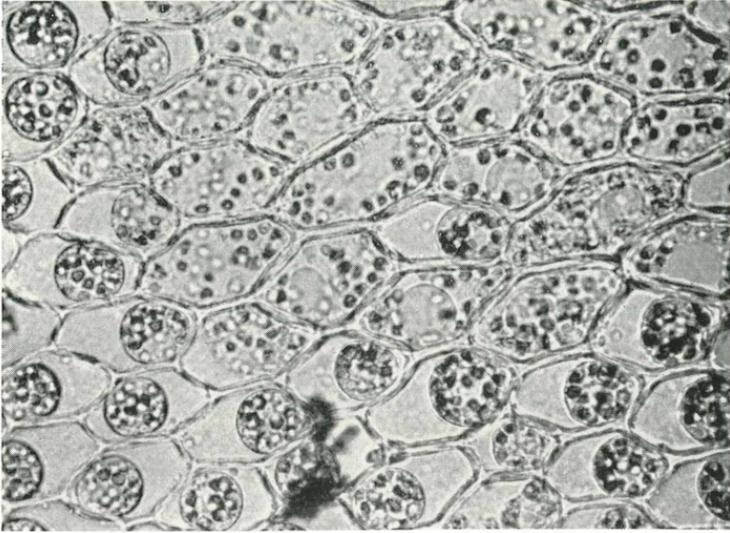


Abb. 6. Die Übergangszone zwischen lebendem und totem Blatteil eines mittelalten Blattes von *Mnium Seligeri* nach Austrocknung. Abbildungsmaßstab 1 : 540.

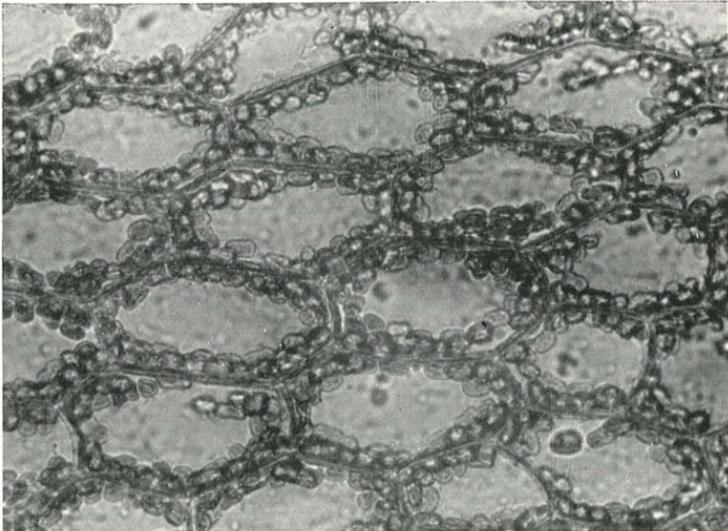


Abb. 7. Kranznekrose von *Mnium Seligeri* nach Austrocknung in 60% rel. Lf. Abbildungsmaßstab 1 : 375.

Resistenzhöhe ein, und es verschiebt sich der Gradient deutlich zugunsten der Zellen der Blattmitte (s. Taf. 1 u. 2). Die Blatt-randzellen sind tot, die der Blattmitte leben noch. Diese Erscheinung nimmt gegen den Herbst an Häufigkeit zu. Dieses verschiedene Resistenzverhalten der Blätter an sich und innerhalb der Blätter geht aus den Versuchen mit einzelnen Blättern ganzer Stämmchen von *Mnium Seligeri* deutlich hervor und ist in Abb. 1 und 2 festgehalten worden. Wesentlich scheint mir dabei noch zu sein, daß die erwachsenen Zellen der Wachstumszone und des Randes in den alten Blättern eine höhere Resistenz als die Blattmittezellen der mittelalten Blätter aufweisen, aber eine niedrigere als die Blattmitte der alten Blätter. Wir finden also im Ablauf der Entwicklung eines Blattes bei *Mnium Seligeri* eine Überkreuzung der Resistenzeigenschaften, die schematisch verdeutlicht sei.

Tabelle 16.

Änderung der Resistenzeigenschaften zweier Zellkomplexe mit zunehmendem Alter bei *Mnium Seligeri*.

Resistenz	Blattalter		
	jung	mittelalt	alt
hoch		Blattrand	Blattmitte
		Blattmitte	Blattrand
gering	Blattrand		
	Blattmitte		

Das Verhalten der Blattrippenzellen wurde nicht näher untersucht, doch scheinen diese in den jungen Blättern eine ähnliche Resistenz wie die Zellen der Wachstumszone, im Alter aber eine sehr geringe Resistenz zu besitzen.

IX. Nekrose und ihre Erscheinungsformen.

Die unter Trockenwirkungen entstehenden Nekroseformen wurden schon in zahlreichen Untersuchungen, so von Steinbrinck (1912), Holle (1915), Iljin, Renner (1932), Laué (1937), Etz (1939), ausführlich dargestellt. Neuerdings hat Höfler (1947) die Beobachtungen an Lebermoosen zusammengefaßt. Er kommt dabei zu dem Schluß, daß es keine typische Form der Trockennekrose gibt, sondern daß diese cytomorphologisch recht mannigfaltig in Erscheinung treten kann. Er findet in einem Blatt gewöhnlich mehrere gut unterscheidbare Nekrosebilder und stellt auch die Wiederholung gewisser Grundtypen fest. Nach Höfler erfolgt der Trockentod meist anders knapp über

in 26% rel. Lf. Kranznekrose, während in 1% eine typische Schrumpfnekrose auftrat. Ganz ähnlich war das Verhalten bei *Fissidens taxifolius*. In 26% war eine abgeänderte, quergestellte Kranznekrose festzustellen, bei der die Plastiden auf einer Seite zusammengedrückt waren. In 3% lagen die Plastiden normal in der Zelle verteilt. Dies konnte sowohl in der pr. Trs. als auch in der Vts. beobachtet werden, wobei im 2. Fall diese Erscheinungen in Kammern mit tieferer Luftfeuchtigkeit auftraten.

Die Schrumpfnekrosen sind also bei runden oder weiten Zellen in den Kammern mit tiefster Luftfeuchtigkeit gehäuft zu finden, dort wo die Luftfeuchtigkeit also am raschesten sinkt und damit das Wasser der Zelle am schnellsten entzogen wird. Die Schrumpfnekrose läßt keine formverändernden Wirkungen der Zellwand erkennen und es ist anzunehmen, daß sich die Vakuole und mit ihr der gesamte Protoplast derart rasch kontrahiert, daß die der Zellwand anliegende Protoplasmaschicht die Zellwand nicht einzudellen vermag. Es erfolgt ein Losreißen und Zusammenschnurren des Protoplasten. Bei der Kranznekrose hat dagegen ein langsames Eindellen der Zellwände stattgefunden. Die Zugspannungen zwischen Zellwand und Protoplasten werden mehr oder weniger gering sein und der Protoplast wird dann getötet werden, wenn er auf Grund des geringen Wassergehaltes nicht mehr imstande ist, seine Lebensfunktionen auszuführen.

Nach diesen Beobachtungen wird die Schrumpfnekrose meist auf eine starke mechanische Beanspruchung zurückzuführen sein, während es sich bei der Kranznekrose um eine plasmatisch bedingte Nekroseerscheinung handelt.

Bei den prosenchymatischen Zellen finden wir als Vorstufe zur Schrumpfnekrose weniger charakteristisch ausgeprägte Nekroseformen.

Diese Gesamtveränderungen der Zelle werden verstärkt durch die Veränderungen der Zellinhaltskörper in ihrer Struktur, Form und auch Farbe bei Eintritt des Todes durch Austrocknung. Die Chloroplasten ändern ihre Form im allgemeinen bei Austrocknung nicht wesentlich. Sie werden eckiger oder weniger scharf konturiert und meist auch kleiner.

Nur verschiedene Sumpfmose und Moose feuchterer Standorte, wie *Philonotis* sp. und *Acrocladium* u. a., zeigen einen vollständigen Verlust der Form der Chloroplasten und das Chlorophyll scheint in der ganzen Zelle im toten Protoplasten diffus verteilt. Wesentlich auffälliger ist aber die manchmal auftretende Verfärbung der Plastiden. Diese kann sowohl nach Dunkelgrün, was einer allgemeinen Absterbefarbe des Chlorophylls entspricht,

der kritischen Grenze als beim Eintrocknen über höheren Schwefelsäurekonzentrationen.

In meinem Material fielen mir neben verschiedenen, weniger oft auftretenden Nekrosebildern zwei durch ihre Häufigkeit auf, die auch schon Höfler (1947) voneinander unterschied. Es waren dies die Schrumpfnekrosen, fälschlich auch als Pseudoplasmolyse bezeichnet, und die Kranznekrosen.

Letztere beruht auf der Eindellung der oberen und unteren Zellwände bei Wasserentzug, die zu einer Verschiebung der Chloroplasten in Richtung der nicht formveränderten Zellwände führt. Diese Verschiebung der Chloroplasten allein hat noch nicht den Tod an sich zur Folge. Iljin und Laué beobachteten diese Erscheinung auch an lebenden, d. h. nach Wassersättigung wieder voll lebensfähigen Zellen und Blättern. Dieselbe Erscheinung wurde oft bei Wasserentzug mit stark hypertonschen Salzlösungen gesehen und ist als „Zytorhyse“ beschrieben worden, wobei gleich hier betont sei, daß diese nach Kressin (1935) und Mirimanoff-Olivet (1943) nie bei stark prosenchymatischen Zellen auftritt, sondern hauptsächlich bei Zellen, die unter dem Begriff „weit“ zusammengefaßt werden. Bei Austrocknung erfolgt dann in der letalen Grenze der Tod, und es ergibt sich ein Bild, wie es die Aufnahme von *Mnium Seligeri* (Abb. 7) wiedergibt.

Anders verhält es sich aber, wenn der tote Protoplast das Bild einer Schrumpfnekrose darbietet, die von Iljin als Pseudoplasmolyse bezeichnet wurde. Wie schon der Name „Pseudoplasmolyse“ andeutet, ist eine große bildliche Ähnlichkeit mit einer normalen Plasmolyse gegeben. Dies zeigen auch die Aufnahmen von *Fontinalis squamosa* (Tafel 3, Abb. 8). Die trotzdem grundsätzlich andere Erscheinungsart tritt vor allem dann markanter zutage, wenn die Schrumpfnekrose an weiten Zellen, wie bei Höfler an *Plagiochila asplenoides* oder bei mir an *Bryum capillare* (Tafel 3, Abb. 9) zu beobachten ist. Hier ist fast keine Formprägung des toten Protoplasten durch die Zellwand zu sehen. Da wir aber in irgendeiner Weise eine Verformung oder Eindellung der Zellwand annehmen können, wie sie ja auch in der Kranznekrose zu beobachten ist, dürfte der Tod des Protoplasten vor einer wesentlichen Formveränderung eingetreten sein. In meinem Material traten nun die zwei beschriebenen Nekroseformen nicht nur vereinzelt auf, sondern in einzelnen Blättern gehäuft, d. h. 80—90% der Zellen wiesen eine bestimmte Nekroseform auf.

Weiters war bei einigen Moosen ein charakteristischer Wechsel der Nekroseformen festzustellen, so z. B. bei *Bryum capillare* und *Fissidens taxifolius*. Wir fanden bei *Bryum capillare*

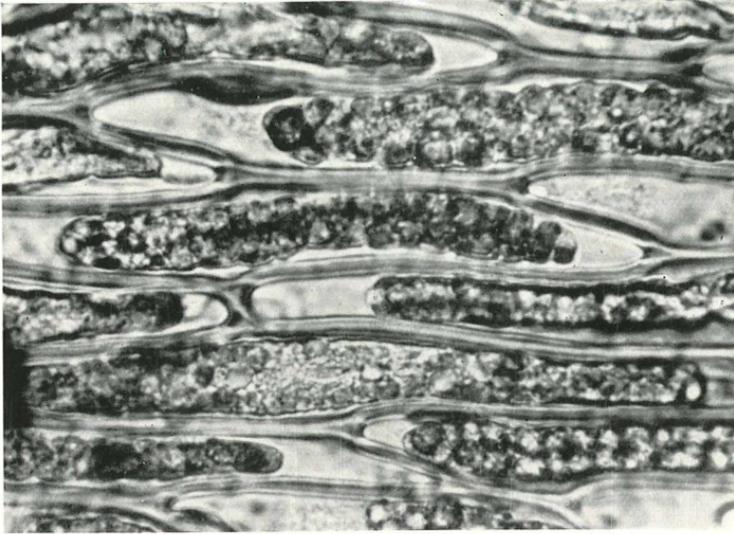


Abb. 8. Zellen mit Schrumpfnekrose nach Austrocknung in 6% rel. Lf. bei *Fontinalis squamosa*. Abbildungsmaßstab 1 : 875.

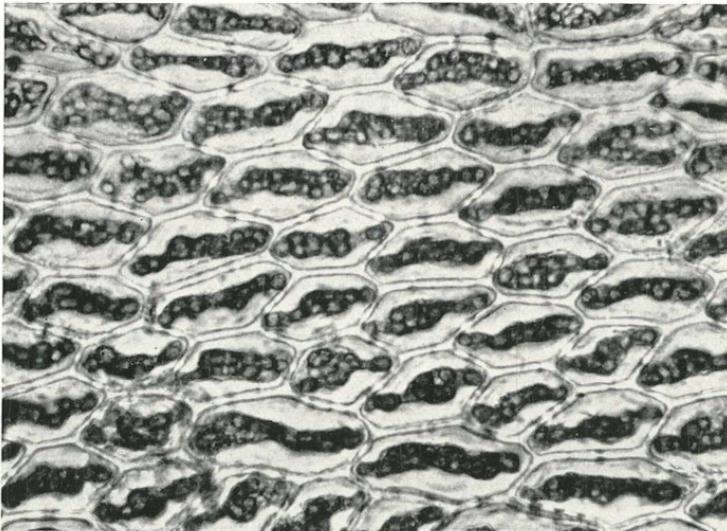


Abb. 9. Starke Schrumpfung bei *Bryum capillare* nach Austrocknung in 1% rel. Lf. Abbildungsmaßstab 1 : 375.

als auch nach Gelb bis Braun erfolgen. Zu dieser letzten Erscheinung seien als Beispiel die Moose *Bryum capillare*, *Mnium marginatum* und *Atrichum undulatum* sowie *Georgia pellucida* genannt. Welche Vorgänge hiebei in den Plastiden auftreten ist ungeklärt.

Auch der Kern zeigt bei Austrocknung Veränderungen, doch konnten bei der groben Untersuchung nur starke Quellungsunterschiede beobachtet werden. Es sei aber darauf hingewiesen, daß Milovidov (1938) Mixoploidie bei Pflanzen nach Austrocknung oder Welken feststellen konnte.

X. Fällungskugeln im Moosprotoplasten bei Austrocknung.

Außer den Veränderungen an Zellform und Zellinhalt war im toten, wie sich später aber zeigte auch im lebenden Protoplasten eine Neubildung aufzufinden. Diese wurde zuerst bei *Fissidens adiantoides* (Tafel 4) beobachtet. Es handelt sich hiebei um farblose, beim Altern leicht gelbgrüne, mattglänzende Kugeln, die aber nach dem jeweils vorhandenen Platz innerhalb der Zelle auch verschiedene Gestalt annehmen können und dadurch einen mehr minder flüssigen Aggregatzustand andeuten. Luftblasen, die nach Untersuchungen von Steinbrinck, Holle, Renner und Laué ebenso auftreten können, besitzen eine schwächere Lichtbrechung; sie ließen sich ohne Schwierigkeit von den Kugeln unterscheiden. Ebenso handelt es sich nicht um Tonoplasten. Eine nähere chemische Untersuchung wurde noch nicht durchgeführt.

Solche Fällungskugeln finden sich nicht nur bei *Fissidens adiantoides*; sie können sogar ein Gattungsmerkmal darstellen wie bei den untersuchten *Dicranaceen*. Sie waren bei *D. scoparium*, *undulatum*, *Bergeri*, *Bonjeani* und bei *Paraleucobryum longifolium* festzustellen. Eine Ausnahme bildete lediglich *D. viride*. Bei den *Dicranaceen* konnten die Zellen mit derartigen Fällungskugeln häufig noch plasmolysiert werden. Da sie aber meist kurz vor der letalen Grenze auftreten, könnte man sie für eine angehende Nekrose halten. Dies scheint aber nicht der Fall zu sein, denn dieselben Kugeln erscheinen bei *Diphyscium sessile* und *Pleurozium Schreberi* (Tafel 5, Abb. 12) bereits bei einer Luftfeuchtigkeit von 96%. Die Photographie zeigt die Zellen in 96% mit Fällungskugeln plasmolysiert.

Eine Abhängigkeit des Auftretens der Fällungskugeln von einer bestimmten rel. Lf. kann nicht als wahrscheinlich angenommen werden, denn bei *Fissidens adiantoides*, der mehrmals daraufhin untersucht wurde, traten sie bei ganz verschiedenen Feuchtigkeitsgraden auf, so bei 90 oder 82%, aber auch nur in der Vor-

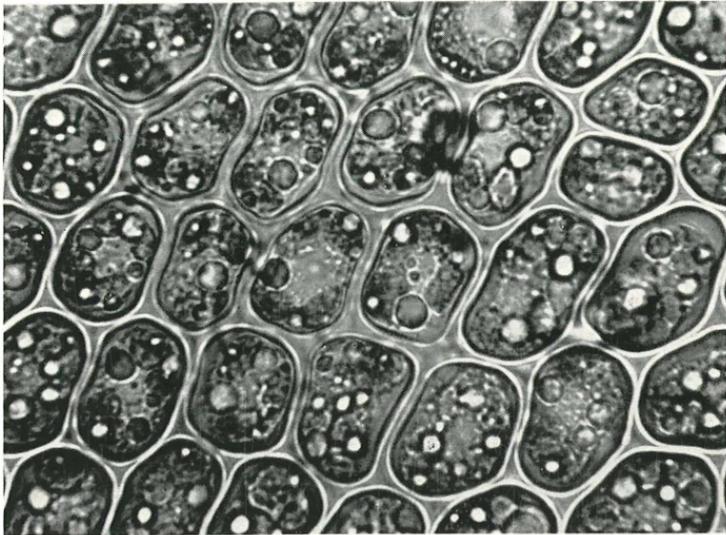


Abb. 10. Fällungskugeln des Protoplasten bei *Fissidens adiantoides* nach Austrocknung. Abbildungsmaßstab 1 : 875.



Abb. 11. Fällungskugeln des Protoplasten bei *Dicranum Bergeri* nach Austrocknung. Abbildungsmaßstab 1 : 875.

in 26% rel. Lf. Kranznekrose, während in 1% eine typische Schrumpfnekrose auftrat. Ganz ähnlich war das Verhalten bei *Fissidens taxifolius*. In 26% war eine abgeänderte, quergestellte Kranznekrose festzustellen, bei der die Plastiden auf einer Seite zusammengedrückt waren. In 3% lagen die Plastiden normal in der Zelle verteilt. Dies konnte sowohl in der pr. Trs. als auch in der Vts. beobachtet werden, wobei im 2. Fall diese Erscheinungen in Kammern mit tieferer Luftfeuchtigkeit auftraten.

Die Schrumpfnekrosen sind also bei runden oder weiten Zellen in den Kammern mit tiefster Luftfeuchtigkeit gehäuft zu finden, dort wo die Luftfeuchtigkeit also am raschesten sinkt und damit das Wasser der Zelle am schnellsten entzogen wird. Die Schrumpfnekrose läßt keine formverändernden Wirkungen der Zellwand erkennen und es ist anzunehmen, daß sich die Vakuole und mit ihr der gesamte Protoplast derart rasch kontrahiert, daß die der Zellwand anliegende Protoplasmaschicht die Zellwand nicht einzudellen vermag. Es erfolgt ein Losreißen und Zusammenschnurren des Protoplasten. Bei der Kranznekrose hat dagegen ein langsames Eindellen der Zellwände stattgefunden. Die Zugspannungen zwischen Zellwand und Protoplasten werden mehr oder weniger gering sein und der Protoplast wird dann getötet werden, wenn er auf Grund des geringen Wassergehaltes nicht mehr imstande ist, seine Lebensfunktionen auszuführen.

Nach diesen Beobachtungen wird die Schrumpfnekrose meist auf eine starke mechanische Beanspruchung zurückzuführen sein, während es sich bei der Kranznekrose um eine plasmatisch bedingte Nekroseerscheinung handelt.

Bei den prosenchymatischen Zellen finden wir als Vorstufe zur Schrumpfnekrose weniger charakteristisch ausgeprägte Nekroseformen.

Diese Gesamtveränderungen der Zelle werden verstärkt durch die Veränderungen der Zellinhaltskörper in ihrer Struktur, Form und auch Farbe bei Eintritt des Todes durch Austrocknung. Die Chloroplasten ändern ihre Form im allgemeinen bei Austrocknung nicht wesentlich. Sie werden eckiger oder weniger scharf konturiert und meist auch kleiner.

Nur verschiedene Sumpfmose und Moose feuchterer Standorte, wie *Philonotis* sp. und *Acrocladium* u. a., zeigen einen vollständigen Verlust der Form der Chloroplasten und das Chlorophyll scheint in der ganzen Zelle im toten Protoplasten diffus verteilt. Wesentlich auffälliger ist aber die manchmal auftretende Verfärbung der Plastiden. Diese kann sowohl nach Dunkelgrün, was einer allgemeinen Absterbefarbe des Chlorophylls entspricht,

trocknungsschwelle bei 15% rel. Lf. Es könnte dies eventuell plasmatische Verschiedenheiten einer Art zu gewissen Zeiten andeuten.

XI. Die Austrocknungsresistenz weiterer Laubmoose aus verschiedenen Familien.

Auf Grund der untersuchten Gattungen *Mnium* und *Bryum* war es wohl möglich, Schlüsse auf die Physiologie der Trockenresistenz zu ziehen, doch ist deren Allgemeingültigkeit erst durch die Untersuchung zahlreicher Arten aus verschiedensten Familien exakt zu erweisen. Aus diesem Grunde wurde die Trockenresistenz vieler Laubmoose in den Jahren 1953—1955 untersucht, und sowohl die pr. Trs. als auch die Vts. ermittelt, die im folgenden für jedes untersuchte Moos unter Verwendung aller Versuchsergebnisse wiedergegeben werden sollen.

In der systematischen Anordnung der Familien wurde im wesentlichen G a m s (1950) gefolgt, wobei die nomenklatorischen Änderungen, soweit sie bei ihm enthalten sind, berücksichtigt wurden. Die *Polytrichales* wurden wie bei M ö n k e m e y e r (1927) an das Ende gestellt, ebenso auch die isolierten Familien, wie *Diphysciaceae*, *Georgiaceae* u. a.

Arthrodontei:

Dicranaceae:

Dicranum scoparium ist ein weitverbreitetes Moos auf Waldboden und nimmt in Wäldern mehr minder trockene Standorte ein.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+
V.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		o	+	+	+
													1	—	—	1

Es ist als ein ziemlich trockenresistentes Moos zu bezeichnen, wohl mit ein Grund für seine weite Verbreitung.

Dicranum viride wächst vorwiegend auf alten Buchenstämmen und am Grunde anderer Laubbäume.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0		
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	+	.	+	+	3. VIII.	
V.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	3. VIII.

Das Resistenzverhalten ist dem von *D. scoparium* durchaus an die Seite zu stellen, obwohl die teilweise epiphytische Lebens-

weise eine höhere Resistenz erwarten ließe. Bemerkenswert ist, daß es die einzige Ausnahme innerhalb der untersuchten *Dicranaceen* ist, bei der bislang keine Fällungskugeln festzustellen waren.

Dicranum Bergeri ist als ein typisches Moos der Torfmoore zu bezeichnen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	VI.
V	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	VI.

Seine niedere Trockenresistenz entspricht ganz den Standorten, worauf noch im ökologischen Teil hingewiesen werden soll. Lange (1955) stellte eine völlige Trockenresistenz fest, die vermutlich auch hier bei langsamer Vortrocknung festzustellen gewesen wäre.

Dicranum Bonjeani kommt in mehr neutralen Wiesen oder Torfmooren vor und zeigt ein gleiches Verhalten wie *D. Bergeri*.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6
P.....	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+

Paraleucobryum longifolium besiedelt kalkarme Felsen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	16	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	+	.	+	+	+	+	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	1	1	o

5. VIII.

Die starke Trockenresistenz ist verständlich, aber etwas geringer als bei *Dicranum viride*, obwohl beide dicht nebeneinander wuchsen. Eine Bestätigung der Angaben Herzogs (1926), daß *D. viride* mehr auf feuchteren, *P. longifolium* auf trockenen Felsen vorkommt, konnte in den hier erhaltenen Trockenresistenzgrenzen nicht gefunden werden.

Dicranodontium denudatum ist vor allem in Gebirgswäldern auf faulen Baumstrünken weit verbreitet und oft in Gesellschaft mit *Georgia pellucida* zu finden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	o	.	+	+	+	+	+	+	27. IV.
V	1	1	1	0	0						

Die schwache Trockenresistenz ist typisch für die Moosgesellschaft faulender Baumstrünke. Das faulende Holz ist ein idealer Wasserspeicher, der nach Iablokoff (1953) das Wasser schnell aufnimmt, es aber auch wieder rasch abgibt. In der unmittelbaren

Nähe des faulenden Holzes wird daher in schattigen Wäldern eine ziemlich konstante rel. Luftfeuchtigkeit zu erwarten sein.

Amphidium lapponicum wächst in den Alpen und höheren Mittelgebirgen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6			
P.....	1	1	0	0	o						+	+	30. III.
V	1	1	0	0	0						+	+	

Bei diesem Moos ist der Unterschied der Resistenz zwischen Blattlamina und Blattbasiszellen besonders scharf aufgetreten (s. S. 648).

Ditrichaceae:

Ceratodon purpureus ist ein auf Sand und Humusböden gemeines Moos.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0

Ähnlich wie *Bryum capillare* verträgt dieses Moos nach orientierenden Versuchen im wassergesättigten Zustand keine starke Austrocknung. Lange (1955) stellte eine bemerkenswert hohe Hitzeresistenz fest.

Fissidentaceae:

Fissidens taxifolius ist ein weitverbreiteter Bewohner der Waldböden und findet sich oft an nicht sehr feuchten Stellen, z. B. in Mödling am Frauenstein, einem xerothermen Standort. Herzog reiht es einmal bei den Laubmischwäldern auf den trockenen Böden, ein anderes Mal bei den Auwäldern unter Erde mittlerer Feuchtigkeit ein, zusammen mit *Dicranum scoparium*, *Atrichum undulatum*, *Fissidens bryoides* und anderen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2. X.
P.....	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22. III.
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o			+	25. III.
P.....	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6. VII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	7. VII.

Die Trockenresistenz erweist sich als mäßig und zeigt die für Mesophyten typische weite Amplitude der Werte ähnlich *Bryum capillare*. Auffällig ist hier die hohe Resistenz vom 25. III., der für

eine jahreszeitlich bedingte Änderung der Trockenresistenz spricht. Der Polster war seit dem Herbst 1954 im Nordfenster des Institutes kultiviert worden. Die Trockenresistenz desselben Polsters sank bis zum 6. VII. auf minimale Werte und bei Vortrocknung konnte zwar eine sehr hohe, doch nicht die gleiche Resistenz wie am 25. III. erreicht werden.

Fissidens cristatus bildet einen typischen mesophyten Moosverein (Herzog-Höfler 1944) und wächst hauptsächlich auf Karbonatgestein.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	2. X.
P.....	1	1	1	1	1	0			+	+	+	+	+	+	+	+	22. X.
P.....	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	28. X.
P.....	1	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	25. XI.

Die Trockengrenzen vom 2. X. 1953 und vom 22. X. 1954 entsprechen einander; jene vom 28. X. und 25. XI. 1954 wurden am selben Material wie am 22. X. festgestellt und lassen eine Verweichlichung durch Kultur deutlich erkennen. Die Art nimmt in der Resistenz eine Mittelstellung zwischen *Bryum capillare* und *Dicranum scoparium* ein.

*Fissidens adiantioides*¹ kommt gerne in Flachmooren an schattigen Grabenrändern vor.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	0	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6. VII.
V	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	

Die Resistenz ist mäßig, für den Standort aber doch ziemlich hoch. Auf Seite 641 wurde bereits auf die Veränderungen der pr. Trs. eingegangen. Plasmatisch sind die großen Fällungskugeln noch zu erwähnen (s. Seite 654).

¹ *F. adiantoides* und *cristatus* gelten als schwer unterscheidbar. Herzog (1926, 1944) kennt nur *Fissidens adiantoides* und auch Mönkemeyer (1927) war sich über den Artwert von *Fissidens cristatus* nicht ganz im klaren. Im Hinblick auf diese schwierige Unterscheidung beider Arten seien meine Beobachtungen über Chloroplastenzahl und -größe neben den bisher bekannten Unterschieden angeführt.

Fissidens cristatus: Plastidenzahl: 1—4.
Plastidengröße: 5,4—9,8 μ ,

wobei der letzte Wert nur von Plastiden erreicht wird, die allein oder zu zweit in einer Zelle vorkommen.

Fissidens adiantoides: Plastidenzahl: 4—9.
Plastidengröße: etwa 5,2 μ .

Fissidens crassipes wächst in und an kalkreichen Bächen und Flüssen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1		+	6. X.

Die Resistenz ist hoch und läßt sich am besten dadurch erklären, daß das Moos meist nahe dem Wasserspiegel wächst und so beträchtlichen Feuchtigkeitsänderungen innerhalb kürzester Zeit ausgesetzt ist. Daß gerade Pflanzen, die dauernden Klimaschwankungen ausgesetzt sind, eine besonders hohe Resistenz gegen den jeweils sich ändernden Klimafaktor besitzen, wurde schon mehrfach beobachtet (Biebl 1938).

Fissidens exilis bewohnt gerne feucht-schattige Lehmböden, aber auch Gestein und besitzt eine geringe Trockenresistenz.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	0			+	+	+	+		27. IX.

Fissidens bryoides ist ein an Erdbrüchen, Wegrändern in den Fylschbergen häufig zu findendes Moos.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	0	.	+	+	+	+	+	6. X.
P	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	30. III.

Die hohe Resistenz fällt auf, da sie beide Male höher als bei *F. taxifolius* liegt, der von Herzog gleich *F. bryoides* unter die Bewohner von Erde mit mittlerer Feuchtigkeit eingereiht wurde. In diesem Fall ist keine deutliche Übereinstimmung zwischen Resistenz und Standort festzustellen, wohl aber wieder eine Erhöhung des Frühjahrswertes.

Fissidens pusillus besiedelt neutrale Gesteine, meist Sandsteine in feucht-schattigen Mulden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	0	+		+	+	+	+	+		27. IX.

Die Trockenresistenz ist schwach. Da dieses Moos aber in feuchten Tälern meist an feinkörnigem Sandstein vorkommt, der in seinem Wasserhaushalt faulendem Holz gleichkommen dürfte, sonst könnte darauf *Georgia pellucida* nicht vorkommen, entspricht sie voll den ökologischen Erwartungen.

Trichostomaceae:

Oxystegus cylindricus findet sich an feucht-schattigen Felsen, besonders auf Sandstein, in diesem speziellen Fall stammt es von einer südexponierten Mauer am Ufer des Mondsees auf Flysch.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	+	+	+	+	+	+	7. VI.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	

Die Resistenz ist ziemlich groß, und das Moos erreicht volle Austrocknungsfähigkeit, wie es die Lebensweise auf Gestein verlangt.

Barbula unguiculata wächst an Weg-, Straßenrändern und auf Brachen und ist über weite Gebiete gemein.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6							
P.....	1	1	0	0	0			+	+	+							22. XI.

Ähnlich wie bei *Amphidium lapponicum* sind auch hier die Basalzellen in 82% rel. Lf. tot, während die Laminazellen erst in 48% zu sterben beginnen (vgl. Seite 657).

Barbula flavipes ist ein seltenes Moos, das auf feucht-schattigen Kalkblöcken zu finden ist.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6							
P...	1	1						+	+	+							28. X.

Auf Grund der lebenden Blattspitze bis 37% rel. Lf. können wir eine höhere Resistenz ähnlich *Bryum capillare* vermuten, die in trockenen Perioden für das Moos lebenswichtig ist.

Erythrophyllum rubellum finden wir meist auf trockenen Waldböden und Gestein.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0	
P.....	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	÷	+	+	+	+	+	VII.
V	1	0	0	0		÷	+	o	0		+	+	÷	+	+	÷	

Die Resistenz erweist sich als schwach, doch dürfte dies hier standortsbedingt sein und im allgemeinen eine Resistenz wie bei *Bryum capillare* vorliegen, worauf die lebenden Zellen und in 15% rel. Lf. hinweisen. Die Art wurde von uns mit *Funaria hygrometrica* und *Conocephalum conicum* vergesellschaftet gefunden, von denen die erstere nur wenige lebende Blätter zeigte. *E. rubellum* war frisch und überwucherte *Funaria hygrometrica*,

bei der, wie so oft, keine Resistenz festgestellt werden konnte. Aus dieser Vergesellschaftung von *Funaria hygrometrica* und *E. rubellum* läßt sich auch die niedere pr. Trs. verstehen.

Pottiaceae:

Syntrichia ruralis kommt weitverbreitet auf trockenen Felsen sowie in Trockenrasen vor.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P, V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10. VII.

Es besitzt volle Austrocknungsresistenz.

Encalyptaceae:

Encalypta contorta findet sich auf kalkreichen, mäßig feuchten Böden, beschatteten Felsen und Mauern.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+

Es ist durch eine sehr hohe Trockenresistenz ausgezeichnet.

Grimmiaceae:

Racomitrium canescens bewohnt Sand- und Heideböden und kalkfreie Gesteine.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0		
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	o	+	+	+	1. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	o	o	

Wenn auch nicht alle Zellen in diesen Versuchen volle Austrocknung vertragen, so trifft dies doch bei der Mehrzahl zu (vgl. Lange 1955).

Racomitrium aciculare wächst auf nassen oder überrieselten Felsen, also an wesentlich feuchteren Stellen als *R. canescens*.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0		
P.	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	o	+	+	+	+	+	3. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	o		

Die Resistenz ist aber nur um weniges geringer als bei *R. canescens*.

Grimmia pulvinata findet sich auf verschiedenem Gestein und scheint etwas thermophil zu sein, da es im Süden noch in höheren Lagen als im Norden der Alpen vorkommt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P, V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Wie zu erwarten war, besitzt es eine völlige Austrocknungsresistenz, wie überhaupt in dieser Familie die resistentersten Arten aufscheinen (vgl. M a l t a 1921 und L a n g e 1955).

Funariaceae:

Funaria hygrometrica ist ein Kosmopolit, der auf stickstoffüberdüngten Standorten, besonders auf fast jedem Brandplatz zu finden ist.

% rel. Lf.	97	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6					
P.....	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	29. III.
P.....	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30. III. und 5. V.
P.....	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10. V.
V 97%	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10. V.
P.....	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	18. X.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, konnte nur einmal eine Resistenz in der pr. Trs. gefunden werden (18. X.). Das Moos wurde damals mit Reif behaftet gesammelt, was auf eine Kälteabhängigkeit der erhöhten Resistenz hindeutet, da ansonsten im Herbst meist sehr geringe Resistenzwerte gefunden werden. Bei Vortrocknung in 97% lebten aber auch die Blätter in 96% und teilweise in 82% rel. Lf. Im Hinblick auf den Standort wäre eine höhere Trockenresistenz zu erwarten. Die Vermutung, daß durch das Einlegen in aqua dest. eine Schädigung hervorgerufen wurde, konnte nicht bestätigt werden. *F. hygrometrica* besitzt eine eigene Schutzscheide zwischen Zentralzylinder und Stengelepidermis, die bei anderen Moosen noch nicht aufgefunden wurde. Sollte es vielleicht besonders auf Wasserleitung aus dem Boden angewiesen sein?

Entosthodon fascicularis wächst auf lehmigen Äckern und Brachen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6						
P.....	o		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	29. IX.

Auch hier ist eine äußerst geringe Resistenz vorhanden.

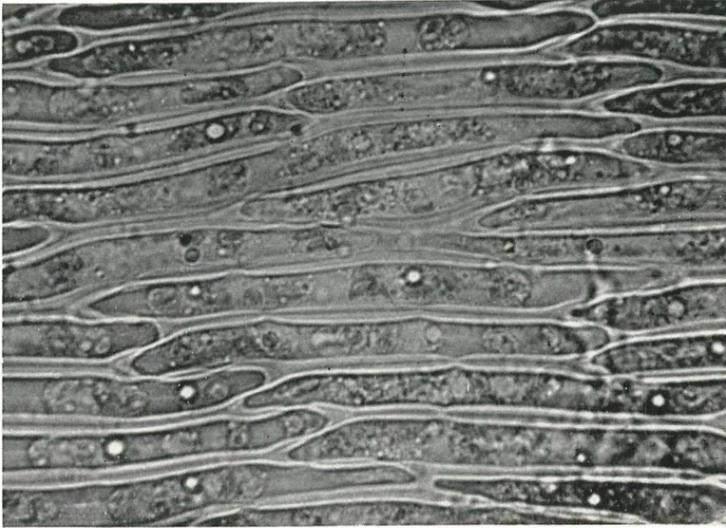


Abb. 12. Fällungskugeln bei *Pleurozium Schreberi* im lebenden Protoplasten nach Austrocknung in 96% rel. Lf. Abbildungsmaßstab 1 : 875.

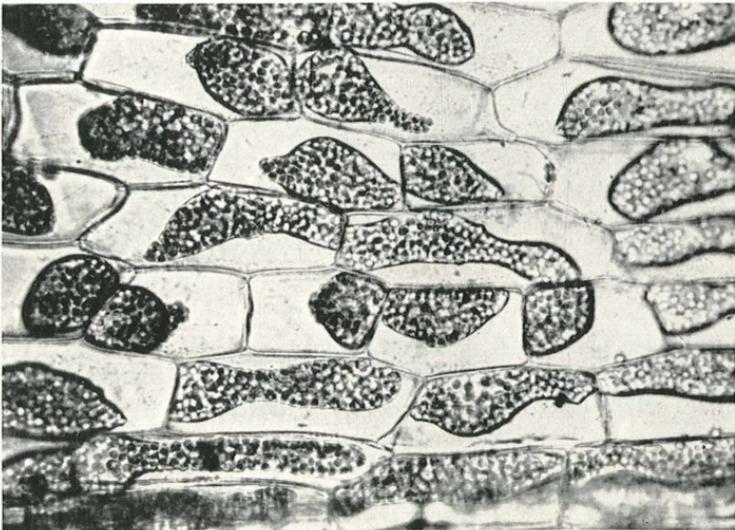


Abb. 13. Konkavplasmolyse nach Austrocknung in 82% rel. Lf. bei *Splachnum pedunculatum*. Abbildungsmaßstab 1 : 290.

Physcomitrium sphaericum findet sich auf feuchten schlammigen Ufern.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30. IX.

Eine Resistenz konnte nicht festgestellt werden.

Pyramidula tetragona bewohnt kalkarme Äcker, besonders Kleefelder, ist aber auch auf Weinbergmauern zu finden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1		+	+	+	+	+	+	+	+	30. IX.

Sie besitzt unter den untersuchten *Funariaceen* in der pr. Trs. die höchste Trockenresistenz.

Splachnaceae:

Splachnum pedunculatum ist ein auf Rindermist in höheren Lagen weit verbreitetes Moos.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1. VIII.
V 97%	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1. VIII.
V	1	0	1	o	+	0	o		1	o	1	+	+	+	+	+	3. VIII.

Die Trockenresistenz ist der von *Bryum capillare* durchaus ähnlich. Bei Gegenüberstellung der Vts. bei Antrocknung in 97% und 96% rel. Lf. ergibt sich, daß wohl in 97% eine Trockenreaktion erfolgen konnte, nicht aber in 96%, wo sich eine unregelmäßige Erhöhung der Trockenresistenz wahrnehmen läßt. Während sich nach Austrocknung in 90% rel. Lf. schöne Konvexplasmolyse beobachten läßt, tritt in 82% rel. Lf. als Merkmal einer plasmatischen Schädigung Konkavplasmolyse auf (vgl. Tafel 5, Abb. 13).

Bryaceae:

Mielichhoferia nitida var. *elongata*. Das Kupfermoos (vgl. Url 1956) wurde bei den Grubeneingängen in die Schwarzwand bei Hüttschlag in den Hohen Tauern direkt im Wasser gefunden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	o	o		+	+	+	+	+	+	7. VIII.
V	1	o	o				+	+	+	+	

Die Resistenz ist schwach; doch ist von *Mielichhoferia nitida* f. *typica* eine höhere anzunehmen, was durch die lebenden Zellen

in 60 und 48% rel. Lf. angedeutet wird. Biologisch scheint die Tatsache bemerkenswert, daß die *M. nitida* v. *elongata* extrem kätzchenförmige Beblätterung aufweist, was bei *M. nitida* f. t. nicht der Fall ist. Welch große Bedeutung der kätzchenförmigen Beblätterung zukommt, ist daraus zu ersehen, daß bei Versuchen mit Stämmchen mit mehreren Blättern selbst bei 6% rel. Lf. noch alle Blätter lebten, während beim einzelnen Blatt nicht die geringste Lebensspur festzustellen war.

Pohlia nutans ist allgemein vom Tiefland bis zur Schneegrenze weit verbreitet, im Wienerwald gerne in der Nähe von alten Buchen zu finden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	16. VI.

Die Resistenz ist mäßig und das Moos läßt sich auf Grund der ökologischen Beobachtungen in die Resistenzgruppe um *Bryum capillare* einordnen.

Pohlia polymorpha ist ein weitverbreitetes, auch Felsen bewohnendes Moos, besonders im alpinen Gebiet zu finden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	22. V.
P.....	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	

Die Moosproben wurden an einem Tag an verschiedenen, ziemlich feuchten Standorten gesammelt. Die Wuchsform war deutlich verschieden, doch verhielt sich die Trockenresistenz ganz gleich.

Pohlia cucullata siedelt gerne auf Sand und Schneeböden in den Alpen und wurde in großen Mengen unterhalb der Schwarzwand bei Hüttschlag in den Hohen Tauern gesammelt.

Es konnte keine merkbare Resistenz bei Verwendung der üblichen Kammern festgestellt werden, was der hygrophytischen Lebensweise voll entspricht.

Pohlia elongata ist eine in den Gebirgen an Erdbrüchen, Wegabhängen und ähnlichen Standorten häufig vorkommende Moosart.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0	
P.....	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	4. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		+	+	+	

Die Resistenz ist mäßig, aber höher als bei *Bryum capillare*. Dies könnte damit zusammenhängen, das *P. elongata* offenere

Standorte bevorzugt, womit es dauernd größeren klimatischen Änderungen ausgesetzt ist.

Pohlia Rothii. Diese *Pohlia commutata* nächstverwandte Art wurde in einem schönen Exemplar in der Nähe des Riesachfalles in den Niederen Tauern gesammelt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	+	+	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0

1. VIII.

Durch das Vorkommen auf einem Felsen ist die hohe Trockenresistenz durchaus verständlich, da auch hier wie bei *Pohlia elongata* die Möglichkeit einer direkten Sonnenbestrahlung gegeben war. Die starke Belichtung an diesem Standort ließ sich auch aus der purpurroten Farbe der Vakuole ableiten, die sich innerhalb einer Woche im Nordfenster völlig entfärbte.

Pohlia cruda wächst auf beschatteter neutraler Erde. Das untersuchte Material wurde auf feuchtem Sand auf Elba gesammelt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6
P.....	1	1	1	0	o	+	+	+	+	+
V	1	1	1	1	1	1	1	1	o	+

20. IV.

Die Resistenz ist als mäßig zu bezeichnen.

Pohlia Ludwigii wurde mit *P. cruda* auf Elba gesammelt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6
P.....	1	1	1	0	1	+	+	+	+	+

20. IV.

Die Resistenz ist der von *Pohlia cruda* ganz ähnlich.

Bei den Arten der Gattung *Pohlia* finden wir recht unterschiedliche Resistenzwerte, wie wir sie auch bei der Gattung *Bryum* feststellten und auch noch bei anderen *Eubryalen* beobachten werden können.

Mniobryum albicans ist auf feuchten Sand- und Tonböden, an quelligen Orten und in Gräben vom Tiefland bis ins Hochgebirge zu finden.

% rel. Lf.	97	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6
P.....	—		+	+	+	+	+	+	+	+	+
V 97%	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P.....	1	1	1			+	+	+	+	+	+

5. VII.
7. VII.
18. X.

Im Hochsommer ist die Resistenz äußerst gering. Bei Vortrocknung in 97% lebten sowohl in 97% als auch in 96% rel. Lf.

einige Zellen in der Blattbasis. Eine wesentlich höhere Resistenz besaß aber das Moos, als es mit Reif beschlagen gesammelt wurde, und es scheint hier die Kälte vielleicht als Ursache mitzuspielen.

Aulacomniaceae:

Aulacomnium palustre findet sich auf sumpfigen Waldwiesen und Torfmooren. Es bildet in den Tundren der Arktis einen wesentlichen Bestandteil der Moosvegetation.

% rel. Lf.	97	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VII.
V.....	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VII.
V 97%	1	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VII.
P.....	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	18. X.

Es war zu erwarten, daß die Resistenz sehr gering ist. Doch konnte bei Vortrocknung in 97% rel. Lf. eine niedrigere Resistenz gemessen werden. Wie bei *Mniobryum albicans* konnte bei einem Polster, der in unmittelbarer Nähe von letzterem gesammelt wurde, und dessen Blätter auch mit Reif beschlagen waren, eine höhere Trockenresistenz festgestellt werden.

Bartramiaceae:

Bartramia stricta ist ein atlantisch-mediterranes Moos und wurde auf Elba gefunden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	1	1	1	1	o	+	+	+	21. IV.

Das Moos besitzt eine mittelhohe Resistenz.

Philonotis calcarea bewohnt Kalkquellen und schwach saure Moore.

% rel. Lf.	97	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VII.
V.....	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
P.....	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	8. VII.
V 97%	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	

Die Resistenz ist sehr gering und nur in 97% rel. Lf. leben alle Zellen in der pr. Trs. Auch lassen sich die Zellen bei Vortrocknung in 97% rel. Lf. in ihrer Resistenz erhöhen. Auf das längere Leben der Basiszellen wurde bereits Seite 648 näher eingegangen.

Philonotis seriata kommt in kalkfreien Quellen und Bächen vor.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	2. VIII.
V	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	

Die Resistenz ist schwach, doch höher als bei *P. calcarea* und den folgenden. *P. seriata* wurde bei der Preintaler Hütte in den Niederen Tauern nie direkt im Wasser gesammelt, und es könnte damit die etwas höhere Resistenz zusammenhängen.

Philonotis tomentella findet sich an nassen Felsen und in Gebirgsmooren. Dieses Material stammt gleichfalls aus dem Gebiet der Preintaler Hütte und wurde im Wasser dieser Gebirgsquellen gesammelt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....				+	+	+	+	+	+	+	1. VIII.
V	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Bei dieser Art ergeben sich Hinweise auf die Bedeutung der Dauer der Austrocknung. Während nach 24 Stunden in 96% rel. Lf. noch ein Drittel der Zellen des Blattes in der Basis leben, sind nach 48 Stunden auch in der Blattbasis keine lebenden Zellen aufzufinden.

Philonotis caespitosa besiedelt Moore und Quellen vom Flachland bis 2300 m.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	10. VI.

Auch dieses Moos besitzt eine sehr geringe Resistenz.

Timmia *caespitosa*:

Timmia austriaca ist oft ein Bewohner schattiger, feuchter Höhlen oder Überhänge von 400 m aufwärts. Der Versuchsrasen stammte vom Gipfel des Mosermandels (2675 m – Niedere Tauern).

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0
P.....	1	0	0	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+		0	+	+	+

In seinem Resistenzverhalten zählt es zur Gruppe um *Bryum capillare*.

Hedwigiaceae:

Hedwigia albicans ist in wärmeren Tälern verbreitet und wächst auf kalkfreien Felsen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	25	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	+	+	VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Wie die Felsmoose im allgemeinen besitzt es eine hohe Resistenz, die sich bis zur vollen Austrocknungsfähigkeit steigern kann. Gegenüber anderen Xerophyten, vor allem den *Grimmiaceen*, hat es eine geringere Resistenz bei Wassersättigung, die vielleicht durch die höhere Niederschlagsmenge in den Alpentälern erklärt werden könnte.

Leucodon sciuroides findet sich zumeist an Bäumen, aber auch an Gestein.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+		27. IV.

Die hohe Resistenz entspricht dem epiphytischen Charakter.

Pterogonium gracile lebt auf kalkfreien Felsen, selten auch auf alten Bäumen, und wurde auf Elba gesammelt.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	o	o	20. IV.

Die hohe pr. Trs. läßt erwarten, daß dieses Moos in der Vts. voll austrocknungsfähig ist.

Climaciaceae:

Climacium dendroides ist ein Bewohner von Sumpfwiesen, moorigen Wäldern und im Gebirge auch auf Gestein zu finden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0	
P.....	1	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1. VI.
V	1	1	1	+	+					+			+	+	+	
P.....	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VII.
V	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0			+	+	+	

Die beiden Versuchspolster verhielten sich deutlich verschieden, obwohl beide aus einem Anmoor stammten. Die Resistenz ist mäßig. Während im Tiefland in den Sumpfwiesen die hohe Vts. kaum ökologische Bedeutung besitzen dürfte, ist dies für die in den Alpen auf Felsen lebenden Individuen anzunehmen.

Fontinalaceae

Fontinalis antipyretica wächst submers an Steinen und Holz in mehr oder weniger schnellfließenden Gewässern.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6		
P.....	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10. XI.
P.....	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VII.
V	1	+	+	+	+		+	+	+	+		

Die schwache Resistenz entspricht voll den ökologischen Anforderungen, liegt aber höher als bei vielen Hygrophyten der Moore.

Fontinalis squamosa wächst in kalkfreien Gewässern, besonders in Bergbächen, und ist in den Alpen seltener.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	.	+	+	+	+	2. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		+	+	+

Nach den bisherigen Ergebnissen zeigt sich hier ein vollständig abnormales Verhalten. Die Resistenz ist sehr hoch. Als Grund könnte man annehmen, daß der Wasserspiegel der Gebirgsbäche größeren Schwankungen unterworfen ist und dies, ähnlich wie bei *Fissidens crassipes*, eine höhere Resistenz zur Folge hat. Höfler fand dieselbe Erscheinung bei *Scapiana dentata*, wo sie aber wesentlich schwächer ausgeprägt war, und weist auf Zusammenhänge mit der Kälteresistenz hin. *Fontinalis squamosa* konnte über eine Woche vollständig lebend in 80% rel. Lf. gehalten werden, was eher für die erste Deutung sprechen würde. Zumindest verträgt *F. squamosa* nicht nur kurzfristige niedrige Luftfeuchtigkeiten, sondern auch länger andauernde Antrocknung in höheren Luftfeuchtigkeiten.

Neckeraceae

Neckera complanata ist auf Bäumen, seltener Felsen, weit verbreitet und bildet dort herabhängende Überzüge.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	5. X.
P...	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	+	+	+	30. IX.
P.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		+	+	23. VI.

Es zeigt die für Epiphyten übliche Resistenz in der pr. Trs. Der Wert vom 23. VI. stammt von einem Polster aus den Hainburger Bergen und liegt etwas höher als die beiden anderen.

Neckera crispa besiedelt in oft großen, herabhängenden Polstern Felsen und Bäume.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0		
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	+	+	+	5.	X.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		

Auch bei diesem Moos ist wieder die hohe Resistenz der Epiphyten zu finden, die an die vollständige Austrocknungsfähigkeit heranreicht. Es sei darauf hingewiesen, daß diese Epiphyten des Waldschattens, also mehr oder weniger mesophote Pflanzen, keine vollständige Trockenresistenz in der pr. Trs. besitzen, sondern diese Fähigkeit meist erst bei den polyphoten Moosen auftritt.

Hookeriaceae

Hookeria lucens bewohnt Waldböden der feuchten Bergwälder in den Mittelgebirgen und Voralpen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	30. IV.
P.....	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	6. V.
P.....	1	o	o			+	+	+	+	+	27. IX.

Die Resistenz ist mittelstark und das Moos ist in diesem Verhalten *Bryum capillare* an die Seite zu stellen. Nach Austrocknung treten die schon von B o r e s c h festgestellten Plasmastrukturen stärker hervor oder werden da überhaupt erst sichtbar. Es könnte sich aber ebenso um eine reine Wirkung des völligen Dunkels im Thermostaten handeln, da bei B o r e s c h besonders schöne Strukturen nach einer Dunkelheit zum Vorschein kamen.

Amblystegiaceae

Campylium Sommerfeltii var. *stragulum* wächst auf Kalk- und Mergelböden, auch am Grunde von Baumstämmen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	0	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	VI.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	o	1	0	0	+	

Die Resistenz ist als mäßig zu bezeichnen, die Vts. liegt jedoch höher als bei *Bryum capillare*.

Campylium stellatum kommt zahlreich in den verschiedensten Wiesenmooren vor.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	0	o		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VII.
V	+	+	+	+	+		+		o		+	+	+	+	+	+	

Die Resistenz ist sehr niedrig, und es ergeben sich bei Vortrocknung sehr eigenartige Verhältnisse. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die Blätter in 96% rel. Lf. schon Schädigungen aufweisen und daß beim Überführen in die höheren Konzentrationen nur einzelne Blätter mehr oder weniger am Leben bleiben. Auffällig ist nur, daß sich wieder in der Zone zwischen 26 und 6% rel. Lf. die meisten lebenden Zellen finden, in einer Zone, wo wir auch bei anderen Moosen nach einer deutlichen letalen Grenze noch lebende Zellen und auch Blätter finden. Zur Klärung dieser Frage müssen noch eingehende Versuche angestellt werden, und es sei auf den Versuch mit *Plagiothecium platyphyllum* verwiesen (s. Seite 626).

Campylium stellatum var. *radicans*. Dieses Moos wurde auf einem faulenden Baumstamm in einem feucht-schattigen Graben gefunden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	VII.
V	o					+	+	+	+			+	+	+	+	+	

Die Resistenz ist der *f. typica* annähernd gleich. Auch bei diesem Moos treten wieder lebende Zellen bei 15 und 6% rel. Lf. nach einer letalen Grenze auf. Auf das längere Leben der Basis bzw. Blattflügelzellen sei hier nur kurz hingewiesen (s. S. 648).

Platyhypnidium rusciforme ist ein in Forellenbächen vom Tiefland bis zur Waldgrenze verbreitetes Moos.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6							
P.....	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+							I. VII.
V	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+							

Die Resistenz ist schwach, ist aber höher als die von *Fontinalis antipyretica*. *P. rusciforme* bildet mit *Brachythecium rivulare* einen Moosverein der Spritzwasserzone, womit die Resistenzhöhe erklärt werden kann.

Acrocladium cuspidatum bewohnt Sumpfwiesen, feuchte Grasplätze, selten feuchte Felsen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0	
P.....	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VII.
V	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	o			+	+	+	

Die Resistenz ist mittelstark und ähnelt sehr jener von *Climacium dendroides*. Für den Standort ist sie höher als man erwarten würde.

Scorpidium scorpidioides findet sich in stehenden Gewässern und besitzt eine weite Verbreitung.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6											
P.....	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14. VI.
V	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Auch hier ist die Resistenz als schwach zu bezeichnen, liegt aber höher als man für wasserbewohnende Moose gewärtigen würde.

Calliergon stramineum ist meist zwischen *Sphagnum* in Hoch- und Übergangsmooren zu finden. Es besitzt keine in meinen Versuchsreihen feststellbare Resistenz.

Drepanocladus uncinatus kommt auf Baumstrünken, kalkarmen Felsen, selten in Sümpfen vom Tiefland bis ins Hochgebirge vor und bildet in den Moostundren der subarktischen und arktischen Regionen einen der wichtigsten Bestandteile.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0						
P.....	1	1	1	o	o	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o		+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Es weist eine mittelstarke Resistenz ähnlich *Bryum capillare* auf und zeigt gute Übereinstimmung mit den standortlichen Verhältnissen.

Brachytheciaceae

Brachythecium rivulare ist ein in Quellen und Bächen weitverbreitetes Moos und bildet dort mit *Platyhypnidium rusciforme* einen Verein der Spritzwasserzone (Herzog 1943).

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0						
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0			+	+	+						7. VII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1									

Die Resistenz ist sehr hoch, und einzelne Zellen weisen volle Austrocknungsresistenz auf.

Eurhynchium striatum bewohnt guten Waldboden und bildet mit *Mnium undulatum* einen Moosverein im Buchen- und Tannenwald, aber auch im *Piceetum*, wie bei Golling im Land Salzburg (Herzog - Höfler 1944).

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0						
P, V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						27. IV.

Es besitzt zumindest um diesen Zeitpunkt eine volle Austrocknungsresistenz und ist vielleicht eines der wenigen Waldmoose, die eine derartig hohe Resistenz aufweisen.

Eurhynchium speciosum findet sich in Auwäldern und auch an nassen Felsen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6										
P.	1	0	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11. VII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	+								

Es kann zu den Moosen mit mittelstarker Resistenz gezählt werden. Auf das Verhältnis der Resistenz zwischen Stengel- und Astblättern wurde bereits auf Seite 648 eingegangen.

Rhynchostegiella pallidirostra wächst an warmen Felsen im Alpenvorland.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0				
P.	1	1	1	o	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	+	+	+				VI.

Die Resistenz steht mit den etwas trockeneren Standorten in vollem Einklang, und es dürfte bei Vortrocknung in 82% rel. Lf. eine volle Austrocknungsfähigkeit zu erreichen sein.

Cirriphyllum cirrosum wächst in feuchten Klüften und beschatteten Kalkwänden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0				
P.	1	1	0	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	o	o	0	0	+	+	+				

Mit seiner mittelstarken Resistenz entspricht es voll der *Bryum-capillare*-Gruppe.

Entodontaceae:

Pleurozium Schreberi ist auf ± feuchtem Wald-, Moor- und Heideboden weit verbreitet.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0				
P.	1	1	1	1	1	1	1	0	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+				

Dieses Moos scheint eine sehr hohe Trockenresistenz zu besitzen, doch läßt die geringe Reaktion auf Antrocknung eine überhöhte pr. Trs. annehmen.

Plagiotheciaceae:

Plagiothecium undulatum ist eines der schönsten Moose und wächst auf gleichmäßig feuchtem Humus, Sand und Ton, besonders in den Fichtenwäldern der Gebirge.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1		o	0	+	+	+	+	+	

Es zeigt unter den *Plagiothecien* die niederste Resistenz; die hohe Härtungsmöglichkeit scheint mir in diesem Fall ökologisch nicht von Bedeutung zu sein, denn wird ein solcher Rasen nicht immer stark feucht gehalten, treten binnen kurzem Trockenschäden auf.

Plagiothecium platyphyllum ist in Laubwäldern oft in der Nähe von Buchen zu finden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3		1	02	0	
P.....	1	1	0	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14. VI.
V	1	1	1	1	1	1		0		o							+
P.....	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VIII.
V	1	1	1	0		0	0		+			o	+	+	+	+	
P.....	1	1	1	1	o	.	+	.	o	+	+	+	+	+	+	+	5. V.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0			

Diese Art erreicht schon eine höhere Resistenz, die ungefähr *Bryum capillare* entspricht. Sie dürfte bereits auf geringe Feuchtigkeitsunterschiede reagieren, da sie am Ostabhang des Wienerwaldes fehlt, hingegen am Mondsee in einem atlantisch beeinflussten Buchen-Tannenwald und bei Hainburg in einem feuchten Tal in der Nähe von alten Buchenstämmen massenhaft auftritt. Sowohl bei Hainburg wie am Mondsee konnte an den Fundstellen keine *Pohlia nutans* festgestellt werden, die an den Stellen, wo *Plagiothecium platyphyllum* fehlt, mit anderen, mehr trockenresistenten Plagiothecien, insbesondere *Pl. neglectum*, vorkommt. Außer der Feuchtigkeit werden aber noch andere klimatische Faktoren eine Rolle spielen. Den niedersten Wert zeigt der Polster vom 7. VIII. aus der Gegend der Preintaler Hütte, der am Grunde eines überrieselten Silikatfelsens gefunden wurde.

Plagiothecium silvaticum bewohnt Waldhumus, aber auch Felsen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	0	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	17. V.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1			
P.....	1	1	1	o	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6. VI.
V	1	1	0	1	+					0	0	0	+		+	+	

Die Resistenz ist *Pl. platyphyllum* zumindest im ersten Versuch ganz ähnlich. Der Versuch vom 6. VI. zeigt starke Unregelmäßigkeiten, deren Gründe nicht näher erklärbar sind.

Plagiothecium neglectum wächst im Wienerwald ziemlich häufig in der Nähe von Buchen, ist aber nicht darauf beschränkt. Es nimmt die trockensten Standorte der untersuchten Plagiothecien ein.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	10. VII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+

Die Resistenz ist als hoch zu bezeichnen. Sie verhält sich ähnlich *Dicranum scoparium* und zeigt vollständige Übereinstimmung mit den ökologischen Ansprüchen.

Plagiothecium denticulatum s. str. wächst auf morschem Holz und sauren Waldböden.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11. V.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0				+	+	+	
P.....	1	0		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6. VI.
P.....	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1. VIII.
V	1	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1. VIII.

Hier stehen sich zwei Werte gegenüber. Der wenig resistente Polster fällt aus dem allgemeinen Verhalten der Plagiothecien heraus. Er stammte aus Kuhritten einer Sumpfwiese bei der Preintaler Hütte, wo die Art sehr zahlreich zu finden war. Auffällig ist, daß auch *Pl. platyphyllum* aus der Nähe der Preintaler Hütte eine sehr niedere Resistenz besaß.

Plagiothecium succulentum findet man besonders in Erlenerbrüchen, aber auch direkt am Schaft alter Buchen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	16. IV.
P.....	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	9. X.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	0	+	12. XI.

Die Resistenz ist zwar etwas höher als bei *Pl. undulatum*, doch ist es eines der feuchtigkeitsliebenden *Plagiothecien*.

Plagiothecium Roeseanum kommt in Wäldern an schattigen Wegabhängen an ähnlich trockenen Standorten wie *Pl. neglectum* vor.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0			+	+	+	

Dem Biotop entsprechend ist die Resistenz hoch.

Wir finden also innerhalb einer Familie bei allgemein hoher Resistenz mit weiten Amplituden zwischen pr. Trs. und Vts. doch noch Abstufungen der Trockenresistenz, die das ökologische Verhalten jeder Art bzw. der Arten zueinander widerspiegeln.

Hypnaceae

Hypnum incurvatum stammte von einem feuchten, stark beschatteten Holz.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P...	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6. V.

Ähnlich wie bei den Bewohnern feucht-schattigen Holzes ist die Resistenz sehr gering.

Rhytidiaceae

Rhytidiadelphus triqueter ist ein sehr gemeines Moos auf Wiesen, Wald und Heide.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	1	1	1	0		+	+	+	17. X.
P.....	1	1	1	1	1	o		+	+	+	27. IV.
V	1	1	1	1	1	o		+	+	+	

Die pr. Trs. liegt hoch, und das Moos reagiert auf eine An-trocknung in 96% rel. Lf. nicht. Da die pr. Trs. aus Herbst und Frühjahr stammen, ist ein Zusammenhang zwischen hoher pr. Trs. und Kälteresistenz kaum anzunehmen, und es handelt sich um eine Arteigenschaft.

Rhytidiadelphus squarrosus findet sich häufig auf Wald- und feuchten Magerwiesen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		+	+	+	27. IV.
P.....	1	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				+	+	+	+

Allem Anschein nach handelt es sich hier wieder um eine jahreszeitliche Schwankung der pr. Trs., doch ist eine Untersuchung daraufhin notwendig. Ansonsten ist die Resistenz mäßig.

Rhytidiadelphus loreus wächst auf dauernd feuchtem, saurem Humus und ist in den Bergwäldern ziemlich häufig. Herzog vermutet eine atlantische Verbreitung.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0		
P....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	3. VIII.
V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		o	+	+		

Die Resistenz ist hoch und entspricht den ökologischen Anforderungen.

Polytrichum juniperinum siedelt auf meist trockenem Boden, bei zunehmender Austrocknung von Hochmooren löst es *P. strictum* an den verheideten, verhältnismäßig feuchteren Stellen ab, während *P. piliferum* dort die trockensten Standorte einnimmt.

Es lassen sich bei Austrocknung keine Schädigungen feststellen, und das Moos ist also voll austrocknungsresistent. Dies entspricht nicht nur den oben angeführten ökologischen Beobachtungen, sondern auch im Buchenwald tritt dieses Moos an den lichtereren Stellen auf, während *P. attenuatum* meist schattigere Plätze bevorzugt.

Isolierte Familien.

Diphysciaceae:

Diphyscium sessile wächst gerne an feuchten Grabenrändern, Wegabhängen, besonders auf Rohhumus.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	02	0	
P.....	1	0	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11. V.
V	1	1	1	1			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
P.....	1	0	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7. VIII.
V	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	o	0	+	+	+	+	

Die Moosprobe von der Ebene besitzt eine schwache Trockenresistenz am 11. V., während die var. *alpinum*, die öfters bei Hüttenschlag an der Schwarzwand gefunden werden konnte, eine höhere Resistenz aufweist. (7. VIII.)

Georgiaceae

Georgia pellucida bewohnt in den Voralpen beinahe ausschließlich faule Baumstrünke, nackten Torf, doch wächst es in den deutschen Mittelgebirgen auch auf Sandstein, einem stark wasserhältigen, feinkörnigen Felsen.

% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	
P.....	1	1	1	o	+	+	+	+	+	+	30. III.
P.....	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	18. X.
P.....	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	13. V.
V	1	1			+	+	+	+	+	+	

Die Trockenresistenz ist ziemlich niedrig und verhält sich wie bei den Moosen der Flachmoore. Auch hier ist der Wert vom 30. III. höher als im Oktober und Mai.

Schistosegaceae:

Schistostega osmundacea ist der einzige Vertreter dieser Familie und wächst in feuchten, lichtarmen Felsklüften gerne auf feuchtem Sand, aber auch auf anderem Substrat.

In den angewendeten Luftfeuchtigkeitsstufen (96—6%) konnte keine lebende Zelle gefunden werden. Eine volle Austrocknungsfähigkeit, wie sie Gaisberg und Fink (1926) zu finden glaubten, ist kaum anzunehmen.

Sphagnaceae

Es wurden *Sphagnum compactum*, *magellanicum* und *subsecundum* eingehend untersucht, und zwar sowohl in 96% als auch in 97% rel. Lf. Es gelang aber nicht, in diesen Konzentrationen eine lebende Zelle festzustellen. Zur Erfassung der sicher vorhandenen, aber auch abgestuften Resistenz wird man auf die Versuchsanordnung von Renner (1932) zurückgreifen müssen.

XII. Austrocknungsresistenz und allgemeine Ökologie.

An Hand der in den vorhergehenden Kapiteln dargestellten Ergebnisse soll nun versucht werden, die Beziehungen der Trockenresistenzschwellen zu den klimatischen Bedingungen des Standortes aufzuzeigen und daraus die Bedeutung dieser für die Verbreitung der Moose abzuleiten.

Schon bei der Behandlung der Gattung *Bryum* wurde auf die Unterschiede der Trockenresistenzschwellen bei einzelnen Arten hingewiesen, wobei sich mit ansteigender Trockenheit des Standortes eine ansteigende Trockenresistenz nachweisen ließ. Das gesamte Vergleichsmaterial ergibt nachfolgendes Bild:

Die Resistenzschwellen von Moosen, die an nassen Standorten, wie Mooren, Sumpfwiesen, Bächen und Quellen, wachsen — es seien als Beispiele *Bryum ventricosum*, *Br. bimum*, *Br. Schleicheri*, *Philonotis sp.*, *Calliergon stramineum*, *Mnium cinclidoides* und *Sphagnum sp.* genannt —, besitzen mit wenigen Ausnahmen, auf die noch später eingegangen wird, niedrige Resistenzschwellen. Zwischen pr. Trs. und Vts. bestehen oft gar keine oder nur sehr geringe Unterschiede, und manchmal liegt die Vts. niedriger als die pr. Trs.

Die Trockenresistenzschwellen von Moosen trockener und trockenster Standorte, die oft prallem Sonnenlicht ausgesetzt sind, sind wesentlich höher. Sie besitzen eine völlige Austrocknungsresistenz, und zwischen pr. Trs. und Vts. ist kaum ein Unterschied

vorhanden. Zu diesen Moosen zählen *Syntrichia ruralis*, ein Großteil der Grimmiaceen und viele andere.

Die Mehrzahl der Laubmoose aber, die auf den feuchten oder auch mehr trockenen Standorten des Waldes wachsen und im großen und ganzen als mesophot zu bezeichnen sind, besitzen ein ganz charakteristisches Resistenzverhalten. Die pr. Trs. liegen manchmal sehr niedrig, meist aber um 72% rel. Lf. Ihnen stehen sehr hohe Vts. gegenüber, die um 6% und darunter zu beobachten sind.

Als Beispiele können beinahe alle *Mnium*-Arten herangezogen werden, als besonders kennzeichnend möchte ich aber *Bryum capillare* herausgreifen. Die große Amplitude zwischen den beiden Schwellen ermöglicht diesem Moos auch das Vorkommen an Standorten, die zeitweilig geringeren oder selbst größeren Dürreeinwirkungen ausgesetzt sind.

Allgemein wird unter den Pflanzen zwischen Xero-, Meso- und Hygrophyten unterschieden.

Als Xerophyten werden Pflanzen trockener und trockenster Standorte bezeichnet. Sie können die Resistenz gegen ungünstige klimatische Einflüsse auf ganz verschiedene Weise erreichen, und während man eine Zeitlang den Begriff Xerophyt nur auf die Pflanzen anwenden wollte, die mit denselben vegetativen Organen nach der Dürreperiode ihr Leben fortsetzen, gab H u b e r (1938) dem Begriff eine weitere Fassung und unterschied innerhalb dessen 7 Typen. Der letzte unter diesen stellt die austrocknungsresistenten Pflanzen dar, und wir haben hier alle jene Moose einzuordnen, die eine völlige Trockenresistenz besitzen und diese schon in der pr. Trs., wie die *Grimmiaceen* oder *Syntrichia ruralis*, erreichen.

Das gegenteilige Extrem bilden die Hygrophyten, die in einer dauernd sehr feuchten Atmosphäre leben. Hierher sind die Moose der Moore, Sümpfe und Quellen, aber auch jene des tiefschattigen Waldes zu rechnen, sofern sie auf nassem, faulendem Holz (*Georgia pellucida*) oder Sandstein (*Fissidens pusillus*) wachsen. Sie alle lassen sich durch ihre sehr niedrige Trockenresistenz leicht von den Xerophyten unterscheiden.

Für jene Pflanzen, die den Bereich zwischen diesen beiden extremen Standorten einnehmen, ist es üblich, als Sammelnamen den Begriff Mesophyten anzuwenden, wenn auch hiedurch nichts Wesentliches ausgesagt wird. Bei den Laub- und auch bei den Lebermoosen ist es infolge des den meisten Thallophyten eigenen hydrolabilen Wasserhaushaltes möglich, eine Charakteristik für die Mesophyten durch das Trockenresistenzverhalten zu geben. Bei *Bryum capillare* und vielen anderen Moosen der eurasiatischen

Wälder, also sicheren Mesophyten — denn ihr Standort ist weder als feucht noch als sehr trocken zu bezeichnen —, ist die pr. Trs. niedrig, während die Vts. (nach Antrocknung in 96%) vollständige Austrocknungsfähigkeit erreichen kann. Damit besitzen diese Moose einerseits Eigenschaften der Hygrophyten, die ihnen ermöglichen, auch in feuchteren Jahreszeiten und in der Nacht ähnlich wie diese zu reagieren; andererseits sind sie den Hygrophyten in dem Moment überlegen, wo eine kürzere oder längere Dürreperiode eintritt, da sie sich infolge ihrer äußerst rasch beeinflussbaren Trockenresistenz dem Verhalten der Xerophyten nähern. In einer schematischen Darstellung (Tabelle 18) seien die Trockenresistenzmerkmale der Hygro-, Meso- und Xerophyten, wie sie aus Tabelle 17 abstrahiert werden können, zusammengefaßt.

Tabelle 18.

Zusammenfassung der Trockenresistenzmerkmale.

	Primärschwelle	Vts.	Amplitude
Hygrophyt	niedrig (— 82%)	niedrig	o — gering
Xerophyt	hoch	hoch	gering — o
Mesophyt	niedrig-mittelhoch	hoch	groß

Finden sich diese Typen nur bei den Laubmoosen oder ergeben sich auch bei den Lebermoosen Anhaltspunkte für ihr Auftreten. Durch die Untersuchungen Höflers (1950) über die Trockenhärtung des Protoplasmas an den Lebermoosen *Metzgeria conjugata*, *Lophozia barbata* und *Pedinophyllum interruptum* kann diese Frage beantwortet werden. Alle drei Lebermoose sind auf Grund ihrer Standorte als Mesophyten anzusprechen. *Metzgeria conjugata* bildet mit *Plagiochila asplenoides* ebenso wie *Lophozia barbata* mit *Ctenidium molluscum* einen mesophoten, *Pedinophyllum interruptum* einen oligophoten Moosverein (Herzog-Höfler 1944). Sie wachsen an mehr oder weniger feuchten Stellen und unterliegen in den sommerlichen regenarmen Perioden der Austrocknung. Bei *Metzgeria conjugata* stellte Höfler eine Steigerung der Resistenz von 71% auf 6%, bei *Lophozia barbata* von 25% auf 1% fest und bei *Pedinophyllum interruptum* schwanken die Werte zwischen 60% und 36% rel. Lf. Nach einer Verweichlichung einer Probe von *Pedinophyllum interruptum* mit einer vitalen Schwelle bei 36% infolge Regens, trocknete Höfler Stämmchen 48 Stunden in 87% vor und erhielt dieselben Resistenzschwelle, wie nach der Trockenperiode. Höfler beendete die Diskussion der Ergebnisse seiner damaligen Untersuchungen mit folgenden Sätzen: „Gewisse Kleingesellschaften sind als wohl-

Tabelle 17.

Zusammenfassung der Austrocknungsschwellen einiger Moose verschiedener Standorte.

Erklärung: 1 = Primäre Trockenresistenz; die Blätter leben ganz.

- = Resistenzerhöhung nach Vortrocknung, d. h. Amplitude zwischen primärer Trockenresistenzschwelle und Vortrocknungsschwelle.

+ = Es leben selbst nach Vortrocknung keine oder nur wenige Zellen.

% rel. Lf.	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	5	0
<i>Schistostega osmundacea</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Spagnum</i> sp.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bryum Schleicheri</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bryum bimum</i>	1	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aulacomnium palustre</i>	1	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Philonotis calcarea</i>	1	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Campylium stellatum</i>	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fontinalis antipyretica</i>	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Philonotis seriatata</i>	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bryum ventricosum</i>	1	1	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bryum Duvalii</i>	1	1	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dicranum Bergeri</i>	1	1	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plagiothecium undulatum</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Scorpidium scorpioides</i>	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Georgia pellucida</i>	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dicranodontium denudatum</i>	1	1	1	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Mnium rostratum</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eurhynchium speciosum</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Mnium marginatum</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Climacium dendroides</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Acrocladium cuspidatum</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Plagiothecium silvaticum</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Bryum caespititium</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Plagiothecium platyphyllum</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+

gefügte soziologische Vegetationseinheiten erfaßbar, worin die Lebermoose mit härtungsfähigem Plasma eine leitende Rolle spielen. Die *Metzgeria conjugata-Plagiochila*-Gesellschaft, *Ctenidium molluscum-Scapania aspera*-Gesellschaft, *Ctenidium molluscum-Lophozia barbata*-Gesellschaft können in steigendem Maße solche Biotope bewohnen, die im feuchten Großklima am Alpennordrand den größten Teil des Jahres den Moosen genug Feuchtigkeit zu aktiver Lebenstätigkeit bieten, mikroklimatisch aber für kurze Zeiten einer mehr oder minder weitgehenden Austrocknung ausgesetzt sind. Hier sind die resistenten oder zur zeitweiligen Resistenzerhöhung befähigten Arten im Vorteil im Kampf um den Raum. Viele andere Lebermoose mit trockenempfindlichen Plasma (*Aplozia riparia*, *Lophozia Mülleri*) kommen an feuchten Orten mit ausgeglichenem Mikroklima zur Dominanz, sind aber von Standorten, die auch nur vorübergehend trockener werden, durch ihre Plasmakonstitution grundsätzlich ausgeschlossen. Als härtungsfähig haben sich unter den geprüften Kalkmoosen die mesophilen Arten *Pedinophyllum interruptum* und *Lejeunea cavifolia* erwiesen.“

Dieselben Resultate brachten die Untersuchungen von Clausen (1952). Sie konnte die Ergebnisse Höflers über die Trockenhärtung nicht nur bestätigen, sondern an zahlreichen Arten erneut nachweisen. Alle diese sind aber auf Grund ihrer Standorte zu den Mesophyten zu zählen.

Sie fand außerdem, genau wie Höfler (1946), der bei einer Vortrocknung von *Calypogeia Neesiana* in 90% keinen Erfolg hatte, bei den Lebermoosen feuchter Standorte keine Veränderungen der Trockenresistenz während der Sommermonate. Auch die Hygrophyten der Lebermoose zeigen also ein ähnliches Verhalten.

Von xerophytischen Lebermoosen untersuchte Höfler eingehend *Madotheca platyphylla* und konnte weder an feuchten Standorten noch bei einer Verweichlichung durch Kultur eine niedrigere Trockenresistenz feststellen. Gleiches deutet auch Clausen (1952) an.

Bei den Laubmoosen wurden mit Ausnahme von *Bryum pendulum* (s. S. 637) keine Versuche an kultivierten Xerophyten durchgeführt, doch finden sich bei Ochi (1952 a), vor allem aber bei Lange (1955), einige diesbezügliche Ergebnisse. Lange untersuchte die Verweichlichung der Hitzeresistenz an den zwei submediterranen Arten, wie *Leptodon Smithii* und *Pleurochaete squarrosa*, und er konnte bei jenem nach 1½ Monaten, bei diesem nach 4 Monaten Kultur keine Verweichlichung der Trockenresistenz

feststellen. Dagegen konnte er bei zwei, auch vollständige Austrocknung vertragenden Moosen, nämlich *Barbula gracilis* und *Ctenidium molluscum*, sehr bald eine Verweichlichung der Trockenresistenz beobachten. Während *Barbula gracilis* entsprechend den doch trockeneren Standorten gegenüber *Ctenidium molluscum* nach 3 Wochen starke Schädigungen zeigte, nach 8 Wochen vollständig getötet wurde, besaß *Ctenidium molluscum* schon nach 4 Wochen keine völlige Trockenresistenz mehr.

Es scheint also denkbar, daß bei den Xerophyten als Charakteristikum ihrer plasmatischen Trockenresistenzigenschaften die äußerst geringe Möglichkeit, meist aber die Unmöglichkeit einer Verweichlichung der Trockenresistenz durch Kultur oder andauernden Regen hinzutritt. Die Mesophyten besitzen dagegen nur eine mehr oder minder vorübergehende vollkommene Austrocknungsfähigkeit.

Auch bei den Lebermoosen lassen sich also Hygro-, Meso- und Xerophyten in derselben Art und Weise wie bei den Laubmoosen in ihrem Trockenresistenzverhalten charakterisieren.

Wie so oft, stimmt auch dieses Schema nicht immer mit den in der Natur gefundenen Tatsachen überein, und es gibt einige Ausnahmen, ohne daß die Gründe für das andere Verhalten vorerst bekannt wären. So finden wir stark resistente Arten im Wasser. Der umgekehrte Fall, daß xerophytische Moose eine niedere Resistenz aufweisen, ist bei poikilohydreren Pflanzen nicht möglich. Nur bei den Mesophyten finden sich auch weniger resistente Arten, wie in der Gattung *Funaria*. Zuerst wenden wir uns aber den stark resistenten Arten der Hygrophyten zu, zu denen *Fontinalis squamosa*, *Brachythecium rivulare* und *Fissidens crassipes* zu rechnen sind. Die beiden letztgenannten leben in Bächen, und man kann sie je nach Jahreszeit teils über, teils unter dem Wasser finden. *Brachythecium rivulare* bildet mit *Platyhypnidium rusciforme* einen Verein der Spritzwasserzone (Herzog 1944). Diese Moose sind also sehr starken Dampfdruckschwankungen ausgesetzt, welche die hohe Resistenz durchaus erklären. Bei *Fontinalis squamosa* läßt sich etwas Ähnliches denken, zumal sie in Bergbächen vorkommt. *Fontinalis antipyretica* zeigt aber eine auch für Hygrophyten, die dauernd im Wasser leben, relativ hohe Resistenz. Auch Höfler (1950) fand bei *Scapania dentata*, die submers wuchs, eine höhere Trockenresistenz, als im Hinblick auf die sonstigen Zusammenhänge zwischen Resistenz und Standort zu erwarten wäre. Höfler zog Zusammenhänge mit der Kälteresistenz in Betracht, die nach Molisch (1897), Åkermann (1927), Iljin, Levitt (1951) und neuerdings Pisek und Larcher (1954) auf

ähnlichen plasmatischen Grundlagen beruhen. Doch wächst *Scapania dentata* nicht immer submers, sondern auch auf nassen Böden, und hiezu ist eine höhere Trockenresistenz notwendig.

Zu den Hygrophyten zählt auch *Dicranum Bergeri*. Es fällt bei meinen Versuchen keineswegs aus dem Rahmen heraus. Es zeigte zwei gleich hohe Trockenresistenzschwellen. L a n g e (1955) hat aber bei diesem Moos eine völlige Austrocknungsresistenz auffinden können. Da die Versuche von L a n g e annähernd zur selben Zeit wie die meinen durchgeführt wurden, ist nur ein methodischer Unterschied zur Erklärung heranzuziehen. L a n g e (1955) verwendete bei seinen Versuchen auch eine im übertragenen Sinn noch sanftere Antrocknung, indem er die Polster befeuchtete und dann an der Luft antrocknen ließ, bevor er sie einer Austrocknung über P_2O_5 unterwarf. Dies deutet darauf hin, daß eine Vortrocknung in 96% rel. Lf. nicht immer die richtige Feuchtigkeitsstufe ist, in der eine Reaktion des Plasmas eben noch oder gerade schon stattfindet. Gerade darin scheinen sich die Hygrophyten von den Mesophyten zu unterscheiden. Die hohe Resistenz von *Dicranum Bergeri* in den Untersuchungen von L a n g e ist als eine genotypische im Sinne S t o c k e r aufzufassen, wie die des Farnes *Trichomanes radicans*, der, obwohl er ein Wasserbewohner ist, eine völlige Austrocknungsresistenz besitzt, die seinen nächsten Verwandten aus ökologischen Gründen zukommt (M o n t f o r t und H a h n 1950).

Während die in meinen Versuchen erfaßten Resistenzschwellen die ökologischen Ansprüche von *Dicranum Bergeri* voll wiedergeben, ist dies bei *Funaria hygrometrica* nicht der Fall. Dieses Moos, das auf mäßig feuchten, oft vielleicht trockeneren Standorten als *Bryum capillare* vorkommt, weist in diesen Untersuchungen eine besonders geringe Resistenz auf, die aller Wahrscheinlichkeit nach nicht der tatsächlich vorhandenen entsprechen kann. Wohl kann die spatelförmige Blattform und das oft knospenförmige Zusammenlegen der Blätter als Wasserspeicher dienen, doch dürfte dies zu wenig sein. Auch die nächsten untersuchten Arten dieser Familie weisen eine niedrige Resistenz auf. I r m s c h e r stellte ebenfalls eine geringe Resistenzdauer bei diesen Moosen fest, doch konnte er z. B. *Funaria hygrometrica* auch über konzentrierter Schwefelsäure 4 Wochen am Leben erhalten. Wahrscheinlich ist bei den *Funariaceae*, die größtenteils auf Frischerde vorkommen, die Trockenresistenz besonders labil und erlangt nur bei sanfter Vortrocknung die von I r m s c h e r festgestellte Höhe. Orientierende Versuche führten aber zu keinem Erfolg.

Eine besondere Stellung im Resistenzverhalten nehmen unter den Moosen die Epiphyten ein. Sie stellen, ähnlich wie *Polytrichum*

attenuatum oder die *Dicranaceen* auf der Erde, auf den Bäumen unserer Breiten hinsichtlich der Trockenresistenzhöhe den Übergang zu den Xerophyten dar. *Neckera complanata*, die gerne in feuchteren Wäldern auf Bäumen, seltener aber auch auf Fels vorkommt, besitzt erst nach Vortrocknung eine völlige Austrocknungsresistenz, wogegen die pr. Trs. zwischen 2 und 0,5% rel. Lf. schwankt. Die Epiphyten können kaum mit einer Wasserzufuhr aus der Unterlage rechnen, wie die auf dem Boden wachsenden Moose. Dies wirft die Frage auf, ob die Höhe der Austrocknungsresistenz nicht von der Art der Wasserversorgung abhängig sei, und die Bodenmoose daher eine geringe, die Epiphyten eine hohe Resistenz besitzen.

Die Wasseraufnahme aus der Atmosphäre soll hier nicht näher behandelt werden (Müller 1909, Plantefel 1927, Mägdefrau 1931 und Ochi 1952 a), wogegen die Untersuchungen von Buch (1945, 1947) und Zacherl (1954) über die Bedeutung der äußeren kapillaren und inneren plasmatisch-membranösen Wasserleitung von Interesse sind. In bezug auf ihre Wasserleitung unterschied Buch bei den Moosen 3 Gruppen, nämlich die exo-, endo- und mixohydre. Der endohydre Typ ist am besten bei *Polytrichum* und *Mnium* ausgebildet, also Moosen mit hoher Austrocknungsresistenz, während der exohydre bei Moosen mit geringer Resistenz anzutreffen ist, wie bei *Sphagnum*. Obwohl die Geschwindigkeit der Wasserleitung im Zentralstrang von *Polytrichum commune* an die Werte im Holz von Bäumen heranreicht, ist sie ohne Herabsenkung der Transpiration doch zu gering, um einen ausreichenden Schutz gegen niedere Luftfeuchtigkeit darzustellen, da ja auch die obersten Bodenschichten, aus denen das Wasser stammt, sehr bald der Austrocknung unterliegen². Neben der Wasserleitung ist die kapillare Speicherung für die Wasserversorgung einiger Moose besonders wichtig (Mägdefrau u. Wutz 1951). Bei *Leucobryum glaucum* konnte ich bei orientierenden Versuchen eine geringere Resistenz feststellen, als für Moose ähnlicher Standorte zu erwarten wäre. Es besitzt aber die Fähigkeit zu großer Wasserspeicherung. Im allgemeinen scheinen aber alle, mehr oder weniger gut ausgebildeten, Möglichkeiten der Wasserversorgung keinen großen Einfluß auf die Höhe der Austrocknungsresistenz zu besitzen, sondern sie wirken sich auf die Dürre-resistenz aus, wo zu einer geringen Luftfeuchtigkeit noch der Zeitfaktor hinzutritt.

Wie wesentlich dieser Zeitfaktor für die Verbreitung von Moosen werden kann, zeigen die Versuche von Romose (1940).

² Es sei darauf hingewiesen, daß Boas (1914) bei Feuchtkultur an mesophytischen Moosen die Rückbildung des Zentralstranges beobachten konnte.

Er prüfte die Stoffwechselproduktion von *Homalothecium sericeum* unter anderem auch nach Austrocknung über CaCl_2 . Nach einer $2\frac{1}{2}$ monatigen Austrocknung erfolgt eine Restitution auf die normale Assimilationstätigkeit innerhalb von 8 Tagen, wogegen bei einer $4\frac{1}{2}$ monatigen Austrocknung zwei andere Moosrasen zuerst eine stark überhöhte Atmung, die bis zum 3. Tag andauerte, aufwiesen. Im Laufe der folgenden Tage erfolgte eine langsame Bräunung der Polster. Obwohl also beide Polster die Austrocknung überdauerten, konnte das einer $4\frac{1}{2}$ monatigen Austrocknung ausgesetzte Moos seine hierbei erlittenen Schädigungen nicht mehr restituieren und ging zugrunde. Trotzdem hat sich dann der Polster nach mehreren Wochen aus Initialzellen wieder regeneriert³.

Dieses Verhalten von *Homalothecium sericeum* wirft nun die Frage auf, ob die von mir festgestellten Trockengrenzen von den Mesophyten überhaupt erreicht werden, d. h. ob der Plasmolyse-eintritt hier wirklich etwas über den Lebenszustand aussagt. Denn bei beiden Rasen von *Homalothecium sericeum*, also sowohl bei dem $2\frac{1}{2}$ als auch bei dem $4\frac{1}{2}$ Monate ausgetrockneten, sind am ersten Tag die Zellen sicher plasmolysierbar gewesen, obwohl der eine Polster nicht mehr für längere Zeit lebensfähig war. Durch die Untersuchungen von Lange (1955) ist es leicht, die Frage zu beantworten. Lange stellte für viele Mesophyten völlige Austrocknungsresistenz fest, die bei einer Antrocknung in 96% nicht erreicht wurde, wie z. B. bei *Plagiothecium denticulatum*, *Dicranum Bergeri* u. a. Er prüfte aber die Vitalität nicht durch Plasmolyse, sondern durch die Kultur der Moose in Petrischalen. Damit sind die mit Plasmolyse ermittelten Lebensgrenzen tatsächlich vorhanden, denn sonst könnte *Plagiothecium denticulatum* bei Lange nicht weiterwachsen.

Sind nun derartig hohe Resistenzgrenzen von tatsächlicher Bedeutung, d. h. treten derartig niedrige Luftfeuchtigkeiten am Standort eines Moores überhaupt auf? Clausen (1952) hat die Beziehungen zwischen Standortsfeuchtigkeit und Austrocknungsresistenz bei Lebermoosen untersucht. Sie führte mikroklimatische Messungen durch und verglich süd- und nordexponierte Standorte mit niedrigem und hohem Bewuchs. An einem sandigen Standort stellte sie an den heißesten Sommertagen in den Mittagsstunden 26—32% rel. Lf. fest. Wesentlich scheint aber dabei zu sein, daß die Luftfeuchtigkeit in der Nacht wieder auf 100% ansteigt. Es treten hier also ganz beträchtliche Schwankungen der rel. Lf. auf, die ebenso bei der Temperatur nachzuweisen waren. Beides ist

³ Solche höhere Resistenz der Initialzellen wurde schon oft beobachtet (Schröder 1889, Irmscher 1912, Malta 1921).

nach Geiger (1950) ein Hauptkennzeichen der bodennahen Luftschichten. Das Großklima weist an sonnigen Tagen in unseren Klimaten meist eine höhere, nachts eine tiefere Luftfeuchtigkeit als die bodennahe Schicht auf. Daraus ergibt sich, wie Messungen zeigten, daß die Tagesschwankung in 0,8 cm über dem Boden bis 63% des Mittelwertes der rel. Lf. beträgt, während sie in 7,5 cm nur 55% und in 30,5 cm 54% erreicht. Es scheint nun wichtig zum Verständnis der Trockenresistenzgrenzen, diese mikroklimatischen Verhältnisse der rel. Lf. noch weiter zu untersuchen.

Geiger (1950) stellt an Hand der Literatur drei Typen der Feuchtigkeitsverteilung in der bodennahen Luftschicht an sonnigen warmen Tagen auf:

1. den Normaltyp, der jene schon erwähnten Eigenschaften besitzt, daß tagsüber die Luftfeuchtigkeit in der bodennahen Schicht niedriger, in der Nacht höher ist als die der bodenferneren. Dies ist in unseren Breiten am häufigsten der Fall.
2. den Naßtyp, wo auch an schönen Tagen die Luftfeuchtigkeit in Bodennähe immer höher ist als in den höheren Luftschichten. Er tritt in den nordischen Klimagebieten und in feuchten Klimaten auf, liegt aber auch über Moorzweiden vor (D. Szymkiewicz 1931).
3. den Trockentyp, den man in Klimaten mit hoher Temperatur und geringer Feuchtigkeit antrifft und den, wie in Indien, besondere Bodeneigenschaften begleiten. Hier ist selbst bei Nacht die Luftfeuchtigkeit in Bodennähe tiefer als in 2 m Höhe. Für unsere Breiten ist dieser Typ kaum von Bedeutung.

Der Naßtyp wird also allen jenen Standorten zukommen, die von hydrophytischen Laubmoosen bewachsen sind. Die Schwankungen der rel. Lf. sind sehr gering. Dementsprechend finden wir die Trockenresistenzwerte der pr. Trs. und Vts. niedrig und kaum von einander verschieden. Den Normaltyp, der, je mehr wir uns stark besonnten Hängen zuwenden, um so markanter ausgebildet sein wird, treffen wir an Standorten der mesophytischen Moose. Diese Moose sind nicht nur beträchtlichen Tagesschwankungen ausgesetzt, sondern unterliegen auch innerhalb kürzester Zeit rasch wechselnder Luftfeuchtigkeit. Diese Moose besitzen eine große Resistenzamplitude, die sogar völlige Austrocknungsresistenz erreicht. Da aber im Freiland kaum eine derartig niedrige Luftfeuchtigkeit eintreten wird, muß hierfür eine andere Ursache vorliegen.

Nach den Untersuchungen Stockers und seiner Mitarbeiter wird bei jeder Trockeneinwirkung eine Reaktion des Protoplasten.

vor allem aber der Assimilation und Dissimilation eintreten. Diese Reaktion ist nach den Untersuchungen bei Lebermoosen (E n n s g r a b e r 1952) auch bei den Laubmoosen (vgl. R o m o s e 1940) zu erwarten. Sie wird bei den Moosen mesophytischer Standorte an schönen Tagen infolge der rasch wechselnden Luftfeuchtigkeit dauernd erfolgen, und zur Restitution des Plasmas bleiben bei Schönwetter nur die Nacht und die ersten Morgenstunden. Die Schädigungen dürften in dem Maße steigen, in dem die Schwankungen der rel. Lf. zunehmen. Es wird also im Freien nur bei Absinken der rel. Lf. bis auf Werte um 40% eine höhere Schädigung des Moooses durch den dauernden Wechsel der Luftfeuchtigkeit vorhanden sein, als im Versuch, wo dieses einer einmaligen langsamen oder raschen Austrocknung unterworfen wird. Zu dieser Frage, ob die Schwankungen der rel. Lf. gegenüber einer stets niederen eine Erniedrigung der Trockenresistenz zur Folge haben, liegen bereits Untersuchungen von I r m s c h e r vor, wobei aber leider die Zeitangaben fehlen. *Funaria hygrometrica* starb nach 5mal Austrocknen, ein anderes Mal nach 7mal, *Bryum capillare* nach 10mal. Bei *Barbula ruralis* waren erst nach 16mal Austrocknen die inneren Stämmchen zur Hälfte getötet, wogegen die des Randes bereits nach 12mal Austrocknung tot waren. Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß die Moose trockenerer Standorte gegen eine solche Behandlung resistenter sind, wie es auch die mikroklimatischen Verhältnisse erfordern. Wenngleich I r m s c h e r (1912, s. S. 397) nicht direkt sagt, daß die Moose bei dem oftmaligen Wechsel der Luftfeuchtigkeit weniger resistent waren, so ist es doch daraus zu schließen, wenn er schreibt: „Es war voraussehen, daß durch die wiederholte Inanspruchnahme des Protoplasten eine Schwächung herbeigeführt wurde.“

Die ermittelten Vts. sind also ein Ausdruck einer vielleicht nur einmal möglichen Resistenzhöhe, welche die maximale Beanspruchbarkeit der Zelle bei mehr minder langsam fortschreitender Austrocknung wiedergibt. Im Freiland wird aber derselbe Schädigungsgrad des Protoplasten, der im Versuch vielleicht erst bei 0% rel. Lf. eintritt, bereits bei einem Tagesminimum der Luftfeuchtigkeit von 26% auftreten, da die Zelle dieser poikilohydrnen Pflanzen dauernden kürzeren oder längeren Luftfeuchtigkeitsschwankungen bis zur Erreichung dieses Minimums ausgesetzt ist.

So erweist sich die pr. Trs. als Ausdruck der höchstmöglichen Resistenz bei Wassersättigung zur Erkenntnis der Zusammenhänge zwischen Trockenresistenz und ökologischer Verbreitung oft als bedeutenderer Anhaltspunkt als die Vts. So z. B. besitzt *Plagiothecium undulatum*, ein ozeanisches Element, eine pr. Trs. bei 96%,

eine Vts. bei 25% rel. Lf. Das Moos liegt fest der Unterlage an und ist damit befähigt, ziemlich viel Wasser kapillar zu speichern. Wenn man dieses Moos sammelt und nur kürzeste Zeit unter einer Luftfeuchtigkeit von weniger als 90% hält, ist es weitgehend geschädigt, wie sich auf Grund mehrmaliger Beobachtungen sowohl von Höfler als auch in diesen Versuchen feststellen ließ. Die Bedeutung einer Vortrocknungsmöglichkeit ist also in diesem Falle minimal.

Zur Erklärung dieses Verhaltens muß man wohl andere Umstände heranziehen, z. B. bei welcher Wassersättigung das Maximum der Assimilation gewährleistet ist.

Stäfelt (1937) fand z. B. für *Hylocomium splendens* bei einem mittleren Wassergehalt von 200 bis 500% des Trockengewichtes ein Optimum der Assimilation, während Romose (1940) bei *Homalothecium sericeum* bereits bei 100 bis 120% des Trockengewichtes das Optimum nachweisen konnte. *Homalothecium sericeum*, also ein Moos bedeutend trockenerer Standorte, erreicht früher ein Maximum der Stoffproduktion als *Hylocomium splendens*, das austrocknungsempfindlich ist.

Für die Verbreitung der Laubmoose wird also die Austrocknungsresistenz ein begrenzender Faktor sein. Doch darf dabei nicht die Möglichkeit der Wasserspeicherung oder Wasserleitung sowie der Wassergehalt, bei dem die optimale Assimilation bzw. Stoffproduktion stattfindet, außer acht gelassen werden, denn diese bedingen mit der Austrocknungsresistenz zusammen bei Auftreten von Dürreperioden die für die Pflanze dann entscheidende Dürre-resistenz.

Stocker (1954) stellte ganz richtig fest, daß innerhalb der Trockengebiete über die Verbreitung einer Art nicht der Trocken-tod in extremen Katastrophenjahren, deren Verluste sich schnell wieder ausgleichen, sondern die vitale Konkurrenzfähigkeit in normalen Trockenjahren entscheidet.

Wendet man diese Erklärung sinngemäß auch für unsere feuchteren Klimate an, so wird man die Bedeutung der Austrocknungsresistenz (nach Stocker „letale Trockenresistenz“) für die Verbreitung der Moose gegenüber den vitalen Effekten der Trockenheit und den anderen klimatischen Faktoren, richtig beurteilen können.

XIII. Austrocknungsresistenz und Soziologie.

Aus den zahlreichen Beobachtungen an Moosgesellschaften sollen hier einige wenige Beispiele gebracht werden, die den Ein-

fluß der Trockenresistenz der Arten einerseits und des Mikroklimas andererseits auf die Gesellschaftsbildung veranschaulichen. Solcher Einfluß wird sich besonders in Fällen zeigen lassen, wo offenbar, wie in Sumpfgesellschaften, das Wasser den entscheidenden Faktor für das Vorkommen darstellt. Als Beispiel sei ein Flachmoor an der von Aggsbach Klause im westlichen Wienerwald zum Hengstberg führenden Straße beschrieben.

An Moosen waren große Rasen von *Philonotis calcarea* im feuchtesten Teil dominierend, während bei dichterem Graswuchs, also im eutrophen Teil, *Aulacomnium palustre* in den Vordergrund trat. Zwischen diesem wuchs *Climacium dendroides*, das gegen den trockenen Rand des Gebietes immer mehr an Häufigkeit zunahm und *Aulacomnium palustre* schließlich ganz verdrängte. An Phanerogamen waren *Eriophorum latifolium*, *Valeriana dioica*, *Carex flava*, *C. Davaliana* und *C. stellaris* zu verzeichnen. Im feuchten, von *Philonotis calcarea* gekennzeichneten Gebiet kam in Mulden *Campylium stellatum* und *Bryum bimum* vor. An exponierteren Stellen wird letztgenanntes von wenigen Stämmchen *Fissidens adiantoides* durchsetzt, der aber kaum in größerer Menge zu finden war. An den Rändern dieser Mulden trat in geringer Zahl auch *Mnium Seligeri* auf. Die Trockenresistenzwerte lagen allgemein sehr nieder und deuten einen sehr feuchten Standort an (Tab. 19).

Mnium Seligeri zeigte die niedersten Trockenresistenzwerte, die bei den zahlreichen Untersuchungen je festgestellt wurden, während die wenigen Stämmchen von *Fissidens adiantoides* gegenüber anderen Standorten keine Veränderung im Trockenresistenzverhalten aufwiesen. *Campylium stellatum* und *Acrocladium cuspidatum* besaßen bei an dieser Lokalität annähernd gleich feuchten Standorten eine gleiche pr. Trs., doch lag die Vts. von *Acrocladium cuspidatum* bedeutend höher. *Bryum bimum* und *Philonotis calcarea* besaßen nicht einmal eine Austrocknungsfähigkeit, die 96% rel. Lf. erreichte. Nur bei Vortrocknung in 97% lebten beide auch in 96%. Während es sich hier um die von Sonnenschein weitgehend beeinflusste Gesellschaft handelt, ist das im eutrophen Teil, bei den teilweise im Schatten der Grashalme wachsenden Arten *Aulacomnium palustre* und *Climacium dendroides* nicht der Fall. Jenes entsprach an Trockenresistenz ungefähr *Bryum bimum*, während *C. dendroides* eher mit *Fissidens adiantoides* oder *Acrocladium cuspidatum* zu vergleichen war. Ebenso wie *Mnium Seligeri* besaß *C. dendroides* die Eigenschaft, zeitweise Austrocknung zu vertragen. Die Trockenresistenzen waren also deutlich Anzeiger mikroklimatischer Verhältnisse, die aber teilweise von genotypischem Resistenzverhalten überlagert sind.

Tabelle 19.

Trockenresistenzgrenzen der Moose des Flachmoores bei Aggsbach.

	% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1	
<i>Bryum bimum</i>	P	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Campylium stellatum</i>	P	1	o		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	+	+	+			+	+				+	+	+	
<i>Philonotis calcarea</i>	P	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Mnium Seligeri</i>	P	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Acrocladium cuspidatum</i>	P	1	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	1	1	1	1	1	1	0					+	+	
<i>Fissidens adiantoides</i> . .	P	1	1	0	.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	+	+	+	+	
<i>Aulacomnium palustre</i>	P	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Climacium dendroides</i>	P	1	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	97%
	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		+	

Erklärung: 97% = Vortrocknung in 97% rel. Lf.

Auch aus einem Grabenprofil (s. Abb. 14) von Moosbrunn geht dies hervor, wo *Campylium stellatum* fast am Wasserrand, *Fissidens adiantoides* auf dem oberen Rand wächst und *Mnium Seligeri* große Polster auf der ebenen Wiese bildet. Gegenüber Aggsbach ist deutlich eine größere Trockenheit des Standortes in dem häufiger auftretenden *Fissidens adiantoides* und dem große Polster bildenden *Mnium Seligeri* zu erkennen, wobei hervorzuheben ist, daß die *Mnium*-Art hier auch eine wesentlich höhere primäre Resistenz aufweist. Ferner treten in diesem Gebiet keine *Philonotis*-Arten und nur selten *Bryaceen* auf, wie auch in der Wiesenfläche kein *Aulacomnium palustre* festgestellt werden konnte. Als weiterer Beweis ist der Standort von *Campylium stellatum* anzuführen, das hier im Graben, dort auf der offenen Wiese vorkam. Auch die *Bryaceen* finden sich knapp oberhalb der Wasserlinie und stellen den Übergang zum *Fissidens adiantoides*-Verein dar.

Diese Abstufung der Trockenresistenz im Zusammenhang mit dem Mikroklima wird in Wald und Fels weitgehend von anderen ökologischen Faktoren überlagert. Als Beispiel soll eine Gesellschaft aus dem *Piceetum excelsae* unterhalb der Schwarzwand bei Hüttschlag in den Hohen Tauern angeführt werden. Bei einem ziemlich feuchten Großklima finden sich über weite Strecken hin *Rhytidiadelphus triqueter*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium Schreberi*, vereinzelt *Polytrichum attenuatum*, *Atrichum undulatum* u. a. Es entspringen dort zahlreiche Quellen,

und man findet in den Wasserläufen oder knapp daneben neben verschiedenen Lebermoosen große, oft fruchtende Polster von *Mniobryum albicans*. Zwischen zwei von diesen Bächen befindet sich eine Mulde, die fast zu 80% von *Plagiothecium undulatum* bedeckt ist, das bei Erreichung trockenerer Standorte, wie sie der

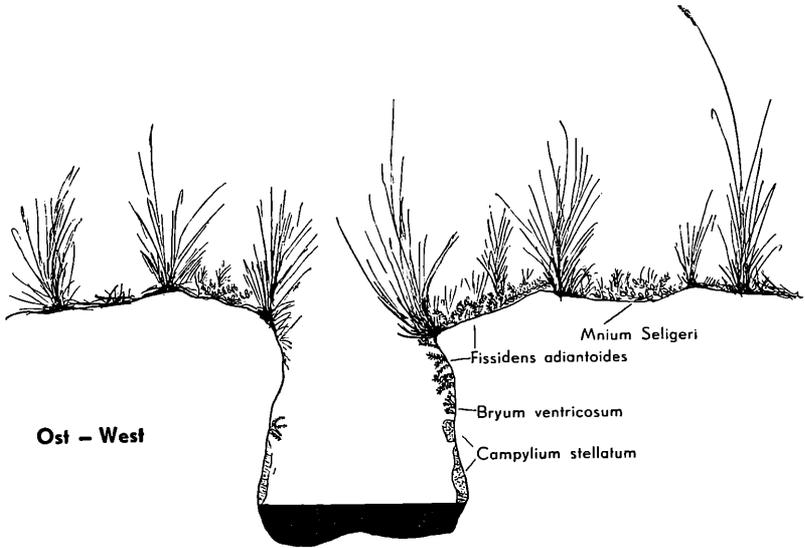


Abb. 14. Grabenprofil aus dem Gebiet südlich der Glasfabrik Moosbrunn.

Muldenrand und einige Erhebungen darstellen, den typischen, vorhergenannten Moosen Platz macht. Wie auch öfters in den Wäldern der Ebene, bevorzugt *Hylocomium splendens* gegenüber *Pleurozium Schreberi* die feuchteren Teile.

Tabelle 20.

Trockenresistenzgrenzen einiger Moose aus dem *Piceetum excelsae* bei Hüttschlag.

	% rel. Lf.	96	90	82	72	60	48	37	26	15	6	4	3	2	1
<i>Plagiothecium undulatum</i>	P	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	+	+	+
<i>Hylocomium splendens</i>	P	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+
<i>Pleurozium Schreberi</i>	P	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+
	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+

Im Wienerwald und in den Buchenmischwäldern des Alpenvorlandes läßt sich um alte Laubbäume eine Moosgesellschaft feststellen. Es treten hier viele *Plagiothecien*, *Pohlia*-Arten und noch andere Moose auf, die feuchte oder schattige Biotope bevorzugen. Um dieses Biotop zu kennzeichnen, ist es notwendig, kurz auf das dortige Mikroklima einzugehen. H o p p e (vgl. L i n s k e n s 1951) führte eingehende Untersuchungen durch, wonach in Buchenwäldern bis zu 20% des Niederschlages am Baumschaft herabläuft, je nach der Gesamtmenge des Niederschlages, während 50% durch die Blätter durchtropfen. Wir werden also in Stammnähe etwa 30—40% mehr Niederschlag haben als in der weiteren Entfernung des Stammes. Außerdem wird in Stammnähe eine Herabsetzung der Strahlung sowie der Temperaturschwankungen zu beobachten sein (E l l e n b e r g 1938). Es ist also ein feuchter, schattiger, wenigen Schwankungen unterworfenen Standort, dessen Umgebung mit Zunahme der Entfernung sehr rasch trockener wird.

Bei einer Institutsexkursion in den westlichen Wienerwald (Riederberg) wurde in einem Buchenbestand auf der Nordostseite alter Bäume folgendes beobachtet (vgl. H a y b a c h 1956): Direkt am Baumschaft wuchs ein Rasen von *Plagiothecium succulentum* bis in eine Entfernung von 5 cm, woran sich *Pohlia nutans* in etwa 10 cm anschloß. $\frac{1}{2}$ m vom Baumstamm entfernt begann sich ein großer Polster von *Polytrichum attenuatum* auszudehnen. Mit zunehmender Trockenheit, d. h. zunehmender Entfernung vom Baumstamm, tritt eine höhere Trockenresistenz auf. Diese Zonierung kann man in recht mannigfaltiger Ausbildung oft und oft wiederfinden, und die resistentesten Arten werden sich immer am weitesten vom Baum entfernt ansiedeln und sind nicht wie *Plagiothecium succulentum* auf andauernde Feuchtigkeit angewiesen. Außerdem treten hier noch andere Faktoren hinzu; als Beispiel sei die Bodenbeschaffenheit genannt, die eine solche Verteilung der Moose resultieren lassen kann.

Es ergeben sich Beziehungen zwischen Mikroklima und Trockenresistenzhöhe und damit zur Gesellschaftsbildung. Aber diese treten, wie aus den einzelnen Beispielen hervorgeht, selten klar zutage und sind von mannigfaltigen Faktoren überlagert. So wird innerhalb der xerophytischen Laubmoose die Verbreitung nicht mehr durch die Luftfeuchtigkeit, sondern von anderen Klimafaktoren bestimmt. Hier sei in erster Linie auf die Arbeiten von L a n g e hingewiesen, der die Bedeutung der Hitzeresistenz für die Verbreitung in einigen Fällen nachweisen konnte.

XIV. Diskussion der Ergebnisse.

Die beiden gegensätzlichen Auffassungen über die Ursachen der arteigenen Austrocknungsresistenz⁴, ob diese also auf Eigenschaften des Protoplasmas oder auf den mehr oder weniger starken mechanischen Schädigungen des Protoplasmas durch die Zellwand beruhen, sollen an Hand der Untersuchungsergebnisse auf ihre Richtigkeit geprüft werden. Hiezu möchte ich als Beispiel *Mnium Seligeri* (vgl. S. 628) herausgreifen. Die vitalen Grenzen liegen bei diesem Moos in der primären Trockenresistenzschwelle zwischen 82 % und 72 % rel. Lf., doch ließen sich oft noch in Kammern mit geringerer Luftfeuchtigkeit lebende Zellen oder Zellgruppen feststellen. Dies war zunächst erstaunlich, doch die hohen Frühjahrs-werte (S. 643) bei diesem und anderen Moosen ließen erkennen, daß die Resistenzhöhe nicht immer konstant ist. Die Überlegung, daß im Freiland ein Moos nicht plötzlich im Zustand der Wassersättigung einer mehr oder weniger starken Austrocknung unterworfen wird, sondern diese langsam vor sich geht, führte dazu, die Resistenzhöhe nach einer Vortrocknung zu untersuchen. Eine Vortrocknung in 96 % rel. Lf. erhöhte die Trockenresistenz von *Mnium Seligeri* innerhalb von 24 Stunden derart, daß die vitale Grenze nunmehr bei 37 % rel. Lf. lag. Derselbe Rasen besaß aber im wassergesättigten Zustand eine Resistenz von 72 % rel. Lf. Kaum dürfte sich die Elastizität der Zellwand so verändert haben, daß die Verringerung der mechanischen Schädigungen eine solche Erhöhung der Resistenz bewirkt. Schon dies spricht zugunsten einer Abhängigkeit der Trockenresistenzhöhe von protoplasmatischen Eigenschaften. Dies wird noch dadurch bestärkt, daß im Herbst bei einer Vortrocknung in 96 % rel. Lf. eine Resistenz bei 48 % rel. Lf., im Frühjahr bei 4 % rel. Lf. zu ermitteln war. Weiters konnte im Herbst bei einer Vortrocknung in 82 % rel. Lf. keine Reaktion des Protoplasten festgestellt werden, wohl aber im Frühjahr, wo diese noch stärker als bei einer Vortrocknung in 96 % rel. Lf. eintritt. Dieses Verhalten weist nun eindeutig auf die Abhängigkeit der Austrocknungsresistenz von Eigenschaften des Protoplasmas hin, da die Elastizität der Zellwand im wesentlichen als konstant angenommen werden kann. Dabei ist bemerkenswert, daß einer Vortrocknungsstufe, d. h. einem be-

⁴ Obwohl über den Begriff „Austrocknungsresistenz“ in letzter Zeit verschiedene Meinungen vorliegen und Stocker statt dessen in seinen Arbeiten den Ausdruck „letale Trockenresistenz“ gebraucht, schien es mir doch gerechtfertigt, ersteren beizubehalten, da er durch Iljin gut definiert wurde und die vergleichbaren Arbeiten von Höfler und Clausen denselben Begriff verwendeten.

stimmten Wassergehalt der Zelle, nicht eine bestimmte Resistenz zukommt, sondern daß diese z. B. Veränderungen während des Jahres und sogar innerhalb von 14 Tagen, wie obiges Beispiel zeigt, unterworfen ist. Es können also keine Entquellungs- und Quellungseigenschaften des jeweiligen Protoplasten allein die Trockenresistenzhöhe bestimmen.

Iljins Meinung, daß den meisten Protoplasten die Fähigkeit, völlige Austrocknung zu ertragen, zukommt, ist auch für die Laubmoose ziemlich allgemein zutreffend, obwohl es mir nicht gelang, mit Einzelblättern orientierende Versuche an Hygrophyten mit Erfolg zu Ende zu führen. Völlige Austrocknungsresistenz bei *Dicranum Bergeri*, einem ausgesprochenen Hygrophyten, hat Lange (1955) festgestellt. Auch Irmischer (1912) wies bei *Philonotis fontana* nach, daß erst nach 18 Wochen über konzentrierter Schwefelsäure der Tod eintritt. Dies würde für ein Moos eine völlige Austrocknungsresistenz bedeuten, dessen Familie in meinen Versuchen eine der niedrigsten Resistenzen zukommt, und würde damit auch für die Hygrophyten den Besitz einer völligen Austrocknungsresistenz besagen. Da aber die kapillare Wasserspeicherung bei *Philonotis* nicht unterschätzt werden darf, müssen hier noch Versuche angestellt werden.

Die obigen Veränderungen der Austrocknungsresistenz, die hauptsächlich in der primären Trockenresistenzschwelle, also an wassergesättigten Blättern beobachtet wurden, lassen sich am ehesten entwicklungsphysiologisch deuten. Im Frühjahr, zu Beginn der Vegetationsperiode, sind die Resistenzgrenzen besonders hoch, im Herbst oft sehr gering (vgl. *Bryum capillare*, S. 640). Wenn auch das Frühjahr die niederschlagärmste Jahreszeit und dadurch sehr trocken ist, so ist dies vermutlich nicht der auslösende Faktor, wie die Erhöhung der Resistenz auch in Kultur, wo genügend Feuchtigkeit vorhanden ist, zeigt (vgl. *Mnium Seligeri* S. 643). Die bisherigen Ergebnisse lassen in der Steigerung der Strahlungsintensität (vgl. Biebl 1954) den auslösenden Faktor vermuten, denn damit ließen sich die Erhöhungen der Resistenz im Freiland, aber auch im Glashaus und auch Nordfenster erklären.

Daneben werden sichtlich die Resistenzgrenzen auch durch die Kälte beeinflußt, wie die, wenn auch nur sehr geringe, Erhöhung der Resistenz bei *Mniobryum albicans* und *Aulacomnium palustre* zeigt. Doch waren bislang keine so klaren Beziehungen nachzuweisen, wie sie Pisek und Larcher (1954) bei den Immergrünen fanden.

Außerdem dürfte zwischen der Trockenresistenz und den Standortbedingungen ein Gleichgewicht herrschen. Als Beispiel

sei auf *Mnium Seligeri* verwiesen, das am deutlich feuchten Standort bei Aggsbach nur eine primäre Trockenresistenzschwelle von 96% rel. Lf. besaß, in den etwas trockeneren Sumpfwiesen bei Moosbrunn aber von 72% rel. Lf. (vgl. *Bryum capillare*, S. 640).

Wie bei den Untersuchungen über die Resistenz der Pflanzen gegen Schwermetallsalze (Biebl 1947, Biebl & Rossi-Pillhofer 1954, Url 1956) und Strahlung (Biebl 1954) konnten auch bei Austrocknung Resistenzgradienten zwischen jungen und alten Blättern aufgefunden werden. Die Zunahme der Resistenz zu den alten Blättern steht mit den Beobachtungen des Freilandes und auch einzelner Versuche teilweise in Widerspruch, wo die jungen Blätter sich am austrocknungsresistentesten, die alten am austrocknungsempfindlichsten erwiesen (Årvidson 1951 u. a.). Nur die ganz alten Blätter stimmen in ihrem Resistenzverhalten mit den anderen Beobachtungen überein.

Höfler fand bei seinen Versuchen an Lebermoosen die jungen Blätter im Besitze einer höheren Resistenz als die alten, wobei er aber Stämmchen mit 10 oder mehr Blättchen austrocknete, während ich bei meinen Versuchen, insbesondere an *Mnium Seligeri* aus dem Glashaus, nur einzelne Blätter verwendete. Es könnten also Vorgänge stattfinden, die, bildlich gesprochen, die Resistenz der jungen und alten Blätter vertauschen; denn Höfler findet die alten austrocknungsempfindlicher als die jungen, während ich gerade das Umgekehrte feststellte. Hinweise, daß es sich um einen Stoffwechselvorgang handeln könnte, geben die Untersuchungen von Mothes (1928, vgl. Northen 1943). Er fand bei erheblich niedrigeren Wasserdefiziten, als dem Grenzwert bei höheren Pflanzen entspricht, einen lebhaften Eiweißabbau. Dabei besitzen aber die jüngeren Blätter ein starkes eiweißsynthetisches Vermögen, während in den älteren der Abbau dominiert. Diese Abbauprodukte werden aus den älteren Blättern in die jüngeren, höher inserierten Blätter transportiert. Diese saugen also nicht nur Wasser, sondern auch darin gelöste Stoffe von den älteren Blättern auf, die schließlich absterben. Diesen Abbau der Zellsubstanzen beobachtete auch Mender (1938) bei den alten Blättern von *Bryum capillare*, wo er langsam aber stetig vom Blattrand zur Blattmitte erfolgte. Während nun bei Höfler die Transportmöglichkeit durch das Einlegen ganzer Stämmchen erhalten blieb, wurde in meinen Versuchen diese ausgeschaltet, und es könnte darauf der Unterschied des Resistenzverhaltens der alten und jungen Blätter bei Höfler und mir beruhen. Es ist aber dabei zu bedenken, daß nur zu Beginn der Austrocknung ein Stofftransport möglich ist, da der Moosprotoplast dann seine Semipermeabilität verliert.

Dieser Erklärungsversuch der Resistenzunterschiede zwischen jungen und alten Blättern führte uns aber zu jenen Eigenschaften des Protoplasten, die, abgesehen von der Fähigkeit der Quellung und Entquellung die arteigene Resistenz bedingen. Von Ochi (1952) wird neuerdings der osmotische Wert herangezogen, dem vor allem seit den Untersuchungen Fittings (1912) eine Bedeutung zugemessen wird, wenn auch Schmidt, Diwald, Stocker (1942) an *Beta* feststellten, daß die dürre-resistentere Form einen niedrigeren osmotischen Wert besitzt als die dürre-empfindliche.

Es ist wohl so, wie Ochi schreibt, daß jene Moose, die an extrem trockenen oder sonnigen Standorten vorkommen, höhere osmotische Werte als die der Wälder und diese wieder höhere Werte als die Hygrophyten unter den Moosen besitzen. Aber es gibt auch eine beträchtliche Zahl von Ausnahmen und vor allem muß bei der Messung des osmotischen Wertes bei Laubmoosen auf die verschiedensten Faktoren geachtet werden, an deren Aufklärung Steinlesberger im Augenblick arbeitet. Bei der Gattung *Bryum*, die ein so unterschiedliches Trockenresistenzverhalten zeigt, konnte keine nennenswerte Abweichung des osmotischen Wertes von 0,25 mol KCl festgestellt werden. Bei den Mniaceen zeigt der Hygrophyt *Mnium clinclidioides* einen höheren osmotischen Wert als *Mnium spinosum* und *undulatum*, die beide wesentlich resistenter sind.

Besonders klar wird vielleicht das Verhältnis des osmotischen Wertes zur Austrocknungsresistenz an einem Beispiel von Höfler (1943): „Der osmotische Wert der frischen Zelle liege um 0,7 mol Rohrzucker oder 20 Atm. Im Gleichgewicht stünde bei 20° C Luft von 98,5% rel. Lf. Der Dampfspannung in der Kammer über 35% Schwefelsäure entspricht eine Feuchtigkeit von 66%, d. h. ein 23mal größeres Sättigungsdefizit. Der Zellsaft muß also auf das Vielfache eingedickt sein, d. h. er wird praktisch fast ganz eintrocknen, die Vakuolenstoffe müssen ausfallen, ohne daß das Leben des Protoplasten dadurch gefährdet ist. Die Zellsaftstoffe müssen sich beim Wiederanfeuchten restlos wieder lösen, denn der osmotische Wert der Zellen, plasmolytisch bestimmt, ist nachher so hoch wie vordem. Die Luft in der nächsttrockeneren Kammer tötet die gleichen Zellen, wobei sie aber sicher den ausgefallenen Vakuoleninhalt nur mehr wenig ändert. Die Vakuole, die nach Iljin das Schicksal der Zellen höherer Pflanzen beim Eintrocknen meist bestimmt, scheidet im Moosversuch im kritischen Grenzbereich als maßgebender Faktor aus. Wir erfassen dort die unmittelbare Wirkung abgestufter Dampfspannungen auf das Zytoplasma.“

Dem osmotischen Wert kommt direkt kaum eine wesentliche Bedeutung zu.

Engere Zusammenhänge scheinen dagegen zwischen Viskosität und Dürresistenz zu bestehen, wie Schmidt (1939), Schmidt, Diwald, Stocker (1940), Simonis (1952) beobachteten. Sie konnten immer eine Erhöhung der Viskosität bei Trockenkultur feststellen, die nach Auffassung der Dürresistenz von Stocker der Restitutionsphase zuzuordnen ist, während die Erniedrigung der Viskosität in den Versuchen von Northen (1943), die er an *Mnium* und *Bryum* sp. nach 50minütiger Antrocknung nachweisen konnte, in die Reaktionsphase zu verlegen ist⁵.

Es wäre nun anzunehmen, daß Zellen, die eine höhere Viskosität besitzen, auch resistenter gegen Austrocknung sind. Nun konnte Mender (1938) an *Bryum capillare* nachweisen, daß die Viskosität in den Blattspitzen gering, in den Basiszellen dagegen wesentlich höher ist (vgl. Kressin 1935). Die Austrocknungsresistenz ist nun in der Blattspitze von *Bryum capillare* gegenüber der Blattbasis um einiges größer. Wenn man von anderen Faktoren absehen darf, bedeutet dies, daß einer hohen Viskosität eine geringe, einer geringen Viskosität eine hohe Austrocknungsresistenz entspricht (vgl. Levitt 1956). Dies stimmt auch mit der Beobachtung überein, daß zumindest einigen voll austrocknungsfähigen Laubmoosen, also Xerophythen, eine geringe Viskosität zukommt.

Wie bei den Nekroseerscheinungen ausführlich dargestellt wurde, lassen sich zwei Nekroseformen auf bestimmte physiologische Vorgänge zurückführen. Die Kranznekrose stellt den Vorgang des Absterbens an der kritischen Schwelle dar und ist infolgedessen von der plasmatischen Komponente abhängig, wogegen der Tod in den Kammern mit niedriger Luftfeuchtigkeit auf einer mechanischen Schädigung durch die Zellwand beruhen dürfte, wie sie durch die Schrumpfnekrosen zum Ausdruck kommt. Damit ist die Bedeutung einer zellwandmechanischen Tötung des Protoplasten durch die Versuchsdurchführung gegeben, während die Resistenzgrenzen im Freiland allein, mit Ausnahme von Extremfällen, durch plasmatische Faktoren bestimmt werden.

Auf die Zusammenhänge zwischen Mikroklima und Trockenresistenz wurde bereits im ökologischen Teil eingegangen.

⁵ Bei der Ermittlung der primären Trockenresistenzschwelle traten bei *Mnium Seligeri* im Herbst in 72% rel. Lf. Kranznekrosen auf, die nach 24stündiger Antrocknung in 96% rel. Lf. nicht mehr festzustellen waren. Das Plasma dürfte viskoser geworden sein, und eine Verlagerung der Chloroplasten war dadurch nicht mehr möglich. Es handelt sich dabei aber nur um eine Einzelbeobachtung.

XV. Zusammenfassung.

1. Isolierte Blätter zahlreicher Laubmoosarten wurden der Austrocknung in Kammern fallender Luftfeuchtigkeit ausgesetzt, die durch abgestufte Schwefelsäurekonzentration erreicht wurde. Die Austrocknungsresistenz wird in Prozenten relativer Luftfeuchtigkeit angegeben und der eingetretene Tod an Hand der Nekroseerscheinungen und des Verlustes der Plasmolysierbarkeit (meist in 1 m KNO_3) festgestellt. Es wird, wie bei Höflers Versuchen an Lebermoosen (1942—1954), zwischen vitaler Grenze — es leben alle Zellen —, kritischer — es lebt ein Teil der Zellen — und letaler — alle Zellen sind tot — unterschieden.

2. Die teilweise recht verschwommenen Grenzen und auch die Beobachtung erhöhter Frühjahrsresistenz führten zur Erarbeitung einer neuen Methode, die den Verhältnissen im Freiland gerecht zu werden sucht. Die Moose wurden vorgetrocknet, und zwar in einer Kammer mit 96% rel. Lf. Es wurde nun zwischen primärer Trockenresistenzschwelle (pr. Trs.), der Schwelle, die sich beim Eintragen wassergesättigter Stämmchen in die Kammern, und der Vortrocknungsschwelle (Vts.), der Resistenz nach Vortrocknung in 96% rel. Lf. unterschieden. Diese beiden Schwellenwerte wurden zur Kennzeichnung der Trockenresistenz der geprüften Moosarten herangezogen. Die Vortrocknungsschwelle lag oft bedeutend höher als die primäre Trockenresistenzschwelle.

3. Auf Grund dieser Beobachtungen war es möglich, die im Eingang der Arbeit gestellte Frage, ob wir die Ursachen der Unterschiede des Resistenzverhaltens in der protoplasmatischen Konstitution oder in der zellwandmechanischen Schädigung im Sinne Iljins zu suchen haben, einer Lösung zuzuführen. Es ergab sich, daß die Resistenzunterschiede auf einer veränderlichen Plasmakonstitution beruhen. Der zellwandmechanischen Schädigung kommt vor allem innerhalb der Versuche eine Rolle zu; sie tritt gelegentlich infolge unnatürlicher Verhältnisse bei einer Luftfeuchtigkeit auf, wo der Tod im Freiland infolge protoplasmatischer Schädigung erfolgt.

4. Primär- und Vortrocknungsschwelle stehen in engem Zusammenhang mit der Einteilung der Pflanzen nach ökologischen Gesichtspunkten in Hygro-, Meso- und Xerophyten. Die Hygrophyten besitzen eine niedere, die Xerophyten eine hohe primäre Trockenresistenz- und Vortrocknungsschwelle. Für die Mesophyten ergab sich, daß sie meist eine niedere primäre, aber hohe Vortrocknungsschwelle aufweisen.

5. Im Bereich, der zwischen den beiden Schwellen liegt, besitzen einzelne Moose eine variable Trockenresistenz, die stand-

ortsabhängig ist, außerdem aber von einzelnen Klimafaktoren wie Kälte beeinflußt werden kann. Es sei dabei an die Befunde bei *Bryum capillare* (S. 640) erinnert.

6. Zur Zeit der Schneeschmelze konnten bei einigen Arten besonders hohe pr. Trs. festgestellt werden, die einen Zusammenhang zwischen Trockenresistenz und Entwicklungszustand vermuten lassen. Ein solcher tritt bei den Resistenzunterschieden zwischen jungen und alten Blättern klar zutage, indem die Resistenz nach den alten Blättern hinansteigt, ein Maximum erreicht und dann wieder langsam absinkt.

7. Ferner ließen sich innerhalb der Blätter feine Resistenzgradienten beobachten, wie z. B. das Abfallen der Resistenz in den jungen Blättern von *Mnium Seligeri* (S. 649) von der Wachstumszone zur Blattmitte, in den alten von der Blattmitte zum Blatt- rand. Auch konnte ein wechselndes Trockenresistenzverhalten zwischen Blattflügel- und Blattbasiszellen einerseits und Blattspitzenzellen andererseits aufgefunden werden, wobei einige Hygrophyten im Gegensatz zu den meisten anderen Moosen resisten- tere Basiszellen aufwiesen.

8. Ebenso wie von Höfler und Clausen bei den Lebermoosen, konnten auch bei den Laubmoosen weitgehende Zusammenhänge zwischen Mikroklima und Trockenresistenzhöhe festgestellt werden. So wurde innerhalb einer Blütenpflanzenassozi- ation die Aufeinanderfolge verschiedener Moosarten mit definierter Trockenresistenz beobachtet werden, wobei mit Zunahme der Trockenheit am Standort die trockenempfindlichen durch trocken- resisten- tere Moosarten ersetzt wurden. So erweisen sich auch die Laubmoose als gute Standortsanzeiger.

Literatur.

- Åker mann, A., 1927: Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen. Lund.
- Arvidsson, I., 1951: Austrocknungs- und Dürresistenzverhältnisse einiger Repräsentanten öländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. Oikos, suppl. 1, Kopenhagen.
- Bächer, J., 1920: Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. Beih. Bot. Centralblatt **37**, 63.
- Bender, F., 1916: Der osmotische Druck in den Zellen der Moose. Diss. Münster.
- Biebl, R., 1938: Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. Jahrb. wiss. Bot. **86**, 350.
- 1947: Über die gegensätzliche Wirkung der Spurenelemente Zink und Bor auf die Blattzellen von *Mnium rostratum*. Österr. Bot. Zeit. **94**, 61.
- 1954: Lichtgenuß und Strahlenempfindlichkeit einiger Schattenmoose. Österr. Bot. Zeit. **101**, 502.

- Biebl und Rossi Pillhofer, 1954: Die Änderung der chemischen Resistenz pflanzlicher Plasmen mit dem Entwicklungszustand. *Protoplasma* **44**, 113.
- Boas, F., 1914: Zur Physiologie einiger Moose. *Hedwigia* **54**, 14.
- Bowen, E. W., 1931: Water Conduction in *Polytrichum commune*. *Ann. of Bot.* **45**, 175.
- 1933: The Mechanism of Water Conduction in the Musci considered in relation to Habitat. *Ann. of Bot.* **47**, 401.
- Brotherus, V. F., 1924/25: Bryales in „Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien“ Bd. 10 u. 11, 2. Aufl.
- Buch, H., 1945: Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. I. Commentat. *Biol. Soc. Scient. Fenn.* **9**, Nr. 16.
- 1947: Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. II. Commentat. *Biol. Soc. Scient. Fenn.* **9**, Nr. 20.
- Clausen, E., 1952: Hepatics and Humidity. *Dansk. Bot. Ark.* **15**, 1.
- Drawert, H., 1940: Zur Frage der Stoffaufnahme durch die pflanzliche Zelle. II. Die Aufnahme basischer Stoffe und das Permeabilitätsproblem. *Flora* **34**, 159.
- Ellenberg, H., 1939: Über Zusammensetzung und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchenmischwaldgesellschaften NW-Deutschlands. *Mitt. flor.-soz. Arb. Gem. Niedersachsen* **5**, Hannover.
- Ennsgraber, A., 1954: Über den Einfluß der Antrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. *Flora* **141**, 432.
- Etz, K. H., 1939: Über die Wirkung des Austrocknens auf den Inhalt lebender Pflanzenzellen. *Protoplasma* **34**, 4.
- Fritsch, F. E. und Haines, F. M., 1923: The moisture relations of terrestrial algae II. The changes during exposure to drought and treatment with hypertonic solutions. *Ann. Bot.* **37**, 683.
- Gaisberg, E. und Fink, H., 1926: Zur Biologie von *Schistostega osmundacea*. *Flora* **120**, 143.
- Gams, H., 1950: Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa. Band 1, 3. Aufl. Jena.
- Geiger, R., 1950: Das Klima der bodennahen Luftschichten. *Die Wissenschaft* **78**, Vieweg u. Sohn, Braunschweig.
- Germ, H., 1932: Untersuchungen über systrophische Inhaltsverlagerung in Pflanzenzellen nach Plasmolyse. III. *Protoplasma* **18**, 260.
- Goebel, K., 1930: Organographie der Pflanzen und ihre Bedeutung. Bd. 2, 3. Aufl. Jena.
- Grebe, K., 1912: Beobachtungen über die Schutzvorrichtungen xerophiler Laubmoose gegen Trockenis. *Hedwigia* **52**, 1—20.
- Härtel, O., 1940: Physiologische Studien an Hymenophyllaceen II. Wasserhaushalt und Resistenz. *Protoplasma* **34**, 489.
- Haybach, G., 1956: Zur Ökologie und Soziologie einiger Moose und Moosgesellschaften des nordwestlichen Wienerwaldes. *Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien*, Bd. **96**.
- Heil, 1924: *Beih. Bot. Centralblatt*, Abt. I, **XL**, 41.
- Herzog, Th., 1926: *Geographie der Moose*. G. Fischer, Jena.
- 1943: Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes. *Flora* **136**, 263.
- Herzog, Th. und Höfler, K., 1944: Die Kalkmoosgesellschaften um Golling. *Hedwigia* **82**, 1.
- Höfler, K., 1943 a: Über die Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas. *Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Akad. Anz.* Nr. 12 vom 17. XII. 1942.
- 1943 b: Über die Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **60**, 94.

- Höfler, K., 1946: Über Trockenhärtung und Härtungsgrenzen des Protoplasmas einiger Lebermoose. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. v. 8. III. 45, Anz. Nr. 3, 5.
- 1947: Einige Nekrosen bei Färbung mit Akridinorange. Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, 156, 585.
- 1950: Über Trockenhärtung des Protoplasmas. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 63, 3.
- 1953: Durch plasmatische Trockengrenzen bedingte Lebermoosvereine Proc. 7. Int. Bot. Congr. Stockholm 1950, 621.
- 1954: Über einige Lebermoose des Bayreuther Raumes und ihre plasmatischen Trockengrenzen. Naturwiss. Ges. Bayreuth Ber. 1953/54, 67.
- 1954 b: La resistance du protoplasme à la secheresse. Rapports VIII^e Congrès Intern. de Botanique, Section 11, 239.
- Höfler, K., Migsch, H., Rottenburg, W., 1941: Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst 12, 50.
- Holdheide, W., 1937: Zur Physiologie und Soziologie von *Buxbaumia aphylla*. Flora 132, 325.
- Holle, H., 1915: Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora 108, 73.
- Homès, M. & Ansiaux, J. R., 1945: Sur l'expression des variations hydriques chez les végétaux. Bull. Soz. Roy. Bot. Belg. 77, 41.
- Hoppe, siehe Geiger 1950.
- Huber, B., 1925: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot. 64, 1.
- 1938: Xerophyten. Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. X, 702.
- 1956: Die Gefäßleitung. Handbuch d. Pflanzenphys. Bd. 3, 541.
- Iablokoff, A. K., 1953: Le rôle hygrometric des arbres morts dans l'équilibre thermodynamique de forêts. Rev. f. française 1, 17.
- Ilijn, W. S., 1927: Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasten der vegetativen Pflanzenzelle. Jahrb. wiss. Bot. 66, 947.
- 1929: Die Ursachen der Resistenz der Pflanzenzelle gegen Austrocknung. Protoplasma 10, 379.
- 1931: Austrocknungsresistenz des Farnes *Notochlaena Marantae*. Protoplasma 13, 322.
- 1933: Über das Absterben der Pflanzengewebe durch Austrocknung und über ihre Bewahrung vor dem Trockentode. Protoplasma 19, 414.
- 1934: The point of death of plants at low temperatur. Bull. Assoc. Russ. p. Rech. sc. a Prague.
- 1935 a: Lebensfähigkeit der Pflanzen in trockenem Zustand. Planta 24, 742.
- 1935 b: Die Veränderung des Turgors der Pflanzenzellen als Ursache ihres Todes. Protoplasma 22, 299.
- 1953: Causes of death of plants as a consequence of loss of water. Conservation of life in desiccated tissues. Bull. Torrey Bot. Club. 80, 166.
- Irmischer, E., 1912: Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. Jahrb. wiss. Bot. 50, 39.
- Juratzka, J., 1882: Die Laubmoosflora von Österreich-Ungarn, zusammengestellt von J. Breidler und J. Foerster. Wien.
- Kahl, H., 1951: Planta 39, 346.
- Kessler, W. & Ruhland, W., 1938: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta 28, 159.
- Kressin, G., 1935: Beiträge zur vergleichenden Protoplasmatik der Mooszellen. Diss. Greifswald.

- Kühnelt, W., 1955: Typen des Wasserhaushaltes der Tiere. Sitzungsber. d. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, **164**, 49.
- Lackner, L., 1939: Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. *Planta* **29**, 534.
- Lange, O. L., 1953: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* **140**, 39.
- 1954: Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Arch. Met., Geophys. u. Biol.*, Ser. B; **5**, 182.
- 1955: Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung I. Die Resistenz stark ausgetrockneter Moose. *Flora* **142**, 382.
- Laué, E., 1937: Untersuchungen an Pflanzenzellen im Dampfraum. *Flora* **132**, 193.
- Lepeschkin, W. W., 1938: Kolloidchemie des Protoplasmas. Theodor Steinkopf, Dresden und Leipzig. 2. Aufl.
- Levitt, J., 1951: Frost, drought and heat resistance. *Ann. Rev. of Plant Phys.* **2**.
- 1956: Significance of hydration to the state of protoplasm. *Handbuch d. Pflanzenphys.*, Bd. 3, 650.
- Limpricht, K. G., 1890—1904: Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas und Sibiriens.
- Linskens, H., 1951: Niederschlagsmessungen unter verschiedenen Baumkronentypen im belaubten und unbelaubten Zustand. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **64**, 214.
- Lundegårdh, H., 1954: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 4. Aufl. G. Fischer, Jena.
- Mägdefrau, K., 1931: Untersuchungen über die Wasseraufnahme der Pflanzen. *Zeitschrift f. Bot.* **24**, 417.
- 1935: Untersuchungen über die Wasserversorgung des Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose. *Zeitschr. f. Bot.* **29**, 337.
- 1937: Der Wasserhaushalt der Moose. *Ann. Bryol.* **10**, 141.
- Mägdefrau, K. u. Wutz, A., 1951: Die Wasserkapazität der Moos- und Flechtendecke des Waldes. *Forstwissen. Cbl.* **70**, 103.
- Malta, N., 1921: Versuche über die Widerstandsfähigkeit der Moose gegen Austrocknung. *Latvijas Augusts. Raks. Acta Univers.* **1**.
- Maximov, N., 1923: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Düreresistenz der Xerophyten. *Jahrb. wiss. Bot.* **62**, 128.
- 1929 a: Internal factors of frost, and of drought resistance in plants. *Protoplasma* **7**, 259.
- 1929 b: The plant in relation to water. London.
- Mender, G., 1938: Protoplasmatische Anatomie des Laubmooses *Bryum capillare*. *Protoplasma* **30**, 376.
- Meusel, H., 1935: Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. *Nova Acta Leopoldina*, **3**, 123.
- Milovidov, P., 1938: Durch Welken und Austrocknen künstlich hervorgerufene Mixoploidie bei Pflanzen. *Protoplasma* **30**, 427.
- Mirimanoff-Olivet, A., 1943: Nouvelles observations sur la résistance au froid et à la sécheresse des Muscinées. *Ber. d. schweiz. Bot. Ges.* **53**, 389.
- Molisch, H., 1897: Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. G. Fischer, Jena.

- Mönkemeyer, W., 1927: Die Laubmoose Europas in Rabenhorsts Kryptogamenflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Bd. 4, Ergänzungsband.
- Montfort, C. und Hahn, H., 1950: Atmung und Assimilation als dynamische Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. *Planta* **38**, 503.
- Mothes, K., 1928: Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz in höheren Pflanzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **46**, 59.
- Müller, K., 1909: Untersuchung über die Wasserdampfaufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile. *Jahrbuch f. wiss. Bot.* **46**, 587.
- Northen, H. T., 1938: Effect of drought on protoplasmic elasticity. *Plant Phys.* **13**, 658.
- 1943: Relationship of dissociation of cellular proteins by incipient drought to physiological processes. *Bot. Gaz.* **104**, 480.
- Ochi, H., 1952 a: The preliminary report on the osmotic value, permeability, drought and cold resistance of mosses. *Bot. Mag. (Tokio)* **65**, 10.
- 1952 b: Autoecological study of mosses in respect to water economy. I. On the minimum hydrability within which mosses are able to survive. *Bot. Mag. (Tokio)* **65**, 112.
- 1952 c: On the relationship between so-called "xeromorphic" characters found in mosses and their drought resistance. *Bull. Plant Ecol. (Sendai)* **1**, Nr. 4, 182.
- Pisek, A., und Larcher, W., 1954: Zusammenhang zwischen Trockenresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. *Protopl.* **44**, 30.
- Plantefol, L., 1927: Étude biologique de l'*Hypnum triquetrum*. *Ann. Sci. Nat. X. Ser. (Botan.)* **9**, 1.
- Poelt, J., 1954: Moosgesellschaften im Alpenvorland I u. II. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl.*, 163, 141 u. 495.
- Prát, S. u. Minassian, B., 1929: Über die Stoffaufnahme und Wasserabgabe bei Moosen. *Protopl.* **5**, 161.
- Renner, O., 1932: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Klein-epiphyten. *Planta* **18**, 215.
- Reuter, L., 1948: Ein Beitrag zur protoplasmatischen Anatomie des Keimblattes von *Soja hispida*. Ein Beitrag zur Protoplasmatik ernährungsphysiologisch differenter Zellzustände. *Öst. Bot. Z.* **95**, 373.
- 1955: Protoplasmatische Pflanzenanatomie. *Protoplasmatologia*, Band IX, 2.
- Romose, V., 1940: Ökologische Untersuchungen über *Homalothecium sericeum*, seine Wachstumsperioden und seine Stoffproduction. *Dansk Bot. Bot. Ark.* **10**, 1.
- Rouschal, E., 1937: Eine physiologische Studie an *Ceterach officinarum*. *Flora* **132**, 305.
- Scheibmeier, G., 1938: Hitzeresistenzstudien an Mooszellen. *Protopl.* **29**, 394.
- Schmidt, H., 1939: Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. *Protopl.* **33**, 25.
- Schmidt, H., Diwald, K., Stocker, O., 1940: Plasmatische Untersuchungen an dürrerempfindlichen und dürreresistenten Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Planta* **31**, 559.
- Schröder, G., 1886: Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. *Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen* **2**, 1.
- Simonis, W., 1952: Untersuchungen zum Dürreeffekt I. *Planta* **40**, 313.
- Stäfel, M. G., 1937: Der Gasaustausch der Moose. *Planta* **27**, 30.

- Steinbrinck, C., 1903: Versuche über die Luftdurchlässigkeit von Farn und Selaginella Sporangien, sowie von Moosblättern. *Flora* **92**, 102.
- 1910. Weiteres über den Kohäsionsmechanismus von Laubmoosblättern. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **28**, 19.
- Stocker, O., 1946: Beiträge zu einer Theorie der Dürresistenz. *Planta* **35**, 445.
- 1947: Probleme der pflanzlichen Dürresistenz. *Naturwiss.* **34**, 362.
- 1954: Die Trockenresistenz der Pflanzen. VIII^e Congrès Intern. de Botanique.
- 1956 a: Wasseraufnahme und Wasserspeicherung bei Thallophyten. *Handbuch d. Pflanzenphys.* Bd. **3**, 160.
- 1956 b: Die Transpiration der Thallophyten. *Ebenda*, 312.
- 1956 c: Die Wasserleitung bei Thallophyten. *Ebenda*, 514.
- 1956 e: Die Dürresistenz. *Ebenda*, 696.
- Scymkiewicz, D., 1931: Ökologische Untersuchungen im Torfmoor Czerme. I. Brzéc. 1931.
- Url, W., 1956: Über Schwermetall-, zumal Kupferresistenz einiger Moose. *Protoplasma* **46**, 768.
- Welch, W. B., 1939: Water relation in *Bryophyllum calycinum* subjected to severe drying. *Plant Phys.* **13**, 469.
- Wiefel, R., 1934: Worauf beruht das Frischwerden abgestorbener Moosblättchen. *Bot. Archiv* **37**, 1.
- Wiesner, G., 1952: Die Bedeutung der Lichtintensität für die Bildung von Moosgesellschaften im Gebiet von Lunz. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. I*, **161**, 561.
- Zacherl, H., 1954: Physiologische und ökologische Untersuchungen über die innere Wasserleitung bei Moosen. *Diss. München*, zitiert nach Stocker, O., 1956.
- Zastrow, E., 1934: Experimentelle Studien über Anpassung von Wasser- und Sumpfloosen. *Pflanzenforschung* Heft 17.