

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 33 (1924)
Heft: 33

Artikel: Ökologische Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates
Autor: Müller, Hans
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-22326>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 06.05.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ökologische Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates.¹

Von *Hans Müller*.

I.

Der Wasserhaushalt der Karrenfeldpflanzen.

Die Karrenfelder am Sigriswilergrat.

Im Landschaftsbilde des Sigriswilergrates (am N-Ufer des Thunersees) treten Karrenfelder im anstehenden Lithothamnien- und Schrattenkalk in so augenfälliger Weise hervor, dass das Studium der Vegetation jenes Gebietes ganz von selbst auf diese Erscheinung sein erstes Augenmerk richtet. Die Karrenspalten und -löcher eignen sich besonders gut zur Untersuchung der Besiedelungsweise jener Felsarten, aber ebensogut zur Ermittlung der Standortsansprüche der daselbst vorkommenden Pflanzenarten.

Da die Gesteinsart für die Form der Karren massgebend ist, beschränkte ich mich auf die Untersuchung des Lithothamnienkalkes und seiner Karrenbildungen, wie sie in der sonnigen Mulde hinter dem „obern Bergli“ in einer Meereshöhe von 1800 m auftreten: Ein Gesteinsblock, 0,5—3 m hoch, 2,5 a umfassend und inselartig über das umgebende Nardetum herausragend. Die sanfte Neigung (zirka 8°) nach Südosten ist schuld an der unregelmässigen und wirren Zerklüftung des Gesteins. Die Rippen zeigen nicht mehr die scharfen Kämme und feinen Ziselierungen, wie sie für die nahe gelegenen Karren des Schrattenkalkes charakteristisch sind; sie sind abgerundet und verleihen so dem Felde ein schwammartiges Aussehen.

¹ Vorstehende Arbeit bildet einen Abschnitt meiner „Ökologischen Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates“. Diss. Im Auszuge gedruckt im Jahrbuch der philos. Fakultät II der Universität Bern, Bd. II, 1922 (1—16).

Die Standorte des Karrenfeldes und die untersuchten Bodenproben.

1 und 2 aus einer vollständig ausgefüllten Spalte. Oberfläche sehr dürrtig besiedelt: *Alchemilla Hoppeana*, *Alchemilla alpina* var. *glomerata*, *Poa alpina*, *Carex digitata* var. *elongata*, *Carex firma*, *Festuca ovina*, *Festuca rubra*, *Campanula Scheuchzeri*, *Potentilla Crantzii*, *Plantago montana*, *Sedum atratum*, *Sesleria coerulea*, *Polygala alpestre*, *Thymus serpyllum* u. a. Probe 1 aus 60 cm Tiefe, Probe 2 aus der oberflächlichen Schicht.

3 aus einem dem nämlichen Felsen aufgelagerten Polster. Vegetationsdecke gebildet von zum Teil in Spalten wurzelnden Arten (*Salix retusa*, *Alchemilla alpina* u. a.).

4 aus der geringen, kaum 20 cm mächtigen Erdschicht einer 90 cm tiefen Spalte, aus dem Grunde eines sonnigen, stark geneigten Schrattenkalkkarrenfeldes. Einzige Besiedlerin: *Aconitum Napellus*.

5 wie 4, nur aus einer 60 cm tiefen Spalte.

6 aus dem Grunde einer etwas weniger tiefen Spalte des oberen, stark geneigten Randes des gleichen Karrenfeldes. Hier fehlt *Aconitum Napellus*.

7—11 aus der oberflächlichen Bodenschicht folgender Spalten:

7. Länge: 1 m; Tiefe: 60 cm; Breite: 20—30 cm. Spaltenöffnung: Süden.

Bestand: rel. Häufigkeit	(Skala 1—5)
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	3—5
<i>Viola biflora</i>	1—2
<i>Aconitum Napellus</i>	1—2
<i>Cicerbita alpina</i>	1—2
<i>Lamium Galeobdolon</i>	1—2
<i>Hypericum maculatum</i>	
<i>Ssp. eu-macul. var. genuinum</i>	1
<i>Hypericum maculatum</i>	
<i>Ssp. eu-mac. var. genuinum</i>	2—3 (als Keimling)
<i>Epilobium montanum</i>	3—4 („ „)

8. Spalte am Nordrande des Karrenfeldes, gegen Süden von einem 20 cm hohen Felsvorsprung überragt. Spaltenöffnung: Osten. Länge: 1 m; Tiefe: 65 cm; Breite: 15 cm.

Bestand: Moose, eine zusammenhängende Decke bildend.

Phanerogamen nicht oder kaum über das Stadium des Keimlings emporwachsend.

Viola biflora in Kümmerexemplaren.

Saxifraga rotundifolia: 2 Keimlinge.

9. Durch eine kleine Lücke sich an Spalte 8 anschliessend. Länge: 80 cm; Tiefe: 75 cm; Breite: 6—10 cm. Richtung der Spaltenöffnung: Osten. Im Grunde der Spalte ein zusammenhängender Moosteppich: darin 2 kleine, 0,5 cm hohe Keimpflanzen von *Viola biflora* und *Saxifraga rotundifolia*.

10. Spalte an der südwestlichen Abdachung des Karrenfeldes. Spaltenöffnung: Süden. Länge: 70 cm; Tiefe 60 cm; Breite: 12—15 cm.

Bestand: *Viola biflora*: fruktifizierend (rel. Häufigkeit 4—5).

Saxifraga rotundifolia: 2 kleine Exemplare.

Lamium Galeobdolon: 3 Keimpflänzchen, sehr schöne euphotom. Ausbildung.

11. Länge: 70 cm; Tiefe: 55 cm; Breite: 15 cm. Richtung der Spaltenöffnung nach Osten.

Bestand: *Saxifraga rotundifolia*: steril; beginnt zu dominieren.

Viola biflora: fruktifizierend; wird von *Saxifraga rotundifolia* mehr und mehr überdeckt.

Lamium Galeobdolon: wenige Exemplare.

12 aus einem der Felsoberfläche aufgelagerten Polster von *Rhacomitrium canescens*.

Die vollständig mit Erde ausgefüllten Spalten sind der Ausgangspunkt für die Bildung der meisten der Felsoberfläche aufgelagerten Moospolster. Im (humusreichen) Boden dieser Löcher und Spalten wurzelt *Alchemilla Hoppeana* und sendet ihre Zweiglein als Humusfänger weit in die seichten Runsen und Vertiefungen hinaus. In ihnen sammelt sich die hergewehte Erde, Moose siedeln sich an: *Rhacomitrium canescens*, *Tortella tortuosa*, *Pseudoleskea filamentosa* u. a. Bald sind auch hier auf der nackten Felsoberfläche Pflanzenstandorte geschaffen, auf denen anspruchslose Phanerogamen dauernd sich halten können: *Poa alpina*, *Festuca ovina*, *Festuca rubra*, *Carex digitata* var. *elongata*, *Potentilla Crantzii*, *Galium asperum* u. a. Für alle diese Spalten wurden Messungen angestellt über Lichtgenuss, Wasserhaushalt und Bodenqualitäten, die im folgenden kurz dargestellt werden.

Das Bodenwasser.

Methode und Allgemeines. Die Wassermenge im Boden ist für das Pflanzenleben wegen der ausserordentlichen Bedeutung des Wassers in der Ökonomie der Pflanze einer der allerwichtigsten Lebensfaktoren. Es ist deshalb nicht zu verwundern, wenn man bis jetzt in ökologischen Arbeiten der Ermittlung der Wasserführung des Bodens eine so grosse Bedeutung beimass. Dabei

stehen wir aber hier einem viel komplizierteren und vielseitigeren Probleme gegenüber, als es auf den ersten Blick scheinen mag.

Über die *Methodik zur Bestimmung der gesamten Bodenfeuchtigkeit* siehe die betreffenden Abschnitte in den Arbeiten von Kraus,¹ Schade² und Wetter.³

Mehr als orientierenden Wert können alle Messungen der Menge des im Boden vorhandenen Wassers kaum haben. Sie sagen uns überdies noch absolut nicht, wieviel von dieser Wassermenge von den Pflanzen auch wirklich aufgenommen werden kann.

Die Resultate und deren Diskussion: In bezug auf die Wasserführung des Bodens können wir im Karrenfelde zwei in ihrem Verhalten vollständig verschiedene Standorte unterscheiden:

1. Die immerfeuchten Spaltengründe.
2. Die Felsoberfläche.

Aus den Messungen geht hervor, dass für die feinen Abstufungen in der Besiedelung der einzelnen Standorte der Wasserführung des Bodens keine ausschlaggebende Bedeutung zukommt. Hier in diesen Spalten, wo in der humusreichen Erde die Feuchtigkeit mit grosser Kraft zurückgehalten wird, ist Wasser immer in genügender Menge vorhanden. Der bestimmende Einfluss übt auch hier der im Minimum vorhandene Faktor — hier wohl in erster Linie das Licht⁴ — aus.

Viel ungünstiger gestaltet sich der Wasserhaushalt für diejenigen Arten, welche die in seichten Runsen oder der Felsoberfläche direkt aufgelagerten Humuspolster bewohnen. Wohl ist der Boden dieser Polster infolge seiner grossen innern Oberfläche imstande, bei Regen, Nebel usw. sehr viel Wasser aufzunehmen. Auch kann er infolge seines grossen Gehaltes an kolloiden Stoffen das einmal aufgenommene Wasser mit grosser Zähigkeit festhalten. Nach und nach aber geht trotzdem — unter der extremsten Auswirkung der hier die Verdunstung fördernden Faktoren — ein sehr grosser Teil des aufgenommenen Wassers dem Boden wieder verloren. Es tritt ein Zustand vollständiger Trockenstarre ein. Das

¹ G. Kraus: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911. (S. 84—102.)

² F. A. Schade: Pflanzenökolog. Studien an den Felswänden der Sächs. Schweiz. Englers Bot. Jahrb. 48. 1912. (S. 144.)

³ Ernst Wetter: Ökologie der Felsflora kalkarmer Gesteine. Promotionsarb. E. T. H. Zürich 1918; Jahrb. St. Gallisch. Naturw. Ges. 1918. (S. 83—99.)

⁴ Siehe hierüber im Auszuge meiner Diss. (l. c., S. 3—5).

Polster zieht sich zusammen und löst sich von seiner Unterlage los. Es ist ohne weiteres klar, dass die für diese Standorte gemessenen Durchschnittswerte in der Wasserführung für die hier wohnenden Pflanzen keine Bedeutung besitzen. Hier können sich nur Arten dauernd halten, denen auch diese extremsten Trockenzeiten nichts anzuhaben vermögen.

Der ausserordentlich hohe Humusgehalt der Böden dieser Standorte setzt sie wohl in den Stand, bei günstiger Gelegenheit eine grosse Menge Wasser aufzunehmen und mit grosser Kraft festzuhalten. Auf der andern Seite liegt in dieser Eigentümlichkeit dieser Böden ein Moment, das erst recht *die hohe physiologische Trockenheit* dieser Standorte bedingt.

Die durch die kolloide Quellung der Humusstoffe festgehaltene Wassermenge ist für die Pflanzen kaum erreichbar.

*Sven Oden*¹ erblickt in der langsamen Beweglichkeit des Wassers innerhalb der kolloiden Humusstoffe eine Gefahr, dass die Wurzeln der hier wohnenden Pflanzen nicht schnell genug mit Wasser versorgt werden.

Überdies kann sämtliches als molekulare Schichten adsorptiv an die Bodenpartikelchen gebundene Wasser, das sogenannte *hygroskopische Wasser*, von den Pflanzen unter normalen Bedingungen dem Boden kaum entrissen werden. Es nützt also sehr wenig, von einem Boden zu wissen, dass er unter normalen Bedingungen durchschnittlich 40—50 % Wasser enthält, wenn der gleiche Boden vielleicht zu $\frac{1}{5}$ und mehr aus solch gebundenem Wasser besteht. Wollte ich einen Einblick in den Wasserhaushalt meiner Karrenfeldpflanzen gewinnen, dann musste ich die Menge dieses gebundenen Wassers für die wichtigsten Böden bestimmen. Erst dann liess sich sagen, wieviel Wasser der Boden aus seinem Innern der Pflanze wirklich zur Verfügung stellt.

Das hygroskopische Wasser.

Methode zur Bestimmung des hygroskopischen Bodenwassers. Ich folgte bei seiner Bestimmung in allen wesentlichen Teilen der Arbeit von *Wahnschaffe* und *Schucht*.²

¹ *Sven Oden*: Die Humussäuren. Koll. chem. Beihefte von W. Ostwald. 11 1919 (S. 185).

² *Wahnschaffe* und *Schucht*: Wissenschaftliche Bodenuntersuchung. Berlin 1914 (S. 182—188).

Für die Theorie der Hygroskopizitätsmessung verweise ich auf die Arbeiten von *Rodewald*¹ und *Mitscherlich*.²

Die von *Mitscherlich* konstruierten, von Dr. *E. Truninger* zum Teil umgeänderten *Apparate* zur Hygroskopizitätsbestimmung bestehen aus einem „*Hygroskopizitätsgefäß*“ und einem „*Vakuumexsikkator*“.

Das „*Hygroskopizitätsgefäß*“ ist ein zylindrisches Exsikkatorgefäß mit aufgeschliffenem Deckel, der zur Aufnahme eines Quecksilbermanometers oben einen Glastubus besitzt. Ein zweiter, seitlich am Glasgefäß sich befindlicher Tubus dient zur Aufnahme eines Glasrohres mit Hahn. Ein in das Gefäß gesetzter Dreifuss trägt zunächst eine Glasscheibe, um ein Bespritzen der Erde durch Schwefelsäure (beim Evakuieren) zu verhindern und darauf in einer flachen Schale die zu untersuchende Erde.

Der „*Vakuumexsikkator*“ ist ein halbkugelförmiges, starkes Glasgefäß, dessen oberer Rand plangeschliffen ist; darüber ein gewölbter, am Rande plangeschliffener Messingdeckel mit einer Tube, durch welche die Luft aus dem Apparate gepumpt wird. Auf der Tube ist ein dickwandiger Schlauch aus sehr gutem Gummi aufgesetzt, der nach dem Evakuieren mit einem Glasstopfen verschlossen werden kann. (Gute Dichtung von Deckel und Gefäß durch schwaches Einfetten der Ränder und Einsetzen eines Ringes aus Paragummi.) Der Boden des Gefäßes, der auf einem Dreifuss eine Glasscheibe und darauf das mit der zu untersuchenden Erde versehene Glasschälchen trägt, wird mit chemisch reinem Phosphorpentoxid beschickt.

Das *Verfahren* selbst ist folgendes: 1. 30—50 g lufttrockenen Bodens (bei humusreichen Böden genügen 5—10 g) werden in der flachen Schale, deren Gewicht bekannt ist, in das Hygroskopizitätsgefäß eingestellt. Darauf wird der Apparat mit der Wasserstrahl-luftpumpe evakuiert. (Manometer!) Das evakuierte Gefäß wird in einen dunklen Schrank gestellt, in einem Raume, der möglichst geringen Temperaturschwankungen ausgesetzt ist. Nach zwei bis drei Tagen wird in das Gefäß Luft, die vorher durch 10% Schwefelsäure in vorgelegten Waschflaschen getrocknet wurde, eingelassen. (Langsam und vorsichtig!) Sodann wird die Schwefelsäure im Ge-

¹ *H. Rodewald*: Theorie der Hygroskopizität. Landw. Jahrb. 1902 (S. 675 ff.).

² *Mitscherlich*: Bodenkunde für Land- und Forstwirte. 1913 (S. 12 u. 66 ff.).

fässe (sie war bei der ersten Füllung annähernd 10prozentig) durch 100 cm³ von genau 10 % Gehalt ersetzt. (Während des Auswech- selns der Schwefelsäure versorgte ich die Schale mit Boden in einer passenden, gut verschliessenden Aluminiumdose von bekanntem Gewichte.) — Hierauf wird das Gefäss von neuem evakuiert und nochmals drei Tage lang in den Schrank gestellt. Man lässt dann von neuem, wie das letztmal, getrocknete Luft langsam einströmen, versorgt schnell Schale mit Boden in die dazugehörige Aluminium- dose und wiegt das Ganze.

2. Das gleiche Schälchen mit dem noch feuchten Boden wird nun in den Vakuumexsikkator über Phosphorpentoxyd gebracht und das Ganze auf einem blechernen Gestelle — nachdem der Exsik- kator evakuiert, der Schlauch mit Quetschhahn und Glasstöpsel verschlossen wurde — in einen passenden Kochtopf gestellt. (Um das teure Phosphorpentoxyd zu schonen, trocknete ich den feuchten Boden zuerst in üblicher Weise in einem Hygroskopizitätsgefäss über konzentrierter Schwefelsäure vor.) Unten im Topf befindet sich bis zu einer Höhe von 5—7 cm Wasser, das durch eine ein- fache Bunsenflamme erhitzt, derart im Kochen erhalten wird, dass der Raum des Kochtopfes dauernd mit heissem Wasserdampf aus- gefüllt ist. In diesem Dampfbade bleibt der Exsikkator 4 Stunden lang. Dann nimmt man ihn heraus, trocknet ihn ab und lässt ihn erkalten. In der angeführten Art wird er mit trockener Luft ge- füllt und geöffnet. Die Schale mit dem Boden wird sofort mit einer Zange mit Parallelführung herausgenommen, in die dazugehörige Aluminiumdose versorgt und sogleich gewogen.

Die *Hygroskopizität* eines Bodens berechnet sich dann fol- gendermassen:

1. = Tara (Aluminiumdose + Glasschale).
2. = Tara + Boden + hygroskopisches Wasser.
3. = Tara + über Phosphorpentoxyd getrockneter Boden.

$$\text{Hygroskopizität} = \frac{(2-3) \cdot 100}{3-1} \text{ in Prozent des getrockneten Bodens.}$$

Über weitere technische Einzelheiten, die erst eine sichere Ausführung der ganzen Untersuchung ermöglichen, verweise ich auf die angeführte Literatur; namentlich auf das Buch von *Wahn- schaffe* und *Schucht*, dessen Angaben ich im wesentlichen ge- folgt bin.

Nach diesen beiden Forschern gibt der umgekehrte Weg der Hygroskopizitätsbestimmung: zuerst trocknen und dann benetzen, keine guten Resultate. Wohl weil die einmal auf 100° erhitzten Humuskolloide nicht mehr imstande sind, gleichviel Wasser aufzunehmen, wie sie es vorher getan haben. Zur Nachprüfung dieser interessanten Frage, auch um für meine Messungen und deren Ergebnisse die nötige Kontrolle zu haben, ging ich für jeden Boden in der Untersuchung auch diesen umgekehrten Weg.

Die *Ergebnisse*¹ meiner Untersuchungen sind in *Tabelle 1* (S. 18) zusammengestellt.

*Ramann*² weist darauf hin, dass die Menge des hygroskopisch gebundenen Wassers in verschiedenen Böden innerhalb sehr weiten Grenzen schwankt, dass sie in reinem Humusboden oft beträchtliche Werte annehmen kann. Die Ergebnisse meiner Messungen illustrieren dies. Namentlich zeigen Sie, *welch grosse Werte die Hygroskopizität im humusreichen Boden annimmt. Bis zu $\frac{2}{5}$ des Gewichtes des getrockneten Bodens kann dieses an die feinsten Bodenteilchen gebundene, für die Pflanzen kaum benutzbare Wasser ausmachen.* So kann es vorkommen, dass auf diesen Böden, in denen das Wasser sowieso oft genug nur spärlich vorhanden ist, eine Pflanze verdursten muss, trotzdem im Boden noch eine Wassermenge vorhanden ist, die ihr auf einem weniger humosen Boden noch lange zum Leben genügt hätte.

In den Ergebnissen meiner Versuche unterscheiden sich die beiden ausgeprägtesten Standortgruppen unseres Karrenfeldes, die Spaltengründe und die Humuspolster der Felsoberfläche, scharf voneinander: *Währenddem die Menge des hygroskopischen Wassers in den Spaltengründen unseres Karrenfeldes nie über 14,86 % des trockenen Bodens ausmacht, schwankt sie in den Humuspolstern der Felsoberfläche zwischen 25,48 und 45,71 %.* Sie kann also hier den doppelten — sogar mehrfachen Wert der für die Spaltengründe gewonnenen Mengen erreichen. Zu allen andern, eine grosse Trockenheit des Standortes bedingenden Faktoren kommt

¹ Meine Messungen führte ich in den Laboratorien der eidgenössischen agrikultur-chemischen Versuchsanstalt auf dem Liebefeld durch. Ich gedenke hier auch mit grosser Dankbarkeit der wertvollen Unterstützung durch Herrn Dr. E. Truninger, Assistent an der Versuchsanstalt.

² *E. Ramann*: Bodenkunde. 3. Aufl. 1911 (S. 331).

hier noch der Einfluss der Hygroskopizität, im gleichen Sinne wirkend.

Zu den Messungen in den einzelnen Böden ist noch folgendes zu sagen:

Der hohen Hygroskopizität von *Boden 1* und namentlich *2* entspricht die dürftige Vegetation der betreffenden Standorte.

Die Untersuchung der *Böden 4, 5 und 6* zeitigte besonders interessante Ergebnisse zur Charakterisierung der Wurzelortsansprüche von *Aconitum Napellus*. In den *Böden 4 und 5* kann sich *Aconitum Napellus* dauernd halten. Der Einfluss der hohen Hygroskopizität wird durch eine hohe Wasserführung des Bodens ausgeglichen. (Die beiden Spalten befinden sich in einer das Karrenfeld durchziehenden Mulde). — Ist dieses nicht mehr der Fall, wie im *Boden 6* aus einer etwas weniger tiefen Spalte des obern stark geneigten Randes des gleichen Karrenfeldes, so fehlt dann auch, trotz des unverhältnismässig hohen Humus — und damit auch Stickstoffgehaltes, *Aconitum Napellus*.

In den *Böden 7—11* mit einer wohlausreichenden Wasserführung fehlen *Aconitum Napellus* die nötigen Nährstoffe, *vorab* der Stickstoff. Stickstoffgehalt in den „Aconitumspalten“ = 1,47—1,60 ‰; in den „aconitumarmen Spalten“ = 0,67—1,06 ‰.

Für Aconitum Napellus sind Wasserführung und Stickstoffgehalt des Bodens zwei Faktoren, die einander in ihrer Wirkung ersetzen können. Wir treffen Aconitum Napellus in Spalten mit geringem Stickstoffgehalt aber grosser Wasserführung und daneben in typischen Moderböden mit hohem Stickstoffgehalt und geringer Wasserführung.

Im fernern zeigen die Messungen, *wie die Menge des hygroskopischen Wassers eines Bodens parallel geht mit seinem Gehalte an Humussubstanzen. Durch diese wird wohl die hohe Hygroskopizität unserer Böden in erster Linie bedingt.* Eine der vielen Wechselbeziehungen zwischen der Wasserversorgung der Pflanzen und den Eigenschaften des Standortsbodens.

Zweite Art der Hygroskopizitätsmessung: „Zuerst trocknen“: Die Resultate entsprechen vollständig den Erwartungen. Die auf diese zweite Art bestimmte Hygroskopizität ist mit einer einzigen Ausnahme (Abweichung liegt innerhalb der Fehlergrenze) immer kleiner als die auf dem gewöhnlichen Weg bestimmte. Und zwar ist die Dif-

ferenz umso grösser, je grösser die Hygroskopizität selber ist. (Hieraus ergibt sich wiederum der Parallelismus zwischen Hygroskopizität und Gehalt an kolloider Humussubstanz des Bodens).

Fast möchte es uns nach alledem scheinen, als sollte es den Pflanzen unter all diesen ungünstigen Verhältnissen in ihrer Wasserversorgung überhaupt nicht mehr möglich sein, diese humosen Polster der Felsoberfläche zu besiedeln, wenn nun nicht auf der andern Seite gerade die hygroskopischen Eigenschaften des Bodens im Stande wären, die Pflanzen bei gänzlichem Fehlen von liquidem Wasser vor dem Verwelken zu schützen. Sobald der Boden nur — was ja hier oft genug der Fall ist — mit genügend feuchter Luft in Berührung kommt.

In hartem Kampfe müssen hier die Wurzeln dem Boden Teile dieses adsorptiv festgehaltenen Wassers entreissen und nur Pflanzen, deren Wurzeln hiezu besonders befähigt sind, sind imstande, tagelange Trockenstarre ungeschädigt zu überstehen. Diese Fähigkeit muss sich in einer erhöhten

Saugkraft der Wurzeln

äussern. Es war deshalb wünschenswert, meine Karrenfeldpflanzen auch auf diese Frage hin experimentell zu untersuchen.

Dass es sich bei der Schwierigkeit des ganzen Problems für mich nur darum handeln konnte, in ganz groben Vorversuchen vorläufig festzustellen, ob in dieser Richtung wirklich ein greifbares Ergebnis zu erwarten wäre, war mir von Anfang klar, war aber kein Grund, das Ganze zu unterlassen.

Für die Theorie und Methode der Saugkraftmessung verweise ich auf die grundlegenden, vorzüglichen Arbeiten von *Ursprung* und *Blum*.¹

Kurz zusammenfassend gehen wir hier von folgender Überlegung aus: „Bringen wir eine Zelle mit der Saugkraft *s* in eine

¹ *A. Ursprung* und *G. Blum*: Zur Methode der Saugkraftmessung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrgang 34 1916.

— Zur Kenntnis der Saugkraft. ebenda. (S. 593)

— „ „ „ „ II. „ 36 1918. (S. 577).

— Besprechung unserer bish. Saugkraftmessungen am gl. Orte. (S. 599).

— Zur Kenntnis der Saugkraft. III. ebenda. Bd. 37 1919. (S. 453).

— „ „ „ „ IV. „ „ 38 1920. (S. 73).

— Dürfen wir die Ausdrücke osmot. Wert, osmot. Druck usw. synonym gebrauchen? Biolog. Zentralblatt 40 1920 (S. 193).

Rohrzuckerlösung mit einer Saugkraft grösser als s , so nimmt das Volumen der Zelle ab; in einer Zuckerlösung mit der Saugkraft kleiner als s nimmt das Volumen zu; in einer Lösung mit der Saugkraft s bleibt das Volumen dasselbe. Zur Ermittlung der Saugkraft braucht man also nur jene Zuckerkonzentration zu ermitteln, in welcher die Zelle ihr Volumen nicht ändert.“¹

Zur Berechnung der Saugkraft in Atmosphären benutzte ich die von *Morse*, *Lord Berkeley* und *Hartley* ermittelten, von *Ursprung* und *Blum* zusammengestellten Werte für die den verschiedenen Konzentrationen der Versuchslösungen entsprechenden Drucke.²

Praktisch bin ich dabei folgendermassen verfahren: In erster Linie wählte ich für meine Versuche zwei, für die Verhältnisse der beiden Hauptstandorte unseres Karrenfeldes bezeichnende Pflanzen aus. Ich benutzte für die Spaltengründe *Viola biflora*, *Poa alpina* für die der Felsoberfläche aufgelagerten Humuspolster. Ich untersuchte die Saugkraftverhältnisse zuerst in der Epidermis der Wurzelspitzen. (Meist Nebenwurzeln 1. Ordnung, 3 mm hinter der Spitze).

Ungeahnte Schwierigkeiten erschwerten das Arbeiten mit diesen kleinen Wurzeln: Die umgebende Erde hielt so fest an ihnen (namentlich bei *Poa alpina*), dass ihre rasche Reinigung (ohne Wasser natürlich) und ihr Schneiden mit ausserordentlicher Mühe und sehr vielen Misserfolgen verbunden war, trotzdem ich mich während mehreren Monaten auf diese Messungen vorbereitet hatte. Ich benutzte deshalb zu meinen Untersuchungen auch Zellen aus der untern Epidermis der Laubblätter, die nach *Ursprung* und *Blum* allerdings relativ niedrige aber doch gleichförmige Verhältnisse in bezug auf die Saugkraft aufweisen.

Nachdem ich durch Vorversuche festgestellt hatte, dass ein Ausgleich in der Konzentration der Versuchszelle und ihrer Umgebung während der Zeit für den Transport vom Karrenfeld zur Arbeitsstätte (oberste Sennhütte, 2 Minuten Entfernung) nicht eintrat, hielt ich mich an folgenden Gang der Untersuchung:

¹ *A. Ursprung* und *G. Blum*: Zur Methode der Saugkraftmessung. loc. cit. (S. 537).

² loc. cit. (S. 533).

Herr Prof. *Ursprung* und Herr Dr. *Blum* in Freiburg (Schweiz) waren so gütig, mich in die Technik dieses schwierigen Verfahrens persönlich einzuführen, wofür ich ihnen auch an dieser Stelle bestens danke.

Das Wurzelstück resp. Blatt der zu untersuchenden Pflanze wurde möglichst rasch von der Erde befreit, in einer kleinen Flasche mit Paraffinöl versorgt und sofort geschnitten. Nun wurde die in Paraffinöl liegende Zelle (bei unterstütztem Deckglase) bei stärkstmöglicher Vergrösserung gezeichnet und ihre Grösse mit einem Kompensationsplanimeter bestimmt. Der durch Abtrocknen auf Filtrierpapier vom anhaftenden Oele möglichst befreite Schnitt wurde hierauf in ein Fläschchen mit Rohrzucker von bestimmter, bekannter Konzentration gebracht; in der Zuckerlösung nochmals untersucht, gezeichnet und ausgemessen (die Versuchszelle) und auf folgende Art ihre Saugkraft annähernd bestimmt: Durch Probieren wurden zwei Rohrzuckerkonzentrationen gesucht, von denen die eine das Zellvolumen ein wenig vergrösserte, die andere es ein wenig verkleinerte. Die indifferente Konzentration, welche die gesuchte Saugkraft der Zelle besitzt, musste nun zwischen diesen beiden Werten liegen und liess sich durch Annäherung der beiden Grenzwerte mit steigender Genauigkeit ermitteln. Dabei muss für jede Zuckerkonzentration ein neuer Schnitt angefertigt werden. Auch bei sorgfältigstem Experimentieren im Laboratorium lassen sich nicht alle von den vielen Fehlerquellen, auf die schon *Ursprung* und *Blum* aufmerksam machen, vermeiden. Zudem birgt die Arbeit an Ort und Stelle, im Gebirge, ungezählte neue Schwierigkeiten. Meine gefundenen Resultate sind deshalb als Ergebnisse grober Vorversuche zu betrachten. Einige für die Frage des Wasserhaushaltes der Karrenfeldpflanzen interessante Tatsachen haben sie immerhin gezeitigt. Die Untersuchungen gingen bei schönem Wetter, bei einer für *Poa alpina* verhältnismässig günstigen Wasserführung ihrer Standorte vor sich. Trotzdem lassen die Ergebnisse ein deutlich verschiedenes Verhalten der beiden Versuchspflanzen erkennen.

*In allen untersuchten Fällen lag die Saugkraft in den Epi-
dermiszellen der Wurzelspitzen von Poa alpina über 5,064 Atmo-
sphären, währenddem sie in Parallelversuchen bei Viola biflora
4,222 Atmosphären nicht überstiegen:*

*Die Wurzeln der unter weit ungünstigeren Verhältnissen
lebenden Poa alpina verfügt über grössere Kräfte, um dem Boden
Wasser zu entnehmen als Viola biflora, der in ihrer Wurzel-
erde meistens Wasser im Überflusse zur Verfügung steht.*

Die in Versuchen an Zellen aus der Epidermis der Blattunterseite gewonnenen Werte bestätigen die bei den Wurzeln gefundenen Resultate: Bei *Poa alpina* schwankt hier die Saugkraft zwischen 5,064 und 6,702 Atmosphären, währenddem die analogen Werte für *Viola biflora* zwischen 3,959² und 5,064 Atmosphären liegen mögen. In einem einzigen Versuche steigt in einem Blatte von *Poa alpina* der Wert über 7,605 Atm., in einem solchen von *Viola biflora* über 5,064 Atm.

Dass die Unterschiede in den Saugkräften von Wurzel und Blatt keine grösseren sind, ist verständlich, wenn wir bedenken, dass die Länge der Leitung bei beiden Pflanzen kaum 5, höchstens 8—10 cm beträgt.

Inwieweit die gefundenen Werte absolut hohe Kräfte darstellen, entzieht sich einer sichern Beurteilung, weil vergleichende Untersuchungen, mit Ausnahme der Experimente von *Ursprung* und *Blum*, fehlen. Als Ergebnis einer dieser Untersuchungen geben die beiden Autoren als Durchschnittswert der Saugkraft für Zellen aus der Epidermis der Wurzelspitze 5,3 Atm. an.¹ (Dabei handelt es sich um die Wasserversorgung einer 20 m hohen Buche am Südrande eines Wäldchens). Ihr analoger Wert für *Hedera Helix* beträgt 0,8 Atm.

Bei der Kleinheit der zu versorgenden Pflanzenteile (bei *Poa alpina* handelt es sich in den meisten Fällen um höchstens 3 cm lange Blättchen und einen kaum mehr als 10 cm langen Halm), dürften die gefundenen Werte von 4—5 Atmosphären eine absolut hohe Saugkraft darstellen. Weitere vergleichende Untersuchungen an vielen Pflanzen unter den verschiedensten standörtlichen Bedingungen müssten in dieser wichtigen Frage Klarheit schaffen.

Die Transpiration.

Die bisherigen Abschnitte meiner Arbeit geben uns Aufschluss über die Bedingungen, unter denen die *Wasseraufnahme* unserer Karrenfeldpflanzen sich vollzieht. Nicht weniger wichtig für das Gesamtproblem der Wasserversorgung unserer Versuchspflanzen ist die zweite Frage: *der Wasserabgabe*. Wenn die, beim Studium

¹ A. *Ursprung* und G. *Blum*: Zur Kenntnis der Saugkraft. loc. cit. (S. 553).

dieser Frage durch das *Tonzellen-Atmometer*¹ gefundenen Werte nicht ohne weiteres auf die lebende Pflanze übertragbar sind, sind sie uns doch ein Ausdruck für das Zusammenwirken der verschiedensten Aussenbedingungen: Temperatur, Insolation, Wind, Luftdruck usw., die zusammen *die Evaporationskraft der Atmosphäre* ausmachen. Diese aber ist für die Organisation, das Leben der Pflanze so bestimmend, wie alle die besprochenen Faktoren unter denen die Wasseraufnahme sich vollzieht.

Der mir in unseren Berichten zur Verfügung gestellte Raum gestattet mir nur, in grosser Kürze die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner Messungen zusammenfassend wiederzugeben. Einige interessante Tagesresultate sind in den Tabellen auf S. 19—26 wiedergegeben.

Die ruhige Luft in den Spaltengründen, die in der Regel durch keine direkte Insolation zu starken Temperaturschwankungen gelangen kann, musste auch eine wesentlich geringere Verdunstungsquote zeigen als die Felsoberfläche. Die mit den *Livingstone'schen Tonzellen-Atmometern* durchgeführten Messungen ergaben denn auch bedeutende Unterschiede in der Verdunstung der beiden Orte: Felsoberfläche und Spaltengrund. Der Quotient aus den Werten dieser zwei Standorte zeigte natürlich während der verschiedenen Zeiten bedeutende Verschiedenheiten, sodass nur die zu gleicher Zeit ausgeführten Messungen Vergleichswert besitzen. Hier gehen die Resultate denen bei den Lichtmessungen ziemlich parallel. Sie zeigen deutlich ihre Abhängigkeit von Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

Der Temperaturunterschied zwischen Gesteinsoberfläche (im Schatten gemessen) und Spaltengrund ist um so grösser, je intensiver die Insolation ist: Am 5. August 1920² (Föhntag) starke Insolation, Durchschnittsdifferenz zwischen Schattentemperatur der Felsoberfläche und im Spaltengrunde $3 = 13^{\circ}$; gleiche Zahl für den 3. August (mit normalerer Insolation) $= 9,26^{\circ}$. Im täglichen Temperaturverlauf an beiden Orten (Felsoberfläche und Spaltengrund) erweisen sich die Abweichungen von der mittleren Temperatur, wie sie für die beiden Stellen ermittelt wurde, naturgemäss un-

¹ Die Atmometer wurden aufgestellt: Das eine auf der Felsoberfläche, das andere im Grunde der zu untersuchenden Spalte.

² Siehe Tabellen 2 und 3 (S. 19 und 20).

gleich: in der Spalte unten geringer und ausgeglichener als auf der Felsoberfläche. Viel schärfer kommt diese Verschiedenheit der Gesteinsoberfläche und der Spaltengründe bei den *im Boden drin gemessenen Temperaturen* zum Ausdruck.¹ Währenddem zur Zeit meiner Messungen die Temperatur in den humosen Moospolstern auf der Felsoberfläche (2—3 cm tief gemessen) die meiste Zeit eines normalen Tages hindurch über 20 ° lag, stieg sie in der obersten Erdschicht der Spalten selten über 15 °. Der Temperaturverlauf in der Gesteinsoberfläche, im Humuspolster usw. ist infolge der wechselnden Insolation beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Die Erwärmung des Spaltenbodens hingegen strebt vom Vormittag an sozusagen ungestört einem Maximum in den Abendstunden zu (zwischen 4 und 5 Uhr an normalen Tagen; zwischen 5 und 6 Uhr, wenn die Messungen in mindestens 10 cm Tiefe ausgeführt wurden).¹

Um auch den Anteil der *Luftfeuchtigkeit* bei der Verdunstung einigermaßen klarzulegen, legte ich besonderes Gewicht auf die Ermittlung des *Sättigungsdefizites*, jenes Wertes, welcher angibt, wieviel Gramm Wasser im m³ Luft bis zu ihrer vollständigen Sättigung noch fehlen.² Ein Vergleich des täglichen Verlaufes der Wasserverdunstung und des Sättigungsdefizites der Luft, die ein-

¹ Siehe Tabellen 4 und 5 (S. 21 und 22).

² *Das Sättigungsdefizit der Atmosphäre nach „Jost“*: (in seinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.“ Jena 1913. Seite 51—52).

Seine Berechnung: $E = \text{„Dampfdruck“}$ in mm Quecksilber, den die Luft im Zustande der Sättigung aufweist.

$e = \text{„Tatsächlich existierender Dampfdruck“}$ in mm Hg; berechnet nach der Formel

$e = 0,945 \cdot (1 + 0,00367 \cdot t) \cdot f$ mm Hg. worin „f“ die „absolute Feuchtigkeit der Luft“ und „t“ die Lufttemperatur bedeutet.

$S_2 = E - e = \text{das Sättigungsdefizit der Luft nach „Jost“ in mm Quecksilber.}$

Ganz abgesehen davon, dass die Berechnung von S_2 keine schwere aber zeitraubende Arbeit ist, ist es überdies nicht ganz leicht, sich von einer, in „Millimeter Quecksilberdruck“ dargestellten Grösse und ihrem Zusammenhange mit der Transpiration, eine richtige Vorstellung zu bilden. Ich möchte deshalb an Stelle des „Jost'schen Sättigungsdefizites der Luft“, S_2 in Millimeter Quecksilberdruck, ein anderes S_1 in meine Arbeit einführen (n. Prof. Forster: mündl. Mitteilung). Dabei gehe ich von folgender Überlegung aus: In Luft mit „voller Sättigung“ hätte ich bei einer gewissen Temperatur *im m³ Luft „fo“ Gramm Wasser*. Bei der wirklich vorhandenen Feuchtigkeit (von so und so viel Prozent) sind in der Luft weniger als f_0 , *nur „f“ Gramm Wasser in 1 m³ enthalten*. Berechne ich die Differenz zwischen f_0 und f , so sagt mir dieser Wert, wie

ander im grossen und ganzen parallel gehen,¹ erhellt den grossen direkten Einfluss des letzteren auf den ersteren.

Auch hier unterscheiden sich unsere beiden Hauptstandorte des Karrenfeldes voneinander. Nicht nur ist der Verlauf des Sättigungsdefizites der Luft und damit natürlich auch der tägliche Verlauf der Verdunstung im Spaltengrunde ein viel ausgeglichenerer und ruhigerer als dies auf der Felsoberfläche der Fall ist.¹ Auch die im Spaltengrunde seltenen Ausnahmefälle, wo der Wert und Verlauf des Sättigungsdefizites direkt einen andern Gang der Verdunstung erwarten liessen, sind auf der Felsoberfläche häufiger, die Verhältnisse ändern hier viel rascher, die Ablesungen am Hygrometer und die ermittelten Werte werden von momentanen Zufälligkeiten viel stärker beeinflusst.

Ein weiteres verschiedenes Verhalten der beiden Standorte in bezug auf das Verhältnis von Verdunstung und Sättigungsdefizit ergibt sich, wenn wir dieses Verhältnis zahlenmässig zum Ausdruck bringen und dabei berechnen, wieviel die per 1 Gramm im m³ Sättigungsdefizit pro Stunde durchschnittlich verdunstete Wassermenge beträgt.

Währenddem im Durchschnitt aller 120 Messungen in der Spalte unten einem Sättigungsdefizit von 1 g/m³ eine pro Stunde verdunstete Wassermenge von 1,06 — 1,10 cm³ entspricht, ist der entsprechende Wert für die auf der Felsoberfläche abgegebene Wassermenge 2,06 — 2,10 cm³.

Auf der Felsoberfläche verdunstet bei gleichem Sättigungsdefizit der Luft ungefähr die doppelte Wassermenge wie in der Spalte unten.

Dabei ist nicht zu vergessen: die zur Berechnung des Sättigungsdefizites verwendeten Daten sind Werte für Schattentempe-

viele Gramm Wasser in 1 m³ Luft bis zur vollständigen Sättigung noch fehlen. Wir erhalten auch ein Sättigungsdefizit, S₁, aber diesmal nicht in „mm Hg“, sondern in Gramm Wasserdampf, die dem m³ Luft bis zu seiner vollständigen Sättigung fehlen.

Die aus 240 Versuchen ermittelte Durchschnittsdifferenz zwischen S₁ und S₂ beträgt nur 1,1 % ihres absoluten Wertes. Sie fällt für unsere Arbeit überhaupt nicht in Betracht. Die Ermittlung von S₁ ist gegenüber derjenigen von S₂ eine so viel einfachere und kürzere, dass deren allgemeine Einführung in ähnlichen Arbeiten gerechtfertigt erscheint.

¹ Siehe Tabellen 6 a u. b (S. 23 u. 24) und Tabellen 7 a u. b (S. 25 u. 26).

raturen; sie wurden gewählt, um von den vielen Zufälligkeiten der Insolation unabhängig zu sein; die Werte für die Felsoberfläche sind daher zu klein. Wichtiger ist noch, dass die Wirkung des *Windes* dabei nicht oder nur indirekt berücksichtigt ist. Auf diesen Faktor dürften wohl die meisten Abweichungen, die sich für die Felsoberfläche ergaben, zurückzuführen sein.

Das Hauptergebnis meiner Verdunstungsmessungen, die zahlenmäßige Wiedergabe der Verschiedenheit im Lokalklima der beiden Hauptstandortsgruppen unseres Karrenfeldes, lässt sich etwa in folgender Weise mit dem Verhalten der Vegetation in Einklang bringen:

Während sich in den ausgefüllten Spalten und humusreichen Moospolstern der Felsoberfläche nur Pflanzen halten können, die an eine aussergewöhnlich hohe Evaporationskraft der umgebenden Atmosphäre angepasst sind, leben die die Spaltengründe bewohnenden Pflanzen in einem ausgeglichenen, feuchten, durch ein niedriges Sättigungsdefizit der Luft ausgezeichneten Lokalklima.

Tabelle 1. Zusammenstellung der Ergebnisse meiner Hygroskopizitätsmessungen.

Bod.- №	1.	2.	3.	Hygroskop. Wasser	W _h ¹	1.	2.	3.	Hygroskop. Wasser	W _h 2	△	Humus- gehalt	Standort
1.	38,1578	49,9722	47,1904	2,7818	30,79	38,1578	49,7436	47,1904	2,5532	28,26	2,53	36,44	ausgefüllte
2.	35,2178	45,9352	42,5730	3,3622	45,71	35,2178	45,4260	42,5730	2,8530	38,78	6,93	51,01	Spalte
3.	35,0414	44,8164	42,3498	2,4666	33,75	35,0414	44,5420	42,3498	2,1922	29,99	3,76	38,25	O.
4.	37,4686	51,5478	48,0440	3,5038	33,13	37,4686	50,8439	48,0440	2,7999 (?)	26,47	6,66 (?)	30,24	Sp.
5.	36,1314	50,2114	46,7310	3,4804	32,83	36,1314	49,8528	46,7310	3,1218	29,45	3,88	35,31	Sp.
6.	32,4850	45,0180	41,3445	3,6735	41,46	32,4850	44,5920	41,3445	3,2475	36,65	4,81	41,26	Sp.
7.	38,1578	49,4168	47,9960	1,4208	14,44	38,1578	49,3342	47,9960	1,3382	13,60	0,84	17,44	Sp. 6
8.	35,2178	47,1262	45,7252	1,4010	13,33	35,2178	47,1294	45,7252	1,4042	13,36	+0,03	15,57	Sp. 11
9.	32,2156	42,6310	41,2829	1,3481	14,86	32,2156	42,5716	41,2829	1,2887	14,21	0,65	16,66	Sp. 8
10.	36,1314	50,4509	48,9479	1,5030	11,72	36,1314	50,3990	48,9479	1,4511	11,32	0,40	15,25	Sp. 10
11.	37,7380	50,3808	49,1834	1,1974	10,46	37,7380	50,3096	49,1834	1,1262	9,84	0,62	10,88	Sp. 7
12.	35,0414	40,1892	39,1436	1,0456	25,48	35,0414	40,1486	39,1436	1,0030	24,49	0,99	34,24	O.

1. Tara.

W_{h1} = Hygroskopizität (1. Verfahren: zuerst benetzen, dann trocknen.)

Sp. = Spaltengrund.

2. " + Boden + hygroskop. Wasser.

W_{h2} = Hygroskopizität (2. Verfahren: zuerst trocknen, dann benetzen.)

O. = Felsoberfläche.

3. " + trock. Boden.

△ = Differenz der Resultate der beiden Verfahren.

(Gewichte in Gramm.)

Messungen vom 2. August: Die Temperaturverhältnisse in „Spalte 7“.

Messungen vom 3. August: Die Temperaturverhältnisse in „Spalte 8“.

Tabelle 2.

Zeit der Messung	Schattentemperatur		Temperatur 2-3 cm tief		Temp. der Versuchslösung		Zeit der Messung	Schattentemperatur		Temperatur 2-3 cm tief		Temp. der Versuchslösung	
	Felsoberfläche	„Spalte 7“	in der Gesteinsoberfläche	im Boden der „Spalte 7“	auf der Felsoberfläche	in der „Spalte 7“		Felsoberfläche	„Spalte 8“	in der Gesteinsoberfläche	im Boden der „Spalte 8“	auf der Felsoberfläche	in der „Spalte 8“
7 h	10,8 ⁰	8,4 ⁰	7,7 ⁰	9,6 ⁰	13,5 ⁰	13,5 ⁰	7 h	14,5 ⁰	11 ⁰	11,2 ⁰	11,2 ⁰	15 ⁰	12 ⁰
8 h	12	9,8	11,1	9,8	18	13,6	8 h	15,1	12,8	14,4	11,2	18	13
9 h	12,8	11	14,5	11	22	14,1	9 h	12,1	11,3	15,8	11,2	18	13
10 h	14	12	19,2	11	26	13,5	10 h	15,1	12	17,3	11,5	17,5	13
11 h	14,5	13,8	22,7	12,5	27	14,5	11 h	12	11,5	16,2	11,5	15,8	12,8
12 h	14,8	14,5	22,5	13	24,5	14,8	12 h	11,8	11,5	14,2	11,8	13,5	12,3
1 h	14	13,2	19,8	12,5	22	15	1 h	10,8	10,5	12,5	11,5	13,8	12
2 h	16,5	14,2	22,2	13	24,3	15,5	2 h	13	12	15,5	11,8	13,8	12
3 h	15,4	14,5	20,6	13,1	24,2	16	3 h	16,9	13	21,5	12,2	16,5	12,8
4 h	17,4	16,2	22	13,2	25,2	16	4 h	17	13,5	21,8	12,3	18	13
5 h	16,5	15,3	21,5	13	25	15,8	5 h	17,5	13,5	22	12,5	18,5	13
6 h	16,9	15	19,8	12,8	22,2	15,5	6 h	17	13,6	19	12,3	18,9	13
7 h	15,1	14	16,9	12,6	17	14,8	7 h	14,5	13	17,5	12,2	—	—
Tagesdurchschn.	14,7 ⁰	13,2 ⁰	18,5 ⁰	12,1 ⁰	22,4 ⁰	14,8 ⁰		14,4 ⁰	12,2 ⁰	16,8 ⁰	11,8 ⁰	16,4 ⁰	12,6 ⁰
$\Delta =$	1,5 ⁰		6,4 ⁰		7,6 ⁰			2,2 ⁰		5,0 ⁰		3,8 ⁰	

Δ : Differenz = Tagesdurchschnitt: auf der Felsoberfläche — Tagesdurchschnitt der im Spaltengrunde gemessenen Temperaturen.
 „Versuchslösung“ = im Wasser aufgelöst: Ammoniumoxalat + Sublimat in geschwätzten Gläsern. (Lichtmessung.)

Bodentemperaturen vom 2. August 1920. Tabelle 4. Bodentemperaturen vom 3. August 1920.

Zeit der Messung	Temp. in der Gest. Oberfl.	Alchemilla-Polster		„Spaltenboden 7“		Temp. in der Gest. Oberfl.	Moos-Polster	Alchem.-Polster 5 cm tief	„Spaltenboden 8“		Bemerkungen
		I	II	2—3 cm tief	10 cm tief				2—3 cm tief	10 cm tief	
7 h	7,7 ⁰	8,8 ⁰	8,3 ⁰	9,6 ⁰	10,2 ⁰	11,2 ⁰	14,7 ⁰	11,6 ⁰	11,2 ⁰	11,7 ⁰	„Alchemilla“- Polster I: Schwach nach Süd-Osten geneigt. Polster II: Schwach nach Norden.
8 h	11,1	11,3	9	9,8	10,4	14,5	17,5	14,3	11,2	11,7	
9 h	14,5	14,5	12,6	11	10,5	15,8	16,8	16,1	11,2	11,8	
10 h	19,2	17,8	14,6	11	10,8	17,3	16,8	16,8	11,5	11,8	
11 h	22,7	19,9	17	12,5	10,8	16,2	15,7	16,3	11,5	11,8	
12 h	22,5	19,8	18	13	11	14,2	15,2	15,5	11,8	12	
1 h	19,8	18,4	18,1	12,5	11,1	12,5	15	15,5	11,5	12	
2 h	22,2	23,4	18,3	13	11,3	15,5	15,3	15,9	11,8	12	
3 h	20,6	19,6	19	13,1	11,5	21,5	16,8	19,8	12,2	12,5	
4 h	22	20,5	20	13,2	11,6	21,8	16	19,6	12,3	12,3	
5 h	21,5	19	19,7	13	11,7	22	16,3	19,2	12,5	12,5	
6 h	19,8	19,2	19,8	12,8	11,8	19	16,2	18,6	12,3	12,4	
7 h	16,9	16,7	18,8	12,6	11,8	17,5	15,7	17,8	12,2	12,2	
Tages-durchschn.	18,5 ⁰	17,6 ⁰	16,4 ⁰	12,1 ⁰	11,1 ⁰	16,8 ⁰	16,0 ⁰	16,7 ⁰	11,8 ⁰	12,1 ⁰	

Wo nichts anderes bemerkt ist, sind die Bodentemperaturen mit „Bodenthermometern“, wie sie in der Schweiz. Landestopographie verwendet werden, gemessen. — Tiefe: 2—3 cm unter der Oberfläche.

Bodentemperaturen vom 4. August 1920. *Tabelle 5.* Bodentemperaturen vom 5. August 1920.

Zeit der Messung	Temper. in der Gestein- oberfl.	Moos- polster	Alche- milla- polster	Spalten- boden 10	Bemerkungen	Temper. in der Gestein- oberfl.	Moospolster			Pölster- chen von Saxifraga aëzoon	Spalten- boden 11	Bemerkungen
							3 cm tief	10 cm tief	3 cm tief			
7 h	11 °	11,8 ⁰	12,7 ⁰	12,1 ⁰		13,3 ⁰	11,8 ⁰	12 °	12,3 ⁰	13,3 ⁰	12,8 ⁰	
8 h	13,2	14,7	13,3	12,8		15,1	13,5	13	14,2	15	12,8	
9 h	16,3	16,1	16,9	12,8		20,4	17,5	14	17,2	19,5	13,4 ¹⁾	1) ¹⁾ Besonnt.
10 h	20,2	18,4	19,3	13		24,6	19,3	14,5	19,6	22,7	13,6	
11 h	25,6	21,7	22,2	13,5		28	22,2	15,7	22	25,4	13,7	
12 h	29,2	23,9	24	13,9		30,6	24,2	17,8	23,2	26,4	13,9	
1 h	29,6	24,8	23,5	14,2		32,3	25	19,0	24	27,2	14,2	
2 h	28	24,6	22,2	14,3		31,6	24,6	19,3	24	26,8	14,5	
3 h	22,6	22,8	19,7	14,5		30,2	23,6	20	23,5	26,6	14,6	
4 h	23,6	22,3	19,8	14,1		28	22,9	20,6	22,5	24,2	14,8	
5 h	22	21,4	18,8	14		25,8	22,2	20,6	22	22,5	15	
6 h	20,2	20,1	18	14,2		22,9	20,9	20,6	19	19,8	14,9	
7 h	18,3	18,7	16,7	14,8		16,5	20	20,3	18,5	18,8	14,9	
Tagmittel	21,5 ⁰	20,1 ⁰	19,0 ⁰	13,7 ⁰		24,5 ⁰	20,5 ⁰	18,2 ⁰	20,2 ⁰	22,1 ⁰	14,1 ⁰	

Tabelle 6 b.
Messungen vom 4. August 1920: Im Spaltengrund Nr. 10.

Zeit	von - bis	Verdunst. Wasser- menge	t°	R. L. f %	A F = f	f°	△ S ₁	E	e	△ S ₂
h	h									
7	7—8	0,23	11,9°	81	8,61	10,63	2,02	10,43	8,49	1,94
8	8—9	0,38	12	75	8,03	10,70	2,67	10,50	7,92	2,58
9	9—10	0,38	12,5	73	8,03	11,00	2,97	10,85	7,94	2,91
10	10—11	1,14	13	73	8,25	11,30	3,05	11,20	8,17	3,03
11	11—12	1,52	15	78	9,98	12,80	2,82	12,70	9,95	2,75
12	12—1	2,66	15	74	9,47	12,80	3,33	12,70	9,44	3,26
1	1—2	0,38	17	69	9,94	14,40	4,46	14,50	9,98	4,52
2	2—3	0,76	15,5	76	10,03	13,20	3,17	13,15	10,02	3,13
3	3—4	0,38	15,5	83	10,96	13,20	3,24	13,15	10,95	2,20
4	4—5	0,08	15,2	86	11,15	12,96	1,81	12,88	11,12	1,76
5	5—6	0,00	15,2	77	9,98	12,96	2,98	12,88	9,96	2,92
6	6—7	0,68	15,5	76	10,03	13,20	3,17	13,15	10,02	3,13
7			15,8°	77	10,35	13,44	3,09	13,42	10,35	3,07
Tagesdurchschnitt pro 1 Std. v. W'm. =		0,72	Tagesdurchschnitt △ S ₁ = 2,90 g/m ³				△ S ₂ = 2,86 mm Hg.			

II.

Die Entstehungsfrage der Karrenfelder.

Seit den grundlegenden Arbeiten von *Prof. Heim*¹ und *Arbenz*² schreibt man die Entstehung der Karren in erster Linie der chemischen Wirkung kohlensäurehaltigen Wassers zu. Eine zweite Ansicht wird durch *Ramann*³ vertreten: Er möchte die Bildung dieser merkwürdigen Naturformen überwiegend dem Einflusse der Pflanzen zuweisen und zwar fasst er diesen vor allem als eine Auflösungsarbeit der Rhizoide und Wurzeln höherer Pflanzen auf. Bei diesem Auseinandergehen der Meinungen musste ein Studium der Erstbesiedelung des Lithothamnienkalkes unserer Karrenfelder auch für die Entstehungsfrage von grossem Interesse sein. Im Gegensatze zu der von Ramann vertretenen Ansicht, war mir bald klar, dass, wenn die Arbeit von Pflanzen hier in Frage kommt, es sich um diejenige niederer Organismen in erster Linie handeln musste.⁴

Zwei Dinge wiesen mich auf das Vorhandensein und die Arbeit niederer Organismen hin: Beim Anschlagen auch der kahlsten Fels-oberfläche mit dem Hammer entsteht ein lebhaft chlorophyllgrün gefärbter Fleck, der nach *Oettli*⁵ vermuten lässt, dass das, was wir Felsoberfläche nennen, nicht Gestein ist, sondern ein feiner Kryptogamenüberzug. Nicht weniger wichtig war für mich die zweite Beobachtung: Beim Herausmeisseln einer der vielen Calcit-adern, die den Lithothamnienkalk durchziehen, erschien der Kalkspat nicht etwa nur auf der Grenzfläche mehrere Millimeter tief hinein lebhaft grün gefärbt. Ganz besonders schön zeigte sich die

¹ *Alb. Heim*: Über die Karrenfelder. Jahrbuch des S. A. C. 13. 1878. (S. 421.)

² *P. Arbenz*: Über Karrenbildungen. Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Zürich. 115. Stück. 1913.

³ *E. Ramann*: Bodenkunde. Berlin 1911. (S. 17.)

⁴ *Winogradsky* (in *L. Jost*: Pflanzenphysiologie. Seite 306) erblickt in den Nitrobakterien die ersten Besiedler des Kalkfelsens. Ich war zu wenig vorbereitet, um meine Untersuchungen auch auf diese Pflanzengruppe und die wohl nicht weniger wichtigen Pilze ausdehnen zu können.

⁵ *M. Oettli*: Beiträge zur Oekologie der Felsflora. Diss. Zürich 1905.

Grünfärbung, wenn es geregnet hatte und das Gestein mit Wasser durchtränkt war. Damit, dass gerade die Auslaugung dieser Calcitadern für die Frage der Verwitterung des Lithothamnienkalkes und damit sowohl für die Entstehung wie die Zermürbung, Zerbröckelung und Abtragung der Karrenformen sich als von besonderer Bedeutung erwies, gewannen diese niederen Organismen — von solchen musste ja doch die chlorophyllgrüne Farbe in beiden Fällen herrühren — eine grosse Bedeutung. Der Lithothamnienkalk ist für die Besiedelung durch niedere Organismen auch ganz besonders gut geeignet. Die vielen Grenzflächen und kapillaren Hohlräume zwischen den einzelnen, das Gestein aufbauenden Fossilien stellen die Eintrittspforten dar. Ihnen entlang dringen sie wohl in das Innere des Gesteins vor.

Um weiter zu ermitteln, was wir in diesen organischen Wesen vor uns haben, löste ich kleine Stücklein Kalk aus der Felsoberfläche in Salzsäure auf. In der Lösung erschienen die weiter unten näher besprochenen Algenformen: *Coccolobos verrucariae*, *Chroococcus*arten, usw. *Es unterliegt also gar keinem Zweifel, dass Algen in reichlicher Masse die oberflächliche Schicht des Lithothamnienkalkes besiedeln.*

Neben Bakterien und Pilzen sind es die Algen, die als erste Ansiedler in die kleinsten, durch thermische Einflüsse geschaffenen Hohlräume der Felsoberfläche gelangen und diese nun selbst zu immer grösseren Gängen erweitern. Über die Art und Weise dieser Auflösung des Kalkes durch die Algen ist man noch im Unklaren. Nach *Bachmann*¹ geschieht dies durch eine von den Algen abgeschiedene Säure, die mit dem Kalzium ein lösliches Salz geben muss.

Aus dieser kalklösenden endolithischen Algenvegetation unserer Karrenfelder führe ich die zwei wichtigsten Formen an:²

Aphanocapsa affinis: *A. virescenti*: Diese durch ihre grossen Gallert-thalli ausgezeichnete Form ist auf die in Bezug auf die Aussenbedingungen extremsten Standorte beschränkt: Sie besiedelt die oberflächliche Schicht der nackten Kalkfelsen.

¹ *E. Bachmann*: Kalklösende Algen. Ber. der D. Bot. Ges. 33. 1915. (S. 56.)

² Das Bestimmen der Algen besorgte Herr *Prof. Chodat* in *Genf*. Für seine grosse Hilfe schulde ich ihm vielen Dank.

Eine interessante Art ist sodann die vornehmlich den Kalkspat besiedelnde *Cocobotrys verrucariae* Chod. nov. spec. Sie ist in oekologischer Beziehung interessant, indem wir in ihr eine Art vor uns haben, deren Existenzbedingungen, ganz im Gegensatz zu denjenigen von *Aphanocapsa*, innerhalb der weitesten

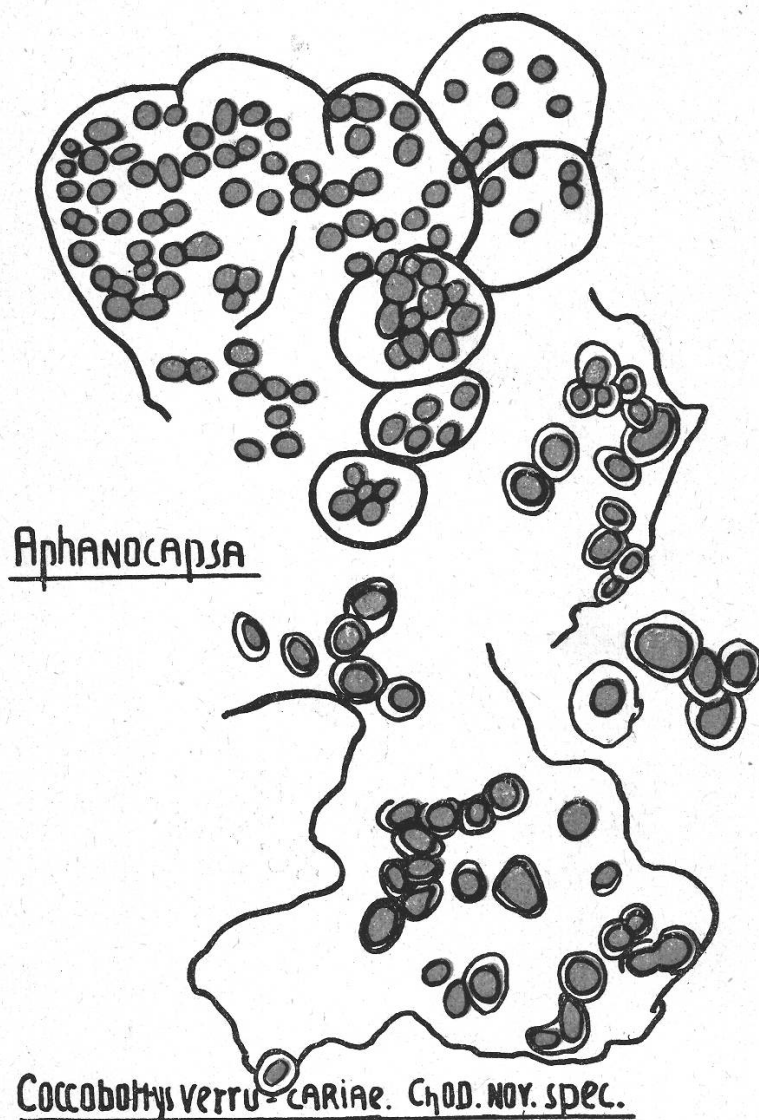


Fig. 1.

Grenzen zu schwanken scheinen. Sie besiedelt das eine Mal eine direkt an der sonnigsten Felsoberfläche gelegene Calcitader, ein anderes Mal bewohnt sie ein in einer 30 cm tiefen, feuchten und schattigen Spalte sich befindendes Kalkspatband. *Sie besorgt die Pionierarbeit in der Auflösung der Calcitadern.*

Die durch die Auflösungsarbeit der Algen aufgelockerte Fels-
oberfläche bietet einer allerdings geringen Zahl von Flechten die

Möglichkeit der Ansiedelung. Die Ausscheidungsprodukte beider lösen das Gestein auf. In die so gebildeten feinen Hohlräume trägt der Wind die Sporen der Moose, die hier unter günstigen Bedingungen zu Protonemen auswachsen. In die von Algen ausgefressenen und von ihnen zum grossen Teile angefüllten Gänge

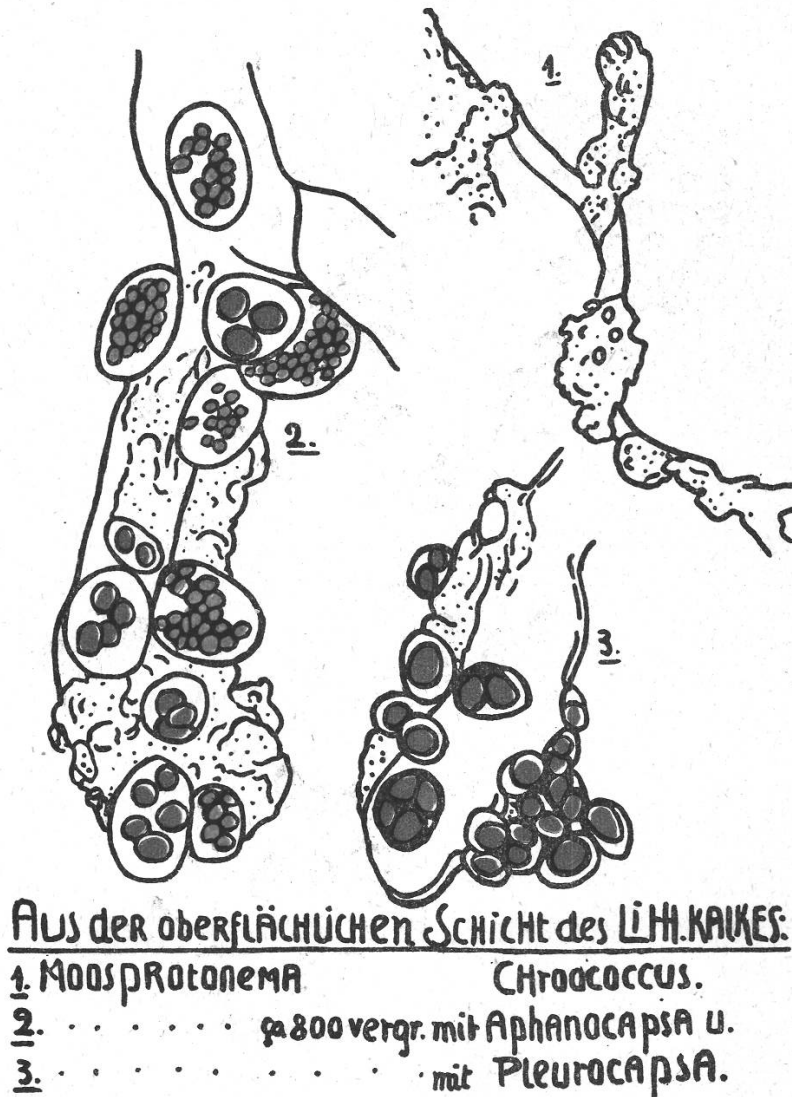


Fig. 2.

dringen die Rhizoide der Moose, unter denen hier *Tortella tortuosa* in sozusagen keinem Falle fehlt. In den fest im Gestein verankerten Pölsterchen dieser Pflanze fängt sich der hergewehte Humus, und bald sind hier Verhältnisse geschaffen, die den anspruchslosesten Phanerogamen genügen.¹ Mit der Mitarbeit der

¹ Unter den ersten Ansiedlern: *Saxifraga aizoon*, *Campanula Scheuchzeri*, *Festuca ovina*, *Poa alpina* u. a.

Moose beginnt die organische Verwitterung besonders vertiefend auf die Unterfläche einzuwirken.¹ So werden nicht nur die Calcitadern aufgelöst und immer tiefer ausgefressen, und es durchziehen an ihrer Stelle Furchen und Klüfte die Felsoberfläche, sondern die durch diese Auflösung entstandenen Hohlformen bilden in vielen Fällen die Ausgangspunkte für die Entstehung der tiefen eigentlichen Karren-Furchen und -Spalten. *Niedere Organismen, in erster Linie wohl Bakterien, Algen und Flechten, lösen die Oberfläche des Felsens auf. In den dadurch geschaffenen kleinen Hohlformen setzen andere Faktoren, das Wasser, die Temperatur usw. die felszerstörende Tätigkeit in vermehrtem Masse fort. In der ersten Inangriffnahme, in der ersten Auflockerung der Gesteinsoberfläche liegt die Hauptbedeutung der Arbeit kalklösender Algen.* Ebenso mannigfaltig aber und verschieden wie die Formen eines Karrenfeldes sind, ebenso mannigfaltig sind sicher auch die Faktoren, die dieses Gewirr von Spalten, Klüften und Rinnen gebildet haben, so dass wir in den seltensten Fällen wissen werden, wie viel wir der Arbeit jeder einzelnen all der vielen wirkenden Kräfte zuzuschreiben haben.

¹ Die Annahme, dass das an und für sich kohlensäurehaltige Wasser beim Durchfliessen der humosen Moospolster der Felsoberfläche eine Anreicherung an Säure erfahre und infolgedessen mit vermehrter Lösungskraft die Kalkoberfläche durchsetzen werde, fand ich in meinen Untersuchungen nicht bestätigt. Mit Hilfe der Titration stellte ich fest, dass das Wasser beim Durchfliessen der Moospolster an Stelle von Kohlensäure oder organischen Säuren alkalisch wirkende Stoffe extrahiert: Im durchfliessenden Wasser findet nicht eine Säureanreicherung, sondern eine Entsäuerung statt. Der vom Winde in die Moospolster getragene Kalk bindet und neutralisiert zum grössten Teile sowohl die kolloide Humussäure wie die adsorbierten organischen Säuren. Beim Durchfliessen des Polsters nimmt das Wasser von diesen Kalksalzen in sich auf; diese binden ihrerseits die im Wasser enthaltenen Säuren.
