

Zeitschrift: Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 9 (1939)

Heft: 3

Artikel: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland

Autor: Jaag, Otto

Kapitel: Vergleich der Ergebnisse unserer Untersuchung mit denjenigen anderer Forscher

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-821074>

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>

In den ganz großen Höhen fehlen aber Kieselalgen und Grünalgen, oder es kommt ihnen gegenüber den Blaualgen eine derart untergeordnete Bedeutung zu, daß die Algenvegetation der höchsten Gebirgslagen mit gutem Recht als eine Cyanophyceenvegetation bezeichnet werden kann.

Es will uns scheinen, daß sich unser verehrter Kollege *Messikommer* von der Unempfindlichkeit der Kieselalgen gegenüber Temperatureinflüssen, Frost, Austrocknung und Sonnenbestrahlung zu stark beeindrucken ließ, wenn er die Auffassung vertritt (l. c., S. 351): « Infolge ihrer bedeutenden Unempfindlichkeit gegenüber Außeneinflüssen müssen die Diatomeen mehr als andere Algen befähigt sein, in die höchsten Lagen unserer Gebirge emporzusteigen. Die Erfahrung bestätigt diese Annahme aufs beste. Alle Angaben über Algenvorkommnisse in sehr großer Meereshöhe betreffen Kieselalgen. An zweiter Stelle folgen *Pleurococcus*-ähnliche Grünalgen und an dritter Cyanophyceenvertreter. So verlockend es sein muß, der obersten Vorkommensgrenze nachzuspüren, so liegen doch nur sehr spärliche Aufzeichnungen über Algenfunde aus beträchtlicher Meereshöhe vor. »

Derartige Aufzeichnungen haben wir in den vorstehenden Kapiteln in großem Umfange geliefert. Sie zeigen ein ganz anderes als das von *Messikommer* gezeichnete Bild. Nicht die Diatomeen, sondern die Cyanophyceen müssen wir neben den Flechten als die « Weltmeister » im Ertragen strengster Klimabedingungen und in der Genügsamkeit mit Hinsicht auf die Standortsbedingungen ansehen. Wenn auch da und dort in höchsten Gebirgslagen Kieselalgen oder, wie an sonnengeschützten Stellen, Grünalgen als autochthone oder angewehrte Vegetation vorkommen mögen, so darf doch nicht übersehen werden, daß dieser Anteil an der Vegetation des Hochgebirges außerordentlich geringfügig ist gegenüber den Blaualgen, die bis in höchste Lagen hinauf ganze Felswände mit einer so dichten Vegetation bedecken können, daß diese an ihrer dunklen Patina bis weit ins Land hinaus erkennbar ist.

15. Kapitel

Vergleich der Ergebnisse unserer Untersuchung mit denjenigen anderer Forscher

A. Europäische Untersuchungsgebiete

In *C. Schröters* « Pflanzenleben der Alpen », aber auch in entsprechenden Gesamtdarstellungen der Vegetation anderer Gebirge und Länder, nimmt die Algenvegetation des nackten Gesteins einen sehr engen Raum ein. Dies ist überraschend angesichts der Tatsache, daß

nackte Wände anstehenden Gesteins und losgelöste Felssplitter vom größten bis zum kleinsten Ausmaße einen großen Teil namentlich von Gebirgsgegenden, aber auch von Tälern, Hoch- und Tiefebene ausmachen, überraschend auch deshalb, weil die Algenvegetation z. B. der Gewässer vom See bis zum Tümpel nicht nur in der Ebene, sondern auch in manchen Gebirgsgegenden, namentlich Mittel- und Nordeuropas, bis in ansehnliche Höhenlagen hinauf verhältnismäßig gut durchforscht ist.

Diese geringe Berücksichtigung der Vegetation des nackten Gesteins liegt nicht etwa in einer Geringschätzung ihrer Bedeutung, sondern ausschließlich in ihrer auch heute noch ungenügenden Erforschung begründet. Im folgenden möchten wir zu zeigen versuchen, daß auch dieser Teil der Vegetationskunde und der allgemeinen Biologie in neuerer Zeit da und dort kraftvoll in Angriff genommen wurde und daß die diesbezüglichen Untersuchungen in ihrer Gesamtheit über die Vegetationsverhältnisse des nackten Gesteins bereits ein einigermaßen übersichtliches Bild lieferten.

In der ersten Auflage des «Pflanzenleben der Alpen» (1908) konnte sich C. S c h r ö t e r auf nur recht bescheidene Vorarbeiten stützen. Sein Schüler M. O e t t l i (1905) hatte insofern eine erste Orientierung geliefert, als er einmal den Begriff «Felspflanzen» klar umschrieb. In einem frühern Kapitel haben wir O e t t l i s Definition eingehend besprochen, ebenso die Einteilung und Gruppierung, nach denen er die Felsstandorte gliederte und die von spätern Autoren ziemlich unverändert übernommen wurden.

Bereits lagen C. S c h r ö t e r (1908) auch die Untersuchungsergebnisse des französischen Agrikulturchemikers A. M ü n z vor. Dieser hatte nachgewiesen, daß die von W i n o g r a d s k y entdeckten und in ihrer den Stickstoff oxydierenden Tätigkeit erkannten «Salpeterbakterien» nicht nur an der Oberfläche verschiedenster Gesteine der Hochgebirgsregion, gleichgültig ob kalkiger oder schiefriger Natur, ganz regelmäßig anzutreffen sind und in Spalten metertief ins Gestein eindringen, sondern daß sie überdies an den an der Gesteinsoberfläche vor sich gehenden Verwitterungsprozessen lebhaften Anteil haben und die zuvor rein mineralische Grundlage zermürben und für andere Organismen bewohnbar machen.

Über die Zusammensetzung der Algenvegetation auf dem nackten Gestein sind die Angaben bei S c h r ö t e r (1908, S. 559) noch recht genereller Natur. Von den gesteinsbewohnenden Formen nennt er lediglich die Gattungen *Gloeocapsa* und *Stigonema* und gibt weiterhin an, daß C. C r a m e r z. B. *Gloeocapsa opaca* Nägeli an feuchten Gneisfelsen in den Schöllenen nachgewiesen habe. S c h r ö t e r selbst stellte

fest, daß die bläuliche Färbung der Kalkwände der Scheihenfluh im Rätikon durch eine *Gloeocapsa* bedingt sei.

Viel Beachtung fand damals (um 1908) und bis in unsere Zeit hinein O e t t l i s Bemerkung über die Kalkwände der Churfürsten und der Säntisdecke: « Über 40° geneigte spaltenlose und glatte Felsflächen sind scheinbar völlig unbesiedelt. Beim Anschlagen mit dem Hammer entsteht aber allenthalben auch auf dem kahlsten Fels ein lebhaft chlorophyllgrüner Fleck, was darauf schließen läßt, daß das, was wir Felsoberfläche nennen, nicht Gestein ist, sondern ein feiner Kryptogamenüberzug.» Wir haben diese Bemerkung und die daran angeknüpften Überlegungen anderer Autoren in einem besonderen Kapitel (S. 436) diskutiert.

Aus außereuropäischen Gebieten hatte W a r m i n g mitgeteilt, daß z. B. die « schwarzen Felsen » in Angola nach den sie färbenden Algen benannt und daß die kegelförmigen Gipfel bei Rio de Janeiro durch eine kleine Alge braun gefärbt seien.

Besseren Bescheid weiß S c h r ö t e r (1908) schon über die F l e c h t e n vegetation des nackten Gesteins. Eine ganze Reihe von Arten war bereits auf den höchsten Berggipfeln, in Höhen von weit über 4000 m nachgewiesen worden. Man kannte die Bedeutung der chemischen Natur der Unterlage für die Verbreitung der Flechten und hielt auch schon die Gruppe der kalksteten und diejenige der kieselsteten Arten auseinander.

War also die Vegetation der Gesteinsflechten weit besser bekannt als diejenige der Gesteinsalgen, so lag der Grund hierfür in der Tatsache, daß zu allen Zeiten die Flechten mit ihren farbenprächtigen, zierlichen und formschönen, dem Stein anhaftenden Lagern nicht nur dem Bergwanderer, sondern auch den Botanikern weit mehr auffielen als die unscheinbaren und formlosen, mehr oder weniger dunkel gefärbten Krusten der Algenvegetation.

Wie wenig diese letztere auch heute noch beachtet wird, erlebten wir im Laufe unserer Untersuchungen immer wieder, indem wir von Bergführern, Skifahrern usw., die wir gebeten hatten, uns von ihren Hochtouren Algenmaterialien mitzubringen, sozusagen nie solche, sondern nur Flechtenproben bekamen, trotzdem wir den betreffenden Personen immer ein Handstück mit charakteristischem Algenwuchs mitgegeben hatten. Sie zeigten sich immer stolz, « viel schöneres Algenmaterial » mitgebracht zu haben, als wie ihnen solches zur Orientierung gedient hatte.

In der zweiten Auflage von S c h r ö t e r s « Pflanzenleben der Alpen » (1926) nimmt die Felsflora bereits einen stark erweiterten

Raum ein. Dabei sind es namentlich Fragen ökologischer Natur, die der Gegenstand der mittlerweile entstandenen Veröffentlichungen waren; aber auch über die Zusammensetzung und die Biologie der Felsvegetation war bereits eine Reihe namhafter Arbeiten ausländischer Forscher erschienen.

Einen Markstein bildeten in dieser Hinsicht die Arbeiten von F. A. Schade (1912) und von B. Schorler (1914) über die Kryptogamenvegetation der Felswände des Elbsandsteingebirges in der Sächsischen Schweiz, also eines Gebietes, das durch die Aufsammlungen Rabenhorts und die daraus hervorgegangenen Exsikkatenwerke und durch die Arbeiten Hansgirs bereits einigermaßen bekannt geworden war. Diese Autoren erkannten bereits die fundamentale Bedeutung des Benetzungsgrades eines Felsstandortes für die Art und Zusammensetzung seiner Vegetation. Demgemäß unterscheiden sie zwischen überrieselten, bergfeuchten und trockenen Felsen. Bei den zweitgenannten handelt es sich um Steilwände anstehenden kalkarmen Sandsteins, dessen Wassergehalt andauernd je nach den Witterungsverhältnissen, der Jahres- und der Tageszeit zwischen 11,5 und 3,5 Gewichtsprozenten des trockenen Gesteins ausmacht, ohne daß indessen dieses letztere äußerlich vom Wasser überrieselt wäre. Derartige, durch den Bergdruck andauernd feucht gehaltene Gesteinsflächen tragen im Elbsandsteingebirge eine üppige und reichhaltige Moosvegetation, innerhalb deren Schade (1912) zunächst 11 « Facies » unterscheidet, die er in einer späteren Arbeit (1923) « Assoziationen » nennt und auf Grund der unterdessen veröffentlichten Befunde Schorlers (1914) um abermals 15 Assoziationen erweitert. So hält er schließlich deren 26 auseinander. Bei diesen Gesellschaften handelt es sich um 13 Moos-, 6 Flechten- und 7 Algenassoziationen. Diese letzteren schließen überdies 7 Subassoziationen in sich.

Unser Interesse gilt in erster Linie den vom Autor beschriebenen überrieselten und den trockenen Felswänden. Jene betreffen Gesteinsflächen, die unter Schichtfugen senkrecht oder doch sehr steil abfallen und über die ein mehr oder weniger dünner Wasserfilm andauernd oder doch während längerer Zeitspannen abfließt oder abtropft. Diese Flächen sind nach Schade (1912) mit einem dichten Belag von Kieselalgen überzogen, in dem *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* (nach Drude, 1902, S. 479), zu andern Zeiten *Fragilaria capucina* (nach Schade) die Hauptrolle spielen.

Schorler (1914) vertieft und erweitert diese mehr generellen Angaben Schades. Er unterscheidet insgesamt 8 Algenassoziationen, von denen 6 auf die sog. nassen und 2 auf die bergfeuchten Felsen entfallen. Auf den ersteren beschreibt er die folgenden Algengesellschaften:

1. das *Stephanosphaeretum*, oder das Regenlachenplankton;
2. das *Cladophoretum*, die grünen Fadenalgenvliese;
3. das *Bacillarietum*, der Diatomeenschlamm;
4. das *Chromulinetum*, die Leuchtalgenanflüge;
5. das *Gloeocapsetum*, die Gallerthhäute;
6. das *Gloeocystetum*, der grüne *Gloeocystis*-Schlamm, unter den letzteren (bergfeuchte Felsen);
7. das *Mesotaenietum*, die *Mesotaenium*-Schleime;
8. das *Pleurococcetum*, die grünen staubigen Anflüge.

Im folgenden möchten wir S c h o r l e r s Befunde im Elbsandsteingebirge zu denjenigen aus unserm Untersuchungsgebiet in Beziehung setzen, Übereinstimmendes und Gegensätzliches aufzeigen und durch die verschiedenen ökologischen Verhältnisse der Wuchsorte zu erklären versuchen.

1. Das *Stephanosphaeretum*

Dieses stellt nach S c h o r l e r die Vegetation mehr oder weniger flacher natürlicher Mulden oder künstlicher, in den Stein gemeißelter Löcher dar, in denen Regenwasser sich ansammelt. In diesem gelangt die zierliche, koloniebildende Volvokale *Stephanosphaera pluvialis* in derartigen Mengen zur Entfaltung, daß das Wasser eine grüne Färbung annimmt. Ähnliche Massenentwicklungen unserer Alge werden auch für einzelne Stellen im Erzgebirge und im Fichtelgebirge angegeben. Manchmal gesellt sich zu *Stephanosphaera* eine weitere einzellige Volvokale, *Haematococcus pluvialis*, die ihrerseits zu Massenentwicklung gelangen kann, so daß sich das Wasser blutrot färbt.

In unserem eigenen Untersuchungsgebiet vermochten wir *Stephanosphaera pluvialis* nicht festzustellen. In den von uns untersuchten Regenlachen, flachen Mulden und Pfützen gelangte nur ihr Begleiter, *Haematococcus pluvialis*, dieser aber um so üppiger und an ungezählten Stellen, zur Entfaltung. Diese verschiedenartige Besiedelung des weitgehend gleichen Biotops in S c h o r l e r s und in unserm Untersuchungsgebiet läßt sich wohl dadurch erklären, daß die von uns berücksichtigten Felsstandorte einer derart intensiven Besonnung ausgesetzt sind, wie sie die ungeschützte *Stephanosphaera* nicht zu ertragen vermag, während ihr Begleiter *Haematococcus pluvialis* in seinem Haematochrommantel einen Lichtschirm besitzt, durch den das einfallende Licht aufgefangen und gesiebt wird und nur in ertragbarer Dosis ins Zellplasma eindringt. Eintönig wie im Elbsandsteingebirge ist die Vegetation des Biotops der Regenlöcher auch in unserm Untersuchungsgebiet.

2. Das *Cladophoretum*

Zwei Wasserfälle, die S c h o r l e r untersuchte, zeigten eine verhältnismäßig üppige Vegetation von fädigen Algen, in denen *Cladophora*-Arten, insbesondere *Cladophora glomerata*, *Cl. humida* und *Cl. crispata*, sodann *Oedogonium capillare* und *Ulothrix zonata* vorherrschen und der eine ziemlich reiche Begleitflora anderer fädiger Rot-, Blau- und Grünalgen, wie *Chantransia*, *Phormidium*, *Vaucheria*, *Hormidium* und eine Reihe faden- und gallertbildender Kieselalgen beigemischt ist.

Wiederum erweist sich im Vergleich zu S c h o r l e r s Liste die Vegetation der von uns untersuchten Wasserfälle im Alpengebiet auffallend artenarm. Es fehlen namentlich die buschig verzweigten fädigen Grünalgen. Nirgends gelangen sie zu einigermaßen nennenswerter Üppigkeit. Eine auffallende Ausnahme bildet indes unser größter Wasserfall, der Rheinfall bei Schaffhausen. Sein Bett, über das hinweg die Flut des Stromes mit gewaltiger Kraft hinwegschießt, die Sturzwand und die Steilwände der aus dem Wasser ragenden Felszähne tragen (nach J a a g, 1936) eine überaus üppige Vegetation solcher fädiger Grünalgen, unter denen, ähnlich wie in S c h o r l e r s Untersuchungsgebiet, *Cladophora glomerata* bei weitem vorherrscht. Aber auch ihre hauptsächlichsten Begleiter sind fast ohne Ausnahme auch in S c h o r l e r s Liste zu finden.

Die Algenarmut der Wasserfälle im Alpengebiet ist zweifellos ausschließlich der starken Geschiebeführung der Bergbäche zuzuschreiben. Was sich an den Sturzwänden ansiedelt, wird fortwährend in kürzester Zeit abgeschauert, und nur in der Gischzone vermag sich eine artenarme Vegetation, in der *Ulothrix zonata* und einige Gallerte ausscheidende Blaualgen vorherrschen, zu halten. Reichlicher freilich ist die Vegetation in der Aufprallzone des Wassers vor der Sturzwand, wo, wie z. B. an den Wasserfällen am Säntis, die Oberfläche der Gesteinsplitter von einem dicken Filz von kalkfällenden Blaualgen überzogen ist. Was den Rheinfall anbetrifft, so erklärt sich sein Algenreichtum dadurch, daß der Alpenrhein im Bodensee sein Geschiebe sozusagen restlos abgelagert hat und als geschiebefreier Strom den Untersee verläßt.

3. Das *Bacillarietum*

Auffallend stark sind an den Steilwänden des Elbsandsteingebirges auch die Kieselalgen vertreten. Sie bilden an den stark überrieselten Stellen ausgedehnte und weitgehend reine Bestände. Hinsichtlich der Artenkombination scheint indes diese Vegetation nicht eben reichhaltig zu sein; denn S c h o r l e r nennt keine zwei Dutzend Arten. Einzelne

davon freilich können zu Massenfaltungen gelangen und in einer derartigen Individuenzahl vorliegen, daß die übrigen Algenarten neben dieser einen kaum in Erscheinung treten. Entsprechend dem Vorherrschen der einen oder andern Art unterteilt S c h o r l e r sein *Bacillarietum* in fünf Subassoziationen, nämlich in : a) *Fragilarietum virescentis*; b) *Pinnularietum borealis*; c) *Pinnularietum appendiculatae*; d) *Frustulietum saxonicae*; e) *Melosiretum Roeseanae*.

In S c h o r l e r s Liste finden wir fünf Arten, die auch in unserm Untersuchungsgebiet nachgewiesen wurden und die z. T. auch bei uns Massenfaltung zeigten. Es betrifft dies in erster Linie *Melosira Roeseana*, *Pinnularia borealis*, *Eunotia praerupta*, *Eunotia praerupta* var. *bigibba* und *Tabellaria flocculosa*.

Besonders weitgehend stimmt S c h o r l e r s *Melosiretum Roeseanae* mit unsern diesbezüglichen Beobachtungen überein. Auch bei uns ist die Gesellschaft, in der diese Art dominiert, an lichtarme Standorte gebunden; man vergleiche z. B. die Vegetation einer Felsgrotte im Tale des Morteratschgletschers auf 1950 m ü. M. mit der Liste des genannten Autors.

Nach S c h o r l e r gelangt die Vegetation der Kieselalgen im Frühjahr, wenn ihre Standorte ausgiebig benetzt werden, zur Entwicklung und bleibt gewöhnlich bis in den Sommer hinein erhalten. « Nur wenn das Wasser an den Wänden versiegt, wird ihre Vegetation vernichtet. Aber sobald die Herbstregen die nötige Nährflüssigkeit bringen, erscheinen die Algen in gleicher Entwicklung von neuem und halten bis zur Vereisung aus. » Diese Beobachtung S c h o r l e r s stimmt mit der unsrigen völlig überein, widerspricht dagegen der Auffassung M e s s i k o m m e r s , nach der die Kieselalgen besonders geeignet sein sollen, Trockenperioden zu ertragen. Dies ist offenbar nicht der Fall, namentlich an Stellen, an denen sich, wie auf dem nackten Fels, zu der extremen Trockenheit noch eine intensive Belichtung gesellt.

Daß die Kieselalgen in S c h o r l e r s Untersuchungsgebiet eine größere Rolle spielen als in dem unsrigen, ist darauf zurückzuführen, daß unter den von diesem Autor berücksichtigten Standorten der Benetzungsgrad im allgemeinen höher ist als an den von uns in die Untersuchung einbezogenen Stellen des nackten Gesteins.

4. Das *Chromulinetum*

Der von S c h o r l e r im Wasserfilm der benetzten Felswand erstmals nachgewiesene und durch die Flagellatenalge *Chromulina Rosa-noffii* verursachte « Goldglanz » konnte von uns nirgends festgestellt werden. Dies hängt wohl wiederum damit zusammen, daß die Großzahl

der von uns untersuchten Wuchsorte für diesen, dem Wasser angehörigen Organismus zu trocken ist.

5. *Das Gloeocapsetum*

Diese Algengesellschaft lockt in ganz besonderem Maße zu einem Vergleich mit unsern eigenen Befunden, spielt doch die Gattung *Gloeocapsa* in unserm Untersuchungsgebiet im Vergleich mit allen anderen Algen eine überragende Rolle.

Den Wuchsort und das makroskopische Bild dieser Vegetation beschreibt Schorler (l. c., S. 20) wie folgt: «Sind die berieselten senkrechten Wände ganz glatt — und es gibt solche vereinzelt im Elbsandsteingebirge — so vermögen die im vorhergehenden beschriebenen Algengesellschaften sich an ihnen nicht zu halten. Solche Wände besiedeln sich mit gallertabscheidenden Algen, besonders aus der Gattung *Gloeocapsa*. Die von den einzelnen Zellen gebildete Gallerte vereinigt sich oft zu knorpelig-festen Massen, welche ihrerseits wieder ausgebreitete Häute zusammensetzen, die sich mit dem Messer leicht ablösen lassen. Die stets höckerigen Gallerthäute haben häufig eine Dicke von mehreren Millimetern. Zuweilen aber senken sich durch die Wirkungen der Schwerkraft die einzelnen Höcker abwärts, und dann entstehen Gallertwülste, die 1—2 mm dick sein können. Die Farbe der Häute ist verschieden. Die einen erscheinen blut- bis kupferrot, andere grau bis graugrün. Die roten Gallerthäute werden durch *Gloeocapsa Magma*, die grauen dagegen durch *Gloeocapsa montana* erzeugt. Und obgleich unter die dominierende Art die andere sich immer einmischt, so gehen doch nach meinen mehrjährigen Beobachtungen die roten niemals in graue und umgekehrt über. Wir haben hier also zwei wohl zu unterscheidende Nebentypen des *Gloeocapsetums* vor uns, von denen der erste als *Gloeocapsetum Magmatos*, der andere als *Gloeocapsetum montanae* bezeichnet werden mag.»

Die Assoziation ist auffallend artenarm. Dies deutet auf extreme Standortbedingungen hin. *Gloeocapsa* liegt vornehmlich in einem Entwicklungszustand mit verhältnismäßig eng anliegenden, meist intensiv gefärbten und deutlich geschichteten Hüllen vor. Grünalgen fehlen vollkommen. Dies alles läßt auf eine, wenigstens zeitweise, ziemlich intensive Sonnenstrahlung am Wuchsort der Assoziation schließen.

Die Hüllenfärbung der *Gloeocapsa* ist rot, und *Stigonema*-Arten sind die einzigen Begleiter der dominierenden Form. Ja manchmal sind diese derart üppig entwickelt, daß sie *Gloeocapsa* an Individuenzahl sogar übertreffen. Dies deutet untrüglich auf einen tiefen pH-Wert des den Wuchsort benetzenden Wassers hin.

Diese von uns nur aus dem Aspekt der Vegetation abgeleitete Charakterisierung des Wuchsortes stimmt vollkommen überein mit den wirklichen Verhältnissen der betreffenden, von S c h o r l e r bearbeiteten Stellen, wie dies aus der oben angeführten Beschreibung deutlich ersichtlich ist.

Genau derselben Vegetation sind wir in unsern Untersuchungen im Alpengebiet unzählige Male begegnet. Wir finden sie überall auf stark besonnten und während verhältnismäßig kurzen Perioden benetzten Standorten auf dem sauern Silikatgestein von der Ebene bis ins Hochgebirge. Unsere von den entsprechenden Felsstellen bei Mels, Erstfeld, Morteratsch, Barberine usw. gegebenen Vegetationstabellen gleichen derjenigen S c h o r l e r s bis ins einzelne.

Wir begegneten dieser Vegetation auch im Tropengebiet, z. B. auf den Basalt-Felsköpfen an der Ostküste Sumatras über dem Hafen von Sabang, wo rothüllige *Gloeocapsa* vermischt mit *Stigonema* die gesamte Vegetation ausmachte. Ähnliche Verhältnisse liegen, wie wir noch sehen werden, nach F r e m y im tropischen Afrika vor. Die Assoziation dürfte also von weltumspannender Verbreitung sein.

Was versteht S c h o r l e r nun unter seiner *Gloeocapsa montanae*-Subassoziation? Die Art, die zur Benennung der Gesellschaft herangezogen wurde, ist keineswegs leicht verständlich. Ihre Gallerthüllen sind farblos, aber eigentümlicherweise deutlich geschichtet. Wir haben mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß Intensität der Hüllenfärbung und Deutlichkeit der Gallertschichtung im allgemeinen Fall parallel gehen und daß diese Merkmale von der Intensität der Belichtung, der sie ausgesetzt sind, abhängig sind. Sollte es sich bei Entwicklungszuständen, die als *Gloeocapsa montana* bezeichnet werden, etwa um Formen handeln, die unter mehr oder weniger starker Insolation heranwachsen, Hüllensfarbstoff und die Lagergallerte in Schichten ausbilden und die später, z. B. durch Verlagerung innerhalb der Algenschicht, dem intensiven Licht entzogen wurden und daraufhin ihr Pigment abbauten, während die Hüllenschichtung erhalten blieb? Eine solche Erklärung scheint uns möglich, kann aber vorläufig nicht durch diesbezügliche Beobachtungen belegt werden. Der Untergattung *Hyalocapsa* angehörend aber reiht sich die Art ein in die Gruppe der von vornherein nur schwer verständlichen *Gloeocapsa*-Arten.

Die Art liegt nach S c h o r l e r s Angabe mit weiten Hüllen vor; die Algenschicht ist dick, hat eine mehr knorpelige Konsistenz und kann eine Mächtigkeit von 1 cm erreichen. Der dominierenden *Gloeocapsa montana* sind *Gloeocapsa magma* und eine Reihe schleimbildender Grünalgen, wie *Gloeocystis rupestris*, *Mesotaenium Braunii* und *Trochiscia aciculiformis* beigemischt.

Aus diesem biologischen Bilde können wir schließen, daß für die Wuchsorte dieser Subassoziation wesentlich andere Umweltbedingungen maßgebend sind als für die vorerwähnte *Gloeocapsa magma*-Subassoziation. So muß die Intensität der Belichtung geringer sein; sonst vermöchten Grünalgen in nennenswerter Menge nicht aufzukommen. Die Feuchtigkeitsverhältnisse müssen einem höhern Benetzungsgrad entsprechen als diejenigen der *Gloeocapsa magma*-Gesellschaft. Gesamthaft gesehen dürften die Standortsbedingungen weniger extrem sein.

Schorler freilich sieht zwischen den Standortsbedingungen der beiden Subassoziationen keinen Unterschied. Daß solche aber vorhanden sein müssen, kann keinem Zweifel unterstehen, denn sonst wäre nicht einzusehen, warum die Vegetation so grundlegend verschieden ist. Wir müssen also annehmen, daß der Autor den Standortsbedingungen nicht die nötige Beachtung geschenkt hat. Daß dies gewiß der Fall ist, geht auch daraus hervor, daß er nichts mitteilt über die Periodizität der Benetzung und der Austrocknung. Ein solcher Wechsel muß aber vorhanden sein, denn ohne ihn vermöchte sich eine charakteristische *Gloeocapsa*-Vegetation auf dem nackten Gestein nicht einzustellen. Eine solche Periodizität ist auch durchaus zu erwarten für ein Gebiet, wie es von Schorler untersucht wurde.

6. Das *Gloeocystetum*

Diese Assoziation geht nach Schorlers Angaben ohne scharfe Grenzen aus dem *Gloeocapsetum montanae* hervor, indem deren Hauptart allmählich spärlicher wird und schließlich völlig aus der Gesellschaft ausscheidet. So umfaßt diese schließlich nur noch Gallerte ausscheidende Grünalgen verschiedener Art. Neben der dominierenden *Gloeocystis rupertis* sind zwei weitere Arten derselben Gattung, sodann *Mesotaenium Braunii*, *M. violascens* und *M. chlamydosporum*, sodann *Trochiscia aciculifera*, *Urococcus insignis*, *Oocystis solitaria*, *Dactylococcus raphidioides* und *Hormidium flaccidum* in der Gesellschaft vertreten. Es handelt sich dabei also um Arten, die in vielen unserer von bergfeuchten Felswänden stammenden Materialien ebenfalls nachgewiesen wurden.

7. Das *Mesotaenietum*

Auf bergfeuchten Flächen gelangen *Mesotaenium*-Schleime zu reichlicher Entfaltung, und zwar soll nach Schorler die Gattung mit drei Arten gleichzeitig vertreten sein. Ob dieser Befund heute noch Geltung beanspruchen kann, entzieht sich unserer Kenntnis. *Gloeocystis*-Arten können in der Gesellschaft mehr oder weniger reichlich vertreten sein, ebenso Kieselalgen und Blaualgen, unter denen namentlich *Phormidium autumnale* stark hervortreten soll.

Auch diese Algengesellschaft kennen wir aus unsern eigenen Untersuchungen. Bringt man ein solches Material in Kultur auf künstliche Nährböden, so gelangt meist eine ganze Reihe weiterer Grünalgen zur Entfaltung, die im Originalmaterial nicht oder in nur unbedeutender Menge in Erscheinung traten. Es betrifft dies in erster Linie Formen aus den Gattungen *Chlorella*, *Stichococcus*, *Coccomyxa*, *Muriella* usw. Der Standort ist gekennzeichnet durch mehr oder weniger anhaltende Feuchtigkeit, die aus dem Gesteinsinnern nachgeliefert wird, sowie durch eine gemäßigte Belichtung.

8. Das *Pleurococcetum*

Schorler erwähnt staubige Algenanflüge von verschiedener Farbe, die das ziemlich trockene Gestein lichtarmer Wuchsorte bedecken. Erscheinen diese Anflüge frisch grün, so handelt es sich um *Pleurococcus vulgaris* (Grev.) Menegh. (= *Pleurococcus viridis* Agardh), jene Alge, die wir auch in unserm Untersuchungsgebiet an lichtarmen, trockenen Stellen auf nacktem Gestein, an Baumstämmen in Parkanlagen, Alleen und im Wald, auf verbautem Holz und an eisernen Geländern in außerordentlich reichlicher Entwicklung von der Ebene bis ins Gebirge überall antreffen. Vielfach sind *Stichococcus bacillaris*, *Hormidium* und weitere kurzfädige Grünalgen dieser Vegetation beigemischt.

Sind die Anflüge leuchtend gelb, so liegt nach Schorler *Calicium chlorinum*, nach Schade *Lepraria chlorina* vor. Schorler schreibt darüber: « Die gelben, weithin leuchtenden Anflüge erzeugt die bekannte Schwefelflechte, das *Calicium chlorinum* (Ach.) Krb., die sich nach Rabenhorst an vielen Orten mit dem gleichgefärbten *Calicium corynellum* Ach. vergesellschaftet. Diese *Calicium*-Anflüge bevorzugen entschieden die oberen Partien der steilen Felswände. Hier ist auch das Gelb der Schwefelflechte am hellsten und leuchtendsten. Verirrt sie sich an schattige Orte, so wird sie mehr grünlichgelb.» Heute sind wir in der Lage, diese Verhältnisse etwas klarer zu erkennen.

Die freie, unverpilzte Alge ist auf lichtarme Substrate angewiesen. Ist aber der Lichtgenuß größer, so fällt sie dem Befall durch Flechtenpilze anheim, und die Lichenisation führt um so vollständiger zur Bildung von Flechtenkörpern, als die Belichtungsintensität zunimmt. Der höchste Grad der Lichenisierung findet sich, wie erwartet, an den oberen Partien der Felswand, wo das Gestein am meisten besonnt ist. Dort bilden sich die charakteristischen Flechtenstoffe um so üppiger, je intensiver die Belichtung ist, der der Flechtenpilz bzw. die Flechte ausgesetzt ist.

Orangerote, filzige Algenkrusten werden von Schorler als *Trentepohlia aurea* erkannt. Auch diese Alge nimmt in der Vegetation

unseres Untersuchungsgebietes auf beschatteten Wänden und Gesteinsplittern einen ziemlich breiten Raum ein. So rundet sich der Gesamtaspekt der Algenvegetation der Felswände des Elbsandsteingebirges zu einem Bilde ab, in dem die wesentlichen Züge enthalten sind, die auch das Bild der Vegetation entsprechender Wuchsorte in dem von uns bearbeiteten Gebiete ausmachen.

N. M a l t a (1926) unterzog die mitteldevonischen Sandsteinfelsen Lettlands einer algologischen Untersuchung. Die von diesem Autor beschriebenen Algenvereine stammen von Wuchsorten, die den unsrigen im Molassegebiet des schweizerischen Mittellandes in weitgehendem Maße gleichen. In entsprechender Weise stellen wir in der Vegetation der beiderlei Gebiete übereinstimmende Züge fest. Hier wie dort finden sich längs Rieselwasserbahnen braune Diatomeendecken, in denen die Gattungen *Fragilaria*, *Tabellaria*, *Diatoma*, *Meridion*, *Eunotia*, *Navicula* usw. die Hauptrolle spielen und denen verschiedene Arten aus dem Formenkreise von *Oscillatoria* und *Lyngbya* beigemischt sind.

An Stellen geringeren Benetzungsgrades finden wir in Lettland wie in unserm Gebiet neben *Gloeocapsa* und *Chroococcus* die Gattung *Gloeotheca* auffallend stark vertreten. Wo *Gloeocapsa sanguinea* unter dem Einfluß kalkreichen Sickerwassers steht, tritt sie mit violetten Gallert-hüllen auf, wo sie sich dagegen mit *Stigonema hormoides* zusammen vorfindet, da zeigt sie rote Hüllen. Wir dürfen aus dieser Vergesellschaftung schließen, daß das den Wuchsort benetzende Wasser eine Reaktion von unter pH 6,5 haben muß, wenn schon der Autor hierüber keine Angaben macht. Auch bei den Grünalgen, die in M a l t a s Untersuchungsgebiet beinahe ausschließlich durch die Gattungen *Protococcus*, *Gloeocystis*, *Stichococcus*, *Hormidium* und *Trentepohlia* vertreten sind, zeigt sich eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit der Vegetation lichtarmer Wuchsorte unseres Gebietes.

Einen wesentlichen Beitrag zur Ökologie der Lithophyten lieferte sodann ebenfalls im Jahre 1914 L. D i e l s. Er wählte für seine Untersuchungen das Dolomitgebiet des Tschamintales am Südfuße des Schlerns (Südtiroler Dolomiten) zwischen 1000 und 2500 m ü. M. Insbesondere unterzog er eine an der Westseite des Weißlahntales bei 1280 m gelegene, nach SSE exponierte, kahle Felswand, deren Gestein als Normaldolomit bezeichnet werden kann, einer eingehenden Prüfung.

Dem Beispiel S c h a d e s folgend macht D i e l s von Mitte August bis 7. September tägliche Aufnahmen über den Gang der Lufttemperatur in 50 cm Entfernung von der Felswand und über die Wärmeverhältnisse 1 cm tief im Innern des Gesteins. Diesen Messungen haften notgedrungen die Mängel der damals noch groben Meßmethode an, und die dabei erzielten Ergebnisse, die ja nicht an der Gesteinsoberfläche ermittelt

wurden, lassen sich darum nicht ohne weiteres mit den von uns festgestellten Felstemperaturen vergleichen.

Um so mehr Beachtung verdienen Diels' Mitteilungen über die epilithische und die endolithische Vegetation des Dolomitgesteins. Als erster unterzog dieser Autor eine nackte, kahle Felswand einer eingehenden biologischen Analyse. Dabei stellte er fest, daß weite Flächen der Felswand völlig vegetationslos seien, während, wie weiter oben ausgeführt, Oettli im Gebiet der Kreidefelsen der Churfürsten auch die scheinbar vegetationslose Felswand als mit einem Kryptogamenüberzug bekleidet gefunden hatte.

Unsere Untersuchungen im Alpengebiet, im Jura und im Mittelland lehrten uns, daß Diels' Beobachtung zu Recht besteht und daß Oettli's Befund nicht auf irgendeine Felswand angewendet werden darf. Wo beim Aufschlag mit dem Hammer auf dem Gestein ein chlorophyllgrüner Fleck entsteht, da ist untrüglich der Fels von endolithischen Flechten bedeckt. Solche vermögen aber keineswegs überall das Gestein zu besiedeln. Auch für sie kann eine Felsfläche nur als Wuchsort dienen, wenn ihre Belichtungs- und Benetzungsverhältnisse den Ansprüchen endolithischer Flechten genügen und die Erosion des Gesteins nicht rascher vor sich geht als die Entwicklung der Flechtenvegetation.

Diels erkannte auch die physikalische und chemische Veränderung, d. h. die Rindenbildung an der Gesteinsoberfläche durch die alleinige Wirkung der Atmosphärrillen, und die Bedeutung dieser Veränderung für die Ansiedelung der ersten Vegetation.

Die von Diels notierte Algenvegetation ist ganz anderer Art als diejenige, mit der Schade und Schorler zu tun hatten. Daß an einer Steilwand eines Dolomitriiffs von der Art, wie Diels sie untersuchte, Moose fehlen, ist angesichts der extremen Trockenheit des Standorts nicht verwunderlich. Aber auch die Algenvegetation zeigt ein durchaus anderes Bild. Die Artenliste ist außerordentlich klein, gibt doch der Autor für die gesamte epilithische Vegetation nur 2 Arten an: *Gloeocapsa alpina* und *Scytonema crassum*. Und nach beiden Arten benennt er je eine Assoziation, nämlich nach der in die Untergattung *Cyanocapsa* gehörenden *Gloeocapsa alpina* das *Cyanocapsetum* und das *Scytonemetum*.

Von den 7 Algengesellschaften Schorlers liegt also einzig das *Gloeocapsetum* vor. Aber auch in diesem fehlt die im Elbsandsteingebirge dominierende rothüllige *Gloeocapsa magma* vollkommen. An ihre Stelle tritt die violettthüllige Form, und an Stelle des fädigen *Stigonema* in Schorlers Liste tritt die fädige Blualge *Scytonema crassum*.

Dieser tiefgreifende Unterschied in der Vegetation der beiderlei Untersuchungsgebiete läßt sich durch die Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen unschwer deuten. Für die Eintönigkeit, d. h. für die Artenarmut der Algenvegetation im Untersuchungsgebiet Diels', ist die Härte der Lebensbedingungen verantwortlich, insbesondere die Periodizität von Benetzung und extremer Austrocknung, die starke Insolation, d. h. die Unwirtlichkeit des Felssubstrats.

Solche extremen Standortsbedingungen erlauben nur einer sehr geringen Zahl von pflanzlichen Organismen, sich anzusiedeln. Auf saurem Silikatgestein (mit tiefen pH-Werten des benetzenden Wassers) fänden freilich manche Blaualgen, insbesondere das im Elbsandsteingebirge reichlich vertretene *Stigonema minutum*, auch unter diesen harten Lebensbedingungen wohl ihr Auskommen. Dolomitgestein aber schließt ihr Vorkommen zum vorneherein aus.

Daß rothüllige *Gloeocapsa* fehlt, liegt ebenfalls in der chemischen Natur des Substrats begründet. Auf diesem bilden sich, entsprechend dem verhältnismäßig hohen pH-Wert des Rieselwassers, das auf Dolomitfels abfließt, Lager mit violetter Hüllennigment aus; die Alge erscheint also in der Standortsform, die die früheren Autoren als *Gloeocapsa alpina* bezeichnen.

Diels' *Cyanocapsetum* und — wenn man diese Unterscheidung aufrechterhalten will — *Scytonemetum* treffen wir vielerorts an im Dolomitgebiet der Schweizer Alpen (Davos, Arosa usw.), in den Kalkalpen, im Jura und an vielen extrem trockenen Kalkwänden des schweizerischen Mittellandes.

Auf Grund seiner Beobachtungen macht Diels darauf aufmerksam, daß die Vegetationsverhältnisse im Gebiet der Südtiroler Dolomiten der Ansicht von Fritsch (1907), nach der im Gegensatz zum Tropengebiet in unsern gemäßigten Klimazonen die Vegetation der Blaualgen zugunsten anderer Algenklassen zurückträte, widersprechen. Auf Grund unserer diesbezüglichen Erhebungen im Gebiete des Alpenlandes und in demjenigen der Tropen Niederländisch-Ostindiens (auch Ceylons, wo Fritsch seine Untersuchungen durchführte) gelangten wir, wie wir weiter unten im einzelnen begründen werden, zu der Auffassung, daß sich die Ansicht dieses Forschers in der mitgeteilten allgemeinen Form nicht aufrechterhalten läßt. In derselben Weise wie im Tropengebiet spielen die Blaualgen in den Gebirgen Mitteleuropas eine weitaus bedeutendere Rolle als irgendeine andere Algenklasse. Während sie aber in unsern tiefern Lagen gegenüber den Grünalgen zurücktreten, bestimmen sie im Tropenlande auch den Charakter der Algenvegetation des Tieflandes.

Den endolithischen Algen schenkt *Diels* besondere Aufmerksamkeit. In feinsten Rissen und Ritzen der Gesteinsoberfläche findet er Blaualgen von verschiedenem Aussehen, deren Benennung er angesichts der ganz allgemein ungenügenden Kenntnis solcher Formen lieber ausweicht. « Es will nicht gelingen, diese zahlreichen Formen mit beschriebenen sicher zu identifizieren. Wie sie entwicklungsgeschichtlich sich zueinander verhalten, ist unbekannt. Bei dem Zustand der *Chroococcaceen*-Systematik, auf die ich mich hier in keiner Weise einlassen will, ist es überhaupt nicht möglich, ohne langdauernde kontinuierliche Beobachtung oder sorgfältige Reinkulturen über die beteiligten Spezies ins klare zu kommen. Vorläufig muß es ja sogar unentschieden bleiben, ob unsere Algen zu den echten *Eugloeocapsen* — falls es solche überhaupt gibt — gehören, oder ob sie etwa *Cyanocapsen* im *status pallidus* sind.» (*Diels*, l. c., S. 521.)

Daß *Diels* für diese endolithischen *Chroococcaceen* ausschließlich *Gloeocapsa punctata* und *Aphanocapsa* erwähnt, ist zu verstehen. An derart lichtarmen Wuchsorten, wie feinste Risse im Gestein sie darstellen, ist die Ausgestaltung der Gallerthüllen (Färbung und Schichtung) derart gering, daß die betreffende Alge wirklich kaum zu erkennen ist. Auch uns ging es in dieser Hinsicht vielfach nicht besser. In manchen anderen Fällen aber trat die violette bzw. rote Hüllenfärbung, wenn auch äußerst schwach, so doch deutlich genug in Erscheinung, daß die Zugehörigkeit solcher endolithischer Materialien zu *Gloeocapsa sanguinea* mit Sicherheit festgestellt werden konnte.

Diels ist überrascht von der schwachen Entwicklung der Flechten auf den Dolomitriffen. Er sagt darüber (l. c., S. 529): « Viele der beobachteten Algen stehen in naher Verwandtschaft zu solchen, die als Flechtengonidien bekannt sind. Wir kennen die Fähigkeit der Flechtenhyphen, in das Gestein einzudringen, starke Besonnung zu ertragen, geringe Feuchtigkeitsmengen rasch aufzusaugen. Es scheinen also wesentliche Bedingungen zu ihrer Existenz gegeben. Und doch ist ihre Zahl sehr gering. Einige *Gloeolichenen* kommen vor, verarmte Formen der orangefarbenen *Caloplaca murorum* sah ich namentlich über 1600 m mehrfach, aber im ganzen ist der Flechtenmangel wie gesagt auffallend. Eine wichtige Voraussetzung für diesen Mangel scheint die senkrechte Lage der Wände, d. h. die Unmöglichkeit kräftigerer Benetzung zu sein. Denn sobald der Dolomit eine schwächer geneigte Oberfläche bietet, erscheinen sofort Flechten, oft viele Flechten darauf. Das sieht man besonders klar an den herabgestürzten Blöcken, die häufig in unmittelbarer Nachbarschaft der Steilwände umherliegen. Um eine nähere Deutung dieses Verhaltens zu geben, sind unsere Kenntnisse von der Ernährung der Flechten noch zu unvollkommen.»

Nach unsern Beobachtungen möchten wir diese Flechtenarmut nicht nur auf die ungünstigen Benetzungsverhältnisse, sondern auch auf die verhältnismäßig schwache Belichtung solcher Steilwände zurückführen. Wir lernten ja die Flechten kennen als Organismen, von denen die meisten (Ausnahmen: *Peltigera aphthosa*, die meisten *Caliciaceen* u. a.) sich unterhalb eines ziemlich hoch liegenden Minimums des Lichtgenusses nicht mehr zu bilden vermögen, und wie wir bei der Besprechung des Lichtklimas (bzw. der Wärmeverhältnisse, die von der Einstrahlung gesteuert werden) der steilen Felswände ausführten, nimmt der Lichtgenuß einer Wand mit dem Grad ihrer Steilheit rasch ab (siehe S. 98).

In der Bearbeitung der Luftalgen Dänemarks durch J. B. P e t e r s e n (1915) finden ausschließlich Kieselalgen und Grünalgen Erwähnung. Aus der französisch geschriebenen Zusammenfassung geht nicht hervor, ob die Blaualgen absichtlich von der Bearbeitung ausgeschlossen wurden, oder ob sie im Untersuchungsgebiet eine derart untergeordnete Rolle spielen, daß ihre Erwähnung nicht nötig erschien.

Was die Grünalgen anbetrifft, so erwähnt der Autor beinahe ausschließlich Arten, denen auch wir bei der Durchsicht unserer Materialien vielfach begegneten. Sie wurden auf feuchter Erde, auf Bäumen, totem Holz und auf Strohdächern gesammelt und stellen zweifellos in Dänemark wie bei uns die Vegetation lichtarmer Standorte (Jahressumme der Sonnenstrahlung unter zirka 50 kg cal/cm^2) dar.

In demselben Jahre (1914), in dem die Arbeiten von S c h o r l e r und von D i e l s erschienen, veröffentlichte E. H ä y r é n eine schöne Studie: « Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne ». Wohl gilt das Interesse dieses finnischen Forschers in erster Linie den Flechten, Moosen und Blütenpflanzen. Aus seinen wenigen Angaben über die Algenvegetation geht aber ebenfalls hervor, daß die einer periodischen Benetzung und Austrocknung ausgesetzten kahlen Felsflächen in der Spritzzone des Meeresstrandes von einer beinahe ausschließlich aus Cyanophyceen bestehenden Vegetation besiedelt sind.

Entsprechend dem verhältnismäßig hohen Benetzungsgrad dieser Wuchsorte spielen dabei die Gattungen *Calothrix*, *Tolypothrix*, *Nostoc*, *Microcoleus* und *Phormidium* die Hauptrolle.

Amphibische Organismen sind auch diejenigen Pflanzen, die die Brandungszonen der Küsten des Mittelländischen Meeres besiedeln. Sie vegetieren im Gebiet zwischen dem tiefsten Stand des Meeresspiegels bei Ebbe und dessen höchstem Stand zur Zeit der Flut, wobei die obere Grenze durch den vom Wind verursachten Wellengang noch nach oben verschoben werden kann.

Im Gebiet des Adriatischen Meeres in der Umgebung von Split besteht die Vegetation dieser marinen Litoralzone nach Ercegovič (1930) ausschließlich aus Cyanophyceen. Sie gliedert sich noch in einen unteren Gürtel endolithischer und einen solchen epilithischer Algen, und der Autor weist in einer sehr hübschen Untersuchung nach, daß es die Wechselwirkung der beiden Faktoren Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung und gegen mechanische Beanspruchung (durch den Wellengang) ist, welche diese Scheidung der Vegetation verursacht.

Die Gattungen und Arten, die in ihr vertreten sind, rekrutieren sich freilich aus anderen Formenkreisen, als wie wir sie an Standorten, die von Süßwasser benetzt werden, vorfinden. Sie liegen in scharf umgrenzten, in der Zone periodischer Benetzung und Austrocknung der Meeresküste vertikal übereinander liegenden Assoziationen und Assoziationsverbänden vor, die nach der Farbe ihrer Bestände schon makroskopisch erkennbar sind. Solche Lithophytengesellschaften stellte Ercegovič auch bei Triest, Venedig, Nizza und Marseille fest, und es scheint, daß es sich um Algenassoziationen handelt, die dem gesamten Mittelmeergebiet eigen sind.

Wie im Gebiet der Gebirge des Binnenlandes verdanken die Lithophyten ihre Existenz in der Brandungszone des Meeres ihrer außerordentlichen Genügsamkeit hinsichtlich der Lebensbedingungen am Standort. Der Autor schreibt darüber (im französischen Résumé seiner zitierten Arbeit, S. 36): « Exception faite de quelques algues supérieures, la zone lithophyte ne contient que des Cyanophycées. C'est une flore riche et luxuriante d'algues qui sont cantonnées dans les points de la côte où les autres plantes ne peuvent pas trouver la possibilité de leur vie. » Die hohe Zahl der in den genannten Assoziationen vertretenen Arten läßt sich auf den hohen Benetzungsgrad ihres Wuchsortes zurückführen.

B. Die Vegetation der epilithischen Algen im Tropengebiet

Auch aus außereuropäischen Gebieten liegen Untersuchungen über die Vegetation der epilithischen Algen vor. Ja die erste bedeutendere Studie dieser Art überhaupt, diejenige von F. E. Fritsch (1907) « On the Subaerial and Fresh-water Algal Flora of Ceylon » entstand, lange bevor die diesbezüglichen Probleme in Europa systematisch in Angriff genommen wurden. Dieser Autor weist, wie wir bereits weiter oben erwähnten, nach, daß in der Algenvegetation des Tropengebietes den Cyanophyceen eine überragende Bedeutung zukommt und daß ihnen gegenüber, im Gegensatz zu den Ländern gemäßigter Klimazonen, die Grünalgen in auffallender Weise zurücktreten. Dies betrifft nach Fritsch nicht nur die atmophytischen Algen, sondern auch die Vege-

tation der Gewässer (Seen, Teiche, Tümpel und künstliche Staubecken) der Insel Ceylon. Da diese frühe Arbeit F r i t s c h s für die pflanzengeographisch-ökologische Algenforschung von grundlegender Bedeutung ist, zitieren wir den Autor im Wortlaut. Seinen allgemeinen Eindruck gibt er folgendermaßen (l. c., S. 203) wieder :

“The first impression of an algologist after landing in Colombo, which combines tropical heat with a fairly considerable rainfall (88 inches), is the abundant algal covering on the walls of the houses, on rocks, on exposed tree-trunks, etc. A rich growth of Algae on surrounding objects is characteristic of every really moist locality, but it is only, when heat and moisture combine, that we get so luxuriant a growth as in the tropics; moreover, a few minutes' walk about Colombo is sufficient to convince one that the composition of the algal growth is one quite unlike that of temperate regions. One sees practically nothing of the *Pleurococcus*, *Hormidium*, etc., so characteristic as epiphytes in our climates, green Algae being very inconspicuous in all exposed situations (excepting *Trentepohlia*). Isolated colonies of green unicellular forms are occasionally to be found in very subordinate amount amongst unicellular Cyanophyceous (adhesive) growth, but pure green coatings are completely wanting.

The subaerial Algae of the tropics nearly all belongs to the *Cyanophyceae* (*Myxophyceae*) and, owing to this characteristic composition, the algal covering is for the most part of a much more sombre hue than the bright green one of our parts. In order to realise the extent of development of the subaerial *Cyanophyceae* in the tropics, it is necessary to pay a visit to a damp-house or on some hot spring where conditions of a similar nature prevail. Here also we find the green Algae crowded out and superposed by the blue-green forms.”

Gegen die Beobachtung Fritschs — wenigstens soweit sie die epiphytische und epilithische Algenvegetation betrifft —, daß im Tropengebiet das grüne Element der Chlorophyceen gegenüber dem blaugrünen der Cyanophyceen stark zurücktrete, läßt sich wohl kaum etwas einwenden. Sie fiel auch uns beim Betreten des Tropenlandes auf, zum erstenmal in F r i t s c h s eigenem Untersuchungsgebiet, der Insel Ceylon, sodann auf den Inseln Sumatra (Sabang, Belawan, Medan, Tobameer), Java (Buitenzorg, Tjibodas, an den Vulkanbergen Pangerango, Gedeh und Salak, Mittel- und Ostjava) und auf allen von uns besuchten Inseln des Malaiischen Archipels bis Timor und Alor.

F r i t s c h versucht, das Vorherrschen der Blaualgen vor den Grünalgen aus den klimatischen Verhältnissen des Tropengebietes heraus zu erklären und macht dafür in erster Linie den höheren Benetzungsgrad und die höhere Temperatur der Tropenstandorte verantwortlich. “Most

of the Cyanophyceae require two factors for abundant development; the first is plenty of moisture, the second a sufficiently high temperature. These two factors determine the distribution and character of the blue-green subaerial growth."

F r i t s c h s Auffassung, daß Blaualgen an Standorten mit höherem Benetzungsgrad üppiger gedeihen als an trockenen Stellen, entspricht gewiß im allgemeinen den Tatsachen. Mit abnehmender Benetzung nimmt auch die Zahl der an einem Wuchsort möglichen Arten rasch ab. Schließlich sind es nur noch ganz wenige Formen, die extrem trockene Flächen kahler Erde oder nackten Gesteins zu besiedeln vermögen. Es läßt sich eben eine lange Stufenleiter aufstellen von Formen, deren physiologischer Konstitution es entspricht, nur unter der Bedingung dauernder Wasserbedeckung zu gedeihen imstande zu sein, während andere sich damit begnügen, nur periodisch mit Wasser reichlich versorgt zu werden; ja eine Anzahl Formen verlangt einen solchen Wechsel und vermag viel eher lange andauernde Trockenheit zu ertragen als lange andauernde Unterwasserssetzung (*Gloeocapsa*, manche *Stigonema*-Arten usw.).

Wohl nimmt nach den Befunden F r i t s c h s im Tropengebiet unter den Blaualgen mit zunehmender Meereshöhe die Zahl der Arten ab. Trotzdem aber steigt ihr relativer Anteil an der Gesamt-Algenvegetation an, und schließlich sind Blaualgen noch die einzigen Besiedler des nackten, extrem trockenen Gesteins höherer Lagen im Gebirge.

Dieselben Verhältnisse, nur in noch weit ausgesprochenerem Maße, liegen nun aber auch im Alpengebiet und im Jura, also in gemäßigten Klimaten vor, wo einige Cyanophyceen als alleinige Algenvertreter bis in die Gipfelregion der höchsten Bergmassive hinaufklettern. Auch dort suchen sie freilich die begünstigten Stellen aus, die Bahnen von Riesel- und Sickerwasser, und zeigen damit ihre Bedürfnisse hinsichtlich der Benetzung des Wuchsortes.

Nur in Gegenden mit hohen und über das ganze Jahr mehr oder weniger gleichmäßig verteilten Niederschlägen, wie im Gebiet des Tessins, des Reußtales (z. B. bei Erstfeld), in der Gegend des Barberinensees u. a. a. O. genügt das an Ort und Stelle niedergehende Wasser, um überall die gesamte Oberfläche des Gesteins in genügendem Maße mit Feuchtigkeit zu versorgen, so daß nicht nur Wasserbahnen, sondern die gesamte Oberfläche des in der Gegend anstehenden Gesteins mit einer dunkeln, durch die Algenvegetation verursachten Patina überzogen ist. Die Vegetationsverhältnisse liegen hier also im wesentlichen nicht anders als in F r i t s c h s Untersuchungsgebiet. Freilich stehen die betreffenden Gegenden im Hochgebirge der Alpen in ihren Niederschlagsmengen den Tropengegenden nicht oder nur um ein geringes nach.

F r i t s c h will auch die Wuchsform der Blaualgenvertreter mit den besonderen klimatischen Verhältnissen im Tiefland und im Gebirge zueinander in Beziehung setzen. Er unterscheidet dabei hauptsächlich drei Hauptformen des Thalluswuchses: 1. das Lager ist krustenförmig ausgebreitet und haftet durch reichlich ausgeschiedene Gallertsubstanz dem Substrat an (*Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Hypheothrix*, *Lyngbya*, *Phormidium* u. a.); 2. die Fäden sind zu einem gewebeartigen, mehr oder weniger kompakten Lager verwoben (*Tolypothrix*, *Hapalosiphon*, *Scytonema*, *Stigonema* u. a.); 3. die Fäden sind zu Büscheln verschlungen, die senkrecht vom Substrat abstehen.

F r i t s c h stellt nun fest, daß mit zunehmender Meereshöhe, d. h. (nach diesem Autor) mit der damit verbundenen Zunahme der Gefahr der Austrocknung, die Zusammensetzung der Algenvegetation sich verändert, indem die locker gefügten Thallusformen (unter 2 und 3 aufgeführt), die in der Ebene dominieren, im Gebirge zurücktreten, während die krustenförmigen, durch Gallertsubstanz am Substrat haftenden Formen dort um so üppiger zur Entfaltung gelangen. Aus einer statistischen Zusammenstellung dieser Verteilung geht hervor, daß im Tiefland die unter 2 und 3 genannten Lagerformen zusammen 75 %, die ausgebreiteten Gallertlager dagegen nur 25 % ausmachen, während im Gebirge (am Berg Nuwara Elija, 2065—2765 m ü. M.) das Verhältnis beinahe umgekehrt ist, indem auf die erstgenannte Gruppe (2 und 3 zusammen) nur 33,5 %, auf die letztgenannte (1) aber 66,5 % entfallen.

Vergleichen wir dieses Ergebnis mit unsern Befunden im Alpengebiet, so stellen wir auch in dieser Hinsicht eine weitgehende Übereinstimmung fest. Freilich ist es nicht die Meereshöhe, die über die Verteilung krustenförmig bzw. fädig verflechtener Lagerformen entscheidet, sondern in erster Linie der Benetzungsgrad. Je trockener ein Standort ist, um so mehr herrschen auf ihm die krustenförmigen Lager, insbesondere verschiedener Arten der Gattung *Gloeocapsa*, vor, während an reichlicher benetzten Standorten jene mehr buschigen Formen aus den Gattungen *Scytonema*, *Rivularia*, *Desmonema* usw. dominieren.

Betrachten wir nun die Liste der Hauptvertreter der Algenvegetation Ceylons, soweit sie F r i t s c h in seiner Arbeit aufführt, so sehen wir, daß diese Vegetation denselben Charakter trägt wie diejenige in unserm Untersuchungsgebiet. Es sind mit Ausnahme des *Hapalosiphon* ausschließlich dieselben Gattungen, die auch in unsern Listen wiederkehren. Für die tieferen Lagen werden vom Autor angegeben: *Scytonema*, *Stigonema*, *Tolypothrix*, *Schizothrix* und *Hapalosiphon*, für das Gebirge: *Nostoc*, *Aphanocapsa*, *Gloeocapsa*, *Gloeothece* und *Stigonema*. Die einzige Form, die F r i t s c h bis zur Spezies bestimmt, ist — und dies ist nicht verwunderlich — *Gloeocapsa sanguinea*, die ihm ihres

reichlichen Vorkommens und ihrer auffallend rot pigmentierten Hüllen wegen besonders auffiel. Hinsichtlich der Feuchtigkeit als ökologischem Faktor weist also der Formenkreis der Cyanophyceen in den Tropen kein anderes Verhalten auf als in unserem Gebiet.

Betrachten wir nun noch den zweiten Faktor, durch den F r i t s c h die Vorherrschaft der Blaualgen in der Tropenzone über die Grünalgen erklärt: die T e m p e r a t u r. Schon das Van t'Hoff'sche Gesetz lehrt uns, daß eine Erhöhung der Temperatur (innerhalb bestimmter Grenzen) eine Beschleunigung der physiologisch-chemischen Prozesse zur Folge hat. Demgemäß laufen auch die Atmungs-, Assimilations-, Transpirations- usw. Vorgänge rascher ab, und in entsprechender Weise folgen auch Wachstum und Vermehrung, kurz die gesamte Entwicklung der Vegetation einem rascheren Rhythmus als bei tieferen Temperaturen. So ist es zum vorneherein keineswegs verwunderlich, wenn im Tropengebiet, wo das Pflanzenleben unter höherer Temperatur, und dazu noch unter höherer Luftfeuchtigkeit und einer größeren Niederschlagsmenge abläuft, die Entwicklung der Vegetation ganz allgemein viel üppiger ist als in unsern gemäßigten Klimaten. Diese unerhörte Üppigkeit der Vegetation ist es ja, die den Tropenreisenden so mächtig beeindruckt.

Daß auch die Cyanophyceen diesem Gesetz folgen, ist wiederum natürlich. Ihre größere Üppigkeit im Tropengebiet im Vergleich zu unsern Breiten läßt sich also unschwer aus den klimatischen Gegebenheiten, insbesondere der höheren Temperatur und Feuchtigkeit, erklären.

Anders verhält es sich dagegen mit ihrer Vorherrschaft gegenüber den Grünalgen, die F r i t s c h als ein Charakteristikum der tropischen Algenvegetation betrachtet. Für die Zusammensetzung einer Vegetation, die als das Ergebnis des andauernden Konkurrenzkampfes einer großen Zahl verschiedener Pflanzen betrachtet werden muß, sind, namentlich unter derart harten Lebensbedingungen, wie sie der kahle Boden oder die nackte Felsoberfläche bieten, weniger die optimalen Bedingungen als vielmehr die Amplitude und die Grenzen dessen, was einzelne Arten zu ertragen vermögen, ausschlaggebend.

Wenn nun auch der Großteil der Cyanophyceen durch eine erhöhte Temperatur begünstigt sein mag — es gibt aber eine stattliche Anzahl Formen, für die dies nicht zutrifft (*Oscillatoria rubescens*, *Desmonema Wrangelii* und andere kaltstenotherme Formen) — so will dies noch keineswegs heißen, daß sie mit tieferen Temperaturen nicht ebenfalls durchaus auszukommen vermöchten. Gerade die Cyanophyceen zeigen (vielleicht mehr als andere Algenklassen) in dieser Hinsicht eine weite Amplitude, finden wir doch sehr viele Arten vom Meeresstrand bis ins Hochgebirge, von Gebieten großer geographischer Breiten bis zum Äquator, also unter den verschiedensten Temperaturbedingungen (*Gloeo-*

capsa sanguinea, *Stigonema minutum* u. a.). Sie sind darum, wie auch Geitler und Ruttner (1935) nachwiesen, zum überwiegenden Teil Kosmopoliten.

Wir haben in den vorstehenden Kapiteln gezeigt, daß Blaualgen im Alpengebiet als die einzigen Vertreter der Algophyten weite Gebiete des nackten Gesteins besiedeln, und zwar nicht etwa nur in lockeren Beständen, sondern in zusammenhängenden, dichten Teppichen. Auch im Gebiet der Tropen könnte die epilithische Vegetation nicht üppiger sein, als dies an manchen günstigen Wuchsorten im Hochgebirge der Alpen der Fall ist.

Mit zunehmender Meereshöhe nimmt aber auch die Temperatur fortlaufend ab (für das Gebiet der Schweiz je 100 m Höhenunterschied im Mittel $0,52^{\circ}\text{C}$, nach Leemann, 1939). So wurde z. B. für Lugano (275 m ü. M.) eine mittlere Jahrestemperatur von $11,4^{\circ}$ errechnet, für Davos (1561 m) eine solche von $2,7^{\circ}$, für den Säntisgipfel (2500 m) von $-2,6^{\circ}$, für das Jungfraujoch gar ein Jahresmittel von $-7,0^{\circ}$. In allen diesen Höhenlagen und noch höher hinauf wurden aber Cyanophyceen, und zwar z. T. dieselben Arten, ja sogar dieselben Arten wie im Tropengebiet, festgestellt. Auch Geitler und Ruttner (1935, S. 683) wiesen nach, « daß die begrenzende Wirkung der Temperatur nach unten hin sehr verwischt erscheint, denn alle jene Arten, die bei den höchsten Temperaturen ihre maximale Entwicklung zeigten, kamen auch in den untersten Stufen vor. Wohl zeigten diese bei niedrigen Temperaturen nirgends die charakteristische Massenentwicklung, aber es ist schwer zu sagen, ob die Temperatur oder die Konkurrenz der andern Arten sie daran hinderte. »

Aus allen diesen Tatsachen geht hervor, daß die Temperatur für die Verteilung der epilithischen Cyanophyceen (abgesehen von bestimmten kalt- bzw. warmstenothermen Formen) für sich allein keine ausschlaggebende Rolle spielt. Sie kann also für die von Fritsch festgestellte Verschiedenheit der Algenvegetation des Tropengebietes und derjenigen unserer gemäßigten Zonen kaum verantwortlich gemacht werden.

Nun müssen wir in unserm Versuch, Fritschs Feststellungen aus den klimatischen Gegebenheiten heraus zu erklären, auch die Grünalgen auf ihre biologischen Ansprüche hin prüfen. Wie verhalten sie sich gegenüber der Feuchtigkeit, der Temperatur und eventuell anderen lebenswichtigen klimatischen Faktoren?

Auch unter ihnen erkennen wir in den Ansprüchen an den Benetzungsgrad jene Abstufung, die wir für die Blaualgen feststellten. Manche Arten vermögen nur im Wasser zu leben und gehen zugrunde, wenn ihr Lebensraum austrocknet. Andere ertragen einen Wechsel von Perioden

der Benetzung und der Trockenheit (*Gongrosira*, *Haematococcus* u. a.), und wieder andere erweisen sich als ausgesprochene Luftalgen, denen eine auch nur kurze Zeit dauernde Unterwassersetzung schadet.

Im Ertragen der Trockenheit gehen die Trentepohliaceen, die in unserm Untersuchungsgebiet stark, im Tropengebiet aber noch stärker vertreten sind, vielleicht ebensoweit wie die Blaualgen, indem auch sie auf der Oberfläche nackten, höchster Trockenheit ausgesetzten Gesteins sich dauernd zu halten vermögen. Wir denken dabei in erster Linie an *Trentepohlia jolithus*, die im Alpengebiet häufig ist. Daß sich diese Grünalge aber nur am Rande von Flußtälern zeigt, mag verraten, daß auch sie auf ein gewisses Minimum der Luftfeuchtigkeit angewiesen ist.

Ähnlich verhält sich die Vegetation des *Pleurococcus* und seiner Begleiter, die an trockenen Mauern, an Baumstämmen, Gartenzäunen, Eisengittern usw. in Massen vegetieren und sicherlich mit einem Minimum an Benetzung auszukommen vermögen. Ein Gang durch die Parkanlagen unserer Städte (Zürich, Genf, Schaffhausen usw.) bei Regenwetter lehrt uns, daß diese grüne epiphytische Vegetation auf den Baumstämmen die trockensten Stellen aussucht. Sie meidet die Sammelrinnen, durch die das Regenwasser zwischen den Astansatzstellen durch am Stamm abfließt, und der Regen mag stundenlang andauern, die grünen Stellen bleiben trotzdem trocken. Auf unserm täglichen Weg zur Arbeitsstätte haben wir oft Gelegenheit, diese Tatsache zu beobachten, namentlich an dicht belaubten Robinien längs des Straßenrandes.

Vielleicht läßt sich das Fehlen oder die in der Tat auffallende Armut des Tropengebietes an dieser grünen Epiphytenvegetation, insbesondere des *Pleurococcus* und der in der Regel mit ihm vergesellschafteten Gattungen *Stichococcus*, *Hormidium*, *Coccomyxa*, *Cystococcus*, *Chlorococcum* usw. durch ihre Ansprüche an die Feuchtigkeitsverhältnisse teilweise erklären.

Wo im Tropengebiet sollte diese grüne, auf hohe Trockenheit angewiesene Vegetation ihr Auskommen finden? Während der Regenzeit werden die Baumstämme, Felswände, Gesteinssplitter, Hausmauern usw. beinahe täglich, und während der Trockenzeit nicht viel weniger oft, auf ihrer gesamten Oberfläche benetzt, und das Wasser fließt in Strömen an diesen Substraten herunter. Wer einmal versuchte, in einem dichten Baumbestand vor einem Tropenregen Schutz zu suchen, der wird darauf verzichten, diesen Versuch zu wiederholen. Im Tropengebiet bietet auch das dichteste Laubdach keinen Regenschutz. So erscheint es wahrscheinlich, daß die häufige Benetzung derjenigen Standorte, die in unsern Gebieten gemäßigter Klimate der epiphytischen und epilithischen Grünalgenvegetation zur Verfügung stehen, die spärliche Entfaltung der atmophytischen Grünalgen in den Tropen weitgehend bedingt. Die

Trentepohliaceen nehmen, wie schon F r i t s c h feststellte, in dieser Hinsicht vielleicht eine Sonderstellung ein. Sie tun dies aber auch in unserm Gebiet (z. B. *Trentepohlia jolithus*, welcher die auf ihrem Wuchsort senkrecht einfallenden Niederschläge keinerlei Schaden zuzufügen scheinen).

Wie verhalten sich nun die atmophytischen Grünalgen zur Temperatur? Läßt sich aus ihren Ansprüchen an die Wärmeverhältnisse ihres Lebensraumes ihre verhältnismäßig geringe Entfaltung im Tropengebiet erklären? Wir gehen in dieser Betrachtung aus von den Vegetationsverhältnissen im Gebiete der Alpen. Aus unsern Verbreitungslisten geht hervor, daß die Artenzahl der Grünalgen mit zunehmender Meereshöhe rasch abnimmt. Dies ist aber sicher nicht auf die sinkende Temperatur zurückzuführen. Sie läßt sich, wie wir weiter oben im einzelnen ausführten, vielmehr in der Abnahme der Ansiedlungsmöglichkeiten, insbesondere der hinsichtlich der Belichtung und Benetzung günstigen Wuchsorte, erklären.

Auf der Höhe des Jungfraujochs, bei einer mittleren Jahrestemperatur von -7° , gelangt, wie wir auf Seiten 287/288 mitteilen konnten, hinter einer Holzwand auf dem nackten Granit eine Reihe von Grünalgen zur Entwicklung, die wir auch aus den tiefsten Lagen kennen. Sie danken ihre Existenzmöglichkeit so hoch im Gebirge dem Schutz vor zu starker Belichtung, den ihnen die Holzwand bietet.

In früheren Arbeiten haben wir auf experimentellem Wege nachgewiesen, daß atmophytische Grünalgen, im pilzfreien Zustande sowohl wie auch als Gonidien im Flechtenthallus eingeschlossen, im allgemeinen verhältnismäßig tiefe bis mittlere Temperaturen bevorzugen, und daß sie bereits bei Wärmegraden, die wir noch als mäßig hoch bezeichnen müssen, ihr Wachstum einstellen. (Siehe J a a g, 1929, S. 80—84, und 1933, S. 34/35, K e ß l e r, 1937, S. 182—184, R a t h s, 1938, S. 367 bis 375, T h o m a s, 1939, S. 128—131.)

Wie verhalten sich nun tropische epiphytische Grünalgen in bezug auf die Temperatur? Von unserer Tropenreise (1937/38) zurückgekehrt, untersuchten wir im Laboratorium 4 Stämme, die wir in Buitenzorg in Reinkultur genommen hatten, auf ihre Temperaturansprüche. Auf Zuckeragar setzten wir sie in Erlenmeyer-Glaskolben (400 cm^3) in Thermostaten verschiedenen Temperaturen aus, nämlich der Temperatur von 0° , 3° , 6° und in dieser Weise mit Intervallen von je 3° bis zu 36° C . Jeder Versuch wurde mit 6 Wiederholungen durchgeführt. Nach 6 und nach 10 Wochen wurde die Fläche der von den 4 Algenklonen unter den verschiedenen Temperaturbedingungen entwickelten Kolonien ermittelt und statistisch bearbeitet. Die 4 Klone stammen aus dem Botanischen Garten zu Buitenzorg. Die Stämme Nrn. 101 und 160 wurden aus einem epiphytischen Material von der Rinde eines Palmenstammes gewonnen.

Dabei handelt es sich um eine noch nicht beschriebene Form aus der Gattung *Coccomyxa* (Nr. 101) und um eine weitere Form aus der Gattung *Stichococcus* (Nr. 160). Stamm Nr. 147 ist eine Flechtengonidie aus dem Formenkreis des *Cystococcus*, Nr. 126 eine solche aus der Gattung *Trentepohlia*.

In Abb. 45 sind die Wachstumskurven dieser 4, konstanten Temperaturen ausgesetzten Algenstämme dargestellt. Auf der Ordinate sind die Mittelwerte des Koloniedurchmessers, auf der Abszisse die Temperaturstufen eingetragen.

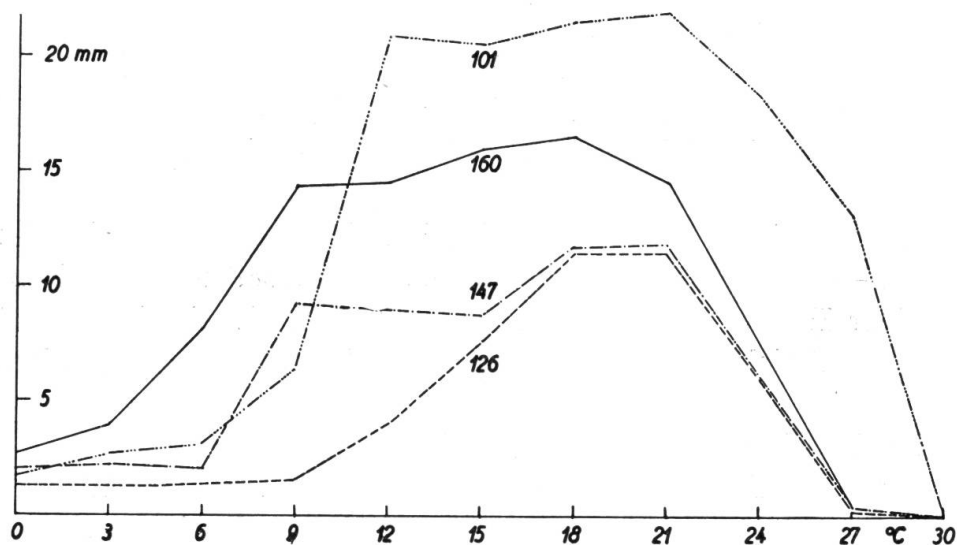


Abb. 45

Temperaturkurven von 4 Stämmen in Buitenzorg und Tjibodas (Westjava) isolierter Grünalgen auf Malzagar. (Der Temperaturversuch wurde in Zürich durchgeführt.) Weitere Erklärungen im Text

Die optimalen Temperaturen dieser vier tropischen Algen liegen für Stamm 160 bei 12°, für Stamm 101 bei 15°; für die beiden andern Stämme, 147 und 126, liegt sie bei 21° C. Bei 27° hört das Wachstum der Stämme 147 und 126 auf, bei 30° dasjenige von Stamm 160 und bei 33° dasjenige von Stamm 101. Ähnlich wie bei den untersuchten Grünalgen aus gemäßigten Klimaten zeigen die tiefen Temperaturen von 3, 6 und 9° bei den Stämmen 147, 101 und 160 bereits ein ansehnliches Wachstum, während dieses für Stamm 126 erst bei 12° in nennenswertem Maße einsetzt.

Vergleichen wir dieses Verhalten unserer vier tropischen Grünalgen gegenüber der Temperatur mit demjenigen der untersuchten Formen unseres Untersuchungsgebietes in der Schweiz, so zeigt sich kaum ein wesentlicher Unterschied. Weder das Optimum noch das Maximum ist bei den tropischen Algen höher als bei denjenigen unserer schweizerischen Wuchsorte.

Bei einer mittleren Jahrestemperatur von 25° , wie es die Stadt Buitenzorg aufweist, stehen die atmophytischen Grünalgen also keineswegs unter optimalen Bedingungen. Wir können daraus wohl schließen, daß die geringe Entwicklung des grünen Elements in der epiphytischen und epilithischen Vegetation wenigstens zum Teil auf die hohe Temperatur ihres Lebensraumes zurückzuführen ist.

In unserer täglichen Aufgabe, in Zürich unsere Algen in Reinkultur zu halten, haben wir mit den Grünalgen immer weit mehr Mühe als mit den Blaualgen. Diese bringen wir leicht durch die warme Jahreszeit hindurch, während uns jene im Sommer immer nennenswerte Schwierigkeiten bereiten und uns nötigen, die Temperatur des Algenzimmers auf geringer Höhe zu behalten. Die im Vergleich zu den Cyanophyceen geringe Verträglichkeit der Chlorophyceen mit hoher Temperatur tritt auch in dieser Weise deutlich in Erscheinung.

Bereits F r i t s c h suchte die Erklärung für die von ihm beobachtete Tatsache in dieser Richtung.

Im Konkurrenzkampf zwischen Blau- und Grünalgen um den Besitz eines Wuchsortes treten nun als dritter Faktor noch die B e l i c h t u n g s v e r h ä l t n i s s e in den Vordergrund, und zwar kommt ihnen, wie wir im schweizerischen Untersuchungsgebiet feststellten, für den Charakter der epilithischen Algenvegetation eine weit größere Bedeutung zu als den Faktoren der Wärmeverhältnisse und des Benetzungsgrades des Wuchsortes.

Wir sahen, daß in unserm Gebiet Grünalgen von einem durch starke Sonnenstrahlung (mehr als ca. $50 \text{ kcal/cm}^2 \text{ Jahr}$) getroffenen Substrat ausgeschlossen bleiben. Ihre Zellen sind nicht in genügendem Maße gegen die zerstörende Wirkung intensiven Sonnenlichtes geschützt. Selbst die Trentepohliaceen, die in dieser Hinsicht durch ihre Fähigkeit, durch einen Haematochromschirm das Chlorophyll zu verdecken und dadurch zu schützen, begünstigt sind, weichen deutlich starker Insolation aus. Besonnte Substrate bleiben darum in Gebieten gemäßigter Klimate in erster Linie den Blaualgen vorbehalten.

Wie verhalten sich nun in dieser Hinsicht jene tropischen Grünalgen, die als Besiedler von kahler Erde und nacktem Gestein in erster Linie in Frage kommen könnten? F r i t s c h fiel es auf, daß sie auch im Tropengebiet sonnige Standorte streng meiden, und in richtiger Erkenntnis sah er in der Empfindlichkeit der Grünalgen gegenüber der Sonnenstrahlung mit einem Grund für ihr Zurücktreten gegenüber der Vegetation der in dieser Hinsicht weit besser eingerichteten Blaualgen.

Diese Empfindlichkeit der tropischen Grünalgen gegenüber starker Belichtung läßt sich auch experimentell einwandfrei nachweisen. Setzen wir unsere im Tropengebiet gewonnenen, auf Agarnährboden (also an

der Oberfläche festen Substrats) gewachsenen Algenkulturen, gleichviel, ob aus dem Formenkreise von *Cystococcus*, *Coccomyxa*, *Chlorella*, *Stichococcus* oder gar *Trentepohlia*, in die Sonne, so vergilben sie innerhalb weniger Tage. Alle Zellen verlieren ihre grüne Farbe vollkommen und gehen zugrunde.

Dies zeigt uns, daß sich die tropischen atmophytischen Grünalgen, wenigstens so weit wir sie in Kultur haben, gegenüber der Sonnenstrahlung genau gleich verhalten wie die entsprechenden Formen gemäßigter Klimazonen.

Nun kann natürlich nicht gesagt werden, daß im Tropengebiet die Vegetation epiphytischer und epilithischer Grünalgen völlig fehle. Eine solche ist vielerorts anzutreffen, nur tritt sie, wie Fritsch richtig beobachtete, gegenüber derjenigen der Blaualgen stark in den Hintergrund.

Es muß nun noch die Frage beantwortet werden, warum auch an Stellen, die von direkter Sonnenstrahlung nicht getroffen werden, die Vegetation epiphytischer Grünalgen so schwach entwickelt ist. In diesem Zusammenhang ist zunächst daran zu erinnern, daß die an der Erdoberfläche, also am Wuchsort der epiphyllen Vegetation einfallende Strahlungsenergie im Tropengebiet geringer ist als bei uns an einem klaren Tag, und dies, trotzdem die Sonnenstrahlen in einem größeren Winkel, also senkrechter einfallen, die in die Atmosphäre eintretende Lichtmenge also größer ist als in unsern Breiten. Die über der Erde lagernde Wasserdampfhülle absorbiert eben einen weit größeren Teil der zugestrahlten Energie. Wer nicht daran denkt, wird im Tropengebiet seine photographischen Aufnahmen wesentlich unterbelichten. Dabei ist das über freiem Lande einfallende Licht freilich noch stark genug, um die Grünalgen am Aufkommen zu hindern.

Fällt das Licht nun auf das dichte Laubdach eines tropischen Baumbestandes, so wird es zu einem sehr bedeutenden Teil im dichten Laubwerk absorbiert, und nur ein geringer Bruchteil davon dringt ins Innere des Bestandes. Im Tropenwald herrscht denn auch tagsüber immer ein stark gedämpftes Licht, selbst wenn die Strahlen der Mittagssonne mit voller Kraft ins Laubwerk eindringen. Herr Kollege Prof. Dr. Erwin Bü n n i n g (Straßburg), der zu gleicher Zeit wie wir in Niederländisch-Indien weilte, machte außerhalb und innerhalb des Botanischen Gartens zu Buitenzorg einige Lichtmessungen, deren Ergebnis er uns in freundlicher Weise brieflich mitteilte und wofür ihm auch an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt sei. Auf dem freien Platz vor dem Treub-Laboratorium, wo die Sonne ungehindert einfällt, bestimmte er bei leicht bedecktem Himmel um die Mittagszeit innerhalb des Spektralbereiches von 360—750 m μ eine Gesamtstrahlung von 0,51—0,62 gcal/cm²min. Im

Innern des Baumbestandes (am Standort der angepflanzten Schattenpflanzen, z. B. Zingiberaceen, Amorphophallus, Araceen usw.) ermittelte er zur gleichen Tagesstunde und unter denselben Witterungsbedingungen etwa 1—5 %, also nur den hundertsten bis zwanzigsten Teil des genannten Betrages.

Im Urwald wird durch das dichtere Laubwerk des Baum- und Strauchbestandes die Strahlungsintensität, die beim Einfall ins Laubdach vorhanden ist, in noch weit bedeutenderem Maße vermindert. Der Lichtgenuß am Wuchsort der Algenvegetation ist also weit unterhalb der oberen Grenze unserer Belichtungsstufe I (50 kgcal/cm²Jahr).

Was hat dies nun zu bedeuten für die Vegetation der epiphytischen Grünalgen? Wir erinnern uns, daß bei uns die Baumstämme, namentlich Tannen und Fichten am Waldrand und am Rande von Waldlichtungen, also da wo ein gemäßigtes Licht einfällt, vielerorts mit einem leuchtend grünen *Pleurococcus*-Teppich bedeckt sind. Im Innern des geschlossenen Waldes aber fehlt diese Vegetation. Dort ist ihr der Lichtgenuß bereits zu gering. Es scheint also, daß die Spanne der für epiphytische Grünalgen nützlichen Lichtstärke nicht weit ist. So muß die Armut an epiphytischen und epilithischen Grünalgen im Tropengebiet auch auf den Mangel an Wuchsorten mit günstigen Lichtverhältnissen zurückgeführt werden. Bedenken wir überdies, daß Stellen mit mittlerem Lichtgenuß und gleichzeitiger hoher Feuchtigkeit in äußerst ausgiebigem Maße von der üppigen Vegetation der Moose und Farne in Anspruch genommen werden und daß weiterhin die Blaualgen für den Kampf um den Lebensraum mit weit besseren Waffen ausgerüstet sind als die Grünalgen, so brauchen wir uns nicht zu wundern, daß für diese in mehrfacher Hinsicht anspruchsvolleren Kämpfer wenig Platz mehr übrigbleibt.

Betrachten wir zusammenfassend die möglichen Ursachen für das Zurücktreteten der Vegetation epilithischer und epiphytischer Grünalgen im Tropengebiet, so sehen wir, daß in diesem hinsichtlich der Temperatur, der Feuchtigkeit und der Belichtung Verhältnisse herrschen, die der physiologischen Konstitution des Formenkreises der Grünalgen weit weniger entsprechen als derjenigen der Blaualgen. Diese sind demgemäß im Kampf um die Eroberung des für die Algen in Betracht kommenden Geländes weit erfolgreicher und beherrschen darum das Vegetationsbild des Tropengebietes weit mehr, als es die Grünalgen zu tun vermögen.

Auch K o l k w i t z (1932) wies in seinen Studien über die Algenbestände des Vulkanberges Pangerango in Westjava auf das Zurücktreteten der Grünalgen gegenüber den Blaualgen und Kieselalgen hin. In der von K r i e g e r (1936) bearbeiteten Liste der von K o l k w i t z (1931) am Pangerango gesammelten Materialien, die rund 100 Arten umfaßt, sind die epiphytischen Grünalgen mit nur insgesamt 10 Arten

vertreten. Dabei handelt es sich größtenteils um Formen, die auch in gemäßigten Klimazonen die epilithische Vegetation in erster Linie ausmachen.

Auch J a a g (1943), der in der am Pangerango gelegenen Forschungsstation Tjibodas die epiphyllie Vegetation einer größeren Anzahl tropischer Bergfarne untersuchte, führt in seiner Liste Pilze, Flechten, Blaualgen, Laub- und Lebermoose in größerer Zahl auf. Die Grünalgen aber sind nur durch Arten aus der Gattung *Phycopeltis* vertreten.

Sehen wir uns nun noch in der die atmophytische Algenvegetation anderer Erdteile betreffenden Literatur um, so haben wir uns, was den Kontinent Afrika anbetrifft, in erster Linie mit den Arbeiten F r é m y s zu beschäftigen. Sie umfassen praktisch alles, was wir über die Algenflora des äquatorialen Afrika wissen. Dieser Autor bearbeitete ein großes Material von Proben, die verschiedene Sammler ihm zugestellt hatten. Er selbst hatte die untersuchten Algen an ihrem Wuchsort nicht gesehen.

In der weitsichtigen und klaren Erkenntnis der Schwierigkeit und Gefahr, die unter diesen Umständen weitreichende Spekulationen über Biologie und geographische Verbreitung der untersuchten Algen in sich schließen würden, beschränkte sich F r é m y auf das wenige, was mit Sicherheit aus der Bearbeitung geschlossen werden darf. Dieses wenige aber erlaubt einen Vergleich mit den von uns gewonnenen Untersuchungsergebnissen aus dem Alpengebiet.

Auch F r é m y gelangt zu der Auffassung, daß es in erster Linie physikalische Faktoren sind, welche über die Verteilung und Vergesellschaftung von Blaualgen entscheiden. « En tenant compte avant tout de l'élément physique qui semble imprimer à la végétation algale son caractère particulier, les stations de Myxophycées de l'Afrique équatoriale française peuvent être classées en stations aériennes, aquatiques, salées et thermales » (F r é m y, 1930, S. 468).

Die Algengesellschaft, die er für die sonndurchglühten, trockenen Felsen (Granit, Quarz, Laterit) angibt, gleicht derjenigen unserer Granitwände im Alpengebiet vollständig. Die Zahl der festgestellten Formen beschränkt sich auf zwei, und überdies sind es dieselben Arten, die auch bei uns die Vegetation der entsprechenden Wuchsorte ausmachen: *Gloeocapsa magma* und *Stigonema minutum*. Was die erstere dieser Cyanophyceen anbetrifft, so liegt sie auch in Afrika in der ihrem Wuchsort entsprechenden Standortsform vor, d. h. mit roter Hüllenfärbung und eng anliegenden Lagerhüllen.

Artenreicher wird die Gesellschaft auf andauernd benetzten Felswänden. Zu den bereits genannten Arten gesellen sich Vertreter aus den Formenkreisen von *Aphanaocapsa*, *Aphanothece*, *Chroococcus*, *Phormidium*, *Scytonema* und *Nostoc*; besonders vielgestaltig wird die Blau-

algenvegetation in Wasserfällen, Bächen und Flüssen, und mit zunehmendem Benetzungsgrad gelangen wir auch in Äquatorial-Afrika zu jenen typischen Vertretern der höchsten Benetzungsstufe *Desmonema Wrangelii*, *Oncobyrsa rivularis*, *Chamaesiphon curvatus*, *Pleurocapsa minor*, *Dichothrix orsiniana*, *Microcoleus vaginatus*, *Schizothrix penicillata* und einer großen Zahl von *Oscillatoria*-, *Phormidium*- und *Lyngbya*-Arten, die ja auch in unserm Untersuchungsgebiet an den entsprechenden Wuchsorten in erster Linie auffallen.

Den Vergleich zwischen der von Fr é m y bearbeiteten Algenflora Afrikas mit der unsrigen weiter zu ziehen, erübrigt sich, da dieser Autor ja nur die Cyanophyceen berücksichtigte und alle andern Algenklassen außer acht ließ.

16. Kapitel

Artenliste der auf dem Gestein vorgefundenen Algen und ihre Verbreitung im Untersuchungsgebiet

Cyanophyceae

1. *Anabaena catenula* var. *solitaria* (Klebahn) Geitler.
In Tintenstrichen am Rhonegletscher, 2270 m, Granit, Mat.¹ 448, B. G.² 2, pH 5,72; selten, spärlich.
2. *Aphanocapsa endolithica* Ercegovič.
Im Kalkfels der Teufelsküche bei Beringen, 510 m, endolithisch, bis in zirka 2 mm Tiefe; Tierfeld, 990 m, Malm, Mat. 581, B. G. 4—5. Belichtung minimal; reichlich.
3. *Aphanocapsa fusco-lutea* Hansg.
Auf feuchtem Kalkfels der Teufelsküche bei Beringen, 510 m, Mat. 98, B. G. 2—3, Belichtung schwach; sehr reichlich.
4. *Aphanocapsa Grevillei* (Hass.) Rabenh.
Im Felsentälchen bei Schaffhausen; Teufelsküche bei Beringen; Hardfluh, Beringen 490—510 m, auf beschattetem, feuchtem Kalkfels, Mat. 82, 83, 84, 97, 172, B. G. 2—6, pH 6,75—6,14; reichlich.
5. *Aphanocapsa montana* Cramer.
An der Steilwand des « Escher » am Säntis, 1456—1477 m, Schratenkalk, Mat. 380—383, B. G. 3, pH 7,45; reichlich.
6. *Aphanothece Castagnei* (Bréb.) Rabenh.
Auf dauernd überrieseltem Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72.
7. *Aphanothece saxicola* Näg.
Im Tal des Morteratschgletschers, unterhalb der Bovalhütte, 2160 m,

¹ Mat. = Material; ² B. G. = Benetzungsgrad.