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: Versuch einer Deutung der Algenvegetation des Gesteins durch die Ökologie des Wuchsortes

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

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

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

lichkeit hervor. Weder an Artenzahl noch in der Frequenz ihrer Vertretung in den Einzelmaterialien, noch an Individuenzahl reichen die übrigen Algenklassen auch nur annähernd an diejenige der Blaualgen heran. Auch in diesem, auf der Grundlage der Frequenz des Vorkommens der einzelnen Klassen und Arten begründeten Vergleich kommt die weitgehende Verschiedenartigkeit der Algenvegetation von Gewässern einerseits und des nackten Gesteins anderseits deutlich zum Ausdruck.

Die Arten mit der höchsten Frequenz des Vorkommens können als die im Untersuchungsgebiet häufigsten angesehen werden. Es sind dies : *Gloeocapsa sanguinea* sens. nob., *Gl. Kützingiana* sens. nob., *Scytonema myochrous* sens. nob., *Stigonema minutum, Calothrix parietina, Synechococcus aeruginosus, Nostoc microscopicum* und *Trentepohlia aurea.*

14. Kapitel

Versuch einer Deutung der Algenvegetation des Gesteins durch die Ökologie des Wuchsortes

Nachdem wir in den vorstehenden Kapiteln eine Übersicht gaben über die Zusammensetzung der Algenflora des nackten Gesteins an einzelnen geographisch und ökologisch verschiedenen Wuchsorten und versuchten, diese Vegetation mit den lokalen Lebensbedingungen in Beziehung zu setzen, erwächst uns nunmehr die Aufgabe, aus den beobachteten Verhältnissen über die Biologie der notierten Algen die allgemeinen Schlüsse zu ziehen. Wir werden also versuchen, durch das Mittel der statistischen Betrachtung die Ansprüche der einzelnen Arten an die Standortsbedingungen zu ermitteln und dadurch eine Erklärung zu finden für ihre Verbreitung im Untersuchungsgebiet.

A. Allgemeines

Die Gesamtheit der ökologischen Bedingungen des Lebensraumes bedingt weitgehend die Zusammensetzung seiner Vegetation. Von den durch den Wind angewehten oder vom Wasser ausgeschwemmten Keimen vermag nur ein Teil auf dem Substrat Fuß zu fassen und sich auf ihm zu halten. Die Zahl der aufkommenden Arten wird um so größer sein, je weitgehender diese Verhältnisse den allgemeinen, in ihren ökologischen Ansprüchen wenig spezialisierten Algen entgegenkommen; sie wird um so geringer sein, je extremer hinsichtlich eines oder mehrerer ausschlaggebender Faktoren der Wohnraum beschaffen ist.

Sind es mit Hinsicht auf die Algenvegetation andauernd benetzter Wuchsorte (stehende und fließende Gewässer) in erster Linie die Ernährungsverhältnisse, der Gehalt an anorganischen und organischen

Stoffen, die Reaktion, der Temperaturgang usw., die die Zusammensetzung der Organismengesellschaft bestimmen, so lernten wir als die für unsere Felsvegetation ausschlaggebenden Milieufaktoren in erster Linie den Benetzungsgrad, die Intensität der Belichtung, die chemische Natur, die Oberflächenbeschaffenheit des Substrats und die Reaktion des den Lebensraum benetzenden Wassers kennen.

Jeder einzelne Milieufaktor wirkt sowohl für sich allein als auch im Zusammenspiel mit den übrigen Faktoren selektionierend auf die vorhandenen Keime. Je vollkommener am einzelnen Wuchsort die Verhältnisse mit den spezifischen Ansprüchen einer Art übereinstimmen, um so üppiger wird diese zur Entfaltung gelangen.

Die einzelnen Arten reagieren nun auf die obenerwähnten Standortsfaktoren in weitgehend verschiedener Weise. Während die einen Arten, wie z. B. im Falle unserer Felsvegetation sämtliche Grünalgen, gegenüber starker Belichtung höchst empfindlich sind und sich an direkt besonnten Wuchsorten unmöglich zu halten vermögen, zeigen sich andere Arten, in unserm Falle sämtliche Blaualgen, diesem Faktor gegenüber als beinahe unempfindlich. Aus diesen beiden Beispielen geht hervor, daß ein derart verschiedenes spezifisches Verhalten nicht nur der einzelnen Art, sondern in manchen Fällen ganzen Artengruppen, systematischen Formenkreisen, eigen sein kann. Eine ähnliche Abhängigkeit sowohl einzelner Arten als ganzer Formenkreise erkennen wir auch darin, daß z. B. ganze Gattungen unter den Desmidiaceen auf verhältnismäßig saure Reaktion des Wohnraumes angewiesen sind, oder darin, daß manche Formen nur im kalten, andere nur im warmen Wasser ihr Auskommen finden.

Je weiter hinsichtlich eines bestimmten Faktors der Schwankungsbereich dessen ist, was eine Art zu ertragen vermag, um so leichter wird diese Wuchsorte finden, die ihren Ansprüchen genügen. Je enger er ist, desto geringer wird auch für den betreffenden Organismus die Möglichkeit sein, sich irgendwo anzusiedeln. Die Genügsamkeit (möglichst wenige und möglichst wenig spezifische Sonderwünsche) erleichtert nicht nur den Menschen, sondern auch den Algen das Leben, während hohe, spezifische Ansprüche den Lebensraum einengen.

Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß die an einem Wuchsort angetroffene Vegetation als Indikator für die auf ihm herrschenden chemisch-physikalischen und biologischen Verhältnisse angesehen werden kann, und dieser Indikator erweist sich als um so empfindlicher, je mehr exklusive Arten mit eng begrenzten Ansprüchen hinsichtlich einzelner Faktoren vertreten sind, während die toleranteren, mehr ubiquistischen Formen über die spezifischen Verhältnisse des Wuchsortes weniger auszusagen vermögen.

Die Spezifität in den Ansprüchen braucht nun nicht eine Linnésche Art in ihrer Gesamtheit zu umfassen. Sie kann bei Varietäten und Rassen ein und derselben Art weitgehend verschieden sein. In solchen Fällen vermag die Unterart oder Rasse den Standort besser zu charakterisieren als die Gesamtart.

Von besonderem Wert für die Erkennung der Lebensverhältnisse am Wuchsort durch dessen Vegetation sind jene plastischen Arten, die durch spezifische morphologische Erscheinungen auf die Eigenart des engsten Lebensraumes in sichtbarer Weise reagieren, so daß aus dem Entwicklungszustand, in dem die betreffende Art vorliegt, auf die besonderen Verhältnisse des Standortes geschlossen werden kann.

Die im Laufe unserer Untersuchungen auf dem Gestein angetroffenen *Gloeocapsa*-Arten erwiesen sich in dieser Hinsicht besonders aufschlußreich, und da, wie wir weiter oben darlegten, alle untersuchten *Gloeocapsa*-Arten unter bestimmten Außenbedingungen dieselben Modifikationen zeigen, so liegt in diesem Verhalten ein besonders wirksames Mittel, die Standortsverhältnisse aus der Vegetation abzulesen.

Einen ziemlich breit angelegten Versuch, die Vegetation der Algen eines Gebietes nach ihren ökologischen Ansprüchen zu analysieren und zu gruppieren, verdanken wir Ed. Messikommer (1942), einem ausgezeichneten Kenner seiner Materie, der nicht nur über reiche eigene Erfahrung in algen-floristischen Fragen verfügt, sondern der auch die überreiche einschlägige Literatur mit Geschick zu verwenden weiß. Dieser Autor vergleicht die in seinem verhältnismäßig eng umgrenzten Untersuchungsgebiet um Davos gemachten Beobachtungen über das Vorkommen der einzelnen Arten in bestimmten Biotopen, deren Lebensbedingungen weitgehend festgestellt wurden, mit den diesbezüglichen Befunden anderer Autoren in anderen Untersuchungsgebieten, und stellt auf Grund dieses Vergleichs Listen auf, in denen er die Arten mit gleichen oder ähnlichen Ansprüchen an bestimmte ökologische Faktoren des Lebensraumes zusammenstellt.

So gruppiert er seine Vegetation gemäß den unterschiedlichen Ansprüchen an die Temperatur des Lebensraumes in eurytherme (Formen, die einen weiten Schwankungsbereich der Temperatur ertragen) und stenotherme (Minimum und Maximum der Temperatur rücken dem Optimum sehr nahe), sodann in frigidophile und thermophile Arten. Desgleichen werden mit Bezug auf den Lichtfaktor euryphotische und stenophotische, skiophile und photophile Artengruppen aufgestellt, und die weiteren biologisch grundlegenden Faktoren des Wohnraumes werden in derselben Weise durchgearbeitet.

Wir anerkennen den Wert und die Notwendigkeit solcher Betrachtung und sind unserm Kollegen dankbar für den kräftigen Vorstoß, den

er nach dieser Richtung hin unternahm. Gleichzeitig aber möchten wir nachdrücklich davor warnen, die gegebenen Listen als etwas Definitives werten zu wollen. Es sind erste Zusammenstellungen, denen der Zug des Zufälligen noch stark anhaftet und die mit fortschreitender Erkenntnis in diesen komplizierten Fragen gesichtet, korrigiert und vervollständigt werden müssen.

Unsere eigenen Beobachtungen zeigten uns, daß eine große Zahl von Arten, die in den einzelnen Listen Messikommers erscheinen, aus diesen gestrichen und in andere Listen übertragen werden müssen, und jede neue, umfassendere algologische Arbeit, sei sie floristisch-ökologischer oder experimentell-physiologischer Art, wird diese Listen korrigieren, ergänzen und tiefgreifender begründen müssen.

Unsere Untersuchungen, die ein verhältnismäßig weites Gebiet umfassen, lehrten uns, daß größte Vorsicht geboten ist bei der Charakterisierung einzelner Arten, z. B. als Gebirgs-, Warm- oder Kaltwasser-, Licht- oder Schattenformen, namentlich dann, wenn die betreffende Art nur in einer geringen Zahl von Proben nachgewiesen werden konnte. Ausgedehntere Untersuchungen zeigen dann vielfach, daß die betreffende Art auch in ganz anderen als den notierten Lebensräumen zu finden und in ihren Ansprüchen weit weniger eng begrenzt ist, als dies aus den ersten, weniger umfassenden Erhebungen in Erscheinung treten mochte.

Wenn wir z. B. die Gattung *Dinobryon,* die Arten *Peridinium cinctum, P. Willei, Ceratium hirundinella* usw. als Warmwasserformen bezeichnen (Messikommer, l. c., S. 218), einzig weil diese Algen im Plankton unserer Seen im Sommer zu Massenentwicklung gelangen, während sie im Winter fehlen oder nur spärlich vertreten sind, so dürfen wir nicht übersehen, daß in den verschiedenen Jahreszeiten nicht nur die Temperatur des Wassers, sondern mit ihr noch eine ganze Reihe von lebenswichtigen Faktoren des Wohnraumes verändert ist. Es fallen dabei in erster Linie in Betracht : die Viskosität, der Nährstoff- und Gasgehalt, die Lichtverhältnisse, die Durchsichtigkeit usw. In einem solchen Falle kann die Abhängigkeit der Entfaltung von der Jahreszeit kaum in so einfacher Weise allein auf die Temperatur zurückgeführt werden, wenn diese auch der ausschlaggebende Faktor für die Periodizität der Entwicklung sein mag. Ein ähnlicher Fall liegt vor für *Hydrurus foetidus,* eine sog. Kaltwasserform, die während der warmen Jahreszeit in den Gebirgsbächen lebt, im Winter in die Flüsse und Bäche der Ebene hinabsteigt und sich mit dem einziehenden Frühling wieder ins Gebirge zurückzieht. Die wirkliche Abhängigkeit von der Temperatur oder von irgendeinem anderen Umweltfaktor kann nur in Versuchen ermittelt werden, in denen der eine in Frage stehende Faktor allein variiert wird. Wenn z. B. man-

che *Trentepohlia*-Arten nur in den Tropengebieten vorkommen, während sie in gemäßigten Breiten fehlen, so ist damit noch nicht gesagt, daß die höhere Temperatur dort für ihr Fortkommen allein oder in erster Linie ausschlaggebend sei. (Vergl. Messikommmer, l. c., S. 219.) Dort sind ja auch die Niederschlags- und Feuchtigkeitsverhältnisse und die Möglichkeiten, ein geeignetes Substrat (lebende, lederige, ausdauernde Laubblätter) zu besiedeln, durchaus andere als z. B. in Mitteleuropa.

Bringen wir nämlich solche tropischen Algen (*Nostoc, Trentepohlia, Cystococcus* u. a.) in geeignete Nährmedien, so wachsen sie bei niedrigen Temperaturen ebensogut wie unsere entsprechenden einheimischen Arten. An einer Reihe tropischer, freier und als Gonidien in Flechten eingeschlossener Algen der genannten Gattungen konnten wir diese Tatsache experimentell einwandfrei feststellen.

Werden *Gloeocapsa Kützingiana* und *Gloeocapsa Ralfsiana* als stenotherme Kaltwasserformen bezeichnet (Messikommer, l. c., S. 217, und andere Autoren), weil sie von diesen Forschern nur in Gebirgsgewässern angetroffen wurden, so ist diese Einreihung sicher unrichtig : Einmal ist hiezu zu bemerken, daß diese Arten nicht in stehenden oder fließenden Gewässern den für sie charakteristischen Lebensraum finden, sondern daß dies ausgesprochene Besiedler des nackten Gesteins sind, das periodisch benetzt und trockengelegt wird. Auf diesem Substrat aber finden wir beide Formen nicht nur im Gebirge, sondern bis hinab in die Ebene, und in tieferen Lagen sind sie nur deshalb seltener anzutreffen, weil hier die günstigen Standorte, an denen sie sich ansiedeln können, seltener sind als dort. Übrigens geben Geitler und Ruttner (1935, S. 376) *Gloeocapsa Kützingiana,* freilich mit einem Fragezeichen versehen, auch für das Tropengebiet an; in ihrem status *rupestris* sammelten wir sie in großer Menge auf Lava-Felsen an der Nordküste der Insel Alor (Niederländisch-Indien).

Nur der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß im Bereiche der Algen Versuche, für einzelne Arten das Verbreitungsgebiet festzulegen und dieses auf die spezifischen Ansprüche an die Standortsfaktoren zurückzuführen, so lange aussichtslos sein werden, bis über ihr Vorkommen in unsern bestuntersuchten Gebieten Mitteleuropas und dann erst recht in außereuropäischen Ländern diesbezügliche, bedeutend mehr ins Detail gehende Untersuchungen vorliegen. Jedenfalls haben Geitler und Ruttner und auch Hustedt gezeigt, daß eine sehr große Zahl von Blaualgen und Kieselalgen, die bisher nur für Europa bekannt waren, auch im Tropengebiet zu finden sind, wenn man nur nach ihnen sucht, und wenn einmal die von uns aus dem Gebiet der kleinen Sunda-Inseln mitgebrachten Materialien verarbeitet sind, werden wir zu den diesbezüglichen Listen noch manche Ergänzungen machen können.

Ist das Verbreitungsgebiet einer Art festgestellt, so dürfte es alsdann noch schwer halten, die Bedeutung der einzelnen Umweltfaktoren für diese Verbreitung abzuschätzen.

Aus diesen Überlegungen heraus möchten wir die erste Aufgabe unserer Untersuchungen nicht in der Herausarbeitung von allgemeinen Schlußfolgerungen sehen, sondern uns vorläufig in der Hauptsache damit begnügen, das Vorkommen und die Verbreitung der einzelnen Vertreter der Algenvegetation in unserm Untersuchungsgebiet aufzuzeigen. Eine Eingliederung unserer Untersuchungsergebnisse in einen umfassenderen, allgemeineren Rahmen soll der Gegenstand späterer Arbeiten sein.

B. Das Verhalten gegenüber dem Temperaturfaktor

Hinsichtlich der Temperatur stellt der Lebensraum unserer Algenvegetation einen Ort weitester Schwankungen und größter Gegensätze dar. Die Amplitude des Temperaturganges ändert sich mit der Jahres- und mit der Tageszeit, mit der geographischen und mit der Höhenlage, und diese Schwankungen sind verschieden groß auf Felsflächen, die nach verschiedenen Himmelsrichtungen exponiert sind. Auf der SW-Seite eines freistehenden Felszahns sind diese Schwankungen am größten, auf der N-Seite am kleinsten. Des Nachts können alle Flächen dieselbe Temperatur aufweisen; mit höher steigender Sonne wachsen zwischen ihnen die Temperaturunterschiede in sehr beträchtlichem Umfange.

In unsern Temperaturmessungen haben wir gezeigt, daß sich das Gestein in einer Winternacht um einige Grade unter die Temperatur der Luft abkühlen, an einem Sommertag bis 23.7° über sie hinaus erwärmen kann und daß die jährliche Temperaturschwankung einer Stelle auf dem Gestein bis 73°, die tägliche Schwankung bis 34,6° betragen kann.

Frost und Hitze folgen sich nicht nur im jahreszeitlichen Wechsel; auf der der Sonne zugekehrten Felswand kann das den Wuchsort der Algen benetzende Wasser in der kalten Jahreszeit jede Nacht gefrieren, so daß die gesamte Vegetation in eine Eiskruste eingeschlossen ist, die an jedem darauffolgenden klaren Tage wieder abschmilzt.

Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß für Algen, die nur innerhalb enger Grenzen des Temperaturganges zu leben vermögen, also für stenotherme Organismen, auf dem nackten Gestein kein Platz sein kann. Hier vermögen sich nur Arten zu halten, denen auch größte Temperaturgegensätze nicht zu schaden vermögen. Und zu diesen gehört in erster Linie die Großzahl der Blaualgen, weniger die Grünalgen, die, wie wir aus zahlreichen Kulturversuchen wissen, Temperaturen von über 20—25° nur schwer ertragen, während sie bei 3—18° vortrefflich gedeihen. Dank

der Unempfindlichkeit gegenüber der Temperatur steht den eurythermen Blaualgen das gesamte Gebiet von der Ebene bis ins Hochgebirge nicht nur in Europa, sondern in allen Klimazonen der Erde offen.

Engere Grenzen zeigt der Temperaturgang auf einer vom Wasser andauernd überrieselten Felsfläche. Auf einer solchen wird im allgemeinen die Temperatur mit derjenigen des benetzenden Wassers übereinstimmen, und da es sich in solchen Fällen meist um Schmelz- oder Quellwasser handelt, dürfte sie das Jahr hindurch nur geringen Schwankungen unterworfen sein. An solchen Standorten können wir Formen finden, die auf eine konstantere und im allgemeinen niedrigere Temperatur angewiesen sind.

In diesem Zusammenhange ist die kaltstenotherme Chrysomonade *Hydrurus foetidus* zu erwähnen, der dem wärmeren Wasser fehlt und, wie wir bereits weiter oben mitteilten, nur im Winter in die Flüsse der Ebene hinuntersteigt.

Vielleicht gehören hieher auch *Desmonema Wrangelii* mit seinen Epiphyten und *Zygnema cylindricum,* das wir nur im Hochgebirge feststellten, sodann *Phormidium autumnale* und *Oscillatoria hiemale,* Cyanophyceen, die in der ihnen eigenen Massenentfaltung in der Ebene nur im Winter auftreten, möglicherweise auch *Chamaesiphon polonicus* und *Ch. fuscus.* Unter den Kieselalgen wären in diesem Zusammenhang vielleicht zu nennen : *Diatoma anceps, D. hiemale var. mesodon, Ceratoneis arcus, Eunotia praerupta* var. *bigibba, Achnanthes linearis* und *Pinnularia borealis.*

Der größere Teil der hier genannten Arten ist auch in Messikommers Listen der kaltstenothermen Formen vertreten. Alle genannten Arten sind an einen Standort mit mehr oder weniger andauernder Benetzung und damit auch weitgehend ausgeglichener niedriger Temperatur gebunden.

C. Das Verhalten gegenüber dem Lichtfaktor

Alle autotrophen Algen bedürfen des Lichtes als Energiequelle in dem Vorgange der Kohlensäure-Assimilation. Sie unterscheiden sich aber sehr weitgehend dadurch, daß die einen Arten starke, andere Arten schwache Lichtintensitäten benötigen bzw. ertragen.

Die Großzahl der Blaualgen zeigt sich in dieser Hinsicht wiederum als äußerst wenig spezifisch. Manche von ihnen, namentlich viele unserer häufigsten Gesteinsalgen, wie *Gloeocapsa, Glogothece, Calothrix, Scytonema, Schizothrix* u. a. vermögen ebensowohl mit äußerst geringen Lichtquantitäten auszukommen als äußerst starke Intensitäten zu ertragen.

Wir erkennen diese Fähigkeit aus ihrem Vorkommen an der lichtarmen, innern Wand und am Grunde von überhängendem Fels, in Nischen und bis weit in Höhlen hinein, in Rissen und Spalten und an der Unterseite von Gesteinslamellen, die sich vom kompakten Gestein stellenweise ablösten und nur an einzelnen Punkten mit demselben zusammenhängen. In Wassertrögen, die wir zwecks Fernhaltung von Algen mit Holzbrettern zudecken, kann das wenige Licht, das durch Risse und Fugen ins Wasser eindringt, genügen, um eine reiche Blaualgen-Vegetation, insbesondere von feinfädigen Formen, wie *Plectonema, Phormidium* usw., zur Entwicklung zu bringen.

Andere Arten, wie z. B. ein *Nostoc,* das wir in Reinkultur aus dem Tropengebiete mitbrachten, verlangen, wie wir experimentell feststellen konnten, zu ihrem normalen Gedeihen verhältnismäßig starke Belichtung und gehen in dem nur diffusen Licht eines Nordzimmers zugrunde. Cyanophyceen, die durch starke Belichtung geschädigt würden, kennen wir nicht, namentlich nicht aus dem Lebensraum des nackten Gesteins. Vielleicht sind dagegen manche Arten des offenen Wassers auf geringe Lichtintensitäten angewiesen, so z. B. *Oscillatoria rubescens,* eine Planktonalge vieler unserer Seen, die zur Zeit der Sommerstagnation in Seetiefen von 10—30 m lebt und die, wenn sie durch die Zirkulationsströmungen an die Oberfläche des Wassers getragen wird, abstirbt.

Weit empfindlicher als die Blaualgen sind sowohl gegenüber schwacher als namentlich auch gegenüber starker Belichtung die meisten Grünalgen. Diese müssen als ausgesprochene Schattenformen angesehen werden, und nur eine geringe Zahl von Arten, die durch Farbstoffe verschiedener Art, insbesondere Haematochrom, in den Zellen einen Lichtschirm auszubilden vermögen, sind imstande, an stark besonnten Standorten zu leben. Zu diesen letzteren sind in erster Linie *Trentepohlia jolithus, Haematococcus nivalis, H. pluvialis, Rhodoplax Schinzii* u. a. zu zählen. Starke Belichtung scheinen indes manche Konjugatenalgen, insbesondere Desmidiaceen und Zygnemaceen, zu ertragen, vorausgesetzt, daß ihr Wuchsort nie austrocknet.

Dieses unterschiedliche Verhalten gegenüber dem Licht erklärt uns zur Genüge die starke Vertretung der Blaualgen und das beinahe vollständige Fehlen der Grünalgen auf dem besonnten Gestein. Es erklärt uns aber auch die üppige Vegetation der letzteren an Stellen, die vor zu starkem Lichte geschützt sind, und dies von der Ebene bis ins Hochgebirge, in unsern Breiten wie auch in den Tropen.

Wenn in unsern Materialien die Artenzahl der Grünalgen mit zunehmender Meereshöhe rasch abnimmt, so kann das nicht darin begründet liegen, daß die Grünalgen hohe Lagen nicht ertragen würden, sondern ganz einfach darin, daß in der Höhe, insbesondere oberhalb

der Baumgrenze, die Zahl der lichtgeschützten Stellen auf dem nackten Gestein viel geringer ist als in tiefern Lagen. Auch im Hochgebirge vermögen Grünalgen zu Massenentwicklung zu gelangen, sobald auf irgendeine Weise das Gestein vor direkter Besonnung geschützt ist und die übrigen lebenswichtigen Faktoren mit den Bedürfnissen der betreffenden Algen übereinstimmen. Einen besonders schönen Fall dieser Art beobachteten wir auf dem Jungfraujoch in einer Höhe von 3450 m ü. M., wo sich an einer durch einen Holzverschlag vor direkter Besonnung geschützten Stelle auf dem Granit eine üppige Grünalgen-Vegetation dauernd erhält.

Wenn also in höhern Lagen beinahe ausschließlich Blaualgen die Vegetation des Gesteins ausmachen, so bedeutet dies auch keineswegs, daß die dortigen ökologischen Verhältnisse diese Algengruppe in besonderem Maße begünstigen und daß die Blaualgen den Grünalgen den Platz streitig machen, im Konkurrenzkampf diese also unterdrücken würden, sondern dies bedeutet ganz einfach, daß durch die starke Belichtung, denen die betreffenden Wuchsorte ausgesetzt sind, die Grünalgen ferngehalten werden.

In der Tiefe der Blaualgenvegetation, d. h. an der Unterseite der Vegetationsschicht, die sie über dem Substrat ausbildet, können einzelne Grünalgen eingeschlossen sein, ohne indes zu größerer Entfaltung zu gelangen. Um so üppiger nehmen diese in Kulturversuchen überhand, die mit dem betreffenden Material im Laboratorium angelegt werden. Dort vermögen sie viel rascher als die Blaualgen das künstliche Nährsubstrat zu überwuchern und diese völlig zu unterdrücken. Mit Ausnahme der *Trentepohlia jolithus*, die größere Strahlungsintensitäten zu ertragen vermag, fanden wir nennenswerte Grünalgenbestände nur an Wuchsorten, deren jährlicher Strahlungsgenuß (Sonnenstrahlung) unter 50 kgcal/cm^2 bleibt, also ausschließlich in unserer Belichtungsstufe I.

D. Die Abhängigkeit der Algenvegetation von der petrographischen Natur des Substrats

Die hohe Bedeutung, die dem Kalkgehalt eines Bodens für die Vegetation der höheren Pflanzen zukommt, ist frühe erkannt worden. Wo, wie dies z. B. in den Alpen vielfach der Fall ist, kalkreiches (Kalk und Dolomit) und kalkarmes (Granit und Gneis) Muttergestein aneinanderstoßen, da tritt vielerorts die Verschiedenheit der Vegetation des aus ihm hervorgegangenen Bodens augenfällig in Erscheinung.

Ähnlich verhält es sich mit der Vegetation der Flechten, deren weithin sichtbare Farbe (*Rhizocarpon geographicum, Caloplaca elegans* u. a.) namentlich auf dem Silikatgestein oft schon aus großer Entfernung die petrographische Natur der Gesteinsunterlage verrät.

Auch die Algenflora erweist sich in kalkreichen bzw. kalkarmen stehenden und fließenden Gewässern derart verschieden, daß schon ihre Zusammensetzung dem geübten Algologen Aufschluß zu geben vermag über den Kalkgehalt des Biotops. Liegt z. B. je ein Material eines kalkreichen und eines kalkarmen Gewässers vor, so wird er auf den ersten Blick ins Mikroskop entscheiden können, von welchem der beiden Standorte das eine und das andere Material stammen muß.

Aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang eine Gegenüberstellung der Vegetation zweier unweit nebeneinander gelegener Algenstandorte, die sich durch den Kalkgehalt und damit auch durch den pH-Wert unterscheiden, wie wir sie bei Messikommer, 1942, S. 265/66, finden. Das eine Material entstammt einem moosreichen Quellsumpf am E-Ufer des Pfäffikersees (pH 7,6), das andere einer Schlenkencuvette eines Schwingrasens im Moor südlich des Pfäffikersees (pH 5,9).

Im ersteren Material notierte der Autor 52 Algenarten, nämlich 43 Bacillariaceen und 9 Desmidiaceen, im letzteren 43 Spezies, nämlich 2 Cyanophyceen, 1 Bacillariacee, 3 Chlorophyceen und 37 Desmidiaceen. Das Überraschende in dieser Zusammenstellung ist, daß keine einzige Art in beiden Materialien gemeinsam vorkommt. Der Kontrast in der Zusammensetzung der Vegetation der beiden Biotope ist also in die Augen springend. Der Hydrobiologe weiß, daß solche Fälle nicht selten vorliegen.

Messikommer stellt nun in einer umfangreichen Liste (S. 267/68) eine Auswahl von kalkliebenden Algen zusammen. In dieser Liste sind enthalten: 11 Cyanophyceen, 7 Chlorophyceen, 32 Desmidiaceen und 44 Bacillariophyceen. Unter diesen 94 Arten, Varietäten und Formen finden sich nur drei, die in der von uns ermittelten Gesteinsvegetation vertreten sind, nämlich zwei Cyanophyceen (*Gloeocapsa alpina* und *Gloeothece rupestris*) und eine Desmidiacee (*Cosmarium punctulatum*). Und doch bergen unsere Kalkwände von der Ebene bis ins Hochgebirge eine sehr reiche Algenvegetation.

Aus diesem Vergleich geht schon mit aller Deutlichkeit hervor, daß die Algenvegetation des nackten Gesteins eine durchaus andere ist als diejenige eines kalkreichen Gewässers, daß also Messikommers Liste der kalkliebenden oder doch kalkertragenden Algen um weite Formenkreise bereichert werden kann.

Was nun die in Messikommers und in unsern Materialien gemeinsam vorkommenden sog. calciphilen Algen anbetrifft, so zeigt sich auch hier wieder der vorläufig nur provisorische Wert solcher Listen. *Gloeocapsa alpina* z. B. erkannten wir als die Erscheinungsform an Standorten mit hohen pH-Werten (oberhalb zirka 6,5) der *Gloeocapsa sanguinea*. Diese Art tritt nach unsern Erhebungen an Wuchsorten auf,

deren pH-Werte den ganzen von uns erfaßten Bereich, d. h. von pH 5—8 umfassen. Ähnlich liegen die Dinge für *Gloeocapsa rupestris,* die von uns als ein Entwicklungszustand mittelfeuchter Wuchsorte der *Gloeocapsa Kützingiana* gedeutet wird. Diese Art wurde aber ebenfalls innerhalb einer weiten Spanne von pH-Werten, nämlich an Wuchsorten von pH 5,8—7,4 nachgewiesen. Die beiden genannten Blaualgen sind ja nicht Gewässer-, sondern ausgesprochene Luft- und Felsalgen, die nur gelegentlich in stehende oder fließende Gewässer verschlagen werden. Ihre Standortsansprüche aber lassen sich natürlich in dem der betreffenden Alge eigenen Wohnraum besser erkennen.

In der Aufzählung der ausgesprochen kalkfliehenden Algen begnügt sich Messikommer mit der Nennung der hauptsächlich in Betracht kommenden Genera. Sie rekrutieren sich hauptsächlich aus dem Formenkreis der Desmidiaceen und der Diatomeen. Wiederum sind es nur vereinzelte Arten unserer eigenen Listen, die in die vom genannten Autor aufgeführten Gattungen gehören.

Schon aus diesem Vergleich geht hervor, daß die Großzahl der Arten, die wir auf dem nackten Gestein feststellten, weder ausgesprochen calciphil noch ausgesprochen calciphob eingestellt sind. Im allgemeinen ertragen sie mit Hinsicht auf die Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers einen weiten Bereich und vermögen dank dieser Eigenschaft an Standorten sich anzusiedeln, die anderen, anspruchsvolleren Pflanzen verwehrt sind.

Wir haben uns die Mühe genommen, die von uns festgestellten Arten nach der Natur des Gesteins ihrer Herkunft zu ordnen und in den folgenden Listen zusammenzustellen.

In unserm Material wurden nachgewiesen :

a) Nur auf Silikat-Gestein

Cyanophyceae

Anabaena catenula var. *solitaria*
Aphanothece Castagnei
Aphanothece saxicola
Chamaesiphon subglobosus
Chroococcus minutus
Chroococcus Westii
Clastidium rivulare
Clastidium setigerum
Cylindrospermum sp.
Dactylococcopsis rhaphidioides
Desmonema Wrangelii
Dichothrix Meneghiniana
Gloeocapsa granosa
Gloeocapsa punctata
Lyngbya sp.
Microcoleus sociatus
Microcoleus vaginatus
Microcystis parasitica
Microcystis robusta
Oscillatoria irrigua
Placoma vesiculosa
Plectonema sp.
Pleurocapsa polonica
Pseudanabaena catenata
Schizothrix cf. *arenaria*
Siphononema polonicum st. *chamaesiphonoides*
Stigonema minutum
Synechococcus maior
Tolypothrix distorta
Tolypothrix penicillata

Chlorophyceae

Ankistrodesmus falcatus
Ankistrodesmus pyrenogerus
Coccomyxa cf. *turicensis*
Glaucocystis Nostochinearum
Pediastrum tricornutum var. *alpinum*
Scenedesmus obliquus
Trentepohlia jolithus

Zygnemaceae

Mougeotia recurva
Spirogyra punctiformis
Zygnema cylindricum

Desmidiaceae

Closterium Venus
Cosmarium Brebissonii
Cosmarium Cucurbita
Cosmarium cylindricum
Cosmarium dovrense
Cosmarium Hammeri var. *Homalodermium*
Cosmarium impressulum
Cosmarium inconspicuum
Cosmarium cf. *insulare*
Cosmarium Margaritiferum
Cosmarium Nägelianum
Cosmarium notabile
Cosmarium notabile var. *media*
Cosmarium Palangula
Cosmarium pygmaeum
Cosmarium quadratum
Cosmarium repandum var. *minor*
Cosmarium subtumidum
Cosmarium undulatum
Cosmarium undulatum var. *minutum*
Cosmarium cf. *venustum*
Netrium digitus
Penium curtum
Staurastrum Bieneanum
Staurastrum Bieneanum var. *elliptica*
Staurastrum dilatatum
Staurastrum Meriani
Staurastrum orbiculare
Staurastrum polytrichum
Staurastrum punctulatum
Staurastrum Sebaldi

Bacillariophyceae

Caloneis alpestris var. *Grunowii*
Ceratoneis arcus var. *linearis*
Cymbella alpina
Cymbella parva
Cymbella ventricosa var. *lunula*
Denticula crassula
Diatoma anceps
Diploneis elliptica var. *genuina*
Eunotia praerupta
Eunotia praerupta var. *bigibba*
Fragillaria mutabilis
Gomphonema capitatum
Gomphonema intricatum
Meridion orbiculare
Microneis microcephala
Navicula cryptocephala
Navicula Rotaeana
Nitzschia communis
Pinnularia borealis
Synedra radians
Tetracyclus Braunii

Heterocontae

Chloridella neglecta

b) Nur auf Kalk-Dolomit

Cyanophyceae

Aphanocapsa endolithica
Aphanocapsa fusco-lutea
Aphanocapsa Grevillei
Aphanocapsa montana
Chamaesiphon convervicola
Gloeocapsa quaternaria
Nostoc insulare
Phormidium Corium
Phormidium lividum
Phormidium subtruncatum
Plectonema gracillimum
Schizothrix affinis var. *epilithica*
Schizothrix fasciculata
Schizothrix Lamyi
Schizothrix lardacea
Schizothrix lateritia
Tolypothrix Rechingeri

Chlorophyceae

Cladophora glomerata
Cystococcus humicola
Gongrosira Debaryana
Protococcus viridis
Vaucheria de Baryana

Conjugatae

Cosmarium curtum

Bacillariophyceae

Achnanthes linearis
Ceratoneis arcus var. *genuina*
Cymbella affinis
Diatoma hiemale var. *mesodon*
Melosira Roeseana
Microneis exilis
Synedra ulna var. *danica*

c) Nur auf Molasse-Sandstein

Cyanophyceae

Chamaesiphon polydermaticus
Chroococcus rufescens
Chroococcus schizodermaticus
Gloeothece confluens
Gloeothece rupestris
Lyngbya Kützingiana
Merismopedia punctata
Phormidium longicolle
Plectonema carneum
Plectonema thallosum
Schizothrix rupicola

Chlorophyceae

Oedogonium sp.

Conjugatae

Cosmarium obtusum
Cosmarium pseudopyramidatum
Cosmarium pseudopyramidatum var. *maior*

d) Auf Kalk-Dolomit und Silikatgestein

Camptothrix repens
Chamaesiphon curvatus
Chamaesiphon incrustans
Chamaesiphon polonicus
Chroococcus tenax
Dichothrix gypsophila
Entophysalis Samoensis
Gloeocapsa atrata
Gloeocapsa dermochroa
Gloeocapsa fusco-lutea
Gloeocapsa Itzigsohnii
Gloeocapsa Shuttleworthiana
Homoeothrix varians
Microcoleus paludosus
Microcoleus vaginatus
Microcystis fusco-lutea
Oncobyrsa rivularis
Schizothrix fuscescens
Tolypothrix byssoidea
Tolypothrix Elenkinii
Tolypothrix epilithica

e) Auf Kalk-Dolomit und Molasse-Sandstein

Pleurocapsa aurantiaca
Sacconema rupestris
Chlorococcum humicolum
Coccomyxa thallosa
Cosmarium obtusum
Cosmarium pseudopyramidatum var. *Woronichii*
Cosmarium subquadratum
Oocardium depressum
Meridion circulare

f) Auf Silikatgestein und Molasse-Sandstein

Chroococcus helveticus
Gloeocapsa compacta

g) Auf allen hauptsächlich untersuchten Gesteinsarten

Calothrix parietina
Chlorogloea microcystoides
Chroococcus turgidus
Chroococcus turicensis
Dichothrix Orsiniana
Gloeocapsa Kützingiana
Gloeocapsa nigrescens
Gloeocapsa sanguinea
Gloeocapsa fusco-lutea
Nostoc microscopicum
Nostoc sphaericum
Phormidium favosum
Cymbella ventricosa
Tabellaria flocculosa
Rivularia Biasolettiana
Schizothrix Heufleri
Scytonema myochrous
Synechococcus aeruginosus
Cylindrocystis Brebissonii
Mesotaenium macrococcum var. *micrococcum*
Chlorella lichina
Stichococcus bacillaris
Haematococcus pluvialis
Hormidium flaccidum
Hormotila mucigena
Muriella aurantiaca
Trentepohlia aurea
Trentepohlia umbrina

Wir veröffentlichen diese Listen, ohne indes aus dem von uns festgestellten Vorkommen über die Gebundenheit an eine oder mehrere bestimmte Gesteinsarten weitgehende Schlüsse ziehen zu wollen. Viele der vorgefundenen Arten wurden von anderen Autoren und in früheren Arbeiten auch von uns selbst auf anderen als den hier vermerkten Substraten nachgewiesen, und manche Art wird sich bei weiteren Untersuchungen auch noch auf anderem als dem in der vorliegenden Arbeit genannten Felsgrund auffinden lassen. Gewiß ist in der Zuordnung einzelner Arten an ein bestimmtes Gestein größte Vorsicht am Platze. Die Durchsicht von etwas mehr als 1000 Materialien, über das Gesamtgebiet der Schweiz verteilt, bietet für ein solches Unterfangen noch bei weitem keine genügende Grundlage. Bei der Auswahl der Probenahmestelle, in der Art und im Zeitpunkt der Einsammlung des Materials und noch in mancher anderen Hinsicht spielt der Zufall eine allzu große Rolle. Überdies harren weite Gebiete außerhalb unseres Landes in bezug auf die epilithische Algenvegetation noch der eingehenden Bearbeitung. Wenn wir also saubere Listen der kalksteten, kalkholden, kieselsteten, kieselholden usw. Arten bekommen wollen, so werden wir uns wohl noch eine Zeitlang gedulden müssen, bis unsere Wissenschaft noch nach verschiedenen Richtungen hin gründlich vertieft ist.

Eine gewisse Bedeutung hinsichtlich der Gebundenheit an ein bestimmtes Substrat kann ohnehin nur denjenigen Arten zukommen, die in einer nennenswerten Anzahl von Algenproben nachgewiesen wurden.

Wenn wir im folgenden einige Arten nennen, die uns sehr weitgehend an das Silikatgestein gebunden erscheinen, so betrifft dies unter den Cyanophyceen in erster Linie *Stigonema minutum.* Diese Art wurde in 72 Materialien nachgewiesen, nämlich 68mal auf Silikatgestein, einmal auf Rötidolomit, einmal auf Liaskalk und zweimal auf Molasse-

Quelltuff. Sodann wurde nur auf Silikatgestein achtmal nachgewiesen : *Desmonema Wrangelii* mit seinen Epiphyten. Über die Verbreitung dieser Art in Deutschland berichtet Lauterborn (1942, S. 317) : « Eine recht seltene Gattung der Cyanophyceen, deren *Chantransia*-artige Räschen ich früher nur aus Bächen des südlichen Odenwaldes bei Eberbach kannte. Später fand ich sie auch in dem Bach der Wolfsschlucht bei Zwingenberg, dann im April 1919 im Grobbach des nördlichen Schwarzwaldes oberhalb Baden-Baden, hier zusammen mit den Moosen *Fontinalis squamosa, Eurhynchium rusciforme, Scapania undulata.* Also ausschließlich in kühlen, rasch fließenden Gebirgsbächen im Gebiet kalkfreier Gesteine, Buntsandstein und Granit. » Nun haben wir diese Blaualge freilich auch auf Kalkgrund nachgewiesen, so in der Gegend von Lunz (Niederösterreich). Doch scheint ein niedriger pH-Wert des den Wuchsort benetzenden Wassers dieses Vorkommen zu erklären. Jedenfalls haben wir den Eindruck, daß dem pH-Wert für die Möglichkeit, einen Standort zu besiedeln, eine höhere Bedeutung zukomme als der petrographischen Natur der Unterlage. Nach dieser Richtung scheint uns auch das Vorkommen von *Stigonema*-Arten in Moorgewässern hinzudeuten.

Unter den wenigen Blaualgen, die Messikommer als kalkliebend bezeichnet, findet sich keine unserer nur auf Silikatgrund festgestellten Arten, ebensowenig unter den Grünalgen und Konjugatenalgen, während alle von diesem Autor als an ein saures Medium gebunden bezeichneten Arten, soweit sie in unsern Materialien vertreten sind, nur auf Silikatgestein angetroffen wurden. In dieser Hinsicht herrscht also in den Messikommerschen und unsern eigenen Listen, soweit sich diese vergleichen lassen, volle Übereinstimmung.

Es betrifft dies : *Cosmarium Cucurbita, C. Palangula* und *Tetracyclus.*

Weniger Übereinstimmung finden wir in unsern Materialien mit den einen hohen pH-Wert beanspruchenden Arten. So fanden wir nur auf Silikatgestein (mit verhältnismäßig tiefem pH-Wert) : *Aphanothece Castagnei, Cosmarium subtumidum, Navicula cryptocephala* und *Gomphonema intricatum,* während Messikommer für diese Arten ein eng begrenztes pH-Intervall auf der alkalischen Seite angibt.

Unter unseren nur auf Kalk und Dolomit gefundenen Arten sind die folgenden in der Messikommerschen Liste der auf einen hohen pH-Wert angewiesenen Formen enthalten : *Schizothrix fasciculata, Sch. lateritia, Cladophora glomerata, Vaucheria Debaryana* und *Cymbella affinis.* Auch in diesem Punkte stimmen also die beiden Listen weitgehend überein.

Tab. 41

Verteilung der Algenvegetation auf die verschiedenen Gesteinsarten

	Cyanophyceae		Chlorophyceae		Conjugatae		Bacillariaceae		Flagellatae		Heterocontae		Rhodophyceae		Algen, insgesamt	
Nur auf Silikatgestein .	30	15,0 %	7	3,5 %	34	17,0 %	21	10,5 %			1	0,5 %			93	46,5 %
Nur auf Kalk bzw. Dolomit	17	8,5 %	4	2,0 %	1	0,5 %	7	3,5 %					1	0,5 %	30	15,0 %
Nur auf Molassesandstein	10	5,0 %	1	0,5 %	3	1,5 %	1	0,5 %							15	7,5 %
Auf Silikatgestein, Kalk und Dolomit	21	10,5 %													21	10,5 %
Auf Kalk und Molassesandstein	2	1,0 %	2	1,0 %	4	2,0 %	1	0,5 %							9	4,5 %
Auf Silikatgestein und Molassesandstein . .	2	1,0 %													2	1,0 %
Auf allen Gesteinen . .	16	8,0 %	8	4,0 %	2	1,0 %	2	1,0 %	1	0,5 %					29	14,5 %

Wie aus Tabelle 41 ersichtlich ist, wurde beinahe die Hälfte der von uns festgestellten Arten nur auf Silikatgestein nachgewiesen; 15 % entfallen ausschließlich auf Kalk bzw. Dolomit, 7,5 % ausschließlich auf Molasse. Die Zusammensetzung der Algenvegetation dieses letztgenannten Substrats erschien uns immer überraschend eintönig und einigermaßen enttäuschend; denn der Blick auf die durch die verschiedenartige und in vielen Nuancen abgestufte Färbung einer Molassewand läßt immer eine reichere Algenvegetation erwarten, als sich bei der mikroskopischen Analyse herausstellt. Auffallend ist für den Molasse-Felsgrund die starke Vertretung von *Gloeothece fusco-lutea, Gl. rupestris* und *Gl. confluens. Trentepohlia aurea* verleiht ihm oft eine leuchtend gelbe Färbung.

Sowohl auf Silikatgestein als auch auf Kalk-Dolomit wurden 10,5 % unserer Algenarten nachgewiesen; 4,5 % besiedeln Molasse und Kalk-Dolomit-Gestein, 1 % Silikatfels und Molasse, und 14,5 % der Arten wurden auf allen hauptsächlich berücksichtigten Gesteinsarten unseres Untersuchungsgebietes nachgewiesen. Die wesentlich günstigeren Bedingungen, die das Silikatgestein in größeren Höhenlagen gegenüber denjenigen des Kalk-Dolomits der Besiedelung durch Algen bietet, dürfte die überraschend hohe Zahl der ausschließlich auf Silikatgestein nachgewiesenen Arten zur Genüge erklären.

Läßt sich unter den Algen der Gesteinsoberfläche eine Silikat- und eine Kalkflora unterscheiden? In der Zusammenfassung der Ergebnisse unserer Preisarbeit, der ersten Fassung der vorliegenden, erweiterten Studie, schrieben wir (J a a g, 1936, S. 57) : « Die Algenflora des Silikatgesteins ist in ihrer Zusammensetzung von der charakteristischen Algenflora des Kalksubstrats deutlich verschieden. Tatsächlich wird man ohne Kenntnis der Herkunft eines Materials bei der Betrachtung im Mikroskop nie im Zweifel sein, ob es sich um eine Silikat- oder eine Kalkflora handelt. Auf einem Silikatfelsen dominiert wohl immer *Gloeocapsa Ralfsiana* neben *Scytonema myochrous* und *Stigonema minutum. Gloeocapsa alpina* ist oft beigemischt. Sie scheint in ihren Ansprüchen wenig spezifisch zu sein. Dagegen wird man *Gloeocapsa Ralfsiana* auf Kalk nie dominierend finden. Einzelne Vorkommnisse auf Kalk müssen noch genauer abgeklärt werden. Diese werden wahrscheinlich durch das Vorhandensein einer Quarzader oder eines noch nicht bekannten Faktors (pH-Wert durch irgendeine Ursache beeinflußt) bedingt.»

Die weiteren, seit der Niederschrift dieser Zusammenfassung durchgeführten achtjährigen Untersuchungen über dasselbe Problem haben die im Jahre 1936 niedergelegten Auffassungen in allen wesentlichen Punk-

ten bestätigt. Sie vermochten aber die damaligen Befunde in mancher Hinsicht zu vertiefen und zu klären. Auch nach unsern heutigen Kenntnissen ist es auf den ersten Blick ins Mikroskop möglich, in einem einigermaßen charakteristischen Material zu erkennen, ob es vom Silikat- oder Kalksubstrat stamme. Eine solche Entscheidung erlaubt uns in erster Linie die spezifische rote bzw. violette Hüllenfärbung der *Gloeocapsa sanguinea,* ferner die Gegenwart der oben genannten Arten, insbesondere des *Stigonema minutum.* Was *Gloeocapsa Ralfsiana* anbetrifft, so sahen wir uns seither genötigt, diese in den Formenkreis der *Gloeocapsa sanguinea* einzubeziehen. Aber immer wird diese Standortsform auf ein Silikatgestein bzw. ein Substrat mit niedrigem pH-Wert hinweisen, wenn sie mit roten Hüllen vorliegt; dagegen deutet sie auf ein mehr basisches Substrat (in der Regel also auf Kalk-Dolomit-Grund) hin, wenn sie violette Hüllenfärbung zeigt.

Diejenigen Fälle, wo rot- und violetthüllige *Gloeocapsa* gleichzeitig in einem Material vereinigt sind, können durch die dem Farb-Umschlagspunkt des Gloeocapsins nahe liegende Reaktion des den Wuchsort des Materials benetzenden Wassers erklärt werden.

Die Spezialisierung auf Substrate bestimmter petrographischer Natur ist aber bei den Algen, namentlich bei den hauptsächlichsten Vertretern der epilithischen Vegetation, den Cyanophyceen, gewiß weit geringer als bei andern Algenklassen, insbesondere den Bacillariaceen und Desmidiaceen, und auch geringer als bei den höhern Pflanzen. Weitere Untersuchungen nach dieser Richtung hin sind notwendig, um die wichtige Frage der Existenz einer spezifischen Silikat- bzw. Kalkflora abzuklären.

E. Die Verteilung der festgestellten Algen auf verschiedene Höhenlagen

Gäbe es in unserer Algenvegetation des nackten Gesteins eine Beschränkung einzelner Arten auf bestimmte Höhenlagen, so könnte von einer Algenflora der Ebene, mittlerer Lagen und des Hochgebirges gesprochen werden. Eine solche Verteilung müßte zum Ausdruck kommen, wenn wir unsere Funde gemäß ihrer vertikalen Verbreitung statistisch prüften. Ein solcher Versuch soll im folgenden unternommen werden.

Wir untersuchen also das Areal der einzelnen Arten nach dessen vertikaler Ausdehnung. Dabei legen wir dieser Betrachtung jene Einteilung des Untersuchungsgebietes in acht, je 500 m Höhendifferenz umfassende Höhenstufen zugrunde, die wir bereits früher (S. 456) verwendeten. Der Übersichtlichkeit halber wiederholen wir an dieser Stelle die Ausdehnung der acht Stufen.

Stufe	1	umfaßt	die	Höhenlage	bis	zu		500	m	ü. M.
»	2	»	»	»	von	501	bis	1000	m	»
»	3	»	»	»	»	1001	»	1500	m	»
»	4	»	»	»	»	1501	»	2000	m	»
»	5	»	»	»	»	2001	»	2500	m	»
»	6	»	»	»	»	2501	»	3000	m	»
»	7	»	»	»	»	3001	»	3500	m	»
»	8	»	»	»	»	3501	»	4000	m	»

Wir betrachten nun zunächst die einzelnen Algenklassen nach ihrer Vertretung in den einzelnen Stufen, um nachher die gesamte vorgefundene Algenvegetation als Ganzes auf die Frage ihrer Höhengliederung hin zu werten.

Cyanophyceae.

Von den 104 notierten Arten entfallen

nur auf Stufe 1: *Chroococcus rufescens, Entophysalis Samoensis, Microcoleus paludosus, Microcoleus sociatus, Nostoc insulare, Phormidium lividum, Phormidium longicolle, Plectonema carneum, Plectonema thallosum, Schizothrix arenaria;*

nur auf Stufe 2: *Aphanothece endolithica, Aphanothece fusco-lutea, Chamaesiphon polydermaticus, Chroococcus schizodermaticus, Gloeocapsa quaternaria, Gloeothece confluens, Gloeothece rupestris, Merismopedia punctata, Phormidium Corium, Phormidium punctatum, Rivularia Biasolettiana, Schizothrix Lamyi, Schizothrix lardacea, Schizothrix rupicola, Tolypothrix Rechingeri;*

nur auf Stufe 3: *Aphanocapsa montana, Schizothrix fasciculata, Schizothrix lateritia;*

nur auf Stufe 4: *Dactylococcopsis rhaphidioides, Placoma vesiculosa, Pseudanabaena catenata, Siphononema polonicum;*

nur auf Stufe 5: *Anabaena catenata* var. *solitaria, Aphanothece Castagnei, Cylindrospermum* sp., *Dichothrix Meneghiniana, Pleurocapsa polonica, Tolypothrix distorta, Tolypothrix penicillata;*

nur auf Stufe 6: *Chroococcus Westii, Clastidium rivulare, Gloeocapsa granosa, Microcystis robusta, Oscillatoria irrigua;*

nur auf Stufe 7: *Aphanothece saxicola, Phormidium fragile.*

Es wäre nun sicher zu weit gegangen, wollte man die genannten Arten als auf die Höhenstufe, in der sie beobachtet wurden, beschränkt, als für diese gewissermaßen charakteristisch, ansehen. Hierzu reicht der Umfang unserer Erhebungen nicht aus. Die Zahl der durchgesehenen Proben ist zu gering, die Berücksichtigung der einzelnen Höhenstufen zu wenig gleichmäßig, um aus dem von uns festgestellten Vorkommen derart weitgehende Schlüsse zuzulassen. Wenn wir diese Zusammenstellung dennoch geben, so sei dies getan im Dienste der Übersichtlichkeit und als Ausgangspunkt für weitere mehr in die Tiefe gehende Untersuchungen über die Verteilung der Algen nach Höhenstufen.

Mehr Zuverlässigkeit können diejenigen Arten beanspruchen, die durch eine Reihe von Höhenstufen hindurch festgestellt wurden. Unter ihnen werden wir erwartungsgemäß diejenigen Formen vertreten finden, die in einer größeren Zahl von Sammelproben nachgewiesen werden konnten, die also zu den häufigeren Formen unserer Algenvegetation gehören. Das Vorkommen in verschiedenen Höhenlagen kann ja tatsächlich weit mehr aussagen als ihr Fehlen in den Materialien einer oder mehrerer Stufen.

Im folgenden seien diejenigen Arten aufgeführt, die in mehreren Höhenstufen festgestellt wurden :

Stufen 1—2
Aphanocapsa Grevillei
Microcoleus vaginatus var. *Vaucheri*
Plectonema gracillimum
Tolypothrix epilithica

Stufen 1—3
Chamaesiphon confervicola

Stufen 1—4
Chamaesiphon incrustans
Gloeocapsa fusco-lutea
Microcystis parasitica

Stufen 1—5
Chamaesiphon polonicus
Chroococcus helveticus
Gloeothece fusco-lutea
Microcoleus vaginatus
Oncobyrsa rivularis
Phormidium favosum

Stufen 1—6
Calothrix parietina
Camptothrix repens
Chlorogloea microcystoides
Chroococcus tenax
Chroococcus turicensis
Dichothrix Orsiniana
Gloeocapsa atrata
Gloeocapsa Kützingiana
Gloeocapsa punctata
Nostoc sphaericum
Synechococcus aeruginosus
Synechococcus minor

Stufen 1—7
Gloeocapsa nigrescens
Scytonema myochrous
Stigonema minutum
Phormidium autumnale

Stufen 1—8
Gloeocapsa sanguinea

Stufen 2—3
Chroococcus turgidus
Pleurocapsa aurantiaca
Sacconema rupestris

Stufen 2—5
Tolypothrix byssoidea

Stufen 2—6
Dichothrix gypsophila
Gloeocapsa compacta
Microcystis fusco-lutea
Schizothrix Heufleri
Tolypothrix Elenkinii

Stufen 2—7
Gloeocapsa dermochroa

Stufen 3—4
Gloeocapsa Itzigsohnii

Stufen 3—5
Chamaesiphon curvatus
Homoeothrix varians
Schizothrix fuscescens

Stufen 4—6
Desmonema Wrangelii
Chroococcus minutus
Clastidium setigerum

Stufen 4—7
Gloeocapsa Shuttleworthiana

Stufen 5—7
Chamaesiphon subglobosus

Betrachten wir in Tabelle 42 die erste Kolonne, in der mit Hinsicht auf die Blaualgen die Zahl der in jeder Höhenstufe nachgewiesenen

Tab. 42

Cyanophyceae

in Stufe	gesamte Arten-zahl	nur in Stufe	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl
1	41	1	10										
2	56	2	15	1—2	4								
3	44	3	3	1—3	1	2—3	3						
4	48	4	4	1—4	3	2—4	—	3—4	1				
5	49	5	7	1—5	6	2—5	1	3—5	3	4—5	—		
6	33	6	5	1—6	13	2—6	5	3—6	—	4—6	3	5—6	—
7	10	7	2	1—7	4	2—7	1	3—7	—	4—7	1	5—7	1
8	(1)	8	—	1—8	(1)	2—8	—	3—8	—	4—8	—	5—8	—

Arten angegeben ist, so sehen wir, daß sich diese in den Stufen 1—5 mit nur geringen Schwankungen ungefähr gleich bleibt. Erst von Stufe 6 an nimmt die Artenzahl rasch ab. Eine Verarmung der Algenvegetation läßt sich also bis in Höhen von 2500 m ü. M. nicht nachweisen. Diese tritt erst in noch größeren Höhenlagen in Erscheinung. Dort wird die Vegetation eintönig und artenarm.

Dies hängt natürlich bis zu einem gewissen Grade damit zusammen, daß auch die Zahl der aus diesen Höhen stammenden Sammelproben geringer ist. Aber dieser Umstand ist nicht in erster Linie ausschlaggebend.

In Tabelle 43 haben wir die Zahl der in jeder Höhenstufe untersuchten Materialien und die entsprechende Zahl der vorgefundenen Arten übersichtlich dargestellt. Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß diese beiden Werte nur in geringem Maße voneinander abhängen.

Stufe 1 z. B., aus der 75 Sammelproben untersucht wurden, ergab eine Artenzahl von 41, Stufe 2 dagegen aus nur 68 Materialien 56, und Stufe 5 sogar aus nur 29 Proben 49 Arten. Vergleichen wir die Stufen 3 und 6, aus denen je 24 Materialien stammen, so sehen wir eine wirkliche Abnahme in der höher gelegenen Stufe. Dagegen ist die ungleich stärkere Abnahme der Artenzahl in den Stufen 7 und 8 weitgehend auf die geringe Zahl der bearbeiteten Materialien zurückzuführen, was, wie wir weiter oben erwähnten, mit der in dieser Höhenlage stark verminderten Zahl günstiger Algenstandorte zusammenhängt. Sicher wird bei eingehenderer Bearbeitung dieser Höhenlagen und bei der Auswahl besonders aufschlußreicher, petrographisch verschiedenartiger Stellen im nackten Gestein noch eine stattliche Anzahl weiterer Blaualgen ermittelt werden können.

Tab. 43. Zusammenstellung der in den einzelnen Höhenstufen untersuchten Sammelproben und der in ihnen nachgewiesenen Arten von Cyanophyceen

Stufe	1	2	3	4	5	6	7	8
Zahl der untersuchten Materialien	75	68	24	46	29	24	7	1
Zahl der nachgewiesenen Arten	41	56	44	48	49	33	10	1

Die größte Artenzahl finden wir in Stufe 2, die zweitgrößte in den Stufen 4 und 5, also in Höhen von 500—1000 und von 1500—2500 m

ü. M. Die Abnahme mit der Höhe erfolgt also nicht schrittweise. In unserer zweiten Höhenstufe, die die größte Artenzahl birgt, liegen die eingehend bearbeiteten Molassegebiete von Schwarzenburg und Zürich sowie ein nennenswerter Teil der in die Untersuchung einbezogenen Gebiete des Juras.

Auch in den Aufsammlungen Messikommers weisen z. B. die mittleren Höhenlagen weit größere Artenzahlen auf als tiefere und höchste Lagen. Auch dieser Autor erklärt diese Tatsache durch den Umstand, daß die den Algen zugänglichen Biotope in diesen mittleren Lagen weit zahlreicher sind als einerseits in der Ebene und anderseits im Hochgebirge. Im Untersuchungsgebiet dieses Autors ist die Zahl der neu beschriebenen und seltenen Arten in der Höhenlage von 2400 bis 2600 m am größten. Diese Tatsache steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Beschaffenheit des Geländes, der großen Zahl von Hochtälern, Hochplateaus, Paßlücken, Karnischen, Bergrutschstufen usw.

Die Möglichkeit, Algenmaterialien zu sammeln, ist deshalb in dieser mittleren Höhenlage ungleich größer als in der Ebene oder dem am höchsten gelegenen Untersuchungsgebiet.

Ähnlich verhält es sich mit unsern Gesteinsalgen. Zwar verlangen sie weder einen andauernd benetzten Wuchsort, noch eine Depression, Mulde oder Wanne im Gelände, und vermögen an der steilsten Wand sich anzusiedeln. Aber auch für sie ist die Möglichkeit der Ansiedelung in verschiedenen Höhenlagen durchaus verschieden.

Verhältnismäßig gering ist die Zahl solcher Standorte in der Ebene, wo bebautes Land, Äcker, Wiesen und Wald vom Gelände den weitaus größten Teil in Beschlag nehmen. Die nackten Felswände und die Stellen, an denen Sickerwasser austritt oder Rieselwasser während längerer Perioden abfließt, sind gering.

Mit zunehmender Höhe im Voralpengebiet nimmt die Zahl solcher, den aerophytischen Algen günstigen Standorte zu und erreicht in Lagen zwischen 1000—2600 m ü. M. ihr Maximum. Noch höher im Gebirge werden die günstigen Standorte wiederum seltener. Von dieser Höhe an vermindern die lange Dauer der Schneebedeckung und die rasche Erosion die Möglichkeit der Besiedelung des Substrats durch eine Algenvegetation.

Wollten wir unter den nachgewiesenen Cyanophyceen eine Gruppe von spezifischen Algen des Gebirges herausschälen und ließen wir das Gebirge bei einer Höhe von 1500 m ü. M. beginnen, so könnten wir vielleicht diejenigen Arten, die nur in den Stufen 4—8 nachgewiesen wurden, in diesen Kreis einbeziehen. Nach unserer Bearbeitung kämen dabei folgende Arten in Betracht:

Anabaena catenata var. *solitaria*
Aphanothece Castagnei
Aphanothece saxicola
Chamaesiphon subglobosus
Chroococcus minutus
Chroococcus Westii
Clastidium rivulare
Clastidium setigerum
Cyanostylon microcystoides
Dactylococcus rhaphidioides
Desmonema Wrangelii
Dichothrix Meneghiniana
Gloeocapsa granosa
Gloeocapsa Shuttleworthiana
Microcystis robusta
Placoma vesiculosa
Phormidium fragile
Oscillatoria irrigua
Pleurocapsa polonica
Pseudanabaena catenata
Siphononema polonicum
Tolypothrix distorta
Tolypothrix penicillata

Die grünen Algen (Chlorophyceae und Conjugatae)

Die im gesamten Material nachgewiesenen 72 Arten verteilen sich auf die verschiedenen Höhenstufen wie folgt :

Es wurden festgestellt :

Nur in Stufe 1 : *Cladophora glomerata, Cosmarium curtum, Cosmarium obtusatum, Cosmarium obtusum;*

nur in Stufe 2: *Gongrosira Debaryana, Cystococcus humicola, Vaucheria Debaryana, Cosmarium pseudopyramidatum, Cosmarium subquadratum;*

nur in Stufe 3 : Keine;

nur in Stufe 4 : *Ankistrodesmus pyrenogerus, Cosmarium inconspicuum, Cosmarium undulatum* var. *minutum, Staurastrum polytrichum, Staurastrum punctulatum;*

nur in Stufe 5 : *Ankistrodesmus falcatus, Pediastrum tricornutum* var. *alpinum, Scenedesmus obliquus, Spirogyra punctiformis, Staurastrum Sebaldi, Staurastrum Bieneanum, Cosmarium Brebissonii, Closterium Venus, Cosmarium cucurbita, Cosmarium cylindricum, Cosmarium Hammeri* var. *Homalodermum, Cosmarium impressulum, Cosmarium* cf. *insulare, Cosmarium Margaritiferum, Cosmarium notabile, Cosmarium notabile* var. *media, Cosmarium Palangula, Cosmarium pygmaeum, Cosmarium quadratum, Cosmarium repandum* var. *minor, Cosmarium subtumidum, Cosmarium undulatum, Cosmarium* cf. *venestum, Netrium digitus;*

nur in Stufe 6 : *Mougeotia recurva, Cosmarium Naegelianum, Staurastrum Bieneanum* var. *elliptica, Staurastrum dilatatum, Staurastrum Meriani, Staurastrum orbiculare;*

nur in Stufe 7: *Coccomyxa turicensis;*

nur in Stufe 8 : Keine.

In den Stufen 1—2 : *Chlorella lichina, Chlorococcum humicolum, Coccomyxa thallosa, Hormotila mucigena, Trentepohlia umbrina, Cylindrocystis Brebissonii, Cosmarium pseudopyramidatum* var. *maior, Cosmarium pseudopyramidatum* var. *Woronichii, Oocardium depressum;*

in den Stufen 1—5 : *Mesotaenium macrococcum* var. *micrococcum;*

in den Stufen 1—6 : *Haematococcus pluvialis, Trentepohlia aurea, Muriella aurantiaca, Protococcus viridis;*

in den Stufen 1—7 : *Stichococcus bacillaris;*

in den Stufen 2—4 : *Trentepohlia jolithus;*

in den Stufen 2—7 : *Hormidium flaccidum;*

in den Stufen 4—5 : *Glaucocystis Nostochinearum;*

in den Stufen 5—6 : *Zygnema cylindricum.*

Tab. 44

Chlorophyceae und Conjugatae

in Stufe	gesamte Arten-zahl	nur in Stufe	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl	nur in den Stufen	Arten-zahl
1	19	1	5										
2	7	2	6	1—2	9								
3	6	3	—	1—3	—	2—3	—						
4	12	4	5	1—4	—	2—4	1	3—4	—				
5	31	5	24	1—5	1	2—5	—	3—5	—	4—5	1		
6	11	6	6	1—6	4	2—6	—	3—6	—	4—6	—	5—6	1
7	7	7	7	1—7	—	2—7	—	3—7	—	4—7	—	5—7	—
8	—	8	—	1—8	—	2—8	—	3—8	—	4—8	—	5—8	—

Noch unregelmäßiger als bei den Blaualgen erweist sich die Artendichte in den verschiedenen Höhenstufen bei den grünen Algen. War sie bei jenen am größten in der zweiten Höhenstufe, so zeigt sich bei diesen die fünfte Stufe am artenreichsten. Von dieser Höhenlage aus nimmt die Artenzahl nach beiden Seiten hin in sehr beträchtlichem Maße ziemlich gleichmäßig ab. Nur die erste Stufe weist wiederum einen Anstieg auf und steht hinsichtlich des Artenreichtums an zweiter Stelle.

Weit mehr als bei den Blaualgen haftet dieser statistischen Betrachtung der Zug des Zufälligen an. So läßt sich die verhältnismäßig hohe Artenzahl der ersten Stufe dadurch erklären, daß in der Niederung eine weit größere Zahl von beschatteten, meist im Walde gelegenen Wuchsorten in die Untersuchung einbezogen wurde, als dies in höheren Lagen, insbesondere oberhalb der Baumgrenze möglich war. Auf dieser ersten Stufe finden wir hauptsächlich die schattenliebenden Chlorophyceen vertreten. In den Stufen 4—6 dagegen ist die hohe Artenzahl in erster Linie darauf zurückzuführen, daß dort einige von Schmelzwasser andauernd benetzte, an Desmidiaceen besonders reiche Felsflächen berücksichtigt werden konnten (Piz Morteratsch und Rhonegletscher). Solche Stellen sind naturgemäß im Gebiet der Hochalpen reichlicher zu finden als in tieferen Lagen.

Bacillariaceae

Gegenüber den Blaualgen und auch den Grünalgen treten die Kieselalgen in der Vegetation des nackten Gesteins stark zurück. Diese Organismen ertragen die Austrocknung ihres Wuchsortes während längerer Dauer und die gleichzeitige starke Insolation, der die Großzahl der Algenwuchsorte auf dem nackten Gestein ausgesetzt ist, ebensowenig wie sie den steten, zeitweise fast täglichen Wechsel von Frost und Hitze, Einfrieren und Auftauen des den Biotop benetzenden Wassers ertragen.

Ihren Ansprüchen genügen nur Wuchsorte, die während längerer Zeit nie völlig austrocknen, die also andauernd benetzt oder doch mehr oder weniger durchfeuchtet sind. Damit scheidet die Großzahl der von uns berücksichtigten Untersuchungsstellen als Wuchsorte für die Kieselalgen aus. Diese sind in der Hauptsache auf jene verhältnismäßig wenig zahlreichen Standorte beschränkt, die von Schmelz- oder Sickerwasser andauernd befeuchtet werden. Solche Stellen sind im Hochgebirge viel zahlreicher zu finden als in mittleren Lagen und in der Ebene, und es braucht uns deshalb nicht zu verwundern, daß es hauptsächlich einige Materialien aus höheren Lagen sind, die, weil an Kieselalgen reich, von uns bearbeitet wurden.

Nun liegen von tiefen bis hohen Lagen an Kieselalgen reiche Stellen wohl vielfach vor, z. B. in Vertiefungen, Mulden und Trögen des anstehenden Gesteins, in der Tropf- oder Spritzzone vor einer Felswand usw. Solche Depressionen, die entweder andauernd oder doch während längerer Zeitspannen mit Wasser gefüllt sind, stellen, an der Reichhaltigkeit ihres Gehaltes an Kieselalgen gemessen, offenbar Biotope mit optimalen Lebensbedingungen für diese Algengruppe dar. In ihnen erlangen nach den eingehenden diesbezüglichen Erhebungen Messikommers die Kieselalgen an Individuen- und Artenzahl eine weit größere Bedeutung als irgendeine andere Algenklasse.

Solche Standorte können aber bereits nicht mehr als eigentliche Biotope des nackten Gesteins angesehen werden. Sie stellen vielmehr kleine stehende Gewässer dar, deren ökologische Verhältnisse von denjenigen der Felswand in mehrfacher Hinsicht weitgehend verschieden sind.

Solche Wuchsorte einer reichen Algen- und namentlich Kieselalgenvegetation wurden nicht in die Untersuchung einbezogen. Daraus erklärt sich die verhältnismäßig kleine Zahl der von uns notierten Arten.

Indessen hätte diese Zahl zweifellos noch um ein beträchtliches erhöht werden können, wenn den Kieselalgen dieselbe Aufmerksamkeit gewidmet worden wäre wie den Blaualgen und z. T. auch den Grünalgen. Dies war aber nicht durchwegs der Fall.

Die von uns nachgewiesenen 33 Arten von Kieselalgen verteilen sich auf die Höhenstufen wie folgt. Es wurden festgestellt :

Nur in Stufe 1 : *Cymbella affinis, Diatoma hiemale* var. *mesodon, Gomphonema olivaceum, Microneis exilis, Synedra ulna* var. *danica;*

nur in Stufe 2 : *Rhopalodia parallela* var. *contorta;*

nur in Stufe 3 : *Achnanthes linearis;*

nur in Stufe 4 : Keine;

nur in Stufe 5 : *Caloneis alpestris* var. *Grunowii, Ceratoneis arcus* var. *linearis, Cymbella alpina, Cymbella parva, Denticula crassula, Diatoma anceps, Diploneis elliptica* var. *genuina, Eunotia praerupta, Fragilaria mutabilis, Gomphonema capitatum, Gomphonema intricatum* var. *pumila;*

nur in Stufe 6 : *Eunotia praerupta* var. *bigibba, Meridion orbiculare, Navicula cryptocephala, Navicula Rotaena, Nitzschia communis, Pinnularia borealis, Synedra radians, Tetracyclus Braunii;*

nur in Stufe 7 : Keine;

nur in Stufe 8 : Keine.

In den Stufen 1—2 : *Meridion circulare;*

in den Stufen 1—6 : *Ceratoneis arcus* var. *genuina, Cymbella ventricosa, Melosira Roeseana, Tabellaria flocculosa;*

in den Stufen 5—6 : *Cymbella ventricosa* var. *lunula.*

Gesamtzahl der in den einzelnen Höhenstufen nachgewiesenen Arten:

Stufe	1	2	3	4	5	6	7	8
Artenzahl	10	6	5	4	16	13	0	0

Die Verteilung der Kieselalgen auf die einzelnen Höhenstufen ist annähernd dieselbe wie diejenige der grünen Algen. Der Stufe 1 mit verhältnismäßig hoher Artenzahl folgen die artenarmen Stufen 2—4. Wie mit Hinsicht auf die Grünalgen erweist sich auch für die Kieselalgen die Stufe 5 als die artenreichste. Eine sehr ansehnliche Artendichte zeigt noch Stufe 6. In den Materialien der noch höheren Lagen fehlen Kieselalgen vollkommen.

Dieses Ergebnis vermag nun über die relative Vertretung der Kieselalgen des nackten Gesteins in verschiedenen Höhenstufen ein noch weniger vollständiges Bild zu vermitteln, als dies für die grünen Algen der Fall war. Die Zahl der vertretenen Arten ist ja noch geringer, der systematische Fehler dementsprechend um so größer.

Wenn die relative Häufigkeit in der Vertretung der Kieselalgen in den oberen Höhenstufen eine wesentlich größere ist als in tieferen Lagen, so hängt dies wiederum in erster Linie damit zusammen, daß aus der Höhe von 2000—3000 m ü. M. einige besonders schöne und an Kieselalgen verhältnismäßig reiche und interessante Proben einigermaßen vollständig durchgearbeitet wurden, während wir uns in der Bearbeitung der Sammelproben tieferer Lagen vielfach damit begnügten, die reiche Vertretung dieser Klasse als solche zu notieren.

Nach unsern Befunden müßten als besondere Besiedler von Gebirgslagen alle jene Arten bezeichnet werden, denen wir nur in den Stufen 4—8 begegneten. Daß unter diesen tatsächlich eine verhältnismäßig große Zahl echter Gebirgsformen vorhanden ist, dürfte außer Zweifel stehen. Es betrifft dies in erster Linie die Arten *Caloneis alpestris* var. *Grunowii*, *Ceratoneis arcus* var. *linearis*, *Cymbella alpina*, *Diatoma anceps*, *Eunotia praerupta*, *Pinnularia borealis* und *Tetracyclus Braunii*.

Einige Arten, die als Gebirgspflanzen angegeben sind, beobachteten wir auch in tieferen und tiefsten Lagen. *Achnanthes linearis* z. B. wurde in der Stufe 3, *Cymbella affinis* sogar in Stufe 1, ebenso *Diatoma hiemale* var. *mesodon*, *Rhopalodia parallela* var. *contorta* in Stufe 2; *Ceratoneis arcus* var. *genuina* und *Melosira Roeseana* wurden durch die Stufen 1—6 hindurch festgestellt.

Die Liste der ausgesprochenen Gebirgsarten zeigt, daß die Kieselalgen weit mehr an bestimmte Höhenstufen gebunden sind als die Grünalgen und namentlich die Blaualgen.

Tab. 45

Gesamte Artenzahl in Stufe	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total	Artenzahl nur in Stufe	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total	Artenzahl nur in den Stufen	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total
1	41	19	10	70	1	10	5	5	20					
2	56	7	6	69	2	15	6	1	22	1—2	4	9	1	14
3	44	6	5	55	3	3	—	1	4	1—3	1	—	—	1
4	48	12	4	64	4	4	5	—	9	1—4	3	—	—	3
5	49	31	16	96	5	7	24	11	42	1—5	6	1	—	7
6	33	11	13	57	6	5	6	8	19	1—6	12	4	4	20
7	10	7	—	17	7	2	7	—	9	1—7	4	—	—	4
8	(1)	—	—	(1)	8	—	—	—	—	1—8	(1)	—	—	(1)

Artenzahl nur in den Stufen	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total	Artenzahl nur in den Stufen	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total	Artenzahl nur in den Stufen	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total	Artenzahl nur in den Stufen	*Cyanophyceae*	*Chlorophyceae* + *Conjugatae*	*Bacillariaceae*	Total
2—3	3	—	—	3															
2—4	—	1	—	1	3—4	1	—	—	1										
2—5	1	—	—	1	3—5	3	—	—	3	4—5	—	1	—	1					
2—6	5	—	—	5	3—6	—	—	—	—	4—6	3	—	—	3	5—6	—	1	1	2
2—7	1	—	—	1	3—7	—	—	—	—	4—7	1	—	—	1	5—7	1	—	—	1
2—8	—	—	—	—	3—8	—	—	—	—	4—8	—	—	—	—	5—8	—	—	—	—

In Tabelle 45 haben wir die vertikale Verbreitung der in unserer Gesamtuntersuchung nachgewiesenen drei hauptsächlichen Algenklassen, Cyanophyceen, Chlorophyceen + Conjugatae und Bacillariaceen, übersichtlich dargestellt.

Aus der ersten Gesamtkolonne (fünf vertikale Zahlenreihen umfassend) ist ersichtlich: 1. wie viele Arten jeder der drei Algenklassen und 2. wie viele Algenarten überhaupt in den einzelnen Höhenstufen nachgewiesen wurden.

Das hierbei gewonnene Gesamtbild entspricht in weitgehendem Maße demjenigen, das die gesonderte statistische Zusammenstellung der drei Klassen lieferte. Wiederum zeigte die fünfte Höhenstufe (2000 bis 2500 m ü. M.) die größte Artenzahl, also die reichhaltigste Algenflora. Von hier aus vermindert sie sich nach unten und nach oben, und nur die beiden untersten Höhenstufen erweisen sich wiederum etwas artenreicher als die mittleren und höchsten Lagen.

Die zweite Gesamtkolonne zeigt die Zahl der Arten, deren vertikale Ausbreitung nur je eine einzige Höhenstufe umfaßt, deren Areal also, soweit unsere Bearbeitung dies erkennen läßt, auf eine bestimmte Höhenstufe beschränkt ist, und aus den weiteren Kolonnen ist die Verteilung derjenigen Arten ersichtlich, deren Verbreitungsgebiet mehrere Höhenstufen umfaßt. Da wir unter den drei berücksichtigten Algenklassen keine der nachgewiesenen Arten nur in den Stufen 6—7, 6—8 und 7—8 feststellten, wurden die beiden diesbezüglichen Kolonnen der Tabelle nicht angefügt.

In welcher Weise kann nun die Algenvegetation des nackten Gesteins im Gebirge charakterisiert werden? Die größte Artenzahl weisen nicht nur im Gesamtgebiete unserer Untersuchungen, sondern ganz besonders auch im Gebirge, und dann erst recht im Hochgebirge, die Blaualgen auf. Hinter diesen treten alle übrigen Algenklassen stark zurück, und dieses Zurücktreten ist ein um so vollständigeres, je höher wir im Gebirge emporsteigen. Blaualgen sind es auch, die im Vorhandensein in den untersuchten Materialien die größte Frequenz zeigen. Während unter den Kieselalgen *Tabellaria flocculosa* mit einem Vorkommen in 20 Materialien und unter den Grünalgen *Trentepohlia aurea* mit einem Vorhandensein in 36 Sammelproben die größte Frequenz aufweisen, wurde unter den Blaualgen eine ganze Reihe von Arten in einem Vielfachen dieser Frequenzen nachgewiesen. *Gloeocapsa sanguinea* z. B. lag in 331, *Gloeocapsa Kützingiana* in 133, *Scytonema myochrous* in 105, *Stigonema minutum* in 72, *Calothrix parietina* in 63, *Nostoc microscopicum* in 62, *Synechococcus aeruginosus* in 37 Sammelproben vor.

Und diese größere Frequenz der Blaualgen gegenüber allen übrigen Algenklassen steigert sich noch, wenn wir nicht das gesamte Untersu-

chungsmaterial, sondern nur dasjenige höherer und höchster Höhenstufen in Berücksichtigung ziehen.

Auch hinsichtlich der Individuenzahl innerhalb der einzelnen Sammelproben übertreffen die Blaualgen alle übrigen Algenklassen um ein bedeutendes, sind doch Sammelproben in sehr großer Zahl untersucht worden, in denen einzelne Arten von Cyanophyceen in reinen Beständen vorlagen oder doch 90—98 % der Gesamtvegetation eines Wuchsortes ausmachten. Kieselalgen oder Grünalgen liegen in derart reichlicher Vertretung nur in wenigen Materialien vor.

Auf Grund dieser Tatsachen müssen wir die Cyanophyceen als diejenige Algenklasse bezeichnen, die die floristische Eigenart der hochalpinen Algenwelt des nackten Gesteins bestimmt.

Wir wählen mit Absicht diese Formulierung, um sie derjenigen Messikommers (l. c., S. 337) gegenüberzustellen, der auf Grund seiner Arbeiten zu folgendem Ergebnis gelangt: « Die Kieselalgen: Diese bilden der Bedeutung nach bei der Algenwelt des Gebirges das Alpha und das Omega. Keine zweite Gruppe weist im Untersuchungsgebiet eine höhere Vertretung, dichteres Vorkommen und größere Individuenmengen auf als die Diatomeen », und auf S. 333/334: « Die Zieralgen und namentlich die Kieselalgen sind also am dichtesten gestreut, und wir möchten nur wiederholen, was wir schon an anderer Stelle hervorgehoben haben, daß es in erster Linie diese beiden Algenklassen sind, die die floristische Eigenart der hochalpinen Algenwelt bestimmen. »

Diese verschiedenartige Schlußfolgerung ist leicht zu erklären. Messikommer bearbeitete die Vegetation rein aquatiler Standorte (Seen, Tümpel, Pfützen, *Sphagnum*-Schlenken usw.), wir dagegen nur das nackte, zeitweise von Riesel- und Sickerwasser benetzte Gestein. Wir haben auf die weitgehende Verschiedenheit in Klima und Ernährungsverhältnissen dieser beiderlei Biotope eingehend hingewiesen. Aus ihr erklärt sich die grundlegende Verschiedenartigkeit der Vegetation.

Nun reichen die Untersuchungen Messikommers nur bis in Höhen von 2680 m ü. M., also ein Gebiet, von dem aus mit zunehmender Höhenlage die Zahl der Wasseransammlungen, in denen sich eine einigermaßen reichliche Algenvegetation zu halten vermag, sehr rasch abnimmt und bei einer gewissen Höhenlage (nach Messikommer l. c., S. 352), bei 3000 m ü. M. völlig aufhört. Weit über diese Höhenlage hinaus aber reichen die Standorte unserer Gesteinsvegetation. Diesen ist durch die Höhe keine Grenze gesetzt. Sie reicht bis zum Gipfel der höchsten Berge Europas, wenn diese Standorte auch wegen dauernder Schneebedeckung großer Gebiete oder wegen zu rasch vor sich gehender mechanischer Erosion mit zunehmender Höhe an Ausdehnung abnehmen.

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 angewehte 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